

Zeitschrift: Entomologica Basiliensia
Herausgeber: Naturhistorisches Museum Basel, Entomologische Sammlungen
Band: 5 (1980)

Artikel: Morphologie comparée, évolution et systématique des Cantharidae (Insecta: Coleoptera)
Autor: Brancucci, Michel
Kapitel: 3: Morphologie comparée
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-980743>

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: 16.02.2026

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

Bien que les faibles de cette méthode nous fussent connus, elle nous a paru plus appropriée. L'étude d'un matériel abondant nous a permis de pallier en partie aux inconvénients de cette méthode, en particulier aux difficultés résidant dans la mise en évidence des caractères plésiomorphes. Nous avons ainsi, le plus souvent, pu établir des arrangements morphoclines cohérents.

i. Remarques

Pour chaque caractère étudié nous nous efforcerons d'effectuer un classement. Nous nous voyons donc contraints d'anticiper et d'utiliser d'emblée des taxons qui ne seront établis que dans la quatrième partie de cette étude. Nous emploierons en effet couramment les termes de Siliinae, Malthininae, etc., nouvelles sous-familles décrites dans la partie systématique de notre travail.

III. MORPHOLOGIE COMPARÉE

Une grande partie des particularités morphologiques des Cantharidae feront ici l'objet d'une étude descriptive et comparée. A quelques exceptions près, l'holomorphologie de représentants de chaque groupe sera traitée. Pour ce faire, un abondant matériel, dont la liste figurera dans chaque chapitre, sera soigneusement étudié.

Les entités morphologiques des différents groupes seront décrites et comparées avec leurs correspondantes des groupes voisins. Le tout sera accompagné d'une discussion sur la valeur du caractère considéré.

Comme nous l'avons déjà mentionné, nous serons contraints d'utiliser d'emblée le nom de taxons décrits seulement dans la dernière partie de ce travail.

1. La tête

Dans ce chapitre, nous étudierons successivement la capsule céphalique et quelques appendices de la tête soit les antennes, les mandibules et les maxilles.

Matériel étudié:

Cantharinae: représentants des genres *Absidia*, *Absidiella*, *Athemellus*, *Athemus*, *Bactrocantharis*, *Bisadia*, *Boveycantharis*, *Cantharis*, *Fissocantharis*, *Kandyosilis*, *Lycocerus*, *Metacantharis*, *Nastonycha*, *Pakabsidia*, *Podabrus*, *Podistra*, *Prothemus*, *Rhagonycha*, *Stenothemus* et *Themus*.

Silinae: représentants des genres *Asiosilis*, *Cordylocera*, *Cordylocerellus*, *Discodon*, *Guineapolemius*, *Indopolemius*, *Laemoglyptus*, *Lycocerus*, *Lycopolemius*, *Mimopolemius*, *Neogressittia*, *Onychotelusia*, *Paradiscodon*, *Polemiosilis*, *Polemius*, *Pseudodiscodon*, *Silidius*, *Silis*, *Silvanotelus*, *Sphaerarthrum* et *Tylocerus*.

Dysmorphocerinae: représentants des genres *Afronycha*, *Asilis*, *Compsonycha*, *Dysmorphocerus*, *Flabelloontelus*, *Geygiella*, *Hansasilis*, *Heteromastix*, *Hyponotum*, *Micro-notum*, *Neoontelus*, *Oontelus*, *Plectocephalon* et *Plectonotum*.

Malthininae: représentants des genres *Caccodes*, *Frostia*, *Falsomalthinus*, *Inmalthodes*, *Malchinus*, *Malthinellus*, *Malthinus*, *Malthodes*, *Maltypus*, *Mimomalthinus*, *Prosthaptus* et *Tytthonyx*.

Chauliognathini: représentants des genres *Belotus*, *Chauliognathus*, *Lobetus*, *Macromalthinus*, *Maronius*, *Paramaronius* et *Pseudolobetis*.

Ichthyurini: représentants des genres *Ichthyurus*, *Microichthyurus* et *Trypherus*.

Le tentorium a été étudié seulement chez les espèces suivantes: *Cantharis fusca* (L.) (Fig. 42), *Podabrus alpinus* (Payk.) (Fig. 43), *Podabrus procerulus* Kiesw. (Fig. 44), *Rhago-nycha fulva* (Scop.) (Fig. 45), *Indopolemius dimidiatus* (F.) (Fig. 47), *Silidius senegalensis* (Cast.) (Fig. 46), *Silis nitidula* (F.) (Fig. 48), *Caccodes cienfuegosensis* Wittmer, *Malchinus sinuato-collis* (Kiesw.), *Malchinus tunicatus* Kiesw. (Fig. 51), *Malthinus biguttatus* (L.) (Fig. 50), *M. conspicuus* Kiesw. (Fig. 49), *M. flaveolus* (Herbst), *M. scriptus* Kiesw., *M. tur-cicus* Pic, *Malthodes dimidiaticollis* (Rosh.), *M. hexacanthus* Kiesw., *M. marginatus* (Latr.), *M. trifurcatus* Kiesw., *Maltypus reductocarinatus* Wittmer, *Belotus abdominalis* (Lec.), *Chauliognathus lugubris* (F.), *Ch. marginatus* (F.) (Fig. 37), *Ichthyurus lateralis* Westw. (Fig. 52).

a. Capsule céphalique

Généralités

La capsule céphalique des insectes est une des parties fort bien étudiées. Beaucoup d'auteurs se sont cependant contentés de travaux descriptifs et donnent une interprétation imprécise des différentes parties qui la constituent.

COMSTOK & KOCHI (1902), CRAMPTON (1921), STICKNEY (1923), SNODGRASS (1928, 1947), FERRIS (1943), COOK (1943), DUPORTE (1957, 1960), EVANS (1964), MATSUDA (1965) et GRASSÉ (1973) sont les ouvrages les plus-importants concernant ce sujet.

Pour une interprétation sans ambiguïté, nous nous référerons principalement aux travaux de Snodgrass, DuPorte et Matsuda.

La capsule céphalique des Cantharidae

La capsule de bien peu de Cantharidae a été étudiée. STICKNEY (1923) illustre la tête d'*Ancistronycha bilineata* (Say) et de *Chauliognathus pennsylvanicus* (De Geer). L'interprétation qu'il en donne est vivement contestée par CAMPAU (1940) qui commente la morphologie glo-

bale de *Chauliognathus pennsylvanicus* (De Geer). DUPORTE (1960), dans une étude comparative s'est occupé d'une espèce indéterminée de *Podabrus*.

Nous discuterons successivement la morphologie de la région faciale ou région fronto-clypéo-labrale, de la région occipitale et enfin du tentorium, une des formations endosquelettiques.

La région faciale est constituée par deux aires, une aire pariétale et une aire fronto-clypéale. La première comprend le vertex et deux lobes situés latéralement au front, les génas; la seconde comprend le front et le clypéus. Ces deux dernières parties sont, seulement dans quelques groupes, séparées l'une de l'autre par une suture épistomienne visible (Fig. 37, sep). Les sutures fronto-génales et clypéo-génales délimitent les bords externes du front et du clypéus. Au-dessus de l'articulation mandibulaire, on distingue parfois un lobe appelé lobe paraclypéal ou clypéal-lia selon STICKNEY (l.c.).

La suture occipitale (Fig. 3, soc) sépare la région faciale de la région occipitale. Primitivement, elle fait le tour du crâne et aboutit près de l'articulation des mandibules. Elle n'est apparente que chez quelques genres de Cantharidae (*Ichthyurus* p.ex.). On distingue également une suture postoccipitale séparant l'occiput du postocciput dans la partie postérieure et le postocciput des postgénas dans les parties latérales. La suture hypostomienne s'étend de l'articulation des mandibules jusqu'à la suture postoccipitale et marque les limites de l'hypostome (Fig. 7, shy).

Les extrémités de la suture postoccipitale (Fig. 5, spoc) sont prolongées par deux sutures gulaires entre lesquelles se trouve la gula. Elle est le résultat d'un allongement de la tête et est par conséquent située en arrière des métatentorinas, soit en arrière du submentum. En effet, primitivement, les métatentorinas se trouvaient à proximité du foramen magnum.

Chez quelques espèces on observe un apodème, point d'attache de muscles labiaux et hypopharyngiens, situé sur la partie antérieure de la gula (*Malthinus*, *Malchinus*, Figs 13, 35, ap). Les sutures gulaires sont dans la plupart des cas éloignées l'une de l'autre. Elles sont cependant parfois conniventes ou très voisines (*Podabrus*, Fig. 5, sg) laissant en arrière et en avant un petit triangle (reste de la gula). Souvent on ne distingue plus de suture entre la gula et le submentum; il en résulte un gulo-submentum (Fig. 5, glm).

Le tentorium est une formation endosquelettique importante qui renforce la capsule céphalique. On admet qu'il est formé par deux paires de bras, les bras antérieurs et les bras postérieurs. Les prétentorinas et les

métatentorinas correspondent aux empreintes laissées par ces bras sur la capsule céphalique. Dans tous les cas, les prétentorinas (Fig. 4, pta) sont situés à proximité du bord antérieur de la fosse antennaire et les métatentorinas (Fig. 5, mta) à la base du submentum.

On distingue 4 types de capsules céphaliques dans la famille des Cantharidae.

Type *Cantharis* (Figs 4–11, 42–48)

Les genres des sous-familles des Cantharinae, Silinae et Dysmorphocerinae suivent ce modèle.

Tête du type prognathe, circulaire, rarement allongée. Pas de dimorphisme sexuel prononcé dans la taille de la capsule.

La région fronto-clypéo-labrale est uniforme chez les espèces étudiées. La suture épistomienne est toujours absente. L'emplacement de la suture clypéo-génale est généralement marquée par un léger sillon. Elle est bien visible chez le seul genre *Podabrus*, (Fig. 4, scg) exception faite des espèces indiennes et chinoises qui, vraisemblablement, ne lui appartiennent pas.

La région occipitale est ici monotone. Les sutures gulaires sont doubles (Figs 6–9), sauf chez les genres *Podabrus*, *Tylocerus*, *Cordylocera*, *Cordylocerellus*, *Onychotelusia*, *Silvanotelus* et *Plectocephalon*, où elles sont très rapprochées et ne forment plus qu'un sillon médian (Fig. 5). Chez *Podabrus* on a d'autre part la présence d'un gulo-submentum.

Parmi les genres étudiés, seuls *Podabrus* et *Fissocantharis* montrent une ponctuation rugueuse formée par des points profonds et confluent. Tous les autres genres ont une ponctuation fine sur fond lisse ou légèrement microréticulé.

Le tentorium (Figs 4, 6, 8, 42–45) est constitué par un bras antérieur allongé et un bras postérieur plus trapu. Le bras antérieur est surmonté d'une lamelle membraneuse à la base. Cette dernière occupe une position verticale ou oblique, elle peut être terminée en pointe (*Cantharis*, *Indopolemius*, *Silis*) ou en arrondi et plus ou moins prolongée vers l'arrière (*Podabrus*, *Silidius*). Le bras postérieur présente parfois un court processus prolongeant son extrémité proximale. Sa partie apicale est lamelleuse. Les prétentorinas et particulièrement les métatentorinas sont fortement impressionnés.

Type *Malthinus* (Figs 2, 12–36, 49–51)

Il s'agit des genres de la sous-famille des Malthininae. La tête est arrondie, parfois de façon extrême (*Falsomalthinus*). Elle est du type

prognathe. On observe ici un dimorphisme sexuel prononcé. Les yeux du mâle sont très grands (Fig. 12), l'espace interoculaire est moins de deux fois plus large que le plus grand diamètre de l'œil; chez la femelle, il l'est plus de deux fois (Fig. 13). La région faciale ne présente aucune trace de sutures évidentes. Sur la région occipitale, on distingue, suivant les cas, 1 suture gulaire médiane (*Caccodes*, *Malthodes* partim, Fig. 24), 2 sutures très voisines (*Malthinus*, Figs 14, 380, 381) ou voisines (*Malthinellus*, Fig. 22), ou encore 2 sutures gulaires éloignées (*Maltypus*, *Malchinus*, *Malthodes* partim, Figs 32, 36, 282, 283).

La ponctuation ne permet pas de tirer des règles absolues. D'une façon générale, les espèces des genres *Malthinus* et *Malthinellus* montrent une ponctuation forte, voire rugueuse. Dans ce même genre *Malthinus*, d'autres espèces sont cependant imponduées (*Malthinus* sous-genre *Indomalthinus*, p. ex.). Les espèces des genres *Malthodes*, *Frostia*, *Maltypus*, *Caccodes* présentent souvent un fond lisse ou légèrement ponctué.

Le tentorium est fortement réduit (Figs 49–51). Il ne reste du bras antérieur qu'un fin filament qui aboutit un peu en avant de la fosse antennaire. Il disparaît souvent après traitement à la potasse. Le bras postérieur est développé en une lame verticale présentant un rebord dorsal plus ou moins large. A la base, un court processus (invisible sur les figures) inséré au point i (Fig. 50), la relie à la face occipitale.

Chez le genre *Malthinus* (Fig. 13) et probablement aussi chez *Falsomalthinus* que nous n'avons pas pu étudier par manque de matériel, la face occipitale interne présente un apodème longitudinal situé sur la partie antérieure de la gula. Chez le genre *Malchinus*, cet apodème est également présent; il est transversal et localisé entre les 2 sutures gulaires (Fig. 35). Chez les genres *Malthodes*, *Frostia*, *Prosthaptus*, *Maltypus* et *Inmalthodes* il n'y a pas d'attaches musculaires visible sur la gula.

Type *Chauliognathus* (Figs 37–38)

Tête du type prognathe. Les espèces du genre *Maronius* montrent cependant encore une position semi-hypognathe. La capsule céphalique est généralement allongée (*Chauliognathus* sp.), parfois plus ou moins arrondie (*Belotus* sp.).

La région faciale présente souvent des sutures que l'on ne rencontre nulle part ailleurs parmi les Cantharidae. *Chauliognathus marginatus* (F.) (Fig. 37) ainsi que de nombreuses autres espèces telles que *Ch. scriptus* (Germar), *Ch. pennsylvanicus* (De Geer), *Ch. roseicollis* Wittmer, *Belotus* spp., *Maronius* spp., etc. ont une suture épistomienne très nette.

Les génas occupent ici encore une position primitive, c'est-à-dire qu'ils sont situés latéralement au front (Fig. 37) et non pas au clypéus comme c'est le cas pour les espèces qui suivent le type *Cantharis* par exemple.

Les sutures fronto-génales qui relient normalement les fosses antennaires au condyle d'articulation des mandibules et dont la partie antérieure porte les prétentorinas, sont ici absentes. La suture indiquée par CAMPAU (1940) sous le nom de suture subgénale est en fait la suture clypéo-génale, déjà mentionnée ci-dessus à propos du genre *Podabrus*. Elle occupe ici une position horizontale, conséquence logique de l'emplacement des génas. Les sutures suboculaires décrites par CAMPAU (l.c.) ne sont pas clairement identifiables.

En arrière du clypéus, nous trouvons le lobe paraclypéal ou clypéalia. Le clypéus est d'autre part bilobé; il est en effet divisé par une ligne médiane longitudinale visible extérieurement.

Les sutures gulaires sont généralement confondues (Fig. 38) et peu marquées.

La ponctuation est très variable; elle est fine et rapprochée ou bien plus grossière et plus espacée. Le fond est lisse ou microréticulé.

Le tentorium est fortement réduit; il est constitué par une lame oblique terminée antérieurement par un fin filament qui rejoint la suture clypéo-génale.

Type *Ichthyurus* (Figs 3, 39–41, 52)

Hypognathie (orthognathie) typique de la tête chez les *Ichthyurus*, les pièces buccales sont en effet dirigées ventralement et la région faciale antérieurement. Les espèces du genre *Trypherus* montrent cependant une tendance très nette à la prognathie.

La région faciale est fortement comprimée latéralement et dorso-ventralement. Les yeux occupent en effet une très grande surface. Ils atteignent antérieurement la base des mandibules. Le clypéus est très réduit; il est échancré au milieu de son bord postérieur. On n'observe pas de traces de sutures.

La face occipitale est caractérisée par la présence d'une suture occipitale bien visible (*Ichthyurus* spp., Figs 3, 40, soc) ou à peine marquée extérieurement (*Trypherus* spp.). Elle est dans tous les cas oblique vers l'avant et vers l'arrière. La suture postoccipitale est prolongée vers l'avant par les sutures gulaires qui sont toujours doubles (Fig. 41). La limite entre la gula et le submentum est marquée par une suture transversale située postérieurement aux métatentorinas, on est en présence d'une gula et d'un gulo-submentum. Les sutures gulaires sont doubles.

La ponctuation est variable. Elle est fine et espacée, grossière et dense, voire confluyente.

Le tentorium (Fig. 52) suit le modèle du type *Cantharis* et *Silis*. Il est, en effet, formé par un bras antérieur surmonté vers l'arrière d'une lamelle membraneuse oblique. Le bras postérieur est large et fortement sclérifié à la base; il est plus ou moins lamelleux dans sa partie apicale.

Valeur de la capsule céphalique

La tête des Cantharidae est construite selon deux modèles différents, d'une part la prognathie et d'autre part l'hypognathie caractérisant uniquement les *Ichthyurus* et les genres voisins. Ces mêmes *Ichthyurus* possèdent encore une suture occipitale bien marquée, signe d'une ancienneté indéniable. Une grande partie des *Chauliognathus*, les *Belotus*, *Maronius*, etc. montrent une suture épistomienne, caractère qui ne se rencontre nulle part ailleurs dans la famille des Cantharidae. Tous les autres groupes ont en effet perdu toute trace de suture et sont plus ou moins construits sur le même modèle: avancement des génas. Seul *Podabrus* présente encore une suture clypéo-génale.

Un dimorphisme sexuel de la tête a été observé dans toutes les sous-familles, il est particulièrement prononcé chez les Malthininae.

Le tentorium tend vers une simplification; il atteint sa plus simple expression chez les types *Malthinus* et *Chauliognathus*.

b. Les antennes (Figs 53–63)

Les antennes des Cantharidae sont filliformes exception faite de cas particuliers. Elles comptent en règle générale 11 articles.

Comme nous l'avons montré dans notre révision du genre *Belotus* (BRANCUCCI, 1979), les relations longueur-largeur des articles semblent être constantes à l'intérieur d'un groupe d'espèces ou d'un genre.

Dans tous les groupes, des modifications de ce type de base apparaissent parmi les genres les plus divers. Elles correspondent à un dimorphisme sexuel. Chez quelques espèces de *Cantharis*, par exemple, on trouve des plages non pileuses chez les mâles qui, vues de plus près, se marquent par de petites dépressions longitudinales dont la signification reste encore une énigme. Quelques espèces du genre *Kandyosilis* (*K. ocellata* Wittmer, par exemple, Fig. 53) présentent les mêmes particularités.

Le genre *Silis* lui-même (Fig. 56) montre souvent des antennes lobées. Chez le genre *Asiosilis*, un ou plusieurs articles sont modifiés (Figs 57–60). Chez *Prosthaptus*, ils le sont de façon extrême (*P. globulipygus*

Wittmer ♂, Fig. 61; «*Malthodes*» *luteosignatus* (Pic) ♂, Fig. 62; idem ♀, Fig. 63). Chez les *Tytthonyx* (s. str.) ♂, ils sont franchement serrulés.

De telles conformations se rencontrent également chez quelques *Pseudocerocoma* où les articles peuvent devenir lamelleux. D'autres genres encore ont subi une évolution semblable (*Lobetux*, etc.).

