Zeitschrift: Archives des sciences et compte rendu des séances de la Société

Herausgeber: Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève

**Band:** 42 (1989)

Heft: 3

**Artikel:** Sclérites et appendices de l'abdomen des Diploures (Insecta,

Apterygota)

Autor: Pagés, Jean

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-740094

#### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

#### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

#### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 29.11.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Archs. Sci. Genève	Vol. 42	Fasc. 3	pp. 509-551	1989

# SCLÉRITES ET APPENDICES DE L'ABDOMEN DES DIPLOURES (INSECTA, APTERYGOTA)

PAR

# Jean PAGÉS \*

Avec 54 figures

#### **ABSTRACT**

Having studied specimens of all known types of Diplura and analysed the extant literature, the author gives a general survey on the external abdominal morphology of these insects and considers the following points: evolution of the tergal, pleural and sternal sclerites of the ten urites, homologies between the different appendages found on the sternal plates of segments 1 to 7, description of a generalized Q genital papilla, homologies between the three types of Q genital papillae and between the three types of cerci.

#### **SOMMAIRE**

Introduction 5	11
I. LES SCLÉRITES	
1. Urites 1 à 7 5	13
	13
	14
	16
D) Variations	17
1.—Chez les Anajapygidae 5	17
	17
	17
	18

<sup>\*</sup> Laboratoire de Biologie Animale et Générale, Faculté des Sciences de la Vie, 6 Bd Gabriel, F-21100 Dijon, France.

2. Urites 8 à 10	518
A) Urite 8 B) Urite 9 C) Urite 10 D) Variations	518 519 520 523
II. LES APPENDICES	
1. Urites 1 à 7	524
A) Styles	524
1.—Type <i>Campodea</i>	524 524
B) Vésicules exsertiles	525
1.—Type <i>Campodea</i> 2.—Type <i>Parajapyx</i> 3.—Type <i>Japyx</i>	<ul><li>525</li><li>525</li><li>525</li></ul>
C) Appendices et organes coxaux ou subcoxaux du premier urosternite	526
1.—Anajapygidae 2.—Projapygidae 3.—Campodeidae 4.—Procampodeidae 5.—Japygoidea	<ul><li>526</li><li>528</li><li>528</li><li>530</li><li>530</li></ul>
a) Japygidae   b) Evalljapygidae   c) Dinjapygidae   d) Heterojapygidae   e) Parajapygidae	530 532 534 534 534
D) Considérations générales sur les appendices de la première région	535
<ol> <li>Styles</li></ol>	535 535
Japygoidea	535
E) Fossettes glandulaires des 🔿 de Japygoidea	537

5	1	1

2. Urites 8 à 10	537 537
1.—Femelle	537 538
a) type Japyx	538 540 540
B) Cerques	541
1.—Campodeoidea	541 542 542

#### INTRODUCTION

Aucune étude d'ensemble n'existe, à ma connaissance, sur la structure des urites des Diploures. GRASSI (1886, 1888), NASSONOV (1887), VERHOEFF (1904), SNOD-GRASS (1931, 1935), MAKI (1938), MARTEN (1939) et quelques autres apportent surtout des données sur la musculature et l'innervation de deux ou trois espèces de Japygidae ou de Campodeidae. SILVESTRI a étudié et souvent décrit pour la première fois dans ses nombreuses notes, tous les types morphologiques connus de Diploures; il s'est généralement contenté d'en donner des descriptions utilisables à peu près uniquement en systématique et ne semble en tout cas pas avoir cherché à faire connaître la constitution exacte des segments ou à homologuer entre eux leurs divers constituants.

Ces dernières années, de nombreux auteurs se sont intéressés aux Diploures (en particulier BARETH, CONDÉ, GONZALEZ, SAN MARTIN, SMITH, ...), mais, si tous ont décrit de nouvelles espèces, de nouveaux genres, et s'ils ont étudié certains points particuliers de la question qui nous occupe, aucun ne l'a abordée dans son ensemble.

Ayant pu examiner des représentants de toutes les familles de Diploures, j'expose, dans cette note, ce qu'il m'a été possible d'observer de la morphologie externe abdominale de ces Insectes et, en utilisant les données de mes devanciers, d'en faire une étude d'ensemble et d'en tirer un certain nombre de conclusions générales.

Dans ce travail j'utiliserai la classification proposée dans ma note de 1959, sauf en ce qui concerne les Japygoidea pour lesquels les recherches de GONZALEZ et de SMITH obligent à reconsidérer la subdivision en familles. Je me contenterai ici de donner un tableau dichotomique qui résume les caractères essentiels des cinq familles que j'admets maintenant.

1.—	Trichobothries antennaires présentes sur plus de 3 articles	2
1'.—	Trichobothries antennaires présentes sur les articles 4 à 6 seulement.	3
1".—	-Pas de trichobothries antennaires	4
2.—	Pas de palpes labiaux; 2 stigmates thoraciques; les stigmates abdominaux	
	tous semblables; organes subcoxaux latéraux présents chez les 🗸 seule-	
	ment; pas de processus sternaux aux prétarses	
		939
2'.—	Palpes labiaux présents; 4 stigmates thoraciques; les stigmates de l'urite	
	7 beaucoup plus grands et plus allongés que les autres; organes subcoxaux	
	latéraux présents dans les deux sexes; 2 processus sternaux à chaque	
	prétarse Heterojapygidae Womersley, 1939, n. con	nb.
3.—	Corps mandibulaire grêle, étroit, sans cavité particulièrement développée	
	pour l'insertion des muscles; macrochètes branchus ou barbelés	
	Evalljapygidae Silvestri 1948b, n. cor	nb.
3'.—	Corps mandibulaire bien développé, large, avec une vaste cavité dans	
	laquelle s'insèrent les muscles; macrochètes simples, jamais barbelés	
	Japygidae Lubbock, 18	873
4.—	Pas de palpes labiaux; 2 stigmates thoraciques; vésicules exsertiles d'un	
	type particulier, présentes aux urites 2 et 3 seulement	
	Parajapygidae Womersley, 19	939

Pour décrire les sclérites et appendices de l'abdomen des Diploures, il est pratique de diviser celui-ci en deux régions. La première, constituée par les urites 1 à 7, est caractérisée par des sclérites nettement individualisés, séparés par une membrane assez importante sur laquelle s'ouvrent les stigmates quand ils existent; ces urites peuvent être pourvus de styles, de vésicules exsertiles, d'organes ou d'appendices coxaux ou subcoxaux. La seconde région va de l'urite 8 au dixième; ses sclérites sont plus ou moins intimement soudés, sans ou presque sans membrane; elle porte la papille génitale et les cerques.

Ces deux régions ne correspondent pas exactement aux préabdomen et postabdomen décrits chez d'autres Insectes. Le postabdomen comprend en effet les segments génitaux et postgénitaux auxquels se sont joints un ou plusieurs segments prégénitaux (ou viscéraux) modifiés (SNODGRASS, 1935). Ce n'est pas le cas ici et je préfère ne pas utiliser ces termes, pourtant pratiques, afin d'éviter toute confusion possible.

Je diviserai ce travail en deux parties, respectivement consacrées aux sclérifications et aux appendices; chacune d'elles sera scindée à son tour en deux chapitres, un pour la première région du corps, l'autre pour la seconde, chacun d'eux se terminant par un paragraphe consacré aux principales variations rencontrées.

Pour illustrer ce texte je ne donnerai que des schémas soit totalement inédits, soit interprétant les dessins originaux des auteurs; les références bibliographiques permettront de se reporter aux travaux où ils ont été publiés.

# I. LES SCLÉRITES Urites 1 à 7. (Figs 1-9, 25-36, 44, 45) A) Face tergale

Chez les Dinjapygidae (fig. 1), toutes les plaques tergales ont le même aspect; leur contour est grossièrement circulaire. Le quart antérieur environ est séparé du reste par une suture transversale; en arrière de cette dernière et partant de chacune de ses extrémités, un apodème longitudinal isole une aire latérale allongée, plus ou moins repliée sur elle-même vers le bas, ayant valeur de paratergite; celui-ci montre, à son extrémité postérieure, une ou deux lobations arrondies superposées, creuses, dont la plus externe est la plus sternale.

Des muscles longitudinaux dorsaux s'insérant de part et d'autre de la suture transverse, cette dernière est une antécosta et l'aire sclérifiée qui la précède une précosta (= acrotergite, préscutum *auct.*, intertergite, BARLET 1974, internotum, BARLET et CARPENTIER, 1962).

Une structure identique ne se rencontre normalement qu'au premier urite des Heterojapygidae, Evalljapygidae et Japygidae, chez lesquels cependant les paratergites restent simples. Les Parajapygidae et les Projapygidae (fig. 5) en diffèrent à peu près uniquement par l'absence des apodèmes latéraux; de plus, dans cette dernière famille, les précostas sont plus membraneuses et dépourvues de poils importants.

Les plaques tergales des urites 2 à 7 des Japygoidea autres que les Dinjapygidae et les Heterojapygidae, montrent une réduction de plus en plus grande de la précosta et, simultanément, la disparition progressive des apodèmes longitudinaux; il se forme, par contre, en arrière de l'antécosta, un apodème transversal qui isole une sorte de prétergite.

Ainsi, chez l'Evalljapygidé, Nanojapyx pricei Smith, la précosta est formée de deux plaques ovalaires, symétriques par rapport à la ligne médiane et les apodèmes longitudinaux sont identiques à ceux des Dinjapygidae. Le stade suivant est fourni par un Evalljapyx sp. (fig. 2) chez lequel la précosta est encore plus réduite; l'antécosta est épaissie et occupe tout le bord antérieur de la plaque tergale; les apodèmes longitudinaux n'atteignent plus l'antécosta, mais envoient vers la ligne médiane une courte ramification. Chez les Japygidae (fig. 3), la précosta est généralement indiscernable; chez quelques espèces cependant, il est encore possible de voir deux groupes de minuscules soies qui, rarement et presque toujours au seul urite 7, sont localisées sur deux petites aires plus ou moins bien délimitées au milieu de la membrane intersegmentaire; ce sont certainement des vestiges de la précosta; l'antécosta occupe tout le bord antérieur apparent du segment; elle est en général fortement épaissie au septième urite et de moins en moins en remontant vers les segments antérieurs, si bien qu'elle a l'aspect d'un simple pli au deuxième segment. Au tergite 7 de presque toutes les

espèces, beaucoup plus rarement aux tergites précédents et toujours en s'estompant graduellement pour disparaître sur les tergites les plus antérieurs, l'apodème transversal, qui s'ébauchait chez l'*Evalljapyx* sp., est complet; largement séparé de l'antécosta latéralement, il se confond avec elle sur la ligne médiane (il y a là un empâtement); le prétergite ainsi formé est donc constitué par deux pièces triangulaires se touchant par leurs sommets médians.

Les Campodeidae (fig. 7), Procampodeidae (fig. 8) et Anajapygidae (fig. 6) ne montrent pas de précosta différenciée; la plaque tergale est indivise et son bord antérieur représente l'antécosta.

# B) Face sternale

Toutes les plaques sternales sont des coxosternites. Chez les Japygoidea et Projapygoidea (figs 1-6), chacune d'elles montre un présternite (= apotome auct., intersternum, BARLET et CARPENTIER 1962, intersternite, BARLET 1974) généralement pilifère, nettement individualisé. Chez l'unique Dinjapyx sp. (fig. 1) que j'ai pu examiner, le présternite montre un épaississement transversal n'atteignant pas les bords latéraux et bifurqué vers ses extrémités; chacune des branches dirigées vers l'avant, se termine par un processus unciforme interne (pu) sur lequel s'attachent des muscles longitudinaux ventraux; c'est donc une antécosta. Chez les Evalljapygidae et Japygidae (figs 2, 3, 9) les deux processus unciformes sont implantés directement sur le bord antérieur du présternite, à une plus ou moins grande distance de la ligne médiane et c'est le bord antérieur lui-même qui est l'antécosta. Je n'ai pu retrouver ces processus chez les Anajapygidae, Projapygidae, Heterojapygidae \* et Parajapygidae.

Chez les autres Diploures (figs 7, 8, 27), il n'y a plus de présternite individualisé et les muscles s'insèrent directement sur le bord antérieur du segment.

Figs 1-8.

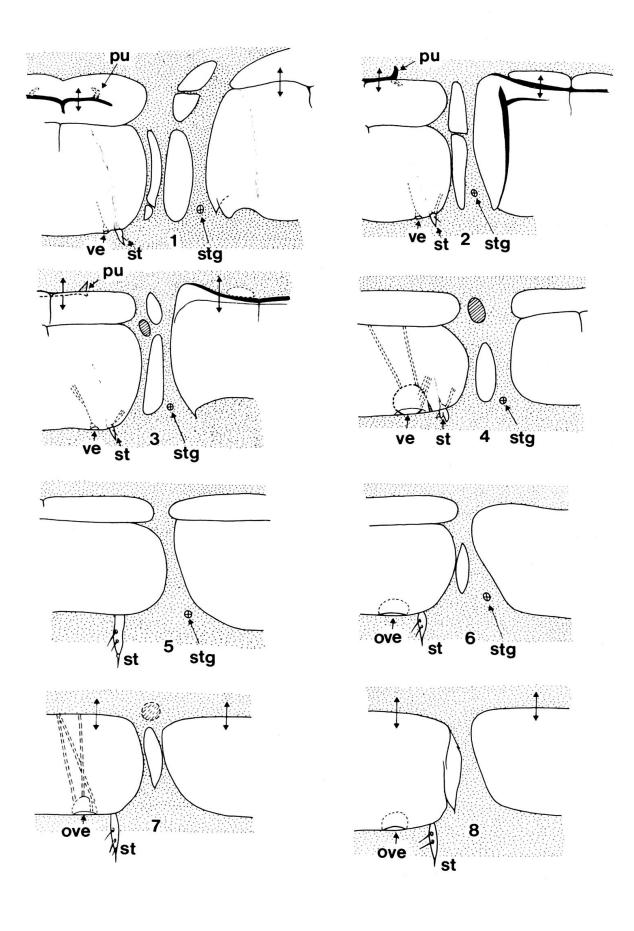
Schémas en vue latérale développée des urites de la première région.

1.— Dinjapyx sp.; 2.— Evalljapyx sp.; 3.— Japygidae; 4.— Parajapyx sp.; 5.— Projapygidae; 6.— Anajapygidae; 7.— Campodeidae; 8.— Procampodeidae.

Hachuré en traits pleins: sternopleurite absent au premier urite.

Hachuré en traits interrompus: sternopleurite absent aux urites 2 à 7.

<sup>\*</sup> SNODGRASS (1931) ne les représente pas non plus chez *Heterojapyx gallardi* Tillyard; j'ai personnellement étudié *H. evansi* Wom. et un *H.* sp.



