
Dt. ent. Z, N. F. 32 (1985) 1—3, 1—17

Notes sur la phylogénie des *Phytophagoidea* (Coleoptera)

Par.

S. M. Iablokoff-Khnzorian

Avec 4 figures dans le texte

Abstract

The present study (already mentioned, although incorrectly, in the paper before last in DEZ, N. F. 30, 1983 Heft 1—3) is the last where we discuss the phylogeny of beetles; it refers to the *Phytophagoidea* sensu JEANNEL (*Chrysomeloidea* + *Rhynchophora*). Based on the morphology of their terminalia, a few primitive groups can be distinguished within the *Cerambycidae* and *Chrysomelidae*. *Bruchelidae* are considered as a subfamily of the *Anthribidae*. The classification of the *Curculionidae* is discussed more thoroughly. The *Rhynchaenini* are treated as a tribe of the *Apioninae*; a new arrangement of the *Adelognathi* is proposed in which the primitive subfamily *Ophryastinae* is linked to the *Cleoninae* and the *Hylobiinae*, while the *Leptopinae* are related to the remaining *Adelognathi*. Most of the tribes of the *Phanerognathi* are included in the *Curculioninae* subfamily.

Dans cet article on étudie la phylogénie des *Phytophagoidea* sensu JEANNEL suivant la méthode exposée dans les travaux précédents de l'auteur (1966, 1980, 1981, 1983). Cette superfamille comprend 13 familles sans sections intermédiaires. Les *Anthribidae* et *Bruchelidae* ont été réunis dans une famille unique. Une attention spéciale a été portée au classement des *Curculionidae*, dont le nombre des sous-familles a été réduit à 13, soit:

Les *Apioninae*, comprenant aussi les *Rhynchaenini*.

Les *Brachycerinae*.

Les *Ophryastinae* — *Cleoninae* — *Hylobiinae*

Les *Leptolinae* — *Eremninae* — *Tanymecinae* — *Brachyderinae* — *Otiorrhynchinae*

Les *Curculioninae* — *Rhynchophorinae* — *Cossoninae*.

Les *Phytophagoidea* représentent une division "d'une si parfaite homogénéité qu'il n'y a pas lieu d'y créer des sections" (JEANNEL, 1955) malgré la prolifération de ses espèces qui dépassent cent mille représentant plus d'un quart des espèces connues des coléoptères.

Dans cette division le tergite VIII est plus ou moins apparent (le vrai pygidium), à sternite souvent rétracté, mais pigmenté. Le segment génital, lorsqu'il existe, est en général réduit à son spiculum pleurale, avec tergite et sternite plus ou moins conservés chez quelques espèces primitives. L'édéage est toujours en cavalier, mais comporte quelques variantes intéressantes.

Cette division est parfois partagée en deux sections, *Chrysomeloidea* et *Rhynchophora*, dont nous ne tenons pas compte vu la présence de formes transitoires, mais nous en usons pour la commodité de l'exposé.

On range généralement dans les Chrysomeloidea les familles des Cerambycidae, Chrysomelidae et Bruchidae, en reléguant le reste parmi les Rhynchophores.

Pendant longtemps on a considéré les *Parandra* comme les Cerambycidae actuels les plus primitifs, mais CROWSON (1955) préfère réserver cette place aux Philinae que nous n'avons pas étudié. Les *Parandra* représentent néanmoins un genre très primitif. Leut tube édéagien porte deux longs appendices et se termine par un tronçon chitinisé aplati renfermant la partie distale du sac interne, long et tubulaire (fig. 1,1). Les paramères à lames distales soudées à la base et lames basales se rejoignant en formant un hypomère court. Le segment génital d'un type primitif à tergite et sternite distincts et pleurites prolongés par deux apophyses longues et jointives. Sternite VIII pigmenté à pubescence remarquablement longue et fournie.

Nous avons déjà indiqué (1977) que la prolifération des plantes à fleurs à partir du milieu du crétacé a dû entraîner l'apparition d'insectes floricoles divers qui ont à la longue saturé cette niche écologique, si bien que les formes plus récentes en ont recherché d'autres. Chez les longicornes les groupes les plus primitifs (*Parandrinae*, *Prioninae*, *Spondylinae*, *Aseminae* etc.) ne hantent jamais les fleurs et ont donc dû se former avant le milieu du crétacé. Les floricoles les plus typiques avec pièces buccales spécialisées dominent parmi les *Lepturinae* et sont encore nombreux parmi les *Cerambycinae*, mais disparaissent dans les groupes plus jeunes et fort riches des *Lamiinae*.

L'édéage des *Spondylis* est du même type que chez les *Parandra*, mais les pleurites forment un spiculum court. Le sternite VIII est grand avec spiculum ventrale (fig. 1,6). Chez les *Leptura*, ainsi que chez la plupart des autres longicornes les paramères sont bien plus mobiles par rapport au tube édéagien, leurs lames distales sont plus ou moins soudées à la base, mais parfois séparées (*Dorcadion* etc). Chez les *Leptura* le sternite VIII est réduit, mais son spiculum reste grand, le spiculum pleurale très long (fig. 1,2), les paramères forment un grand anneau complet, mais sans hypomère. Le tube édéagien est fortement arqué, a appendices très longs, larges et parallèles.

Quoiqu'en pratique on n'ait jamais rencontré de difficultés pour distinguer les longicornes des Chrysomelidae aucun caractère sûr ne permet jusqu' à maintenant de séparer ces deux familles. La structure antennaire souvent invoquée à ce titre ne convient pas pour distinguer les formes primitives — *Parandra*, *Spondylis* etc. Chez les larves des Cerambycidae et Anthribidae le segment gulaire est sensé être toujours présent, à moins que les mandibules ne soient privées de pseudomola, toujours présente chez les autres Phytophagoidea, qui eux ne possèdent jamais de segment gulaire. Mais ce critère, déjà suspect, comme tous ceux

Fig. 1

1. *Parandra caspia* MÉN., Lenkoran — segment génital et urite VIII (les deux en vue sternale), édéage, faces ventrale et dorsale (en biais), gr. 3.

2. *Leptura cordigera* FUESSLY, de Naples — paramères, vue tergale, tube édéagien, faces tergale et latérale, tergite VIII, face tergale (à droite), son sternite, face tergale (à gauche), urite IX, face tergale, gr. 1.

3. *Cryptocephalus tarsalis* WSE., de Takob (Tadjikistan) — sternite VIII, face tergale, segment génital, édéage, face latérale, gr. 1.

4. *Donacia braccata* SCOP., de Parzlits (Arménie) — urites VIII et IX, face sternale (l'édéage se couche à droite), gr. 1.

5. *Anthribus albinus* L., de Fontainebleau — urite, VIII, face sternale, édéage, faces dorsale et latérale, gr. 1.

6. *Spondylis buprestoides* L., de Fontainebleau — urite VIII, face sternale, gr. 3.

7. *Orsodacne cerasi* L., de Kirovabad (Azerbaïdjan) — urites VIII et IX, face sternale, gr. 1.

8. *Chrysomela herbacea* DUFT., de Goris (Arménie) — segment génital, gr. 1.

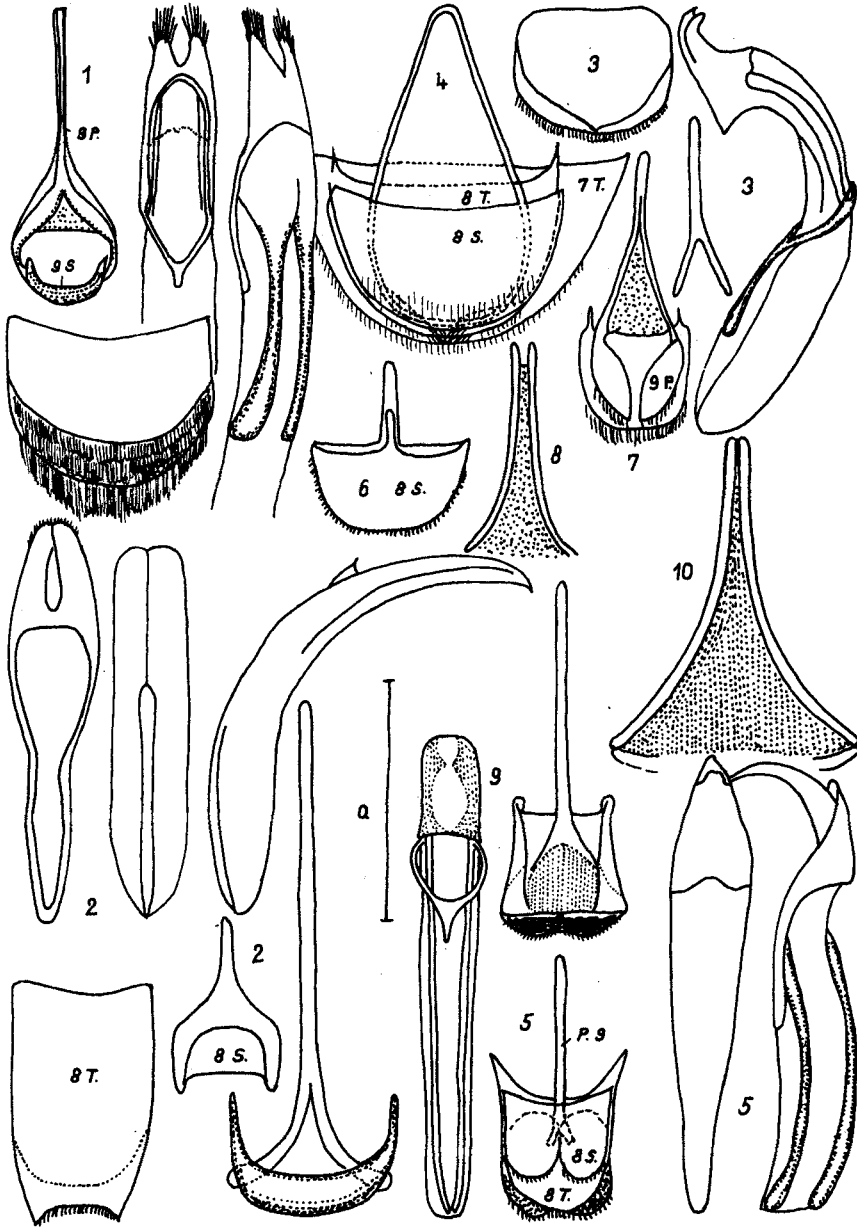
9. *Bruchela suturalis* F., de Kirovabad (Azerb.) — édéage, face ventrale, urite IX, face ventrale, gr. 2.