On observe des transformations extrêmes chez les espèces du genre *Heteromastix*, où l'on trouve tous les intermédiaires entre une antenne de onze articles et une antenne de douze articles. Le douzième est progressivement séparé du onzième. Les dixième et onzième sont d'autre part fortement modifiés (Figs 54–55).

Valeur des antennes

Ce qui précède démontre que si le caractère antenne est d'un emploi commun à un niveau spécifique, voire générique, on ne peut lui attribuer une valeur taxonomique à un plus haut niveau. Des modifications apparaissent en effet, indépendamment, dans les groupes les plus divers.

c. Les mandibules

Pour la partie descriptive de la mandibule des insectes, pour sa morphologie comparée, son évolution, nous nous reporterons aux ouvrages de SNODGRASS (1928), CAMPAU (1940), GRASSÉ (1949) et MATSUDA (1965). Nous ne prendrons ici en considération que la morphologie des bords et de la pointe.

Généralités

Les mandibules des Cantharidae sont simples. Elles ne présentent, en effet, pas de développement particulier de la mola, ni de la lacinia (lacinia mobilis ou prostheca). La pointe ou térébra est toujours plus ou moins aiguë. Dans certains groupes, on trouve une dent accessoire qui correspond au rétinacle des Coléoptères adéphages. La base du bord externe est dans tous les cas munie d'une série de soies. Ces dernières n'apparaissent pas sur nos illustrations, elles ne semblent d'ailleurs pas avoir de significations taxonomiques.

Nous distinguerons 6 types fondamentaux de mandibules pour l'ensemble de la famille des Cantharidae.

Type *Cantharis* (Figs 64–67)

La mandibule est très longue, fine et terminée en pointe émoussée. Son bord interne est excavé. A l'exception des genres *Bactrocantharis*, *Dysmorphocerus*, *Plectocephalon*, *Hyponotum* et *Oontelus*, toutes les

espèces des sous-familles des Cantharinae, Silinae et Dysmorphocerinae ont une mandibule non dentée. Quelques *Silis* (Fig. 67) présentent cependant une petite échancrure sur le bord interne; il en résulte une minuscule dent située au milieu de la longueur de la mandibule. Chez les seuls *Heteromastix* et *Asilis*, elle est finement crénelée.

Type *Malthinus* (Figs 68–80)

Cette mandibule est allongée, sa pointe est longue, aiguë et suivie d'une dent accessoire forte. L'angle interne déterminé par la pointe et par le rétinacle est toujours aigu, l'échancrure est profonde. La région molaire est convexe. La face externe présente souvent une rupture de pente. La face interne est excavée (Figs 70, 74).

Les genres *Malthinus*, *Malthinellus*, *Falsomalthinus*, *Mimomalthinus* et *Caccodes* suivent ce modèle. Chez les Dysmorphocerinae, les genres *Dysmorphocerus*, *Plectocephalon*, *Hyponotum* et *Oontelus* ont également une mandibule correspondant à ce type, d'où une certaine parenté entre ces genres et *Malthinus*.

Type *Malthodes* (Figs 81–90)

La pointe est aiguë. La dent accessoire est petite, l'échancrure la séparant de la térébra est peu profonde, arrondie. L'angle ainsi formé est légèrement aigu, droit ou faiblement obtus. Ce type de mandibule est d'une constitution plus trapue que le type précédent, sa base est bien plus large. La région molaire est d'autre part droite ou concave.

Les genres *Malthodes*, *Frostia*, *Inmalthodes*, *Maltypus* entrent dans cette catégorie.

Quelques espèces du genre *Malthodes* présentent cependant quelques variations qu'il est aisé de dériver du type fondamental. Une première se manifeste chez *M. hexacanthus* Kiesw. (Fig. 83) par exemple, où l'arête postérieure du rétinacle est formée par une série de petites dents. Chez *M. trifurcatus* Kiesw., la dent accessoire est estompée au profit d'une série de petites dents bien visibles (Fig. 82). Enfin chez *M. marginatus* (Latr.), on observe la disparition totale de toute dent (Fig. 81). L'emplacement du rétinacle est encore visible, la pointe est en effet toujours suivie d'une légère inflexion.

Type *Malchinus* (Fig. 91)

Cette mandibule est a priori semblable à celle de *Malthodes marginatus* (Latr.). Nous pensons cependant que son origine est différente. On observe en effet la présence d'une minuscule dent prémolaire à peine

proéminente. L'inflexion de la pointe signalée pour *Malthodes marginatus* (Latr.) est ici absente.

Type *Chauliognathus* (Figs 92–94)

La mandibule est élancée (Fig. 93). La térébra est fortement émoussée. La dent accessoire est ici placée en relief, soit sur un plan dorso-ventral différent que celui du corps de la mandibule. En vue latérale, on observe un déplacement latéral important (Fig. 94). En vue dorsale, le rétinacle est plus ou moins proéminent sur la face interne. Chez *Belotus* (Fig. 92), il l'est fortement, chez *Chauliognathus marginatus* (F.) par exemple, il l'est faiblement (Fig. 93) et chez *Chauliognathus profundus* Lec., il n'apparaît plus du tout.

Dans quelques cas rares, la mandibule est presque plane (*Chauliognathus roseicollis* Wittmer) ou non dentée comme chez *Chauliognathus bimaculicollis* (Solier).

Type *Ichthyurus* (Fig. 95)

La térébra est émoussée. La dent accessoire est proéminente et arrondie au sommet. Le rétinacle est situé sur le même plan dorso-ventral que le corps de la mandibule, et sa base est munie d'une petite dent supplémentaire (Fig. 95) chez les espèces étudiées.

Valeur du caractère mandibule

La mandibule des Cantharidae subit des évolutions très diverses dans les différents groupes. Elle est primitivement simple. Une première direction évolutive se marque par le type *Chauliognathus* d'une part et le type *Ichthyurus* d'autre part. Une seconde direction évolutive est caractérisée par la mandibule du type *Cantharis* qui se différenciera de façon extrême comme nous l'avons vu chez les types *Malthinus*, *Malthodes* et *Malchinus*.

d. La maxille

La maxille a été particulièrement bien étudiée par MATSUDA (1965) et SNODGRASS (1928, 1932). Elle est formée de 4 entités distinctes. A la base, on distingue un cardo. Celui-ci est suivi par le stipe qui porte le palpe et qui est surmonté par la galéa et la lacinia.

Généralités

Chez les Cantharidae, la maxille n'a pas fait l'objet de nombreuses études. A notre connaissance, seul CAMPAU (1940), dans son travail

consacré à la morphologie de *Chauliognathus pennsylvanicus* (De Geer), y fait allusion.

Le cardo est toujours divisé en deux lobes, souvent appelé basicardo et disticardo, (MATSUDA, 1965), même si leur emplacement relatif ne justifie que partiellement cette dénomination (Fig. 100, bac et dc). Le stipe est particulièrement large. La galéa est également divisée; on distingue une subgaléa généralement très réduite et une galéa plus ou moins membraneuse couverte d'une dense pilosité (Figs 96–100).

Contrairement à l'opinion de CAMPAU (l.c.), la lacinia (Fig. 96) est encore visible. Elle est effectivement en partie fusionnée avec la galéa et, à sa base, à l'angle disto-oral du stipe. Elle se matérialise sous la forme d'un lobe membraneux muni de soies dirigées selon l'axe longitudinal de la maxille, contrairement à celles de la galéa qui sont perpendiculaires à cet axe. Comme l'avait déjà remarqué CAMPAU (l.c.), le muscle fléchisseur crânien est présent (Fig. 96, mfc).

Tous les Cantharidae, y compris la sous-famille des Malthininae (définie dans l'introduction de ce chapitre) ont cette même disposition. Les seules différences observées résident dans la subgaléa et dans le palpe maxillaire.

La subgaléa est très réduite chez les Cantharinae, Silinae, Dysmorphocerinae et Malthininae. Elle est par contre bien visible chez les Chauliognathini et Ichthyurini. Chez les espèces du genre *Chauliognathus*, la galéa est souvent très allongée.

Le palpe maxillaire comprend toujours quatre articles. Il est continué à l'intérieur du stipe par un long palpifer. Chez les Cantharinae, Silinae, Dysmorphocerinae et Malthininae, le premier article est très court, le deuxième très long; le troisième a une taille qui se situe entre celle du premier et celle du deuxième (Figs 96–99); le quatrième varie dans les différents groupes. Chez les Chauliognathini et Ichthyurini, les trois premiers articles sont approximativement de la même taille et sont, d'autre part, plus ou moins lobés (Figs 100–101). Chez *Chauliognathus roseicollis* Wittmer, ils le sont de façon extrême.

Le dernier article varie d'un groupe à l'autre et permet un classement selon 4 types différents.

Type Cantharis

Il est ici sécuriforme (Figs 96–97) ou prend une forme intermédiaire entre la figure 98 et la figure 100. Son bord intérieur est aplati, il est donc tranchant en vue latérale. On distingue d'autre part la présence d'une fente (Fig. 97, f) séparant la face dorsale de la face ventrale.

Ce type caractérise tous les genres étudiés des Cantharinae et Siliinae. Chez ces derniers le quatrième article semble toujours moins brusquement rétréci à la base (Fig. 98).

Les genres *Dysmorphocerus*, *Afronycha*, *Hyponotum*, *Hansasilis* et *Heteromastix* des Dysmorphocerinae suivent également ce modèle.

Type *Malthinus*

Le quatrième article des palpes maxillaires est ici unique, nous ne l'avons rencontré nulle part ailleurs dans toute la famille des Cantharidae, exception faite de la seule espèce du genre *Plectocephalon* (*P. testaceum* Pic). Il est symétrique, en ovale arrondi et terminé en pointe étirée (Figs 99, 103–105). Il caractérise tous les Malthininae.

Type *Plectonotum* (Dysmorphocerinae)

Il est également en ovale arrondi, mais il est terminé par un aplatissement latéral de la partie apicale (Fig. 102).

Ce type se rencontre chez les genres *Plectonotum*, *Oontelus*, *Flabelloontelus*, *Geygiella*, *Micronotum* et *Asilis* de la sous-famille des Dysmorphocerinae.

Type *Chauliognathus*

Le dernier article des palpes est en forme de fer de hache allongé, presque ovale. Le bord interne est cependant large, non tranchant et présente un sillon longitudinal médian. En vue dorsale, les bords sont presque parallèles, l'interne est brusquement rétréci à la base (Figs 100–101a). Ce type caractérise tous les Chauliognathinae.

Conclusion

Sur la base des caractères discutés ci-dessus, on peut déduire deux lignées évolutives principales. Une première représentée par les types *Cantharis*, *Malthinus* et *Plectonotum* et caractérisée par une réduction de la subgaléa et surtout par un quatrième article des palpes sécuriforme chez les groupes les plus primitifs, en ovale arrondi chez les groupes les plus évolués. Ce passage est progressif et l'on peut voir dans le type *Plectonotum* une forme intermédiaire.

Le type *Chauliognathus* est l'unique représentant de la deuxième lignée évolutive. On est en effet en présence d'une subgaléa bien visible, de trois articles des palpes de même longueur et d'un quatrième plus allongé, épaissi latéralement avec la partie apicale arrondie.

2. Le thorax

Nous examinerons et discuterons les structures externes du thorax, soit celles des régions tergaes, pleurales et sternales. Le pronotum fera ensuite l'objet d'une étude particulière. L'évolution du métendosternite, seule structure interne prise en considération, constituera une troisième partie. Enfin, nous consacrerons un chapitre aux élytres, un suivant aux ailes et un dernier aux appendices locomoteurs.

a. Structures externes du thorax

Généralités

La morphologie des structures externes du thorax a été passablement délaissée. MATSUDA (1970), dans un ouvrage important, fait le tour de ces problèmes dans les différents ordres d'insectes. Il fut, en effet, le premier à établir les homologies des différents sclérites constituant le thorax. Auparavant SNODGRASS (1909), CRAMPTON (1926), FERRIS (1935), CAMPAU (1940) et MATSUDA (1963) avaient, de façon moins exhaustive, également contribué à la compréhension de ces parties.

CAMPAU (l.c.) a tenté une explication cohérente de la morphologie d'une espèce de Cantharidae (*Chauliognathus pennsylvanicus* (De Geer)). Concernant le thorax, il a mis en évidence un certain nombre d'affinités existantes entre cette espèce et quelques Névroptéroïdes. MATSUDA (1970), avec quelques réserves, a repris sa conception. C'est sur ces deux travaux que nous baserons notre étude. Nous reprendrons leur nomenclature sans explications, car cela reviendrait à réécrire leurs ouvrages.

Régions tergaes, pleurales et sternales des Cantharidae

Matériel étudié:

Cantharinae: *Cantharis fusca* (L.), *C. obscura* L., *C. rustica* Fallén, *C. tristis* F., *Podabrus alpinus* (Payk.) (Fig. 109), *Rhagonycha fulva* (Scop.), *Themus kumaonensis* Wittmer.

Silinae: *Indopolemius dimidiatus* (F.), *Silidius* (Wittmerus) *senegalensis* (Cast.), *Silis nitidula* (F.).

Dysmorphocerinae: *Asilis kuscheli* Wittmer.

Malthininae: *Malchinus sinuatocollis* (Kiesw.) (Fig. 111), *M. tunicatus* Kiesw., *Malthinus flaveolus* (Herbst), *Malthodes marginatus* (Latr.).

Chauliognathini: *Belotus* sp., *Chauliognathus lugubris* (F.), *Ch. marginatus* (F.), *Ch. profundus* Lec. (Figs 106–108), *Ch. roseicollis* Wittmer, *Ch. scriptus* (Germar), *Maronius* sp.

Ichthyurini: *Ichthyurus lateralis* Westw. (Fig. 110).

Dans l'ensemble de la famille des Cantharidae, on observe une très grande homogénéité. Les figures 106–108 montrent la disposition des différentes parties. Les seules variations observées résident dans la morphologie du préépisternum 3 + basisternum 3, du spinasternum 2 + présternum 3 et du préépisternum 2.

Le genre *Chauliognathus* (Fig. 106) et les genres de la même sous-famille (*Belotus*, *Maronius*, etc.) ont une suture médiane sur le préépisternum 3 + basisternum 3, appelée «discriminal line» par FERRIS (1940) et CAMPAU(1940), entière. Antérieurement, elle est bifurquée et marque la limite entre le préépisternum 3 + basisternum 3 et le spinasternum 2 + présternum 3 et entre le préépisternum 3 + basisternum 3 et l'épimère 2. A cet endroit, elle est postérieurement convexe et atteint les cavités métacoxales sur leur bord latéral. Les préépisternes 2 sont étroits, étirés et rejoignent le spinasternum 2 + présternum 3 en deux points éloignés l'un de l'autre. La suture anapleurale séparant l'anépisternum 2 du préépisternum 2 est d'autre part bien marquée.

Chez les Ichthyurini, la suture médiane est également bifurquée mais non prolongée. La suture anapleurale est bien visible et les préépisternes 2 sont étirés comme chez *Chauliognathus* mais rejoignent le spinasternum 2 + présternum 3 en un point commun (Figs 106, 110).

Chez les Silinae et les Dysmorphocerinae, la ligne médiane du préépisternum 3 + basisternum 3 est nettement bifurquée; elle devient ensuite obsolète. Elle est d'autre part postérieurement concave et atteint les cavités mésocoxales vers leur milieu déjà. Les préépisternes 2 sont larges et se rejoignent sur la ligne médiane avant d'atteindre le spinasternum 2 + présternum 3. La suture anapleurale est absente.

Chez les Cantharinae, la suture médiane est également bifurquée mais non prolongée latéralement. Elle est par contre située dans une dépression profonde et suivie d'une arête longitudinale limitant deux fosses dans lesquelles les mésocoxas viennent prendre place (Fig. 109). Les préépisternes 2 sont semblables à ceux des Silinae; ils sont réunis dans un plan médian. La suture anapleurale a ici aussi totalement disparu.

Chez les Malthininae, la suture médiane n'est plus bifurquée comme chez les Cantharinae; elle est courte et suivie d'une arête limitant deux grandes fosses où viendront se loger les mésocoxas (Fig. 111).

Valeur des structures externes du thorax

D'une façon générale, on observe une réduction de la surface du spinasternum 2 + présternum 3. Dans les cas extrêmes, il est indistinct du préépisternum 3 + basisternum 3 (Fig. 106).

On assiste aussi à la soudure des préépisternes 2, ce qui a pour conséquence la réduction de l'aire membraneuse basisternale. Cette voie est d'ailleurs suivie par la plupart des Coléoptères; dans les groupes supérieurs, on constate la sclérification totale de l'aire basisternale.

Une autre modification importante réside dans la disparition de la suture anapleurale.

L'état évolutif de ces structures permet de situer les différentes sous-familles et tribus les unes par rapport aux autres. Il permet en outre de confirmer leur position systématique.

L'étude de la partie tergale du thorax (Fig. 108) devra être reprise sur la base d'un matériel plus abondant.

b. Le pronotum

Les variations dans la forme du pronotum nous ont parues suffisamment intéressantes pour faire l'objet d'une petite étude.

Généralités:

Le pronotum des Coléoptères est la partie du thorax subissant les modifications les plus importantes. Il occupe une surface bien plus importante que le mésonotum et le métanotum (Fig. 107) ensemble. Il est d'autre part apparent et est d'une utilisation pratique à des fins taxonomiques.

Chez les Cantharidae, il est toujours développé latéralement. Les épipleures prothoraciques ainsi formés sont séparés de la face dorsale par une arête souvent tranchante et bien visible, rarement arrondie et obsolète. Ils sont d'autre part, dans l'ensemble de la famille des Cantharidae, caractérisés par une fente (Figs 146, 150, f) siège de sécrétions hormonales, et par une dépression peu profonde et plus ou moins visible de long de leur bord inférieur.

Nous avons ainsi pu classer l'ensemble des Cantharidae selon 5 types différents de pronotum.

Type Cantharis

Matériel étudié: représentants des genres *Absidia*, *Absidiella*, *Athemellus*, *Athemus*, *Bactrocantaris*, *Bisadia*, *Boveycantaris*, *Cantharis*, *Fissocantaris*, *Lycocerus*, *Metacantaris*, *Nastonycha*, *Pakabsidia*, *Podabrus*, *Podistra*, *Prothemus*, *Rhagonycha*, *Stenothemus*, *Themus*.

Chez toutes les espèces étudiées, le pronotum est formé par une face dorsale plane, fortement développée (Figs 112–114); elle est très large chez les espèces des genres *Cantharis*, *Themus*, *Podabrus* par exemple; elle est par contre allongée chez *Rhagonycha*. Seul le bord postérieur est

marqué d'un sillon plus ou moins profond où sont alignés de gros points. Les bords latéraux sont relevés, ce qui accentue encore l'aspect tranchant de l'arête séparant la face dorsale de l'épipleure. Cette dernière est large dans la partie postérieure, plus étroite dans la partie antérieure et présente une fente peu visible qui s'étend du bord ventral jusqu'au niveau de l'angle antérieur (Figs 145–147). Il est toujours présent et joue vraisemblablement un rôle dans l'émission de phéromones.

