

## Notes sur les Psélaphides de Belgique (IV-V)\*

IV. *Euplectus punctatus tholini* GUILB. (sous-espèce nouvelle pour la faune belge).

Un mâle de cette espèce a été capturé à Stambruges (Hainaut) le 11.VII.1971 par notre collègue G. Boosten.

Dans son récent travail, C. BESUCHET (*Pselaphidae*- Käfer Mitteleuropas, Band 5, 1974, p. 323) signale sa répartition géographique : France, Corse, Italie et Grèce.

A ce jour, seul *E. punctatus punctatus* MULSANT avait été capturé en Belgique, il était signalé dans tous les pays voisins ainsi qu'en Angleterre. Il semble donc que *Euplectus punctatus tholini* GUILB. ait un habitat plus méridional et que la Belgique en soit sa limite septentrionale.

V. *Bryaxis carinula* REY

Les premières captures de cette espèce ont été effectuées à Torgny en 1959 et en 1960 par M. E. DERENNE (6 exemplaires). Cet unique endroit de récolte connu en Belgique ainsi que la remarque de R. JEANNEL (Faune de France, volume 53, Psélaphides, 1950, p. 274, — mais confondu sous le nom de *B. chevoluti* AUBÉ —) : « très localisé, N.E. de la France », me laissait supposer que ce Psélaphide ne pouvait se maintenir qu'en quelques rares sites non encore bouleversés.

Or, j'ai eu le plaisir d'en récolter un mâle et une femelle à Hotton (Luxembourg) le 10.IV.1974. L'étude de la carte pédologique ainsi que mes observations sur le terrain m'ont forcé de reconsidérer ma première opinion, car le sol sur lequel ces insectes ont été trouvés était formé par du remblais d'une ancienne carrière.

*Bryaxis carinula* REY est donc une espèce qui bien que très rarement récoltée, est parfaitement capable de s'étendre et de s'adapter à de nouveaux sites.

\* Notes sur les Psélaphides de Belgique (I-III) : Bull. Ann. Soc. r. Ent. Belg., : 1970, 106 : 327.

LA MUSCULATURE THORACIQUE  
D'ONCOJAPYX BASILEWSKYI PAGÈS  
(Aptérygotes Diplures)\*

par J. BARLET\*\*

## INTRODUCTION

Lorsque nous avons publié, F. Carpentier et moi (1962) une étude du squelette externe de la région thoracique si particulière d'un Japygide, certaines idées ont été émises ne s'accordant pas avec celles auxquelles s'était arrêté le Professeur R. Denis dans le T. IX du Traité de Zoologie de P.P. Grassé. Notre savant et regretté collègue ne manqua pas de nous donner la réplique lorsqu'il publia en 1963 un compte rendu détaillé de notre étude dans un de ses compléments au T. VIII. Il y exprima son désaccord à propos de la façon dont nous avons traité la question des « apotomes » d'Enderlein et celle des stigmates en nombre exceptionnel chez certains Japygides. Il souhaitait, à cette occasion, une meilleure information au sujet de la musculature.

Ceci supposait forcément des précisions encore sur l'endosquelette. Sur la musculature et surtout sur l'endosquelette on aura déjà pu trouver certains renseignements utiles dans la note que j'ai publiée à l'occasion du XII<sup>e</sup> Cong. int. Entomologie (Londres, 1964 [1965]) (1). Et le présent mémoire, a déjà fait l'objet, pour l'essentiel, d'un exposé oral au XIV<sup>e</sup> Congrès (Canberra, août 1972). Un résumé en a été publié (Barlet, 1972).

Etant donné l'intérêt de la discussion amorcée par R. Denis, nous nous proposons, F. Carpentier et moi, de présenter d'ici

\* Déposé le 15 juin 1973.

\*\* Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animales, Institut E. Van Beneden, Université de Liège, B-4000 Liège.

(1) Cette note a malheureusement été imprimée sans que j'aie pu contrôler les épreuves : une grande partie de la légende des figures manque.

quelque temps, un travail concernant les aspects théoriques de nos constatations sur les Japygides. La discussion a d'ailleurs rebondi dans le volume imposant et si documenté de Matsuda (1970) où, suite à nos recherches, les Aptérygotes figurent pour la première fois, avant les Insectes ailés, dans une révision de tout ce que l'on connaît sur le thorax. A propos des Japygides Matsuda arrive parfois à d'autres conclusions que celles de R. Denis et les nôtres.

Par ailleurs, d'autres travaux récents touchent encore à notre sujet, notamment l'intéressante note de J. Bitsch et S. Ramond (1970) où, si longtemps après Verhoeff (1902), se trouvent évoquées les curieuses ressemblances entre les Diplures et les Embies.

Il est clair donc que la discussion à propos du thorax des Japygides n'est pas close.

Cependant, ici même, à propos de la description des muscles, le lecteur pourra trouver certaines réponses aux deux questions les plus controversées. Par exemple, il verra que, à l'avant et à l'arrière des « apotomes » dorsaux des Japygides, arrivent les mêmes muscles longitudinaux que ceux qui se situent à l'avant et à l'arrière des soufflets intersegmentaires d'autres types d'Aptérygotes. Il sera peut-être alors porté à admettre que ce qui est ici sclérite est aussi bien intersegmentaire que ce qui est resté, là, purement membraneux. Quant aux stigmates on sera, me semble-t-il, encore plus porté à les classer en catégories diverses, en les voyant parmi les muscles qui les environnent, qu'à les observer seulement de l'extérieur.

### MATERIEL-TECHNIQUE

J'utiliserai ici comme précédemment (1962, 1964) *Oncojapyx basilewskyi* PAGÈS (2). Les spécimens en ma possession n'ont pu être injectés d'alcool lors de leur capture : si la musculature thoracique est assez convenablement fixée, celle du premier anneau abdominal est généralement détachée du squelette (3). Une deuxième espèce, *Dipljapyx humberti* GRASSI avait déjà été disséquée mais le relief tourmenté de sa région pleurale ne facilitait pas ma tâche. De plus, je ne disposais que d'un trop petit nombre de spé-

(2) Voir Barlet et Carpentier, 1962, pp. 98-99.

(3) J'ai observé le même phénomène chez les Thysanoures non injectées.

cimens. Dans ces deux espèces le thorax est à peu près de même taille mais est suffisamment petit que pour rendre la dissection de la musculature assez difficile. Par chance, j'ai pu obtenir tout récemment (fin 1972), grâce à l'extrême obligeance de Monsieur le Docteur Riek (Canberra) plusieurs spécimens d'une espèce australienne, *Heterojapyx evansi* WOMERSLEY dont la très grande taille (près de 5 cm) m'a permis de préciser des détails du squelette pleural et certaines insertions musculaires qui me posaient des problèmes dans les deux autres espèces. Il est remarquable en effet que ces trois genres n'offrent que d'infimes différences dans leur musculature thoracique et même dans le squelette de cette région (4). Le grand spécialiste Pagès m'a fait part de la même remarque quant à l'uniformité de l'aspect extérieur de l'abdomen chez les Japygides en général. En ce qui concerne le thorax, je trouve cette similitude un peu étonnante lorsqu'on compare les vitesses de mouvements : *Dipljapyx* se déplace rapidement, aussi bien en arrière qu'en avant, et *Heterojapyx* se meut très lentement comme Pagès et moi-même avons pu le constater.

La plupart des dissections sont réalisées sur des moitiés de spécimens qui ont été fendus le plus près possible du plan sagittal. Elles sont effectuées à l'aide de « minuties » d'entomologistes. Ces dissections sont malaisées non seulement en raison des superpositions dues au relief des arcs pleuraux mais surtout à cause de la présence d'un tissu adipeux très abondant comblant tous les interstices entre les éléments musculaires et entre ceux-ci et le squelette. Cette graisse doit être extraite à l'aide de « minuties » à pointe recourbée. La préparation est colorée par la fuchsine phéniquée en solution aqueuse. Au bout de quelques jours le colorant diffuse hors du squelette : il ne persiste que dans les régions très sclérifiées (apodèmes). Les muscles restent colorés mais conservent une certaine transparence. La préparation est alors examinée, dans un godet en verre, dans l'eau additionnée de quelques gouttes de glycérine.

J'ai profité de ces dissections pour relever le plan de la trachéation et de l'innervation du thorax mais je n'en ferai pas état ici (5).

(4) J'ai constaté le même fait dans les genres de Machilides que j'ai disséqués (*Dilta*, *Petrobius*, *Lepismachilis*, *Trigoniophthalmus*, etc.).

(5) A propos du système nerveux, voyez Barlet, 1967, note 5, p. 113.

## LE SQUELETTE

Evidemment la description des muscles, de leurs attaches et insertions ne peut être bien comprise que si l'on connaît suffisamment, en plus de l'exosquelette, les composantes endosquelettiques sous-épithéliales (ou conjonctives) aussi bien que cuticulaires. Le lecteur est donc prié de tenir compte de ce que j'ai déjà publié à ce sujet en 1964 à propos d'*Oncojapyx* (6).

Le présent travail rend cependant nécessaire l'apport de données nouvelles ne figurant pas dans nos travaux antérieurs (1962, 1964). Comme dans ceux-ci les figures ont été réalisées d'après des préparations plus ou moins relâchées, certaines particularités de structure se sont quelque peu effacées (7), notamment dans la région pleurale; cette dernière est représentée de façon un peu plus précise dans les figures du présent travail réalisées d'après des dissections au cours desquelles certains muscles préservés ont mieux maintenu en place les composants du squelette externe. Je rappelle aussi que grâce à *Heterojapyx*, j'ai pu mieux déceler chez *Oncojapyx* des détails qui étaient très peu apparents.

La figure 2 montre une plus grande ressemblance entre la propleure et la mésopleure que dans les travaux précédents. Au prothorax l'arc anapleurale est aussi discontinu qu'au mésothorax. Dans ce dernier, au-dessus de l'anapleurite distal  $a_2$  existe une région stigmatifère; au prothorax, au-dessus de l'anapleurite distal, se voit une région similaire mais sans stigmatite et beaucoup moins développée. Dans les deux segments, entre l'arrière de l'arc anapleurale et la région stigmatique (prothorax :  $s_1$ ; mésothorax :  $x$ ) existe un sclérite ( $z$ ) que je propose de qualifier de postpleural, sur lequel s'appuie le postnotum membraneux (ou posttergite : Barlet et Carpentier, 1962, p. 109).

Au prothorax l'arc catapleurale ( $c$ ) assez membraneux est un peu mieux individualisé, dans sa partie postérieure, qu'au mésothorax où il est, à cet endroit, confondu avec le trochantin.

Les précisions qui suivent concernent le squelette interne.

(6) L'endosquelette sous-hypodermique d'*Heterojapyx* n'en diffère que par l'absence de la tigelle  $f$ .

(7) La cuticule des Japygides est moins rigide qu'on ne le supposerait (voir déjà Barlet et Carpentier, 1962, p. 99, note 17).

Dans la région « collaire », à la limite entre l'aile latérale arrondie de l'intersternite (Barlet et Carpentier, 1962, fig. 1 et 2 :  $sl$ ) et de la membrane collaire latérale s'observe une invagination épineuse,  $ag$ , que je suis enclin à considérer comme homologue à l'apodème postgénéral de *Lepismachilis* (Barlet, 1967, p. 115) situé entre labium et prothorax. Chez *Oncojapyx* l'extrémité proximale de cette invagination n'est pas très éloignée (8) de la petite spina postcéphalique  $sp$  à laquelle elle est reliée par une très grêle tigelle transparente représentée sur la figure 1. Cet ensemble endosquelettique évoque la région spinale assez simple de certains endosternites d'autres Aptérygotes (9). Cette formation pourrait marquer, du côté ventral, la limite entre prothorax et labium. Chez *Heterojapyx* je n'ai pas vu de spina postcéphalique; la tigelle transversale existe et, même, une autre un peu plus antérieurement.

