

**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:** De la phylogénie des Cholevidae et des familles apparentées  
(Coleoptera, Cholevidae)  
**Autor:** Perreau, Michel  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-740097>

### **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:** 14.01.2026

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

DE LA PHYLOGÉNIE DES CHOLEVIDAE  
ET DES FAMILLES APPARENTÉES  
(COLEOPTERA, CHOLEVIDAE)

par

**Michel PERREAU \***

---

ABSTRACT

The phylogeny of the Cholevidae is discussed, and a revised classification is proposed using two characters of the female genitalia (spermatheca and spiculum ventrale). The Agyrtodinae, Eucatopinae, Anemadinae and Eocatopini are redefined, one tribe is elevated to subfamily rank, and one subfamily is synonymized.

INTRODUCTION

La première étude générale de la phylogénie des Cholevidae est celle de Jeannel (1936), travail dans lequel l'auteur donne une première définition précise de cette famille qu'il nomme alors Catopidae Thomson, 1862. La classification qu'il en donnait était presque exclusivement fondée sur l'évolution de l'édéage et du segment génital des mâles. Elle comprenait ainsi les sous-familles suivantes:

- Les Eucatopinae caractérisés par un édéage à tegmen sans lame basale, les styles directement insérés sur le lobe médian. Cette sous-famille contenait deux tribus: Ptomaphagini et Eucatopini.
- Les Nemadinae avec un édéage complet, un segment génital non réduit, une lame basale du tegmen non réduite, sans suture clypéo-frontale et avec un seul article dilaté aux tarses antérieurs mâles. Elle contenait trois tribus: Nemadini, Agyrtodini, Oritocatopini.
- Les Anemadinae avec un édéage complet, un segment génital non réduit, mais avec une lame basale du tegmen réduite, une suture clypéo-frontale, et deux articles dilatés aux tarses antérieurs des mâles. Elle comprenait la tribu des Anemadini et celle des Paracatopini.

---

\* 12, rue Le Regrattier, 75004 Paris, France.

- Les Catopinae avec un édéage complet, mais avec un segment génital mâle réduit et des tarsi antérieurs de cinq articles dans les deux sexes. Elle contenait la tribu des Cholevini et celle des Catopini.
- Les Bathysciinae avec un édéage complet, un segment génital mâle réduit, et les tarsi antérieurs de quatre articles chez la femelle. Elle comprenait la tribu des Antroherponini et celle des Bathysciini.

Il faut noter dès à présent pour éviter les confusions que certains auteurs (Crowson, 1967; Peck, 1983; Newton, 1985) considèrent la famille des Cholevidae comme une sous-famille des Leiodidae Leach, 1817 *sensu lato* qui comprend aussi les sous-familles des Coloninae Horn, 1880, Camiarinae Jeannel, 1911, Leiodinae, et parfois suivant les auteurs: Leptininae Leconte, 1866, Catopocerinae Hatch, 1927, et Glacicavicolinae Westcott, 1968. Nous pensons que ces différences ne sont pas fondamentales, l'important étant de s'accorder sur les relations phylogénétiques entre ces groupes. Tant que ces familles (ou sous-familles) ne représentent pas avec certitude des groupes monophylétiques, il est possible que la prudence conduise à les regrouper; toutefois, pour des raisons de commodité, nous les conserverons dans cet article sous forme de familles indépendantes. D'ailleurs le monophylétisme de l'ensemble des Leiodidae *sensu lato* n'est pas établi avec certitude.

En 1964, Szymczakowski isole la tribu des Ptomaphaginini de celle des Ptomaphagini et la sous-famille des Ptomaphaginae pour contenir ces deux tribus.

En 1979 Zwick montre que la famille doit s'appeler Cholevidae Kirby, 1837 et non Catopidae Thomson, 1862, il émet un doute sur la séparation des Nemadinae et des Anemadinae et exhibe certains caractères primitifs chez les Agyrtonini.

En 1985 Newton élève la tribu des Oritocatopini (qu'il considère comme sous-tribu) au rang de sous-famille (ou de tribu selon lui) et transfère la tribu des Agyrtonini dans la famille des Camiariidae. Newton n'explique pas ces changements dans son article mais nous allons voir par la suite que des changements dans la position de ces groupes sont justifiés.

Les édéages complets et les segments génitaux non réduits du type des Nemadinae et des Anemadinae, sont évidemment des caractères primitifs et la conception de Jeannel souffre de les avoir regroupés à défaut de pouvoir reconnaître les souches primitives de chacune des lignées évoluées. En retirant des Nemadinae les Oritocatopini et les Agyrtonini, Newton accroît l'homogénéité de cette sous-famille, mais la position de ces deux derniers groupes n'en est pas clarifiée pour autant. Nous établissons dans cet article la position des Oritocatopini, mais celle des Agyrtonini reste encore imprécise.

