

# SBORNÍK NÁRODNÍHO MUZEA V PRAZE

ACTA MUSEI NATIONALIS PRAGAE

XXXVIII B (1982), No. 1 - 2

REDAKTOR: JIŘÍ ČEJKA

---

ERIK KWIETON

Muséum national, Prague

## REVUE CRITIQUE DES SYSTÈMES RÉCENTS DE LA FAMILLE DES TENEBRIONIDAE (Col.)

Systém čeledi Tenebrionidae je od dob prvých studií této taxonomické skupiny stále přepracováván. V poslední době bylo dosaženo značného pokroku na podkladě syntetických studií, založených na dospělících i larvách. Nicméně ani obě nejnovější pojetí (WATT, 1974, SKOPIN, 1974) nejsou zcela uspokojivá ani navzájem si odpovídající. V předložené práci jsou oba tyto systémy analyzovány z fylogenetického hlediska a na základě vyvozených závěrů i nově konstatovaných skutečností je vypracován syntetický systém čeledi a jejich hlavních podskupin, jejich vztahy jsou schematizovány v připojených kladogramech.

La classification de unités taxonomiques plus élevées, des sous-familles surtout, dans la famille des *Tenebrionidae* est chroniquement insatisfaisante. Un nouveau essor fut donné à sa construction par les études sur la morphologie des larves, développées systématiquement depuis la fin des années cinquante, en première ligne par Skopin. De ces recherches naissent des systèmes synthétiques, basés à la fois sur les imagos et les larves. Il s'agit de deux travaux fondamentaux, élaborés indépendamment en même temps: celui de WATT (1974) et celui de SKOPIN (1974). Bien que les deux auteurs ressortent d'un certain nombre de caractères morphologiques principaux, qu'ils utilisent tous les deux, en général ils mettent l'accent sur des caractères divers, une bonne partie de ceux utilisés par SKOPIN n'intervenant chez WATT et vice versa; aussi leur abord méthodologique et différent. Skopin évalue un grand nombre de traits, leur donnant une importance systématique inégale; son évaluation est pleinement statique, ne ressortant pas de l'évolution phylogénétique (v. KWIETON, 1979). En plus, il procède à établir des types morphologiques pour de divers caractères, des types cependant illusoirs et inexistants (KWIETON, 1979). WATT par contre semble avoir choisi un certain nombre — assez élevé toutefois — de caractères des imagos aussi que des larves (tab. 4 et 5, p. 391) auxquels il donne une interprétation phylogénétique sans s'occuper de leur valeur systématique. Son interprétation du sens de l'évolution morphologique des caractères utilisés n'est pas suffisamment raisonnée, souvent WATT adopte d'autres sources, surtout de CROWSON (1955), et en premier lieu sa construction de la phylogénèse des *Tenebrionidae* (fig. A, p. 392) démontre nettement, ainsi que ses explications dans le texte, un formalisme dogmatique. Tous ces mots critiques ne veulent point

contester le grand apport des deux travaux cités; ils veulent seulement exprimer qu'on est bien loin d'avoir un canevas définitif pour des recherches ultérieures. La comparaison de les deux systèmes avec une réévaluation phylogénétique paraît néanmoins nous faire entrevoir un schème exprimant adéquatement la ramification phylétique des *Tenebrionidae*, laquelle est une réalité objective, et pouvant servir de base pour la classification systématique de la famille, qui restera, vue la ramification à des échelons trop divers, subjective.

Je vais me concentrer sur l'analyse du système de WATT, qui est plus connu et où les prémisses sont plus tranchées; ensuite je vais constituer un autre dendrogramme, qui me paraît d'après les insectes adultes plus logique. Après, ce dendrogramme sera soumis à une discussion et en même temps à une comparaison avec le système de SKOPIN, de quoi découlera la synthèse finale.

Tout d'abord il est nécessaire d'examiner les caractères sur lesquels WATT a édifié sa construction. Les caractères dont l'évaluation reste sans problèmes ne vont pas être mentionnés. Aussi je ne vais traiter que des caractères des insectes adultes; pour les larves, je m'accorde avec les opinions de WATT.

Édéague inversé — la position ventrale du tegmen par rapport au lobe médian de l'édéague est considérée par WATT comme secondaire. La situation est en vérité contraire [pour un exposé complexe sur l'évolution de l'édéague chez les *Tenebrionidae* v. KWIETON, 1979]. La position ventrale du tegmen par rapport au pénis (=lobe médian) est communément considérée comme primaire. WATT ressort implicitement de la présomption que les ancêtres communs de tous les *Tenebrionidae* avaient déjà l'édéague dorsotegmenique, c'est-à-dire du type dérivé, le type ventrotegmenique ne réapparaissait que plus tard, dans la phase phylogénétique de la famille chez WATT (cf. p. du présent article). Or, il n'y a aucun fondement pour établir un tel postulat. Ce postulat hypothétique de WATT sur la primitive de l'édéague dorsotegmenique dans dans le cadre de la famille des *Tenebrionidae* pourrait correspondre à l'opinion de CROWSON (1955). Toutefois l'image hypothétique, élaborée par CROWSON, de la transition du type ventrotegmenique vers le dorsotegmenique [qui devrait alors s'effectuer encore chez les ancêtres de la famille des *Tenebrionidae*], ne correspond pas à la réalité. Elle est réfutée aussi par SKOPIN (1974), toutefois sans que celui-ci présente une autre explication. Des données indiquant l'inacceptabilité de l'hypothèse de CROWSON sont discutées dans mon travail cité (KWIETON 1979): l'absence des indications morphologiques de la transition dans le sens de l'hypothèse de CROWSON, comparaison phylogénétique de l'occurrence des types ventrotegmenique et dorsotegmenique dans diverses lignées phylétiques de la famille, caractéristiques morphologiques du tegmen. La reconstruction de KWIETON (1979) de l'évolution du tegmen chez les *Tenebrionidae*, remplaçant celle de CROWSON, ressort du fait que la lame basale, considérée par CROWSON comme impaire, est à son origine bipartite, dans sa forme actuelle constituée par le jonction intime des deux composants pairs: chez quelques types dorsotegmeniques la lame basale tubulaire porte deux sutures, dorsale et ventrale, de façon qu'elle est constituée de deux parties situées latéralement. Chez le type ventrotegmenique la lame basale présente, si on la rend translucide, deux ailes liées par une partie médiane faiblement sclérotisée, chaque

jointe avec une des paramères. En vue générale, les ailes de la partie basale, originellement situées plus ou moins ventrolatéralement, portaient des paramères libres, non liées ensemble, se trouvant par rapport au pénis à peu près latéralement (type trilobé de l'édéague, considéré généralement comme primitif — v. SHARP & MUIR 1912, JEANNEL 1949, CROWSON 1955 et autres). Au cours de l'évolution ultérieure les paramères se rapprochent pour se lier ensuite le long de la ligne médiane. Si cette jonction avait lieu sur la face ventrale de l'édéague, c'est le type ventrotegmenique qui est né. Le type dorsotegmenique s'est formé par l'adduction des bords dorsaux des ailes de la lame basale, par quel processus c'est formé le corps tubulaire typique, qu'on trouve en effet répandu chez le type dorsotegmenique. Par ce même processus fut changé passivement en même temps la position des paramères qui ont devenu latérodorsales. Leurs bords dorsaux se sont ainsi rapprochés et joints ensemble, au lieu des bords ventraux chez le type ventrotegmenique. La constitution bipartite de la lame basale permet d'expliquer directement et simplement dans cette situation l'ouverture ventrale chez le type dorsotegmenique, par une simple disparition de la membrane ventrale liante les deux ailes de la lame basale, éventuellement accompagnée de l'éloignement réciproque des bords ventraux de ces parties au cours de leur rotation selon l'axe longitudinale pendant la transition de la position ventrolatérale en dorsale. Partant du type trilobé de l'édéague, dans l'ordre des Coléoptères général et primitif, je considère le type ventrotegmenique des *Tenebrionidae* comme plus proche du type trilobé, le type dorsotegmenique comme plus éloigné, les deux formés indépendamment à partir dudit type trilobé. Le type dorsotegmenique est en outre dans la majorité des cas modifié par des tendances secondaires, notamment par le prolongement de la partie basale du tegmen, au détriment des paramères qui se réduisent, ce qui est accompagné éventuellement par l'atrophie du pénis (lobe médian), d'autre fois par le développement des structures aliformes sur les paramères.