Plusieurs muscles longitudinaux et dorso-ventraux obliques du prothorax s'insèrent sur un tentorium complexe, que je n'ai pas analysé, situé vers la mi-longueur de la tête et moulé en partie sur l'extrémité postérieure de la mandibule et de la maxille.

Certains muscles prothoraciques s'attachent dorsalement sur un petit endosquelette latéral situé vers l'arrière de la tête: il consiste en une lame vaguement triangulaire, qui me paraît provenir de muscles tendinisés, portant inférieurement une petite barre endosquelettique; ce complexe schématisé dans les figures 1 et 2 est déplacé dans la figure 2.

Signalons enfin une particularité de l'endosquelette du deuxième segment abdominal. Sur ce qui me paraît être le présternite ( $p$ ) de ce segment s'élève latéralement une épine inclinée vers l'avant et dont la pointe est en relation avec une invagination membraneuse de la région pleurale postérieure du premier segment abdominal. Cette épine constitue un « nœud » d'insertion de plusieurs muscles dont un seul a été figuré (n° 32). C'est la première fois que je rencontre un endosquelette sur un présternite et je n'arrive pas à l'homologuer à une partie quelconque des endosternites des autres Aptérygotes.

(8) Sur la figure 2 la région collaire est fortement relâchée et l'écart est important.

(9) *Lepisma*: Carpentier, 1951, fig. 1 — *Nicoletia*: Barlet, 1952, fig. 2 — *Campodea*: Carpentier et Barlet, 1952, fig. 2 — Collemboles: Carpentier, 1949, fig. 3 et 5.

Pour terminer remarquons l'absence de présternite individualisé au premier segment abdominal.

## LA MUSCULATURE

Dans ce travail, sont décrits les muscles du prothorax et du méosthorax. Ceux du métathorax étant en tous points semblables à ceux du segment précédent sont simplement cités avec le numéro que je leur attribue.

J'analyserai d'abord la musculature somatique (longitudinaux et dorso-ventraux) à laquelle est consacrée principalement la figure 1, puis celle de la région pleurale et de la base du membre qui est représentée sur la figure 2.

### La musculature motrice des segments

Elle est schématisée sur la figure 1 et ses éléments sont numérotés de 1 à 58. Les numéros 44, 50 et 56 n'y sont représentés que par leur attache dorsale, les deux premiers étant représentés sur la figure 2. Les numéros 45 et 51 manquent sur la figure 1 où les deux premières spinas thoraciques sont sectionnées, mais ils sont présents sur la figure 2.

#### A. Muscles longitudinaux dorsaux (n° 1 à 11).

1. Premier céphalo-internotal : ce puissant muscle plat relie l'arrière de la capsule céphalique à l'ourlet antérieur du phragma entre pronotum et mésonotum, tout près du plan médian. Son trajet n'est pas rectiligne, la région « collaire » étant fortement étranglée, déprimée, dans sa partie dorsale.

Ce muscle paraît homologue au n° 2 de *Lepisma* et n° 3 de *Lepismachilis*.

2. Second céphalo-internotal : il suit le même trajet que le précédent mais s'attache sur le bord antérieur de l'intertergite, tout près du plan médian.

Il est difficile de lui trouver un équivalent chez *Lepisma* : il semble homologue au n° 4 de *Lepismachilis*.

3. Premier latéro-dorsal prothoracique.

4. Second latéro-dorsal prothoracique :

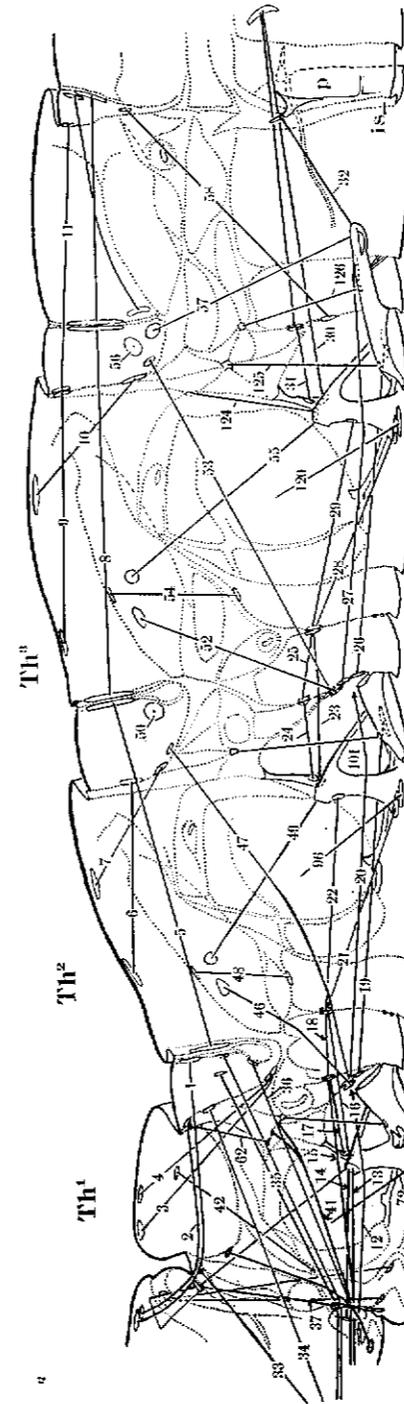


FIG. 1. — Schéma des muscles longitudinaux et dorso-ventraux du thorax et du premier segment abdominal d'*Oncojappa basilewskii* PACÈS. Moitié droite. Les deux premières spinas thoraciques ont été sectionnées près de leur base. Les muscles qui en dépendent sont représentés fig. 2. La catapleure, le trochantin, et la coxa ne sont pas figurés.

Visiblement ces deux éléments peuvent être traités ensemble. Il se pourrait d'ailleurs qu'ils soient les deux chefs bien séparés d'un muscle primitivement unique. Ils ont une insertion commune sur la partie la plus distale du bord antérieur de l'intertergite. Les attaches dorsales sont très proches du plan médian.

Le second est homologue au n° 7 de *Lepisma*.

5. Longitudinal distal mésothoracique : cette large et puissante bande musculaire est tendue entre le phragma pro-mésothoracique et le phragma méso-métathoracique où l'insertion est relativement proche du plan médian.

Il paraît homologue, chez *Lepisma*, au n° 12 bien que celui-ci ne s'attache pas antérieurement sur un phragma.

6. Longitudinal proximal mésothoracique : moins puissant que le précédent, il est aussi plus court. Son attache antérieure sur le premier tiers du mésonotum est tout près du plan médian ; son insertion postérieure se situe sur le bord antérieur de l'intertergite.

Interne par rapport au muscle précédent, homologué au n° 12 de *Lepisma*, il est probablement homologue au n° 11 (interne par rapport au n° 12) de ce *Thysanoure*.

7. Latéro-dorsal mésothoracique : attaché à la limite postérieure du deuxième tiers du mésonotum, il est inséré assez latéralement sur le bord antérieur de l'intertergite. Il est visiblement homologue au prothoracique n° 4.

Son homologue chez *Lepisma* est le n° 13.

8. Longitudinal distal métathoracique : il est semblable à son homologue mésothoracique n° 5.

9. Longitudinal proximal métathoracique : il ne diffère de son homologue mésothoracique n° 6 que par son insertion postérieure plus proche du plan médian.

10. Latéro-dorsal métathoracique : il est tout à fait semblable au mésothoracique n° 7.

11. Longitudinal proximal du premier segment abdominal : il peut paraître anormal que je décrive ce muscle abdominal et cela, à l'exclusion des autres, mais s'il est inséré postérieurement sur le bord antérieur du petit intertergite précédant le deuxième

notum abdominal, il est attaché antérieurement sur l'avant de l'intertergite précédant le premier notum abdominal ; or, comme nous ne connaissons pas avec certitude la valeur morphologique des intertergites, celui qui nous occupe ici pourrait, selon les vues de Denis, appartenir à l'arrière du métathorax, la limite primitive se situant au niveau du phragma.

Il n'a pas d'équivalent dans le thorax.

B. *Muscles longitudinaux ventraux* (n°s 12 à 32).

### PROTHORAX :

12. Spino-labial : en forme de très long triangle ce muscle est très étroit antérieurement où il est fixé sur un tendon ventral de la région labiale (visible aussi sur la fig. 2) ; sa longue attache postérieure est située sur la crête médiane de la spina prothoracique à hauteur du muscle spino-interpleural n° 78 (fig. 2). Voir son homologue métathoracique complet n° 27 sur la figure 1.

Je ne lui vois pas d'homologue chez *Lepisma* ni chez *Lepismachilis*.

13. Furco-tentorial : ce muscle étroit relie la face interne de l'arrière du tentorium au sommet de la furca sous-hypodermique du prothorax.

Il doit être équivalent soit au n° 31, soit au n° 32 de *Lepisma* et au n° 26 de *Lepismachilis*.

14. Furco-labial : l'attache postérieure de ce muscle très étroit est commune avec celle du précédent. En avant il est fixé au plancher ventral de la région postérieure de la tête, sur la ligne qui relie la spina postcéphalique à l'invagination épineuse *ag*. Cette ligne pourrait indiquer la limite postérieure réelle du labium.

Je ne lui vois pas d'homologue chez *Lepisma*. Il me paraît correspondre au n° 28 de *Lepismachilis*.

15. Tentorio-spinisternal : cette longue bande musculaire est attachée en avant, comme le n° 13, sur la partie postérieure du tentorium. Jusqu'aux environs de la furca prothoracique, ce muscle se confond avec le n° 13 mais il se poursuit jusqu'au bord postérieur du spinisternal, sous le premier stigmate.

Il pourrait équivaloir en partie au n° 28 de *Lepisma*.

16. Furco-présternal postérieur : cette étroite bandelette constituée de quelques fibres est difficile à distinguer de l'élément précédent et des deux éléments suivants dont elle suit le même trajet. Elle relie le sommet de la furca sous-épithéliale prothoracique à la limite entre intersternite et présternite mésothoracique ; cette attache est très distale, le muscle passant extérieurement aux dorso-ventraux de cette région.

Il n'est homologue à aucun muscle de *Lepisma* ni de *Lepisma-chilis*.

17. Furco-spinisternal : son attache antérieure est proche de celle du muscle précédent, mais se situe sur la bride anapleurale *d*. Son attache sur la limite postérieure du spinisternite *ss* est assez distale.

Aucun homologue chez les Thysanoures.

18. Spinisterno-présternal : ce muscle est entièrement contenu dans l'« intersegment » ; son attache antérieure sur le bord postérieur du spinisternite est contiguë à l'attache postérieure du muscle précédent qu'il semble prolonger ; son attache postérieure sur le bord antérieur du présternite mésothoracique est commune avec celle du muscle n° 16.

Aucun homologue chez les Thysanoures.

19. Prosterno-mésosternal : cet élément est attaché antérieurement sur la limite entre le prosternum et l'intersternite. Passant sous les deux muscles suivants, et extérieurement à la furca, ce muscle s'attache sur la région postérieure du mésosternum, le long de la base de la spina mésothoracique.

Je ne vois aucun homologue au prothorax, ni chez les Thysanoures.