Type *Silis*

Matériel étudié: *Silinae*: genres *Asiosilis*, *Cordylocera*, *Cordylocerellus*, *Discodon*, *Guineapolemius*, *Indopolemius*, *Kandyosilis*, *Laemoglyptus*, *Lycocerus*, *Lycopolemius*, *Mimopolemius*, *Neogressittia*, *Onychotelusia*, *Paradiscodon*, *Polemiosilis*, *Polemius*, *Pseudodiscodon*, *Silidius*, *Silis*, *Silvanotelus*, *Sphaerarthrum*, *Tylocerus*, *Dysmorphocerinae*: genres *Afronycha*, *Asilis*, *Compsonycha*, *Dysmorphocerus*, *Flabellontelus*, *Geygiella*, *Hansasilis*, *Heteromastix*, *Hyponotum*, *Micronotum*, *Neoontelus*, *Oontelus*, *Plectocephalon*, *Plectonotum*.

Type très voisin du précédent; il est parfois difficile de le différencier (*Indopolemius dimidiatus* (F.)). La présence constante de pores ou de plages réservées à la sécrétion de phéromones sur la face dorsale permet un classement particulier. Ce type répond à la définition suivante:

Face dorsale présentant des pores, des dépressions ou des fentes par où sont sécrétées des substances hormonales. L'arête limitant les épipleures est tranchante au moins sur une partie de sa longueur. Les épipleures sont également caractérisées par une fente (Figs 150, 152, f) déterminant un lobe situé, contrairement au type précédent, au milieu de leur longueur (Fig. 151). Ce lobe est souvent plus ou moins proéminent dorsalement (Figs 115–116). Chez les ♂ des espèces du genre *Silis*, il s'individualise et se présente sous la forme d'une saillie située dans une échancrure de la partie postérieure du pronotum (Fig. 148). Les ♀ montrent une fente latérale conventionnelle (Fig. 149).

Type *Malthinus*

Matériel étudié: représentants des genres *Caccodes*, *Frostia*, *Falsomalthinus*, *Inmalthodes*, *Malchinus*, *Malthinellus*, *Malthinus*, *Malthodes*, *Maltypus*, *Mimomalthinus*, *Prosthaptus* et *Tytthonyx*.

La face dorsale est plus réduite que chez le type *Cantharis* (Figs 117–142). L'arête la séparant des épipleures est, suivant les cas, bien visible (*Malthodes* partim, Figs 131–132, 155; *Caccodes*, Figs 127–128, 156), à peine indiquée (*Inmalthodes*, Figs 135, 157; *Maltypus*, Figs 137–139; *Malthinellus*, Fig. 130) ou peut avoir complètement disparu (*Malthinus* partim, Fig. 118; *Malthodes* partim). L'angle formé par la face dorsale et les épipleures est faiblement aigu ou droit.

La fente des épipleures est ici également présente (Figs 153–158). Elle limite un lobe apparent en vue dorsale, situé juste au-dessous de l'angle antérieur et qui montre parfois un développement extrême (*In-malthodes*, Fig. 135; *Maltypus*, Fig. 138).

Nous avons à différentes reprises passé en revue toutes les espèces de *Malthinus* de la collection Wittmer, soit près du 90% des espèces connues. A l'exception de quelques-unes dont la position est encore obscure, le pronotum pourrait permettre la subdivision si recherchée de ce genre (Figs 117–125). Les groupes ainsi obtenus ne sauraient être naturels, mais il s'agit peut-être de la seule possibilité de rendre ce genre accessible. On pourrait, par exemple, distinguer un groupe à pronotum cordiforme (Figs 117, 123), un groupe à pronotum quadrangulaire (Fig. 125), un groupe à côtés non rebordés latéralement (Fig. 118), etc.

Type *Chauliognathus*

Matériel étudié: représentants des genres *Belotus*, *Chauliognathus*, *Lobetus*, *Macromalthinus*, *Paramaronius* et *Pseudolobetus*.

Le pronotum est plane, quadrangulaire (Fig. 143) chez la plupart des espèces. Seuls quelques *Chauliognathus* de Nouvelle Guinée (*Ch. roseicollis* Wittmer) montrent une protubérance discale. L'arête séparant la face dorsale des épipleures est tranchante (*Chauliognathus* partim, Fig. 159) ou émoussée (*Chauliognathus* partim, *Belotus*). Les épipleures sont également munies d'une fente limitant un lobe en-dessous des angles antérieurs (Fig. 159).

Type *Ichthyurus*

Matériel étudié: représentants des genres *Ichthyurus*, *Microichthyurus* et *Trypherus*.

Le pronotum est bombé, généralement plus large à l'arrière qu'à l'avant (Fig. 144). Le bord postérieur est sinué. Les épipleures sont développés dans un plan vertical et non pas oblique et sont séparés de la face dorsale par un faible rebord (Fig. 160). On observe ici également une fente; elle est placée très en avant, près du bord antérieur des épipleures.

Valeur du pronotum

La face dorsale du pronotum varie dans des mesures considérables d'un type à l'autre mais semble cependant présenter des caractéristiques constantes pour chacun d'eux.

L'arête du bord latéral, l'orientation des épipleures et la position du lobe déterminé par la fente semblent être particulièrement importants.

La fente *f* est primitivement localisée en dessous des angles antérieurs (*Cantharis*) et est peu visible. Le lobe qu'elle détermine prendra secondairement de l'importance (*Malthodes*) et migrera (*Silis*, *Silidius*) vers le milieu de la longueur du pronotum.

c. Le métendosternite

Cette partie de l'endosquelette du thorax a été assez bien étudiée à l'intérieur de l'ordre des Coléoptères (CROWSON, 1938, 1944 et BALFOUR-BROWNE, 1960). Crowson, à l'aide de représentants de nombreuses familles, a tenté une classification phylogénétique de cet ordre. Pour les Cantharidae, seul « *Telephorus* sp. » a fait l'objet de quelques commentaires et d'une illustration. Dans la présente étude nous avons tenté de faire le point sur la base d'un matériel plus abondant.

Généralités

Selon CROWSON (l.c.), il s'agit primitivement d'arêtes dérivées de la sclérification d'invaginations intersegmentaires. Chez les Coleoptères, elles portent le nom d'endosternites et sont complètement incorporées au sternum. Elles caractérisent le prothorax, le mésothorax et le métathorax. Chez ce dernier, cette structure ou métendosternite apparaît sous divers aspects et sert de support aux muscles des pattes, de l'abdomen et du thorax. Elle prend naissance sur le bord postérieur du métasternum, entre les coxas.

Métendosternite des Cantharidae

Le métendosternite des Cantharidae est fondamentalement le même chez tous les représentants de cette famille. Il se présente sous la forme d'un manche épaissi latéralement sur son premier tiers. Aux trois quarts de sa longueur, il s'élargit en une lamina (Fig. 165, la). Celle-ci est rétrécie à l'apex et prolongée ou non par un processus étroit donnant suite aux tendons. Le manche est en forme de gouttière à sa base et caréné dans sa partie distale (antérieure).

En vue latérale, le métendosternite est renforcé dans un plan vertical par une arête longitudinale en forme de lame de couteau, située au milieu du bord ventral (Fig. 166). En coupe transversale, il a la forme d'un Y.

Parmi les Cantharidae, on distingue 3 types de métendosternites. différents surtout par la forme de la lamina.

Type Cantharis

Matériel étudié: *Cantharis fusca* (L.) (Fig. 162). *C. obscura* (L.), *Podabrus alpinus* (Payk.) (Fig. 161). *Rhagonycha fulva* (Scop.) et *Indopolemius dimidiatus* (F.) (Fig. 163), *Silidius senegalensis* (Cast.) (Fig. 164). *Silis nitidula* (F.).

Les parties latérales de la lamina sont étroites et longuement étirées (Figs 161–164). Celle-ci est d'autre part prolongée antérieurement par un processus étroit, bordé d'une membrane et donne suite aux tendons.

Type Malthinus

Matériel étudié: *Malchinus obscuripes* Pic, *M. sinuaticollis* (Kiesw.), *Malthinus flavellus* (Herbst), *M. seriepunctatus* Kiesw. (Fig. 164). *Malthodes marginatus* (Latr.).

Ce métendosternite diffère du modèle précédent par une lamina moins étirée (Figs 165–166) et non prolongée à l'apex par un processus étroit.

Type Chauliognathus

Matériel étudié: *Belotus abdominalis* (Lec.), *Chauliognathus lugubris* (F.) (Fig. 169). *Ch. marginatus* (F.) (Fig. 167). *Ch. roseicollis* Wittmer, *Ch. scriptus* (Germar) (Fig. 168), *Ichthyurus lateralis* Westw.

Métendosternite caractérisé par un manche très long, brusquement élargi aux quatre cinquièmes de sa longueur. Les parties latérales de la lamina sont larges, arrondies (Figs 167–169) parfois développées en cupules (Fig. 169). Pas de processus étroit prolongeant l'apex.

Valeur du métendosternite

Le métendosternite des Cantharidae est relativement homogène. Seule la lamina varie. S'il nous a été possible de classer les espèces étudiées dans trois types différents, il est par contre pratiquement exclu d'établir une série morphoclyne. L'absence de processus antérieurs à la lamina et le développement de ses parties latérales chez le type *Chauliognathus* semblent cependant correspondre à un état secondaire par rapport au type *Cantharis*.

d. Les élytres

Les élytres des Cantharidae ne permettent vraisemblablement pas de tirer des conclusions phylogénétiques de très haute importance, ils peuvent être cependant des indicateurs d'un certain degré évolutif. Pour cette raison nous nous risquerons aux brèves considérations et à la courte discussion qui suivent.

Matériel étudié: voir chapitre concernant le pronotum.

Les élytres des genres figurant dans les tribus des Cantharini et Silini du catalogue de DELKESKAMP (1977), à l'exception des seuls genres *Oontelus* et *Flabelloontelus*, sont construits sur le même modèle. Ils sont fins, allongés et couvrent complètement l'abdomen. La ponctuation et le relief les caractérisant sont obsolètes, jamais franchement marqués.

Les modifications principales touchant ce type fondamental se rencontrent chez les Malthinini (au sens DELKESKAMP, 1977).

Chez les genres *Malchinus*, *Mimomalthinus*, *Malthinellus* et *Malthinus* sous-genre *Indomalthinus*, ils ont gardés leur longueur et leur souplesse originelles.

Chez les genres *Malthinus*, *Malthodes* et *Falsomalthinus* on observe une réduction progressive de leur longueur. Ils sont encore relativement allongés chez *Malthinus biguttatus* (L.), ils sont par contre très courts chez *Malthinus luteus* (Pic) (*Apteromalthinus*). Ces mêmes genres présentent une plage apicale colorée qui correspond parfois à un épaississement très léger de l'élytre. Quelques *Malthinus* montrent une ponctuation nette (*M. facialis* Thoms., *M. fasciatus* (Oliv.), *M. crassipes* Pic, etc.) qui peut être alignée ou non.

Les genres *Prosthaptus* et *Maltypus* ont des élytres très courts caractérisés par un bourrelet apical important. Le reste est irrégulièrement ponctué (Figs 173–174).

Enfin le genre *Inmalthodes* (Fig. 170) est particulier et n'est pas sans rappeler le genre *Oontelus*. Les élytres couvrent en effet complètement l'abdomen et sont d'une constitution ferme. Ils sont d'autre part densément impressionnés par de gros points fovéolés. Une fois de plus, les liens existants entre «les Malthininae» par l'intermédiaire d'*Inmalthodes* et *Oontelus* sont démontrés.

Les considérations ci-dessus concernant le type fondamental d'élytres s'appliquent également aux genres de la tribu des Chauliognathini (au sens défini dans ce travail), à l'exception de *Belotus*, *Maronius*, *Lobetus*, *Macromalthinus*, *Paramaronius* et *Pseudolobetus*. Ces derniers ont des élytres marqués d'une tache apicale correspondant à un épaississement souvent matérialisé sous la forme d'un bourrelet ou de modifications importantes (Fig. 171).

Les Ichthyurini (Fig. 175) suivent ce dernier modèle, ce qui, en sus des caractères communs déjà signalés lors de l'étude de la capsule céphalique (semi-hypognathie) renforce l'hypothèse selon laquelle les *Trypheus* et les *Maronius* par exemple, sont phylogénétiquement voisins.

e. Les ailes

L'aile des insectes, en particulier celle des Coléoptères, a fait l'objet de nombreuses études. Les plus importantes sont celles de ROGER (1875), REDTENBACHER (1886), BRAUER & REDTENBACHER (1888), COMSTOK & NEEDHAM (1898, 1899), KEMPERS (1900 bis 1902, 1903, 1923), WOODWORTH (1906), d'ORCHYMONT (1920), PROCHAZKA (1936), BALFOUR-BROWNE (1944) et SÉGUY (1959).

Pour l'étude qui suit, nous nous sommes référés à ces auteurs. La nomenclature des nervures correspond à celle proposée par d'ORCHYMONT (l.c.).

KEMPERS (1923) et d'ORCHYMONT (l.c.) furent les premiers à considérer quelques espèces de Cantharidae, à discuter la disposition de leurs nervures alaires et à la comparer à celle des groupes voisins. MAGIS et WITTMER (1974) ont procédé à une étude comparative de différents genres, en particulier de la sous-famille des Chauliognathinae et MAGIS (1977) s'est occupé de quelques familles de Cantharoidea.

Généralités sur la nervation alaire des Cantharoidea

La nervation alaire des Cantharoidea, d'après laquelle d'ORCHYMONT (l.c.) a défini le type cantharidiforme, par opposition au type adéphage est caractérisée par les nervures suivantes (Fig. 178).

Dans le champ costal, nous trouvons une nervure costale (Costa, C) et une nervure sous-costale (Subcosta, Sc). La nervure costale est toujours présente, elle est large à la base et rapidement rétrécie. La sous-costale est courte, fusionnée avec la nervure radiale antérieure au quart basal.

L'espace radial comprend une nervure radiale antérieure (R_1), un rameau récurrent radial (Radius recurrens, Rr), une nervure transversale radiale (r) et une nervure radio-médiane (r-m). La nervure radiale antérieure est large, fortement sclérifiée. Elle s'étend de la base de l'aile et aboutit au point d'intersection avec le rameau récurrent radial. Rr, r-m et r délimitent ensemble la cellule radiale $2R_1$.

L'espace médian est constitué par un rameau récurrent médian (Media recurrens, Mr) toujours présent, plus ou moins allongé, et par la nervure médiane principale (M_{3+4}) qui est formée par les rameaux M_3 et M_4 confondus. L'espace non fermé, situé entre M_{3+4} et Mr correspond à la cellule médiane $1M_2$. La nervure médiane est reliée à la cubitale par une nervure transversale médio-cubitale (m-cu).

L'espace cubital est occupé par la nervure cubitale (Cubitus, Cu). Elle est divisée ou non en deux ou plusieurs rameaux (Cu_1 , Cu_2 et Cu_3).

Elle est d'autre part reliée à la nervure anale par l'intermédiaire de la nervure cubito-anale (cu-a).

L'espace anal comprend une nervure anale proprement dite (Analis, A), une nervure anale axillaire (Ax) et une nervure anale accessoire (Acc.). Les nervures anale et axillaire sont parfois divisées en rameaux (A_1 , A_2 , Ax_1 et Ax_2). Chez les Cantharidae, Ax_1 et Ax_2 s'unissent pour ne former plus qu'une seule nervure Ax_{1+2} , Ax_2 est seulement individualisée à la base de l'aile.

Grâce aux illustrations de d'ORCHYMONT (1920), à celles de KEMPERS (1923), à nos propres préparations et surtout à celles du Dr W. Wittmer dont nous avons pu faire libre emploi ce dont nous le remercions ici encore vivement, nous avons pu établir les considérations générales suivantes:

Les Cantharoidea, à l'exception des Phengodidae, des Cantharidae et d'une partie des Drilidae, sont caractérisés par un dense réseau de nervures, soit par la présence d'une nervure transversale anale, par deux rameaux Ax_1 et Ax_2 indépendants et par une nervure cubitale divisée en au moins deux rameaux.

Chez le genre *Drilus*, la cubitale et l'anale sont totalement absentes; chez les Phengodidae la nervure cubitale est unique.

Tous les Cantharidae sont construits selon le modèle décrit ci-dessus. Les différences les plus importantes résident dans la présence ou l'absence de nervures transversales, en particulier de la nervure transversale radiale, de la nervure transversale cubito-anale, et dans le nombre de rameaux de la nervure cubitale. Dans les cas extrêmes, les nervures cubitales et anales disparaissent.

Les 122 espèces étudiées appartenant à 70 genres différents nous ont permis de distinguer 4 types fondamentaux de nervation alaire chez les Cantharidae.

Type Cantharis

Matériel étudié: *Absidia rufotestacea* (Letzner), *Absidiella afghana* (Wittmer), *Ancystronycha dentigera* (Lec.), *A. violacea* (Payk.), *Armidia signata* (Germar), *Athemellus maculithorax* Wittmer, *Athemus suturellus* Motsch., *Bactrocantharis ciliatocollis* (Pic), *Bisadia elongaticornis* (Wittmer), *Boveycantharis rufimana* (Ménétr.), *Cantharis bilunata* Mars., *C. fusca* (L.) (Fig. 178), *C. rotundicollis* (Say), *C. rustica* Fallén, *C. tristis* (F.) (Fig. 176), *Falsopodabrus refossicollis* (Pic), *Fissocantharis albibucca* (Pic), *Kandyosilis semifulva* (Gorh.), *Lycocerus paviei* (Bourg.), *Mikadocantharis japonica* (Kiesw.), *Paracantharis robusticeps* (Pic), *Podabrus alpinus* (Payk.) (Fig. 177), *P. flavimanus* Motsch., *P. marmoratus* Bourg., *P. nigriventris* Fischer, *P. novemexcavatus* Wittmer, *P. parallelus* Champ., *P. rugulosus* (Lec.), *Prothemus ciusianus* (Kiesw.), *P. purpureipennis* (Gorh.), *Pseudopodabrus impressiceps* Pic,

Rhagonycha compacta Wittmer, *R. fulva* (Scop.), *R. fossulata* (Lucas), *R. testacea* (L.), *Stenothemus notaticollis* (Gorh.), *Themus khasianus* Gorh.

Ce type est caractérisé par un réseau dense de nervures qui rappelle celui des Lampyridae.

La nervure transversale radiale est toujours présente, la cellule $2R_1$ est par conséquent dans tous les cas fermée (Figs 176–178). La radio-médiane est située chez la majorité des espèces étudiées postérieurement à la transversale radiale, parfois vis-à-vis (*Rhagonycha* spp., *Bisadia* spp.). Le rameau récurrent médian est très long et atteint presque la base de l'aile. La cubitale est divisée en deux rameaux Cu_1 et Cu_2 ; seul *Cantharis tristis* F. montre un plus grand nombre de rameaux (Fig. 176). La nervure transversale cubito-anale est courte; parfois, lorsque la cubitale et l'anale sont très proches, elle est ponctuelle. L'anale est toujours présente et unique. L'axillaire est divisée à la base en deux rameaux Ax_1 et Ax_2 . Ces derniers sont soudés dans leur partie postérieure (Ax_{1+2}). Le point d'intersection de Ax_2 avec Ax_1 est, chez toutes les espèces étudiées, postérieur au point d'intersection de A avec Ax_1 (Fig. 178).