L'absence des glandes défensives abdominales tout primitivement primaire, peut être, en accord avec WATT, aussi secondaire chez quelques groupes, ce caractère à lui seul n'intervient pas dans le système des *Tenebrionidae*.

Membranes entre les sternites abdominaux visibles de l'extérieur — cet état est dit par WATT être secondaire. J'ai adopté cette position (KWINGTON 1979), étant influencé parmi d'autre par la situation chez les *Monomidae*, mais il faut souligner que la décision est franchement arbitraire. La corrélation avec la présence des glandes défensives de l'abdomen ne prouve rien, puisque celles-ci peuvent être aussi bien antérieures (et alors la cause de l'externalisation des membranes) que postérieures (l'externalisation des membranes étant dans ce cas une condition requise de leur naissance phylogénétique).

L'évaluation des sillons transverses des mandibules sera discutée plus loin.

Carènes des tibias ne sont absolument pas un caractère qui puisse être appliqué dans la classification des unités taxonomiques plus élevées chez les *Tenebrionidae*. Il suffit de rappeler que, justement dans cette famille,

il varie même au niveau spécifique (par ex. chez *g. Pimelia* F. mais aussi chez d'autres genres).

Labre allongé — il ne s'agit pas d'un allongement bien sensible mais avant tout c'est un stade primitif dans l'orthogénèse générale chez les *Tenebrionidae* (KWIETON 1979), laquelle dans la cadre de la compaction générale de l'exosquelette mène à l'incorporation progressif du clypéus dans les parties frontales.

Trochanters „non-heteromeroïdes“ sont un trait fort primitif (SKOPIN 1974, KWIETON 1979), ce qui ressort des faits si notoirement connus, qu'on ne comprend pas comment WATT a pu le présenter comme dérivé; comme toujours, il passe les raisons de son évaluation sous silence.

Après ces rectifications, il est possible de procéder à une analyse critique du cladogramme de WATT, à ce moment conservant encore ses unités systématiques, qui vont être modifiées plus loin.

Les *Zolodininae* sont à l'état adulte aussi bien que larvaire en tous points les plus primitifs des *Tenebrionidae* sensu WATT. Chez WATT, deux caractères, les deux chez les images sont présentés comme dérivés — position de l'édéague, évaluée faussement comme on l'a vu, et mola des mandibules sans une striollation transverse. Ce deuxième caractère est à écarter de considération — si on construit le cladogramme sans le respecter, il apparaît que l'évaluation contraire correspond beaucoup mieux à la phylogénèse déduite de tous les autres caractères. Aussi est suprenant le fait que la mola est sans striollation chez les groupes les plus primitifs (*Zolodininae*, *Toxicinae*), avec striollation (donc primitive selon WATT) chez les groupes les plus déviés (*Gnathidini*, *Phrenapatini*). Enfin on peut déclarer que la présence ou l'absence de cette striollation paraît être un caractère facilement réversible.

On ne voit pas pourquoi les *Pimeliinae* devraient être une lignée collatérale et non descendante des *Zolodininae*, ceux-ci étant en tous points plus primitifs. Ce n'est que plus loin dans le texte (p. 403) qu'on lit que chez *Zolodinus zelandicus* Blanchard la larve a la gula et le submentum fondus ensemble, ce qui est un trait dérivé. Cependant WATT lui-même ne semble pas attacher de l'importance à ce trait, puisque celui-ci ne figure nulle part dans les tableaux ou les diagnoses et reste caché dans la description de la larve. Il serait en effet curieux si, dans le cas où chez une autre espèce la larve différerait seulement en ce point, une nouvelle tribu était érigée. En plus on ne connaît que la larve d'une seule espèce des *Zolodininae*.

Pour les imagos ainsi que pour les larves, les *Toxicinae* sont le groupe le plus primitif de toutes les sous-familles restantes et cela en tous points sauf la striollation des mandibules, un caractère dont l'évaluation phylogénétique paraît être contraire à l'opinion de WATT, comme on l'a vu ci-dessus. Par suite, toutes ces sous-familles restantes peuvent être déduites des *Toxicinae* primitifs à 10 rangées élytrales, en tant que leurs descendants. Les *Toxicinae* englobent des formes (par ex. *Cryphaeus taurus* Klug) qui exhibent encore de nettes traces de la 10. rangée de points élytraux. (Il en est de même chez *g. Diaperis* Geoffroy, situation également non respectée par WATT).

Les *Alleculidae* (subordonnés aux *Tenebrionidae* déjà par ABDULLAH 1974) sembleraient d'après les tableaux de WATT pouvoir être dérivés des *Tenebrioninae* sensu Watt et d'autant plus des *Toxicinae*. Toutefois le nombre des sternites abdominaux libres élevé (jusqu'à 7) est un primitivisme sans égal chez les *Tenebrionidae*. Aussi la tête est très primitive (v. KWIETON 1979, MEDVEDEV 1959). Dans cette situation, les traits dérivés des *Alleculidae*, dont certains uniques (ongles pectinés des adultes, prolongement de la sclérome de l'hypopharynx chez les larves), impliquent univoquement que les *Alleculidae* représentent une lignée particulière, déviée depuis les ancêtres de tous les autres *Tenebrionidae*. La dérivation des *Alleculidae* ainsi que celle des *Lagriinae* indique, que la famille des *Tenebrionidae* doit être d'âge pré-crétacéen, car les groupes nommés n'ont adopté leurs moeurs floricoles qu'un certain temps après leur propre genèse, comme l'indiquent leurs formes arboricoles, l'habitat xylophage étant primaire (parmi d'autres faits, *Allecuinae* sont plus primitifs que les *Omophlinae* — v. Ogloblin & Znoiko 1950). L'antécédence de la déviation des *Alleculidae* à celle des *Nilioninae* dont le statut sous-familial est déjà douteux (v. ci-dessous) nous oblige à retenir le statut d'une famille indépendante pour les *Alleculidae*, ce qui est souligné par la particularité de leurs caractères différentiels et par l'absence de liaisons directes. Les trochanters heteromeroides ne prouvent point le contraire, résultant d'une orthogénèse générale (bien que l'invagination des sternites abdominaux aussi), se développant dans des lignées distinctes (chez les *Tenebrionidae* indépendamment chez *Nilionidae* et chez *Lagriinae* sensu Watt).

La sous-famille des *Lagriinae*, si on la conçoit dans le sens de WATT, lequel je soutiens déjà à cause des traits dérivés particuliers qui la caractérisent, est dérivée également d'un stade très primitif de la souche des *Tenebrionidae*, comme le nécessitent les trochanters non-heteromeroides des *Goniaderini* et des *Pycnocerini* (système de SKOPIN! — WATT donne fautivement pour tous ses *Lagriinae* „all trochanters heteromeroid“). Leur type non-heteromeroides n'est cependant que très faiblement exprimé, de façon que le niveau évolutif de la base phylétique des *Lagriinae* correspond pratiquement au celui des *Zolodinae*, où les trochanters viennent seulement d'arriver au stade heteromeroides (v. WATT 1974, fig. 4, p. 438). Il est alors possible de déduire les *Lagriinae* des *Zolodinae*, bien que presque sûrement pas des genres actuels de ces derniers, dont la répartition actuelle (Nouvelle Zélande, Australie) est en plus du caractère réliquaire (KWIETON 1979).

Pour le reste des relations phylétiques entre les sous-familles de WATT aucun changement n'est nécessaire si on se tient aux caractères utilisés par lui.

Le système de SKOPIN est trop complexe pour qu'on puisse dans le cadre de l'étude présente le discuter point par point. Je présente simplement une transposition graphique (fig. 2) de son tableau de détermination qui est en même temps synthétique — élaboré pour une détermination simultanée des imagos et des larves — et naturel, c'est-à dire groupant les unités systématiques d'après les caractères cladistiquement révélatifs et dans un ordre correspondant à leur parenté réelle.