20. Prosterno-mésospinal : cette longue bande part du bord postérieur du grand sternite prothoracique (attache pratiquement commune avec celles des n°s 46 et 47) et s'attache postérieurement sur la spina mésothoracique comme le fait le n° 12 sur la spina prothoracique. Les deux muscles semblent bien homologues. Le tendon antérieur (visible aussi sur la fig. 2) du prothoracique n° 12 paraît donc situé sur la limite postérieure du sternite labial ; la région triangulaire, plus membraneuse, qui est postérieure à ce tendon équivaldrait aux spinisternites *ss* des segments suivants. La spina cuticulaire postcéphalique *sp* s'élève alors au même lieu

morphologique que l'invagination cuticulaire des spinas thoraciques. La région comprise entre la spina postcéphalique et le présternite prothoracique *p* équivaut à un intersternite. La musculature confirme notre interprétation (Barlet et Carpentier, 1962, p. 107) de la région « collaire » qui n'était basée que sur le seul squelette externe.

Le présent muscle n° 20 ne me semble pas avoir d'homologue chez *Lepisma* ; tout au plus pourrait-il correspondre à la partie postérieure du n° 37, dont cependant l'extrémité antérieure est fixée sur la bride anapleurale *d*.

21. Présterno-mésnotal : son attache antérieure, très latérale, est contiguë aux attaches postérieures des muscles n°s 16 et 18 (venant du prothorax) sur la limite entre intersternite et présternite mésothoracique. L'attache postérieure, sur le basisternite mésothoracique, est située proximale au pied de la furca sous-épithéliale. Ce muscle croise obliquement, par en dessous, le muscle précédent. Il n'a pas d'équivalent au prothorax.

Je ne lui connais aucun homologue chez les Thysanoures étudiés.

22. Furco-présternal antérieur : ce muscle très étroit relie le bord antérieur de la furca mésothoracique à la limite entre intersternite et présternite mésothoracique où son attache est pratiquement commune avec celles des n°s 16, 18 et 21.

A première vue, par son attache furcale, ce muscle paraît homologue au prothoracique n° 14 dont l'attache antérieure serait donc située sur la limite entre le présternite prothoracique *p* et l'intersternite qui le précède. Cette homologation des muscles confirme l'homologation des sclérites postlabiaux déjà entrevue grâce aux muscles n°s 12 et 20. Mais une très grosse difficulté se présente : le n° 22 du mésothorax (et son homologue métathoracique n° 29) passe en-dessous d'un coxo-sternal, le n° 96, alors qu'au prothorax le n° 14 passe au-dessus du coxo-sternal n° 72 qui est indubitablement homologue au mésothoracique n° 96. J'hésite entre deux attitudes : accorder plus d'importance aux lieux d'insertion des muscles qui paraissent homologues ou bien tenir compte principalement des rapports dans l'espace entre les éléments musculaires. Peut-être ces rapports sont-ils modifiés secondairement, d'un segment à l'autre, par suite de vitesses de croissance différentes des muscles.

Le présent muscle n° 22 pourrait être équivalent chez *Lepisma*, au n° 40 si ce dernier élément n'avait son attache antérieure sur un endosquelette.

23. Furco-présternal postérieur : tout à fait comparable à son homologue prothoracique n° 16, il s'attache postérieurement sur la limite entre intersternite et présternite métathoracique, sous la troisième stigmaté (s<sup>3</sup>, fig. 2) ou stigmaté « intersegmentaire ».

24. Furco-spinisternal.

25. Spinisterno-présternal.

Ces deux éléments sont semblables à leurs homologues prothoraciques n°s 17 et 18.

#### MÉTATHORAX :

26. Mésosterno-métasternal.

27. Mésosterno-spinal.

28. Présterno-métasternal.

29. Furco-présternal antérieur.

30. Furco-deuxième urosternite.

31. Furco-spinisternal.

Les n°s 26, 27, 28, 29 et 31 sont respectivement homologues aux n°s 19, 20, 21, 22 et 24 du mésothorax.

Le n° 30 est le plus long élément de cette musculature longitudinale ventrale. Par sa région antérieure il évoque le mésothoracique n° 23 mais ne s'arrête pas comme celui-ci sur la limite postérieure de l'intersternite, du moins chez *Oncopapys* : chez *Heterojapyx* certaines fibres sont fixées à cet endroit. Un grand nombre de muscles, formant une nappe latérale, relie le bord postérieur du sternite métathoracique au bord antérieur du présternite *p* du deuxième segment abdominal ; certains sont fixés à la base de l'épine dressée sur ce présternite. Les muscles les plus long franchissent celui-ci pour s'insérer soit sur son bord postérieur soit sur la plaque sternale proprement dite, comme le n° 30.

32. Spino-présternal : cet élément très étroit relie l'extrémité postérieure de la spina métathoracique à l'épine présternale du deuxième urite. De même que cet endosquelette m'a laissé per-

plexe, de même le présent muscle offre évidemment pour moi une difficulté d'homologation. Chez *Lepisma* (1953, fig. 1) au mésothorax, au métathorax et au premier segment abdominal un élément (n° 34, n° 42, n° 51) relie l'extrémité de la spina précédente à la région « furculaire » latérale : mais celle-ci est toujours à l'aplomb d'un soufflet intersegmentaire et non d'un présternite. Les Machilides ne m'ont rien montré non plus de comparable au présent muscle n° 32.

#### C. Muscles dorso-ventraux (n°s 33 à 58).

A part quelques exceptions, ils sont bisegmentaires et il n'est pas possible de les décrire segment par segment.

33. Tentorio-intertergal antérieur : c'est un élément très grêle attaché supérieurement au petit intertergite triangulaire qui précède le pronotum et qui est normalement caché par l'arrière de la tête. Le muscle est inséré sur l'extrémité postérieure pointue du tentorium (non figuré).

34. Premier tentorio-intertergal postérieur : attaché au bord antérieur du deuxième intertergite, entre pronotum et mésonotum, il traverse tout le prothorax et s'insère sur la face externe de la portion médiane du tentorium.

35. Deuxième tentorio-intertergal postérieur : constitué de deux faisceaux, il est attaché sur la plaque de l'intertergite, et non sur un de ses bords. Traversant tout le prothorax, il passe sous l'apophyse génale *ag* et s'insère comme le précédent.

36. Troisième tentorio-intertergal postérieur : il est attaché plus distalement que le précédent, contre l'ourlet phragmatique antérieur. Il suit le même trajet que le muscle précédent mais s'insère sur la face interne du tentorium. Remarquons que le muscle pleuro-notal n° 62 sépare les muscles obliques 35 et 36.

Chez *Lepisma*, deux muscles obliques, les n°s 73 et 74, traversent également tout le prothorax et s'insèrent sur une pièce tentoriale : mais celle-ci a-t-elle la même valeur morphologique que le lieu d'insertion des n°s 34, 35 et 36 du Japygide ?

Chez *Heterojapyx*, la musculature oblique est un peu différente de celle représentée par les n°s 34, 35 et 36 d'*Oncojapyx*. Il existe, entre autres, un élément dont l'attache postérieure rap-

pelle celle du faisceau le plus long du n° 35 mais cet élément passe au-dessus de l'apophyse génale, comme le n° 34.

37. Labio-céphalique (fig. 1) : ce grêle élément relie l'endosquelette céphalique dorsal à l'apophyse génale *ag*.

Je ne lui vois pas d'équivalent chez *Lepisma*. Chez *Lepisma chilis* un grêle dorso-ventral, le n° 54, est inséré sur l'apophyse génale mais il est attaché dorsalement sur l'avant du pronotum.

38. Premier présterno-céphalique (fig. 1, sans numéro ; fig. 2) : ce grêle élément inséré ventralement sur l'ourlet antérieur du présternite *p* précédant le prosternum est attaché dorsalement sur l'arrière de la capsule céphalique, assez latéralement.

Il appartient peut-être à la même catégorie que le muscle n° 68 de *Lepisma*.

39. Second présterno-céphalique (fig. 1 sans numéro ; fig. 2) : il est semblable au premier, le n° 37, dont l'attache dorsale est contiguë à la sienne ; son insertion ventrale est située sur l'ourlet antérieur du présternite *p*.

En fait on a l'impression que les n°s 38 et 39 constituaient primitivement un élément unique qui se serait subdivisé en deux faisceaux par suite de l'extension du présternite.

Comme le n° 38 il pourrait appartenir à la même catégorie que le n° 68 de *Lepisma*.

40. Labio-propleural (fig. 1 sans numéro ; fig. 2) : cette étroite lanière est attachée tout en haut et à l'avant de la membrane pleurale prothoracique qui, à cet endroit, est étroitement accolée au pronotum. Le muscle suit un trajet interne par rapport aux dorso-ventraux n°s 12, 13, 14 et 15 avant de passer sous la tige spinale transversale et d'aller s'insérer sur le sternite labial, en avant de la spina postcéphalique.

Chez *Heterojapyx* ce muscle est plus développé.

Je ne lui vois pas d'homologue chez les Thysanoures.

41. Tentorio-propleural : inséré en avant comme le n° 36 il suit le même trajet en entrant dans le prothorax puis s'en sépare et s'ouvre postérieurement en deux faisceaux étroits attachés au sommet du sclérite postpleural *z*.

Je n'ai jamais rencontré ailleurs d'élément de cette catégorie.

42. Présterno-pronotal (complet sur fig. 2) : ce muscle-ci est entièrement contenu dans le prothorax. Dans sa partie supérieure il est fort intriqué dans les muscles pleuraux.

Je ne trouve pas d'équivalent certain, chez *Lepisma*, de ce muscle très spécial.

43. Furco-céphalique (fig. 1 et 2) : cette bande musculaire relie le sommet de la furca prothoracique au complexe endosquelettique situé supérieurement vers l'arrière de la capsule céphalique. Le trajet de ce muscle est sinueux : la figure 2 montre qu'il est proximal par rapport à l'anapleuro-notal n° 59 et au trochantino-céphalique n° 66, mais qu'il est distal par rapport au trochantino-notal n° 64.

Chez *Lepisma*, au prothorax, un muscle analogue, le n° 75, relie la furca à la région postoccipitale mais il n'est pas possible d'homologuer les deux éléments : celui de *Lepisma* est tout à fait proximal par rapport à tous les trochantino-notaux.

44. Furco-internotal (fig. 2) : l'extrémité supérieure de ce muscle est plus cylindrique que l'extrémité inférieure qui est plus plate. L'attache notale est située sur l'intertergite (ou internotum) précédant le mésonotum, assez près du plus antérieur des deux ourlets enserrant le phragma. Son insertion plate s'étale sur une surface vaguement triangulaire du pied de l'endosquelette furcal sous-hypodermique. Quelques fibres, les plus proximales, atteignent le sternum.

Chez *Lepisma* (Barlet, 1953), au prothorax un muscle, le n° 77, relie la face antérieure du phragma au sommet de la région furcale de l'endosternite. Il en est de même au mésothorax (n° 85). Au métathorax le muscle n° 92, qui est visiblement homologue aux deux autres, descend beaucoup plus bas, le long de l'attache endosquelettique basisternale *b*. On ne peut cependant assimiler à la bride basisternale *b* du Lépisisme la lame *f* d'*Oncojapyx*, car chez ce dernier, comme chez tous les autres Aptérygotes étudiés, le nerf crural (10) passe en avant de *f* et *f'*, alors qu'il passe toujours en arrière de la bride *b*, quand celle-ci existe.

(10) Le nerf crural nous a déjà aidés (Carpentier et Barlet, 1956, p. 112), lors de notre tentative d'homologation des endosquelettes des Crustacés Malacostracés et des Aptérygotes.

A cette particularité près (concernant le muscle n° 92 de *Lepisma*), il est plausible d'homologuer le présent n° 44, aux muscles endosterno-notaux n°s 77, 85 et 92 de *Lepisma*. Il est aussi probablement équivalent au furco-phragmatique n° 56 de *Lepismachilis*.

45. Spino-internotal (fig. 2) : ce très gros muscle, assez court (11), relie l'extrémité postérieure de l'énorme spina prothoracique *sp*<sup>1</sup> au sclérite encadré par les deux ourlets de l'internotum et situé à l'extrémité distale du phragma.