Type Silis

Matériel étudié: Silinae: *Callosonotatum breviapicale* (Pic), *Cordylocera livida* (Hope), *C. pectoralis* (F.), *Discodon bipunctatum* Schaeffer, *D. cinctum* (Cast), *D. inapicale* Pic, *D. prelineatum* Pic, *Indopolemius dimidiatus* (F.) (Fig. 179), *Laemoglyptus javanus* (Pic) (Fig. 180), *L. pectinicornis* (Champ.), *L. robustior* Pic, *Lycopolemius lineatus* Pic, *Macrosilis lajoyei* (Pic), *Mimopolemius sordidus* (Gorham), *Neogressittia tigiensis* (Wittmer), *Pachymesia incisa* Westw., *Paradiscodon vanikorensis* (Boisd.), *Parasilis colyphoides* Gorham, *Polemosilis apicicornis* (Fairm.), *Polemius laticornis* (Say), *P. nigricolor* Pic, *Pseudodiscodon fruhstorferi* (Pic), *Silidius hickeri* Pic, *S. circumcinctus* Pic, *S. (Metasilidius) madagascariensis* (Waterh.), *S. (M.) impressicollis* (Fairm.), *S. (Wittmerus) senegalensis* (Cast.) (Fig. 184), *Silis nigerrima* Schaeffer, *S. nitidula* (F.) (Fig. 181), *S. percomis* (Say), *Silvanotelus menai* Wittmer, *Sphaerarthrum bakeri* (Pic), *S. stygianum* (Gorham), *Tylocerus lineatus* Gorham. Dymorphocerinae: *Afronycha bivittata* (F.) (Fig. 182), *A. caffra* (Bohem.), *A. emarginata* (Gyll.), *A. intermixta* Wittmer, *A. picta* (Wiedem.), *A. puberula* (Bourg.), *A. trilineata* (Thunbg.), *A. virideolivacea* (Pic), *Asilis* sp., *Compsonycha crassicornis* Wittmer, *C. filicornis* Wittmer, *Dysmorphocerus blanchardi* Solier, *Hansasilis plaumanni* Wittmer, *Heteromastix* sp., *Hyponotum albocinctum* (Pic), *H. grandicollis* (Pic), *H. violaceipenne* (Pic), *Micronotum nodicorne* (Solier), *Neonotelus* sp., *Oonotelus murianus* Wittmer, *Plectocephalon testaceum* Pic, *Plectonotum laterale* (Pic), *P. pyrocephalum* (Solier).

On observe chez ce type une réduction du réseau de nervation par rapport au type *Cantharis*. Les nervures du réseau radial, en particulier la transversale radiale et la radio-médiane, sont raccourcies aux extrémités (Figs 179, 181) mais elles sont toujours présentes et, par conséquent,

la cellule radiale $2R_1$ est toujours plus ou moins fermée (Fig. 184). Chez presque tous les individus étudiés, ces deux nervures coupent le rameau récurrent radial en un même point (Fig. 180); on observe parfois un faible décalage. La nervure cubitale est aussi toujours présente mais non divisée en rameaux; chez les genres *Heteromastix*, *Hansasilis*, *Oontelus* et chez quelques espèces d'*Afronycha*, elle est très brièvement prolongée en direction de la base à partir de son point d'intersection avec la médio-cubitale (Fig. 182).

La nervure transversale cubito-anale est souvent faiblement sclérifiée et à peine visible (Fig. 179).

La nervure anale est simple dans la plupart des cas. Chez les espèces étudiées des genres *Dysmorphocerus*, *Hansasilis*, *Hyponotum*, *Micronotum* et chez quelques *Afronycha*, on assiste à la division de l'anale A en deux rameaux A_1 et A_2 (Fig. 182). Chez *Micronotum* cette division a lieu dans la partie postérieure de l'aile. Chez *Afronycha*, il est souvent difficile de dire si elle se rapporte à la cubitale ou à l'anale (*A. trilineata* (Thunbg.)); certaines espèces cependant montrent qu'il s'agit vraisemblablement d'un dédoublement de A (*A. emarginata* (Gyll.)), on observe effectivement un angle très net entre A_1 et cu-a.

La nervure axillaire Ax_2 est souvent faiblement sclérifiée. Son point d'intersection sur Ax_1 est situé en arrière, au même niveau ou faiblement en avant de celui de cu-a avec Ax_1 .

Ce type est relativement homogène. Les seules variations observées résident dans la division de A en A_1 et A_2 et caractérisent un groupe de genres qui, comme nous l'avons déjà vu à plusieurs reprises et comme nous le verrons encore, se distingue de tous les autres groupes de la famille des Cantharidae.

Type *Malthinus*

Matériel étudié: Malthininae: *Caccodes marquesianus* Blair, *Frostia impressa* Fender, *F. bhutanensis* (Wittmer), *Malchinus sinuatocollis* (Kiesw.) (Fig. 191), *M. tunicatus* (Kiesw.), *Malthinus flaveolus* (Herbst) (Fig. 187), *M. quedenfeldti* (Pic), *Malthinus (Indomalthinus) bhaktai* Brancucci (Fig. 190), *Malthodes berytensis* Reiche (Fig. 183, 185), *M. marginatus* (Latr.) (Fig. 189), *Maltypus reductocarinatus* Wittmer, *Prosthaptus* sp. Silinae: *Tytthonyx argentinus* (Wittmer), *T. bicolor* Lec., *T. erythrocephalus* (F.) (Fig. 188).

Ce type *Malthinus* est caractérisé par une réduction extrême de la nervation alaire. La nervure transversale radiale est absente dans tous les cas étudiés (Figs 187–191), la cellule radiale $2R_1$ est donc ouverte. La radio-médiane est légèrement raccourcie à ses deux extrémités (Fig. 187). Le rameau récurrent médian est court et dépasse de peu, en

direction de la base, l'endroit où la radio-médiane l'intercepte (*Malthodes*, *Tytthonyx*, Figs 188–189).

La cubitale est présente chez *Malthinus*, *Malchinus* et *Malthodes*, elle est effacée à la base chez *Tytthonyx* (Fig. 188) et *Caccodes*, très faiblement marquée par endroit chez *Frostia* et absente chez *Maltypus* et *Prosthaptus*.

L'anale est présente chez *Malthinus*, *Malchinus*, *Malthodes* et *Caccodes* et absente chez les autres genres. Les rameaux axillaires Ax_1 et Ax_2 sont toujours présents, Ax_2 est souvent faiblement sclérifiée et peu visible (Fig. 189).

Chez tous les genres, la costale est bordée presque dès la base d'une série de soies épaisses qui se prolonge vers l'arrière jusqu'au pli postérieur (Figs 186–187). Les genres *Frostia*, *Malthodes*, *Maltypus* et *Prosthaptus* présentent une série de soies (8–12) sur M_{3+4} (Fig. 183).

Ce type montre une certaine variation entre les différents genres. La tendance générale est la réduction du réseau de nervures et l'on observe tous les intermédiaires entre une cubitale et une anale normalement développées et l'absence totale de celles-ci. La série de soies sur la costale semble être une des caractéristiques importantes de ce type.

Type Chauliognathus

Matériel étudié: Chauliognathinae: *Belotus abdominalis* (Lec.), *B. maculatus* Gorb., *Chauliognathus corvinus* (Gorb.), *Ch. lugubris* (F.), *Ch. scriptus* (Germar) (Fig. 192), *Ch. sydneyanus* (Blckb.), *Ch. wareoensis* Wittmer, *Ichthyurus lateralis* Westw. (Fig. 193), *I. octopunctatus* Ritsema, *Lobetetus singularicornis* Pic, *Maronius staudingeri* Pic, *Mircroichthyurus sublateralis* (Motsch.), *M. zehntneri* (Gestro), *Paramaronius murianus* Wittmer, *Pseudocerocoma mirabilis* Gorb., *Trypherus latipennis* (Germar), *T. nuristanicus* Wittmer.

Ce type présente également une réduction de la nervation alaire par rapport au type *Cantharis*. La nervure transversale radiale et la nervure radio-médiane sont toujours présentes. Cette dernière est cependant faiblement sclérifiée. La cellule radiale $2R_1$ est fermée (Figs 192–193). Le rameau récurrent radial est court; il ne dépasse antérieurement jamais le point où la transversale radiale et la radio-médiane se rejoignent. Le rameau récurrent médian est allongé chez *Chauliognathus*, *Belotus*, *Lobetetus*, *Maronius* et *Paramaronius*; chez les autres genres étudiés, il est très court et longe la médiane de près (Fig. 193). Dans le premier groupe les limites de la médio-cubitale sont encore discernables (Fig. 192), dans le second elle a totalement disparu.

La cubitale semble se prolonger jusqu'à la base de l'aile chez les Ichthyurini. La transversale cubito-anale est absente chez toutes les espè-

ces étudiées. L'anale et l'anale axillaire sont bien visibles et très larges chez les *Chauliognathini*, fines et étroites chez les *Ichthyurini*. L'axillaire est dans tous les cas divisée en deux rameaux Ax_1 et Ax_2 ; ils sont fusionnés en Ax_{1+2} à leur extrémité postérieure. Chez les *Ichthyurus* et les genres voisins, Ax_2 est obsolète.

Si ce type présente une certaine homogénéité par la forme de la cellule radiale $2R_1$ et par l'absence de la cubito-anale, il est cependant l'objet de variations qui caractérisent les deux groupes mentionnés ci-dessus (*Chauliognathus* et *Ichthyurus*) et qui se manifestent par la forme générale de l'aile, par la longueur et la taille de la cubitale, de l'anale et des axillaires Ax_1 et Ax_2 .

Valeur des ailes

Chaque type décrit est bien caractérisé. La cellule radiale en particulier est différente pour chacun d'entre eux.

Le type *Cantharis* montre des caractères primitifs. Il est en effet le seul où la nervure cubitale possède encore deux, voire trois rameaux, caractère que l'on retrouve chez d'autres représentants des Cantharoidea.

Certains genres classés parmi le type *Silis* (*Dysmorphocerus*, *Hyponotum*, *Micronotum*, *Hansasilis* et *Afronycha* partim) ont une nervure anale divisée en A_1 et A_2 . Quelques espèces montrent de plus une petite proéminence prolongeant antérieurement la cubitale à l'endroit où celle-ci intercepte la transversale médio-cubitale. Ces deux particularités rappellent étonnamment les Omethidae. Ce qui tend une fois de plus à démontrer, en accord avec CROWSON (1972), la proximité des Cantharidae ou au moins de certains groupes avec cette famille.

Les types *Malthinus* et *Chauliognathus* subissent, à notre avis, une évolution parallèle qui tend vers une réduction progressive du réseau de nervation.

f. Les appendices locomoteurs

Matériel étudié: voir chapitre concernant le pronotum.

Les pattes des Cantharidae sont relativement uniformes et ne feront pas l'objet de longs commentaires.

Les hanches ne présentent que très rarement des variations suffisantes pour être prises ici en considération. Signalons tout de même la forme particulière des coxas des mâles de quelques espèces de *Malthinus* (*Indomalthinus*) (Fig. 194) et *Satoichthyurus*.

Parmi toutes les espèces étudiées, seuls quelques *Ichthyurus* et *Malthinus* mâles montrent des trochanters et des fémurs se distinguant de ceux des autres Cantharidae. Les trochanters sont épineux vers l'arrière, les fémurs sont renflés, épaissis et, chez les *Ichthyurus* munis d'une rangée d'épines sur leur bord postérieur (Fig. 200).

Les tibias sont l'objet de variations plus fréquentes. On en rencontre chez un certain nombre d'espèces du genre *Malthinus*. Elles se manifestent sous la forme d'échancrures plus ou moins fortes sur le bord inférieur. Les tibias des *Ichthyurus* déjà mentionnés ci-dessus sont trapus (Fig. 200). Enfin toutes les espèces possèdent deux éperons tibiaux sur les trois paires de pattes à l'exception des Chauliognathini et des Ichthyurini, où ils sont réduits et limités aux protibias ou manquent complètement.

Les tarsi comprennent toujours 5 articles; le quatrième est toujours lobé (Figs 195–197); le cinquième, par contre, est allongé et vient prendre place entre les lobes du quatrième. Il porte constamment deux ongles dont la conformation varie d'un groupe à l'autre. Ces particularités sont souvent très utiles, à défaut d'autres caractères, pour la séparation des genres.

On a absolument toutes les combinaisons possibles. Les ongles peuvent être simples, dentés ou fendus. Ils sont simples chez les genres *Themus* (Fig. 202), *Malchinus* (Fig. 384), *Malthodes* (Fig. 385), *Malthinus* (Fig. 386) ou chez *Chauliognathus* (Fig. 203), par exemple. Ils peuvent être, d'autre part, tous les deux dentés ou fendus chez les deux sexes (*Podabrus*, Fig. 199; *Islamocantharis*), ou chez l'un des deux sexes (*Sililis*). Ils peuvent également être dentés, lobés ou fendus d'un côté seulement (généralement l'ongle externe) chez les ♂ et les ♀ (*Boveycantharis*), chez les ♂ seulement (*Discodon*, *Paradiscodon*, *Cordylocera*, *Silvanotellus*, etc.), chez les ♂ ou les ♀ et sur la première paire de pattes seulement. Ils peuvent enfin présenter un lobe important à leur base (*Ichthyurus* spp., Fig. 200).

De telles variations s'observent parfois à l'intérieur d'un genre et même entre espèces voisines (WITTMER, 1979). Dans la plupart des cas, elles caractérisent cependant tout un groupe d'espèces et peuvent être sans autre utilisées à des fins systématiques.

3. L'abdomen

L'abdomen des Coléoptères se présente sous des formes très variées. JEANNEL et PAULIAN (1944) distinguèrent trois types fondamentaux: un type hologastre, un type haplogastre et un type cryptogastre suivant le nombre de segments encore visibles. Les Cantharidae appartiennent au type hologastre; on compte en effet un nombre élevé de segments; il est le plus primitif. MAGIS (1963, 1964, 1968, 1969, 1971, 1974) a largement contribué à la compréhension des structures abdominales des Cantharidae.

Généralités

Pour des raisons pratiques, on divise l'abdomen en segments apparents et en segments invaginés. Cette distinction est cependant relative, comme le remarque très justement MAGIS (1968), mais mérite d'être maintenue.

Les segments apparents sont au nombre de 8 chez tous les Cantharidae, mâles et femelles. En fait, en se référant aux gros stigmates métathoraciques, on compte huit tergites et sept sternites. Le premier tergite est en effet incorporé dans les cavités métacoxales. Les sept premiers urites sont plus ou moins identiques et ne feront pas l'objet de longs commentaires. Le huitième, par contre, présente une morphologie variée et intéressante.

Les segments invaginés sont formés par les deux derniers urites, soit le neuvième ou segment génital et le dixième ou proctigère. Les segments génitaux femelles feront l'objet d'un chapitre particulier. Ceux des ♂ seront traités ici-même.

L'abondant matériel étudié nous permet de distinguer 5 types différents d'abdomens à l'intérieur de la famille des Cantharidae.

Type Cantharis

Matériel étudié: représentants des genres *Absidia*, *Absidiella*, *Athemellus*, *Athemus*, *Bactrocantharis*, *Bisadia*, *Boveycantharis*, *Cantharis*, *Fissocantharis*, *Lycocerus*, *Metacantharis*, *Nastonycha*, *Pakabsidia*, *Paracantharis*, *Podabrus*, *Podistra*, *Prothemus*, *Rhagonycha*, *Stenothemus* et *Themus*.

Tous les segments abdominaux apparents montrent une paire de gros pores situés sur la partie latérale des tergites.

Chez les deux sexes, le huitième tergite est un peu plus allongé que les précédents. Il est arrondi postérieurement et faiblement rebordé latéralement. Le huitième sternite est large, sinué ou échancré sur son bord postérieur (Figs 205–206).

Les segments génitaux ♀ sont complètement invaginés et seront traités en détail dans le chapitre suivant. Ceux des mâles ne sont que partiellement invaginés et répondent à la définition suivante (Fig. 204, en coupe).

Le neuvième tergite est rétréci postérieurement et plus ou moins replié en forme de gouttière. Antérieurement, il est prolongé par un petit processus sclérifié (P), lui-même donnant suite à une membrane qui s'étend jusqu'à l'extrémité antérieure de l'urite. Dans sa partie postérieure, elle suit de près une baguette sternale sclérifiée (bs).

Le neuvième sternite est bien différent des précédents (Fig. 204); il se présente sous la forme d'une lame étroite, allongée et s'adapte parfaitement au tergite du même segment. Latéralement, il est prolongé en direction de l'avant par deux pièces sclérifiées que MAGIS (1963) appellera brides sclérifiées (bt, brides tergaes) et qui se souderont ventralement au niveau du septième sternite. Sa face interne est également recouverte d'une membrane (seconde membrane connective, selon SHARP & MUIR, 1912). Elle relie le sternite à l'édéage.

Le neuvième tergite et le neuvième sternite sont reliés entre eux par l'intermédiaire des baguettes tergaes et des brides sternales. Il se forme une véritable articulation.

L'urite X ou proctigère (Figs 205, 206, p) est visible sur la face interne du tergite IX. Il entoure dorsalement l'anus. MAGIS (1963) a mis, pour la première fois, en évidence la présence d'une petite plage sclérifiée située en-dessous de l'ampoule rectale que l'on peut effectivement attribuer au sternite X. Il constitue en effet l'extrémité d'une membrane (b-b', pour reprendre les abréviations de MAGIS, l.c., Fig. 204) le reliant au tegmen (partie de l'édéage). Il s'agit de la partie tergaie de la seconde membrane connective. Elle forme le plafond et les flancs de la chambre génitale; les deux urites IX et X contribuent donc à sa mise en place.

Ces observations s'appliquent non seulement aux *Rhagonycha* (voir figure 204, d'après MAGIS, l.c.) mais également aux espèces des autres genres étudiés.

Type Silis

Matériel étudié: représentants des genres *Asiosilis*, *Cordylocera*, *Cordylocerellus*, *Discodon*, *Guineapolemius*, *Indopolemius*, *Kandyosilis*, *Laemoglyptus*, *Lycocerus*, *Lycopolemius*, *Mimopolemius*, *Neogressittia*, *Onychotelusia*, *Paradiscodon*, *Polemiosilis*, *Polemius*, *Pseudodiscodon*, *Silidius*, *Silis*, *Silvanotelus*, *Sphaerarthrum*, *Tylocerus* et *Tytthonyx*.

MAGIS (1968) a étudié la morphologie de quelques espèces de Silini. Ses conclusions peuvent être étendues aux espèces des genres mentionnés ci-dessus.

Tous les tergites sont munis de pores latéraux; ils sont particulièrement grands et bien visibles sur les trois derniers.

Le huitième tergite du mâle, tout comme celui de la femelle, est fortement sclérifié, arrondi sur son bord postérieur et rebordé latéralement. Le bord latéro-postérieur de la face dorsale montre un gros pore, plus ou moins proéminent. Le huitième sternite est sinué ou échancré sur son bord postérieur chez la femelle; il est formé de deux lobes indépendants reliés par une membrane ou étroitement soudés à la base chez le mâle (Figs 208–209).

Les urites IX et X de la femelle sont invaginés et seront étudiés plus loin. Le neuvième tergite du mâle est plus ou moins invaginé dans le huitième. Il est replié longitudinalement sur lui-même en forme de gouttière.

Le neuvième sternite est absent dans la plupart des cas (Fig. 208). Chez quelques *Silis* et chez les *Callosonotatum* (Fig. 207), il se présente cependant sous la forme d'une lamelle très fine et très étroite (*Silis nitidula* (F.), *S. percomis* (Say), *S. sexdentata* Mannh.).

La chambre génitale des Silinae montre deux centres de sclérification (MAGIS, 1968); un premier dépend d'une zone pigmentée soutenue par les baguettes sclérifiées, un second sert d'attache à la membrane intersegmentaire; il s'agit d'une bride sclérifiée, reste du sternite IX.