Tenant compte des conceptions de WATT et de SKOPIN et de tous les caractères qu'ils ont utilisés, ainsi que de ceux étudiés par moi-même (KWIETON 1979), je présente un dendrogramme original, qui synthétise nos connaissances actuelles. L'évaluation de tous les faits est dynamique, évolutionniste. Je considère comme très important l'habitus entier des organismes traités, où une place importante occupe la forme du corps, sans lui toutefois donner une priorité imméritée. La forme du corps est par la plupart des systématiciens considérée à cause des convergences comme devant être écartée de la systématique naturelle, de tels systématiciens s'épargnent la tâche de distinguer l'essentiel du secondaire. Or, l'habitus général, y compris la forme du corps, représente un plan général du groupe, déterminé phylétiquement d'un part et lui même influençant la phylogénèse de la lignée. Dans ce sens il traduit l'histoire phylogénétique. Par suite, des influences puissantes et complexes doivent agir pour que l'habitus total soit changé et encore ce changement sera étalé sur tout une période phylogénétique. Par contre, si une partie de caractères persistent dans toute la lignée, en dépit même des changements de l'habitus entier, beaucoup d'autres peuvent changer rapidement, souvent par une seule mutation, ce qui est un cas extrême mais non exceptionnel, et en plus réversiblement, apparaissant — disparaissant — reapparaissant. La réversibilité d'un caractère est d'autant plus facile que le système génétique contrôlant est plus simple, la réversibilité est pratiquement exclue là, où il s'agit d'une tendance phylogénétique entière, englobant des systèmes des gènes plus compliqués, comme il en est la cas justement pour l'habitus total, celui-ci étant déterminé, répétons-le, par tout un ensemble de caractères.

Discussion du cladogramme. La position des *Zolodininae* fut traitée plus haut. Aussi celle des *Pimeliinae*. L'indépendance des *Pimeliinae* vis-à-vis les autres *Tenebrionidae* est soulignée par WATT, ressort très nettement du système de SKOPIN où ses plus proches voisins sont *Borinae* et *Zopherinae*, familles propres (CROWSON 1955, WATT 1974) — SKOPIN ne les traite parmi les *Tenebrionidae* visiblement que pour des raisons synoptiques, puisqu'il indique leur relation probable avec d'autres familles que les *Tenebrionidae* (*Borinae* avec *Pyrochroidae*, *Zopherinae* avec *Cephaloidae*). La position ainsi que la constitution phylétique interne des *Pimeliinae* (fig. 7) furent étudiées détaillément par KWIETON (1979).

Les *Nilionidae* ont un statut incertain entre une famille propre et une sous-famille des *Tenebrionidae*. Leur déviation très ancienne de la souche des *Tenebrionidae*, indiquée aussi par WATT que par SKOPIN repose sur un nombre de caractères dérives importants dont certains plus ou moins exceptionnels chez les *Tenebrionidae* (penultième article des tarsi des imagos lobé, antennes des larves à deux articles seulement), se développant dans un stade très primitif de l'orthogénèse générale concernant l'articulation trochantero-fémorale (type non-heteromeroïde).

Depuis *Zolodininae*, tous les groupes (à l'exclusion des *Pimeliinae* bien entendu) forment un ensemble à l'intérieur duquel il est impossible de tracer des limites strictes, ce qui se traduit par un embranchement complexe comparable à celui que représente la sous-famille *Tenebrionidae* chez SKOPIN, dont les *Tenebrionidae* sensu WATT sont un torso amoindri

des sous-familles *Toxicinae*, *Diaperinae*, *Gnathidiinae* et *Phrenapatinae* de ce dernier auteur.

Ses *Toxicinae* sont inclus dans les *Tenebrioniae* chez SKOPIN, on ne voit aucune raison pour les détacher de ceux-ci. Toutes les différences des *Toxicinae* par rapport aux *Tenebrioniae*, présentées par WATT ne résident que dans un stade plus primitif de l'évolution, ce qui qualifie les *Toxicinae* et tant que des ancêtres des *Tenebrioninae* mais évidemment pas en tant qu'une branche phylétique aussi indépendante que le veut WATT. Leur seul trait particulier est la conformation des antennes, un trait qui toutefois ne suffit point à leur séparation d'un groupe aussi complexe que sont les *Tenebrioninae* même chez WATT lui-même.

Les *Diaperinae* peuvent être — et en vérité le sont le plus probablement — des descendants des *Toxicinae* (v. cladogramme de SKOPIN). Ici également tous les caractères différentiels présentés par WATT sont, pour les *Toxicinae*, de simples primitivismes avec une seule exception, la striollation transverse des mandibules, un caractère qui du reste paraît être, comme il fut indiqué plus haut, aussi dans le stade primitif chez les *Toxicinae* (striollation absente).

Pour les *Gnathidiinae* et *Phrenapatinae*, il n'y a pas de raison pour vouloir les séparer de la souche de la famille avant les *Tenebrioninae* sensu Skopin, dans laquelle sont inclus les *Diaperinae*. Skopin, de son part, détache de la souche de la famille avant ces derniers des groupes suivants: *Boletophaginae*, *Biulinae*, *Heterotarantinae*, *Hypophloeinae*, *Leicheninae*, *Cnemeplatiinae* et *Ulominae*, ceux-ci représentés par *Ulomini* et *Phrenapatini*, en outre ses *Goniaderinae* et *Leiochrinae*.

Les *Boletophaginae* sont tout-à-fait fautivement inclus dans les *Diaperinae* par WATT. On y voit une répercussion de la surestimation mentionnée de l'importance systématique des carènes des tibias. Outre les différences présentées par SKOPIN et discutées ci-après, il faut souligner que chez *Boletophagus* le tegmen est ventral (KWIETON 1979) en différence de *Diaperis*, fait qui a échappé à WATT et qui n'est mentionné par SKOPIN non plus. Si la séparation des *Boletophagini* des *Diaperini* (*Rhipidandrini* se lient, du moins d'après *Eledona*, au *Boletophagini*) est évidente, leur position phylétique réelle est plus compliquée. Les caractères diagnostiques des *Boletophaginae* présentés par SKOPIN sont dérivés (ovipositeur non-segmenté, sans „griffes“ terminales — gnostyloides?) ou probablement dérivés (2. article des antennes des larves avec une sensille conique apicale, „sclérite céphalique“ triangulaire, indistinct). Les seuls caractères primitifs envers les *Tenebrioninae* sensu SKOPIN sont, outre le tegmen ventral, l'hypostome distinct chez les adultes et 9. tergite abdominal des larves sans une „surface ventro-caudale“ trait à l'évaluation phylogénétique incertaine, d'autant plus vu la grande variabilité de la forme de ce tergite, caractère primitif d'après SKOPIN (1964) mais comme cette situation ne s'observe d'après SKOPIN (1974) que chez *Boletophaginae*, *Heterotrasinae* et *Hypophloeinae*, tous les autres groupes, y compris *Pimeliinae* et surtout y compris *Nilioninae*, *Boridae*, *Zopheridae* en étant déprouvés, il paraît bien que ce caractère est dérivé. Quant à l'hypostome chez les imagos, ce caractère est totalement illusoire, sans regarder qu'en plus une confusion morphologique

quant aux parties ventrales du crâne a lieu (KWIETON 1979). Étant donné que le tegmen en position ventrale s'observe chez la super-tribu des *Tenebrionites* de SKOPIN (v. plus loin), les *Boletophagini* peuvent être déduits de la souche des *Tenebrioninae* facilement, déjà dans le cadre de ces derniers.

La sous-famille des *Biuinae* pourrait être réellement une branche phylétique particulière. Sa faible distinction morphologique serait due au progrès modeste dans ce sens particulier. D'après SKOPIN, *Biuinae* diffèrent des *Tenebrioninae* dans le stade larvaire par la présence de la sensille conique apicale du 2. article antennal, „sclérite céphalique“ triangulaire, indistinct, trochanters accolés aux hanches latéralement, de l'extérieur, 9. tergite avec la „surface ventro-caudale“ développée. Pour les imagos, Skopin donne comme distinction „submentum biuoide“, à ce qui se rapporte la remarque énoncée ci-dessus au sujet de l'hypostome. La présence de la sensille apicale du 2. article antennal et la forme du sclérite céphalique rappellent fortement les *Boletophagini*, toutefois leur orientation du tegmen est contraire. DOYEN et LAWRENCE (1979) indiquent, après un aperçu critique de la littérature, selon leur propre étude, que le g. *Bius* appartient visiblement parmi les *Tenebrionini*. Vues les différences entre les *Biuinae* sensu Skopin et les *Tenebrioninae* sensu Skopin, il paraît néanmoins qu'il s'agit des taxa distincts, le placement des *Biuini* dans une sous-famille particulière semble être toutefois superflu — par conséquent, je les considère comme une tribu propre, *Biuini*, appartenant dans la sous-famille *Tenebrioninae* dans le sens qu'il est développé dans le présent article.