Ce muscle a été figuré précédemment (Barlet, 1964, fig. 1, n° 3).

Je ne lui trouve pas d'homologue chez les autres Aptérygotes.

46. Prosterno-paranotal mésothoracique (fig. 1 et 2) : attaché sur l'avant du paranotum mésothoracique ce muscle descend obliquement vers l'avant, passe en dehors des muscles mésothoraciques n°s 80 et 85 et du spino-internotal prothoracique n° 45. Il s'insère, un peu distalement, sur le bord postérieur du grand sternite prothoracique : il est donc bisegmentaire.

Je ne lui vois pas d'équivalent au prothorax, ni chez les Thysanoures. Ses homologues existent au métathorax (n° 52) et au premier segment abdominal (non figuré).

47. Prosterno-internotal mésothoracique (fig. 1) : ce très long élément en bandelette mince traverse obliquement tout le mésothorax. Attaché dorsalement sur le bord latéral de l'internotum précédant le métanotum, il s'insère sur le bord postérieur du prosternum, juste derrière l'insertion du n° 46. Dans la région « intersegmentaire » il est externe par rapport aux muscles transversaux de la spina prothoracique (n°s 45 et 78) et interne par rapport à certains longitudinaux ventraux (n°s 16, 18, 22).

Ce muscle oblique a un homologue au métathorax (n° 53) et au premier segment abdominal (n° 58).

Il est malaisé de décider auquel des muscles obliques du prothorax (n°s 35 et 36) il est homologue. Il paraît mieux correspondre au n° 36, mais ce dernier, comme le n° 35 d'ailleurs, est inséré sur un endosquelette ventral de la tête. En cela ces deux

(11) Je rappelle que les n°s 44, 45, 76, 77 et 78 sont figurés trop longs par suite d'un affaissement de la préparation ayant servi de base au dessin.

muscles prothoraciques peuvent être assimilés aux obliques bisegmentaires de *Lepisma* (au prothorax : n°s 73, 74 ; au méso : n°s 82, 83 ; au méta : n°s 89, 90 ; au premier abdominal : n° 96), de *Lepismachilis* (au prothorax : n° 49 ; au méso : n°s 61, 62, 63 ; au méta : n°s 70, 71) et des Collembolés (Bretfeld, 1963, fig. 5 : ism 1 et ism 2).

Le muscle n° 47 (et ses homologues n°s 53 et 58) du Japygide me semble appartenir à la même catégorie que les muscles précités des autres Aptérygotes, bien que son insertion ventrale ne soit pas située sur un endosquelette : chez tous ces Aptérygotes, et même chez *Campodea* (Carpentier et Barlet, 1951), la spina est reliée à la région pleurale « intersegmentaire » par une pièce endosquelettique sur laquelle s'insèrent les muscles obliques en question. Jusqu'à présent les Japygides sont les seuls Aptérygotes que j'ai trouvés dépourvus de cette liaison. Je pense qu'au cours de l'embryogenèse (12) le muscle n° 47 s'est fixé directement sur l'exosquelette. C'est peut-être aussi à l'absence d'endosquelette dans cette région latérale qu'il faut attribuer la réduction du nombre de muscles obliques. Chez les autres Aptérygotes il y en a au moins deux.

48. Présterno-paranotal mésothoracique (fig. 1 et 2) : attaché contre l'apodème séparant le notum du paranotum il est inséré sur le bord distal du présternite *p*.

Il n'a pas d'équivalent au prothorax ni chez les Thysanoures.

49. Furco-paranotal mésothoracique (fig. 1 et 2) : à première vue ce long muscle cylindrique fort oblique évoque le furco-céphalique n° 43 du prothorax ; inséré comme lui au sommet de la furca il suit un trajet similaire par rapport aux muscles trochantino-notaux et coxo-notaux. Il ne diffère de l'élément prothoracique que par sa portion dorsale attachée au paranotum.

Chez *Lepisma* seul le muscle prothoracique n° 76 pourrait lui être comparé : cependant si l'attache de ce n° 76 est antérieure à

(12) Il se pourrait qu'au cours de celle-ci l'endosquelette apparaisse puis régresse. Je crois en effet que cette portion de l'endosquelette, présente chez les autres Aptérygotes, dérive des dissépiments mésodermiques (voir Barlet, 1967, note 21 p. 123 et note 26 p. 135). Le Japygide est le type d'Aptérygote le plus évolué sous le rapport de la disparition des cloisons dissépimentaires, non seulement ventralement mais aussi dorsalement (plus de trace de pseudophragma).

celles des coxo-notaux dont nous trouvons les homologues chez le Japygide, elle est postérieure à celles de tous les trochantino-notaux et est située sur une région notale trop élevée que pour être paranotale.

Le muscle n° 49 d'*Oncojapyx* n'a pas non plus d'homologue chez *Lepismachilis*.

50. Furco-internotal mésothoracique (fig. 2) : il correspond à son homologue prothoracique n° 44. Son attache dorsale est plus arrondie et moins proche de l'ourlet phragmatique ; sur la fig. 1 elle est seule représentée.

51. Spino-internotal mésothoracique (fig. 2) : la deuxième spina thoracique étant moins développée que la première, cet élément est nettement moins puissant que son homologue prothoracique n° 45. Il appelle les mêmes remarques que lui.

52. Mésosterno-paranotal métathoracique (fig. 1 et 2) : il est semblable à son homologue précédent, le n° 46.

53. Mésosterno-internotal métathoracique (fig. 1) : il ne diffère pas de son homologue n° 47 qui traverse tout le mésothorax.

54. Présterno-paranotal métathoracique (fig. 1) : il est homologue au n° 48 du mésothorax.

55. Furco-paranotal métathoracique (fig. 1) : il ne diffère pas de son homologue mésothoracique n° 49.

56. Furco-internotal métathoracique (fig. 1) : seule son attache dorsale est représentée) : il est homologue aux n°s 44 (prothorax) et 50 (mésothorax).

57. Spino-internotal métathoracique (fig. 1) : la troisième spina thoracique étant moins développée que la précédente, cet élément est moins puissant que son homologue mésothoracique n° 51 et, surtout, que son homologue prothoracique n° 45 (13). Son attache dorsale n'est pas située sur un sclérite particulier.

58. Méta-sterno-uronotal (fig. 1) : il est comparable à ses homologues mésothoraciques n° 47 et métathoracique n° 53.

(13) Je rappelle que les éléments n°s 56, 57, 124, 125, 126, sont figurés beaucoup trop longs.

### Considérations sur la musculature somatique

#### *Muscles longitudinaux dorsaux.*

Tous les muscles de cette catégorie s'attachent directement sur l'exosquelette : il n'y a pas de pseudo-phragma sous-épithéliaux.

Comparée à la musculature longitudinale dorsale des Thysanoures, celle du Japygide est nettement plus simple, plus réduite quant au nombre des éléments, et bien métamérisée. Chez *Lepismachilis* quelques éléments, et chez *Lepisma* de bien plus nombreux, s'étendent sur toute la longueur de deux segments. Chez *Oncojapyx*, seuls les deux longs muscles n°s 1 et 2, traversant le prothorax, montrent la même particularité. Peut-être ces deux éléments tiennent-ils leur longueur de la fusion bout à bout d'éléments segmentaires successifs : j'ai déjà proposé cette explication pour les nombreux muscles bisegmentaires de *Lepisma* (Barlet, 1953, p. 221). A leur sujet, pour expliquer l'absence presque totale de métamérisation, j'émettais l'hypothèse d'un retard possible dans l'achèvement du dos au cours de l'embryogenèse (*ibid.*, p. 220-221). La métamérisation si nette de la musculature dorsale du Japygide m'incite à croire que chez cet Aptérygote la région dorsale se forme aussi rapidement que la ventrale.

L'étude de la musculature longitudinale dorsale de l'abdomen serait certainement pleine d'enseignements pour les spécialistes s'intéressant à la théorie de la segmentation.

La musculature longitudinale dorsale du Japygide n'évoque en rien celle si complexe des Myriapodes Chilopodes étudiée par Rilling (1960), Fuller (1963) et Manton (1964) alors que les plaques tergales offrent une certaine similitude chez les deux types d'Arthropodes. Les mouvements ondulatoires latéraux du Diploure résultent d'un mécanisme musculaire différent de celui des Chilopodes et des Lépismatides.

Tous les muscles du Japygide sont proches du plan médian, proximaux par rapport aux muscles de la région pleurale. Il n'en est pas de même chez *Lepismachilis*, ni chez *Lepisma* où existe même une catégorie particulière d'éléments externes aux dorso-ventraux de la base des pattes (Barlet, 1953, p. 221), éléments qui doivent intervenir dans les mouvements ondulatoires latéraux.

Chez les Thysanoures aucun muscle thoracique ne pénètre franchement dans la tête : les attaches les plus antérieures se si-

tuent sur les régions « occipitale » ou « postoccipitale », cette dernière au moins paraissant bien appartenir à l'avant du prothorax d'après les études de Chaudonneret (1950) et Bitsch (1964), opinion qui est aussi la mienne (Barlet, 1951, p. 259 et 1967, p. 114). Chez le Diploure par contre, les muscles n<sup>os</sup> 1 et 2 pénètrent profondément dans l'arrière de la capsule céphalique, très certainement bien en avant de la limite entre celle-ci et le prothorax ; cette limite, je n'arrive pas à la préciser.

#### *Muscles longitudinaux ventraux.*

Rappelons d'abord que le Japygide est, jusqu'à présent, le seul type d'Aptérygote dépourvu d'endosternite sous-hypodermique latéral dans la région spinale (voir plus haut à propos des muscles n<sup>os</sup> 47 et 53), c'est-à-dire de tige *n* ou de lame *n* : ces formations (restes de dissépinements ?) que montrent les Thysanoures ont ici complètement disparu. A ce point de vue le Japygide est aussi évolué qu'un Ptérygote adulte (14).

Chez les Thysanoures, dans le thorax, tous les muscles longitudinaux ventraux, qu'ils soient rectilignes ou torsadés (Machilides), sont attachés sur des endosquelettes (15) parfois cuticulaires mais surtout sous-hypodermiques (pour *Lepisma*, voir Barlet, 1953, p. 228). Chez le Japygide tous ces muscles ont au moins une de leurs attaches directement sur le plancher sternal, et cette situation rend difficile l'homologation des éléments du Diploure à ceux des Thysanoures.

Comme sa musculature longitudinale dorsale, la longitudinale ventrale du Japygide est très pauvre lorsqu'on la compare à celle des Thysanoures, spécialement à celle si riche de *Lepisma* : chez ce dernier, nous trouvons tous les types d'éléments qu'on peut rencontrer chez les Ptérygotes. Chez le Japygide nous ne voyons par exemple aucun muscle reliant une furca à la suivante, une spina à une furca, une spina à la spina suivante. Chez *Lepisma* existent aussi des muscles reliant une furca à la région « furcillaire » (16) précédente (Barlet, 1953, fig. 1 : n<sup>os</sup> 40 et 48) ou une

(14) Je trouve des endosternites sous-hypodermiques latéraux dans la région spinale chez des larves de Ptérygotes.

(15) Et aussi chez les Collemboles Entomobryides que j'ai disséqués, même dans l'abdomen dont j'ai signalé les endosternites (Barlet, 1951, p. 265).

(16) J'ai réutilisé ce terme à propos d'un Machilide (Barlet, 1967, p. 118). Il aurait pu être déjà employé dès 1951 dans l'étude de *Lepisma*.

spina à la région « furcillaire » suivante (*ibid.*, n<sup>os</sup> 34 et 42). Cette région dans les genres étudiés de Japygides, je crois pouvoir l'identifier à l'invagination pleurosternale située au-dessus de l'angle distal de l'intersternite.