Ce schéma ne s'applique pas parfaitement au premier urite; je n'y ai jamais vu de processus unciforme; c'est immédiatement en avant du milieu du présternite que se trouve le point d'invagination de la spina du métathorax; notons en outre que chez la plupart des Japygoidea, seul le présternite de ce segment porte des macrochètes et des soies ordinaires, alors que celui des urites suivants n'en est qu'exceptionnellement pourvu.

# C) Pleurites (figs 1-9)

Aucun sclérite pleural n'est décelable chez les Projapygidae. Chez les Procampodeidae, une aire longitudinale, pilifère, latérale au coxosternite, s'individualise de chaque côté du segment; SILVESTRI (1948a) en représente une au premier segment; j'ai pu vérifier sa présence aux urites 2 à 7, mais l'état de contraction de l'animal en ma possession ne m'a pas permis de contrôler l'observation de SILVESTRI. Chez les Campopeidae, il existe aux urites 2 à 7 une plaque latérale allongée, parfaitement homologue semble-t-il à l'aire latérale rencontrée chez les Procampodeidae; le premier urite en est dépourvu, mais on peut cependant voir en avant de la limite antérieure du sternite, entre ce sclérite et le tergite, de minuscules soies apparemment implantées dans la membrane et qui pourraient représenter le sclérite pleural présegmentaire que l'on rencontrera dans d'autres familles. Chez les Anajapygidae, tous les segments ont au moins une plaque latérale bien développée et une autre, plus antérieure, beaucoup plus petite, surtout bien nette à l'urite 1; la position des stigmates, qui existent ici, permet de dire qu'il s'agit de sternopleurites. Les Dinjapygidae peuvent montrer jusqu'à cinq pleurites de chaque côté: un au niveau de la précosta, immédiatement suivi d'un autre au niveau du présternite, ces deux plaques résultant manifestement de la fragmentation secondaire d'une pièce unique; elles sont suivies d'un sclérite allongé contre le tergite, sternalement au stigmate; entre cette plaque et le bord latéral du sternite deux autres plaques se succèdent, beaucoup plus petites et étroites; la plus antérieure est la plus longue des deux. Chez les Heterojapygidae on observe quatre sclérites (SNODGRASS, 1931), le plus antérieur correspondant aux deux premiers des Dinjapygidae. Chez les Evalljapygidae et les Japygidae on trouve au maximum trois sternopleurites: un de taille moyenne, arrondi, au niveau des présegments, un grand, allongé contre le sternite et un petit, arrondi, souvent nul, entre le grand pleurite et le sternite, immédiatement en arrière de la limite présternite-sternite. Chez les Parajapygidae (fig. 4), les urites 2 à 7 montrent le grand et le moyen sternopleurites des autres Japygoidea; le moyen n'existe plus au premier segment.

Il semble bien que ce sternopleurite moyen doit être considéré comme présegmentaire. En effet, corrélativement à la disparition graduelle de la précosta chez les Japygoidea, on observe que le bord antérieur de la plaque tergale est de plus en plus concave; il est remarquable de constater que les angles antérieurs ainsi formés ne dépassent pas sensiblement le niveau du bord antérieur du présternite; chez les Dinjapygidae, si la précosta tergale est nettement plus antérieure que la sternale, les deux antécostas sont rigoureusement dans le même plan transversal; or, nous avons noté ci-dessus que les deux premiers pleurites décrits dérivent de la division d'une plaque unique, à cheval sur le plan des antécostas; on peut penser que cette plaque est présegmentaire et il est facile d'en faire dériver le sternopleurite moyen des autres Japygoidea.

# D) Variations

- 1.— Chez les Anajapygidae, les tergites sont très larges, à bords réfléchis vers la face sternale, recouvrant toute la région pleurale et une partie du sternum; cette disposition n'est pas sans rappeler celle que l'on trouve chez les Thysanoures. On peut aussi noter qu'aux urites 2 à 7 le grand sternopleurite peut s'accoler au tergite, mais en restant néanmoins toujours distinct.
- 2.— Chez les Japygidae, au tergite 7, beaucoup plus rarement à des urites antérieurs, la membrane pleurale, subverticale, se replie brusquement latéralement pour rejoindre la plaque tergale dont elle double par en dessous la marge latérale (fig. 9); cette zone repliée, plus sclérifiée que le reste de la membrane, débute au niveau des  $M_3$ , c'est-à-dire un peu en avant de l'apodème transversal, et se termine au niveau des  $M_4$  ou  $m_3$ , juste en avant des angles latéraux postérieurs \*. Ces derniers sont formés par les bords latéraux et postérieurs du tergite qui, au lieu de dessiner une ligne courbe régulière, se raccordent sous un angle plus ou moins prononcé, obtus, droit ou aigu; dans ce dernier cas il se forme une pointe, distincte par son aspect du reste du tergite, dirigée vers l'arrière et qui, chez quelques rares espèces, est apparemment séparée du reste du tergite par une «suture» très nette. Le nombre et la différenciation de ces angles dépendent de l'espèce considérée, du stade de développement et, dans quelques rares cas, du sexe comme chez Scottojapyx simienensis Pagés, 1957; le premier à apparaître est celui du septième tergite, puis du sixième, etc...; l'angle le plus antérieur est plus faible que le suivant, en général obtus, celui du septième urite étant toujours différencié au maximum. Il ne semble pas que ces angles soient homologues aux lobes postérieurs notés chez les Dinjapygidae, car il paraît possible d'homologuer l'aire latérale à l'apodème longitudinal des Dinjapygidae à celle qui double par en dessous le bord du tergite des autres Japygoidea.
- 3.— Chez les Dinjapygidae, les 🔿 ont généralement de chaque côté du tergite deux lobes postérieurs, souvent très développés (GONZALEZ, 1964), les Q toujours un seul.

<sup>\*</sup>  $M_3$ : macrochète latéral subantérieur;  $m_3$  et  $M_4$ : submacrochète et macrochète latéraux postérieurs. (PAGÉS, 1954 par exemple).

4.— Chez les o d'Evalljapyx, le grand sternopleurite et les marges latérales du tergite du septième urite montrent des différenciations remarquables. L'extrémité distale du pleurite est indurée, pouvant être dentée ou recouverte de minuscules tubercules, elle est quelquefois saillante et même renflée; corrélativement les marges latérales sont très fortement indurées, à surface irrégulière, parfois dentées, surtout au niveau des angles latéraux postérieurs qui sont plus ou moins saillants (SMITH, 1959d, 1960a). Chez les Dipljapyx (Japygidae) des deux sexes, on rencontre au même segment une structure analogue: l'extrémité distale du grand sternopleurite est digitiforme, fortement indurée, et son apex est pourvu de petits tubercules; on n'observe rien de particulier au tergite; cependant il faut noter que son bord latéral est très induré sur sa moitié distale et tranchant, mais cela est fréquent chez les Japygidae à angles latéraux postérieurs différenciés. L'ensemble formé par ces sclérifications peut faire penser à un organe stridulant (SILVESTRI, 1911) et dans ce cas il faudrait admettre que le processus du pleurite vient frotter contre le bord du tergite.

# 2. Urites 8 à 10 (Figs 10-24)

Ces trois segments sont très modifiés; toutes leurs pièces constitutives sont en contact les unes avec les autres; les aires membraneuses sont très réduites et peuvent même faire totalement défaut. Leur section transversale est subcylindrique ou en ovale très aplati dorso-ventralement. Chez les Rhabdura, ces urites ont même teinte et même consistance que les autres, alors que chez les Dicellurata ils sont beaucoup plus indurés et pigmentés. Chez ces derniers, le dixième urite est toujours fortement teinté en brun-rouge par des pigments phénoliques; les huitième et neuvième le sont aussi dans la majorité des espèces; cette coloration peut s'étendre à des urites de la première région de l'abdomen; son intensité diminue du dixième au segment coloré le plus antérieur. En général leurs bords latéraux sont rectilignes, parallèles, rarement divergents vers l'arrière.

# A) Urite 8.

Chez les Japygoidea (figs 10-11), on reconnaît aisément un tergite, une paire de pleurites et un coxosternite; ces quatre pièces sont fortement épaissies en avant, contiguës, délimitant une ouverture antérieure plus étroite que la section moyenne du segment. Le tergite ne diffère essentiellement des précédents, et spécialement du septième, que par l'absence des petites aires antérieures pilifères médiales de la précosta et par l'accentuation des lobes antérieurs, due à l'infléchissement vers le bas des parties latérales du tergite. Le renforcement antérieur du tergite représente mani-

festement l'antécosta; le Japygidé, *Urojapyx whytei* Pagés et les Dinjapygidae chez lesquels le huitième tergite est identique au septième renforcent cette interprétation. Les pièces pleurales sont assez étroites, allongées, à bords épaissis, recouvrant légèrement les bords latéraux du sternite. Bien que l'absence de stigmates nous prive d'un point de repère précieux, le cas d'*Urojapyx whytei*, chez lequel les sternopleurites du septième urite s'allongent, se sclérifient fortement et viennent au contact l'un de l'autre, nous autorise à admettre que ce sont ici encore des sternopleurites. Le coxosternite est plus ou moins rectangulaire: son aire antérieure représente le présternite, encore pourvu des deux processus unciformes antérieurs.

Chez les autres Diploures on ne peut reconnaître qu'une plaque tergale et un coxosternite. La pièce tergale a son bord antérieur parfaitement rectiligne et non épaissi, ses marges latérales sont fortement réfléchies ventralement et peuvent recouvrir une partie du coxosternite. Celui-ci est subrectangulaire, séparé du tergite par une membrane assez développée.

# B) Urite 9.

Chez les Japygoidea (figs 12-13), il est très court, presque entièrement télescopable dans le huitième; il se réduit à trois pièces. Latéralement, le tergite est très fortement recourbé vers la face sternale et les lobes antérieurs sont encore plus accentués qu'au segment précédent; son bord antérieur est épaissi, identique à celui du huitième tergite et doit être considéré comme représentant l'antécosta. Face sternale on observe deux pièces triangulaires, grossièrement isocèles, dont un des deux côtés égaux, le plus externe, est séparé du tergite par une suture très fine et très oblique. Le second côté égal dessine la limite antérieure du segment; il est très épaissi et présente sur sa moitié médiale, vers l'intérieur du corps, des renforcements importants dont l'un, que j'ai particulièrement bien observé chez les *Dipljapyx*, est apparemment identique aux processus antérieurs unciformes des sternites précédents; la base, convexe, part typiquement du milieu du bord antérieur du segment et rejoint l'angle postérieur du tergite. J'interprète la face sternale de cet urite ainsi : le coxosternite a disparu en tant que sclérite; il n'en reste plus qu'une partie du présternite (avec l'antécosta), formant l'épaississement médial antérieur des pièces triangulaires; celles-ci sont des sternopleurites, identiques à ceux du huitième urite, mais dont le bord latéral interne aurait vu son extrémité antérieure devenir médiane par suite de la régression du coxosternite à l'état de membrane.

Notons que chez les Parajapygidae tous les épaississements antérieurs sont beaucoup plus faibles. Chez les Anajapygidae et Projapygidae (fig. 14), il est possible de retrouver la trace des pleurites, mais ils ne sont plus séparés du tergite et tendent, surtout chez les Projapygidae, à se souder sur toute la longueur de leur base, donnant ainsi un anneau subcylindrique complet. Cette disposition est atteinte chez les Campodeidae et les Procampodeidae (fig. 15) où le neuvième segment est un cylindre court, sans aucune trace de suture.

# C) Urite 10 (figs 16-24)

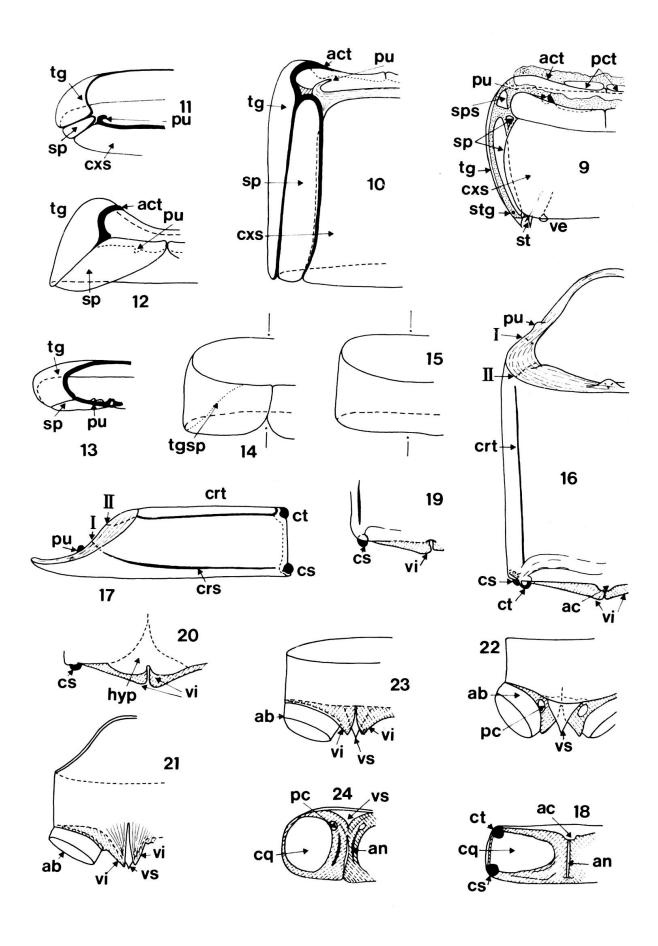
Ici encore il convient de décrire tout d'abord celui des Japygoidea autres que les Parajapygidae.