La sous-famille des *Heterotarsinae* diffère des *Tenebrioninae* sensu Skopin par les larves sans la „surface ventro-caudale“ du 9. tergite abdominal développée et par les bases des antennes et celles des mandibules réciproquement éloignées (les *Adeliini*, où on observe la même chose, figurent parmi les *Tenebrioninae* chez SKOPIN, mais je les place, accordément avec WATT dans la sous-famille des *Lagriinae*). Les adultes sont remarquables par le pénultième article des tarsi lobé, mais cela s'observe aussi ailleurs, même chez les *Tenebrioninae* dans le sens restreint de WATT (v. tab. 4, p. 391). S'il peut paraître douteux de les placer dans une sous-famille particulière, leur éloignement phylétique des *Opatrini*, établi par SKOPIN (v. dendrogramme) semble être absolument raisonnable, malgré l'opinion de KOCH (1965), citée par WATT (1974), qui les rapproche. Je ne figure pas ce groupe dans mon dendrogramme, pour ne pas impliquer les relations fausses, la position des *Heterotarsini* restant incertaine.

La sous-famille des *Hypophloeinae* se distingue, d'après SKOPIN, de ses *Tenebrioninae* par la venation des ailes du type hypophloeide (typification de la venation alaire chez les *Tenebrionidae* n'apporte pas de résultats visibles pour le système — dans le cas présent, le type est une autapomorphose — cf. SKOPIN 1974 — et n'empêche donc point la dérivation des *Hypophloeini* des *Tenebrioninae*), par les larves sans la „surface ventro-caudale“ du 9. tergite abdominal développée (v. *Boletophagini*), avec pleurites fortement sclérotisés, horizontaux et liés à la membrane des sternites (ex SKOPIN 1974) et les bases des antennes et des

mandibules réciproquement éloignées. On voit donc que presque toutes ces différences sont des traits dérivés (conformation des pleurites est une autapomorphose), n'empêchant pas la déviation des *Hypophloeinae* à partir des *Tenebrioninae* (l'absence de la surface ventro-caudale du 9. tergite des larves doit être une déviation formée indépendamment à quelques reprises, puisque les trois groupes, où on la constante — *Boletophagini*, *Heterotarsini* et *Hypophloeni* (SKOPIN 1974) formeraient un ensemble trop hétérogène pour être monophyletique). Intrigant reste l'éloignement des bases antennaires et mandibulaires, présent chez *Lagriinae* (y compris *Adeliites* Skopin), *Nilioninae*, *Heterotarsinae* et *Hypophloeinae*. D'après WATT, cela serait un trait dérivé, s'accordant alors dans l'évaluation phylogénétique avec les autres caractéristiques de cette sous-famille, ainsi que la conformation du pygidium des *Hypophloeinae* adultes. D'après le tableau de WATT (1974, p. 415) les *Hypophloeinae* sont le plus étroitement apparentés aux *Platydemini*, *Triboliini* et *Alphitobiini*, donc aux groupes dont l'appartenance aux *Tenebrioninae* ne fait pas de doute dans le système de WATT aussi bien que dans celui de SKOPIN. Bien que certaines incertitudes restent, il semble être possible de concevoir les *Hypophloeinae* en tant qu'un groupe nettement spécialisé, issu de la sous-famille des *Tenebrioninae*. Leurs différences indiscutables par rapport à ces derniers justifient néanmoins leur séparation en sous-famille propre dans la systématique évolutionniste (mais non strictement cladistique).

La sous-famille des *Leicheninae* représente un groupe spécialisé dont la séparation des *Tenebrioninae* chez SKOPIN n'est point justifiée, elle ne s'en distingue que par la disparition de l'invagination définitive du 9. segment abdominal des femelles, un stade évolutif ultérieur, déductible directement des ancêtres opatroides. Leur statut tribal peut être retenu, par contre une séparation en sous-famille particulière n'est pas souhaitable, non seulement parce qu'il s'agit d'une descendance directe (des *Opatrini*), mais aussi parce que la tribu discutée ne fonde aucun embranchement phylétique nouveau, restant simplement un groupe spécialisé restreint.

Les *Cnemeplatiini* ne sont point rattachés aux *Leichenini*: ils appartiennent aux *Pimeliinae*, dans la tribu des *Lachnogyini* (v. KWIETON — Bull. Soc. ent. Mulhouse, sous presse, et DOYEN et LAWRENCE 1979). Ils ont le tegmen ventral, élytres à 10 séries primaires de points, membranes entre les sternites abdominaux invisibles de l'extérieur et sont dépourvus de glandes défensives. Leur appartenance aux *Lachnogyini* est par DOYEN et LAWRENCE exprimée avec réserve, toutefois l'ensemble des traits morphologiques confirme cette position (yeux arrondis, non entamés par les lobes supraantennaires, antennes raccourcies, mais avec des articles distaux élargis, avant-corps modifié pour le creusement, taille réduite).

L'embranchement des super-tribus *Ulomites* et *Phrenapatites* formant chez SKOPIN la sous-famille des *Ulominae* diffère des *Tenebrioninae* sensu Skopin par des caractères suivants: chez les insectes adultes — mentum articulé au submentum (v. note plus haut!) de l'intérieur, griffes de l'ovipositeur à deux articles seulement, chez les larves — sutures

sternopleurales du 8. segment abdominal oblitérées. L'articulation du mentum est un caractère dérivé, les „griffes“ de l'ovipositeur à deux articles arrivent, parmi les *Tenebrioninae* sensu Skopin, chez *Toxicini*. Chez les larves, l'oblitération des sutures est, sans commentaire, évidemment un caractère dérivé. Rien ne s'oppose donc à faire dévier les *Ulominae* sensu Skopin jusque de la souche de ses *Tenebrioninae*, à partir des *Toxicini*. Chez WATT le g. *Uloma* figure en effet parmi ses *Tenebrioninae*, bien qu'il conçoit cette sous-famille encore plus étroitement que SKOPIN. Sur la séparation de ce genre en groupe particulier (*Ulomimorpha*) insistait SKOPIN déjà en 1964. Par contre, WATT dit (1974, p. 414): „There are no characters of adult *Uloma* or *Apthora* which could justify placing them in a different subfamily from such genera as *Alphitaobius*, *Tribolium* and *Platydemus*“. Les larves des *Ulomini* sont remarquables par le prolongement antérieur de la sclérome de l'hypopharynx, rappelant celle des *Alleculidae*, un trait dérivé (v. SKOPIN 1964, WATT 1974). Les *Phrenapatites* se distinguent des *Ulomites*, d'après le tableau de SKOPIN (1974) seulement par des caractères dont la valeur tribale est douteuse (tels les trochantins médians exposés ou forme du 9. tergite abdominal, variable chez les *Tenebrionidae* au niveau générique et ici en plus inconstante). D'après WATT, ils sont en leurs caractères diagnostiques, par rapport à ses *Tenebrioninae* *Uloma* incluse, évidemment dérivés — mandibules des adultes tridentées à l'apex, striolle scutellaire absente, chez les larves gula indistincte, sutures gulaires confluentes, sutures sternopleurales obsolètes. Donc ici aussi, la dérivation à partir des *Tenebrioninae* se fait sans complications.

Le placement des *Archaeoglenini* dans les *Phrenapatinae* (WATT 1974) est suivi par DOYEN et LAWRENCE (1979). La descendance des *Ulominae* sensu Skopin des *Tenebrioninae* du même auteur est donc à accepter. Les nombreux traits dérivés des *Phrenapatini* d'une part et le prolongement particulier de la sclérome de l'hypopharynx chez les *Ulomini* de l'autre indiquent, que les deux groupes sont des branches phylétiques collatérales. Une limite de la sous-famille des *Tenebrioninae* vis-à-vis cet embranchement est opinâtre. Je l'accepte et je la situe, en accord avec WATT, entre les *Phrenapatini*, qui sont déjà trop déviées, et les *Ulomini* que je laisse parmi les *Tenebrioninae*.

D'après toutes les considérations développées plus haut, comme la classification sous-familiale la plus adéquate apparaît donc le système de sous-familles suivantes: *Niioninae*, *Lagriinae*, *Zolodininae*, *Pimeliinae*, *Tenebrioninae*, *Hypophloeinae*, *Phrenapatinae*, *Cossyphodinae*. La plus complexe et la moins nettement définie reste la sous-famille des *Tenebrioninae*. Au cours de la discussion sur quelques groupes, certains de ceux-là y furent inclus. Cependant, toute sa conception fondamentale doit être éclaircie — d'importants points problématiques apparaissent déjà si on compare les conceptions de WATT et de SKOPIN. Dans le système de ce dernier, la sous-famille est ramifiée en quatre embranchements principaux, qui vont être sujets dans les alinéas suivants à l'analyse (les numéros sont ceux des paragraphes du tableau de détermination de SKOPIN).