10. *Timarcha hummeli* FALD., de Tsakhkadzor (Arménie) — urite IX, face ventrale, gr. 1.

Echelle (la même pour toutes les figures), gr. 1: a = 0,6 mm; gr. 2: a = 1 mm; gr. 3: a = 2 mm.

fondés sur une combinaison de caractères, est loin d'être vérifié pour tous les groupes en question. Par contre la structure édégienne semble pouvoir fournir la distinction nécessaire.

Chez les longicornes le tronçon distal du tube édégien porte deux appendices, qui n'existent jamais chez les Chrysomelidae, ainsi que nous l'avons déjà exposé (1966). Dans cette famille SHARP et MUIR (1912) ont très judicieusement désigné les *Orsodacne* comme le genre actuel le plus primitif. Leur édéage comprend un tube simple, fendu aux



deux bouts, des paramères formant un anneau sans hypomère avec deux lames distales pubescentes à l'apex et fusionnés à la base, ainsi que nous l'avons figuré (1966). Le segment génital (fig. 1,7) est réduit à deux pleurites pubescents à l'apex avec un spiculum en V. Les adultes sont floricoles avec pièces buccales spécialisées, un peu comme chez les *Leptura*, mais très différentes de celles des autres Chrysomelidae. Ce genre est donc plus jeune que les genres primitifs des longicornes, mais son édéage est d'un type plus primitif, à tube chitinisé d'une seule pièce renfermant complètement le sac interne. Chez les *Donacia* (fig. 1,4) le segment génital est réduit à un grand arceau pyriforme, renfermant l'édéage couché à droite (par rapport à notre figure). Sternite et tergite VIII semblables. Chez les Clythrinae le tergite VIII forme un pygidium apparent et vertical, son sternite est rétracté à bord apical seul pigmenté, le segment génital est réduit à un spiculum bifurqué (fig. 1,3). Chez les Eumolpinae le tergite VIII forme un pygidium incliné, souvent avec une rainure longitudinale (servant à loger le rebord élytral), son sternite petit, membraneux et involué, le segment génital peut être absent (*Chrysochus*) L'édéage, parfois barré, au repos couché sur son flanc. Le segment génital disparaît également chez beaucoup d'autres Chrysomelidae, surtout lorsque l'édéage est grand et redressé. Il manque chez les *Cassida* (dont l'abdomen comprend 8 tergites chitinisés et un sternite VIII membraneux), les *Crioceris*, *Galeruca* etc. Chez les *Timarcha*, *Chrysomela* (fig. 1,8 et 10) il est réduit à deux baguettes en V non coalescentes. Souvent il a la même forme que chez les *Cryptocephalus*. Chez les altises il forme une fourche semblable à celle de leurs paramères. Ainsi que déjà indiqué l'édéage est de deux types différents.

Chez nos Hispidomorphi le tube édégien est formé par une pièce unique renfermant tout le sac interne, à appendices petits, parfois absents ou formant un anneau (chez certains Galerucinae). Chez nos Eumolpomorphi ce tube coiffe la partie apicale du sac interne, comme chez les longicornes, mais porte une grande plaque dorsale, homologue des appendices absents, recouvrant la partie basale du sac interne.

L'existence chez les Chrysomelidae de deux types d'édéage bien tranchés pourrait justifier leur partage en deux familles: les Chrysomelidae et les Eumolpidae. La séparation des Chrysomelidae des Bruchidae est plus difficile. Sur ces derniers nous possédons des travaux récents (HOFFMANN, 1945, KINGSOLVER, 1970, KARAPETIAN, 1973, 1976 et inédits, IABLOKOFF-KHNZORIAN et KARAPETIAN, 1973 etc).

Depuis longtemps CROWSON a insisté sur les liens de parenté entre les Bruchidae et les Sagrinae, que l'on a parfois réuni depuis en une famille unique. Cependant leur édéage est très différent. Chez la plupart des Bruchidae le tube édégien comprend un tronçon apical chitinisé en tube presque rectiligne, souvent avec courts appendices basaux et un tronçon basal membraneux renfermant la part restante du sac interne. Les paramères à lames distales isolées ou soudées, complètement ou en partie, à lames basales indépendantes ou réunies, parfois avec hypomère. Segment basal réduit à son spiculum de forme variable, parfois caractéristique. Chez les genres primitifs le tube édégien porte souvent une grande lame basale recouvrant le sac interne, comme chez les Eumolpinae. Dans tous les cas l'édéage est bien différent de celui des Sagrinae.

Chez les Bruchidae KINGSOLVER (1970) a décrit deux sclérites qu'il appelle valves dorsale et ventrale, articulées toutes les deux sur le tube édégien. La valve ventrale, toujours présente, n'existerait pas chez les autres Chrysomeloidea. En fait, ce sclérite fait partie du tube édégien qui chez tous les coléoptères est constitué par quatre éléments théoriquement équivalents et formant quatre lames parallèles soudées en gaine sur toute leur étendue ou presque, mais leur longueur réciproque peut être différente, ce qui entraîne la formation de dents ou excroissances diverses au sommet et(ou) à la base du tube, y compris les valves des Bruchidae. La valve ventrale est notamment fréquente chez les Chrysomelidae, mais ne serait articulée que chez les Bruchidae. Par ailleurs, la présence d'un vrai spermatophore a été établie au moins chez les *Acanthoscelides* (HUIGNIARD, 1968).

En résumé le gros des Bruchidae se laisse facilement isoler des Chrysomelidae déjà par

sa structure édéagienne, mais la séparation de certains genres primitifs exige des recherches supplémentaires.

Nous avons déjà indiqué (1967) que les *Rhaebus* doivent être rangés parmi les Chrysolmelidae près des Sagrinae. Recemment KINGSOLVER (1980) a plaidé en faveur de leur maintien parmi les Bruchidae, mais, comme nous mêmes, il n'a pas étudié les *Carpophagus*, qui semblent représenter le genre le plus proche des *Rhaebus* et qui est un Sagrinae typique. Il n'a pas suffisamment analysé les différences importantes entre l'édéage des *Rhaebus* et des Bruchidae signalées par nous et insisté sur certains caractères communs d'un type adaptatif d'une valeur phylogénétique médiocre.

Les Bruchelidae (ou Urodonidae) ont été jadis rangés parmi les Bruchidae, plus tard on les a de nouveau réunis aux Anthribidae, comme l'avait déjà fait LATREILLE point de vue que nous partageons, ou isolés dans une famille spéciale. Leur tube édéagien, à tronçon apical court et chitinisé, coiffant le sac interne très long, avec deux appendices plaqués le long de ce sac (fig. 1,9). Ces appendices, très longs sur notre figure, sont parfois courts chez d'autres espèces de *Bruchela* (HOFFMANN, 1945). Les paramères à lames distales soudées ou sans elles, à lames basales séparées ou jointives, parfois terminées en hypomère. Le segment génital réduit à son spiculum en bâtonnet bifurqué à la base. Le sternite VIII pigmenté et très court.

Chez les Antribinae la structure abdominale est du même type. Chez les *Anthribus* l'édéage comprend un tube à sommet chitinisé et arqué avec deux longs appendices latéraux, les lames distales des paramères ont fusionné en grande plaque glabre et triangulaire avec un long hypomère (fig. 1,5). Le sternite VIII est involué, grand, bilobé, à bord apical pigmenté et pubescent, le segment génital du type précédent.