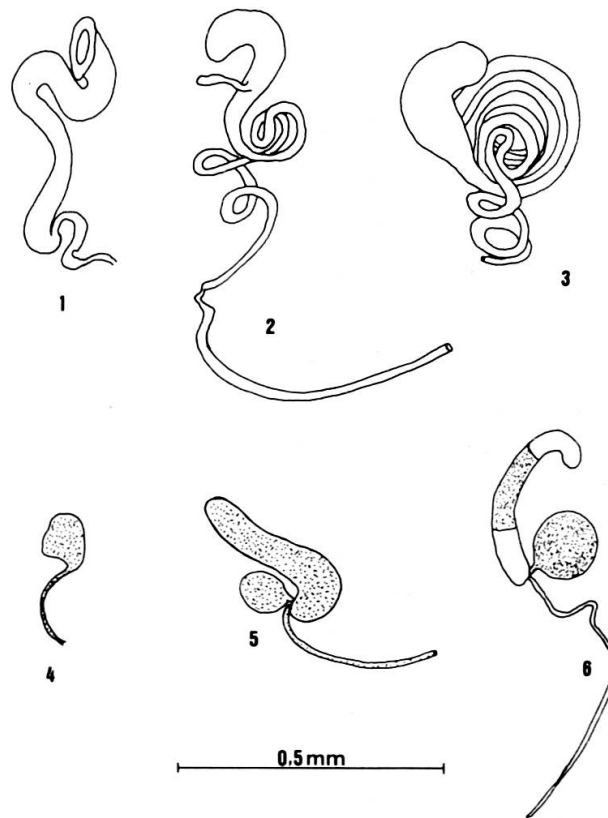
Deux caractères sont utilisés dans cette étude: une structure spécialisée de la spermatheque, et la présence ou l'absence d'un spiculum ventrale soudé au ventrite VIII des femelles.

## STRUCTURE DE LA SPERMATHÈQUE

La structure de la spermathèque des femelles apporte quelques renseignements sur les liens de parenté unissant certains groupes.

Deux principaux types de spécialisation de la spermathèque sont facilement reconnaissables chez les Cholevidae:

- Le premier est caractérisé par une très forte scérification des deux extrémités, la partie centrale, plus ou moins étendue restant membraneuse. Le spermiducte est très étroit et la transition entre le spermiducte et la spermathèque est tranchée. Nous le noterons par la suite type 1 (figure 6).
- Le second est caractérisé par une légère sclérification uniforme qui lui donne une certaine rigidité et donc une forme constante, souvent caractéristique de l'espèce. Le spermiducte s'élargit progressivement de telle manière que la transition avec la spermathèque est souvent difficile à localiser sans une coloration adaptée (voir plus loin). Nous l'appellerons par la suite type 2 (figures 1 à 3).



FIGURES 1 à 6.

Spermathèque de: — 1: *Ptomaphagus nepalensis* Perreau. — 2: *Ptomaphagus palpaloides* Perreau.  
— 3: *Ptomaphagus oribates* Szymczakowski. — 4: *Eocatops incisipennis* Saulcy. — 5: *Catops nigricans* Spence. — 6: *Antrocharis querilhaci* (ssp. *dispar*) Abeille.

- Les autres espèces ont une spermathèque atypique (à quelques exceptions près: *Paranemadus striatopunctatus* Zwick, 1979), le plus souvent membraneuse, et ayant rarement une forme définie (figures 4 et 5).

Ces formes sont très faciles à distinguer sur une préparation colorée au noir chlorazole qui donne aux membranes une teinte bleu-noir et laisse aux parties sclérifiées leur coloration brune (Carayon, 1969).

Le type 1 ne se rencontre que chez les Bathysciinae dont il est un caractère distinctif. Ce type est remarquablement constant, les variations ne portent que sur l'étendue des deux zones sclérifiées et sur l'allongement. C'est évidemment un caractère apomorphe qui, combiné à la réduction des tarsi antérieurs à quatre articles chez les femelles fait de la sous-famille des Bathysciinae un groupe monophylétique.

Le type 2 est aussi un caractère évolué. Une étude histologique serait intéressante pour savoir à quelle structure cellulaire il correspond. Il est très probablement apomorphe, et l'ensemble des espèces qui présente ce type de spermathèque a une très forte probabilité d'être monophylétique. Ce groupe comprend les sous-familles des Ptomaphaginae, celle des Eucatopinae, et la tribu des Oritocatopini.