Bifurcation 20 × 35: Skopin présente des traits diagnostiques suivants: 20 — imagos ayant les trochantins médians exposés, membranes entre les sternites abdominaux visibles 3.—5. externalisées, larves avec la sclérome distale de l'hypopharynx bien développée, grande, avec le bord antérieur trilobé. Le premier et le troisième caractères sont unanimement reconnus comme primitifs, le deuxième est présumé être dérivé (v. plus haut). 35 — imagos ayant les trochantins médians invisibles, s'ils sont exposés alors les membranes abdominales sont internes, larves avec la sclérome distale de l'hypopharynx réduite. On voit donc que la distinction est imprécise; en plus la première éventualité sub 35 est à interpréter en tous points comme un état directement dérivé de 20, la seconde — pour les imagos — comme un état antécédent, toujours par rapport à 20. Seuls les *Cossyphini* combinent des trochantins médians invisibles et membranes abdominales internes, cet état se faisant dériver de la seconde éventualité sub 35 indépendamment de 20. On aura donc une lignée évolutive 35/2—20—35/1 et une autre 35/2 — *Cossyphini*. Il s'en ensuit immédiatement qu'une bifurcation en embranchements 20 et 35 ne peut pas être établie.

Pour l'embranchement 37 je suis entièrement d'accord avec SKOPIN. On remarque surtout des points cardinaux de la constitution interne de cet embranchement, position des *Gnathidiites* près des *Diaperites*, cette parenté étant envisagée aussi par WATT (1974, p. 409). D'après les caractères différentiels présentés par SKOPIN ainsi que par WATT, les *Gnathidiini* sont nettement dérivés — leur descendance directe des *Diaperini* est toutefois probablement impossible à cause du tubercule de la face dorsale des mandibules, un caractère dérivé chez les *Diaperini* (WATT 1974). Un autre point sur lequel il faut insister dans la conception de SKOPIN est la consécration phylétique ancêtre non-spécialisé — ancêtre des *Toxicites* — ancêtre des *Diaperites*. Le trait important est ici la présence (quoique plus ou moins partielle seulement) des 10 rangées primaires de ponctuation élytrale chez les deux groupes dernièrement nommés (par ex. chez *Cryphaeus* Klug et *Diaperis* Geoffroy) indiquant non seulement une haute probabilité de cet alignement phylogénétique mais aussi la position des deux groupes auprès de la souche des *Tenebrioninae* — en effet aucun autre groupe récent ne figure pas, dans le schème de SKOPIN, entre les *Toxicites* et la souche. De l'autre part, les *Toxicini*, pourtant d'après les tableaux de WATT (1974, p. 391, tab. 4 et 5) les plus primitifs de tous les *Tenebrionidae* hormis les *Zolodininae*, ne se situent pas dans la véritable souche des *Tenebrioninae*, ayant le tegmen nettement dorsal — vu que celui-ci est ventral, sans parler des *Boleto-phagini*, chez *Menephilus* et *Upis* (et vraisemblablement encore chez d'autres genres non-étudiés), ces formes rentrant parmi les *Tenebrioninae* la position du tegmen étant leur seul critère différentiel, la souche doit être située plus „bas“ sur l'arbre phylétique, en plein accord avec le schème de SKOPIN. Je m'accorde aussi avec la conception de l'embranchement 22 (ou 20 mais après avoir transféré les *Adeliites* parmi les *Lagriinae* sensu Watt — v. supra). Seulement cet embranchement comprend des éléments plus différenciés ce qui entraîne que les relations sont beaucoup plus obscures qu'il n'en est pour l'embranchement 37! L'embranchement 63, *Phaleriites* et *Idisiites*, est caractérisé, l'indication

de SKOPIN sur la position de l'édéague „inverse“ au repos c'est-à-dire ventrotegmenique, étant fausse pour les *Phaleriites* (KWIETON 1979), par les larves sans urogomphes (caractère par les auteurs travaillant sur les *Tenebrionidae* unanimement reconnu dérivé — en même temps il est polyphylétique), avec des cils pairs sur le 9. tergite abdominal et avec les pattes antérieurs du type pédobionte (v. SKOPIN 1962, 1964, 1974, WATT 1974), renforcées et avec tarsungulus divisé en deux parties. Là également, il s'agit d'un caractère dérivé et polyphylétique. Les traits diagnostiques n'indiquent donc pas l'origine des groupes en question. En tout cas, les *Idisiini* n'ont rien à faire avec les *Phaleriini*. Ils appartiennent de par la combinaison du tegmen en position ventrale et des élytres à 10 ragées primaires de points à la lignée *Zolodininae* — *Pimeliinae*. Leur position exacte est problématique. DOYEN et LAWRENCE (1979) les placent directement parmi les *Pimeliinae*. Cependant par leurs cavités coxales antérieures ouvertes (extérieurement), les *Idisiini* se situent entre les *Zolodininae* et les *Pimeliinae*. Parmi ces derniers, ils semblent être particulièrement proches des *Lachnogyini* — or, DOYEN et LAWRENCE constatent (1979) des différences sensibles sur l'endosquelette et éloignent ces deux tribus l'une de l'autre. Aussi SKOPIN (1974) leur assigne une position réciproquement très distance, les *Lachnogyini* figurant parmi ses groupes formant la sbf. *Pimeliinae* sensu Watt. Il place plus près de ces derniers de tels groupes comme *Boridae* et *Zopheridae* que les *Idisiini*. La ressemblance entre les *Idisiini* et les *Lachnogyini* reste néanmoins intrigante, toutefois on peut rappeler une convergence particulièrement forte des *Lachnogyini* (incl. *Cnemeplatiini*) et des *Leichenini* par ex., qui sont pourtant phylétiquement tout-à-fait éloignés.

Vue la nature très cohérente (dans un certain sens aussi du point de vue écologique) de l'embranchement 37, les *Phaleriites* y prendraient très mal leur place. Par contre, ils rentrent très aisément dans l'embranchement 22, où rien ne s'oppose à une parente phylétique, cet embranchement comprend d'ailleurs presque tous les groupes pédobiontes à tegmen dorsal, la lignée reprennant ainsi la place qui lui fut assignée classiquement (SKOPIN 1962, 1964, WATT 1974). Sa dérivation avant les *Platyscelites* est donnée par ce que les super-tribus suivantes, c'est-à-dire *Platyscelites*, *Opatrites* et *Blapites* sont trop spécialisées pour être ses ancêtres.

En ce qui concerne l'embranchement 69, celui des *Leicheninae* et *Cnemeplatiinae*, il fut conclué plus haut que les *Cnemeplatiinae* rentrent chez les *Lachnogyini*, dans la sous-famille des *Pimeliinae*, tandis que les traits particuliers des *Leichenini* ne sont que des spécialisation et que les *Leichenini* prennent place sans aucune doute parmi les *Tenebrioninae*. L'embranchement des *Leichenini* est à déduire des *Opatrites*, les *Leichenini* ayant fait partie justement de cette tribu (cf. GEBIEN 1939). Comparant la morphologie des imagos ainsi que celle des larves, on voit que l'embranchement n'est qu'une descendance hyper-spécialisée des *Opatrini*. Ses traits ne sont pas suffisants pour ériger des sous-familles particulières mais justifient pleinement la séparation des *Opatrini* au niveau des tribus.