Type Malthinus

Matériel étudié: représentants des genres *Caccodes*, *Falsomalthinus*, *Frostia*, *Inmalthodes*, *Malchinus*, *Malthinus*, *Malthinellus*, *Maltypus* et *Afronycha*, *Asilis*, *Compsonycha*, *Dysmorphocerus*, *Flabelloontelus*, *Geygiella*, *Hansasilis*, *Heteromastix*, *Hyponotum*, *Micronotum*, *Neoontelus*, *Oontelus*, *Plectocephalon*, *Plectonotum*.

Ce type est également voisin du type *Cantharis*. Il s'en distingue cependant par quelques particularités et regroupe une série de genres appartenant à une lignée évolutive différente.

Les pores des tergites abdominaux sont petits et peu visibles.

Chez les deux sexes, le tergite VIII ne se distingue pas particulièrement des précédents. Le sternite VIII est par contre toujours plus ou moins échancré sur son bord postérieur (Figs 210, 211); il l'est parfois très profondément (*Frostia*).

L'urite IX de la femelle est complètement invaginé, celui du mâle est apparent. Chez ce dernier, le tergite IX est de forme variable, il est généralement assez allongé et fortement replié en gouttière (Fig. 210). Le sternite IX est en forme de lame fine et allongée, il est parfois fortement sclérifié et bombé (*Malthinus* (*Indomalthinus*) *bhaktai* Brancucci, Fig. 210).

Le tergite IX est prolongé par des baguettes sclérifiées obliques le reliant aux brides du sternite IX par l'intermédiaire d'une articulation.

Les genres *Caccodes*, *Falsomalthinus*, *Frostia*, *Malchinus*, *Malthinellus* et *Malthinus* suivent le modèle décrit ci-dessus. *Frostia* partim et *Inmalthodes* par contre ont un sternite IX considérablement régressé. Il n'est visible que par dissection et est réduit à une petite plage sclérifiée, limitée par les baguettes tergaux (Fig. 212). Chez quelques espèces de *Maltypus*, en particulier *M. reductocarinatus* Wittmer, il n'y a plus de sternite individualisé, si petit soit-il. Les brides sclérifiées qui reliaient le sternite IX au tergite du même segment se retrouvent sur la face interne du sternite VIII. Elles sont postérieurement soudées à ce sternite et antérieurement réunies en un processus médian (Fig. 211) qui vient prendre place entre les baguettes tergaux. C'est maintenant le sternite VIII qui s'articule directement avec le tergite IX.

Nous placerons ici aussi les genres de la sous-famille des Dysmorphocerinae, ils ont en effet la même organisation. Seul le tergite IX de quelques-uns d'entre eux est profondément échancré (*Afronycha*, *Geygiella* et *Plectocephalon*). Le proctigère est alors proéminent.

Type Malthodes

Matériel étudié: représentants des genres *Malthodes* et *Prosthaptus*.

MAGIS (1963, 1964) a également consacré ses recherches à quelques espèces du genre *Malthodes*. Il fut l'un des premiers à s'aventurer dans l'explication des homologies des différents sclérites. MEIXNER (1934) avait, auparavant, déjà brièvement commenté ces structures.

L'urite VIII de la femelle suit la description du type *Malthinus*. Le tergite VIII du mâle est généralement plus allongé et plus étroit que les précédents. Le sternite VIII est par contre ici très distinct des précédents. Il s'individualise, la membrane reliant le sternite au tergite diminue en effet de surface, lui laissant ainsi une plus grande liberté. Il présente en outre toute la gamme de formes que l'on connaît.

L'urite IX de la femelle est complètement invaginé et sera traité au chapitre suivant. Celui du mâle n'est pas sans rappeler le type *Malthinus*. On observe ici aussi la présence de deux baguettes sclérifiées tergaux obliques et de deux brides sternales reliant le tergite IX au sternite IX. Les modifications les plus importantes portent sur les tergites et les sternites eux-mêmes. Ils s'allongent et se transforment de façon considérable (Figs 214, 215). Ces changements vont de pair avec l'apparition d'un mécanisme permettant de maintenir l'abdomen de la femelle lors de

la copulation et touchent particulièrement les segments VIII, IX et X. Ils correspondent aussi à une position tête-bêche de l'accouplement. Le tergite X prend des proportions inattendues; il est souvent très allongé et divisé en deux languettes. Dans sa partie ventrale, on aperçoit le sternite X (Fig. 214).

Type *Chauliognathus*

Matériel étudié: représentants des genres *Belotus*, *Chauliognathus*, *Lobetus*, *Macromalthinus*, *Maronius*, *Paramaronius* et *Pseudolobetis*.

Les pores abdominaux des *Chauliognathinae* sont très gros et situés dans la partie latérale la plus postérieure des tergites; ils sont plus ou moins proéminents.

Le huitième tergite des mâles et des femelles est très large et est muni d'une paire de gros pores sur son bord postérieur.

L'urite IX de la femelle fera l'objet d'une étude ultérieure; signalons tout de même que, contrairement aux autres types, il n'est que partiellement invaginé.

L'urite IX du mâle est apparent. Le tergite est symétrique, généralement bien sclérifié. Le sternite IX est asymétrique; il est toujours en forme de cuiller et est prolongé par une paire de brides sclérifiées le reliant aux baguettes tergaux. Du côté gauche, il est plus ou moins connivent avec le tergite; du côté droit, il présente une ouverture par où s'évaginera l'édéage (Fig. 213).

Comme l'a déjà remarqué MAGIS (1974), cette dissymétrie se retrouve également dans les zones sclérifiées renforçant la chambre génitale.

Type *Ichthyurus*

Matériel étudié: représentants des genres *Ichthyurus*, *Microichthyurus* et *Trypherus*.

Les pores abdominaux sont présents; ils sont par contre moins apparents que chez le type *Chauliognathus* et non proéminents, à l'exception de la dernière paire.

Chez les deux sexes, le huitième tergite a une forme de «queue de poisson» (Figs 216–217) aux extrémités de laquelle nous trouvons un gros pore. Il est plus élancé chez le mâle et plus trapu chez la femelle. Le huitième sternite est très réduit chez le mâle et couvre la base de l'ouverture du tergite (Fig. 216); il est par contre bien développé chez la femelle et couvre presque complètement l'ouverture du tergite correspondant (Fig. 217).

L'urite IX du mâle est complètement invaginé (Fig. 216). Sa locali-

sation varie d'un genre à l'autre. Chez le genre *Ichthyurus*, il est formé par une partie fortement sclérifiée qui entoure complètement le proctigère. En accord avec MAGIS (1974), nous avons également constaté que l'extrémité du tube digestif passe entre ce sclérite et le tergite VIII. Il ne peut donc s'agir du tergite IX. Sa position permet cependant de supposer qu'il s'agit de la seconde membrane connective qui, chez le type *Cantharis*, forme une partie de la chambre génitale. Elle est ici fortement sclérifiée et est prolongée par des baguettes. Une observation attentive permet de voir que ces baguettes sont asymétriquement reliées entre elles. Chez les *Ichthyurus*, le tergite IX est membraneux. Le sternite IX se présente sous la forme d'une lamelle qui prend naissance à la base des baguettes sclérifiées et qu'il faut aller rechercher au niveau du sternite VII (Fig. 216). Il est développé dans un plan vertical et couvre la face latérale gauche de l'édéage et non pas la face ventrale.

Chez le genre *Tryptherus*, on observe quelques modifications par rapport au genre *Ichthyurus*. La dissymétrie est devenue très apparente.

Le tergite IX est en grande partie invaginé dans le tergite VIII. En arrière du tergite IX, on a la présence d'un proctigère (Fig. 218) (reste de l'urite X) souvent bien développé; chez *T. nuristanicus* Wittmer, il est profondément échancré en son milieu (Fig. 219), tel qu'on en rencontre chez le genre *Malthodes*. Ventralement, en arrière du huitième sternite, on distingue deux lames (Figs 218–219): une lame droite qui correspond à un prolongement du tergite IX et une lame gauche qui est émise par le sternite IX. Celui-ci est à rechercher comme chez le genre *Ichthyurus* au niveau du sternite VII. Il est également très réduit, asymétrique et dressé verticalement (Fig. 219).

D'autres espèces de ce même genre *Tryptherus* ne suivent ce modèle que de loin. Ainsi *T. elongatus* Pic montre un tergite VIII profondément échancré entre lequel apparaissent médianement un tergite IX étroit et allongé et un tergite X très petit. Le sternite VIII est formé par deux lanières latérales. Il n'y a dans ce cas pas de lames tergaux ou sternales. Le sternite IX occupe la même position que chez *T. nuristanicus* Wittmer.

Valeur de l'abdomen

D'une façon générale, les Cantharoidea appartiennent au type holo-gastre. Huit urites sont dans tous les cas apparents (Col. Lampyridae, Fig. 220). Souvent le neuvième n'est qu'à peine invaginé (Col. Phengodidae, Fig. 223; Drilidae, Fig. 221; Lycidae, Fig. 222).

Tous les Cantharidae sont munis de pores sur les tergites abdomi-

naux; seul leur emplacement varie quelque peu. Les urites VIII, IX et X subissent des évolutions variées et caractéristiques pour chaque groupe. On observe un passage lent d'un type *Cantharis* à un type *Malthinus*. Il se marque par la réduction du sternite IX. Celui-ci devient invisible extérieurement chez *Inmalthodes* et chez quelques espèces de *Maltypus*. Il disparaît même complètement chez *Maltypus reductocarinatus* Wittmer. Cette tendance se fait également sentir chez le type *Silis*; le tergite IX s'invagine et le sternite du même segment est absent dans la plupart des cas. Chez le type *Malthodes*, on assiste au contraire à un gain d'importance des trois derniers urites.

Les types *Chauliognathus* et *Ichthyurus* représentent une deuxième lignée, chez laquelle apparaît une dissymétrie prononcée du sternite IX. Chez *Ichthyurus* on a une invagination de celui-ci; il est alors vertical et s'applique contre le flanc gauche de l'édéage.

4. Les segments génitaux femelles

L'appareil génital femelle des Coléoptères, qu'il s'agisse des segments génitaux ou des organes internes, a été, jusqu'à ces dernières années, passablement délaissé. Toute la systématique moderne, à l'exception de celle de quelques familles, est uniformément basée sur la morphologie de l'édéage mâle; celui-ci est en effet bien sclérifié et présente, dans la plupart des groupes, un développement extrême. Il est généralement considéré comme le seul caractère spécifique sûr.

Les segments génitaux femelles sont, dans presque tous les groupes, relativement mous, et leur préparation demande un soin particulier. Ce n'est que dernièrement que leur emploi dans diverses familles a été généralisé dans un but systématique. STEIN (1847), VERHOEFF (1894, 1984a, 1918), PEYTOUREAU (1895), HEYMONS (1899), WONDOLLECK (1905), NEWELL (1918) et plus tard TANNER (1927), SNODGRASS (1935), JEANNEL & PAULIAN (1949) furent les précurseurs de telles études. Ils ont effectués leurs recherches au niveau de l'ordre des Coléoptères et ont pris en considération un nombre plus ou moins élevé de familles.

Généralités

VERHOEFF (1894) et TANNER (1927) sont les seuls qui ont traité de quelques espèces de Cantharidae. VERHOEFF (l.c.) a étudié la morphologie des segments génitaux femelles de *Cantharis livida* L., *C. rustica*

Fallén, *Ancistronycha violacea* (Payk.), *Malthinus flaveolus* (Herbst) (= *punctatus* Geoffr.), *Malthodes marginatus* (Latr.) et TANNER (l.c.) celle d'une espèce indéterminée de *Podabrus*.

Nous désignerons par segments génitaux les deux derniers segments abdominaux, soit le neuvième et le dixième (ou proctigère). Ce dernier ne peut être considéré séparément. Ils sont tous les deux invaginés à l'intérieur des segments apparents (I–VIII^e). Ils ont d'autre part une fonction dans la copulation et dans la ponte.

Dans le présent travail, tous les segments génitaux femelles considérés seront illustrés en vue ventrale, la face tergale ne présentant, en effet, pas grand intérêt. Dans un but pratique, ce dessin sera accompagné de celui du dernier sternite visible. La comparaison entre plusieurs espèces sera ainsi rapide et aisée. Nous placerons ce huitième sternite en-dessous du paraprocte.

Les nombreuses soies ornant tout particulièrement les coxites et les styles seront volontairement omises.

En accord avec TANNER (1927) et selon sa terminologie, nous utiliserons les termes de paraprocte, coxites et styles pour caractériser le neuvième urite, et celui de proctigère pour le dixième. Ces différentes parties correspondent aux définitions suivantes:

Paraprocte (pp): On admet généralement qu'il s'agit du neuvième tergite. Il peut être entier ou divisé dorsalement. Il est présent chez toutes les espèces étudiées et est terminé dans sa partie proximale par 2 sclérites cupuliformes (Fig. 235, scc) munis de pores glandulaires et appelés «Drüsenporenplatten» par VERHOEFF (1894). Ces sclérites sont généralement peu chitinisés, à l'exception de leurs bords latéraux. Ils ne présentent vraisemblablement pas grand intérêt et n'ont pas été figurés, sauf pour le cas de quelques espèces (*Asilis* sp., Fig. 243; *Oontelus* sp., Fig. 242) où ils prennent une importance particulière.

Valvifer (v): Défini comme la partie sclérifiée située à l'extrémité proximale du neuvième sternite, il relie le coxite au paraprocte, plus exactement au sclérite cupuliforme (Figs 230, 232). Contrairement à TANNER (1927), nous entendrons par valvifers, les pièces perpendiculaires aux coxites et non pas la partie chitinisée des sclérites cupuliformes. Ils sont primitivement bien développés et on observe leur réduction, voire leur disparition, dans les groupes évolués.

Coxites (c): Constituent en fait les restes du neuvième sternite. Ils sont toujours présents et surmontés ou non d'un style, petit appendice munis de nombreuses soies (Fig. 232).

Proctigère (p): Représente les restes du dixième urite.

Les segments génitaux femelles se sont révélés très importants dans la systématique des Cantharidae. Ils permettent non seulement de mettre en évidence les liens de parenté existants entre les différentes espèces mais aussi d'établir les relations phylogénétiques des espèces, genres, tribus et sous-familles, leur évolution étant bien moins rapide que celle de l'édéage mâle. De plus, comme nous l'avons démontré à plusieurs reprises (BRANCUCCI, 1979, 1979a) et comme nous le démontrerons une fois de plus (cf. révision du genre *Malchinus*, chapitre IV, 4). Ils rendront vraisemblablement la détermination des femelles possible jusqu'au niveau de l'espèce, ce qui jusqu'à présent était pratiquement exclu. Dans chaque Musée du globe, d'innombrables femelles portent, en effet, l'étiquette de détermination collective: *Malthinus* spp. ♀, *Malthodes* spp. ♀, etc.

Super-famille des Cantharoidea

Nous avons pris en considération un représentant des familles les plus importantes soit *Lampyris noctiluca* L. (Col. Lampyridae), *Drilus flavescens* Oliv. (Col. Drilidae), *Lycus palliatus* (F.) (Col. Lycidae) et *Cantharis fusca* (L.) (Col. Cantharidae).

Chez *Lampyris noctiluca* L. (Figs 224–225), on a la présence de coxites allongés, membraneux, peu sclérifiés, fusionnés dans leur partie médiane et surmontés d'un style petit, oblong. Les valvifers sont par contre fortement chitinisés et placés dans le prolongement des coxites. Il n'y a pas de paraprocte ou proctigère visible. Cette absence des neuvième et dixième tergites semble caractériser tous les représentants de cette famille. TANNER (1927) figure les restes qu'il a observés chez *Lucidota californica* Mots.

Chez *Drilus flavescens* Oliv. (Figs 226–227), les coxites sont également étroits et allongés, les styles oblongs. Les valvifers manquent ici. Il n'y a pas trace de paraprocte ou proctigère.

Chez *Lycus palliatus* (F.) (Figs 228–229), les coxites sont allongés et présentent un prolongement antérieur (proximal) interne. Les styles sont petits, globuleux, les valvifers allongés. Le paraprocte est absent, le proctigère est par contre bien développé. TANNER (l. c.) note la présence de valvifers particuliers chez *Calopteron reticulatum* F.

Enfin, les segments génitaux de *Cantharis fusca* (L.) (Fig. 230) en particulier, mais également ceux des espèces du même genre et des genres voisins, présentent un paraprocte bien développé, des coxites allongés surmontés de styles. Les valvifers sont toujours présents et placés

perpendiculairement à l'axe des coxites. Le proctigère est également toujours présent; il est parfois réduit à une membrane.

Le type que nous venons de décrire brièvement est celui qui montre le plus de caractères primitifs de toute la famille des Cantharidae et qui se rapproche le plus de ceux des autres familles de Cantharoidea. Il s'en distingue cependant fondamentalement par la présence de paraproctes importants et par des valvifers situés perpendiculairement aux coxites.

Ces considérations tendent à confirmer le système phylogénétique établi par CROWSON (1972), dans lequel les Lampyridae, Drilidae et Lycidae d'une part et les Cantharidae d'autre part, appartiennent à deux groupes qui auraient subis une évolution différente dès le Crétacé moyen.

Famille des Cantharidae

Les segments génitaux femelles des Cantharidae ont subi des évolutions diverses dans les différents groupes. Nous distinguerons 8 types fondamentaux.

Type Cantharis

Matériel étudié: *Cantharis fusca* (L.) (Fig. 230), *C. obscura* L. (Fig. 234), *C. rustica* Fallén (Fig. 232), *C. tristis* F. (Fig. 231), *Malchinomorphus longiceps* Pic (Fig. 237), *Podabrus alpinus* (Payk.) (Fig. 236), *P. procerulus* Kiesw., *Rhagonycha fulva* (Scop.) (Fig. 233), *R. femoralis* (Brullé), *R. lignosa* (Müller), *Themus kumaonensis* Wittmer.

Ce type est caractérisé par des coxites allongés, tordus sur eux-mêmes à la moitié de leur longueur (Figs 230–236). Le style est toujours présent; il est de taille moyenne, oblong. Toutes les espèces examinées montrent un paraprocte entier, non divisé dorsalement. Le proctigère est toujours présent; il est membraneux et situé à la base du paraprocte. Les valvifers sont fortement sclérifiés, en forme de baguettes et connectent les coxites aux sclérites cupuliformes.

Comme nous l'avons vu ci-dessus, ce type présente des affinités évidentes avec toute autre famille voisine des Cantharidae. De plus, il rappelle la morphologie de nombreux autres groupes étudiés par TANNER (1927). C'est vraisemblablement le type le plus primitif de cette famille.

Il est encore prématuré pour l'instant de vouloir déduire des caractères génériques ou spécifiques. Il semble cependant que les espèces du genre *Podabrus* soient caractérisées par de longs et étroits coxites (Fig. 236). Les genres *Cantharis* et *Rhagonycha*, par contre, ont des coxites bien plus courts et plus larges (Figs 230–235). La morphologie

particulière observée chez *Rhagonycha fulva* (Scop.) (Fig. 233), coxites remarquablement trapus et paraprocte arrondi, ne peut être généralisée. *R. femoralis* (Brullé) et *R. lignosa* (Müller) ont en effet des segments génitaux construits sur le modèle de ceux de *Cantharis fusca* (L.).