L'ensemble des autres groupes: Nemadinae, Anemadinae et Cholevinae est évidemment paraphylétique.

D'autres spécialisations de la spermathèque se rencontrent dans les familles des Leiodidae et des Camiariidae, mais elles sont de natures différentes et leur importance phylogénétique sera étudiée dans un travail ultérieur.

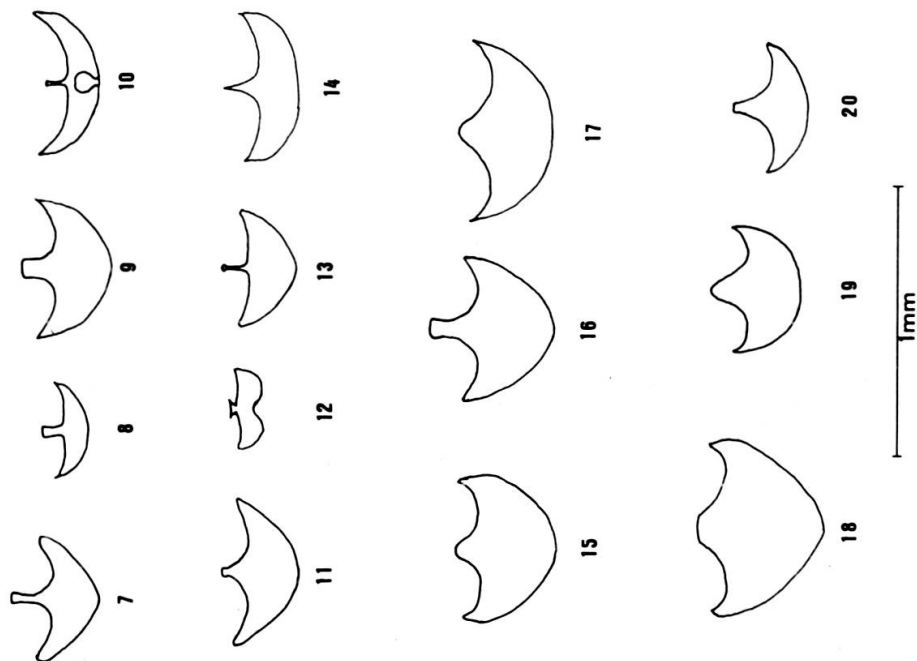
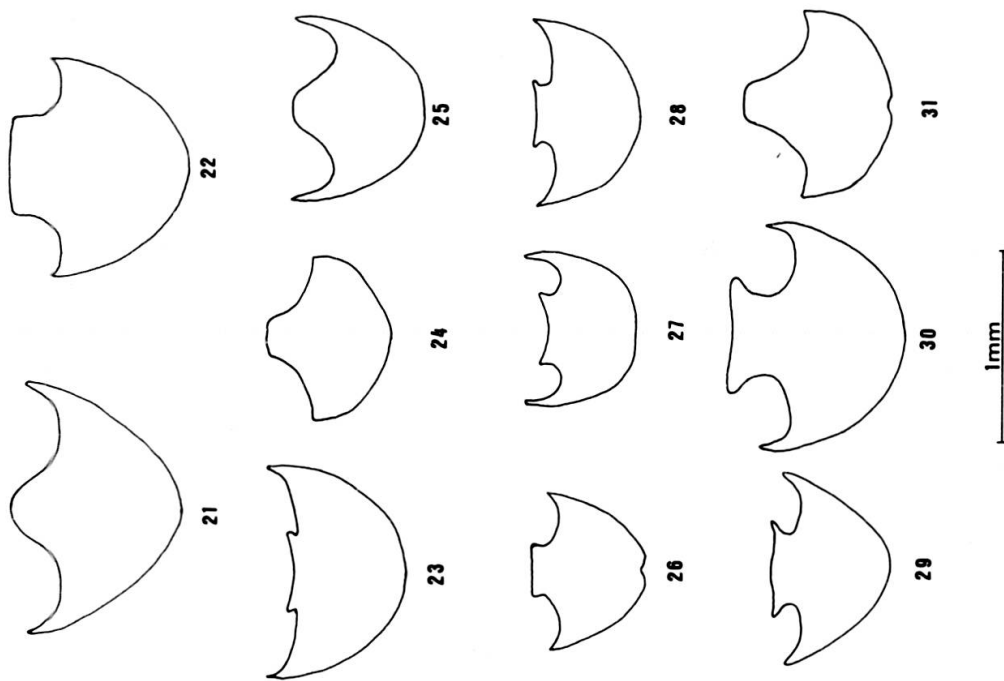
---

FIGURES 7 à 20.