La face tergale (fig. 16) est rectangulaire ou trapézoïdale à petite base postérieure; la face sternale (fig. 17) est parallèle à la précédente; ses limites latérales et postérieures sont à l'aplomb du tergum, mais son bord antérieur dessine une courbe débordant largement vers l'avant le niveau du bord tergal, rectiligne; il s'ensuit que les faces latérales sont en trapèze rectangle, à côté oblique antérieur. Les arêtes formées par la jonction des faces tergale, latérales et sternale sont, dans la majorité des cas, très fortement colorées et nommées «carènes»; les sternales (crs) existent toujours; les tergales (crt) peuvent être entières, fragmentées ou totalement absentes; tous les intermédiaires existent. Dans le prolongement de l'extrémité postérieure de chaque carène se trouve un condyle servant à l'articulation des cerques. A égale distance des deux condyles tergaux se trouve l'acropyge (ac figs 16 et 18), plus ou moins saillant, presque toujours arrondi (deux espèces seulement en ont un triangulaire). Entre les deux condyles sternaux il est difficile de reconnaître, sauf tout à fait médialement, la limite entre le sclérite et la membrane qui raccorde les cerques au segment. Cette membrane (figs 18-19) forme deux lobes s'affrontant sur la ligne médiane où ils portent des soies; on peut considérer ces lobes comme des valves infra-anales. De chaque côté, entre les condyles, le bord du segment est très fortement renforcé. L'ouverture antérieure de l'urite (figs 16 et 17) est dirigée vers le haut; son bord antérieur est très irrégulièrement épaissi alors que le long de la face sternale il est assez étroit et d'épaisseur constante. Un peu avant le point où débute la carène sternale

#### Figs 9-24.

# Schémas des urites de la deuxième région.

9.— Urite 7 d'un Japygidae, vu par la face sternale; 10.— Urite 8 d'un Japygidae, vue sternale; 11.— id., vue antéro-latérale; 12.— Urite 9 d'un Japygidae, vue sternale; 13.— id., vue antéro-latérale; 14.— Urite 9 d'un Projapygoidea, vue sternale; 15.— Urite 9 d'un Campodeoidea, vue sternale; 16.— Urite 10 d'un Japygidae, vue tergale; 17.— id., vue latérale; 18.— id. vue postérieure; 19.— id., vue du quart sternal postérieur droit; 20.— Bord postérieur sternal de l'urite 10 d'un Parajapygidae; 21.— Urite 10 d'un Projapygoidea, vue sternale; 22.— Urite 10 d'un Campodeidae, vue tergale; 23.— Urite 10 d'un Campodeidae, vue sternale; 24.— id., vue postérieure.



on remarque, dans les cas les plus favorables, un minuscule tubercule arrondi, à sommet dirigé vers le haut et l'intérieur du segment. Entre ce point et celui correspondant à la carène tergale l'épaississement est très important; face tergale ce rebord forme deux lobes, convexes vers l'avant, puis il s'amenuise et montre sur la ligne médiane une légère échancrure, parfois cachée par un apodème plus ou moins allongé vers l'avant.

J'interprète ce segment de la manière suivante: il y a un tergite, deux pleurites et un sternite entièrement soudés, leurs limites étant indiquées par les carènes; en outre, il est possible de reconnaître les antécostas tergale et sternale, cette dernière montrant encore ses apodèmes antérieurs internes; l'acropyge représenterait la valve supra-anale.

La question du rectum reste entière. SMITH (1964b, par exemple) et moi-même (1951a, 1952 b) avons décrit chez plusieurs espèces de Japygidae des phanères variés, insérés le plus souvent sur deux rangées longitudinales tergales. A la dissection, tout au moins chez les *Dipljapyx*, on remarque, sur chacune des faces latérales du rectum, une bande colorée, dessinant un ovale allongé; les phanères cités plus haut s'insèrent sur le bord tergal de ces formations. Il est possible de supposer que par suite de l'énorme développement de l'urite 10, le onzième et le telson se sont retrouvés en quelque sorte invaginés dans le dixième; si cela était confirmé, ce qui a été nommé précédemment valves supra- et infra-anales (et que je continuerai de désigner par ces termes dans le reste du texte), seraient alors l'épiprocte et les paraproctes, ce qui est très vraisemblable.

Chez les Parajapygidae, la structure est la même, mais les carènes ont totalement disparu et l'épaississement de l'ouverture antérieure est très peu marqué; face sternale (fig. 20) entre les deux condyles, s'observe une lame horizontale convexe, continuant sans interruption le sternite et montrant un sinus médian plus ou moins prononcé; il s'agit d'une sclérification de la face sternale des valves infra-anales dénommée hypopyge par les systématiciens; l'acropyge est ici toujours triangulaire.

Chez les Projapygidae (fig. 21) et, à un moindre degré, chez les Anajapygidae, le contour de la partie antérieure de la face sternale rappelle celui des Japygoidea, alors que chez les Campodeidae (figs 22-24) et les Procampodeidae, l'ouverture antérieure du segment est subcirculaire et dans un même plan transversal, perpendiculaire à l'axe du corps. Chez ces quatre familles, il n'existe plus de carènes et la face sternale n'a aucune limite nette avec la membrane entourant les cerques, sauf cependant chez les Campodeidae et uniquement au milieu du bord postérieur. On ne peut pratiquement voir aucune séparation entre cette membrane et les valves infra-anales, comme chez les Japygoidea; il en existe une très marquée avec la valvule supra-anale, qui est bien développée, pilifère, plus ou moins rentrée sous la marge tergale postérieure du segment 10. Entre cette valve et le premier article des cerques se trouve une légère saillie, ovalaire, nue, considérée par SILVESTRI comme un vestige du onzième segment; par analogie avec ce que l'on rencontre chez d'autres Insectes, aux

antennes notamment, il pourrait s'agir de la plaque d'insertion de muscles adducteurs des cerques, mais je n'ai rien observé qui vienne soutenir cette hypothèse; en fait, je crois, avec DENIS, qu'il faille y voir un reste du protopodite du cerque.

# D) Variations.

- 1.— La structure particulière du segment 8 peut se rencontrer sur les segments les plus voisins de la première région. J'ai déjà indiqué le cas d'*Urojapyx* et SILVESTRI a décrit deux genres de Japygidae présentant cette constitution: les sclérites d'*Opisth-japyx* Silv. sont coalescents aux urites 7 et 8, ainsi qu'aux segments 5 à 8 chez *Allur-japyx* Silv. Les segments appartenant à la première région sont néanmoins pourvus de styles et, chez *Opisthjapyx*, de vésicules exsertiles; SILVESTRI ne parle pas de ces organes chez *Allur-japyx*.
- 2.— MARCUS (1950) a décrit et figuré chez *Dinjapyx marcusi* Silv., des caractères sexuels secondaires portant sur l'armature chitineuse des segments 8 et 9. Selon cet auteur: 1°) le huitième segment montre sternalement deux piliers qui, chez les  $\circ$  partent, antérieurement, d'une poutrelle transversale, absente chez la  $\circ$ ; 2°) au neuvième segment, les angles antérieurs médians des triangles sternaux sont séparés chez le  $\circ$ , soudés chez la  $\circ$ .

Je n'ai pu examiner qu'un seul Dinjapyx, un  $\circlearrowleft$  de 25 mm; il ne présentait aucune différence notable avec le schéma que j'ai donné pour les urites 8 et 9; SMITH (1959a) et GONZALEZ (1964) ne mentionnent pas non plus de telles différences sexuelles; je n'ai d'autre part jamais rien remarqué de semblable chez les Japygoidea, autres que les Dinjapygidae, que j'ai pu étudier; par contre, j'ai observé que la soudure des plaques constituant ces urites se fait progressivement au cours du développement postembryonnaire; il est d'autant plus facile de dissocier les sclérites que l'animal est plus jeune. Le  $\circlearrowleft$  représenté par MARCUS n'a que 9 mm, alors que la  $\circlearrowleft$  en a 29; il est fort possible que les différences notées entre les deux sexes par cet auteur ne soient dues qu'à l'âge, très différent, de ses exemplaires.

J'ai décrit (PAGÉS, 1976) chez le Japygidé, *Epijapyx corcyraeus* (Verh.), un caractère sexuel secondaire au neuvième urite; chez cette espèce, les  $\circlearrowleft$  voient leurs pleurites largement séparés antérieurement, alors qu'ils sont pratiquement contigus chez la  $\circlearrowleft$ . SMITH et GONZALEZ (1964), discutant des affinités des genres *Mixojapyx* Silv. et *Austrjapyx* Silv., considèrent ces taxa comme n'ayant que de lointaines affinités, car le premier a une disposition des pleurites identique à celle des  $\circlearrowleft$  d'*Epijapyx*, le second à celle des  $\circlearrowleft$ . Ce caractère taxonomique, très utile, doit cependant être utilisé avec une grande prudence, surtout si l'on ne connaît pas les deux sexes d'une espèce d'un genre donné.

D'autres caractères sexuels secondaires existent chez les Diploures sur les urites 8 à 10, mais ils n'affectent en général que la chétotaxie de ces segments. On en connaît des exemples chez les Campodeidae (forme générale et chétotaxie du huitième urosternite), les Projapygidae (soies particulières du dixième urotergite de *Projapyx jeanneli* Delamare-Deboutteville, PAGÉS, 1953) et les Evalljapygidae chez lesquels on a noté des différences dans la pilosité générale des urites 8, 9 et surtout 10 (SILVESTRI, SMITH, *passim*).

#### II. LES APPENDICES

#### 1. Urites 1 à 7

On étudiera successivement les styles, les vésicules exsertiles et, en dernier lieu, les appendices ou organes dits coxaux ou subcoxaux du premier urosternite.

# A) Styles.

Ils se ramènent à deux formes structurales que l'on peut nommer type *Campodea* et type *Japyx*.

1.— Type Campodea (fig. 43): allongés, subcylindriques, à sommet plus ou moins arrondis; mous, porteurs de nombreuses sensilles sétiformes et de soies dont trois sont toujours présentes et, à une exception près, semblables aux macrochètes du corps (B. CONDÉ, 1955): apicale, subapicale et moyenne sternale. Chez Leletocampa marthaleri Condé, «la soie apicale est réduite à un cône dont la surface est irrégulière et la coloration légèrement ambrée par rapport à la cuticule de l'appendice» (CONDÉ, 1982); chez toutes les autres espèces connues cette soie est divisée dès sa base, le rameau le plus basal est nettement moins développé que l'autre; chez les Projapygidae il n'est indiqué que par un élargissement de la base de la soie; je ne pense pas que cette soie apicale soit glandulaire comme le dit SMITH (1960b).

De tels styles se rencontrent aux sternites 1 à 7 des Projapygoidea (fig. 42) et 2 à 7 des Campodeoidea.

2.— Type Japyx (figs 40-41): courts, coniques, à sommet généralement aigu. Très fortement indurés et souvent colorés, au moins apicalement; ils portent typiquement une soie proximale externe, pouvant faire défaut, quelques rares espèces en montrent deux ou trois autres, toujours plus petites. Face antérieure, médialement, près de la base, on observe une structure que j'ai nommée «pore énigmatique», qui semble être une sensille (sensilla campaniforma ou placodea) et qui peut être absente. Face postérieure, proximalement, existe chez presque toutes les espèces un cône secondaire qui peut faire défaut, mais par contre, il y en a quatre chez l'Evalljapygidé Ctenjapyx parkeri Smith, 1964a. Ces styles sont quelquefois légèrement étranglés en leur milieu, ce qui, joint à la coloration éventuelle du sommet, explique pourquoi

quelques auteurs, utilisant un trop faible grossissement, ont pu croire que ces styles étaient faits de deux articles.

Chaque style est articulé sur un épaississement du bord postérieur du coxosternite; cette formation est prolongée vers l'avant par un apodème plus ou moins sinueux, pouvant atteindre ou non le présternite. Les muscles moteurs du style sont insérés d'une part sur le tiers postérieur du bord latéral du coxosternite et d'autre part sur le bord tergal antérieur du style.

De tels appendices existent aux urites 1 à 7 de tous les Japygoidea. Cependant, chez les Parajapygidae (fig. 40), il convient de noter deux variations importantes: 1°, le cône secondaire est toujours très développé, égalant environ la moitié du cône principal; 2°, les styles possèdent bien la soie typique des Japygoidea, mais ceux des sternites 1 à 3 montrent en plus une sensille bacilliforme presque aussi longue que la soie et insérée à peu près au même endroit. Cette sensille n'existe pas chez *Parajapyx* (*Grassjapyx*) sepilok Pagés, 1987, du Sabah.

# B) Vésicules exsertiles.

Aucune forme de Projapygidae n'en possède. Chez les autres Diploures on doit en reconnaître trois types: type *Campodea*, type *Parajapyx* et type *Japyx*.

1.— Type *Campodea:* membraneuses, assez grandes; mues par trois muscles rétracteurs, sternaux par rapport aux longitudinaux ventraux, insérés d'une part sur le fond de la vésicule et d'autre part, côte à côte, sur la limite présternite-sternite; l'intermédiaire, plus fort que les autres, croise ventralement le plus externe, tout au moins lorsque la vésicule est invaginée. Notons aussi un petit muscle dilatateur de l'ouverture externe de la vésicule (DRUMMOND, 1955).

Ce type de vésicule se rencontre sur les sternites 2 à 7 des Campodeidae, Procampodeidae et Anajapygidae (figs 6-8, 25).

2.— Type *Parajapyx* (figs 4, 44). Ce sont des sacs membraneux dont le fond est constitué par une plaque circulaire, à rebord plus ou moins marqué, rigide. J'ai décrit (1952a) cinq muscles dont quatre rétracteurs: deux simples, courts, latéraux, insérés sur le sternite même; deux doubles, longs, insérés sur la limite présternite-sternite. Ces muscles ne se croisent pas; le plus latéral aboutit sur le bord dorsal de l'ouverture externe de la vésicule, les autres directement sur le disque chitinisé. Le cinquième muscle est un protracteur, s'insérant sur le bord du sternite à côté de l'angle externe de l'ouverture de la vésicule et sur le côté externe du disque chitinisé.

De telles vésicules ne se rencontrent que chez les Parajapygidae et uniquement aux sternites 2 et 3.

3.— Type *Japyx*: membraneuses, petites, mues par un muscle très réduit, inséré à peu près au milieu de chaque moitié de la plaque sternale, prolongé par un tendon très grêle qui s'attache sur la vésicule proprement dite.

Ce type n'existe que chez les Japygoidea (figs 1-3, 35, 36) et aux seuls urites 1 à 7. Je les ai rencontrées chez tous les genres que j'ai pu étudier (35 sur environ 50), sauf chez un type très spécial d'Evalljapygidae, *Nanojapyx* Smith, 1959b; d'autres genres en sont peut-être aussi dépourvus, mais les auteurs n'ont pas toujours fait mention de ce détail dans leurs diagnoses ou descriptions. Il convient de considérer à part le genre *Miojapyx*, décrit par EWING (1941), qui serait lui aussi dépourvu de vésicules exsertiles; la position systématique de ce genre est très incertaine; il présente des caractères qui le font placer parmi les Parajapygidae, mais d'autres, surtout si l'on tient compte de *Nanojapyx*, le feraient rapprocher des Evalljapygidae.

SILVESTRI (1948c) a représenté une vésicule de ce type au premier urosternite de son *Parajapyx mexicanus*. Je n'ai jamais rien vu de tel chez les nombreux Parajapygidae que j'ai examinés et dont certains sont très proches de l'espèce de SILVESTRI.

MARCUS (1947) dit avoir vu sur une préparation temporaire d'un *Dinjapyx marcusi* un orifice circulaire à l'apex d'une vésicule évaginée. Les dessins qu'il en donne sont peu convaincants; je crois que l'observation de MARCUS est basée sur un artéfact dû à la préparation du spécimen; comme SILVESTRI (*in litt.*, cité par MARCUS), je considère que les vésicules exsertiles des Aptérygotes sont closes.

C) Appendices et organes coxaux ou subcoxaux du premier urosternite.