De la même façon, il est encore exclu de préciser les caractères permettant d'identifier les différentes espèces. A l'intérieur du genre *Cantharis*, les parties latéro-basales des paraproctes sont allongées chez *C. fusca* (L.) (Fig. 230) et *C. rustica* Fallén (Fig. 232), arrondies chez *C. obscura* L. (Fig. 234) et *C. tristis* F. (Fig. 231). Chez les deux premières espèces, les valvifers sont en outre fortement échancrés à leur extrémité interne. *C. tristis* présente des coxites très longs, parallèles à l'extrémité postérieure.

Type *Indopolemius* (Silinae)

Matériel étudié: *Indopolemius dimidiatus* (F.) (Fig. 238).

Très proche du type *Cantharis*, il s'en distingue cependant par une réduction importante des styles, ce qui, comme nous le verrons plus loin, semble correspondre à une étape marquante dans l'évolution des segments génitaux femelles.

Type *Silis*

Matériel étudié: *Silidius* (*Wittmerus*) *senegalensis* (Cast.) (Fig. 240), *S. (W.) mocus* (*quersy*) (Pic), *Silis nitidula* (F.) (Fig. 239), *S. ruficollis* (F.) et *Asilis fulvithorax* (Broun) (Fig. 244), *A. kuscheli* Wittmer, *A. planata* Wittmer (Fig. 245), *A. sinuella* Broun (Fig. 243), *Dysmorphocerus dilaticornis* (Guér.), *Hyponotum albocinctum* (Pic) (Fig. 241), *Neoontelus striatus* (Broun) (Fig. 246), *Oontelus* sp. (Fig. 242).

D'une façon générale ce type est caractérisé par la réduction (*Silis nitidula* (F.), Fig. 239; *Neoontelus striatus* (Broun), Fig. 246), voire la disparition (*Asilis sinuella* Broun, Fig. 243; *A. planata* Wittmer, Fig. 245; etc.) des styles.

On observe également une réduction des valvifers. Chez *Silidius* (*Wittmerus*) *senegalensis* (Cast.), ils sont raccourcis mais toujours individualisés (Fig. 240). Chez *Silis nitidula* (F.) (Fig. 239), *Oontelus* sp. (Fig. 242) et *Hyponotum albocinctum* (Pic) (Fig. 241), ils sont complètement soudés aux sclérites cupuliformes et enfin chez les espèces du genre *Asilis* (Figs 243–245), il ne reste plus qu'une proéminence marquant leur emplacement.

Cette transformation fondamentale des valvifers va de pair avec une expansion des paraproctes. Les sclérites cupuliformes, qui, chez les espèces du genre *Cantharis* par exemple, étaient membraneux et occupaient

une position dorsale, sont ici fortement chitinisés et ne forment plus qu'une seule pièce avec le paraprocte. Ce dernier, primitivement unique (*Silis nitidula* (F.), *Oontelus* sp.), se fend progressivement (*Asilis fulvithorax* (Broun)), ce qui aboutit à la formation de deux parties distinctes, reliées entre elles par une membrane.

Ce type présente en plus une transformation des coxites. Chez les genres *Silis* et *Silidius*, ils ont un aspect primitif; ils diffèrent cependant fondamentalement de ceux des *Cantharis*, par exemple, par la présence d'un rebord interne. Chez *Hyponotum* et particulièrement chez *Asilis* leur morphologie se simplifie (Figs 241–246). Chez *Asilis sinuella* Broun, il ne reste plus que deux fines baguettes tordues sur elles-mêmes.

Le proctigère est primitivement large et situé à la base du paraprocte (*Silis nitidula* (F.), Fig. 239); il subit une réduction liée à l'accroissement de celui-ci. Cette réduction atteint son maximum chez *Asilis sinuella* Broun (Fig. 243).

Type *Malthinus*

Matériel étudié: Malthininae: *Caccodes granicollis* (Fender) (Fig. 264), *Falsomalthinus pallidus* Pic (Fig. 263), *Malthinellus bicolor* Kiesw. (Fig. 262) *Malthinus atritarsis* Constantin in litt. (Fig. 260), *M. balteatus* Suffr. (Fig. 249), *M. biguttatus* (L.) (Fig. 256), *M. bilineatus* Kiesw. (Fig. 254), *M. conspicuus* Kiesw. (Fig. 258), *M. facialis* Thoms. (Fig. 250), *M. fasciatus* (Oliv.) (Fig. 252), *M. flaveolus* (Herbst) (Fig. 247), *M. frontalis* (Marsh.) (Fig. 257), *M. glabellus* Kiesw. (Fig. 252), *M. luteus* (Pic) (*Apteromalthinus*) (Fig. 265), *M. pseudobiguttatus* Constantin (Fig. 256), *M. rubricollis* Baudi, *M. scriptus* Kiesw. (Fig. 259), *M. seriepunctatus* Kiesw. (Fig. 248), *M. turcicus* Pic (Fig. 253), *Malthinus* (*Indomalthinus*) *albidipennis* Pic, *M. (I.) bengalensis* Brancucci, *M. (I.) bhaktai* Brancucci, *M. (I.) multinotatus* (Pic) (Fig. 261), *M. (I.) tantricus* Brancucci, Silinae: *Tytthonyx erythrocephalus* (F.) (Fig. 275).

Le type *Malthinus* est particulièrement intéressant. En fait, deux interprétations sont possibles. La première serait de considérer la disparition totale des styles, et les parties pileuses seraient des expansions secondaires des coxites. La seconde, celle que nous avons adoptée, considère que les styles auraient pris des dimensions extrêmes et auraient perdu, au moins en partie, leur autonomie par fusionnement basal. Cette seconde hypothèse nous paraît plus attractive, la pilosité de ces expansions est d'une part très comparable à celle des styles du type *Cantharis*, et, d'autre part, si les styles avaient effectivement disparu, il nous aurait été vraisemblablement possible de trouver une cicatrice dans la partie apicale des coxites. Enfin, une position subapicale semblable se rencontre également chez le type *Silis*.

Nous pensons donc que le type *Malthinus* est caractérisé par des

styles de taille extrême, étroitement reliés aux coxites. Il est souvent difficile de distinguer les limites qui les séparent. Celles-ci se manifestent généralement par un rebord.

Contrairement aux *Cantharis*, par exemple, les coxites sont ici horizontalement recourbés sur eux-mêmes (Fig. 262, c). Leur partie médiane ainsi ramenée vers l'avant est développée en une sorte « d'ovipositeur » où aboutit l'oviducte (oviductus communis).

Les valvifers sont indifférenciés. On observe cependant un pont plus ou moins visible et plus ou moins sclérifié reliant les coxites aux paraproctes (Figs 253, 259).

Le paraprocte est entier (*Malthinus* partim, Fig. 254) ou divisé (*Malthinus* partim, Figs 247, 248, 275, etc.). Il est dans tous les cas bien développé, à l'exception de celui de quelques espèces de *Malthinus* où il est complètement fusionné avec les coxites (Fig. 257).

Le proctigère est généralement présent; il manque ou est très réduit chez quelques espèces (*Falsomalthinus pallidus* Pic, Fig. 263; *Malthinus* (*Indomalthinus*) *bengalensis* Brancucci ou *multinotatus* (Pic), Fig. 261).

Les genres *Caccodes*, *Falsomalthinus*, *Tytthonyx*, *Malthinellus* et *Malthinus*, suivent ce modèle. Ils sont caractérisés par une partie médiane des coxites fortement recourbée et une partie distale (styles) très grande et allongée, dont l'importance est extrême chez *Malthinus biguttatus* (L.), et *M. pseudobiguttatus* Constantin (Figs 255–256). *Malthinus flaveolus* (Herbst) présente, d'autre part, une pièce sclérifiée supplémentaire (Fig. 247, ps) située entre les coxites. VERHOEFF (1894) attribue cette partie à un ovipositeur rudimentaire. Une structure homologue se rencontre également chez *M. atritarsis* Constantin in litt. (Fig. 260). Dans les deux cas l'oviducte aboutit à cet endroit, ce qui semblerait confirmer l'hypothèse de VERHOEFF (l.c.). On a donc ici la présence de deux ouvertures génitales. Même si de telles structures ne peuvent être mises en évidence chez *Malthinus* (*Indomalthinus*) *multinotatus* (Pic) ou chez *M. (I.) bhaktai* Brancucci p.ex., on a vraisemblablement aussi une voie génitale pour la copulation et une seconde pour la ponte. Cela se manifeste dans tous les cas par la présence d'un conduit séminal (ductus seminalis) reliant le réceptacle séminal à l'oviducte. *Malthinus conspicuus* Kiesw. est la seule espèce étudiée où ce phénomène est absent.

Les segments génitaux de ce type permettent, comme nous l'avons déjà démontré pour le sous-genre *Indomalthinus* du genre *Malthinus*, une détermination des femelles jusqu'à l'espèce. Tous les *Malthinus* d'Europe centrale et quelques autres encore sont ici figurés (Figs 247–257). Il est désormais possible d'attribuer un nom aux nombreuses

femelles jusqu'ici indéterminées. Des espèces proches, telles que *Malthinus biguttatus* (L.) et *M. pseudobiguttatus* Constantin, peuvent être aisément séparées (Figs 255–256).

Les caractères importants pour la détermination sont d'une part les paraproctes, qui sont entiers ou divisés, arrondis ou anguleux à l'extrémité postérieure, d'autre part les coxites et les styles, qui sont étroits ou larges, longs ou courts, etc. Enfin, le proctigère est présent ou absent, fortement ou faiblement sclérifié. Ces particularités sont constantes pour une même espèce; les seules variations observées résident dans la méthode de préparation et de conservation. Elles n'affectent en aucun cas la morphologie des différentes parties mais seulement leur disposition (éloignement des paraproctes ou des coxites, etc.).

Type Malthodes

Matériel étudié: *Frostia bhutanensis* (Wittmer) (Fig. 273), *F. impressa* Fender (Fig. 270), *F. laticollis* (Lec.) (Fig. 271), *Inmalthodes* sp., *Malthodes dimidiaticollis* (Rosh.) (Fig. 267), *M. flavoguttatus* Kiesw., *M. hexacanthus* Kiesw. (Fig. 268), *M. marginatus* (Latr.) (Fig. 269), *M. trifurcatus* Kiesw. (Fig. 266), *Maltypus reductocarinatus* Wittmer (Fig. 272), *Prosthaptus luteosignatus* (Pic) (*Malthodes*) (Fig. 274), *Prosthaptus* spp.

Type voisin du précédent, il s'en distingue par ses coxites qui ne sont que faiblement repliés horizontalement sur eux-mêmes. On observe, en effet, seulement un fin rebord dans leur partie proximale. Ils occupent d'autre part une place moindre (Fig. 267). Les styles sont également largement fusionnés avec les coxites. La limite les séparant se manifeste par un rebord. Chez *Malthodes trifurcatus* Kiesw. elle est particulièrement bien visible et est indiquée par une ligne interrompue sur notre figure (Fig. 266).

Les paraproctes sont par contre toujours bien développés; ils sont cylindriques, allongés et bien visibles en vue ventrale (Figs 266–274), ils couvrent en effet une bonne part de la face ventrale des coxites et du proctigère. Le proctigère est très bien visible.

En arrière des coxites, on a souvent la présence d'une pièce sclérifiée (*Frostia impressa* Fender, Fig. 270; *F. bhutanensis* (Wittmer), Fig. 273 et *Maltypus reductocarinatus* Wittmer, Fig. 272) dont nous n'avons pas pu expliquer l'origine.

Type Malchinus

Matériel étudié: Toutes les espèces du genre *Malchinus* (Figs 372–377) dont la révision constitue une partie de ce travail.

Distinct de tous les autres types, il est caractérisé par la disparition de toute partie individualisée. Les paraproctes, coxites et valvifers sont fusionnés et ne forment plus qu'une seule pièce (Figs 372–377).

Le proctigère est présent; il est petit, arrondi, fortement sclérifié.

Les segments génitaux du type *Malchinus* sont très spécialisés. Ils ont subi une évolution extrême que nous n'avons, dans cette famille, rencontrée nulle part ailleurs. Chacun constitue une véritable « serrure » où seule la « clé » correspondante (édéage ♂) pourra prendre place (cf. Figs 343–354 et Figs 372–377).

Type *Chauliognathus*

Matériel étudié: Toutes les espèces du genre *Belotus* (BRANCUCCI, 1979 et Figs 276–280), *Chauliognathus lugubris* (F.) (Fig. 281), *Ch. marginatus* (F.) (Fig. 282), *Ch. roseicollis* Wittmer (Fig. 284), *Ch. scriptus* (Germar) (Fig. 283).

On observe chez ce type une réduction du paraprocte et du proctigère et, par rapport aux types *Cantharis* et *Malthinus* une augmentation considérable de l'importance des coxites. Ces derniers sont très larges et toujours surmontés d'un style allongé.

Les valvifers sont étroitement fusionnés aux paraproctes et aux coxites. Il s'agit généralement d'une pièce triangulaire élargie dans sa partie médiane (Figs 276–277, v).

La conformation du paraprocte et du proctigère s'est révélée constante, les seules variations observées entre les espèces d'un genre ou même de plusieurs genres sont insignifiantes et ne présentent pas d'intérêt pour la taxonomie. Pour cette raison et pour suivre le but que nous nous sommes fixé, nous avons développé un système permettant d'identifier aisément les différentes espèces. Comme nous l'avons établi dans notre révision du genre *Belotus* (BRANCUCCI, 1979), la représentation d'un seul coxite est suffisante. A cette occasion, nous avons généralisé leur utilisation à des fins systématiques et démontré leur spécificité (Figs 278–280).

Chez le genre *Chauliognathus*, la membrane intersegmentaire est particulièrement réduite. Les coxites montrent, en effet, une liaison étroite avec le sternite VIII et ne s'en séparent qu'avec difficulté. Ils sont cependant passablement proéminents (peu invaginés) et une représentation « in situ » est suffisante (Figs 281–284).

Type *Ichthyurus*

Matériel étudié: *Ichthyurus laticauda* Gestro (Fig. 287), *I. lateralis* Westw. (Fig. 285), *I. vandepolli* Gestro (Fig. 286), *Trypherus latipennis* (Germar) (Fig. 288).

Ce type est caractérisé par des coxites très longs, surmontés de styles grêles, et par des sclérites cupuliformes bien sclérifiés (Fig. 288).

Les coxites sont plus ou moins fusionnés entre eux dans un plan médian. Dans tous les cas, ils sont reliés par une membrane. Les styles sont étroits et allongés.

Le paraprocte est fortement sclérifié; il est entier (*I. vandepolli* Gestro, Fig. 286) ou fendu (*I. lateralis* Westw., Fig. 285; *I. laticauda* Gestro, Fig. 287). Chez *Ichthyurus lateralis* Westw., il est prolongé latéralement par la membrane intersegmentaire le reliant au huitième tergite, ceci par l'intermédiaire d'une partie striée.

En arrière des coxites, on observe un « pont » (Figs 285, 287) reliant ventralement les bords latéraux du paraprocte. Son emplacement indique qu'il s'agit probablement des deux valvifers qui, devenus inutiles comme supports des coxites, se seraient rejoints et soudés sur la face sternale.

Le proctigère est formé de deux parties fortement sclérifiées et reliées entre elles par une membrane plus ou moins développée, reliant les coxites de façon lâche (Fig. 288) ou très étroite (Figs 286, 287). Il est particulier chez *Ichthyurus lateralis* Westw. (Fig. 285), où il est en effet constitué par deux coupes regardant vers l'arrière.

Il est particulièrement important de relever ici les variations affectant la forme générale, résultant de l'état de conservation et du mode de préparation. La membrane reliant les coxites peut se dilater plus ou moins fortement.

Evolution

Le type *Cantharis* présente des segments génitaux femelles primitifs; les coxites sont allongés et surmontés d'un style, les paraproctes sont de taille moyenne et les valvifers isolés. A partir de ce modèle, trois directions évolutives différentes se sont manifestées soit:

1. Réduction progressive des coxites et des styles. Parallèlement, on observe une expansion des paraproctes et le fusionnement des valvifers avec ces derniers (type *Silis*).

2. Repli des coxites horizontalement sur eux-mêmes; il est faible chez les espèces du genre *Malthodes* par exemple (type *Malthodes*) et fort chez les *Malthinus* (type *Malthinus*). Les coxites occupent d'autre part une place accrue chez toutes les espèces étudiées, et les styles perdent leur identité par fusionnement. Chez le type *Malchinus*, enfin, la face sternale ne forme plus qu'une seule et même pièce.

3. Réduction du paraprocte et développement extrême des coxites.

Cette évolution atteint son maximum chez le genre *Belotus*. Le proctigère est d'autre part constamment formé de deux parties bien sclérifiées et reliées entre elles par une membrane.

Conclusion

Nous avons étudié la morphologie des segments génitaux femelles de 98 espèces appartenant à 24 genres différents. Cela nous a permis non seulement de situer les différents genres, tribus et sous-familles au sein de la famille des Cantharidae, mais aussi d'établir les liens existants entre eux de façon plus précise qu'il n'est possible de le faire à l'aide des édéages mâles.

Nous avons d'autre part démontré l'importance de ces parties dans la systématique à tous les niveaux et proposé des modèles adaptés aux différents groupes et permettant la détermination des espèces.

Il reste malheureusement encore de nombreuses inconnues. Beaucoup de genres occupent encore une place douteuse, et il serait nécessaire d'entreprendre, sur la base de ce caractère, des recherches plus généralisées que nous n'avons pu le faire dans le cadre de ce travail.

5. L'édéage ♂

L'édéage des Coléoptères a pris une grande importance avec la systématique moderne. SHARP & MUIR en 1912 déjà, puis JEANNEL & PAULIAN (1944) et JEANNEL (1955), dans des travaux concernant un grand nombre de familles de Coléoptères ont établi les bases morphologiques de l'édéage et ont défini une nomenclature qui, actuellement encore, est reconnue et utilisée par les systématiciens (LINDROTH, 1957). Nous nous y référerons également.

Généralités

L'édéage joue un rôle considérable dans la systématique des Cantharidae. Il est considéré comme l'unique caractère absolu permettant de séparer avec certitude deux espèces. Il subit, en effet, une évolution très rapide, se spécialise de façon surprenante, si bien qu'il est souvent difficile d'établir les homologies. GREEN (1941), FENDER & MCCARLEY (1968), WITTMER (1969) et MAGIS (1971) en particulier, ont tous utilisé une nomenclature différente. MAGIS (l.c.) en donne un aperçu sous forme de tableau.

L'édéage des Cantharidae est dérivé du type trilobé décrit par JEAN-

NEL et PAULIAN (1944) et correspond au type «Byrrhoid» de SHARP & MUIR (1912). On distingue fondamentalement un tegmen et un lobe médian.

Le tegmen est formé par deux entités morphologiques distinctes, soit par une pièce basale et par des lobes latéraux. La pièce basale (pb) comprend deux sclérites latéraux plus ou moins soudés entre eux et plus ou moins développés et constitue parfois (Malthininae) une plaque ventrale (Figs 388–390). Les lobes latéraux (lbl) sont homologues aux paramètres des adéphages. Leurs bases sont souvent amples et fusionnées. Ils émettent différents prolongements styliformes (1–2 paires).

Le lobe médian est de forme très variable. Différents sclérites contribuent à son édification. Primitivement, il renferme un sac interne évaginable lors de la copulation. L'extrémité distale de celui-ci est ornée de phanères de formes variées.

Edéage des Cantharidae

Dans l'ensemble de la famille des Cantharidae, il est possible de distinguer 6 types différents d'édéages.