Ventrite VIII femelle et spiculum ventrale de: — 7: *Neocamiarus Kuscheli* Jeannel (Camiariidae). — 8: *Scotocryptini* sp. (Leiodidae). — 9: *Neopelatops edwardsii* Jeannel (Leiodidae Neopelatopini). — 10: *Agathidium (Neocele) varians* Beck (Leiodidae Agathidiini). — 11: *Leiodes* sp. (Leiodidae Leiodini). — 12: *Colon (Myloechus) brunneus* Latreille (Colonidae). — 13: *Micronemadus pusillimus* Kraatz. — 14: *Nemadus arunensis* Perreau. — 15: *Namadeus acicularis* Kraatz. — 16: *Attaephilus arenarius* Hampe. — 17: *Attumbra josephinae* Saulcy. — 18: *Catopsimorphus rougeti* Saulcy. — 19: *Nargus wilkini* Spence. — 20: *Nargus anisotomoides* Spence.

FIGURES 21 à 31.

Ventrite VIII femelle et spiculum ventrale dans le genre *Choleva*: — 21: *Choleva (Cholevopsis) major* Fairmaire. — 22: *Choleva* (s. str.) *nivalis* Kraatz. — 23: *Choleva* (s. str.) *reitteri* Petri. — 24: *Choleva* (s. str.) *agilis* Illiger. — 25: *Choleva* (s. str.) *kocheri* Henrot. — 26: *Choleva* (s. str.) *bicolor* Jeannel. — 27: *Choleva* (s. str.) *glauca* Britten. — 28: *Choleva* (s. str.) *cisteloides* Frölich. — 29: *Choleva* (s. str.) *angustata* Fabricius. — 30: *Choleva* (s. str.) *jeanneli* Britten. — 31: *Choleva* (s. str.) *elongata* Paykull.



## SPICULUM VENTRALE

La plupart des Cholevidae présentent un spiculum ventrale soudé au ventrite du segment VIII comme chez de nombreux Coléoptères Polyphaga, mais ce caractère est absent chez certaines espèces. Les groupes de Cholevinae qui le possèdent sont: les Bathysciinae (figures 46 à 58), les Cholevinae (figures 16 à 45), les Anemadini (figure 15), les Agyrtodini et les Nemadini à l'exception du genre *Eocatops* (figures 13 et 14). Il est absent chez les *Eocatops*, les Oritocatopini, les Ptomaphaginae et les Eucatopinae. Exceptés les *Eocatops* (seulement 16 espèces), il correspond donc à l'ensemble des groupes dont la spermathèque n'est pas de type 2.

Cet organe a déjà été représenté par Zwick (1979) chez *Catoposchema tasmaniae* Jeannel (il l'attribue au segment 6 en ne comptant que les segments visibles), mais cet auteur n'en a pas tiré toutes les conséquences qui s'imposaient.

Rappelons que cet organe sert de point d'insertion musculaire et est originaire du segment VII (la membrane intersegmentaire VII-VIII passe en arrière du spiculum ventrale) et serait constitué des vestiges de l'entonnoir du gonopore primaire (Deuve, 1987). Il est donc difficile sans autre information de décider si son absence est primitive ou secondaire, cependant, le grand nombre d'espèces qui le possède dans les groupes apparentés renforce l'hypothèse que son absence soit un caractère évolué.

En dehors des Cholevidae mentionnés, cette apophyse se retrouve dans d'autres groupes apparentés: de nombreux Leiodidae (figures 8 à 11) et certains Camiaridae (figure 7), les Colonidae (figure 12). Il est absent chez les *Leptinus*.