CROWSON range parmi les Rhynchophores les Protherinidae (ou Aglycideridae) et les Oxyconynidae que nous n'avons pas étudié, mais dont l'édéage, à en juger par les figures de SHARP et MUIR (1912), sont bien en cavalier. Les autres Rhynchophores sont surtout caractérisés par la structure de leur proventricule et l'abondance des symbiontes, mais ces caractères ne sont propres qu'à une partie de leurs taxa.

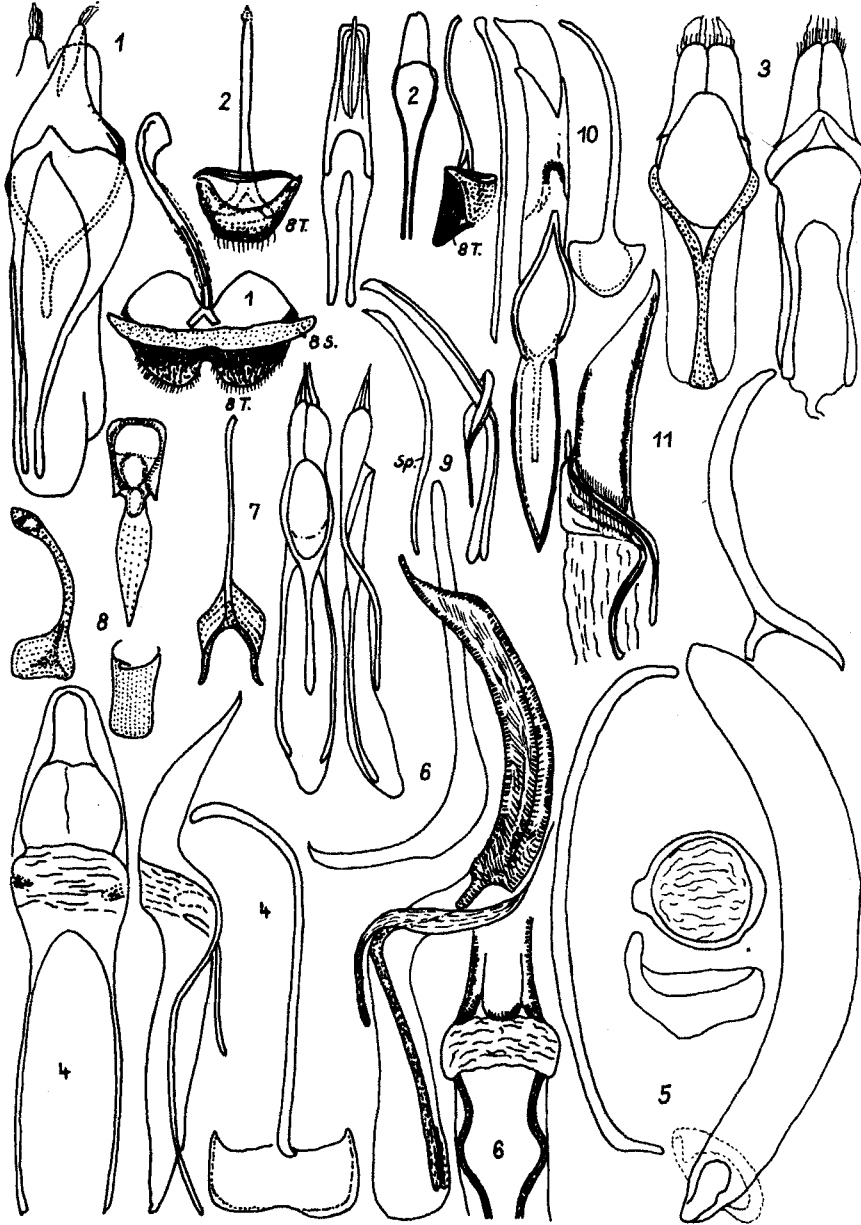
Les Rhinomaceridae (Nemonychidae) ont été isolés depuis longtemps en une famille, mais réincorporés ensuite dans différentes familles sans raisons suffisantes. Leur proventricule est d'une structure simple, leurs palpes sont flexibles, comme chez toutes les familles précédentes et contrairement aux suivantes. L'édéage est un peu spécialisé. Chez les *Nemonyx* (fig. 2,6) le tronçon apical du tube est plat, à appendices parallèles et assez courts. Les paramères à lames distales glabres et fusionnées, leurs lames basales allongées et coalescentes au sommet, mais non fusionnées. Le spiculum incurvé dans le plan sagittal. L'oviscapte remarquablement spécialisé.

Les Attelabidae ont un proventricule non armé et un édéage analogue au précédent. Chez les *Rhynchites* (fig. 2,1) le tronçon apical du tube édéagien est en lame presque plane, avec deux longs appendices dorsaux. Les paramères à lames distales fusionnées en plaque triangulaire pubescente apicalement, à hypomère court. Le spiculum recourbé en S. HAMILTON (1979) a décrit à la base du long sac interne des sclérites spéciaux, complètement exsertis pendant la copulation et venant se fixer alors contre la base du ductus de la spermathèque de façon à injecter les spermies directement dans ce ductus, il ne se forme donc pas de spermatophore. Un dispositif analogue est connu chez certains Chrysolmelidae et d'autres familles (pour la bibliographie voir HAMILTON). Ces sclérites, qui peuvent être armés de dents, saillies et (ou) flagellum, fournissent d'excellents caractères spécifiques, mais ne semblent pas être utilisables pour les taxa au-dessus du genre.

Le même type d'édéage se retrouve chez les Brenthididae. Chez les *Amorphocephala* DAMOISEAU, 1966 = *Amorphocephalus* SCHÖNH., 1840, non BOWDICH, 1825, pisces (fig. 3,9) le tronçon apical du tube est presque plan, avec deux longs appendices dorsaux se rejoignant à leur sommet. Les lames distales des paramères fusionnées à la base et séparées distalement, à sommet pubescent, les lames basales longues et séparées. Le sternite

VIII pigmenté et très large, le pygidium très grand, le spiculum grand, rectiligne et bifurqué à la base.

Chez les Curculionidae le spiculum est souvent recourbé, parfois en hameçon (fig. 3,5), ou avec excroissances diverses à la base ou au sommet, plus rarement semblable à celui des familles précédentes. Le tergite VIII forme le pygidium, rarement absent, son sternite de forme variable, souvent involué, parfois à apophyses basales. L'édéage est d'un type homogène, mais offre quelques variantes intéressantes.



Chez les Ipidae nous retrouvons l'édéage typique des Curculionidae. Chez les *Scolytus* (fig. 3,10) le tronçon apical du tube est plan et allongé, à appendices bien plus longs que lui et se croisant au sommet. Paramères à pointes fusionnées en moignon membraneux, leur anneau étiré et muni d'un long hypomère. Chez les *Ips* (fig. 3,11) le tube est bien plus large, tronqué au sommet, ses appendices longs, mais bien plus courts que chez le précédent, les paramères semblables, le spiculum mince et arqué.

L'édéage de ces deux genres, et de bien d'autres, a déjà été figuré, mais après leur macération, aussi ces dessins ne ressemblent guère aux nôtres, mais représentent en outre l'armature compliquée du sac interne non indiquée par nous, mais non les membranes connectives (NUSSLIN, 1911—1912, WOOD, 1937 a, PFEFFER, 1976 etc).

Chez certains Ipidae l'édéage acquiert la forme d'une lentille, par exemple chez les *Ernopus*, *Ernopicus* (BERGER, 1916). Chez les *Scolytoplatypus* (fig. 4,6) la partie distale du tube forme une plaque allongée. Chez les *Platypus* (fig. 4,5) cette plaque s'allonge encore, renfermant tout le tube édéagien, les paramères formant un anneau terminé par un hypomère. Chez les *Crossotarsus* d'après SHARP et MUIR (1912) l'édéage a une structure analogus, mais les paramères sont en Y, comme chez les Chrysomelinae, le spiculum pleurale n'existe pas (CLARK, 1977). Peut-être, faut-il voir dans l'édéage des *Platypus* un type primitif, d'où dériveraient ceux des Ipidae.