Ces termes de coxaux ou de subcoxaux sont appliqués par les systématiciens aux diverses formations glandulaires présentées par le premier urosternite.

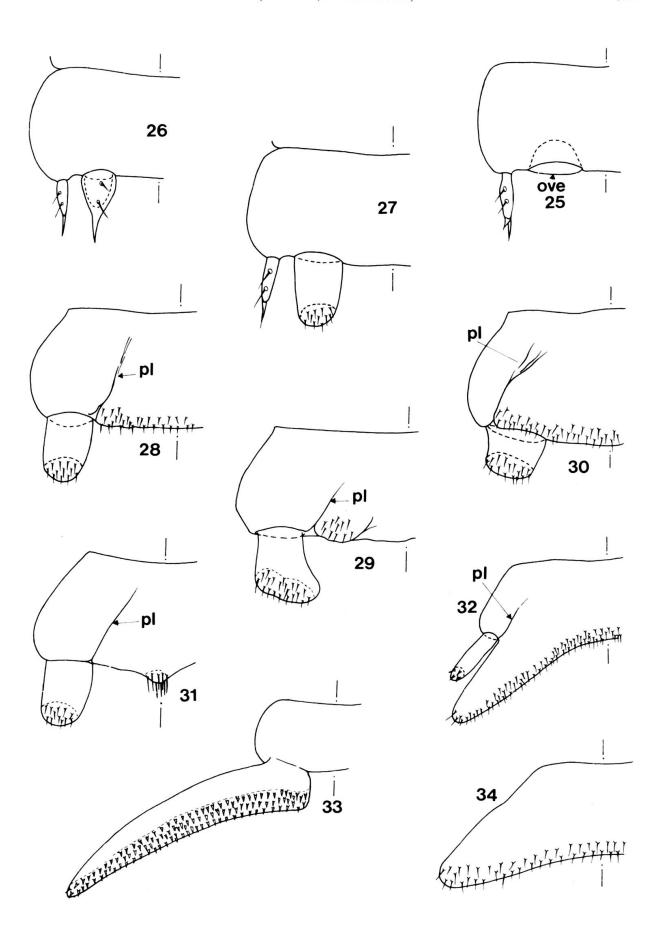
J'étudierai l'ornementation de cette première plaque sternale successivement chez les Anajapygidae, Projapygidae, Campodeidae et Japygoidea.

1.— Anajapygidae (fig. 26). Une paire d'appendices internes par rapport aux styles. Ils sont coniques; leur moitié proximale est ventrue, apparemment creuse et porte deux ou trois soies; leur moitié distale est brusquement plus grêle, pleine, sans soies. La face postérieure ne montre que quelques spinules peu développées. Dans l'urite, immédiatement en avant des appendices, un amas cellulaire identique à celui que l'on rencontre chez les Japygoidea au même emplacement (PAGÉS, 1951a) ou

#### Figs 25-34.

Schémas de la moitié droite des plaques sternales 1 des Rhabdura.

25.— Pour comparaison, une des plaques sternales 2 à 7 d'un Anajapygidae ou d'un Campodeoidea; 26.— Anajapygidae; 27.— Projapygidae; 28.— Campodeidae typique; 29.— Campodeidae  $\circlearrowleft$  à champs glandulaires séparés et à appendices élargis; 30.— Neocampa ameghinoi Silv.; 31.— Campodella clavigera Silv.; 32.— Plusiocampa (Stygiocampa) remyi Condé, montrant le grand développement des angles latéropostérieurs du champ glandulaire; 33.— Paratachycampa peyonensis Bareth et Condé,  $\circlearrowleft$  montrant l'extraordinaire développement des appendices; 34.— Procampodeidae. Seules les soies glandulaires ont été schématisées; les tirets à l'extrémité des appendices délimitent l'étendue du champ glandulaire; pl: pli glabre.



dans les appendices des Projapygidae et Campodeidae. Leur musculature, très mal connue, est composée de muscles sternaux n'atteignant pas le bord antérieur du sternite.

- 2.— Projapygidae (fig. 27). Une paire d'appendices internes par rapport aux styles comme chez les Anajapygidae. Ils sont subcylindriques, plus ou moins atténués sur leur moitié distale, à sommet arrondi. Ils ne présentent de soies que sur leur face antérieure; on y reconnaît des soies ordinaires réparties sans ordre apparent sur toute la face pileuse, à l'exception d'une aire tout à fait apicale, plus ou moins étendue, où sont localisés des soies glandulaires. La face postérieure ne porte que des spinules aiguës.
- 3.— Campodeidae (figs 28-33). Pas de styles sur ce premier sternite. Typiquement une paire d'appendices latéraux, normalement cylindriques, dotés de soies glandulaires à leur sommet, qui est arrondi, et une bordure plus ou moins développée de soies glandulaires le long de la marge postérieure de la plaque sternale.

CONDÉ (1955) et BARETH (1968) ont étudié toutes les variations de la forme et de la chétotaxie de ces formations; je les rappelle brièvement ici.

La forme des appendices est très variée et différente entre les deux sexes d'une même espèce; cylindriques, globuleux, élargis et tronqués à l'apex, élargis et dilatés du côté externe ou interne; chez les & de Paratachycampa, par exemple chez P. peyonensis Bareth et Condé, 1981, ces appendices sont énormes, plus de trois fois et demi plus longs que la largeur de la plaque sternale, montrant une dilatation interne plus ou moins saillante et arrondie, et une autre externe triangulaire, à sommet arrondi, qui donne leur ampleur à ces appendices. Tous les intermédiaires existent entre l'appendice subcylindrique des larves, des & à tous les stades et des & jeunes, et l'appendice modifié des & adultes; la différenciation se fait petit à petit au cours du développement postembryonnaire.

La chétotaxie comporte des soies ordinaires et d'autres glandulaires, toutes localisées sur la face antérieure. Les soies glandulaires ont une embase très nette; elles sont situées à l'apex de l'appendice et, chez les  $\circ$  de rares espèces, sur une seconde plage latérale interne; elles sont plus nombreuses chez les  $\circ$  que chez les  $\circ$  d'une même espèce au même stade; BARETH en distingue deux types:  $a_1$ , les plus distales, communes aux deux sexes;  $a_2$ , plus proximales, propres au  $\circ$ .

Le bord postérieur du coxosternite porte, chez la plupart des  $\circlearrowleft$  (exceptionnellement chez les  $\circlearrowleft$  adultes) des soies glandulaires formant un champ continu ou, moins fréquemment, deux champs latéraux bien distincts; ces phanères occupent une zone limitée latéralement par un pli dépourvu de soies de revêtement, prenant naissance près de l'angle interne de la base de l'appendice et arrivant à peu de distance de la limite présternite-sternite. L'angle formé par ce pli et le champ glandulaire peut, chez les  $\circlearrowleft$  adultes de nombreuses espèces, s'allonger vers l'extérieur (fig. 32); *Notocampa* (N.) pacifica Silv. figure parmi les espèces présentant un des plus grands développements de ces lobes; la marge postérieure de la plaque sternale qui est typiquement

rectiligne, devient dans ce cas concave; tous les intermédiaires existent. Chez quelques  $\circlearrowleft$  à champ unique, celui-ci s'étend au-dessus des appendices et CONDÉ a pu constater que, chez *Neocampa ameghinoi* Silv. (fig. 30) par exemple, le pli glabre décrit ci-dessus est repoussé vers l'angle extérieur de l'appendice. Pour une espèce donnée on peut trouver dans l'ordre des fréquences croissantes: 1°) des  $\circlearrowleft$  et des  $\circlearrowleft$  avec champs glandulaires, c'est l'exception, par exemple *Lepidocampa* (*L.*) giffardi Silv., *Campodea* (*C.*) franzi Condé, Campodella milloti Condé; 2°)  $\circlearrowleft$  et  $\circlearrowleft$  sans champ glandulaire (peut-être une vingtaine de formes); 3°)  $\circlearrowleft$  avec et  $\circlearrowleft$  sans champ glandulaire, c'est le cas de la très grande majorité des espèces dont une dizaine tout au plus ont un champ interrompu chez les  $\circlearrowleft$ .

Les poils glandulaires peuvent apparaître aux plus jeunes stades soit en formant d'emblée un champ continu, soit sur deux plages séparées qui se réunissent ensuite. Chez Campodea remyi, BARETH (l. c.) note que ces phanères, lorsqu'ils apparaissent pour la première fois, peuvent occuper: «toute la marge postérieure du sternite... quelquefois, la région médiane ou au contraire les marges en sont dépourvues, ou bien les phanères sont groupés en petits îlots séparés par des espaces glabres». En avant de ces soies glandulaires s'observent des poils grêles (p. gr. de BARETH) qui apparaissent en général en même temps que les précédents.

Chez quelques formes (*Lepidocampa* du groupe *weberi* Oudms.) il existe deux types de ces soies glandulaires:  $g_1$  plus postérieures, plus développées, plus nombreuses que les  $g_2$  localisées en arrière des poils grêles (BARETH et CONDÉ, 1972).

BARETH a découvert et étudié en détail chez les  $\circ$  adultes de C. remyi, une régression temporaire, pouvant aller jusqu'à la disparition complète des poils glandulaires de la marge postérieure du sternite et des phanères  $a_2$  des appendices; ce phénomène a lieu à l'entrée de la mauvaise saison (septembre); les poils disparus réapparaissent au début de la belle saison (mai); BARETH l'a observé aussi chez C. staphylinus, C. sensillifera, C. kervillei; chez C. lubbocki et C. fragilis, seuls les poils  $a_2$  disparaissent totalement, alors que les poils glandulaires du sternite persistent; il en est de même chez C. chardardi, mais ici le degré d'élimination des poils  $a_2$  est très variable; il cite enfin C. plusiochaeta qui ne montre aucune régression. Ce phénomène dont le déterminisme est encore mal connu est en rapport étroit avec l'activité testiculaire; BARETH le rapproche de la périodomorphose rencontrée chez des Diplopodes.

Il faut enfin citer une espèce, Campodella clavigera Silv. (fig. 31), dont le  $\sigma$  présente une disposition remarquable des soies glandulaires de la plaque sternale; elles sont réunies en un pinceau médian et sont assez épaisses. Le genre Campodella Silv. s'écarte beaucoup des autres Campodeidae par ses antennes élargies vers l'apex d'où le nom de l'espèce type, clavigera, du Natal; une autre espèce est connue de Madagascar (C. milloti Condé) et une troisième d'Australie (C. tiegsi Wom.); ces deux dernières espèces ont un urosternite 1 typique.

- 4.— Procampodeidae (fig. 33). Le premier urosternite ne montre plus aucun appendice, mais présente, dans les deux sexes, un champ de poils glandulaires, dont l'angle externe s'est fortement développé vers l'extérieur comme chez certains o de Campodeidae.
- 5.— Japygoidea. L'ornementation de la plaque sternale du premier urite varie à l'infini; je décrirai d'abord celle des Japygidae, prise comme type, puis celle des autres familles.
- a) Japygidae (fig. 35). On peut en donner le schéma suivant qui s'applique à la grande majorité des espèces: le premier urosternite porte une paire de styles, une paire d'aires sétigères plus internes, nommées en systématique organes subcoxaux latéraux, une paire de vésicules exsertiles et un organe glandulaire médian.

Les styles ont été étudiés précédemment.

Un organe subcoxal latéral typique (fig. 37) est constitué par une aire membraneuse occupant en moyenne le tiers de la distance interstylaire, invaginable sous la marge postérieure du segment. Sur cette membrane sont insérées des soies glandulaires, lisses, colorées en brun clair, disposées en rangées transversales plus ou moins régulières; elles sont creuses, mais l'orifice excréteur n'est généralement pas décelable dans les conditions habituelles d'observations; elles n'ont pas d'embase visible et semblent sortir directement de la membrane; sous cette dernière, la base de la soie s'atténue plus ou moins brusquement et forme un cône au sommet duquel s'abouche le canal glandulaire; celui-ci, plus ou moins long et contourné, s'élargit brusquement en un renflement généralement piriforme, quelquefois sphérique ou cylindrique, qui présente, à l'opposé du canal glandulaire, une très petite ouverture circulaire souvent pourvue d'un rebord saillant (le «goulot») et s'ouvrant dans la cellule glandulaire correspondant à la soie. La masse cellulaire ainsi formée est plus ou moins volumineuse, généralement lobée, fréquemment fragmentée en deux amas (ou plus) que VERHOEFF (1904) a considéré, à tort, comme des sacs coxaux.

Immédiatement en arrière des soies glandulaires, on trouve une rangée de soies sensorielles, régulièrement espacées, lisses, généralement plus courtes que les soies glandulaires, pourvues d'une large embase; leur nombre est normalement inférieur de beaucoup à celui des soies glandulaires.

La musculature ne comporte qu'un seul muscle, puissant, inséré d'une part, très en avant sur le coxosternite et, d'autre part, après un trajet sensiblement parallèle au plan sagittal, sur la membrane de l'organe, entre l'angle interne de celui-ci et la vésicule exsertile.

Cette dernière s'ouvre entre les soies sensorielles et le présternite suivant, en général plus près du style que du milieu de la marge postérieure; elle est conforme au type *Japyx*.

L'organe glandulaire médian typique (fig. 38) forme une saillie arrondie au milieu de la plaque sternale; il est constitué d'un opercule (op) recouvrant une membrane évaginable (mb); contre celle-ci, à l'intérieur du corps, sont appliqués les «dis-

culi» (d), organites tronconiques en vue latérale, dont la petite section est prolongée par un goulot très court, s'abouchant à une cellule glandulaire. De part et d'autre, et un peu en avant des angles de l'opercule, sur le sternite, on trouve deux soies, très courtes, sensorielles. Un muscle s'insère sur chacun des angles de l'ouverture et, après un trajet très oblique, s'attache sur le sternite au niveau de l'extrémité antérieure du muscle de l'organe subcoxal; j'ai fréquemment observé un autre muscle, plus court que le précédent, sensiblement parallèle à celui-ci, inséré plus médialement sur le bord de l'opercule.

En avant des organes précédents, le sternite porte des soies typiquement lisses, à embase élargie, dites «soies à embase circulaire caractéristique» (sec); elles peuvent occuper un territoire limité par deux lignes imaginaires qui partiraient des angles latéraux antérieurs de la plaque sternale et qui se rejoindraient, sur la ligne médiane, plus ou moins près de l'organe glandulaire médian.

Les variations par rapport au schéma général précédent sont innombrables et je ne signalerai que les plus intéressantes.