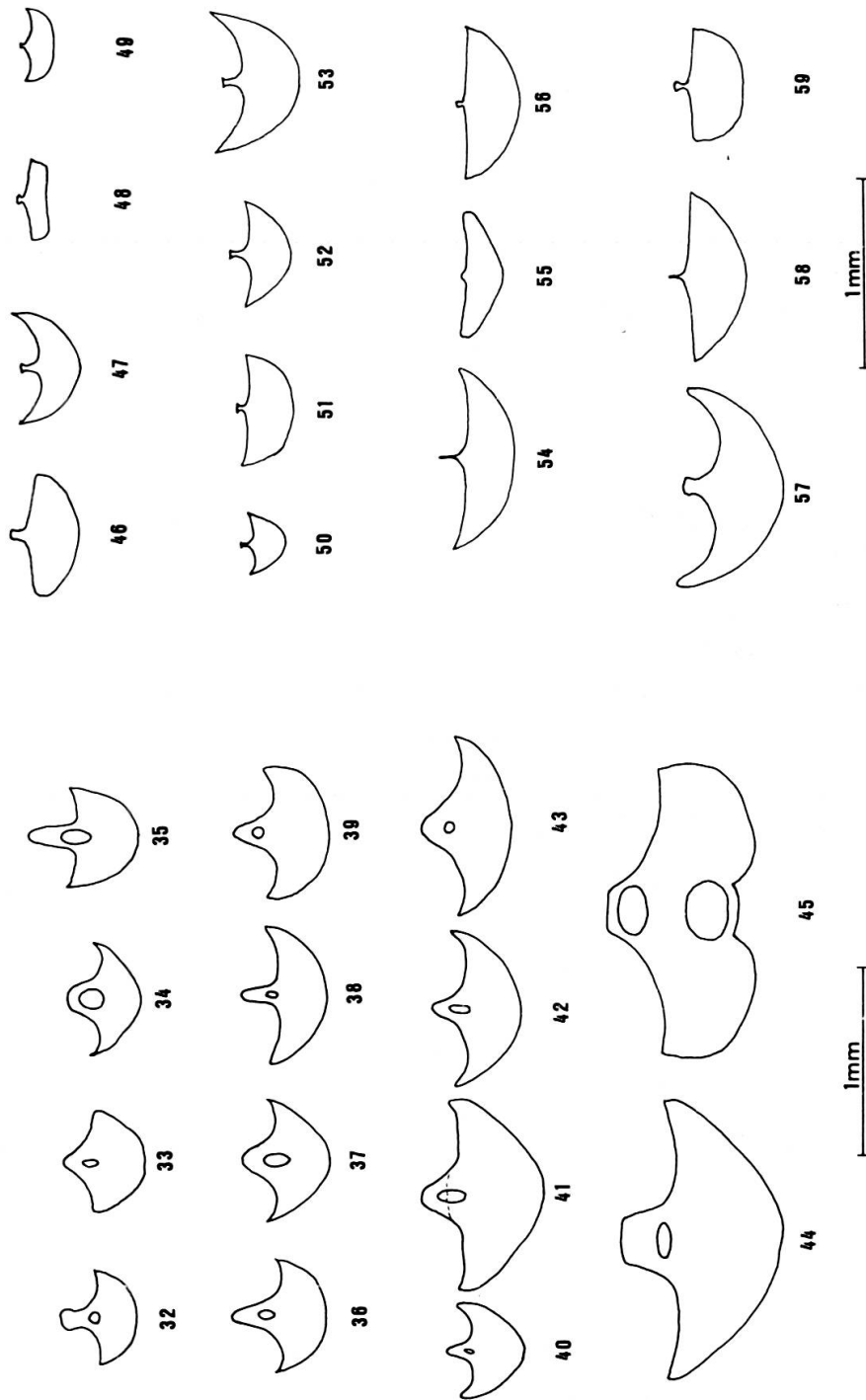
Par ailleurs, la forme du spiculum ventrale peut souvent servir à reconnaître les espèces sur les femelles: les figures 21 à 31 en donnent des exemples dans le genre *Choleva*, les figures 32 à 45 dans le genre *Catops*.

## FIGURES 32 à 45.

Ventrite VIII femelle et spiculum ventrale dans le genre *Catops*: — 32: *Catops subfuscus* Kellner. — 33: *Catops speluncarum* Reitter. — 34: *Catops zariquieyi* Jeannel. — 35: *Catops hybridus* Reitter. — 36: *Catops neglectus* Kraatz. — 37: *Catops tristis* Panzer. — 38: *Catops nigriclavus* Gerhardt. — 39: *Catops nigita* Erichson. — 40: *Catops fuliginosus* Erichson. — 41: *Catops nigricans* Spence. — 42: *Catops fuscus* Panzer. — 43: *Catops loebli* Perreau. — 44: *Catops picipes* Fabricius. — 45: *Catops kulzeri* Jeannel.