Parmi la classification des Rhynchophores la première présentant un certain intérêt semble être celle de THOMSON (1868), qui isola notamment les familles des Anthribidae, Rhinomaceridae, Attelabidae, Apionidae, Curculionidae, Cossonidae et Tomicidae (= Ipidae). LINDEMANN (1876 etc) dans des travaux trop oubliés eut le mérite d'étudier le premier l'anatomie de ces familles en décrivant des caractères importants dans leur tract intestinal et les génitalia des deux sexes. En plus des familles admises par THOMSON il isola celles des Rhynchaenidae, Scolytidae, Hylesinidae et Platypodidae en nommant Rhyncolidae les Cossonidae de THOMSON. Plus tard (1911—1912) NUSSLIN publia ses recherches sur la phylogénie des Ipidae qui constituent le meilleur travail paru à ce jour sur la phylogénie de n'importe quelle famille des coléoptères, avec la description de tous les caractères externes et internes pouvant présenter une valeur phylogénétique. Malheureusement, il



Fig. 2

1. *Rhynchites auratus* SCOP., de Gégart (Arménie) — édéage, face dorsale, et le sommet des paramères (à sa gauche), urites VIII et IX, face sternale, gr. 1.
2. *Nemonyx pubescens* RTT., de Djrvej (Arménie) — urites VIII et IX, face sternale (à gauche) et laterale (à droite), tube édéagien et paramères, face dorsale (au centre), gr. 1.
3. *Brachycerus sinuatus* OL., de Djrvej (Arménie) — édéage, face ventrale (à gauche) et dorsale (à droite), et son spiculum (tout à gauche), gr. 3.
4. *Hypera valida* PETRI, d'Erévan — édéage, face dorsale, latérale et spicule (à droite), gr. 1.
5. *Lixus furcatus* OL., de Gégart (Arménie) — édéage, en biais (à droite), ses paramères, faces frontale et latérale, et spiculum (à gauche), gr. 1.
6. *Tanymecus (Megamecus) variegatus* GEBL., de Kisliar (Ciscaucasie) — édéage, face latérale, sa partie centrale, face dorsale (en bas) et spiculum (à gauche), gr. 1.
7. *Arthrostemus irroratus* FST., de Meghri (Arménie) — édéage, faces dorsale et latérale, et spiculum (à gauche), gr. 1.
8. *Cossonus linearis* F., de Varsovie — édéage, face ventrale, paramères, face dorsale (en bas) et spiculum (à gauche), gr. 1.
9. *Anthonomus pomorum* L., de Jitomir (Ukraine) — édéage, face latérale, et spiculum (à gauche), gr. 1.
10. *Curculio glandium* MARSH., de Borjomi (Géorgie) — édéage, face dorso-laterale, et spiculum (à gauche), gr. 1.
11. *Lepyrus palustris* SCOP., de Kirovabad (Azerbaïdjan) — édéage, face latérale (sac interne incomplet) et son spiculum (à droite), gr. 1.

n'a guère étudié que les espèces d'Europe Centrale. Depuis ses données ont été complétées par plusieurs auteurs, mais d'une façon disparate. Récemment ASLAM (1961) a examiné le tract intestinal et les organes génitaux des deux sexes chez 60 espèces de Curculionidae et Ipidae et le système nerveux de 14 d'entre elles, en révisant aussi les données des auteurs précédents à ce sujet, mais sans s'occuper ni de l'édeage, ni de l'oviscapte. Il présente aussi une analyse intéressante de l'importance taxonomique des caractères étudiés. Elle s'avère très variable, le même caractère pouvant être tantôt spécifique et tantôt propre à une sous-famille entière. C'est ainsi que chez deux genres voisins même le nombre des tubes de MALPIGHI peut être différent, par exemple, il y en a quatre chez les *Rhamphus* et six chez les *Rhynchaenus*.

La séparation des Ipidae des Curculionidae s'avère particulièrement difficile, ainsi qu'indiqué par CROWSON (1955) et bien avant lui par LACORDAIRE (1863). Par contre, les Attelabidae sont bien caractérisés tant par leurs caractères externes qu'internes.

Plus récemment WOOD (1973a) a signalé de nouveaux caractères distinctifs pour la séparation des familles des Rhynchophores, basés sur la structure gulaire, qui peut être de trois types.

Type 1: deux sutures gulaire entières ou raccourcies-Belidae, Bruchelidae, Nemonychidae, Oxycorynidae, Protherinidae.

Type 2: une seule suture gulaire sans sutures pré-gulaires-Brenthidae, Attelabidae, Apionidae, Curculionidae.

Type 3: une seule suture gulaire avec sutures pré-gulaires: Scolytidae (= Ipidae), Platypodidae.

En résumé, on peut admettre pour les Phytophagoidea PEYERIMHOFF (1933), qu'il semble préférable d'appeler Chrysomeloidae LATR., 1804, le classement suivant (entre parenthèses les familles non étudiées):

1. Famille des Chrysomelidae LATR., 1802.
2. Famille des Bruchidae LATR., 1802.
3. Famille des Cerambycidae LATR., 1802.
4. Famille des Bruchelidae LATR., 1802 (3 sous-familles)
5. Famille des Rhinomaceridae SCHOENHERR, 1833 (4 genres)
6. (Famille des Oxycorynidae LAC., 1863).
7. (Famille des Aglycyderidae WOLL., 1864).
8. (Famille des Belidae LAC., 1863).
9. Famille des Brenthidae WESTWOOD, 1839 (15 tribus)
10. Famille des Attelabidae SCHOENHERR, 1833 (2 sous-familles)
11. Famille des Curculionidae LATR., 1802.
12. Famille des Ipidae LATR., 1802.
13. Famille des Platypodidae SHUCK., 1840.

Ce classement ne diffère de celui de CROWSON que par quelques détails. Il ne tient pas compte de la division en deux de la super-famille et place en tête de liste les Chrysomelidae parceque leur édeage dérive d'un type plus primitif que celui des longicornes, dont les Bruchelidae semblent assez proches.

Quant au classement dans le sein de chaque famille il semble en général assez clair sauf pour les Curculionidae, que nous voulons examiner ici dans ses grandes lignes du moins pour la fauna paléarctique. De cette famille on a isolé récemment plusieurs autres, étudiées insuffisamment et dont nous ne tenons pas compte. La classification des Chrysomelidae a été déjà étudiée par nous (1966).

La classification de l'énorme famille des Curculionidae paraît particulièrement difficile et n'a guère progressé depuis LACORDAIRE (1863). Ce dernier a partagé la famille en deux légions: les Adelognathi et les Phanerognathi suivant leur structure mandibulaire. ASLAM y a ajouté des caractères tirés du système nerveux et du vagin. Mais le premier de ces caractères n'indique que le degré d'évolution du groupe en question et le second est d'une

application délicate, puisque les Curculionini et certains Ceuthorrhynchini possèdent la même structure vaginale que les adelognathes. Par ailleurs, d'après leur structure mandibulaire les Sitonini appartiennent aux phanérogathes et par leurs autres caractères, aux adelognathes.

Les appendices mandibulaires des adelognathes semblent être d'origine monophylétique et présenter un caractère ancestral propre aux Courculionidae et Attelabidae puisqu'il existe aussi chez ces derniers. Mais ces appendices ont dû pouvoir disparaître indépendamment chez des groupes divers. Par ailleurs, chez les adelognathes le submentum est généralement petit et les mandibules plus ou moins masqués par les bords de la fosse mentonnière, alors que chez les phanérogathes le submentum est long et pédonculé et la face inférieure des mandibules est entièrement découverte. Mais il existe de nombreux cas intermédiaires. Ces structures permettent néanmoins de suivre l'évolution de certaines lignées.

Jusqu'à maintenant l'édéage n'a guère été utilisé dans la classification générale des Curculionidae. Il fournit, cependant, quelques renseignements utiles.

Il semble que chez les formes ancestrales le tube édéagien devait être grand et d'une seule pièce, comme chez les *Orsodacne*, et porter une paire d'appendices courts. Ce type édéagien se retrouve sensiblement chez plusieurs groupes de charançons appartenant à des lignées différentes mais évoluant toutes dans le même sens, avec allongement, parfois très important, du sac interne suivi par celui des appendices du tube édéagien. Par ailleurs, les lames distales des paramères tendent à se transformer en pointes glabres pouvant fusionner ou disparaître. Comme cette évolution s'observe parallèlement dans des lignées différentes, elle ne désigne que le degré d'évolution de l'édéage dans chaque lignée et non des rapports de parenté. Comme les pointes des paramères sont souvent à peine sclérotisées et sont plaquées sur le tube édéagien sous la membrane connective, elles peuvent être difficiles à décèler et disparaître à la suite de la macération de l'édéage.

Chez les Apionini on rencontre une structure édéagienne primitive abondamment illustrée par HOFFMANN (1958). Le tube édéagien (fig. 4,3) est constitué par un tronçon unique long et lancéolé, renfermant presque entièrement le sac interne, avec deux appendices latéraux courts. Les paramères à lames distales variables, souvent longues et pubescentes au sommet, forment une tige chitinisée mince, parfois avec une large expansion latérale hyaline ou formant une fourche, leur hypomère long, parfois renflé au sommet. Spiculum pleurale rectiligne et très court.