Très intéressant est l'embranchement 56. Il est caractérisé par SKOPIN comme suit (P-caractère primitif, D-dérivé): imagos — prosternum long et sans sutures sterno-pleurales [D], membranes entre les sternites abdominaux visibles 3—5 internes [P] (?), élytres avec — si visibles — 10 rangées primaires de points [P]; larves — 9. tergite abdominal avec les urogomphes [P] et avec un tubercule setifère à la base de chacun. *Leptodini* sont placés non seulement dans cet embranchement mais parmi tous les *Tenebrioninae* fautiveusement, appartenant en réalité aux *Pimeliinae* (KWIETON 1.c). Restent donc *Belopites*, *Cossyphites* et *Boromorphites* [*Cossyphodidae*, placés dans les *Tenebrionidae* par WATT — 1974, très probablement avec raison, ne sont pas traités par SKOPIN]. Il saute aux yeux que les *Belopites* s'accordent dans les points les plus importants avec les *Toxicites* auprès desquels SKOPIN les fait en effet dévier: élytres à 10 rangées primaires de points, membranes abdominales internes, tegmen dorsal. Les deux premiers traits sont des primitivismes et font situer le point de convergence de les deux groupes près de la souche des *Tenebrioninae*, accordément avec le schème de SKOPIN, mais phylogénétiquement après la divergence des groupes à tegmen ventral, inclus dans l'embranchement 22 (*Bolitophagini*, *Menepphilini*). Un autre trait commun aux *Belopites* et *Toxicites* (SKOPIN 1974) est l'ovipositeur à „griffes“ à deux articles (cela s'observe d'après SKOPIN encore chez *Goniaderites*, *Bolitophaginae*, *Hypophloeinae*, *Adeliites*, *Ulominae* et *Cossyphites*). Le seul trait spécialisé des *Belopites* est la modification du prosternum, du reste polyphylétique (la même chose arrive par ex. chez *Pimeliinae* — *Stenosini* et *Leptodini*). La position des *Belopites* dans le système de SKOPIN paraît donc être pleinement confirmée. Les *Boromorphites* sont apparemment plus proches des *Belopites* que des *Cossyphites* — la ramification chez SKOPIN est basée sur les trochatins médians, exposés chez *Belopites*, invisibles chez *Cossyphites* et *Boromorphites*, donc sur un stade dérivé d'un trait typiquement polyphylétique. Les *Boromorphites* se distinguent d'après SKOPIN en outre des *Belopites* par les „griffes“ de l'ovipositeur à un article seulement et par les larves ayant le premier article des antennes transverse, celui-ci étant allongé chez les *Belopites* (l'aptérisme des *Boromorphites*, aussi mentionné par SKOPIN, n'est point un caractère d'ordre tribal). La position des *Cossyphites* n'a pas un fondement sérieux, puisque le groupe est déjà trop spécialisé (parmi d'autre, la sculpture élytrale ne laisse pas déceler les rangées primaires) et les larves ne sont pas connues. Dans cette situation, vouloir assigner au groupe une position précise est précoce. Les membranes abdominales internes, position dorsale du tegmen, ovipositeur à deux articles des „griffes“ (SKOPIN 1974) et la conformation des antennes avec 4 articles distaux élargis et aplatis (WATT 1974) rapprochent les *Cossyphini* sensiblement des *Toxicini* (v. WATT 1974, p. 431) et en même temps alors des *Belopites*, comme le veut SKOPIN. Il faut rappeler aussi, que les deux groupes sont pédobiontes (sans répercussion sur les pattes larvaires, comme il en est chez les autres *Tenebrionidae-Pedobionta*). *Cossyphini* peuvent donc, paraît-il, être considérés comme une lignée spécialisée, née près des *Belopini*. Leurs traits particuliers sont visiblement dérivés; l'absence des glandes défensives abdominales pourrait s'expliquer éven-

tuellement par leur perte secondaire. Les *Cossyphodinae* sont rapprochés des *Cossyphini* (WATT 1974) probablement avec raison. Ce groupe qui par sa spécialisation très poussée mérite bien son statut sous-familial nous offre une vue très intéressante sur l'évolution des traits morphologiques jugés notamment par WATT comme étant de première importance — les membranes abdominales externes et les glandes défensives de l'abdomen. Les premières manquent chez *Cossyphini* et sont présentes chez *Cossyphodinae*, les secondes manquent chez les deux groupes. Si l'évolution a suivi le cours présumé, *Cossyphini* sont primitifs dans les deux caractères et chez *Cossyphodinae* se sont développées les membranes externalisées mais pas encore les glandes défensives. Cette image correspondrait au grade de dérivation réciproque de les deux groupes, les *Cossyphodinae* étant plus spécialisés (sauf certains traits du prothorax — v. WATT 1974).

Enfin, en ce qui concerne les *Rhysopaussini*, leur position reste non éclaircie, pour des raisons étalées par WATT (1974).

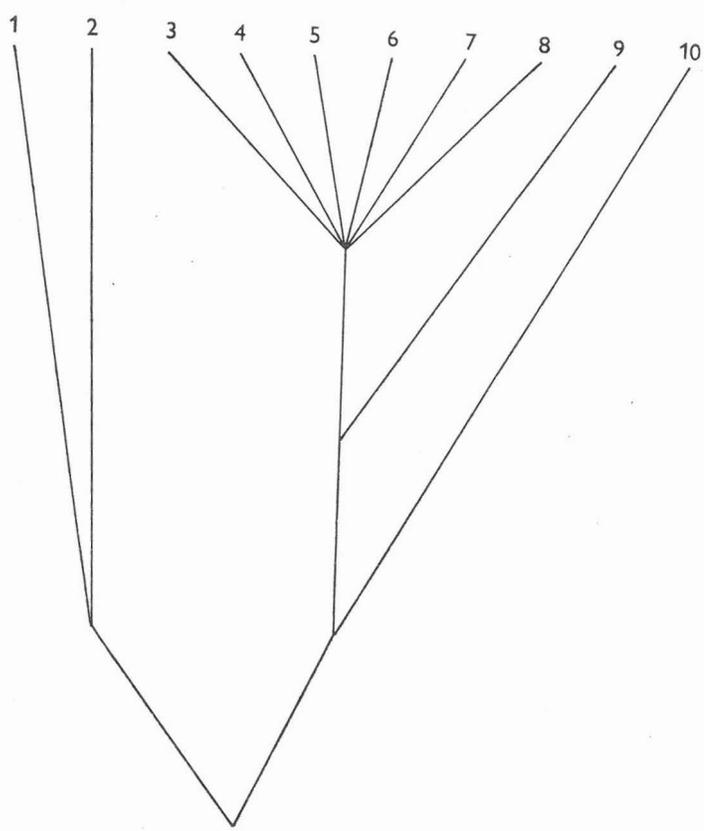


Fig. 1: Cladogramme des sous-familles des Tenebrionidae selon Watt 1974.

- |                   |                   |
|-------------------|-------------------|
| 1 — Zolodinae     | 6 — Gnathiidinae  |
| 2 — Pimeliinae    | 7 — Tenebrioninae |
| 3 — Toxicinae     | 8 — Alleculinae   |
| 4 — Phrenapatinae | 9 — Nilioninae    |
| 5 — Diaperinae    | 10 — Lagriinae    |

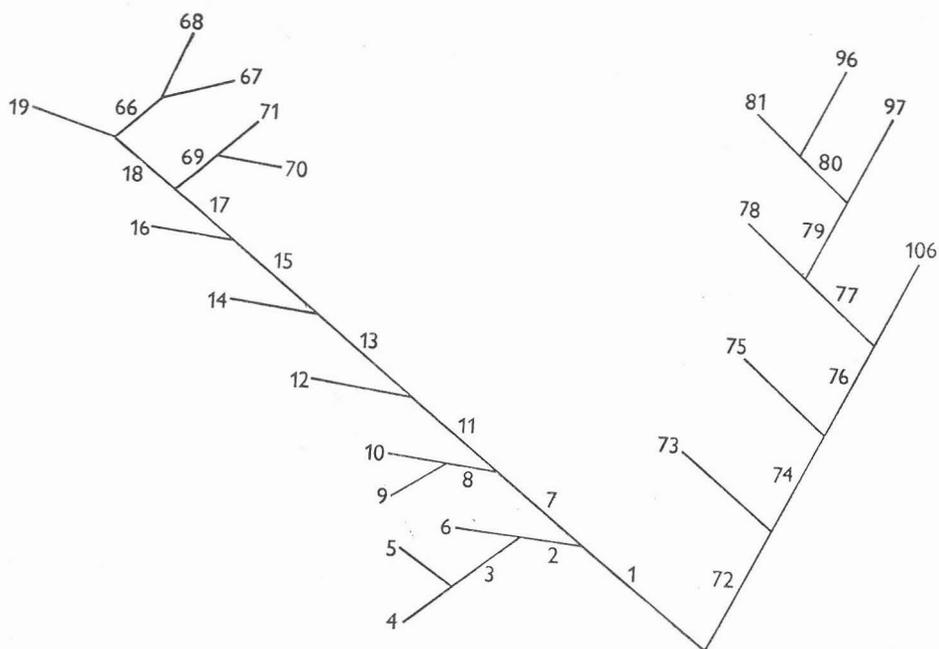


Fig. 2: Cladogramme des sous-familles des Tenebrionidae construit d'après le tableau de détermination de Skopin (1974) — pour les groupes mineurs sont représentés aussi les super-tribus de Skopin