## FIGURES 46 à 58.

Ventrite VIII femelle et spiculum ventrale chez les Bathysciinae: — 46: *Neobathyscia fabiani* Dodero. — 47: *Neobathyscia mancinii* Jeannel. — 48: *Boldoria ghidini* Lona. — 49: *Boldoria aculeata* Jeannel. — 50: *Bathysciola schiodtei* Kiesenwetter. — 51: *Speonomus ochsi* Coiffait. — 52: *Speonomus stygius* Dieck. — 53: *Speonomus diecki* Saulcy. — 54: *Royerella tarissani* Bedel. — 55: *Pangaeniola casalei* Etonti & Etonti. — 56: *Pholeuon (Parapholeuon) gracile* Frivaldzky (ssp. *bokorianus*). — 57: *Leptodirus hohenwarti* Schmidt. — 58: *Antroherpon hoermanni* Apfelbeck. — 59: *Gesciella deliotti* Giachino et Guéorgiev.





## NOUVELLE DÉFINITION DES SOUS-FAMILLES

Comme conséquence des remarques précédentes, nous proposons de nouvelles définitions de certaines sous-familles de Cholevidae dont nous allons passer en revue succinctement le contenu.

Eucatopinae Jeannel, 1921 *sensu novo*

Comme nous l'avons vu, l'ensemble des espèces présentant une spermathèque du second type est très certainement monophylétique, c'est ce qui nous amène ici à les réunir dans une seule sous-famille qui prend donc le nom de Eucatopinae Jeannel, 1921 *sensu novo*. Ce groupe ne présente pas de spiculum ventrale.

Jeannel avait déjà remarqué que «Chez les *Oritocatops*, les épisternes mésothoraciques sont fusionnés aux épimères et les épisternes métathoraciques sont très étroits, cette structure rappelant celle des *Eucatops*» (Jeannel, 1936: 97). Mais il conclut plus loin: «cette ressemblance est le fait d'une convergence et non l'indice d'une parenté». Il semble que cette ressemblance soit plus profonde que Jeannel ne le supposait et traduise réellement un lien de parenté.

Cette sous-famille comprend trois tribus: Ptomaphagini Hatch, 1928 (avec 2 sous-tribus: Ptomaphagina Hatch, 1928, Ptomaphaginina Szymczakowski, 1964), Eucatopini Jeannel, 1921, et Oritocatopini Jeannel, 1936.

- Les Eucatopini sont très individualisés, ils présentent un édéage de forme très particulière (Jeannel, 1936) et toujours un style assez long dans le sac interne, c'est assurément un groupe monophylétique.
- Les Ptomaphagini présentent une structure d'édéage très homogène, avec également un style dans le sac interne. L'homologie des styles du sac interne chez les Eucatopini et les Ptomaphagini est difficile à établir avec certitude tant la structure interne de l'édéage est complexe dans ces groupes, mais la réponse à ce problème apporterait quelques éléments sur les liens de parenté entre les trois tribus qui composent la sous-famille des Eucatopinae ainsi définie.
- Les Oritocatopini ont un édéage complet. Cette tribu comprend les formes les plus primitives de la sous-famille.

Agyrtodinae Jeannel, 1936 *stat nov.*

Les Agyrtodini présentent un certain nombre de caractères primitifs qui rendent la sous-famille des Nemadinae particulièrement inhomogène même lorsque l'on en a retiré les Oritocatopini. A l'absence de carène frontale et la forme grêle des palpes maxillaires dont le dernier article est allongé, caractères utilisés par Jeannel, s'ajoutent plusieurs autres caractères remarqués par Zwick (1979):

- Cavités mésocoxales séparées.
- Larves avec cinq ommatidies isolées.

Ces raisons nous conduisent à considérer ce groupe comme une sous-famille à part entière. Il faut noter que Newton (1985) le place parmi les Camiaridae sans explication, mais la famille des Camiaridae est insuffisamment caractérisée pour le moment.

#### Anemadinae Hatch, 1928 *sensu novo*

Anemadinae Hatch, 1928; *sensu* Jeannel, 1936

Nemadinae Jeannel, 1936. Syn. n.

Une fois retirés les Oritocatopini et les Agyrtodini, les Nemadinae partagent de nombreux caractères avec les Anemadinae, même si ces caractères sont primitifs. Les seules distinctions invoquées par Jeannel (1936) sont: la réduction de la lame ventrale du tegmen, la présence d'une suture clypéo-frontale, le nombre d'articles dilatés des mésotarses chez le mâle. Or, la réduction de la lame ventrale du tegmen s'observe aussi dans le genre *Micronemadus* Kraatz, qui présente par ailleurs les deux autres caractères des Nemadini. De même la suture clypéo-frontale est visible, quoique nettement moins forte et moins arquée, chez plusieurs espèces de *Nemadus*: entre autres, *Nemadus colonoides* Kraatz, *Nemadus arunensis* Perreau. Zwick (1979) a signalé d'autres espèces présentant des caractères intermédiaires. La séparation au niveau de la sous-famille n'est donc pas justifiée, et nous considérons ces groupes comme synonymes.