Type Cantharis

Matériel étudié: représentants des genres *Absidia*, *Absidiella*, *Athemellus*, *Athemus*, *Bactrocantharis*, *Bisadia*, *Boveycantharis*, *Cantharis*, *Falsopodabrus*, *Fissocantharis*, *Lycocerus*, *Kandyosilis*, *Metacantharis*, *Nastonycha*, *Pakabsidia*, *Podabrus*, *Podistra*, *Prothemus*, *Rhagonycha*, *Stenothemus* et *Themus*.

MAGIS (1971) a étudié la morphologie de l'édéage de quelques espèces de *Cantharis*. Il a, pour la première fois dans cette famille, mis en évidence les membranes le reliant au segment génital. Sur la base de ce travail, nous avons tenté de tirer des généralités valables pour le plus grand nombre de genres possible (cf. matériel étudié).

La pièce basale du tegmen entoure complètement le lobe médian (Figs 289–290, pb). Elle est formée par deux sclérites latéraux, (scl) par un champ membraneux tergal et un champ membraneux sternal. Les sclérites se présentent sous la forme de deux minces lamelles réunies dans un plan médian selon un prolongement proximal. Celui-ci se termine par un nodule elliptique ou par un simple pont où se rattache la seconde membrane connective. Cette dernière correspond à la définition de SHARP & MUIR (1912) et relie l'édéage à l'abdomen.

Les lobes latéraux sont soudés dorsalement et ventralement entre eux à la base. Ils sont d'autre part prolongés par une paire de styles (ou prolongements styliformes) (Figs 289–290, prs).

Le lobe médian n'est apparent que dans sa partie apicale; sa base est en effet cachée par le tegmen. Il est relié à ce dernier par la première membrane connective sur laquelle MAGIS (l.c.) a déterminé des structures sclérifiées qu'il appelle « processus latéraux » et désigne « pr1 et pr2 ». Il est parfois accompagné latéralement par une paire de latérophyses ou processus tergo-latéraux (Fig. 292, lat). Le sac interne joue ici un rôle important. Au repos, il est complètement invaginé dans la cavité interne du lobe médian (Fig. 290, si); durant la copulation, il s'évagine (Fig. 289, si) et vient remplir la bourse copulatrice de la femelle. FENDER & MCCARLEY (1968) et DAHLGREN (1975, 1976, 1979) y ont consacré une partie de leurs études. Ils en ont montré l'importance dans la systématique de différents genres et leur utilité pour une bonne détermination.

Type Silis

Matériel étudié: représentants des genres *Asiosilis*, *Cordylocera*, *Cordylocerellus*, *Discodon*, *Guineapolemius*, *Indopolemius*, *Laemoglyptus*, *Lycocerus*, *Lycopolemius*, *Mimopolemius*, *Neogressittia*, *Onychotelusia*, *Paradiscodon*, *Polemiosilis*, *Polemius*, *Pseudodiscodon*, *Silidius*, *Silis*, *Silvanotelus*, *Sphaerarthrum*, *Tylocerus* et *Tytthonyx*.

Ce type présente une morphologie complexe que seul MAGIS (1968) a tenté d'éclaircir.

L'édéage est solidement ancré dans le segment génital. La seconde membrane connective le reliant à l'urite IX est très ample. Ceci peut être constaté lors de l'extraction de l'édéage; il est en effet difficile d'éviter que le tergite IX et surtout le sternite IX ne restent fixés à l'organe copulateur. On observe d'autre part des apophyses et autres prolongements dont l'origine n'est pas évidente.

Contrairement à l'opinion de MAGIS (1968), nous pensons que la pièce basale est réduite et membraneuse dans la plupart des cas (elle n'apparaît pas sur la figure 294). Chez le genre *Paradiscodon* et chez quelques espèces de *Silis*, elle est faiblement sclérifiée et se présente sous la forme de sclérites latéraux comparables à ceux que l'on rencontre chez le genre *Cantharis*.

Toujours selon nos observations, les lobes latéraux sont constitués par une plaque ventrale (« Basalstück ventral » selon WITTMER, 1969), prolongée en une plaque dorsale (« Basalstück dorsal » selon WITTMER, 1969). La partie tergale peut être courte, limitée à un anneau sclérifié (*Silis* spp., *Polemius* spp., etc, Fig. 294) ou alors longue (*Sphaerarthrum* spp., Fig. 293).

Le lobe médian est ici rudimentaire; il est formé par une capsule

située antérieurement (proximalement) aux lobes latéraux (Fig. 294). Le canal éjaculateur débouche dans la partie dorsale de la capsule. Le lobe médian est d'autre part accompagné ou non par un sclérite dorsal unique ou profondément échancré (basophyse, pour reprendre la nomenclature de GREEN, 1966, ou WITTMER, 1969), qui correspond vraisemblablement à la centrophyse des *Malthinus*. La face ventrale du lobe médian est parfois coiffée d'une seconde centrophyse; elle est généralement fine et lamelleuse. Il est d'autre part distalement prolongé par un «sac interne» évaginé en permanence. Le sac interne est orné de différents types de phanères, en particulier par deux processus fortement sclérifiés (Figs 293–294, «Internophyse» ou «Laterophyse» suivant leur position, WITTMER, 1969). Lors de la copulation, ceux-ci s'écartent (Fig. 293) et, reliés à la base du sac interne, entraînent celui-ci vers l'arrière. Chez quelques *Sphaerarthrum* (*S. carbonitinctum* Wittmer) un mécanisme stabilise cette position. On observe en effet, sur la face dorsale du sac interne, une pièce X qui se rabat vers l'avant lorsque les pièces copulatrices sont suffisamment rétractées.

A la base de la basophyse, nous trouvons deux processus en forme «d'oreilles» interprétés faussement comme basophysés par MAGIS (1968). Ils occupent une position intermédiaire entre le lobe médian et les lobes latéraux et sont situés sur la première membrane connective. Ces processus sont vraisemblablement les homologues des processus sclérifiés déjà mis en évidence chez les Cantharinae (pr2 selon MAGIS, 1971).

Type *Dysmorphocerus*

Matériel étudié: représentants des genres *Afronycha*, *Asilis*, *Compsonycha*, *Dysmorphocerus*, *Flabelloontelus*, *Geygiella*, *Hansasilis*, *Heteromastix*, *Hyponotum*, *Micronotum*, *Neoontelus*, *Oontelus*, *Plectocephalon* et *Plectonotum*.

L'édéage est libre dans le segment génital, la deuxième membrane connective est, en effet, très ample.

Le tegmen est nettement divisé en une pièce basale et en lobes latéraux (Fig. 295). La pièce basale est réduite à sa plus simple expression et est plus ou moins sclérifiée; elle est formée par deux sclérites latéraux en forme de calottes qui se rejoignent ventralement sur la ligne médiane (proximalement) en un processus sclérifié correspondant au nodule sclérifié des Cantharinae (voir MAGIS, 1971). Dorsalement une membrane relie les deux sclérites. Chez les genres *Afronycha* et *Compsonycha*, ils sont particulièrement bien visibles, chez les autres genres cités

ci-dessus, ils sont moins évidents mais toujours présents. Chez *Asilis*, *Geygiella* et *Heteromastix* par exemple, ils sont réduits à une plage sclérifiée (voir les illustrations de WITTMER, 1972, 1979), mais sont toujours identifiables grâce au nodule les reliant à la seconde membrane connective.

Les lobes latéraux sont complètement fusionnés du côté ventral, étroitement du côté dorsal et forment un anneau entourant le lobe médian. Dans la plupart des cas, ils émettent deux prolongements styliformes au milieu de leur bord postérieur ventral. Ces derniers sont réduits ou modifiés chez les genres *Geygiella*, *Asilis*, *Heteromastix*, *Afronycha* et *Compsonycha*.

Chez *Afronycha* et *Compsonycha*, les lobes latéraux sont volumineux. Chez *Asilis* et *Geygiella*, ils sont constitués par une pièce globuleuse surmontée de deux prolongements styliformes latéraux et d'une lame ventrale.

Le lobe médian est formé par des processus sclérifiés (généralement 2, Fig. 295, psc) entre lesquels se trouve un «sac interne» sclérifié, évaginé en permanence. Chez *Afronycha* et *Compsonycha*, on observe une paire de processus sclérifiés (pr1) correspondant à ceux que MAGIS (1971) a mis en évidence chez *Cantharis* (deux paires, pr1 et pr2 sur la première membrane connective). Chez les autres genres, le lobe médian est libre; il peut basculer, il n'y a en effet pas de pr1 et pr2.

Cet édéage diffère de celui du type *Cantharis* et *Malthinus* par la présence d'un «sac interne» évaginé en permanence, de celui du type *Silis* par la présence d'une pièce basale distincte, en forme de calotte. Nous avons donc décidé d'en faire un type propre.

Type *Malthinus*

Matériel étudié: représentants des genres *Caccodes*, *Falsomalthinus*, *Frostia*, *Inmalthodes*, *Malchinus*, *Malthinellus*, *Malthinus*, *Malthodes*, *Maltypus*, *Mimomalthinus*, *Prosthaptus*.

Cet édéage, en particulier celui des *Malthodes* (MAGIS, 1963) est relié au segment génital par l'intermédiaire d'un processus ventral allongé, contribuant à sa stabilité.

Ce type est constamment caractérisé par une pièce basale formée de deux sclérites latéraux soudés ventralement en une grande plaque. On observe encore une profonde échancrure médiane (Fig. 341). Proximale-ment cette plaque est prolongée par un processus appelé «processus laminae basalis» (VERHOEFF, 1894) et correspondant au nodule ellip-

tique de MAGIS (1971). Chez les espèces du genre *Malthodes*, la pièce basale forme une sorte de calotte dont l'extrémité postérieure est encore faiblement échancrée (Fig. 390) ou est réduite à une plage sclérifiée (*M. misellus* Kiesw.). Chez *Malthinus*, elle constitue une plaque ventrale plus ou moins fortement échancrée sur son bord postérieur. Chez *Malchinus*, elle émet souvent des prolongements styloformes (Figs 343–354). Chez *Inmalthodes* (Fig. 391) et *Maltypus* (Fig. 296) elle est réduite à une plage sclérifiée ventrale.

Les lobes latéraux sont fusionnés ventralement et dorsalement. On observe parfois encore une suture médiane (Fig. 343). Ils sont plus ou moins longuement prolongés contre la face interne de la pièce basale. Chez *Malthodes*, ils sont terminés par deux prolongements styloformes (prs) («Laterophysen» selon Wittmer) entre lesquels se trouve le lobe médian et par deux apophyses latérales en demi-lune portant de nombreuses soies (Fig. 388).

Chez le genre *Malthinus*, la partie ventrale des lobes latéraux ne présente pas de prolongements particuliers, exception faite de quelques espèces (*M. flaveolus* (Herbst)). Chez le genre *Malchinus*, on a la présence de prolongements sétifères (Figs 343–354, prse).

La partie centrale du lobe médian est tubuleuse, généralement allongée, ce qui, pour des raisons pratiques, nous incite exceptionnellement à lui attribuer le nom de «pénis». Ce terme, dans la taxonomie actuelle, a perdu de sa précision et peut représenter diverses parties de l'appareil copulateur. Il est ici accompagné (Fig. 343, pe) (*Malchinus*, *Malthinus*) ou non (*Inmalthodes*) d'apophyses (centrophyses et latérophyses). Il n'y a pas de sac interne évaginable; celui-ci est en permanence invaginé et est visible par transparence à l'intérieur du pénis. Parfois, il ressort dans la partie apicale du pénis et est identifiable grâce aux phanères qui l'accompagnent (*M. glabellus* Kiesw., *M. laevicollis* Kiesw., *M. spissicornis* Champ., etc.).

D'une façon générale l'édéage du type *Malthinus* est plus svelte que tout autre, ce qui est particulièrement évident chez *Malthodes*. En plus du mode copulatoire remarquable des espèces de ce genre (tête-bêche, MAGIS, 1963), ceci permet une explication du développement extrême des derniers segments abdominaux du mâle.

Les caractéristiques de l'édéage des différents genres de Malthininae seront décrits dans la partie systématique de ce travail.

Type *Chauliognathus*

Matériel étudié: représentants des genres *Belotus*, *Chauliognathus*, *Lobetus*, *Macromalthinus*, *Paramaronius* et *Pseudolobetus*.

Cet édéage est caractérisé par une dissymétrie touchant toutes les parties (Figs 277, 279).

Le tegmen constitue une pièce massive, les lobes latéraux sont en effet complètement soudés entre eux et forment avec la pièce basale un fourreau entourant le lobe médian. Chez les genres *Belotus*, *Lobetus*, *Maronius*, *Paramaronius* et *Pseudolobetus*, il laisse en vue ventrale une cavité béante sur les bords de laquelle vient se fixer la première membrane connective reliant le tegmen au lobe médian. Le tegmen émet deux styles (ou paramères), un style droit et un style gauche. Le style gauche est toujours plus ou moins courbé vers l'extérieur et conserve une certaine mobilité d'où sa position variable (BRANCUCCI, 1979). Le style droit au contraire est fixe. Il se présente sous des formes très diverses, même à l'intérieur d'un genre (BRANCUCCI, l.c.). Dans notre révision du genre *Belotus*, nous avons repris la nomenclature de Wittmer et utilisé le terme de paramères. Leur origine et surtout leur fonction n'est autre que celle des paramères que l'on rencontre chez les adéphages.

Le lobe médian est également asymétrique; il est souvent prolongé distalement par un court processus latéral. Le sac interne est rétracté dans la cavité interne du lobe médian et s'évaginera lors de la copulation.

Type *Ichthyurus*

Matériel étudié: représentants des genres *Ichthyurus*, *Microichthyurus* et *Trypherus*.

La réduction du sternite IX a pour conséquence un déplacement de l'organe copulateur mâle. Il ne prend plus complètement place dans le segment génital mais bien plus profondément dans l'abdomen, au niveau de l'urite VII.

Les lobes latéraux et la pièce basale forment un anneau entourant le lobe médian (Fig. 298). Contrairement au type *Chauliognathus*, c'est ici le style droit qui est relié à son lobe latéral par l'intermédiaire d'une membrane; il est donc mobile. Le style gauche est celui qui disparaîtra dans les cas où il ne reste plus qu'un style (*Trypherus nuristanicus* Wittmer). MAGIS (1974) interprète ce phénomène comme une transposition dont les raisons sont peu claires.

Le lobe médian entoure le canal éjaculateur sur sa face dorsale et le laisse libre sur sa face ventrale. Le sac interne est renfermé à l'intérieur du lobe médian et s'évagine lors de l'accouplement.

Conclusions

Les Lycidae (*Lycus palliatus* (F.), Figs 300–301) présentent encore un type trilobé primitif, soit composé d'une pièce basale surmontée de lobes latéraux indépendants l'un de l'autre et entourant la base du lobe médian. Chez les autres Cantharoidea tels que *Zarhipis integripennis* (Lec.) (Col. Phengodidae, Figs 303–304), *Drilus flavescens* Oliv. (Col. Drilidae, Fig. 302) ou encore *Lampyrus noctiluca* L. (Col. Lampyridae, Fig. 305), on trouve déjà un édéage voisin de celui des Cantharidae. Ces organes copulateurs sont symétriques à l'exception de celui de *Lampyrus noctiluca* L. qui est faiblement asymétrique.

Chez les Cantharidae, la symétrie bilatérale caractérise les types *Cantharis*, *Silis*, et *Malthinus*. L'édéage est par contre franchement asymétrique chez les types *Chauliognathus* et *Ichthyurus*.

Nous avons tenté d'établir une classification fondée sur des caractères stables et constants. Ainsi la pièce basale du type *Cantharis* est encore en grande partie membraneuse. Les seules parties sclérifiées (sclérites latéraux) sont latérales et entourent les lobes latéraux dans leur partie basale. Chez le type *Malthinus* cette pièce est par contre fortement développée et chitinisée; elle régresse secondairement (*Frostia*). Chez le type *Silis*, les lobes latéraux ont pris une importance considérable.

Enfin, le lobe médian est bien développé et renferme un sac interne évaginable chez les types *Cantharis*, *Chauliognathus* et *Ichthyurus*. Il est par contre réduit à sa plus simple expression chez le type *Silis*, le sac interne est durci et toujours évaginé. Chez le type *Malthinus*, le sac interne est invaginé dans le pénis, seule la partie apicale est parfois reconnaissable, grâce aux phanères qui l'accompagnent.

6. Les voies génitales femelles

Les voies génitales femelles présentent généralement des structures complexes, faiblement sclérifiées, qui, jusqu'à présent, n'ont pas suscité un grand intérêt. STEIN (1847), cependant, fut l'un des premiers à discuter leur morphologie. Cet ouvrage fondamental est, aujourd'hui encore, considéré comme la base de toute étude. Il fallut alors attendre plus de 80 ans pour voir apparaître d'autres travaux importants, en particulier HEBERDEY (1931), SNODGRASS (1933) et TUXEN (1969, 1970). KARG (1962, 1963) s'est d'autre part occupée des formations sclérifiées de la bourse copulatrice des Elateridae. Signalons pour mémoire les ouvrages généraux de SNODGRASS (1935) et de GRASSÉ (1949).

Généralités

On admet communément deux types différents d'organes internes femelles: un type sacciforme, sans bourse copulatrice, et un type tubulaire avec une bourse copulatrice nettement distincte. Comme l'a remarqué HEBERDEY (1931), cette classification n'a pas de valeur phylogénétique mais représente un moyen pratique.

D'une manière générale, le système efférent est constitué par deux oviductes latéraux (oviductus lateralis) réunis postérieurement pour former un oviducte impair (oviductus communis). Un élargissement secondaire de ce dernier forme la chambre génitale (ou vagin). L'ouverture génitale ou vulve lui fait directement suite et débouche entre les segments génitaux.

Le vagin est membraneux. Sa région antérieure ou proximale est, dans le cas du type tubulaire, différenciée en bourse copulatrice (bursa copulatrix), dans laquelle se déploiera le sac interne du pénis durant la copulation. Le receptaculum seminis ou spermathèque débouche suivant les cas dans le vagin ou dans la bursa copulatrix. Il recevra le sperme qui y restera jusqu'à maturation des ovules. Il est d'autre part le plus souvent accompagné de glandes accessoires.

Les voies génitales des *Cantharidae*

Elles sont construites selon le modèle décrit ci-dessus. Elles sont d'un type sacciforme ou pseudo-tubulaire; dans les cas extrêmes on observe deux ouvertures génitales.

STEIN (1847) a illustré et commenté la morphologie des voies génitales de *Cantharis livida* L. (= *dispar* L.). GÉRARD (1971-72) dans une étude non publiée sur le genre *Silidius*, tout comme HÄNGGI (1975) d'ailleurs se sont brièvement occupés de ces problèmes. Tous deux ont malheureusement, à différentes reprises, omis une ou plusieurs unités morphologiques importantes. Ainsi GÉRARD (l.c.) n'a, par exemple, pas remarqué la présence de glandes accessoires situées latéralement au receptaculum seminis.

Nous avons tenté une explication de la morphologie des conduits génitaux basée sur l'étude comparée d'espèces appartenant aux différents groupes de la famille des *Cantharidae*. Elle est logique et objective, mais pas absolue. Nous admettons à la base l'interprétation de STEIN (1847). Seules des recherches histologiques systématiques ne pouvant entrer dans le cadre de ce travail permettront cependant de résoudre les problèmes subsistants, en particulier quant à la désignation des glandes accessoires et du receptaculum seminis.

Nous pouvons distinguer 8 types d'organes génitaux femelles.