- |                      |                     |
|----------------------|---------------------|
| 3 — Goniaderinae     | 67 — Ulomites       |
| 4 — Goniaderites     | 68 — Phrenapatites  |
| 5 — Pycnocerites     | 70 — Leicheninae    |
| 6 — Leicheninae      | 71 — Cnemeplatiinae |
| 8 — Boletophaginae   | 73 — Borinae        |
| 9 — Boletophagites   | 75 — Zopherinae     |
| 10 — Rhipidantdrives | 78 — Pimeliinae     |
| 12 — Biuinae         | 81 — Sepidiinae     |
| 14 — Heterotarsinae  | 96 — Kuhitangiinae  |
| 16 — Hypophloeinae   | 97 — Eurychorinae   |
| 19 — Tenebrioninae   | 106 — Erodiinae     |
| 66 — Ulominae        |                     |

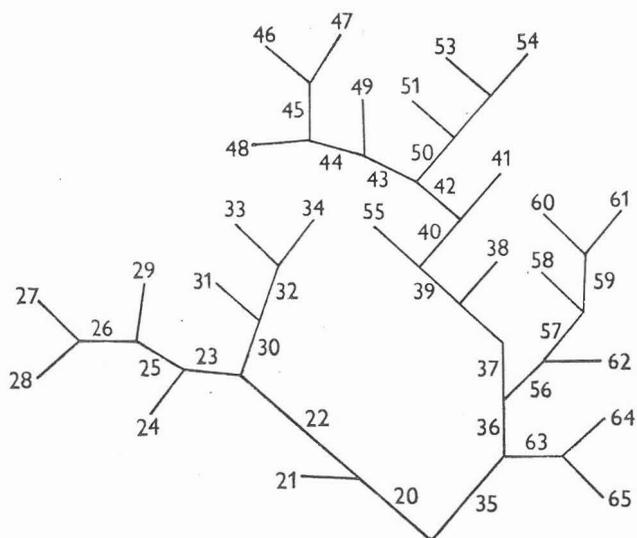


Fig. 3: Cladogramme représentant la différenciation interne de la sous-famille des Tenebrioninae sensu Skopin construit d'après son tableau de détermination

- |                    |                      |
|--------------------|----------------------|
| 21 — Adeliites     | 48 — Doliemites      |
| 24 — Talanites     | 49 — Scaphidemites   |
| 27 — Tenebrionites | 51 — Pentaphyllites  |
| 28 — Strongyliites | 53 — Hoplocephalites |
| 29 — Helaeites     | 54 — Gnathocerites   |
| 31 — Platyscelites | 55 — Gnathidites     |
| 33 — Opatrites     | 58 — Belopites       |
| 34 — Blapsites     | 60 — Cossyphites     |
| 38 — Toxicites     | 61 — Boromorphites   |
| 41 — Diaperites    | 62 — Leptodites      |
| 46 — Triboliites   | 64 — Phaleriites     |
| 47 — Ulodites      | 65 — Idisiites       |

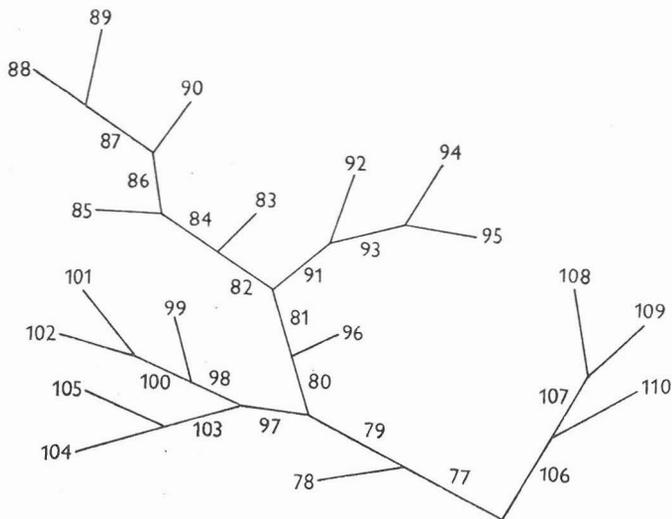


Fig. 4: Cladogramme des super-tribus de la sous-famille des Pimeliinae sensu Watt, construit d'après le tableau de détermination de Skopin (1974)

- |                                 |                                 |
|---------------------------------|---------------------------------|
| 78 — sous-famille Pimeliinae    | 97 — sous-famille Eurychorinae  |
| 81 — sous-famille Sepidiinae    | 98 — supertribus Nyctoporites   |
| 83 — supertribus Eupsophulites  | 99 — supertribus Stenosites     |
| 85 — supertribus Akidites       | 100 — supertribus Elenophorites |
| 88 — supertribus Conionites     | 104 — supertribus Dacoderites   |
| 89 — supertribus Sepidiites     | 105 — supertribus Eurychorites  |
| 90 — supertribus Asidites       | 106 — sous-famille Erodiinae    |
| 92 — supertribus Lachnogyiites  | 108 — supertribus Tentyriites   |
| 94 — supertribus Cryptochilites | 109 — supertribus Cnemodinites  |
| 95 — supertribus Cranioitites   | 110 — supertribus Erodiites     |
| 96 — sous-famille Kuhitangiinae |                                 |

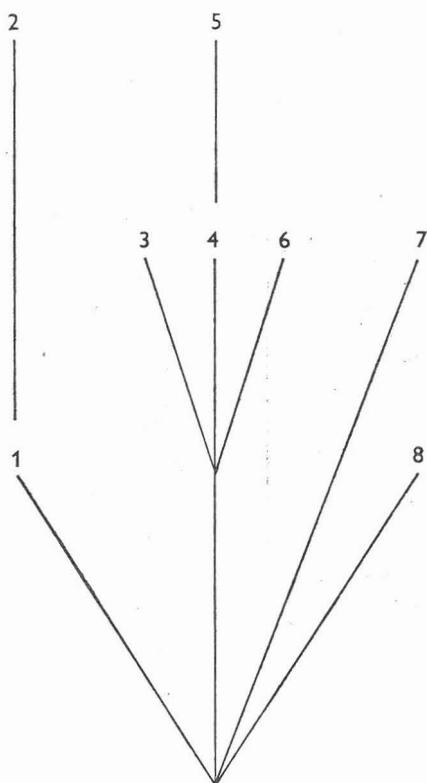


Fig. 5: Cladogramme des sous-familles des Tenebrionidae selon la conception synthétique

- |                                 |                                       |
|---------------------------------|---------------------------------------|
| 1 — Zolodininae Watt, 1974      | 5 — Phrenapatinae auct.               |
| 2 — Pimeliinae sensu Watt 1974  | 6 — Hypophloeinae (sensu Skopin 1974) |
| 3 — Cossyphodinae Wasmann, 1899 | 7 — Lagriinae (sensu Watt 1974)       |
| 4 — Tenebrioninae s. nov.       | 8 — Nilioninae (sensu Watt 1974)      |

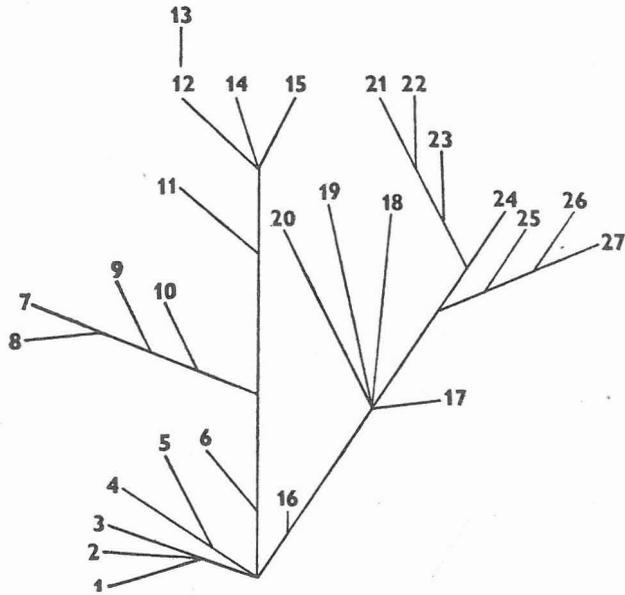


Fig. 6: Cladogramme représentant la différenciation interne de la sous-famille des Tenebrioninae selon la conception synthétique. Note importante: à l'exception des Menephilini ne sont représentés que des groupes traités par Skopin dans son tableau de 1974.