On aurait pu espérer que les muscles longitudinaux ventraux, un peu plus nombreux que les dorsaux, apporteraient quelques précisions au sujet de la limite des segments, mais, pour moi, il n'y a pas encore de réponse nette. Comme annoncé dans l'introduction, la question sera réexaminée dans un travail ultérieur. Je me bornerai ici à quelques constatations. Si l'on considère p. ex. les muscles mésothoraciques n<sup>os</sup> 19 et 20 (n<sup>os</sup> 26 et 27 au mésothorax) la limite entre pro- et mésothorax semble se situer au bord postérieur du sternum portant la spina cuticulaire, donc en avant de l'intersternite. D'autre part le complexe d'attaches des n<sup>os</sup> 16, 18, 21 et 22 (n<sup>os</sup> 23, 25, 28 et 29 au segment suivant) incite à voir la limite entre les segments coïncider avec le bord postérieur de l'intersternite. Or, comme je l'ai rappelé plus haut, j'ai toute raison de voir dans cet intersternite des Japygides une extension d'un soufflet intersegmentaire présent chez tous les autres Aptérygotes étudiés où il est plus ou moins étroit (17). Si le présternite appartient incontestablement au segment qui le suit, l'intersternite ne peut être attribué, d'après les muscles, ni au segment précédent, ni au segment suivant. Un point délicat : si l'intersternite est intersegmentaire comme je le pense, le muscle n<sup>o</sup> 18 (n<sup>o</sup> 25 au segment suivant) serait lui aussi intersegmentaire, ce qui ne paraît pas acceptable, du moins pour un muscle longitudinal. En fait l'attache antérieure du n<sup>o</sup> 18 et l'attache postérieure du n<sup>o</sup> 17 me semble s'être établies secondairement (de même pour les n<sup>os</sup> 25 et 24) : en réalité, au cours des dissections on se trouve d'abord devant une nappe musculaire d'apparence homogène s'étendant de la furca au bord postérieur de l'intersternite ; il faut disséquer bien minutieusement pour s'apercevoir que les fibres supérieures de cette nappe ont un trajet direct (n<sup>os</sup> 16 et 23) et que quelques fibres inférieures s'attachent sur la limite entre spinisternite *ss* et intersternite. Si la fig. 1 n'était pas aussi schématique, le trait représentant le n<sup>o</sup> 16 devrait être

(17) Influencé par les écrits de Denis (1949, p. 166), je l'ai appelé présternite (pr 1) chez *Nicoletia* tout en lui attribuant déjà la valeur de soufflet intersegmentaire (Barlet, 1952, p. 2).

superposé aux n<sup>os</sup> 17 et 18, et le n<sup>o</sup> 23 aux n<sup>os</sup> 24 et 25. Comme pour la région notale l'étude de la musculature ventrale de l'abdomen devrait permettre de comprendre la segmentation.

A l'avant du prothorax nous avons vu que les n<sup>os</sup> 12 et 14 confirment notre interprétation (Barlet et Carpentier, 1962) de la région collaire. Les muscles n<sup>os</sup> 13 et 15 pénètrent, eux, profondément dans la tête contrairement aux muscles similaires des Thysanoures.

Chez *Lepisma*, toute la musculature longitudinale ventrale forme une nappe, une sorte de diaphragme, recouvrant le système nerveux, surtout aux méso- et métathorax. Chez le Machilide la même musculature est plus latérale. Il en est de même chez le Japygide où elle semble organisée pour permettre des mouvements serpentiformes facilités par la présence des paires de sclérites intersternite-présternite.

Une comparaison avec la très riche musculature ventrale des Chilopodes (v. p. ex. les fig. 41, 42, 50, 51 de Manton, 1965) ne nous permet aucune homologation intéressante.

#### *Muscles dorso-ventraux.*

Dès le premier coup d'œil sur la figure 1 on remarque la richesse du prothorax par rapport aux deux autres segments thoraciques en éléments de cette catégorie. Les grands obliques n<sup>os</sup> 33, 34, 35 et 36, auxquels s'associe le pleuro-sternal n<sup>o</sup> 41, interviennent vraisemblablement dans les mouvements effectués par la tête lors du fouissement. Je suppose qu'ils tirent vers l'arrière la tête qui, lorsque cesse leur action, est relancée en avant par les plaques tergales et sternales thoraciques agissant comme des ressorts : il faut remarquer en effet que dorsalement et ventralement, contrairement aux autres Aptérygotes, aucune membrane souple ne relie la tête au prothorax. Il est possible aussi que l'ensemble tête-prothorax soit lui-même lancé en avant lorsque cesse la contraction des muscles longitudinaux ventraux (n<sup>os</sup> 19 et 20 p. ex.), les intersternite et présternite agissant également comme des ressorts. Ces suppositions demandent évidemment à être confrontées avec des observations directes sur l'animal vivant.

Au prothorax encore, si le Japygide est plus riche que les Thysanoures en muscles obliques, il l'est aussi en éléments dorso-ventraux dans la région « collaire » (n<sup>os</sup> 33, 34, 37, 38, 39 et 40).

Aux mésothorax et métathorax d'*Oncojapyx*, les muscles sont un peu moins nombreux que chez *Lepisma* et *Lepismachilis*, moins puissants aussi, certains même paraissent vestigiaux (n<sup>os</sup> 47, 53). On y voit comme chez les Thysanoures des furco-internotaux (n<sup>os</sup> 44, 50, 56) et des furco-(para)notaux (n<sup>os</sup> 49, 55) bien que ces derniers ne paraissent pas absolument homologables à ceux de *Lepisma*. Le Japygide possède deux catégories d'éléments absentes chez les Thysanoures : des présterno-paranotaux (n<sup>os</sup> 48, 54) et des spino-internotaux (n<sup>os</sup> 45, 51 et 57), ces derniers me paraissant depuis longtemps (Barlet, 1964, p. 145) particuliers aux Japygides. Quant aux sterno-paranotaux (n<sup>os</sup> 46, 52) et les grands obliques bisegmentaires (n<sup>os</sup> 47, 53, 58 à l'abdomen), nous avons vu plus haut la difficulté de les homologuer à des éléments des Thysanoures parce que leur attache inférieure porte directement sur la cuticule et non sur un endosquelette sous-hypodermique ; malgré cette différence les grands obliques (prothorax : n<sup>o</sup> 36 ? ; méso : n<sup>o</sup> 47 ; méta : n<sup>o</sup> 53 ; premier abdominal : n<sup>o</sup> 58), ici vestigiaux, me paraissent être les homologues de ceux qu'on retrouve chez tous les Aptérygotes étudiés comme je l'ai déjà indiqué dans la discussion relative au muscle n<sup>o</sup> 47. Qu'ils appartiennent ou non à la même catégorie que leurs homologues probables, comme eux, ils suscitent la même réflexion : absents chez les Ptérygotes adultes et même larvaires, ils constituent peut-être la seule preuve, à ma connaissance, de l'aptérisme primitif des Aptérygotes, leur présence paraissant incompatible avec le vol (voir déjà Barlet, 1948 [1950], p. 539).

Chez les Chilopodes les muscles dorso-ventraux verticaux et obliques sont bien plus nombreux et plus puissants que chez les Aptérygotes : il y en a des courts et des très longs, des segmentaires et des plurisegmentaires ; les uns sont inclinés d'avant en arrière (comme les grands obliques du Japygide) et les autres d'arrière en avant. Ces derniers, qui ne sont pas du tout homologables aux furco-paranotaux d'*Oncojapyx*, sont plus puissants que les premiers. En bref pour cette catégorie de muscles, comme pour les longitudinaux dorsaux et ventraux, la constatation est la même : il y a une très grande différence dans le plan d'organisation des Chilopodes et des Japygides étudiés.

## Les muscles à la base des pattes

## PROTHORAX :

## A. Muscles de l'anapleure et de la catapleure.

59. Anapleuro-céphalique : ce long muscle assez épais est inséré sur l'angle le plus proximal de l'anapleurite. Il est attaché sur l'arrière de la paroi latérale de la capsule céphalique.

Je ne lui trouve pas d'équivalent chez *Lepisma*.

60. Anapleuro-notal antérieur : l'attache dorsale de ce muscle assez étroit est la plus antérieure de celles des dorso-ventraux fixés au pronotum. Le muscle est inséré sur l'angle du rebord antérieur de la membrane surmontant l'anapleurite latéral.

Il existe aux méso- et métathorax de *Campodea*.

Je ne lui vois aucun homologue certain chez *Lepisma*.

Il appartient peut-être au même groupe que le n° 173 du prothorax du Thysanoure qui est cependant nettement épisternal. Il en va de même pour le n° 178 du mésothorax de *Lepisma*. Il est plus plausible que le muscle du Japygide appartienne au même groupe que le n° 179 du mésothorax de *Lepisma*.

61. Anapleuro-notal latéral : plus court que le précédent il est inséré sur une légère élévation de la paroi membraneuse surmontant l'anapleurite latéral.

Il est plus comparable que le précédent au n° 179 du mésothorax de *Lepisma*.

62. Pleuro-notal postérieur (fig. 1 et 2) : je pense que les deux faisceaux schématisés sur la figure 2 appartiennent à un même muscle originel qui se serait subdivisé inférieurement suite à l'expansion (18) de la région postpleurale z : le second faisceau est inséré sur le bord supérieur de ce sclérite z et le premier, plus étroit, sur la limite entre ce sclérite et l'arrière de l'anapleurite latéral. L'attache dorsale commune est située sur le bord antérieur de l'internotum *in* précédant le mésonotum. Cette attache est très proche du plan médian. Très singulier également me paraît le trajet de ce muscle par rapport à différents dorso-ventraux obliques : la figure 1 (où il est schématisé par un seul trait) mon-

(18) Même remarque qu'à propos des n°s 38 et 39.

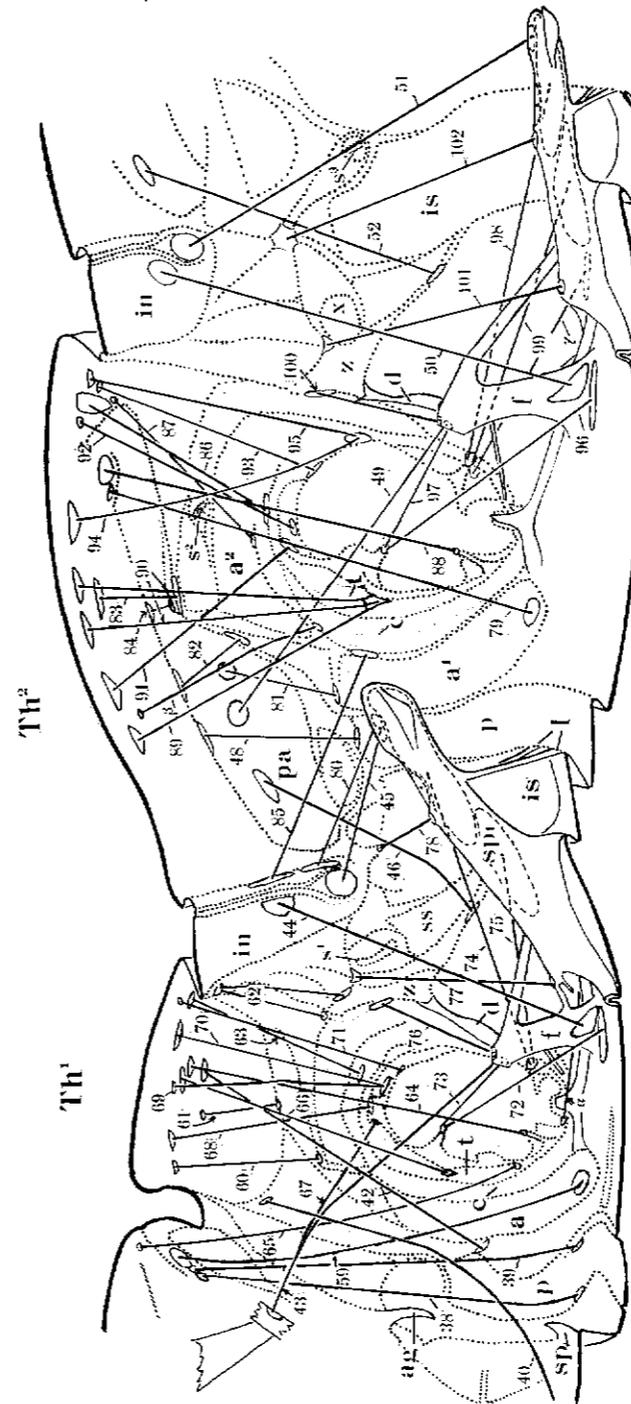


FIG. 2. — Schéma de la musculature s'insérant à la base des pattes et à la pleure des pro- et mésothorax — Moitié droite. L'endosternite postcéphalique n'a pas été figuré (voir fig. 1). De la coxa seul le cadre supérieur est représenté.

tre qu'il est externe par rapport aux n<sup>os</sup> 1, 36 et 41 et interne par rapport aux n<sup>os</sup> 3, 4 et 35. Je n'ai rien vu de semblable chez les autres Aptérygotes.