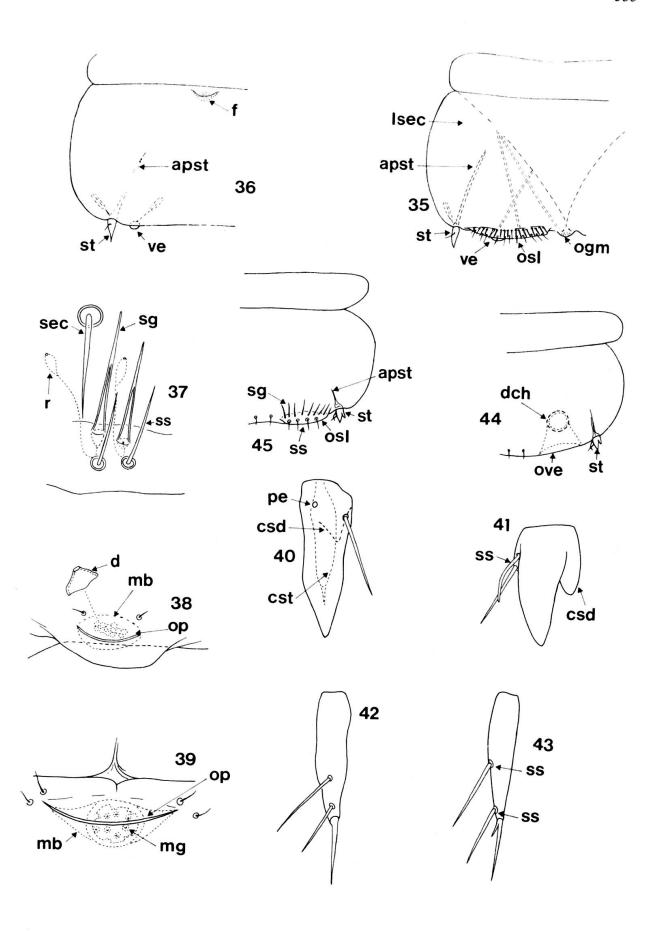
- 1. Deux Japygidés n'auraient pas de soies sensorielles aux organes subcoxaux latéraux: *Henicjapyx indosinensis* Silv. 1948*d* et *Mixojapyx dechambrieri* Pagés 1977.
- 2. Chez deux genres, *Burmjapyx* Silv. et *Parindjapyx* Silv., il existe une rangée transversale (très rarement plus) de soies sensorielles à très larges embases, immédiatement en avant des soies glandulaires, sur la membrane constituant l'organe subcoxal; elles dérivent manifestement des soies à embase circulaire caractéristique du sternite; il faut noter que chez certaines espèces, chez les deux sexes, souvent plus nettement chez le or que chez la op, ces dernières phanères, les plus voisins de l'organe, sont de forme différente des autres: toujours plus courts et disposés sur une ou plusieurs rangées transversales, la plus postérieure assez régulière.
- 3. Le nombre et les dimensions relatives des soies glandulaires sont infiniment variables entre les divers genres, espèces, sexes et stades du développement, bien que dans ces deux derniers cas il soit généralement possible de reconnaître un schéma générique ou spécifique. Chez les &, ces soies peuvent fréquemment se répartir en longues, moyennes et courtes alors que, chez les &, à un stade comparable, elles tendent à être plus égales (nombreux Metajapyx par exemple). Chez Dipljapyx on en observe deux rangées, l'antérieure abrégée, éloignée des extrémités de l'organe, la postérieure occupant toute la largeur de celui-ci. Chez Centrjapyx tristani Silv., ces soies sont graduellement plus nombreuses de l'intérieur vers l'extérieur. Chez Protjapyx Silv. elles sont toutes égales et unisériées.
- 4. Chez les Megajapyx Verh. et Ultrajapyx Paclt, l'organe subcoxal est fait de deux parties plus ou moins largement séparées; la fraction interne est toujours plus petite que l'externe et porte, soit des soies glandulaires et sensorielles, soit uniquement des soies glandulaires, soit encore seulement des «disculi»; chez M. lagoi Silv., l'organe interne du  $\circlearrowleft$  est du premier type, celui de la  $\circlearrowleft$  du second; le troisième n'est connu que chez M. orientalinus Silv.

- 5. L'organe glandulaire médian peut être nul; il peut n'être indiqué que par un simple lobe saillant, sans opercule ni orifices glandulaires. Quand il y a un opercule, la membrane évaginable peut ne montrer que de simples pores excréteurs ou bien aucun orifice apparent; dans ce dernier cas, l'opercule porte en général de nombreuses soies très courtes («pseudoporis» de SILVESTRI) situées en arrière de la paire de soies sensorielles signalées chez le type. Celles-ci sont toujours présentes qu'il y ait ou non un organe médian différencié; il peut y en avoir deux ou plusieurs paires dont une, généralement la plus antérieure et la plus externe, est constamment plus longue que les autres. SILVESTRI a décrit chez de nombreux Japygidae sans organe glandulaire médian des pseudoporis ut disculi indistinctis; je n'en ai jamais observé; il est possible que ce soient les orifices de glandes tégumentaires, toujours présentes, et, dans ce cas, particulièrement développées.
- 6. Les espèces d'Occasjapyx Silv. et d'Hecajapyx Smith constituent un cas très intéressant: chez O. americanus Silv. il n'y a plus aucune trace d'organe glandulaire médian et les deux organes subcoxaux, typiques à tout autre point de vue, ne sont séparés que par un faible intervalle qui, chez O. californicus Silv., est plus ou moins bilobé, chaque lobe portant seulement des soies sensorielles plurisériées; chez Hecajapyx les organes subcoxaux, comportant soies glandulaires et sensorielles, sont pratiquement jointifs (SMITH, 1959a).
- 7. CHOU (1984) décrit *Gigasjapyx termitophilous* (sic!) d'après une Q et crée la sous-famille des Gigasjapyginae caractérisée, entre autres, par l'absence d'organes subcoxaux latéraux et d'organe glandulaire médian. Ce cas est à rapprocher de celui des Dinjapygidae (*cf. infra*).
- 8. Un phénomène de régression temporaire des soies glandulaires des organes subcoxaux et peut-être des «disculi» de l'organe glandulaire médian, semble exister chez les Japygidae; cependant cette «périodomorphose», similaire à celle des Campodeidae, n'a été jusqu'à présent observée que chez un or en mue d'une espèce d'*Abjapyx* d'Afrique (PAGÉS, 1974).
- b) Evalljapygidae. Le premier urosternite est identique à celui des Japygidae. On notera cependant l'absence constante d'organe glandulaire médian et la brièveté des soies glandulaires toujours plus courtes que les sensorielles; celles-ci, plumeuses comme les autres phanères du corps, sont unisériées.

#### Figs 35-45.

Schémas des plaques sternales des Japygoidea et des styles des Diploures.

35.— Urosternite 1 d'un Japygidae; 36.— Un des urosternites 2 à 7 d'un Japygidae; 37.— Détail de l'organe subcoxal d'un Japygidae; 38.— Organe glandulaire médian et détail d'un «disculus» d'un Japygidae; 39.— Fossette glandulaire d'un Japyx sp.  $\circ$ ; 40.— Style typique d'un Japygidae; 41.— Style typique des urites 1 à 3 d'un Parajapygidae; 42.— Style d'un Projapygidae, seules les 3 soies fondamentales ont été représentées; 43.— Style typique d'un Campodeidae, seules les 3 soies fondamentales ont été représentées; 44.— Plaque sternale 2 ou 3 d'un Parajapygidae; 45.— Plaque sternale 1 d'un Parajapyx sp.



- c) Dinjapygidae. Les organes subcoxaux latéraux, qui n'existent que chez les o, sont très larges, très saillants. Les soies glandulaires sont minuscules, pratiquement invisibles, si bien qu'il semble n'y avoir qu'une ou plusieurs rangées transversales irrégulières de pores glandulaires; les canaux glandulaires sont très longs; ils longent toute la partie extroflexible de la membrane puis reviennent à l'intérieur de l'urite. Les soies sensorielles sont relativement très longues et barbelées comme les autres phanères principaux du corps. Il n'y a pas d'organe glandulaire médian. La vésicule exsertile est typique.
- d) Heterojapygidae. Les organes subcoxaux ressemblent beaucoup à ceux de la famille précédente; ils ne sont pas saillants et se touchent presque sur la ligne médiane; il n'y a aucune trace d'un organe glandulaire médian. Pas de soies, mais des pores glandulaires disposés sur plusieurs rangées transversales très serrées. Il y a une rangée transversale très irrégulière de soies sensorielles longues et, en arrière de celles-ci, d'autres soies sensorielles beaucoup plus courtes, disposées sans ordre apparent, les plus postérieures ne se distinguant des minuscules soies ordinaires que par leur embase légèrement plus développée.
- e) Parajapygidae (fig. 45). Le premier urosternite ne porte qu'une paire de styles et des organes subcoxaux identiques à ceux des Japygidae. La seule différence notable est l'absence des vésicules exsertiles; SILVESTRI (1951) en a cependant représenté une chez son Parajapyx mexicanus; j'ai dit précédemment (cf. p. 526) ce que je pensais de cette observation. L'organe glandulaire médian est nul, mais on rencontre cependant chez toutes les espèces deux minuscules soies insérées de part et d'autre de la ligne médiane, analogues, et peut-être homologues à celles que l'on trouve à cet emplacement chez les Japygidae.

Les variations sont de peu d'amplitude. On notera néanmoins que dans le genre *Parajapyx* les soies glandulaires sont relativement peu nombreuses (une cinquantaine au maximum) et sensiblement de la même taille que les soies sensorielles, jamais beaucoup plus courtes, alors que chez les *Ectasjapyx* Silv., elles sont très nombreuses (une centaine au minimum), beaucoup plus courtes que les soies sensorielles; chez *E. vilhenai* Pagés, chaque organe montre deux groupes de soies, l'un externe, composé d'une dizaine de soies toutes glandulaires, l'autre interne, constitué comme un organe typique; c'est une disposition inverse de celle rencontrée chez les *Megajapyx* et *Ultrajapyx*.

CHOU (1966) signale chez son *Parajapyx hwashanensis*, «on the posterior margin [of I sternum] near the style 2 pairs of triangular processes»; sa figure III-10 ne permet pas de se rendre compte de ce dont il peut s'agir.

Chez *Parajapyx* (*P*.) *alienus* Pagés, 1982 on observe immédiatement en avant des soies glandulaires, une rangée de soies sensorielles à large embase comme chez les Japygidae *Burmjapyx* et *Parindjapyx*.

- D) Considérations générales sur les appendices de la première région.
- 1.— Styles. L'homologie: styles abdominaux des Thysanoures = télopodites rudimentaires, déjà soutenues par SNODGRASS (1935) dans ses «Principles», apparaît indiscutable après la mise au point de JANETSCHEK (1957). Il me semble difficile de nier l'identité morphologique entre les styles des Rhabdura et ceux des Thysanura: aspect pratiquement identique, surtout si l'on tient compte des Lepismatidés, chétotaxie très voisine, musculature semblable. Les styles des Japygoidea dérivent manifestement de ceux des Campodeoidea et Projapygoidea par épaississement et induration de la cuticule; l'unique soie, typiquement présente chez les Japygidae et Parajapygidae, et la sensille bacilliforme des trois premières paires de styles de cette dernière famille doivent être considérés comme représentant la soie moyenne sternale et la sensille sétiforme qui l'accompagne normalement chez les Campodeidae. Il est donc très vraisemblable d'admettre que les styles des Diplura sont homologues à ceux des Thysanura, donc à des télopodites rudimentaires. B. CONDÉ (in litt.) a observé que chez des formes inédites de Campodeidae, les sensilles sétiformes proximales s'épaississent et deviennent bacilliformes, ressemblant de ce fait beaucoup aux tubules trochantéraux et antennaires de ces Insectes. C'est un argument de plus en faveur de la thèse soutenue par JANETSCHEK.
- 2.— Appendices des Campodeidae et Projapygoidea. Il s'agit à mon sens de vésicules exsertiles modifiées. Leur position interne par rapport aux styles, quand ces derniers existent, est déjà un indice de cette homologie.

La preuve la plus nette est, à mon avis, la présence de phanères uniquement sur la face antérieure des appendices et ceci en faisant encore une fois appel aux Thysanoures. Chez ceux-ci, les vésicules, quand elles existent, présentent une sorte d'opercule souple, recouvert de spicules très développées et de soies souvent nombreuses. Il suffit d'imaginer que cet opercule s'allonge et s'articule sur la plaque ventrale pour obtenir un appendice coxal. L'opinion de PACLT (1957) qui voudrait que ces organes soient des styles modifiés chez les Campodeidae, ne semble pas soutenable.

3.— Champs glandulaires des Campodeoidea et organes subcoxaux des Japygoidea. DENIS (1949) pense «que la marge postérieure [du premier urosternite de Campodea] munie de soies glandulaires très serrées chez certains &, doit être faite d'organes coxaux (= subcoxaux) sans vésicules». CONDÉ (1955), sans rejeter cette possibilité, remarque cependant que chez les Japygidae: «ces organes existent dès les premiers stades larvaires, se trouvent sans exception chez les représentants des deux sexes et sont toujours séparés l'un de l'autre par un espace médian. Or, on sait que ces deux dernières modalités sont exceptionnelles chez les Campodéidés et qu'aucune de leur larve ne possède la moindre ébauche d'organes coxaux». Ces faits, si l'on admet l'homologie proposée par DENIS, lui semblent démontrer que la condition des Japygidae est plus primitive que celle des Campodeidae.

En fait, il est possible d'admettre l'homologie suivante: appendices + champs glandulaires des Campodeidae = organes subcoxaux des Japygidae.

En effet: a) si l'on admet que l'appendice des Campodeidae est une vésicule transformée, les espèces de cette famille possédant un champ glandulaire s'étendant en avant de l'insertion des appendices permettent de comprendre l'organe des Japygidae chez lesquels la vésicule est toujours en arrière des soies;

- b) les organes subcoxaux, toujours séparés et présents chez les deux sexes des Japygoidea (sauf chez les Dinjapygidae), et la fréquence extrêmement élevée de champs continus présents presque uniquement chez un seul sexe (le o généralement) des Campodeidae ne vont pas à l'encontre de l'hypothèse ci-dessus, si l'on remarque que des Japygoidea ont des organes presque contigus et que pratiquement chez toutes les espèces de Campodeidae dont CONDÉ et BARETH ont pu suivre le développement, les soies glandulaires forment ou peuvent former deux champs séparés à leur première apparition;
- c) la présence d'une embase aux soies glandulaires des Campodeidae et son absence chez les Japygoidea ne semble pas non plus rendre impossible l'homologie proposée; on a déjà signalé dans d'autres groupes d'Insectes la disparition de l'embase de certaines soies;
- d) l'organe glandulaire médian des Japygidae n'est, à mon avis, qu'une différenciation secondaire de l'angle interne des organes subcoxaux.