Par ailleurs, l'importance de la présence ou de l'absence de spiculum ventrale nous conduit à élever le genre *Eocatops* qui ne le possède pas au rang de tribu. Dans ce cas encore l'hypothèse d'une disparition secondaire est probable, mais il y a tout lieu de penser qu'elle s'est faite indépendamment chez les Eucatopinae et chez les Eocatopini.

Les Nemadinae ainsi définis comprennent donc quatre tribus: Eocatopini Jeannel, 1936, stat. nov., Nemadini Jeannel, 1936, Anemadini Hatch, 1928, Paracatopini Jeannel, 1936. Mis à part les Agyrtodinae, les Anemadinae regroupent les formes les plus primitives de Cholevidae, au moins pour ce qui est de la structure de l'édéage, du segment génital et de la spermathèque.

#### Cholevinae Kirby, 1837

Cette sous-famille était divisée en deux tribus par Jeannel (1936): Cholevini Kirby, 1837, Catopini Chaudoir, 1845. Ce point de vue a été contesté par Iablokoff-Khnzorian (1975) qui les a réunies. En effet, peu de caractères permettant de les distinguer ne sont sans exception. Pourtant, ces caractères sont nombreux et parfois importants:

- Styles grêles (Catopini) ou épais (Cholevini).
- Premier article des tarses intermédiaires dilaté chez le mâle (Catopini), ou non dilaté (Cholevini).

- Suture clypéo-frontale absente (Catopini) ou présente (Cholevini).
- Eperons des tibias lisses (Catopini) ou denticulés (Cholevini).
- A ces caractères déjà mentionnés dans la littérature, il convient d'ajouter chez les Catopini la présence d'une fossette sur le ventrite VIII des femelles, juste en arrière du spiculum ventrale, et son absence chez les Cholevini. Mais une exception doit aussi être signalée pour ce caractère: le *Catoptrichus frankenhauseri* Manneheim ne possède pas cette fossette.

Seule la présence d'épines sur les éperons des tibias semble ne pas présenter d'exception. Cependant, devant l'accumulation, on ne peut pas douter que la séparation des deux tribus est bien justifiée, probablement, la tribu des Catopini est même monophylétique. La complexité des mécanismes d'expression et de répression des gènes suffit pour expliquer des exceptions rencontrées sur des caractères évolués.

#### Bathysciinae Horn, 1880

Cette sous-famille a de loin fait l'objet du plus grand nombre de travaux. Pourtant, les conceptions sur sa phylogénie n'ont guère évolué depuis les deux ouvrages initiaux de Jeannel (1911, 1924). Deux tribus sont reconnues: Antroherponini Jeannel, 1910 et Bathysciini Horn, 1880. La première est définie par deux apomorphies qui en font un groupe monophylétique:

- Ongles dilatés en palettes.
- Partie antérieure de la tête allongée, l'insertion antennaire se trouvant pour cette raison au quart postérieur de la tête et non au milieu comme chez les Bathysciini.

La tribu des Bathysciini est paraphylétique et a donné bien du fil à retordre à tout ceux qui se sont attachés à en débrouiller la phylogénie.

Jeannel (1924) reconnaissait 5 divisions fondées sur la réduction du nombre d'articles des tarses antérieurs mâles, la présence ou l'absence de corbeilles d'épines à l'apex des tibias et la longueur du premier article antennaire.

En 1967, Laneyrie reprenant une idée de Jeannel (1955) utilise uniquement l'évolution de la structure du sac interne de l'édéage, et aboutit à une classification complètement différente de celle de Jeannel de 1924. La conception de Laneyrie a été amplement critiquée par la suite (Racovitza, 1974, Gueorguiev, 1976) et nous n'y reviendrons pas ici.

En 1976 Georguiev revient aux conceptions de Jeannel de 1924, et montre que l'allongement des antennes n'a pas l'importance supposée par ce dernier. Ceci le conduit à réunir deux des cinq divisions. Par ailleurs, il élève ces divisions au rang de sous-tribu et crée la sous-tribu des Ghidiniina pour y inclure deux genres qui ne «rentrent pas» dans les autres sous-tribus. De plus cet auteur interprète la structure à cinq articles aux tarses antérieurs des mâles comme l'acquisition d'un article supplé-

mentaire par rapport à la structure à quatre articles. Pourtant de nombreuses espèces à nombre réduit d'articles tarsaux s'observent chez les familles apparentées (Leiodidae) et il est bien plus logique de considérer la forme à quatre articles comme plus évoluée par réduction du nombre de tarsomères.