Une dernière observation à propos de ce muscle : l'insertion de son faisceau postérieur est très proche de celle du muscle stigmatique n<sup>o</sup> 77. Ces deux éléments pourraient agir de concert sur le stigmate. Je constate qu'aux méso- et métathorax le stigmate n'existe pas à cet endroit (sclérite  $\alpha$ ) et qu'il n'y a aucun équivalent du prothoracique n<sup>o</sup> 62.

63. Catapleuro-notal : ce muscle en étroite bandelette est attaché fort postérieurement sur le pronotum. Son insertion exacte a été bien difficile à préciser chez *Oncojapyx* : elle paraît située latéralement sur l'étroite membrane entre l'anapleurite et le trochantin, région qui ne peut être que la catapleure. Chez *Heterojapyx* cette membrane est moins étroite et le muscle y est fixé tout juste en-dessous du bord inférieur de l'anapleurite latéral : le muscle n<sup>o</sup> 63 est donc bien catapleural, le seul au prothorax.

Il existe chez *Campodea* ; son attache dorsale est située sur un postnotum différencié.

Je ne lui vois pas d'équivalent chez *Lepisma*.

#### B. Muscles du trochantin.

64. Trochantino-notal proximal : ce long élément est une bandelette se rétrécissant inférieurement, à son lieu d'insertion sur le grêle tendon appliqué contre le rebord proximal de la coxa. Dorsalement il est attaché au début de la seconde moitié du pronotum.

Il existe aux méso- et métathorax de *Campodea*.

Il est homologue au n<sup>o</sup> 147 du prothorax de *Lepisma* (n<sup>o</sup> 151 au mésothorax, n<sup>o</sup> 155 au métathorax). Il correspond aussi aux n<sup>os</sup> 90, 92 et 94 de *Lepismachilis*.

65. Trochantino-céphalique : c'est un élément extrêmement grêle. Attaché sur la paroi latérale de l'arrière de la capsule céphalique, il est accolé, sur la plus grande partie de son trajet, à l'anapleuro-céphalique n<sup>o</sup> 59. Il est inséré dans la rigole trochantinienne un peu plus distalement que le muscle précédent.

Il paraît bien homologue au trochantino-postoccipital n<sup>o</sup> 146 de *Lepisma*.

Chez *Campodea*, un très grêle muscle relie le même lieu d'insertion à un sclérite « cervical ».

#### C. Muscles de la coxa.

On peut distinguer six coxo-notaux (n<sup>os</sup> 66 à 71), un coxo-sternal (n<sup>o</sup> 72) et trois coxo-endosternaux (n<sup>os</sup> 73 à 75).

66. Coxo-notal proximal : il m'a été difficile de localiser avec certitude l'insertion de cet élément chez *Oncojapyx* où je pouvais aussi bien l'attribuer au trochantin qu'à la coxa. Chez *Heterojapyx* je le vois inséré sur la membrane entre le trochantin et la coxa, tout près du cadre supérieur de cette dernière.

Je ne lui vois pas d'équivalent chez *Lepisma* ni chez *Lepismachilis*.

67. Coxo-céphalique : cette bandelette très étroite est difficile à apercevoir car elle se confond avec le furco-céphalique n<sup>o</sup> 73.

Cet élément est inséré sur le bord antérieur de l'expansion distale du cadre coxal. Dorsalement il est donc attaché sur l'endosquelette céphalique comme le n<sup>o</sup> 73.

Chez *Campodea*, un énorme coxo-céphalique suit un trajet similaire : inséré sur la même protubérance coxale, il s'enfonce très en avant dans la tête (19).

Je ne lui vois pas d'homologue chez *Lepisma*. Chez *Lepismachilis*, le n<sup>o</sup> 96 est coxo-céphalique mais il est nettement épisternal.

68. Premier coxo-notal distal : inséré sur le sommet de l'expansion distale du cadre coxal il est attaché au premier tiers du pronotum.

Il pourrait être homologué au n<sup>o</sup> 130 de *Lepisma*.

Chez *Heterojapyx* il est subdivisé en deux faisceaux, le postérieur étant plus grêle que l'antérieur.

69. Deuxième coxo-notal distal : il est fort grêle et confondu avec le muscle suivant sur les deux tiers inférieurs de son trajet.

70. Troisième coxo-distal : plus large et plus puissant que le précédent il est inséré conjointement avec lui sur le cadre coxal en arrière de l'expansion latérale.

(19) De même chez le Collembol *Tomocerus plumbeus*.

Aucun de ces deux éléments ne me paraît avoir d'équivalent chez *Lepisma*.

71. Coxo-notal postérieur : fort grêle, cet élément est inséré sur le cadre coxal en arrière des deux précédents ; son attache sur le pronotum est fort postérieure. Je n'ai pas vu son homologue chez *Heterojapyx*.

Il me paraît homologue au n° 131 de *Lepisma* (n° 136 au mésothorax, n° 141 au métathorax) ou à l'un des n°s 99 et 100 du prothorax de *Lepismachilis*.

72. Coxo-sternal : ce muscle est une nappe en forme de long triangle. Il est attaché proximalelement le long de la ligne médiane du basisternite triangulaire, en face du pied furcal *f*. Son insertion est située sur une projection épineuse du cadre coxal antérieur.

Chez *Lepisma* existe aussi, à chaque segment, un coxo-sternal (les n°s 103, 109 et 115). Si l'attache médioventrale (surtout celle du prothoracique n° 103 de *Lepisma*) peut paraître semblable chez les deux Aptérygotes, il n'en est pas de même de l'insertion distale : chez *Lepisma* elle est située sur la partie postérieure du cadre coxal, sur le « méron ». Aucune homologation ne me paraît donc possible. Ce muscle de *Lepisma* se retrouve chez *Campodea* et non celui d'*Oncojapyx*.

73. Coxo-furcal : cette bandelette musculaire relie le sommet de la furca sous-épithéliale à la projection épineuse du cadre antérieur de la coxa ; son insertion est donc proche de celle du muscle précédent.

Il existe chez *Campodea* aux méso- et métathorax.

Cet élément ne peut être homologué aux coxo-furcaux n°s 102, 108 et 114 de *Lepisma* pour la même raison que celle invoquée à propos du muscle précédent : chez *Lepisma* l'insertion de ces coxo-furcaux est bien plus postérieure.

74. Premier coxo-spinal.

75. Second coxo-spinal : bien que nettement distincts, ces deux éléments peuvent être traités ensemble. Ils constituent les plus puissants massifs musculaires du segment. Leurs énormes attaches tapissent pratiquement toute la surface latérale de la spina, l'attache du second englobant l'ailette latérale de l'extrémité postérieure de cette spina. Les deux muscles sont insérés sur

un important tendon de la région membraneuse de l'arrière de la coxa.

Chez *Lepisma* nous trouvons aussi au moins un coxo-spinal postérieur puissant dans chaque segment (n°s 105, 111 et 117), mais dont l'insertion à la coxa est plus latérale, plus distale, que celles des coxo-notaux postérieurs dont le seul homologue chez le Japygide est le n° 12. Il n'est donc pas possible d'homologuer ces coxo-spinaux des deux Aptérygotes. Pour la même raison on doit exclure une homologation avec le puissant coxo-spinal prothoracique n° 85 et le grêle mésothoracique n° 87 de *Lepismachilis*. Ce muscle des Thysanoures, et non celui d'*Oncojapyx*, se retrouve, plus grêle, chez *Campodea*.

#### D. Muscles endosterno-pleuraux.

76. Furco-pleural : (en réalité il est bien plus court qu'il ne le paraît sur la fig. 2). Il relie la face latérale du sommet de la furca à l'extrémité postérieure de l'anapleurite qui est contigu au sclérite postpleural *z*.

Ce muscle double la bride anapleurale *d*.

Je ne lui vois pas d'homologue chez *Lepisma* ni chez *Lepismachilis*.

77. Muscle stigmatique : (repris sur la fig. 1 mais sans numérotation) pas très puissant, il relie le bord antérieur du sclérite stigmatifère à l'avant de la gaine sous-épithéliale de la spina. Il a été figuré précédemment (Barlet, 1964, fig. 1, n° 1). Je signalais à son propos (*ibid.*, p. 145) que je n'en avais pas trouvé d'équivalent chez les autres Aptérygotes. Dans mon travail de 1967 sur *Lepismachilis* je figure (fig. 1, *s*) un grêle élément reliant le premier stigmatite à l'aile latérale de l'endosternite prothoracique. Comme cette partie de l'endosquelette du Machilide appartient au domaine furcal et comme d'autre part son premier stigmatite me paraît intersegmentaire alors que celui du Japygide appartient à l'arrière du segment (Barlet et Carpentier, 1962, p. 115), le présent muscle n° 77 ne peut être homologué au muscle stigmatique *s* du Machilide. Chez le Diploure ce muscle, près de son attache pariétale, passe sous la grosse trachée se dirigeant vers le prothorax ; une fibre de ce muscle est attachée à la trachée.

78. Spino-interpleural : inséré sur la gaine sous-hypodermique spinale, à l'aplomb des tigelles spinales *l*, ce muscle est attaché

latéralement au point de convergence d'une série de plis de la région pleurale de l'anneau « intersegmentaire » dans lequel ce muscle est entièrement situé.

Dénoté second muscle endosterno-pleural dans le travail de 1964 (fig. 1, n° 2) je le crois homologue à la tige *n* de l'endosternite d'autres Aptérygotes.

## MÉSOTHORAX :

### A. Muscles de l'anapleure et de la catapleure.

79. Anapleuro-notal proximal : c'est un élément long, cylindrique, plus épais inférieurement que supérieurement. Attaché vers l'arrière du mésonotum sur une sclérisation circulaire située vers l'extrémité de l'ourlet paranotal, il descend obliquement vers l'avant et s'insère sur l'angle le plus proximal de l'anapleurite antérieure *ap* 1, exactement de la même manière que l'anapleuro-céphalique n° 59 du prothorax.

Evidemment, ces deux muscles ne sont cependant pas homologues. Au métathorax je lui attribue le n° 103.

Jusqu'à présent je n'en ai pas trouvé l'homologue chez les autres Aptérygotes sauf chez *Campodea* où il existe, plus grêle, aux trois segments thoraciques.