Une autre hypothèse peut cependant être avancée. Si comme nous l'avons dit, les styles représentent bien un télopodite, alors c'est tout le protopodite qui s'est incorporé à l'eusternite pour former un syncoxosternite. S'il en est bien ainsi, les vésicules exsertiles (ou leurs homologues), compte tenu de leur position et de leur musculature (quand celle-ci est connue) représenteraient les endites du coxa 2, les organes «subcoxaux» latéraux (ou leurs homologues) seraient les endites du coxa 1 et l'organe glandulaire médian des Japygidae résulterait de la fusion des endites des subcoxa. On remarquera aussi qu'au premier segment, les limites antérieures des plages latérales où se rencontrent les soies à embase circulaire caractéristique, forment, avec la limite postérieure du présternite, un triangle très comparable à celui que l'on observe chez les Machilidae. Néanmoins, si ce schéma interprétatif est tout à fait comparable à celui qui permet d'expliquer par exemple, le labium généralisé des Insectes, il est très souhaitable que des études comparatives très précises de la musculature et de l'innervation de ces formations soient faites avant d'adopter (ou rejeter) cette hypothèse.

En définitive, je pense que les Campodeidae à champs glandulaires présents dans les deux sexes sont plus primitifs que les Japygoidea. Il s'ensuit d'ailleurs que les Projapygoidea pourvus de styles et d'appendices, mais sans champs glandulaires, sont les Diploures présentant la condition primitive, alors que les Japygoidea sont les plus évolués, les Campodeoidea s'étant arrêtés à un stade intermédiaire. Les Procampodeidae dérivent des Campodeidae par disparition des appendices et les Para-

japygidae des autres Japygoidea par suppression des vésicules exsertiles; il est plus difficile de comparer les Anajapygidae aux Projapygidae, mais il semble bien que la première famille, à appendices sans soies glandulaires différenciées soit moins évoluée que la seconde.

# E) Fossettes glandulaires des $\circ$ de Japygoidea (figs 36, 39).

On ne les rencontre que chez les & de nombreuses espèces des familles des Japygidae et Evalljapygidae. Elles sont situées immédiatement en arrière de la marge antérieure du coxosternite, à cheval sur la ligne médiane; il peut n'y en avoir qu'une seule, toujours sur le troisième segment, fréquemment deux (Urites 3 et 4), une seule espèce, Monojapyx profusus (Silv.), en montre quatre (Urites 3 à 6). Une fossette est formée d'un opercule recouvrant une cavité ouverte vers l'arrière et renfermant une membrane exsertile généralement très fine (quelquefois épaissie en une coupole sphérique); elle peut paraître parfaitement lisse ou montrer des manchons glandulaires, ou porter des soies, pratiquement toujours barbelées; il est remarquable de constater que ces derniers phanères sont barbelés dans la famille des Japygidae dont tous les autres phanères paraissent lisses.

La fonction et la nature de ces organes sont inconnues. On peut supposer qu'il s'agit de formations analogues, peut-être homologues, aux glandes coxales de nombreux Myriapodes (Diplopodes en particulier), et utilisées lors de la réunion des sexes. Dans ce cas on pourrait admettre que ce sont des *coxalia interna*, mais leur position est alors étonnante.

# 2. Urites 8 à 10

# A) Papilles génitales

Elles sont situées entre les huitième et neuvième urites, plus ou moins rétractées au repos sous le rebord sternal postérieur du segment 8.

1.— Femelle (figs 46-48). Il est possible de décrire un type fondamental (PAGÉS, 1961b): un mamelon saillant, la «base» des systématiciens, large, pileux, au sommet duquel s'ouvre le gonopore, petit, arrondi, entouré de lobes peu saillants, deux antérieurs et deux postérieurs, portant l'un et l'autre des soies.

Les Japygidae (fig. 46) répondent parfaitement à ce schéma; les deux lobes postérieurs sont plus ou moins soudés l'un à l'autre et tendent à former un lobe unique; sur le mamelon, près de chacun de ses angles latéraux, se trouve un groupe de soies toujours différentes des autres, isolées sur une bosse membraneuse, plus ou moins développée, nommées en systématique «soies glandulaires», bien qu'il s'agisse plus vraisemblablement de phanères sensoriels.

Chez les Parajapygidae, Campodeidae (fig. 47), Procampodeidae et Anajapygidae, la base est généralement moins développée, les lobes antérieurs plus réduits et le postérieur unique. Le groupe de soies «glandulaires» est réduit à une unité chez les larves et les Q jeunes de Parajapygidae. Chez les Campodeidae, on observe au niveau de chacun des angles latéraux de la papille, toujours en arrière des phanères postérieurs du huitième sternite, de une à quelques soies sensorielles très courtes, insérées sur un petit territoire à cheval sur la limite sternite-base de la papille; elles me paraissent parfaitement homologues aux soies «glandulaires» des Japygoidea. Je ne les ai pas observées chez les deux autres familles.

Chez les Projapygidae (fig. 48), la papille Q est extraordinairement réduite; on ne distingue généralement plus qu'une rangée de longues soies entourant un grand orifice transverse; en fait, dans les cas très favorables, lorsque la papille est complètement évaginée, on retrouve, à l'intérieur de la couronne de soies, les deux lobes antérieurs porteurs d'une ou deux soies très courtes et l'orifice génital arrondi. Il convient de noter à ce sujet que chez tous les Diploures l'effacement de la papille sous le rebord postérieur sternal du huitième urite se fait en deux temps; tout d'abord la partie portant les lobes s'enfonce dans la base, puis celle-ci s'invagine à son tour; l'inverse se produit lors de l'érection.

- 2.— Mâle (figs 49-52). On doit en décrire trois types assez distincts que je nomme types *Japyx*, *Campodea* et *Projapyx*.
- a) Type Japyx (fig. 49). Une base fortement dilatée vers l'arrière, porte deux appendices génitaux (ag) cylindro-coniques; entre eux s'ouvre le gonopore transverse. La chétotaxie est composée de soies ordinaires et sensorielles réparties sur toute la papille; très souvent les phanères des territoires situés respectivement en avant (aa) et en arrière (ap) de l'orifice génital sont différents des autres; plus courts, plus serrés; sur le bord antérieur du gonopore sont implantés des phanères apparemment sans embase.

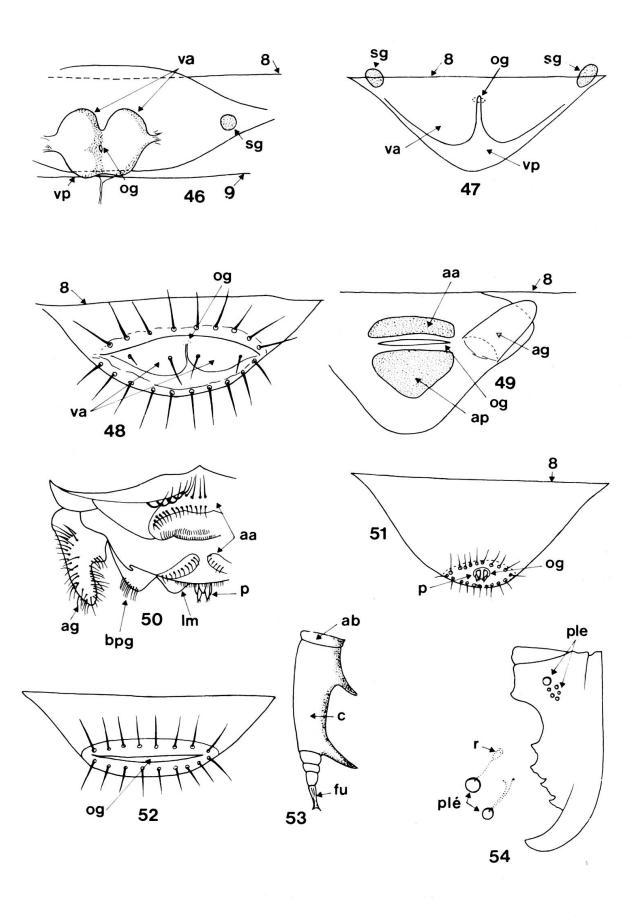
De très nombreuses variations affectent ce schéma; elles sont surtout d'ordre chétotaxique ou se rapportent à la taille et à la forme des appendices. Citons à ce

#### Figs 46-54.

Schémas des papilles génitales et des cerques.

46.— Papille Q typique de Japygidae; 47.— Papille Q typique des Campodeoidea et des Anajapygidae; 48.— Papille Q typique des Projapygidae; 49.— Papille O typique d'un Japygidae; 50.— Centrjapyx tristani Silv., papille O, face antérieure (d'après Silvestri 1948d); 51.— Papille O des Campodeoidea et des Anajapygidae; 52.— Papille O des Projapygidae; 53.— Cerque gauche d'un O de Projapygidae montrant les épines cercales sur sa face interne; 54.— Cerque droit d'un Parajapyx s. str. et détail des plaques d'évaporation.

Seules les soies principales ont été représentées. Pointillé fin: emplacement des soies «glandulaires» des papilles Q ou aires antérieure et postérieure de soies normales courtes sur les papilles Q.



propos les genres Oncojapyx, Proncojapyx, Xenjapyx et quelques espèces d'autres genres, chez lesquelles l'appendice génital se termine par un crochet coloré, fortement sclérifié; chez les deux espèces d'Heterojapygidae que j'ai étudiées, l'une (H. evansi) présente un crochet sclérifié, l'autre (H. sp.) un appendice normal \*. On note très souvent un opercule prolongeant le bord antérieur du gonopore, en arrière des soies sans embase. La variation la plus intéressante est celle présentée par le Japygidé, Centrjapyx tristani Silv. (fig. 49): les phanères de la base sont répartis sur des aires bien délimitées, allant apparemment par paires; l'appendice génital est fortement dilaté dans sa moitié proximale du côté interne; entre eux et le gonopore, la base présente une bosse (membraneuse?) munie de soies glandulaires (?); enfin, cas unique chez les Japygoidea, il y a un «pénis» formé de trois pièces triangulaires, acuminées, dont l'une est antérieure. J'ai pu examiner un o d'une forme de Cuba et je crois pouvoir interpréter comme suit les figures de SILVESTRI (1948d, p. 76, figs 10-11): 1°) la papille représentée est pliée exactement suivant l'axe transversal du gonopore et aplatie, ce qui explique les lignes délimitant les nombreux territoires qui la divisent; 2°) l'aire antérieure est fragmentée, ce qui s'observe chez de nombreux Japygidae; 3°) la forme de l'appendice est insolite, mais a été observée chez d'autres Japygidae (Xenjapyx tolaianus Pagés, 1957); 4°) la bosse pourvue de poils glandulaires (bpg) ne semble être qu'une extension vers l'avant de l'aire postérieure; il est fréquent d'observer une avancée de l'aire antérieure entre le gonopore et les appendices génitaux chez les Japygidae; la condition de Centrjapyx, me paraît se rapprocher beaucoup de celle de Scottojapyx Pagés, 1957, chez lequel on note aussi une plage de soies, insérées entre l'orifice génital et les appendices, issue apparemment de l'aire postérieure de soies courtes; 5°) les lobes membraneux (lm) ne sont, je crois, que l'évagination de la membrane reliant les bords du gonopore au point où débouchent les deux canaux déférents et les glandes accessoires; ce serait à ce carrefour que se trouverait le «pénis» que je n'ai pu déceler chez mon spécimen.

b) Type Campodea (fig. 51). Au sommet d'un mamelon pileux s'ouvre un gonopore arrondi, entouré d'une rosette de soies courtes; il est prolongé par quatre valves subtriangulaires, deux antérieures et deux postérieures, qui ont été assimilées à tort à un pénis. Aucune modification majeure modifiant ce schéma n'a été signalée à ma connaissance.

Une telle papille se rencontre chez les Campodeidae, Procampodeidae et Anajapygidae. Ces deux dernières familles semblent dépourvues de valves autour du gonopore.

c) Type *Projapyx* (fig. 52). Une large base, peu saillante, montrant un très vaste orifice génital, transverse, occupant tout le sommet; il est entouré d'une couronne de longues soies. Chez les Projapygidae il semble possible de reconnaître une rangée

<sup>\*</sup> Womersley (1934) donne des dessins de la moitié droite de la papille  $\sigma$  de H. evansi et de l'appendice génital de H. tambourinensis; ce sont en fait des détails du labium de ces Insectes.

antérieure et une autre postérieure de phanères (PAGÉS, 1961a). Chez les Parajapygidae, seule autre famille de Diploures présentant une telle papille, les soies forment un anneau complet. Les variations rencontrées sont uniquement d'ordre chétotaxique (PAGÉS, 1975). Il n'y a pas de «pénis».

# B) Cerques.

Ils sont portés par le dixième urite sur lequel ils s'articulent en deux points, un tergal, un sternal; ils sont soit pluri-articulés (Campodeoidea et Projapygoidea), soit fait d'un seul article (Japygoidea). Dans le premier cas ils sont mous, cylindriques, pourvus de soies disposées en verticilles assez réguliers, dans le second, ils sont très durs, de section triangulaire et les phanères sont disposés sans ordre bien apparent. Les cerques ne possèdent jamais de muscles intrinsèques.

1.— Campodeoidea. Ces appendices ne montrent aucun exutoire glandulaire différencié. Ceux des Procampodeidae sont courts, de 8-9 articles pourvu chacun de deux verticilles de soies; à leur base, dans l'abdomen, entre les septième et dixième urites, un massif cellulaire d'apparence glandulaire; sa structure paraît identique à celle des glandes préanales des Projapygoidea.

Ceux des Campodeidae ont été étudiés par CONDÉ (1955); je résume ici ses observations. La longueur est très variable: de 4 fois plus courts que le corps chez Campodea (C.) minor Wyg., à 2,5 à 3 fois plus longs chez les cavernicoles. Il y a une partie proximale, désignée par les auteurs sous le nom de «base», découpée plus ou moins nettement en un nombre variable d'articles secondaires et qui présente près de son articulation avec le dixième urite une ligne de rupture (MARTENS, 1939), mais le cerque peut aussi se détacher au niveau même de son articulation. Vient ensuite un fouet composé d'articles primaires qui peuvent à leur tour se subdiviser en pseudoarticles secondaires; chez C. (C.) lubbocki Silv. par exemple chaque article primaire est divisé en huit articles secondaires. La chétotaxie peut être formée, soit de verticilles de macrochètes bien développés et de soies ordinaires grêles et longues, soit de macrochètes réduits ou nuls et de soies ordinaires courtes, très nombreuses; ce dernier cas est peu courant; citons C. (C.) fragilis Meinert qui a, aux stades jeunes, une chétotaxie du premier type, puis acquiert la seconde. Le nombre d'articles augmente au cours du développement postembryonnaire et atteint plus ou moins rapidement une limite supérieure assez stable, caractéristique d'une forme donnée; c'est aux dépens de la région distale de la base que se forment les nouveaux articles. La régénération est très fréquente.