Depuis, Vailati (1988) a montré que les deux genres formant les Ghidiniina sont en fait étroitement apparentés au genre *Boldoria* ce qui invalide d'une part la sous-tribu des Ghidiniina, et d'autre part la définition de celle des Pholeuonina qui contient le genre *Boldoria*.

La difficulté d'établir des lignées homogènes vient en partie du fait que les Bathysciini sont un groupe paraphylétique. La situation est paradoxale, car on dispose d'un certain nombre de caractères dont on pourrait penser qu'ils sont importants:

- Réduction du nombre d'articles des tarses antérieurs mâles de cinq à quatre.
- Présence ou absence de corbeilles d'épines à l'apex des tibias.
- Structure basale du sac interne dorsale (Supraflagellés de Jeannel (1955) et Laneyrie (1967)) ou ventrale (Infraflagellés).

Nous avons vu que les tarses à quatre articles venaient d'une réduction. Il est probable que l'absence de corbeilles soit aussi la conséquence d'une disparition, car ce phénomène s'observe parallèlement dans d'autres sous-familles de Cholevidae. Donc ces caractères ne peuvent être utilisés avec certitude pour définir des groupes monophylétiques. La découverte d'autres caractères sera nécessaire pour progresser.

#### RÉFÉRENCES

- DEUVE, T. 1987. Etude de deux Ozaeninae troglobies de Thaïlande à génitalia femelle néoténiques (Coleoptera, Paussidae). *Annls Soc. ent. Fr.* (N.S.) 23 (3): 287-298.
- CARAYON, J. 1969. Emploi du noir chlorazole en anatomie microscopique des insectes. *Annls Soc. ent. Fr.* (N.S.) 5: 179-193.
- CROWSON, R. A. 1967. The natural classification of the families of Coleoptera. *E. W. Classey ed.*, Hampton, 187 pp.
- GUEORGUIEV, V. B. 1976. Recherches sur la taxonomie, la classification et la phylogénie des Bathysciinae (Coleoptera Catopidae). *Razprave Sazu*, 19 (4): 1-59.
- IABLOKOFF-KHNZORIAN, S. M. 1975. Notes sur les Catopidae (Coleoptera, Catopidae). *Nouv. Revue Ent.* 5 (3): 251-260.
- JEANNEL, R. 1911. Révision des Bathysciinae. Morphologie, distribution géographique, systématique. *Arch. Zool. exp. et gen.* 7: 1-641.
- 1924. Monographie des Bathysciinae. *Arch. Zool. exp. et gen.* 63 (1): 1-436.
- 1936. Monographie des Catopidés. *Mém. Mus. Natn. Hist. nat.* (N. S.) 1 (1), Paris, 433 p.

- JEANNEL, R. 1955. L'édéage. Initiation aux recherches sur la systématique des coléoptères. *Publ. Mus. Nat. Hist. nat.*, 16.
- LANEYRIE, R. 1967. Nouvelle classification des Bathysciinae (Coleoptera Catopidae). *Ann. Spéol.*, 22 (3): 585-645.
- NEWTON, A. F. & Jr. 1985. South temperate Staphylinoidea (Coleoptera): their potential for biographic analysis of austral disjunctions. In «Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants». *G. E. Ball (ed.)*, W. Junk Publishers, Dordrecht.
- PECK, S. B. 1973. A systematic revision and evolutionary biology of the *Ptomaphagus (Adelops)* beetles of north America (Coleoptera; Leiodidae; Catopinae), with emphasis on Cave-inhabiting species. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* 145: 29-162.
- RACOVITZA, G. 1974. Aperçu d'ensemble sur la systématique, la répartition géographique, la phylogénie et l'écologie des Bathysciinae cavernicoles, *Ann. Spéol.*, 29 (2): 191-211.
- SZYMCZAKOWSKI, W. 1964. Analyse systématique et zoogéographique des Catopidae (Coleoptera) de la région orientale. *Acta zool. Cracov.* 9 (2): 55-287.
- VAILATI, D. 1988. Studi sui Bathysciinae delle prealpi centro-occidentali, Revisione sistematica, ecologia, biogeografia della «serie filetica di *Boldoria*» (Coleoptera Catopidae). *Monografie di Natura bresciana*. 11, 331 p.
- ZWICK, P. 1979. Contributions to the knowledge of Australian Cholevidae (Catopidae auct.; Coleoptera). *Aust. J. Zool., Suppl. Ser.*, 1979, 70: 1-56.