- |                   |                     |
|-------------------|---------------------|
| 1 — COSSYPHODINAE | 15 — Blaptini       |
| 2 — Cossyphini    | 16 — Toxicini       |
| 3 — Belopini      | 17 — Gnathidiini    |
| 4 — Menephilini   | 18 — Diaperini      |
| 5 — Boletophagini | 19 — Ulomini        |
| 6 — Biuini        | 20 — PHRENAPATINAE  |
| 7 — Tenebrionini  | 21 — Triboliini     |
| 8 — Strongyliini  | 22 — Ulodini        |
| 9 — Helaeini      | 23 — Doliemini      |
| 10 — Talanini     | 24 — Scaphidemini   |
| 11 — Phaleriini   | 25 — Pentaphylini   |
| 12 — Opatrini     | 26 — Hoplocephalini |
| 13 — Leichenini   | 27 — Gnathocerini   |
| 14 — Platyscelini |                     |

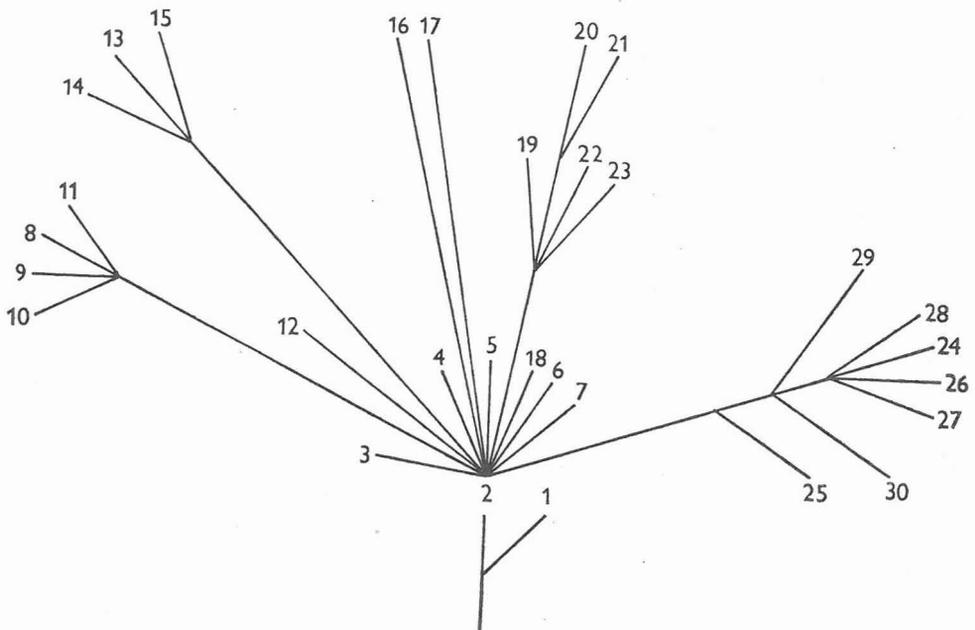


Fig. 7: Cladogramme des tribus de la sous-famille des Pimeliinae (d'après Kwieton 1979)

supertribus Molurites

- 1 — Eupsophulini
- 2 — Molurini
- 3 — Lachnogyini
- 4 — Coniointini
- 5 — [Nycteliini]
- 6 — [Physogasterini]
- 7 — Praocini

supertribus Stenosites

- 8 — Stenosini
- 9 — Leptodini
- 10 — Eurychorini
- 11 — Araeoschzini
- 12 — Batuliini

supertribus Nyctoporites

- 13 — Nyctoporini
- 14 — Cryptoglossini
- 15 — Elenophorini

supertribus Asidites

- 5 — [Nycteliini]
- 16 — Akidini
- 17 — Asidini

supertribus Pimeliites

- 6 — [Physogasterini]
- 18 — Craniotini
- 19 — Cryptochilini
- 20 — Pimeliini
- 21 — Platypini
- 22 — Calognathini
- 23 — Vansoniiini

supertribus Tentyriites

- 24 — Tentyriini
- 25 — Cnemodinini
- 26 — Edrotini
- 27 — Epiphysini
- 28 — Zophosini
- 29 — Adesmiini
- 30 — Erodiini

tributes incertae sedis

- Typhlusechini
- Vacronini

## LITTÉRATURE

- ABDULLAH, M. (1971): On the primitive and derivate characters of the families of beetles. *Beitr. Ent.* 21, 503—506
- ABDULLAH, M. (1974): My concept of the beetle family Petriidae - Alleculidae - Tenebrionidae. New interpretations of the old observations on Tenebrionid beetles. *Zool. Beitr.* 20, (I), 17—45
- BLAISDELL, F. E. (1939): Studies in the relationship of the subfamilies and tribes of the Tenebrionidae based on the primary genitalic characters, also descriptions of new species. *Trans. am. ent. Soc.* 65, 43—60
- CASEY, T. L. (1907): A revision of the american components of the Tenebrionid subfamily Tentyriinae. *Proc. Wash. Acad. Sci.* 9, 275—522
- CROWSON, R. A. (1955): The natural classification of the families of Coleoptera. Nathaniel Loyd, London, 187 pp.
- DOYEN, J. T. (1972): Familial and subfamilial classification of Tenebrionidea and a revised generic classification of the Coniintini (Tentyriidae). *Quest. ent.* 8, 357—376
- DOYEN, J. T., LAWRENCE, J. F. (1979): Relationships and higher classification of some Tenebrionidae and Zopheridae (Coleoptera). *Syst. Ent.* 4, 333—337.
- GEBIEN, H. (1937—1944): Katalog der Tenebrioniden. Pars I in *Publ. Mus. ent. Pietro Rossi* 2, 307—508, pars II in *Mitt. münch. ent. Ges.* 28—34 (pagination interrompue).
- KOCH, C. (1956): Tenebrionidae 2 — Opatrinae, pars 1. Exploration du Parc national d'Upemba. *Inst. Parcs nat. Congo belge, fasc.* 40. 472 pp.
- KWIETON, E. (1979): Phylogénèse et paléogéographie de la sous-famille Pimeliinae de l'Ancien monde. *Faculté des Sciences naturelles, Université Charles, Prague*, 249 pp. (thèse du doctorat; en tchèque).
- MEDVEDEV, G. S. (1959): Tipy rotovykh apparatov černotëlok (Tenebrionidae) Turkmenii. *Zool. Žurnal* 38, (8), 1214—1225.
- OGLOBLIN, D. A., ZNOJKO, D. V. (1950): Žestokrylije, Alleculidae 2 — Ompholinae. *Fauna SSSR, t.* 18, vyp. 8. AN SSSR, Moskva. 133 pp.
- REITTER, E. (1917): Bestimmungsschlüssel für die Unterfamilien und Tribus der Tenebrionidae. *Wien. ent. Zeit.* 36, 51—66.
- SKOPIN, N. G. (1962): Ličinki podsemejstva Pimeliinae. *Trudy nauč.-issl. Inst. zaščity rast. Kazachst.* 7, 191—298
- SKOPIN, N. G. (1964): Larvae der Tenebrioniden des Tribus Pycnocerini. *Ann. Mus. R. Afr. centr., série zool.*, 127, 1—35.
- SKOPIN, N. G. (1974): Očerk sistëmi i morfologii semejstva Tenebrionidae. Excerptum de la thèse du doctorat ès Sciences biologiques, ayant le statut du manuscript. 33 pp.
- SKOPIN, N. G. (1978): Tenebrionidae in Klausnitzer B.: *Ordnung Coleoptera (Larven) — Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas* 10, Akademie Verlag, Berlin, pp. 223—248.
- SOLIER, M. (1934): Essai d'une division des Coléoptères Hétéromères et d'une monographie de la famille des Colaptérides. *Ann. Soc. ent. France* 3, 479—636.
- WATT, J. C. (1965): A review of classification of Tenebrionidae. *Ent. month. Mag.* 102, 80—86.
- WATT, J. C. (1974): A revised subfamilial classification of Tenebrionidae. *N. Zeal. J. Zool.* 1 (4), 381—452