Chez les *Nanophyes* (fig. 4,2) l'édéage est du même type. Chez le *N. (Corimalia) tamarisci* GYLL. le tube porte une entaille asymétrique, qui semble manquer chez les *Nanophyes* s. str. d'Europe Centrale étudiés par DIECKMANN (1963). Les paramères forment une fourche à lames distales reliées par une membrane ciliée au sommet. Hypomère court et terminé par un bouton, le tout rappelant l'édéage des *Apion*, mais le spicule bien plus long, presque rectiligne, à branche basale biaise, du même type que chez beaucoup d'autres Curculionidae.

La même structure édéagienne se retrouve chez les *Rhynchaenus*. Chez *Rh. quercus* L. (fig. 4,1) l'hypomère est long, le spiculum grand, rectiligne, avec saillie apicale, les lames distales des paramères pubescentes au sommet, repliées comme des pinces.

CROWSON a rétabli la famille des Apionidae THOMSON, mais ses caractères distinctifs sont modestes, ce qui a incité ASLAM à la ramener au rang de sous-famille, point de vue que partageons, en la classant, comme CROWSON, en tête de la famille avec trois tribus:

- 1) Les Apionini, bien définis par les caractères indiqués par CROWSON et ASLAM, l'édéage à paramères glabres ou pubescents.
- 2) Les Nanophyini, à paramères spécialisés, mais du même type.
- 3) Les Rhynchaenini, à édéage du même type et pattes postérieures saltatoires.

CROWSON incorpore encore deux groupes (désignés comme sous-familles) que nous n'avons pas étudié, mais relègue les Rhynchaeninae dans une division spéciale des Curculionidae non dénommée, avec différents autres groupes, dont les Mecinini, ce qui n'est

guère heureux. Dans cette sous-famille des phanérognathes les palpes labiaux sont biarticulés, le système nerveux, la nervation alaire et la structure larvaire du même type. Proventricule absent sauf chez certains Rhynchaenini.

Après la Apioninae nous plaçons les Brachycerinae, groupe primitif et bien isolé, quoique guère voisin du précédent et appartenant aux adélognathes. Chez les *Brachycerus* (fig. 2,3) le tronçon chitinisé du tube édéagien est deux fois plus court que le sac interne, à longs appendices dorsaux. Lames distales des paramères larges, sclérotisées, pubescentes à l'apex, coalescentes, hypomère long. Le spiculum grand et à large base chitinisée. Chez certains genres exotiques l'édéage est spécialisé et très particulier.

Parmi les autres groupes examinés par nous l'édéage le plus primitif semble être celui des *Deracanthus* (Ophryastinae). Le tube édéagien est très grand (fig. 4,8), cylindrique, lancéolé, à appendices courts et fusionnés, paramères à lames distales en pointe. Hypomère long. Le genre appartient à la tribu des Ophryastini de la sous-famille des Leptopinae faisant partie des adélognathes, mais on le range au voisinage des Cleoninae vu l'abondance des caractères communs, quoique ce dernier appartient aux phanérognathes. Cependant, les différences dans la structure des pièces buccales est minime et l'édéage des Cleoninae est manifestement dérivé de celui des *Deracanthus*. Quant aux Leptopini, leur édéage est déjà plus évolué. Chez les *Tropiphorus* il est plus court, avec deux appendices de même longueur que lui, les lames distales des paramères courtes et soudées en un triangle unique. Nous voyons donc dans les Ophryastini une sous-famille d'où dérivent les Cleoninae, tandis que les Leptopinae (Leptopini auct.) donnèrent naissance à une autre lignée, celle des Brachyderinae — Otiorrhynchinae.

L'édéage des Cleoninae, de forme remarquablement constante chez tous ses genres, possède un tube grand et aplati (fig. 2,5), à appendices très courts, fusionnés en anneau (comme chez les altises). Paramères réduits à une bague placée à la base du tube et munie d'un moignon, reste de l'hypomère. Le spiculum est mince et arqué, un peu plus court que l'édéage et coudé à sa base. Sternite VIII rétracté, de largeur variable, parfois petit et membraneux.

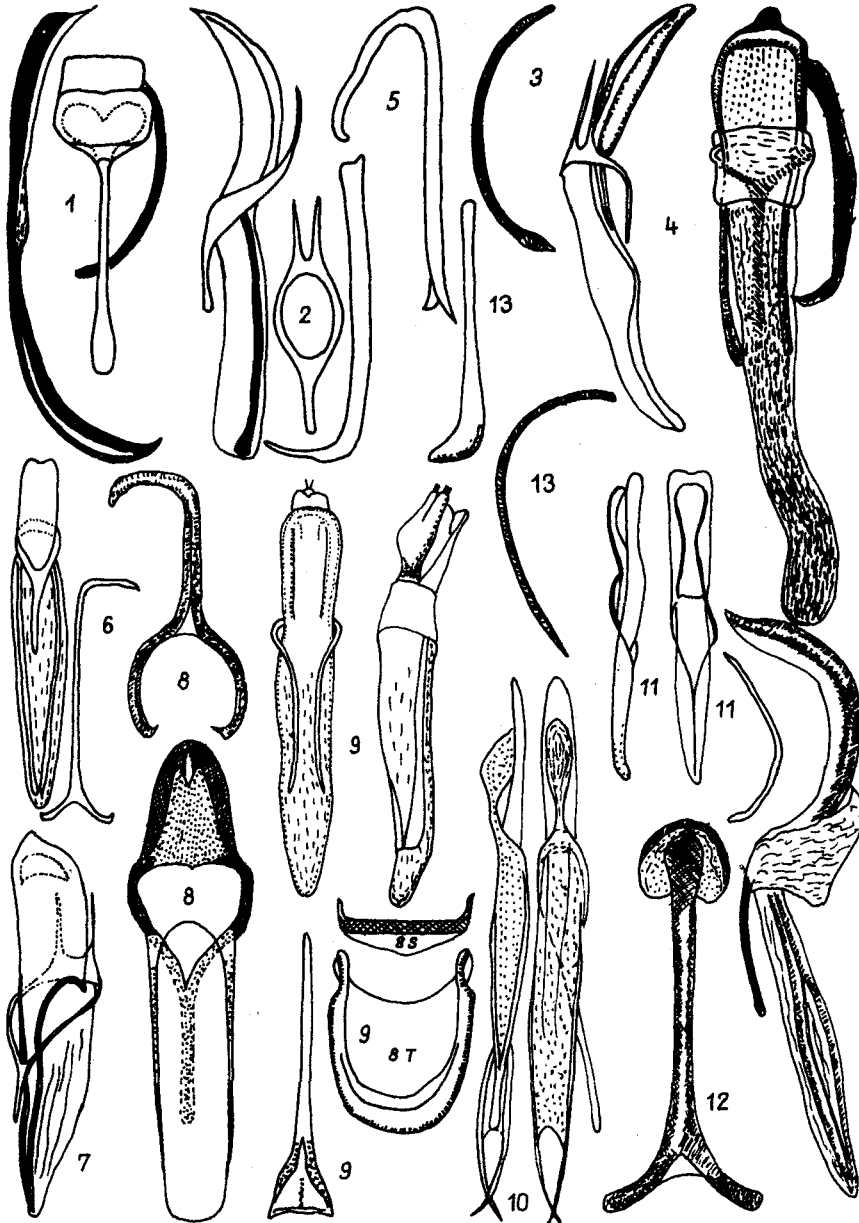
Les Cleoninae semblent proches des Hylobiinae, dont la tribu exotique des Paepalosomini constituerait le groupe de liaison (TER-MINASSIAN, 1967). Chez les Hylobiini le tube édéagien est court, gros et massif, à appendices très courts, les pointes des paramères membraneuses, notamment chez les *Hylobius* (WOOD, 1957), *Liparus* (HIEKE, 1966), *Lepyrus* (fig. 2, II),

Fig. 3

1. *Sphenophorus piceus* PALL., d'Oktemberian (Arménie) — édéage, face latérale (à gauche), paramères, face dorsale, et spiculum, gr. 3.
2. *Baris timida* ROSSI, d'Erévan — édéage, face latérale, paramères et spiculum (à droite), gr. 1.
3. *Magdalis memnonia* GYLL., de Brout-Vernet — édéage, en biais, et spiculum (à gauche), gr. 2.
4. *Ceuthorrhynchus fatidicus* FALD. — d'Adjikent (Azerbaïdjan), édéage, face dorsale, et spiculum, gr. 1.
5. *Alophus triguttatus* F., de Cracovie — spiculum, gr. 1.
6. *Ptochus porcellus* BOH., d'Erévan — édéage, face ventrale, et spiculum (à droite), gr. 1.
7. *Pissodes pini*, L., de l'Altaï — édéage, face ventrale, gr. 1.
8. *Notaris bimaculatus* F., de Kiev — édéage, face dorsale, et spiculum (en haut), gr. 1.
9. *Amorphocephalus coronatus* GERM., de la Méditerranée — édéage, face ventrale et dorsale (en biais), spiculum, sternite et tergite VIII (en bas), gr. 1.
10. *Scolytus scolytus* GEOFFR., du Bourget — édéage, faces latérale et ventrale, et spiculum (en haut), gr. 2.
11. *Ips sexdentatus* L., de Lublin (Pologne) — édéage, faces latérale et ventrale, spiculum (à droite), gr. 1.
12. *Cryptorrhynchus lapathi* L., de Kirovabad (Azerbaïdjan) — édéage, face latérale, et spiculum (à gauche), gr. 1.
13. *Cionus thapsi* F., de St Aygulph, segment génital, gr. 1.