Type *Cantharis*

Matériel étudié: *Cantharis fusca* (L.) (Fig. 306), *C. obscura* L. (Fig. 310), *C. rustica* Fallén (Figs 307–308), *C. tristis* F. (Fig. 309), *Podabrus alpinus* (Payk.) (Fig. 311), *P. procerulus* Kiesw., *Rhagonycha fulva* (Scop.) (Fig. 313), *Themus kumaonensis* Wittmer (Fig. 312).

Ce type est caractérisé par une vulve étroite située entre les coxites, par un vagin allongé et ridé latéralement dans lequel débouche ventralement l'oviducte (oviductus communis) et, un peu en avant de celui-ci, par un sac allongé distinct du vagin et que nous appellerons diverticule (Fig. 306, di). Ce dernier ne peut être considéré comme bourse copulatrice; des coupes ont en effet montré que le sac interne de l'édéage se dilate complètement dans le vagin et n'atteint pas cette prolongation latérale. STEIN (1847) l'avait déjà observée chez *Cantharis livida* (L.) et l'avait nommée «blinder Anhang». Sa présence et ses fonctions restent encore une énigme. On peut cependant, par homologie avec les autres espèces étudiées, supposer qu'il s'agit d'un second receptaculum seminis (cf. *C. tristis* F., Fig. 309). A sa base débouche une spermathèque en spirale qui porte une glande accessoire.

Toutes les espèces étudiées suivent ce modèle. On observe cependant quelques variations morphologiques dans les différents groupes d'espèces. Ainsi, *Cantharis fusca* (L.) (Fig. 306), *C. rustica* Fallén (Fig. 307) et *Themus kumaonensis* Wittmer (Fig. 312) présentent un diverticule allongé continuant la partie proximale du vagin; il est long et plus ou moins enroulé sur lui-même à son extrémité. Le receptaculum seminis est formé par une spirale comprenant 5–6 tours. Cela est particulièrement bien visible sur les figures 306 et 308. La glande accessoire part de la base de la spermathèque en spirale; elle est très longue et circonvoluée.

Chez *Cantharis obscura* L. (Fig. 310), *C. tristis* F. (Fig. 309), *Podabrus alpinus* (Payk.) (Fig. 311) et *Rhagonycha fulva* (Scop.) (Fig. 313), le prolongement antérieur (proximal) du vagin donne, sans interruption apparente, suite à un diverticule en spirale comprenant un grand nombre de tours (7–13) et qui est bifurqué à sa base en un receptaculum seminis dans lequel débouche une glande accessoire très longue et circonvoluée (*Cantharis tristis* F., Fig. 309) ou courte et terminée par une ampoule (*Podabrus alpinus* (Payk.), Fig. 311). On a donc ici vraisemblablement un receptaculum seminis pair, ce qui nous a permis l'hypothèse selon laquelle le prolongement sacciforme (diverticule) du vagin de *Cantharis fusca* (L.) par exemple, correspondrait en fait à une seconde branche de la spermathèque.

Les voies génitales femelles décrites ci-dessus sont donc du type sacciforme; il n'y a, en effet, pas de bourse copulatrice différenciée. Le vagin reçoit le sac interne de l'édéage.

Type *Silis*

Matériel étudié: *Discodon externemaculatum* Wittmer, *Silis nitidula* (F.) (Fig. 317), *S. ruficollis* (F.).

Le vagin est fortement sclérifié, en particulier chez *Silis nitidula* (F.). Il se présente, en vue ventrale, sous la forme de deux pièces superposées. Chez *Silis ruficollis* (F.), leur sclérification est moins prononcée. En avant de la deuxième, on trouve une bursa copulatrix vraie (Fig. 317, bc). Elle est prolongée antérieurement par un réceptacle séminal pair en spirale. La glande accessoire est courte et atteint la spermathèque à sa base.

Chez *Silis ruficollis* (F.) et *Discodon externemaculatum* Wittmer, la distinction entre vagin et bourse copulatrice n'est pas aussi évidente. Signalons, à ce propos, que cette dernière ne reprend souvent pas une forme telle que nous l'avons représentée, mais qu'elle reste recroquevillée, même après traitement au KOH.

Type *Silidius* (Silinae)

Matériel étudié: *Silidius* (*Wittmerus*) *mocquerysi* (Pic) (Fig. 318), *S. (Wittmerus) senegalensis* (Cast.) (Figs 314–316).

Type très particulier. On distingue en effet un vagin membraneux, plus ou moins sclérifié par endroit et caractérisé par un certain nombre de plis. La figure 314 montre ces organes en place dans les derniers segments abdominaux (la spermathèque a été omise). Il n'y a pas de bourse distincte du vagin.

Chez *Silidius* (*Wittmerus*) *senegalensis* (Cast.), on trouve une pièce fortement sclérifiée située verticalement dans le vagin. Elle est en forme de disques accolés (Fig. 316), et est reliée à la paroi externe par l'intermédiaire d'une sorte d'ailerons. Sa fonction est encore énigmatique. GÉRARD (1971–72) lui attribue le nom de bursa copulatrix, ce qui nous paraît peu vraisemblable par définition même. L'oviducte est médio-ventral. Un peu en-dessous de celui-ci aboutit le conduit du receptaculum seminis (ductus receptaculi); il est prolongé par une spermathèque unique, en spirale, à la base de laquelle nous trouvons une glande accessoire courte et dilatée à son extrémité distale.

Le vagin de *Silidius* (*Wittmerus*) *mocquerysi* (Pic) montre, par con-

tre, deux prolongements épineux internes, fortement sclérifiés. On a ici un ductus receptaculi reliant deux ampoules (Fig. 318) et une glande accessoire à la partie médio-ventrale du vagin.

Une étude plus approfondie des organes génitaux femelles du type *Silidius* permettra de résoudre le problème qui subsiste au sujet de la pièce sclérifiée du vagin. Sa morphologie, tout comme celle du receptaculum seminis et de la glande accessoire, sont autant de possibilités permettant de séparer les différentes espèces. Ces combinaisons rendront, sans doute, à l'avenir, un service considérable à l'établissement de taxons stables et bien définis.

Type indopolemius (Silinae)

Matériel étudié: *Indopolemius dimidiatus* (F.) (Fig. 319).

Le vagin est très long, très large et fortement sclérifié (Fig. 319). Il est prolongé dans sa partie antérieure (proximale) par un sac allongé comparable à celui que nous avons rencontré chez quelques espèces de *Cantharis* (diverticule, di) et par un conduit (ductus receptaculi) qui aboutit à un receptaculum seminis spiralé à la base duquel nous trouvons la glande accessoire. Comme nous l'avons déjà formulé pour *Cantharis fusca* (L.), nous pensons que le sac prolongeant le vagin antérieurement correspond ici également à une spermathèque et est homologue à la deuxième spirale de *Silis nitidula* (F.) par exemple. Il ne s'agit en aucun cas d'une bourse copulatrice, le sac interne de l'édéage ♂ est en effet durci et évaginé en permanence et n'atteint pas cette prolongation latérale.

Type Malthinus

Matériel étudié: *Malthinus atritarsis* Constantin in litt. (Fig. 324), *M. conspicuus* Kiesw. (Fig. 322), *M. flaveolus* (Herbst) (Figs 321, 323), *M. (Indomalthinus) bhaktai* Brancucci, *M. (I.) multinotatus* (Pic) (Fig. 320).

Le vagin cylindrique est brusquement élargi dans sa partie antérieure en une « bourse copulatrice » sphérique (Figs 320–324). Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, l'édéage ♂ des *Malthinus* n'a pas de sac interne évaginable et la raison d'être de cette bourse est momentanément inexplicable, d'autant plus que, comme nous le verrons ci-dessous, la spermathèque est directement reliée au vagin. Seule une glande accessoire y communique (Fig. 321). Il est cependant possible que lors de la copulation, le pénis atteigne l'entrée de cette bourse et y libère les spermatozoïdes qui migreront secondairement dans la spermathèque.

Mais il est également probable que le canal éjaculateur ne dépasse en fait pas la partie étroite et dorsalement sclérifiée du vagin. Chez *Malthinus flaveolus* (Herbst) par exemple, il atteint certainement la pièce X (Fig. 323) et libère les spermatozoïdes qui iront directement dans la bourse avant d'être mis en réserve dans la spermathèque.

La spermathèque est paire et est formée par deux parties tubuleuses parfois très longues (Fig. 322). Sur la partie latéro-dorsale de la bourse (parfois encore sur le vagin) aboutit une glande accessoire plus ou moins longue et dilatée à son extrémité distale. L'oviducte débouche sur la face ventrale du vagin. Ce dernier est particulièrement bien sclérifié sur sa face dorsale et est renforcé dorso-ventralement par une pièce X (Fig. 323).

Malthinus conspicuus Kiesw. est la seule espèce étudiée où l'oviducte (oviductus communis) est en relation directe avec le vagin (Fig. 322). Chez toutes les autres espèces étudiées, il est relié au receptaculum seminis et au vagin par l'intermédiaire d'un conduit seminal (ductus seminalis) très fin mais bien sclérifié (Figs 320, 323, 324).

Ces modifications correspondent à l'apparition d'une deuxième ouverture génitale. De plus, chez *Malthinus flaveolus* (Herbst) on trouve une pièce fortement chitinisée, située entre les coxites, à laquelle nous avons déjà fait allusion dans le chapitre concernant les segments génitaux femelles et qui serait un ovipositeur primitif. A sa base débouche en effet l'oviducte. Même dans les cas où cette partie est moins développée (*Malthinus atritarsis* Constantin in litt.) ou absente (*M. (Indomalthinus) multinotatus*) (Pic), *M. (I.) bhaktai* Brancucci) on a également deux ouvertures génitales. Chez *M. (I.) multinotatus* (Pic), elles sont très voisines et débouchent toutes les deux entre les coxites.

La spermathèque de *M. flaveolus* est caractérisée par deux formations tubuleuses annelées et très longues (Fig. 321). Chez *M. multinotatus*, elles sont bien plus réduites (Fig. 320) et chez *M. atritarsis*, elles sont à peine visibles (Fig. 324).

Type Malthodes

Matériel étudié: *Frostia bhutanensis* (Wittmer) (Fig. 329), *Frostia* sp. (Fig. 327), *Malthinus obscuripes* Pic, *M. sinuatocollis* (Kiesw.) (Figs 331–332), *Malthodes flavoguttatus* Kiesw., *M. marginatus* (Latr.) (Fig. 325), *M. trifurcatus* Kiesw. (Fig. 326), *Maltypus reductocarinatus* Wittmer (Fig. 328), *Prosthaptus* sp. (Fig. 330).

Ce type est caractérisé par un vagin tubuleux ou en forme de lanière, suivi d'une bourse copulatrice semblable à celle du type *Malthinus* (Figs 325–332). Vu la taille du pénis, des *Malthodes* par exemple,

d'une part et vu le diamètre extrêmement réduit du vagin, d'autre part, cette bourse ne peut avoir la fonction «typique» d'une bourse copulatrice. Lors de la copulation, il est vraisemblable que le sperme s'écoule le long du vagin et aboutit dans cette bourse avant de migrer dans la spermathèque représentée ici par un conduit séminal qui relie le vagin à l'oviducte. Il est très long et présente, dans la plupart des cas, une formation sphérique tout-à-fait comparable à la bulla des Lépidoptères (Figs 325–327). Aucune espèce étudiée ne montre, en effet, des traces de spermathèques comme on en rencontre chez les types *Cantharis* ou *Malthinus*.

La présence du ductus seminalis et de la bulla correspond à des modifications dans l'organisation des voies génitales femelles. On trouve ici également une seconde ouverture génitale (Figs 325, 327, op) formée par un repli de la membrane intersegmentaire où aboutit l'oviducte.

Chez *Malthodes marginatus* (Latr.), le conduit séminal relie la base de l'oviducte à la partie médiane du vagin tubuleux par l'intermédiaire d'une bulla (Fig. 325).

Chez *Malthodes trifurcatus* Kiesw., *Frostia* spp. et *Maltypus reductocarinus* Wittmer on a également la présence d'une bulla. Elle est reliée à la base de l'oviducte d'un côté et à un prolongement postérieur de la bourse de l'autre côté par un conduit séminal (Fig. 327). La glande accessoire, comme chez toutes les espèces étudiées, rejoint la bourse sur la partie distale de sa face dorsale.

Chez *Malchinus sinuatocollis* (Kiesw.), le vagin a une forme de lanière (Figs 331, 332). Un conduit séminal simple le relie à l'oviducte. Chez *M. obscuripes* Pic on observe, par contre, une bulla. A l'intérieur de la bourse on trouve des pièces sclérifiées qui entrent directement en communication avec le vagin et qui semblent être différentes pour chaque espèce.

Chez *Posthaptus* enfin, le vagin est également en forme de lanière. Il est bifurqué postérieurement en un long conduit séminal qui ira rejoindre la base de l'oviducte (Fig. 330).

Type Chauliognathus

Matériel étudié: *Chauliognathus lugubris* (F.) (Fig. 335), *Ch. marginatus* (F.) (Fig. 333), *Ch. scriptus* (Germar) (Fig. 334).

Le vagin est ici cylindrique ou sacciforme suivant les espèces, et probablement aussi suivant son état de conservation. Il est ensuite plus

ou moins brusquement élargi en une bourse copulatrice, A cet endroit on trouve un bourrelet, à l'avant duquel aboutit l'oviducte.

La glande accessoire est toujours présente; elle atteint la bourse dans sa partie postéro-dorsale et est dilatée à son extrémité distale.

La spermathèque varie de forme et de position. Chez *Ch. marginatus* (F.), elle aboutit dans la partie postéro-ventrale de la bourse. Elle est tubuleuse sur sa première moitié et filamenteuse sur la moitié distale (Fig. 333). Chez *Ch. scriptus* (Germar), elle a sa base juste devant l'embouchure de l'oviducte; elle est brièvement tubuleuse et est ensuite prolongée par de très longs filaments accolés les uns aux autres (Fig. 334). Enfin, chez *Ch. lugubris* (F.), elle est située dans le prolongement antérieur (proximal) de la bourse, et est formée par trois tubules arrondis à l'extrémité distale en « crosse de canne » (Fig. 335).

Type *Ichthyurus*

Matériel étudié: *Ichthyurus lateralis* Westw. (Fig. 336), *I. laticauda* Gestro, *I. vande-polli* Gestro (Fig. 337).

Le vagin est plus ou moins cylindrique et brusquement élargi en une bourse copulatrice dans sa partie antérieure (proximale). L'oviducte aboutit sur la face ventrale du vagin.

La glande accessoire présente des dilatations diverses (Fig. 337) et rejoint la bourse dans sa partie postéro-dorsale.

La bourse est accompagnée de trois prolongements tubuleux, un premier, très long, situé dans sa partie antérieure et recourbé postérieurement sur sa face ventrale; le second et le troisième occupent sur la face ventrale une position latérale à l'endroit où le vagin s'élargit (Figs 336–337). Par analogie avec *Ch. lugubris* (F.) il est vraisemblable que le premier correspond au receptaculum seminis. La fonction des deux autres est énigmatique; il est cependant possible qu'il s'agisse de spermathèque secondaires.

Valeur des voies génitales femelles

Cette étude nous a permis de faire le point très provisoirement sur la morphologie des voies génitales femelles. Elle ouvre des horizons nouveaux et prépare une voie nouvelle pour la systématique des Cantharidae.

D'une façon générale, toutes les espèces étudiées ont un oviducte situé sur la face ventrale, une glande accessoire plus ou moins longue et

dilatée à son extrémité distale, un receptaculum seminis (à l'exception des espèces du type *Malthodes*) de forme variable.

Le receptaculum seminis est pair chez le type *Cantharis* pour autant que l'on considère le diverticule prolongeant le vagin comme tel. Il l'est également chez les types *Silis*, *Silidius*, *Indopolemius* et *Malthinus*; il est absent chez le type *Malthodes*.

Les types *Silis*, *Silidius* et *Indopolemius* présentent un vagin plus ou moins sclérifié, caractère que l'on n'a rencontré nulle part ailleurs.

Les types *Chauliognathus* et *Ichthyurus*, que l'on aurait peut-être pu réunir sous une seule et même enseigne ont tous deux une spermathèque particulière qui semble permettre une distinction aisée entre les différentes espèces.

Enfin, les types *Malthinus* et *Malthodes* sont les témoins d'une évolution remarquable. On assiste, en effet, à l'apparition d'une deuxième ouverture génitale et à la disparition progressive du receptaculum seminis qui, chez le type *Malthodes*, sera remplacé par un ductus seminalis et surtout par une bulla. A notre connaissance, cette dernière se rencontre fréquemment chez certains groupes de Lépidoptères.

Même s'il aurait été nécessaire d'étudier un matériel bien plus abondant que nous n'avons pu le faire, nous avons démontré ici l'importance de ces parties pour la taxonomie des Cantharidae.

Des études ultérieures basées sur l'analyse d'un riche matériel permettront sans doute d'établir un système phylogénétique cohérent.

7. Conclusions

Ce tour d'horizon de la morphologie des Cantharidae est riche en enseignements.

Il montre d'une part la pauvreté et l'uniformité de la morphologie de quelques parties externes et d'autre part les possibilités infinies que nous offre l'appareil génital, qu'il s'agisse de l'édéage ♂, des segments génitaux ♀ et des voies génitales ♀.

La valeur taxonomique de chaque caractère a été néanmoins discutée sur la base de nombreux exemples. Souvent, une étude plus complète, établie sur un nombre encore plus grand d'analyses aurait été souhaitable, mais, limité par des impératifs de temps et parfois de matériel, nous avons dû y renoncer. Cela est particulièrement vrai pour les caractères nouveaux que sont les segments génitaux et les voies génitales ♀. A l'avenir, une recherche effectuée systématiquement dans les diffé-

rents groupes d'espèces et genres permettra de résoudre les problèmes qui n'ont pu l'être dans ce travail.

Nous avons tout de même atteint au moins partiellement le but que nous nous étions fixé. Ces études ont, en effet, non seulement permis d'établir de façon plus cohérente qu'il ne l'était possible jusqu'ici, les liens phylogénétiques existants entre les différents taxons, mais aussi d'assurer une participation importante des femelles à la taxonomie future de cette famille et d'envisager enfin leur détermination.

IV. SYSTÉMATIQUE ET PHYLOGÉNIE DES CANTHARIDAE

1. La super-famille des Cantharoidea et ses familles

Selon la définition la plus récente (CROWSON, 1972), cette super-famille comprend les 10 familles suivantes: Plastoceridae, Cneoglossidae, Homalisidae, Lycidae, Phengodidae, Telegeusidae, Lampyridae, Drilidae, Omethidae et Cantharidae.

Sur la base du travail de CROWSON (l.c.), de celui de MAGIS (1977) et de la présente étude, elle est caractérisée par les particularités suivantes:

- antennes primitivement filiformes ou pectinées, jamais terminées en massue.
- métendosternite sans bras sclérifié.
- nervation alaire plus ou moins dense (cf. chapitre III, 4).
- hanches antérieures cylindriques, nettement saillantes.
- hanches postérieures transversales.
- cavités coxales ouvertes.
- trochantin présent.
- prosternum prolongé par un basisternum court.
- abdomen hologastre.
- 4 paires de tubes de Malpighi.
- stigmate fonctionnel également sur le huitième segment abdominal.
- segments génitaux ♀ d'un type primitif (cf. chapitre III, 4).
- édéage ♂ trilobé (cf. chapitre III, 5).

a. La famille des Cantharidae

La famille des Cantharidae est celle qui comprend le plus grand nombre d'espèces parmi les Cantharoidea. Elle est d'autre part très largement distribuée. On en rencontre en effet des représentants dans tou-