Chez *Heterojapyx*, ce muscle est tout à fait semblable ; il présente une curieuse particularité chez *Diplajapyx humberti* GRASSI, dont le squelette externe montre un relief plus tourmenté que celui d'*Oncojapyx* : ce muscle y est recoupé par une invagination épineuse du bord supérieur du sclérite stigmatique suprapleural, un peu en avant du stigmate *s*<sub>2</sub>. Le muscle est donc constitué de deux parties successives chez *Diplajapyx*, ce qui me semble être un caractère primitif : en effet sur des coupes microscopiques d'un *Oncojapyx* très jeune je retrouve la même disposition (20).

(20) Le muscle définitif de l'adulte serait donc formé de deux muscles mis bout à bout. Cela semble plus étonnant pour un muscle segmentaire que pour des muscles longitudinaux tels que ceux apparemment bisegmentaires de *Lepisma* (Barlet, 1953, pp. 220-221). En fait ce muscle n° 79 présente la même structure que plusieurs éléments très latéraux des Chilopodes. Ne considérons que *Litobius* (Rilling, 1960, fig. 5, p. 61) : dans le segment VII nous trouvons le VIII 10 (tergo-pleuro-furcoïdaler Muskel, p. 61) et le n° 15 (même dénomination) décrit p. 62 et 64 ; ces muscles ont plusieurs attaches successives.

*Lepisma* ne montre aucun muscle homologue. Chez *Lepismachilis*, (Barlet, 1967, fig. 3) au mésothorax, le seul muscle sternonotal du thorax, le n° 64, paraît fort semblable : son insertion est située sur l'extrémité proximale de l'anapleure et son attache notale occupe la même position relativement à celles des pleuro-notaux et coxo-notaux. Le muscle n° 79 d'*Oncojapyx* n'est cependant pas homologue au n° 64 de *Lepismachilis* : chez ce dernier le muscle en question est tout à fait postérieur à tous les trochantino-notaux alors que chez le Japygide il est antérieur au trochantino-notal n° 88, homologue, lui, au n° 92 de *Lepismachilis*.

80. Anapleuro-internotal : ce muscle en forme de bande relie le bord antérieur distal de l'anapleurite *a*<sub>1</sub> (21) à l'internotum où son attache est située en arrière de l'ourlet phragmatique postérieur. Il n'a aucun équivalent au prothorax. Au métathorax c'est le n° 104.

Chez *Heterojapyx* ce muscle est une puissante nappe.

Chez *Lepisma* je ne lui vois pas d'homologue. Le n° 175 (quatrième anapleuro-notal antérieur) du prothorax est attaché au sclérite postoccipital mais est inséré au sommet du pleuron.

81. Anapleuro-paranotal proximal : ce muscle est très incliné, presque horizontal, et cylindrique dans sa partie supérieure. Attaché fort latéralement sur le paranotum il passe dans la dépression de la membrane bordant antérieurement l'arc anapleural, entre les deux anapleurites *a*<sub>1</sub> et *a*<sub>2</sub>, et il s'insère, en passant extérieurement au furco-paranotal n° 49 et au coxo-notal n° 89, sur le bord distal de l'anapleurite antérieure *a*<sub>1</sub>.

Au métathorax c'est le n° 105.

Il n'y a aucun équivalent au prothorax ni chez *Lepisma*. Je lui en vois un chez *Campodea*.

82. Premier anapleuro-paranotal distal : cette assez courte nappe rectangulaire est attachée contre le bord inférieur de l'apodème longitudinal notal limitant le paranotum ; il est inséré sur la membrane antérieure à l'anapleurite distale *a*<sub>2</sub>.

Il n'a pas d'équivalent au prothorax. Au métathorax : n° 106.

(21) Cette insertion n'est pas représentée sur la figure 2 : elle est masquée par l'extrémité postérieure de la spina prothoracique.

83. Anapleuro-notal distal : cet élément rectangulaire comme le précédent est attaché au-dessus de l'apodème paranotal. Il est inséré sur l'angle antérieur supérieur du sclérite stigmatifère suprapleural. Il m'est dès lors très difficile de considérer celui-ci comme d'origine notale : nous aurions alors un muscle intranotal, ce qui ne me paraît pas concevable (22). Le sclérite stigmatifère semble donc appartenir à l'arc pleural supérieur, c'est-à-dire à l'anapleure. Il en est de même au métathorax où j'attribue le n° 107 au muscle homologue.

Au prothorax le muscle n° 60, plus étroit, est inséré sur l'angle antérieur de la membrane surmontant l'anapleurite latéral. L'insertion des deux muscles étant semblable, ils doivent être homologues et la membrane bordant supérieurement l'anapleurite au prothorax doit être équivalente à la région stigmatique du mésothorax.

Chez *Dipljapyx humberti* et surtout chez *Heterojapyx*, la configuration, au prothorax, de toute la région latérale du pleuron est très semblable à celle du mésothorax d'*Oncojapyx* mais, évidemment, on n'y voit pas de stigmat. Au mésothorax d'*Heterojapyx*, un muscle comme le présent n° 83 d'*Oncojapyx* est inséré sur le bord supérieur du sclérite stigmatique mais un autre muscle, d'aspect semblable le masque proximatement et est inséré directement sur l'angle antérieur de l'anapleurite.

84. Second anapleuro-paranotal distal : c'est le plus court de tous les muscles pleuro-notaux. Il est plus distal que le précédent et masqué par lui. Il est un peu incliné vers l'avant. Il existe aussi chez *Heterojapyx* mais est encore plus court, n'atteignant même pas l'apodème supérieur du paranotum. Au métathorax : n° 108.

Les deux derniers muscles décrits (trois chez *Heterojapyx*), suspenseurs de la pleure, semblent appartenir à la même catégorie que les n°s 179 (mésothorax), 183 et 184 (métathorax) de *Lepisma* et que les n°s 116 (mésothorax) et 121 (métathorax) de *Lepismachilis* (Barlet, 1967, fig. 3). Cependant le n° 84 d'*Oncojapyx* me paraît pouvoir être homologué au muscle intraparanotal n° 117

(22) J'ai déjà fait la même remarque à propos d'un muscle intraparanotal des Machilides (1950, p. 185). Larsen (1966, p. 78) tient le même raisonnement à propos de son  $M_{12}$  qui relie le sommet de la cryptopleure au pro-notum chez les Coléoptères.

du mésothorax (n° 122 au métathorax) de *Lepismachilis* (*ibid.*, fig. 1).

85. Catapleuro-internotal : cette nappe à longue attache sur l'internotum, au-dessus de celle du n° 80, est inséré sur le bord antérieur de la catapleure. Au métathorax c'est le n° 109.

Il est beaucoup plus étroit chez *Heterojapyx* où, par contre, existe, un peu plus distalement, un très grêle catapleuro-notal, noté  $\beta$  sur la figure 2.

Sans équivalent au prothorax d'*Oncojapyx*, il est peut-être homologue aux n°s 160 (mésothorax) et 166 (métathorax) de *Lepisma*.

86. Premier catapleuro-notal latéral : cet élément assez puissant offre une difficulté quant à la localisation de son insertion vu l'agencement très particulier du trochantin, de la catapleure et de l'anapleure dans cette région.

Ici encore l'examen d'*Heterojapyx* m'a apporté la précision qui me manquait : ce muscle est catapleural comme son homologue prothoracique n° 63 et métathoracique n° 110.

Il n'a pas d'homologue chez *Lepisma* dont il évoque cependant le trochantino-notal postérieur n° 152.

87. Second catapleuro-notal latéral : plus grêle que le précédent il lui est étroitement accolé mais son insertion est un peu plus antérieure et plus proche du bord inférieur de l'anapleurite latéral  $a_2$ . Il n'a pas d'équivalent au prothorax. Au métathorax : n° 111.

Je ne l'ai vu ni chez *Heterojapyx* ni chez *Lepisma*.

Chez *Campodea* je retrouve au mésothorax le même complexe constitué ici par les n°s 86 et 87.

#### B. Muscle du trochantin.

88. Trochantino-notal : il est en tous points semblable à son homologue prothoracique n° 64. Il suit le même trajet que l'anapleuro-notal n° 79 et est attaché sur une petite sclérification circulaire du mésonotum.

Au métathorax : n° 112. Il existe chez *Campodea*.

Il correspond aux n°s 147 (prothorax), 151 (mésothorax) et 155 (métathorax) de *Lepisma* ainsi qu'aux n°s 90 (prothorax) et 92 (mésothorax) de *Lepismachilis*.

C. *Muscles de la coxa.*

89. Premier coxo-notal proximal : attaché vers l'avant du mésonotum, il descend obliquement vers l'arrière, et s'insère conjointement avec le muscle suivant, n° 90, sur un tendon rectangulaire s'élevant sur la membrane entre le trochantin et le cadre coxal. Il n'a pas d'homologue au prothorax. Au métathorax : n° 113.

Chez *Lepisma* il n'y a pas de coxo-notaux dans cette région apparemment épisternale. Le présent muscle d'*Oncojapyx* me semble homologue aux n°s 95 (prothorax), 101 (mésothorax) et 105 (métathorax) de *Lepismachilis*.

90. Second coxo-notal proximal : deux faisceaux très nets constituent ce puissant élément dont l'insertion est commune avec celle du muscle précédent. Son faisceau postérieur est homologue au prothoracique n° 66. Au métathorax : n° 114. Il existe chez *Campodea*.

Il n'y a pas d'équivalent chez *Lepisma* ni chez *Lepismachilis*.

91. Premier coxo-notal distal : il est plus puissant et un peu plus incliné que son homologue prothoracique n° 68. Au métathorax : n° 115. Il existe chez *Campodea*.

Chez *Heterojapyx* ce muscle comporte deux faisceaux : l'antérieur est très grêle par rapport au postérieur.

Par son insertion sur le sommet latéral de la coxa, et les rapports de son attache avec les attaches environnantes, il est homologue aux n°s 135 (mésothorax) et 140 (métathorax) de *Lepisma* ainsi que, vraisemblablement, aux n°s 102 (mésothorax) et 106 (métathorax) de *Lepismachilis*.

92. Deuxième coxo-notal distal : cet élément est grêle et sur la plus grande partie de son trajet il est accolé aux catapleuro-notaux n°s 86 et 87 dont il a été bien difficile de le distinguer. Au métathorax : n° 116. Il n'a pas d'homologue prothoracique. Il ne correspond à aucun muscle de *Lepisma* mais peut-être aux n°s 103 (mésothorax) et 107 (métathorax) de *Lepismachilis*.

Je n'ai pas vu d'équivalent chez *Heterojapyx*.

93. Troisième coxo-notal distal : assez grêle il est inséré sur le cadre coxal en arrière de la proéminence latérale de ce dernier. Son attache dorsale est située dans le secteur tout à fait postérieur du mésonotum.

Il est vraisemblablement homologue au prothoracique n° 71. Je n'ai pas trouvé son équivalent chez *Heterojapyx*. Au métathorax : n° 117.

Par ses attache et insertion, il est homologue aux n°s 131 (prothorax), 136 (mésothorax) et 141 (métathorax) de *Lepisma*, et peut-être aussi au n° 97 (prothorax) de *Lepismachilis*.

94. Premier coxo-notal postérieur : assez oblique d'avant en arrière ce muscle relativement puissant est attaché au même niveau que le coxo-notal n° 90 et immédiatement en arrière de lui. Son insertion, commune avec celle du muscle suivant, est la plus postérieure des dorso-ventraux et se trouve sur l'angle postérieur du cadre coxal. Je ne vois pas d'élément homologue au prothorax. Au métathorax : n° 118.