Il faut citer le cas, jusqu'à présent unique, de Metriocampa (Austrocampa) spinigera Wom. dont le or montre, sur la face interne des trois articles proximaux des cerques, un ou deux phanères spiniformes à embase et qui sont donc des soies transformées; ce caractère sexuel secondaire est à rapprocher de celui que nous décrirons par la suite chez le Projapygidé, Symphylurinus blanguernoni Pagés. 2.— Projapygoidea (fig. 53). Leurs cerques sont caractérisés par la présence d'une fusule terminale, glabre, finement plissée longitudinalement, invaginable au repos à l'intérieur du dernier article pilifère d'où elle peut faire saillie sous la poussée de la sécrétion de la glande préanale correspondante dont elle est l'exutoire; cette glande s'étend le long de l'intestin postérieur, c'est-à-dire jusqu'à la limite entre les urites 5 et 6.

Le nombre d'articles est peu élevé, en général 15, souvent 10 ou 11 ou moins, le record est détenu par Projapyx incomprehensus Silv. qui en a 23. La longueur d'un cerque est au maximum égale à la moitié de celle de l'abdomen. L'article basal est annuliforme (ab), il reste fixé au segment 10 lorsque le cerque se détache du corps; les articles suivants peuvent se souder et ne montrer aucune séparation entre eux. Chez les Projapygidae, le complexe ainsi formé peut être beaucoup plus long que le reste du cerque (jusqu'à 3 fois) et souvent nettement plus large que les articles suivants; il montre, sauf chez les *Projapyx*, et uniquement chez les o adultes des autres genres (à une exception près), des processus internes spiniformes, souvent très développés, indurés, colorés en brun plus ou moins foncé, dont le nombre et la répartition sont variables d'une espèce à l'autre et même, entre les or d'une même espèce; ils ont pour origine soit des expansions purement tégumentaires pluricellulaires, soit des soies modifiées, mais toujours reconnaissables à leur position et au fait qu'il existe une ligne d'articulation plus ou moins nette à leur base (SAN MARTIN, 1962, 1963, SAN MARTIN et SANDULSKI, 1963); chez Symphylurinus blanguernoni Pagés, 1951, ce sont les embases des phanères de la face interne qui sont hypertrophiées, les soies elles-mêmes étant plus ou moins nettement élargies en lancette. Sur chaque article il y a presque toujours un verticille de soies courtes et un autre de soies longues; chaque verticille compte fondamentalement 8 soies; cette disposition, très constante, permet de reconnaître le nombre d'articles fusionnés du complexe proximal. Le nombre de soies, celui des articles fusionnés, l'importance des épines de la face interne semblent varier au cours du développement postembryonnaire, mais toujours dans d'assez étroites limites.

3.— Japygoidea. Les cerques, d'un seul article, sont caractérisés par leur grande dureté et leur forme. Ils sont arqués à l'extrémité distale qui est en crochet, à pointe dirigée vers le haut et le plan sagittal de l'animal; leur section transversale est triangulaire, la face externe est presque verticale et limitée par deux carènes, souvent obsolètes, issues des deux cavités articulaires. Le bord interne est pourvu d'une (ou plusieurs) dent, précédée de tubercules et suivie de denticules. Ces productions sont, soit arrondies, soit aiguës, l'une ou l'autre des catégories indiquées pouvant faire défaut; les tubercules sont très généralement disposés sur deux rangées superposées, rarement plus (*Oncojapyx perarmatus* Pagés, 1952c), les denticules sur une seule, exceptionnellement deux, très rarement plus. Chez les Parajapygidae l'armature des deux cerques est pratiquement identique et consiste en une seule rangée de cinq dents, très rarement 4 (deux espèces) ou 6 (une espèce). Chez les autres Japygoidea, l'armature des marges

internes est normalement différente pour les deux cerques d'une espèce donnée et joue un grand rôle (trop grand à mon avis) dans la création des genres. La forme des cerques et leur armature peuvent présenter un certain dimorphisme sexuel, en général très faible chez les Japygidae et Parajapygidae (PAGÉS, 1975), beaucoup plus accentué chez les Evalljapygidae (SMITH, 1959d, par exemple); il est inconnu chez les autres familles. La chétotaxie est composée de macrochètes et de soies de tailles variées disposées sans ordre bien apparent; il semble cependant possible de reconnaître quatre verticilles, très irréguliers, de phanères longs ou courts; les cerques résulteraient donc de la fusion d'au moins quatre ou cinq articles. Le cas des cerques des Projapygidae dont les premiers articles sont généralement fusionnés et munis de productions spiniformes internes, rend plausible cette interprétation, bien qu'il ne s'agisse vraisemblablement pas du même phénomène évolutif.

La cuticule des cerques est perforée de multiples canaux donnant le passage, soit aux filets nerveux des minuscules sensilles particulièrement abondantes sur le crochet et la marge interne, soit aux conduits évecteurs des glandes tégumentaires. Chez les Parajapygidae, certaines de ces dernières, localisées sur la moitié basale de la face tergale du cerque, voient leurs débouchés différenciés en «plaques d'évaporation»: chaque pore excréteur s'ouvre sur le bord antéro-externe d'une minuscule aire circulaire, lisse et bombée; il est prolongé vers l'intérieur du cerque par un canal plus ou moins long, terminé par un réservoir abouché à une cellule glandulaire; chez quelques rares espèces, plusieurs de ces plaques sont recouvertes d'une sorte d'auvent à ouverture postéro-interne, chez d'autres, tous les pores débouchent sur le pourtour d'une seule plaque d'évaporation; la substance sécrétée coagule dans l'alcool et pourrait avoir une action répugnatoire. Les larves ont une seule plaque, mais ce nombre s'accroît par la suite jusqu'à une limite supérieure caractéristique d'une espèce donnée et certaines plaques peuvent devenir nettement plus grandes que les autres.

Les larves 1 et 2 des Japygoidea n'ont pas de forceps sclérifiés, mais deux processus coniques inermes, recouverts de minuscules phanères; à partir du stade 3 (asexué), les cerques sont déjà parfaits et correspondent plus ou moins bien à ceux des adultes; cependant, chez *Occasjapyx* (Japygidae) SILVESTRI (1948b) a décrit des larves asexuées dont les cerques sont très différents de ceux des adultes et rappellent ceux d'Evalljapygidae (*Nanojapyx* par exemple) ou de Parajapygidae du sous-genre *Grass-japyx* (PAGÉS, 1967, p. 79 et seq.).

Contrairement aux Campodeidae, la régénération doit être exceptionnelle; je ne l'ai jamais observée; chez les rarissimes individus, 4 ou 5 depuis que j'étudie ce groupe, ayant perdu un cerque (éventualité dont la probabilité est très faible compte tenu de la constitution de ces appendices et de la biologie de ces Insectes), je n'ai remarqué qu'une lame de cicatrisation, tendue entre les condyles et l'orifice anal, très fortement colorée en brun rouge; il faut noter que cette amputation ne condamne pas forcément le Japyx à l'inanition, la capture des proies au moyen des cerques n'étant pas obligatoire (PAGÉS, 1967).

#### RÉSUMÉ

L'examen de représentants de tous les types de Diploures actuellement connus et l'analyse des données éparses dans la littérature ont permis une étude d'ensemble sur la morphologie abdominale externe de ces Insectes.

- I. Les urites 1 à 7 constituent la première région de l'abdomen. Leurs sclérites sont séparés par des aires membraneuses sur lesquelles s'ouvrent les stigmates; il peut y avoir des styles, des vésicules exsertiles, des organes ou appendices coxaux ou subcoxaux. Les plaques tergales comportent primitivement (Dinjapygidae) une antécosta précédée d'une précosta et suivie d'un tergite flanqué de 2 paratergites. La précosta tend à disparaître et finalement l'antécosta forme le bord antérieur de la plaque tergale; à ce stade, un apodème transversal isole en arrière de l'antécosta une sorte de prétergite. Chez les Rhabdura, les plaques tergales sont indivises, il n'y a pas de précosta et leurs bords antérieurs sont des antécostas. Les plaques sternales sont des coxosternites. Seuls les Japygoidea et Projapygoidea présentent un présternite, généralement pilifère qui, chez les Dinj-, Evallj- et Japygidae, porte 2 processus unciformes sur lesquels s'attachent des muscles intersegmentaires; le bord antérieur du présternite représente donc une précosta. Chez les autres familles de Diploures, ces processus n'existent pas. Le nombre de sclérites pleuraux varie de 0 (Proj.) à 5 (Dinj.); ce sont des sternopleurites dont le (ou les 2) plus antérieur est présegmentaire. Chez les Japygidae, les tergites peuvent présenter des angles latéraux postérieurs dont le nombre et l'importance varient suivant l'espèce, le stade du développement postembryonnaire et, quelquefois, le sexe, ceux du 7e tergite étant les plus développés. Chez les or d'Evalljapyx et chez Dipljapyx humberti l'extrémité distale des sternopleurites postérieurs du 7<sup>e</sup> urite est plus ou moins renflée, indurée, dentée ou tuberculée et les marges latérales du tergite sont aussi indurées, à surface irrégulière, ou tranchantes; on peut y voir un organe stridulant.
- II. Les urites 8 à 10 constituent la seconde région de l'abdomen. Les sclérites sont au contact les uns des autres, les aires membraneuses sont très réduites, voire nulles, il n'y a pas de stigmates. Le cas de certains Japygidae dont les urites de la première région tendent vers la structure du 8° et la présence de processus unciformes permettent d'admettre que ce dernier urite est constitué d'un tergum et d'un sternum, indivis, et de 2 sternopleurites, absents chez les Rhabdura. Au 9° urite des Japygoidea le tergum est indivis, le sternum n'est plus représenté que par un épaississement du bord antérieur de la face sternale, ayant valeur de présternite; les 2 sternopleurites sont triangulaires et plus ou moins au contact sur la ligne médiane. Chez les Rhabdura ces pièces tendent à fusionner et on arrive à un anneau cylindrique indivis. Le 10° urite des Japygoidea est d'une seule pièce, mais les carènes tergales et sternales ainsi que la présence de processus unciformes régressés permettent d'y reconnaître

un tergite auquel s'est soudée la valve supra-anale sclérifiée (= acropyge), 2 sternopleurites et un sternite prolongé par 2 valves infra-anales membraneuses; ces dernières sont sclérifiées et soudées au sternite chez les Parajapygidae (= hypopyge).

- III. Les appendices du «préabdomen» sont ensuite décrits et les principales variations par rapport aux types retenus sont indiquées. Il y a 2 types de styles, 3 de vésicules exsertiles et 5 d'appendices ou d'organes coxaux ou subcoxaux. Les interprétations suivantes sont proposées: 1) les styles sont des télopodites régressés; 2) par comparaison avec ce qui s'observe chez les Thysanoures, les appendices du premier sternite des Campodeidae et des Projapygoidea seraient des vésicules exsertiles modifiées; 3) homologie entre appendices + champs glandulaires des Campodeidae et organes subcoxaux des Japygoidae; 4) en se basant sur la structure du premier sternite des Japygoidea et principalement des Japygidae, on peut envisager aussi l'hypothèse d'un syncoxosternite, les styles étant les télopodites, les autres formations (vésicules exsertiles, organes glandulaires subcoxaux et médian) des endites des 3 articles du protopodite. Dans cette dernière hypothèse, les fossettes glandulaires des  $\circlearrowleft$  de Japygidae et d'Evalljapygidae seraient des coxalia interna, homologues aux glandes coxales des Myriapodes.
- IV. Papilles génitales et cerques sont étudiés dans les diverses familles. Si les papilles Q peuvent facilement se ramener à un type unique, celles des  $\circlearrowleft$  se répartissent entre 3 types: Japyx avec des appendices génitaux, Campodea et Projapyx sans appendices. Il n'y a pas de pénis, mais 3 (chez le seul Japygidae Centrjapyx tristani Silv.) ou 4 (chez les Campodeidae) valves membraneuses entourant le gonopore. Les cerques peuvent se ramener à 3 types: 1) Campodeoidea pluriarticulés, sans exutoire glandulaire apparent; 2) Projapygoidea pluriarticulés, terminés par une fusule servant d'orifice à des glandes situées dans le  $10^e$  urite; 3) Japygoidea d'un seul article, fortement indurés, pourvus sur la marge interne de denticules, dents et tubercules, sans orifices glandulaires différenciés, sauf chez les Parajapygidae (plaques d'évaporation). Par analogie avec ce qui s'observe chez les Projapygidae et compte tenu de la chétotaxie, les cerques des Japygoidea résulteraient de la fusion d'au moins 4 ou 5 articles proximaux.

# **SUMMARY**

The study of all known types of Diplura and analysis of the extant literature enable the A to give a general survey on external abdominal morphology of these Insects.

I. Urites 1 to 7 constitute the first region of the abdomen; sclerites are separated by membranous areas on which open the spiracles; it can exist styli, eversible vesicles, coxal or subcoxal appendages or organs. The tergal plate primitively presents

(Dinjapygidae) an antecosta preceded by a precosta and followed by a tergite on both sides of which lay paratergites; the precosta tends to disappear and finally the antecosta constitutes the anterior margin of the tergal plate. At this stage, behind the antecosta, a transverse apodeme isolates a sort of pretergite; in Rhabdura the tergal plates are entire, without precosta, their anterior margins are antecosta. The sternal plates are coxosternites; only Japygoidea and Projapygoidea show a presternite, generally piliferous, which in Dinj-, Evallj- and Japygidae, is provided with 2 unciform processes on which arise intersegmental muscles; the anterior margin of this presternite therefore represents an antecosta; in all the others families these processes are wanting. The number of pleural sclerites ranges from 0 (Proj.) to 5 (Dinj.); they are sternopleurites, the 1 (or 2) more anterior being presegmentary. In Japygidae the tergites often show lateroposterior angles, the number and the size of which depend of the species, postembryonary stages or the sex; in Evalljapyx or and both sexes of *Dipljapyx humberti* the distal end of the posterior sternopleurites of the 7th urite are more or less swollen, sclerotized, denticulate or tuberculate and the lateral margins of the tergite are also indurated, cutting or with an irregular surface; this can be considered as a stridulating organ.

II. Urites 8 to 10 constitute the second region of the abdomen; the sclerites are jointive, the membranous area beeing very reduced or absent; no stigmata. The case of some Japygidae in which urites of the first region tend to have the same structure than that of the 8th urite, and the presence of unciform processes, permit to consider that this last urite is constituted of a tergum and a sternum, both entire, and of 2 sternopleurites, absent in Rhabdura. In the 9th urite of Japygoidea the tergum is entire and the sternum only represented by a presternite, mere thickening of the anterior margin of the sternal area; the 2 sternopleurites are triangular and more or less jointive medialy. In Rhabdura all these sclerites tend to unite and finally form an undivided ring. The 10th urite of Japygoidea is of a sole piece but tergal and sternal carinae and obsolete unciform processes permit to detect a tergite to which the indurated supra-anal valve is united (= acropyge), 2 sternopleurites and a sternite followed by 2 infra-anal valves; these ones are indurated and united to the sternite in Parajapygidae (= Hypopyge).