Alophus à spiculum en hameçon (fig. 3,5), alors qu'en général il est arqué et bifurqué à sa base (fig. 2,5).

Chez les Liosomini l'édéage des *Echinomorphus* a conservé les pointes des paramères, qui ont disparu chez les *Microcopes*, *Caulomorphus* (OSELLA, 1977a), les genres africains des *Pentarthrophasis*, *Caenopentarthrum*, *Uluguriella*, *Trichopentarthrum* (OSELLA, 1976a). Chez ces deux derniers genres le tube édéagien possède un long flagellum, chez le dernier le spiculum pleurale est à peine arqué et fortement élargi à sa base.



Chez les Hyperini les appendices se rallongent et peuvent dépasser la longueur du tube (fig. 2,4, voir aussi les dessins d'HOFFMANN, 1954, fig. 292, 293, de ZASLAVSKI, 1958, 1961, ROUDIER, 1957, SMRECZYNSKI, 1970, fig. 18, 19). Les pointes des paramères sont souvent atrophiées, ainsi que chez les Rhytirrhini, à édéage semblable (HOFFMANN, 1954, fig. 279, OSELLA, 1973, 1977b).

On peut ainsi isoler la lignée des Ophryastinae-Cleoninae — Hylobiinae avec les Rhytirrhini, caractérisée par l'évolution de son édéage. Mais, à partir des Leptopinae, il se forme une autre lignée comprenant le reste des adélognathes avec les Leptopinae, Eremninae, Tanymecinae, Brachyderinae et Otiorrhynchinae, le tout sensiblement suivant l'arrangement de LACORDAIRE. Dans toute cette lignée l'édéage est remarquablement uniforme, sa variabilité se réduisant essentiellement à la forme de son tube, l'armature du sac interne et le degré de réduction des pointes paramérales. Le spiculum est généralement coudé (fig. 2,6; 3,6).

L'édéage des *Tanymecus* (fig. 2,6) possède un tube long et lancéolé, des pointes paramérales très fines, ce même type se retrouvant chez les *Polydrosus* (ROUDIER, 1963), les *Laparocerus* (ROUDIER, 1958), les *Dinas* (ROUDIER, 1957), *Dactylotus* (ROUDIER, 1963), sauf qu'ici les paramères ont perdu leurs pointes, les *Cneorhinus* (ROUDIER, 1961), les *Phyllobius* (JEANNEL, 1955, fig. 35), les *Trogloorhynchus*, à pointes longues et spiculum arqué (OSELLA, 1976b), alors que chez les *Dysommatus* et *Anillobius* (Otiorrhynchinae des montagnes de l'Afrique tropicale) les paramères ont perdu leurs pointes (OSELLA, 1976, 1976a). Chez les *Ptochus* (fig. 3,6) le tronçon apical du tube édéagien est court, large et plat, à sommet échancré en arc, les appendices très longs, les paramères annulaires avec un long hypomère.

Parmi les phanérogathes nous distinguons les sous-familles des Curculioninae, Rhynchophorinae et Cossoninae, sous réserve des groupes non étudiés par nous.

Chez les Curculioninae l'édéage est d'un type uniforme à sac interne et appendices généralement très longs. On peut ranger dans les genres primitifs les *Arthrostenus* à lames distales des paramères larges et sétifères, coalescentes (fig. 2,7). Chez les Raymondionymini, dont une révision excellente vient de paraître (OSELLA, 1977), les *Raymondillus* représentent les formes les plus primitives, avec lames distales des paramères très longues, arquées et densément sétifères, fixées par des membranes en forme d'étuis sur une fourche formée par les paramères (fig. 4,9). Le tube édéagien grand, à sommet longuement et densément sétifère, à appendices assez courts. Chez les genres voisins les lames distales se réduisent de plus en plus. Chez les *Raymondionymus* elles sont très courtement pubescentes, elles sont glabres et fusionnées chez les *Derozazius*. Le plus souvent il ne reste des paramères qu'une fourche glabre, dont les branches amorcent un anneau chez les *Schizomicrus* de Californie. On peut rapprocher de ce groupe les *Ruffodytes* (Erirrhini) étudiés par OSELLA (1973a), les Onycholipini et les Emphyastini récemment décrits par IEGOROV et KOROTJAEV (1976). L'édéage des deux espèces de cette tribu est typique, avec tube arqué, paramères à pointes, spiculum renflé à sa base et incurvé au sommet, avec saillie latérale apicale. De chaque côté le tube porte une membrane longitudinale considérée comme étant la caractéristique essentielle de la tribu.

Chez les *Notaris* l'édéage est du même type (fig. 3,8), mais les pointes paramérales ont fusionné en saillie bifide, alors que chez les *Bagous* (ROUDIER, 1957a) cette plaque est très mince et acérée, le tube robuste, les appendices de longueur variable, parfois très courts (SMRECZYNSKI, 1972, nombreux dessins). Chez les *Anthonomus* (fig. 2,9) l'édéage est encore du même type, son tube est plat, un peu plus long que ses appendices, les paramères sans pointes, le spiculum sinueux et très mince. Chez les *Curculio* (fig. 2,10) le tube édéagien est très long et recouvert par une longue membrane dorsale provenant des pointes fusionnées des paramères, les appendices bien plus courts que le tube et fusionnés au sommet, le spiculum long et arqué. Chez les Tychiini CLARK e.a. (1977) ont signalé des particularités génériques dans la structure du spiculum.

Chez les *Pissodes* (fig. 3,7) le tube édéagien est court, large, faiblement incurvé, ses

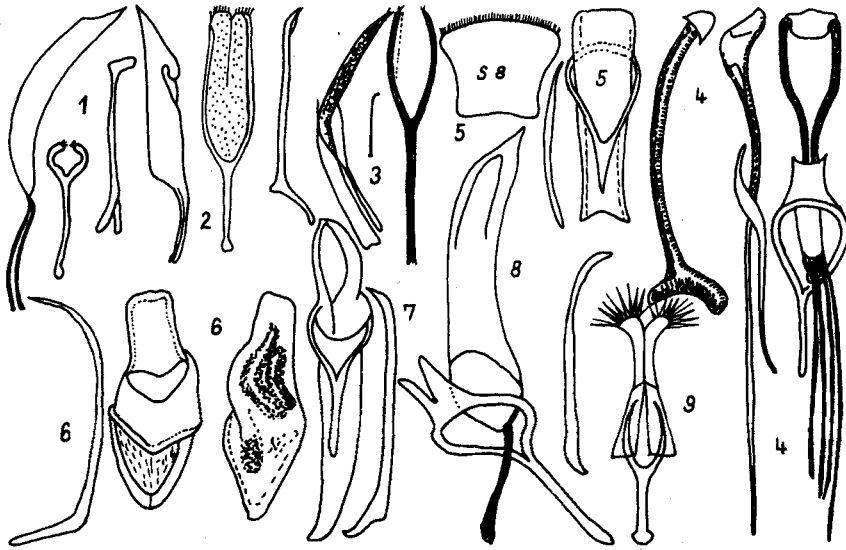


Fig. 4

1. *Rhynchaemus quercus* L., de Tsakhkadzor (Arménie) — tube édégien, face latérale, paramères, spiculum, gr. 1.
2. *Nanophyes (Corimalia) tamaricis* GYLL., de St Aygulph — tube édégien, face latérale, paramères, spiculum, gr. 2.
3. *Apion pomonae* F., de Marts (Arménie) — édéage, face latérale, et spiculum, gr. 1; paramères, face ventrale, gr. 2.
4. *Rhyncolus cylindricus* BOH., d'Erévan — spiculum, édéage, faces latérale et dorsale, gr. 2.
5. *Platypus cylindrus* F., de St Germain — sternite VIII, spiculum et édéage, face ventrale, gr. 2.
6. *Scolytoplatypus daimio* BLANDF. de Sakhalin — spiculum et édéage, faces ventrale et dorsale, gr. 2.
7. *Rhyncolus reflexum* BOH., de Ievlakh (Azerbaïdjan) — face ventrale et spiculum, gr. 2.
8. *Deracanthus inderiensis* PALL., d'Ouralsk — édéage, en biais, et spiculum, gr. 3.
9. *Raymondiiellus inopinatus* OSELLA, de Torino de Sango (Italie) — paramères (d'après OSELLA, 1977).

appendices longs et jointifs au sommet, les pointes paramérales longues, le spiculum arqué. Chez les *Magdalis* (fig. 3,3) l'édéage est semblable, mais son tube est étroit, convexe et bien plus allongé. Chez les *Cryptorrhynchus* (fig. 3, 12) l'édéage est toujours du même type, mais à tube pointu et fortement arqué, paramères sans pointes, à anneau membraneux, spiculum redressé, avec un curieux sclérite apical. Chez les *Echinodera* les paramères ont conservé leurs pointes, le tube est de forme variable, mais toujours pointu, souvent avec deux touffes de poils (ROUDIER, 1954), qui existent aussi chez bien d'autres charançons. Parfois il ne reste des paramères que l'hypomère, ainsi que chez certains Rhytirrhini (KUSCHEL, 1971).

Chez les *Baris* (fig. 3,2) l'édéage est encore du même type, à tronçon apical du tube grand et arqué, plus court que ses appendices, ces derniers parallèles. Paramères avec pointes, hypomère assez long, spiculum coudé. Chez les *Ceuthorrhynchus* (fig. 3,4) le tronçon apical du tube est court, large et plat, à appendices un peu plus longs que lui, mais bien plus courts que le long sac interne, ce dernier entièrement tapissé d'aiguilles noirâtres. Les paramères forment un large anneau membraneux sans pointes, à long hypomère. Spiculum court, coudé aux deux bouts. Chez les *Anoplus* l'édéage est semblable, mais à sac interne bien plus court. Chez les *Miarus* (ROUDIER, 1966, SMRECZYNSKI, 1973) l'édéage est de deux types différents et cela sans rapport avec les caractères externes (sauf quant à l'abdomen des mâles); chez les *Miaromimus* l'édéage ressemble à celui des *Ceuthorrhynchus*, mais

avec pointes paramérales, chez les *Miarus* s. str. le tube est coudé avec expansions apicales pubescentes insolites et appendices courts. Ce type d'édéage ne semble pas avoir été signalé ailleurs.

Chez les *Cionus* (d'après la figure de WINGERMUELLER reproduite par SMRECYNSKI, 1965) l'édéage est encore du même type, à tube plat, large, à peine incurvé, ses appendices parallèles et plus courts que le tube. Paramères sans pointes, en anneau à hypomère assez long. On a figuré le sac interne évaginé, il est très long et muni d'un flagellum. D'après HOFFMANN (1950) chez les charançons le sac interne ne s'évagine que très rarement, le cas n'étant signalé par lui que pour les *Trachyphloeus*. Nous mêmes, nous ne l'avons jamais observé. Chez *C. thapsi* F. (fig. 3, 13) le tube est incurvé en quart de cercle, les parties distales des paramères forment un lobe, un peu comme chez les *Notaris*, mais à sommet arrondi, le spiculum en bâtonnet.

En résumé, dans cette sous-famille l'édéage n'offre guère de caractères utiles pour le classement des genres, mais il possède parfois une certaine spécificité. Parmi les genres d'appartenance douteuse l'édéage des *Haptoderus* et des *Perieges* est du type courant, dans les deux cas les lames distales des paramères sont soudées en plaque triangulaire pointue.

Chez tous les groupes de charançons étudiés ci-dessus le tract intestinal possède un ventricule non armé, qui peut manquer. Mais il existe de nombreux genres à proventricule contenant une armature. Nous les rangeons dans les sous-familles des Rhynchophorinae et Cossioninae en les plaçant à la fin de la famille et devant les Ipidae dont ils sont très proches.

Chez les Rhynchophorinae on trouve tous les passages entre les espèces à proventricule non armé et celles munies d'une armature du même type que chez les Ipidae. Chez les *Sphenophorus* (= *Calandra*) le tronçon apical du tube édéagien (fig. 3, 1) est mince et arqué, avec deux longs appendices arqués et presque parallèles. Les paramères portent une large lame distale glabre fixée à un anneau plus large et terminé par un long hypomère. Spiculum court et arqué. Chez les *Sitophilus* on retrouve une structure semblable mal interprétée par HOFFMANN (1950).

Chez les Cossoninae le proventricule serait toujours armé. Chez les *Cossonus* (fig. 2,8) le tube édéagien est court, plat et large, à peine incurvé au sommet, à deux longs appendices sinueux fusionnés à leur extrémité. Paramères avec grande lame plate et membrane formée par un hypomère très large, le reste des paramères atrophié. Spiculum à grande plaque basale partiellement chitinisée et une tige courte terminée par une papille. Chez le *Rhyncolus cylindricus* BOH. (fig. 4,4) le tube édéagien a la forme d'un calice bombé avec plusieurs longs appendices. Paramères avec grande plaque distale bifide. Chez *Rh. reflexum* BOH. (fig. 4,7) l'édéage est du type habituel, comme chez les *Pselactus* et genres voisins: *Barretonus*, *Leipommata* (OSELLA, 1976). L'étude de l'édéage de ce groupe semble donc mériter une révision sérieuse, ce qui permettra, peut-être de l'isoler de celui des Ipidae d'une façon plus nette.

Conclusion

Les Chrysomeloidea constituent un groupe très homogène, mais l'évolution des Curculionidae et des Cerambycidae s'est produite essentiellement dans le sens trophique, sans doute pour s'adapter à la masse toujours croissante des plantes vasculaires, alors que la structure de l'édéage et des terminalia a à peine évolué et cela contrairement à ce qui s'observe chez les Chrysomelidae. On pourrait essayer d'expliquer cette contradiction par les liens plus intimes avec les plantes chez les charançons que chez les Chrysomelidae, mais cette explication n'est pas valable pour les longicornes. Plus prométeuse paraît être l'évolution du mode d'accouplement, mais nos renseignements à ce sujet sont hélas très modestes. Chez les Chrysomelidae on a signalé parfois la présence d'un spermatophore, mais sans justification suffisante.

Par contre il existe au moins chez certains Bruchidae. Chez plusieurs Chrysomelidae le sac interne possède des sclérites basaux divers, ce qui indiquerait qu'il doit s'évagner pendant l'accouplement, cas rare chez les Curculionidae (HOFFMANN, 1950). Par contre, on a signalé chez ces derniers l'écoulement direct dans le vagin des spermatozoïdes sans formation de spermatophore ou de spermies (VOLLMAN, 1954). On pourrait donc supposer que chez les Chrysomelidae l'évolution de l'édeage s'est trouvée liée à celle du mode copulatoire, alors que chez les Curculionidae (et les longicornes?) le type copulatoire est resté presque constant. Mais pour l'instant cette supposition n'est pas vérifiable. Par ailleurs, en Nouvelle Zelande la faune des Curculionidae est très pauvre et plus que celle des Bruchelidae. Cela prouverait la jeunesse des Curculionidae dont les restes fossiles sont cependant connus du mésozoïque inférieur.

Bibliographie

- ASLAM, N. Ah. (1961): An assessment of some internal characters in the higher classification of the Curculionidae s.l. — Trans. R. ent. Soc. Lond., **113** (14): 417—489, 186 fig.
- BERGER, V. M. (1916): Les Ipidae de l'Ussuri. — Revue Russe Ent., **16**: 226—248 (en russe).
- CLARK, W. E. (1977): Male genitalia of some Curculionidae, musculature and discussion of function. — The Coleopterist's bull., **31** (2): 101—115, 15 fig.
- CLARK, W. E., WHITEHEAD, D. R. & WARNER, R. E. (1977): Classification of the weevil subfamily Tychiinae with a new genus and species new combinations and new synonymy in Lignodini. — Ib. **31** (1): 1—18, 53 fig.
- CROWSON, R. A. (1955): The natural classification of families of Coleoptera. — London, 187 p., 213 fig.
- DIECKMANN, L. (1963): Die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Nanophyes* SCHÖNH. nebst einer neuen Art aus Bulgarien. — Reichenbachia, **1** (23): 169—194, 52 fig.
- HAMILTON, R. W. (1979): Taxonomic use of endophallic structure in some Attelabidae and Rhynchitidae of America north of Mexico with notes on nomenclature. — Annals ent. Soc. Amer. **72** (1): 29—34, 16 fig.
- HIEKE, F. (1966): Vergleichende funktionelle Anatomie der Abdominalmuskulatur einiger männlicher Coleoptera. — Dt. Entom. Z., N. F. **13** (1—3): 1—168, 125 fig.
- HOFFMANN, A. (1945): Fauna de France, 44. Coléoptères Bruchidae et Anthribidae. Paris, LECHEVALIER. 184 p., 382 fig.
- (1950—1958): Fauna de France, 52. Coléoptères curculionides. — Paris, LECHEVALIER. 1839 p., 1305 fig.; 1 (1950), 2 (1954), 3 (1958).
- HUIGNIARD, J. (1968): Organisation et fonctionnement de l'appareil génital de la bruche du haricot. — Bull. Biol. France-Belgique, **102** (2): 233—248, ill.
- IABLOKOFF-KHNZORIAN, S. M. (1966): Considérations sur l'édeage des Chrysomélidae et son importance phylogénique. — L'Entomologiste, **22** (6): 115—137, 4 fig.
- (1967): Appendice. Edeage des genres *Syneta* LAC. et *Rhaebus* FISCH.-W. — L'Entomologiste, **23**: 65—67, 1 fig.
- (1976): Notes sur l'édeage des Coléoptères. — Nouv. Rev. Ent., **6** (3): 229—238, 7 fig.
- (1977): Ueber die Phylogenie der Lamellicornia. — Ent. Abhandl. Ber. Dresden, **41** (5): 135—200, 20 fig.
- (1980): Le segment génital mâle des Coléoptères et son importance phylogénique. — Dt. Entom. Z., N. F., **27** (4—5): 251—295, 14 fig.
- (1981): Notes sur la phylogénie des Cucujoidea. — Nouv. Rev. Ent., **11** (3): 301—312, 2 fig.
- (1983): Notes sur la phylogénie des Cucujoidea et le classement général des coléoptères. — Dt. Entom. Z., N. F., **30** (1—3): 45—68, 4 fig.
- IABLOKOFF-KHNZORIAN, S. M. & KARAPETIAN, A. P. (1973): Oviscapte des Bruchidae et sa valeur taxonomique. — J. Zool., Moscou, **52** (8): 1186—1192, 3 fig. (en russe).
- IGOROV, A. B. & KOROTYAEV, B. A. (1976): Review of the weevils tribe Emphyastini, habitants on supralittoral of the Japan, Ochotian and Behring seas. — Proc. Zool. Ins. Acad. sci. USSR, **63**: 43—54, 76 fig. (en russe).
- JEANNEL, R. (1955): L'édeage. — Paris éd. Muséum. 155 p., 94 fig.
- KARAPETIAN, A. P. (1976): Revision des représentants arméniens du genre *Spermophagus* SCHÖNHERR. — J. Biol. Arménie, **26** (6): 75—84, 5 fig. (en russe).