III. The appendages and organs of the first region are described, as the major variations from the retained types: 2 types for styli, 3 for eversible vesicles, 5 for coxal or subcoxal appendages or organs. The following interpretations are proposed: 1) Styli are rudimentary telopodites; 2) by comparison with what is observed in Thysanura the appendages of the first sternite of Campodeidae and Projapygidae would be modified eversible vesicles; 3) the homology between appendages + glandular fields of Campodeidae and subcoxal organs of Japygidae; 4) founding upon the peculiar structure of the 1st abdominal sternite of Japygidae it is possible to consider the hypothesis of a syncoxite, the styli beeing the telopodites and the other formations (eversible vesicles, subcoxal and median glandular organs) endites

of the 3 articles of the primitive protopodite. If this assumption is true, the glandular fovea of  $\circ$  Japygidae and Evalljapygidae would be *coxalia interna*, homologous to the coxal glands of Centipedes.

IV. Genital papillae and cerci are studied in the different families. If the Q papillae can easily be reduced to one unique type, 3 are needed for the O: Japyx with genital appendages, Campodea and Projapyx without such formations. There never exists a penis but 3 (in the unique Japygidae: Centrjapyx tristani Silv.) or 4 (in Campodeidae) valves around the gonopore. The cerci can be reduced to 3 types: 1) Campodeoidea, many-jointed and with no terminal glandular orifice; 2) Projapygoidea, many-jointed and ending with an outlet for glands located in the 10th urite; 3) Japygoidea, unisegmented, strongly sclerotized, provided with denticules, teeth and tubercules, without glandular orifices except in Parajapygidea (evaporating plates). By analogy with what is observed in Projapygidae and taking into account chaetotaxy, the cerci of Japygoidea would at least result of the coalescence of the 4 or 5 proximal joints.

#### Abréviations utilisées dans les figures

aa: aire antérieure de soies courtes

ab: article annulaire basal

ac: acropyge act: antécosta

ag: appendice génital

an: anus

ap: aire postérieure de soies courtes

apst: apodème stylaire

bpg: bosse pourvue de poils «glandulaires»

c: complexe formé par un certain nombre d'articles coalescents

cq: emplacement d'un cerque

crs: carène sternale
crt: carène tergale
cs: condyle sternal
csd: cône secondaire
cst: cavité stylaire
ct: condyle tergal

cxs: coxosternite

d: disculus

dch: disque chitinisé des vésicules exsertiles des Parajapygidés

f: fossette glandulaire fu: fusule terminale

hyp: hypopyge

lm: lobe membraneux

lsec: limite antérieure atteinte par les soies à embase circulaire caractéristique

mb: membrane exsertile mg: manchon glandulaire

og: gonopore

ogm: organe glandulaire médian

op: opercule

osl: organe subcoxal latéral

ove: ouverture externe de la vésicule exsertile

p: pénis

pc: vestige du protopodite du cerque

pct: précosta

pe: pore énigmatique

pl: pli glabre

plé: plaque d'évaporation

pu: processus unciforme interne

r: réservoir glandulaire

sec: soie à embase circulaire

sg: soie glandulaire

sp: sternopleurite

sps: sternopleurite présegmentaire

ss: soie sensorielle (Figs 37, 45) ou emplacement des sensilles sétiformes (Fig. 43) ou sensille bacilliforme (Fig. 41)

st: style

stg: stigmate

tg: tergite

tgsp: limite vestigiale entre tergite et sternopleurite

va: valve antérieure

vp: valve postérieure

ve: vésicule exsertile

vi: valve infra-anale

vs: valve supra-anale

I: parcours théorique de la carène sternale

II: parcours théorique de la carène tergale

8: limite postérieure du 8e coxosternite

9: limite antérieure du 9e coxosternite

#### **BIBLIOGRAPHIE**

- BARETH, C. 1968. Biologie sexuelle et formations endocrines de *Campodea remyi* Denis. (Diploures Campodéidés). *Rev. Ecol. Biol. Sol* 5: 303-426.
- BARETH, C. et B. CONDÉ. 1972. Diploures Campodéidés des îles Salomon. Rev. Ecol. Biol. Sol 9: 235-256.
- 1981. Nouveaux Campodéidés des grottes d'Espagne. Revue suisse Zool. 88: 775-786.
- BARLET, J. 1974. La musculature thoracique d'Oncojapyx basilewskyi Pagés (Apterygotes Diplures). Bull. Ann. Soc. r. belge Ent. 110: 91-141.
- BARLET, J. et F. CARPENTIER. 1962. Le thorax des Japygidés. Bull. Ann. Soc. r. Ent. Belgique 98: 95-123.

- CHOU, I. 1966. Studies on Japygidae IV. (Insecta: Diplura). Acta zootaxon. Sinica 3: 115-119, pl. I-IV.
  - 1984. Studo de Japigedoj (VI) (Dipluroj: Japigedoj). *Entomotaxonomia* 6: 55-57. (En chinois avec résumé très succinct en espéranto).
- CONDÉ, B. 1955. Matériaux pour une monographie des Diploures Campodéidés. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, A, Zoologie 12: 1-203.
- 1960. Une anomalie sexuelle chez un Diploure Campodéidé. Bull. Soc. zool. Fr. 85: 361-363.
- 1982. Diploures Campodéidés de Papouasie. Revue suisse Zool. 89: 731-748.
- DENIS, J. R. 1949. Diplura, in P. P. GRASSÉ, Traité de Zoologie 9: 160-185, Masson éd.
- DRUMMOND, F. H. 1953. The eversible vesicles of *Campodea (Thysanura)*. *Proc. r. ent. Soc. London*, A, 28: 145-148.
- EWING, H. E. 1941. New North American genera ans species of Apterygotan Insects of the family Japygidae. *Proc. entom. Soc. Washington* 43: 69-75.
- GONZALEZ, R. H. 1964. *Japygoidea* de Sud America, 6: Revision de la familia *Dinjapygidae* (Womersley, 1939) (*Insecta: Diplura*). *Acta zool. Lilloana* 20: 113-128.
- GRASSI, B. 1886. I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. II. L'Japyx e la Campodea. Atti r. Acad. naz. Lincei, 4 (4): 543-606.
- 1888. I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. VII. Anatomia comparata dei Tisanuri e considerazioni generali sull'organizzazione degli Insetti. *Reale Acad. dei Lincei*, **4**, *Mem. Cl. Sc. fis. mat. nat.*, **4**, 1887: 435-606.
- JANETSCHEK, H. 1957. Über die mögliche phyletische Reversion eines Merkmals bei Felsenspringern mit einigen Bemerkungen über die Natur der Styli der Thysanuren (Ins.). Brotéria, Ciên. nat. 26: 1-22.
- MAKI, T. 1938. Studies on the thoracic musculature of Insects. *Mem. Fac. Sci. agr. Taihoku Univ.* 24: 1-343.
- MARCUS, H. 1947. Estructuras singulares de Dinjapyx marcusi (Silv.). Folia Univ. Cochabamba 1: 66-72.
- —— 1950. Los organos genitales de Dinjapyx marcusi (Silv.) Folia Univ. Cochabamba 4: 57-62.
- MARTEN, W. 1939. Zur Kenntniss von Campodea. Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere 36: 41-88.
- NASSONOV, N. V. 1887. K morfologii nizchikh nasiekomykh *Lepisma, Campodea* i *Lipura. Trud. Lab. Zool. Muz. moskov. Univ.* 3: 15-85.
- PACLT, J. 1957. Diplura. Genera Insectorum 212, 123 pp.
- PAGÉS, J. 1951a. Contribution à la connaissance des Diploures. Bull. sci. Bourgogne 13, suppl. mécan. N° 9, 97 pp.
- 1951b. Contribution à l'étude de la faune endogée du Sahara. *Projajapygidae (Diplura). Bull. Soc. ent. Fr.* 9: 129-136.
- 1952a. Parajapyginae (Insecta, Entotrophi, Japygidae) de l'Angola. Publ. cult. Comp. Diam. Angola, 13: 53-95.
- 1952b. Diploures Japygidés de Nouvelle-Zélande. Rec. Cant. Mus. 6: 149-162.
- 1952c. Japygidae (Insecta Diplura) du Congo belge (Première note). Rev. Zool. Bot. Afr., 46: 345-372.
- 1953. Diploures Projapygidés de Côte-d'Ivoire. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 25 (2): 489-494.
- —— 1954. Japyginae (Japygidae, Insecta Diplura) de la Yougoslavie et des régions limitrophes. *Bull. Mus. Hist. nat. Pays serbe*, A, 5-6: 235-264.
- —— 1957. Insecta Diplura, Japygidae, from Ethiopia. J. Linn. Soc. London, Zool. 43: 96-108.
- —— 1959. Remarques sur la classification des Diploures. Trav. Lab. Fac. Sci. Dijon, 26, 26 pp., 2 pl.
- —— 1961a. La reconnaissance du sexe chez les *Projapygidae (Insecta, Diplura)*. C.R. Acad. Sci. Paris 252: 1200-1202.

- PAGÉS, J. 1961b. Comparaison et interprétation des papilles génitales femelles des Diploures. C. R. Acad. Sci. Paris, 252: 2001-2003.
- —— 1967. Données sur la biologie de Dipljapyx humberti (Grassi) Rev. Ecol. Biol. Sol 4: 187-281.
- 1974. La question de la «périodomorphose» chez les Japygidés (Insectes Diploures). *Bull. Soc. zool. Fr.* 99: 279-282.
- 1975. Un Parajapygidé inédit des plages de la Côte caraïbe de Cuba récolté par M. L. Botosaneanu au cours de la seconde expédition biospéléologique cubano-roumaine à Cuba en 1973. *Internation*.
   J. Speleol., 6: 339-352.
- 1976. Dicellurata Genavensia. II. Le genre Epijapyx Silvestri 1932. Revue suisse Zool. 83: 685-694.
- —— 1977. Dicellurata Genavensia. IV. Espèces inédites de Japygoidea du Guatémala. Revue suisse Zool.
   84: 807-814.
- 1982. Dicellurata Genavensia. XI. Japygoidea (Insecta, Diplura) des Antilles. Revue suisse Zool. 89: 155-166.
- 1987. Dicellurata Genavensia. XIV. Japygoidea du Sud-Est asiatique. N° 5. Revue suisse Zool. 94: 41-47.
- SAN MARTIN, P. R. 1962. Symphylurinus cuelloi n. sp. del Uruguay (Diplura, Projapygidae). Rev. bras. Biol. 22: 401-412.
- 1963. *Pentacladiscus* y *Biclavula*, dos generos nuevos de *Projapygidae* (*Diplura*) de Sudamerica. *Comm. zool. Mus. Hist. nat. Montevideo* 7 (100): 33 pp., 11 pl.
- SAN MARTIN, P. R. et R. SANDULSKI. 1963. Symphylurinus monoglandularis n. sp. (Projapygidae, Diplura) del Uruguay. Descripción y consideraciones morfologicas. Rev. Soc. ent. Argentina 26: 21-27.
- SILVESTRI, F. 1899. Breve descrizione comparativa di *Lepidocampa* Oudms. con *Campodea* West. *Ann. Mus. nac. Buenos Aires*, 6: 391-396.
- 1911. Materiali por lo studio del Tisanuri. XII. Un novo genere e undici specie nove di Japygidae dell'America settentrionale. *Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici*, 5: 72-87.
- 1948a. Distribuzione geographica di alcuni piccoli Artropodi. I. *Procampodea brevicauda* Silv. (Insecta Diplura). Boll. Zool. Torino 15: 19-24.
- 1948b. Descrizioni di alcuni *Japyginae (Insecta Diplura)* del Nord America. *Boll. Lab. Ent. agr. Portici* 8: 118-136.
- —— 1948c. Specie di *Japygidae (Insecta Diplura)* finora raccolti nel Messico. *Boll. Lab. Ent. agr. Portici* 8: 297-320.
- 1948d. Contributo alla conoscenza degli *Japygidae (Insecta Diplura)*. Rend. dell'Acad. dei XL. 3 (27): 3-115.
- SMITH, L. S. 1959a. *Japygidae* of South America I. New genus and species of the *Dinjapyginae* (*Diplura*). *Proc. ent. Soc. Washington* 61: 27-32.
- —— 1959b. The Japygidae of North America 1 *Provalljapyginae* and *Nanojapyx*. *Pan-Pacif*. *Entomologist* 35: 97-107.
- —— 1959c. The *Japygidae (Diplura)* of North America, 3. *Occasjapyx* Silvestri and *Hecajapyx* n. gen. *Ann. ent. Soc. America* 52: 363-368.
- —— 1959d. Japygidae of North America, 4. New species of Evalljapyx with twenty-four antennal segments (Diplura). Proc. ent. Soc. Washington 61: 267-274.
- —— 1960a. Japygidae of North America, 6. New species of Evalljapyx with 26 antennal segments. J. Kansas ent. Soc. 33: 1-6.
- —— 1960b. The family *Projapygidae* and *Anajapygidae* (*Diplura*) in North America. *Ann. ent. Soc. America* 53: 575-583.

- SMITH, L. S. 1961. *Japygidae* of North America, 8. Postembryonic development of *Parajapyginae* and *Evalljapyginae* (*Insecta*, *Diplura*). *Ann. ent. Soc. America* 54: 437-441.
- —— 1964a. Japygidae of North America 10. The genus Ctenjapyx (Diplura). Pan-Pacif. Entomologist, 40: 33-36.
- —— 1964b. Japygidae of North America 11. The genus Hecajapyx. Pan-Pacif. Entomologist 40: 37-39.
- SMITH, L. S. et R. H. GONZALEZ. 1964. *Japygidae* of South America 4. The genus *Austrjapyx* and descriptions of new species. *Ann. ent. Soc. America* 57: 159-164.
- SNODGRASS, R. E. 1931. Morphology of the Insect abdomen. Part I. General structure of the abdomen and its appendages. Smithson. misc. Collect. 85 (6): 128 pp.
- —— 1935. Principles of Insects morphology. *McGraw-Hill Book Company*, New York & London, éd., IX + 667 pp.
- VERHOEFF, K. 1904. Zur vergleichenden Morphologie und Systematik der Japygiden. Arch. Naturg. Berlin, 70 (1): 63-114.
- Womersley, H. 1934. On the Australian species of *Japygidae (Thysanura)*. Trans. Proc. r. Soc. S. Austral. 58: 37-47.
- 1939. Primitive Insects of South Australia. Handb. Flora Fauna S. Austral., Adélaïde, 322 pp.