- (1976a): Tableau de détermination des représentants arméniens du genre *Bruchus* L. — *Ib.*, **29** (6): 27—36, 8 fig. (en russe).
- KINGSOLVER, J. M. (1970): A study of male genitalia in Bruchidae. — *Proc. ent. Soc. Washington*, **72** (3): 370—386, 30 fig.
- (1980): Systematic relationship of the genus *Rhaebus*. — *Ib.*, **82** (2): 293—311, 17 fig.
- KUSCHEL, G. (1971): Entomology of the Aucklands and other islands of New Zealand. Coleoptera, Curculionidae. — *Pacific Insects Monographs*.
- LACORDAIRE, Th. (1863): *Genera des Coléoptères*, 6. Curculionidae. — Paris, 637 p.
- LINDEMANN, K. (1876): Monographie der Borkenkäfer Russlands. Die cryphaloide Tomicidae. — *Bull. Soc. I. Nat. Mosc.*, **51** (3): 148—165, 5 fig.
- NUSSLIN, O. (1911—1912): Phylogenie und System der Borkenkäfer. — *Z. wiss. Insektenbiol.*, **7**: 1—5, 47—51, 77—82, 100—112, 145—156, 248—255, 271—278, 302—308, 333—338, 372—378 (1911); **8**: 19, 26, 51—61, 81—89, 125—129, 162—167, 205—211, ill.
- OSELLA, G. (1973): Descrizione di quattro nuove specie di Rhytirhinini d'Anatolia ed una di Dobrugia . . . — *Fragmenta ent.*, **9** (3): 157—178, 9 fig.
- (1973a): *Ruffodytes hellenicus* n. gen. n. sp. di Erirrinino cieco endogeo di Grecia. — *Atti Soc. ital. sci. nat. Museo civ. stor. nat. Milano*, **114** (4): 489—499, 6 fig.
- (1976): I Curculionidi endogea dell'Isola di Madera. — *Revue suisse Zool.*, **8** (3): 695—703, 18 fig.
- (1976a): Mission entomologique du Musée Royal de l'Afrique Centrale aux monts Uluguru, Tanzanie. 22. Coléoptères Curculionidae Otioryhynchinae et Hylobiinae. — *Revue zool. Afr.*, **90** (4): 837—865, 49 fig.
- (1976b): Curculionidi nuovi o poco conosciuti della fauna appenninica. — *Boll. Museo civ. st. nat. Verona*, **111**: 179—203, 21 fig.
- (1977): Revision della sottofamiglia Raymondionyminae. — *Mem. Mus. civ. st. nat. Verona*, **11**, ser. 1, 162 p., 52 T., 11 Cart.
- (1977a): Contributo alla conoscenza della Curculionidofauna endogea dell'Iran settentrionale. — *Revue suisse Zool.*, **84** (1): 145—171, 33 fig.
- (1977b): *Dichotrachelus ulbrichi* n. sp. de Curculionidae delle Alpi orientali. — *Ent. Blätt.*, **73**(3): 165—168, 4 fig.
- PFEFFER, A. (1976): Revision der paläarktischen Arten der Gattung *Pityophthorus* EICHHOFF. — *Acta ent. bohemoslov.*, **73**: 324—342, 25 fig.
- ROUDIER, A. (1954): Etude des *Acalles* et *Echinodera* . . . — *Comment. Biol., Helsingfors*, **14** (6): 1—16, 2 Pl.
- (1954a): Coléoptères curculionides nouveaux ou peu connus . . . — *Bull. Soc. ent. Fr.*, **59**: 83—88, 4 fig.
- (1957): Zoologisch-systematische Ergebnisse der Studien von H. JANETSCHKE und W. STEINER . . . VI. — *Sitzungsber. Oesterr. Akad. Wiss. Mathem.-nat. Kl.*, **1**, **166** (5—6): 255—258, 1 fig.
- (1957a): Notes sur une chasse au lac de Grandlieu . . . — *L'Entomologiste*, **13** (4—5): 87—95, 2 fig.
- (1958): Curculionidae de l'Archipel de Madère. — *Rev. fr. Ent.*, **25** (3): 199—214, 4 fig.
- (1961): Révision des espèces de *Cneorhinus* SCHÖNHERR . . . — *Bull. Soc. ent. Fr.*, **66**: 191—205, 9 fig.
- (1936): Un *Dactylotus* nouveau de l'Himalaya. — *Rev. fr. Ent.*, **30** (1): 63—67, 3 fig.
- (1963a): Notes sur certaines espèces du genre *Miarus* STEPHENS. — *Ib.*, **71**: 276—295, 14 fig.
- SHARP, D. & MUIR, F. (1912): The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. — *Trans. ent. Soc. Lond.*, **60**: 477—642, 36 Pl.
- SMRECZYNSKI, S. (1965—1976): Klucze do oznaczania owadów polski, 19. Coleoptera, 98. Curculionidae. — Warszawa: a (1965), 80 p., 153 fig.; b (1966), 130 p., 216 fig.; c (1968), 106 p., 166 fig.; d (1972), 195 p., 373 fig.; e (1974), 180 p., 293 fig.; f (1976), 115, 268 fig.
- (1970): Die von H. KORGE und W. HEINZ in Kleinasien gesammelten Rüsselkäfer. — *Ent. Abhandl. u. Ber., Dresden*, **38** (3): 111—131, 19 fig., 2 T.
- (1973): Bemerkungen zu einigen Arten der Gattung *Miarus* SCHÖNHERR . . . — *Acta zool. Cracov.*, **18** (8): 167—181, 17 fig., 1 T.
- TER-MINASSIAN, M. E. (1967): Coléoptères-Curculionidae, sous-famille des Cleoninae de la faune de l'URSS. Tribu Lixini. — "Science", Lénigr., 141 p., 177 fig. (en russe).
- THOMSON, C. P. (1865): Skandinaviens Coleopteren synoptiskt bearbatade, X: 147.
- VOLLMAN, L. (1954): Der Schmalbauchrüssler *Phylobius oblongus* L. — *Z. angewandt. Ent.*, **36** (2): 117—155.

- WOOD, S. L. (1957): The North American allies of *Hylobius piceus* (DEGEER). — *Canad. Ent.*, **99**: 37—43, 14 fig.
- (1957a): Ambrosia beetles of the tribe Xyloterini in North America. — *Ib.*, (8): 337—354, 34 fig.
- (1973): Taxonomic status of Platypodidae and Scolytidae. — *Great Basin Natur.*, **33**: 77—90.
- ZASLAVSKI, V. A. (1958): New data on the genus *Alexiola* SUV. and related groups. — *Revue Ent., Leningrad*, **37** (3): 724—740, 57 fig. (en russe).
- (1961): Review of the species of the genus *Phytonomus* SCHÖNH. in the fauna of USSR. — *Ib.*, **40** (3): 624—635, 46 fig. (en russe).

Anschrift des Verfassers:

Dr. S. M. IABLOKOFF-KHNZORIAN
Institut für Zoologie
7, Paruir Sewakstr.
Efewan, UdSSR, 375044