Il existe chez *Campodea*.

Il correspond aux n°s 132 (prothorax), 137 (mésothorax) et 141 (métathorax) de *Lepisma* et, très vraisemblablement, aussi au grêle n° 99 (prothorax) de *Lepismachilis*, ainsi qu'aux n°s 104 (mésothorax) et 108 (métathorax) du même *Thysanoure*.

95. Second coxo-notal postérieur : plus faible que le précédent et inséré comme lui, il est attaché tout à l'arrière du mésonotum. Je ne lui vois pas d'homologue au prothorax. Au métathorax : n° 119.

Il existe chez *Campodea*.

Il correspond aux n°s 133 (prothorax), 138 (mésothorax) et 143 (métathorax) de *Lepisma* et probablement aussi au dernier coxo-notal prothoracique de *Lepismachilis*, le n° 100.

96. Coxo-sternal : il est tout à fait semblable à son homologue prothoracique n° 72 et appelle les mêmes remarques quant à l'équivalence possible avec un muscle de *Lepisma*. La figure 1 montre que ses relations avec les muscles longitudinaux ventraux ne sont pas semblables à celles qui existent au prothorax ; il y a déjà été fait allusion plus haut, au sujet des muscles.

Au métathorax : n° 120.

Chez *Heterojapyx* existe un second coxo-sternal,  $\gamma$  sur la figure 2, dont l'attache est située sur le sternum tout contre l'apodème médian de l'Y sternal.

97. Coxo-furcal : il ne diffère pas de son homologue prothoracique n° 73. Au métathorax : n° 121. Il existe chez *Campodea*.

Chez *Heterojapyx*, au prothorax, les n°s 72 et 73 ont une insertion commune, comme chez *Oncojapyx*; au mésothorax les insertions de 96 et 97 sont séparées; le n° 97 est fixé sur une forte sclérisation s'élevant verticalement du cadre coxal. Ce même muscle est cylindrique et très puissant.

98. Premier coxo-spinal.

99. Second coxo-spinal: ces deux éléments correspondent à leurs homologues prothoraciques n°s 74 et 75; ils sont cependant un peu moins puissants, la deuxième spina étant moins développée que la première. Au métathorax: n°s 122 et 123.

#### B. Muscles endosterno-pleuraux.

100. Furco-pleural: il est semblable à son homologue prothoracique n° 76.

Au métathorax: n° 124 (fig. 1).

101. Muscle stigmatique: (repris sur la fig. 1 sans numérotation) la dénomination de cet élément peut paraître anormale; je la lui ai attribuée parce qu'il ne diffère absolument pas de son homologue prothoracique n° 77 ni par son attache sur la crête de la spina, ni par son insertion à la paroi pleurale: cette dernière insertion, dans les deux segments (et au métathorax: n° 125, fig. 1), est réalisée sur une petite protubérance à la jonction du posttergite (ou postnotum), d'un sclérite postpleural z et d'un sclérite (noté X au mésothorax) surmontant l'aile latérale du spinisternite ss. Au prothorax le sclérite visiblement homologue au sclérite mésothoracique X porte le premier stigmat, s<sub>1</sub>, ou stigmat postsegmentaire du Japygide (Barlet et Carpentier, 1961, p. 115).

Ce muscle et son homologue prothoracique n° 77, ainsi que le n° 45 et son homologue mésothoracique n° 77, ainsi que le n° 45 et son homologue mésothoracique n° 51, me paraissent particuliers aux Japygides (Barlet, 1964, p. 145).

102. Spino-interpleural: homologue au prothoracique n° 78, il est plus épais que lui et, sur la figure 2, son insertion montre mieux sa situation au centre de convergence d'une série de plis de la paroi pleurale de l'anneau « intersegmentaire ». Au métathorax: n° 126 (fig. 1).

Comme son homologue prothoracique, il était dénommé second muscle endosterno-pleural dans le travail de 1964 (fig. 1, n° 2) et assimilé à la tigelle intersegmentaire n de l'endosternite d'autres Aptérygotes.

#### Considérations sur la musculature de la base des pattes

##### *Muscles des arcs pleuraux (anapleure et catapleure).*

Envisageons d'abord le mésothorax où l'anapleure est plus complètement développée qu'au prothorax et où la musculature n'est pas influencée par la proximité de la tête.

Sur l'anapleure s'insèrent six muscles pleuro-notaux (n°s 79 à 84); seuls les muscles suspenseurs du sommet du pleuron (n°s 83 et 84) peuvent être homologués à l'un des quatre éléments anapleuro-notaux de *Lepisma* (Barlet, 1954, fig. 2, n° 179). Un seul des quatre muscles distaux d'*Oncojapyx*, le n° 83, s'attache sur le notum proprement dit, les autres étant paranotaux. Le n° 84 présente un intérêt: il est, pour moi, homologue au muscle intraparanotal des Machilides (Barlet, 1950, fig. 3 et 4, Pl-Nt; 1967, fig. 1, n°s 117 et 122) qui marque la limite entre notum proprement dit et paranotum en l'absence de toute différenciation dans les sclérites.

La catapleure étroite, mal différenciée distalement ne porte, chez *Oncojapyx*, que trois muscles: les n°s 85, 86 et 87, alors que nous en trouvons six chez *Lepisma*. Ici aussi un seul élément du Japygide, le n° 85, peut, à la rigueur, être homologué à l'un des muscles (le n° 160) du Thysanoure.

Si nous examinons maintenant le prothorax nous repérons un anapleuronotal céphalique, le n° 59, assez aberrant, et deux anapleuro-notaux, les n°s 60 et 61 comparables à des éléments du mésothorax; un quatrième muscle, le n° 62, est lui aussi très spécial et n'a pas encore été vu chez les autres Aptérygotes. La catapleure ne porte qu'un seul muscle, le n° 63. Dans le prothorax, les deux arcs pleuraux sont plus réduits qu'au mésothorax et leur musculature s'est appauvrie. Le même phénomène a été constaté chez *Lepisma* (Barlet, 1954, p. 320).

Remarquons l'absence, à tous les segments, de coxo-pleuraux alors qu'il en existe un aux méso- et métathorax de *Lepisma*, ainsi que l'absence de tout trochantéro-pleural, catégorie bien représentée chez les Thysanoures et les Collembolés.

*Remarques sur la pleure et les stigmates.*

Dans notre travail (Carpentier et Barlet, 1959) où nous comparions la base du membre des Insectes Aptérygotes à celle de Crustacés Malacostracés (*Anaspides*, *Penaeus*) nous arrivions à la conclusion que chez ces derniers, l'article basilaire du membre le plus proche du plancher sternal, c'est-à-dire le précoxopodite, pouvait être homologué à l'arc catapleural constituant la partie inférieure du pleuron des Aptérygotes et des Ptérygotes. Quant à l'arc anapleural qui surmonte l'arc catapleural, et qui est encore différencié chez les Ptérygotes inférieurs et de plus en plus développé chez les Ptérygotes supérieurs, nous ne pouvions le faire dériver d'un article de la patte qui fût intermédiaire entre le précoxopodite et le plancher sternal. Dans celui-ci, distalement, là où il se relie au tergite, nous retrouvions des caractéristiques de l'anapleure des Insectes inférieurs (*Ibid.*, p. 111 et 113). Il semble donc que la région anapleurale doit avoir été, en principe, étrangère au membre, ou plutôt, que cette région n'a été rien d'autre que la paroi du segment au sein de laquelle l'appendice naissant a fait saillie vers l'extérieur. En admettant une distinction originelle de l'anapleure à partir de la paroi primitive, nous ne pensons pas pour cela que cette future portion supérieure du pleuron des Insectes a été d'origine notale : il est bien plus vraisemblable qu'elle a été sternale comme le montre le crustacé archaïque *Anaspides* (Carpentier et Barlet, J., 1959, p. 113 et note 28).

Mieux encore que chez les Thysanoures, et même que chez *Campodea*, l'anapleure particulièrement étendue du Japygide, montre nettement ses relations avec le sternum proprement dit, aussi bien vers l'arrière que vers l'avant. Sa musculature latérale, surtout aux deux derniers segments thoraciques, montre que cet arc ne peut être d'origine notale et précise sa limite supérieure qui nous échappait jadis (Barlet et Carpentier, 1962, note 30, p. 112).

Au mésothorax, les positions relatives des muscles anapleuro-notaux n<sup>os</sup> 83 et 84 et du deuxième stigmate  $s_2$  (n<sup>os</sup> 107 et 108, et  $s_4$  au métathorax) impliquent que le stigmate suprapédieux est pleural. Ces stigmates intrasegmentaires paraissent bien être sérialelement homologues à ceux des Chilopodes non Scutigéromorphes et à ceux de l'abdomen des Japygides et des autres Insectes

(Barlet et Carpentier, 1962, p. 116 à 118). Ils paraissent d'origine ancienne ; remarquons à ce propos, que c'est en dépendance des arcs pleuraux ou des pattes que nous voyons les branchies chez les Crustacés.

Ces stigmates pleuraux n'ont subsisté, dans le thorax, que chez *Campodea* et les Protooures parmi les Aptérygotes. Peut-être ont-ils disparu chez les autres Insectes en raison d'un certain développement des muscles locomoteurs. Il ne serait resté dans la région thoracique que le stigmate situé entre les complexes musculaires des segments successifs. On a admis que les stigmates en situation intersegmentaires dans le thorax des Insectes ailés sont des stigmates déplacés secondairement en direction antérieure. Il est dès lors intéressant de constater que chez les Diploures on peut trouver des stigmates qui, avant toute adaptation au vol, sont déjà situés dans une zone intersegmentaire. De même ces Aptérygotes montrent que l'existence des stigmates tout à fait intrasegmentaires n'est pas incompatible avec un certain développement et une certaine efficacité d'une musculature déterminée de la patte.

*Muscles du trochantin et de la coxa.*

Dans tous nos travaux antérieurs F. Carpentier et moi-même avons toujours considéré le trochantin comme un dérivé de la coxa ; c'est la raison pour laquelle je traite ici ensemble les muscles de ces deux articles.

Au prothorax, le trochantin est relié à la région dorsale par deux muscles, au mésothorax (et métathorax) par un seul contre respectivement trois et quatre chez *Lepisma*, deux et deux chez *Lepismachilis* ; ces muscles du Japygide ont leurs homologues chez les Thysanoures.

La coxa prothoracique porte six muscles dorso-ventraux dont trois se retrouvent chez *Lepisma* et deux chez *Lepismachilis*. Au mésothorax (et métathorax) la coxa est reliée au notum par sept éléments dont quatre ont leurs homologues chez *Lepisma* et six chez *Lepismachilis*.

A chaque segment un muscle relie la coxa à la furca mais n'est pas homologue à celui de *Lepisma*. Il en est de même pour le seul coxo-sternal de chaque segment et pour les deux énormes coxo-spinaux ; chez *Lepisma* et *Lepismachilis* il n'y a qu'un coxo-spinal

par segment mais à insertion trop distale sur la coxa que pour être homologue. Les Thysanoures possèdent aussi, à chaque segment thoracique, deux éléments reliant une spina à la coxa suivante : cette catégorie manque chez les Japygides.

Si le trochanter n'est représenté sur aucune des deux figures, c'est qu'il ne porte aucun muscle extrinsèque : j'ai déjà signalé l'absence de trochantéro-pleuraux ; il n'existe aucun trochantéro-furcal, ni aucun trochantéro-sternal : les Chilopodes possèdent de nombreux éléments de cette dernière catégorie (v. p. ex. Manton, 1965, fig. 52). Mettons enfin en évidence l'absence de trochantéro-notaux : ce type de muscle est présent chez les Thysanoures ; à ma connaissance, parmi les Aptérygotes, il manque dans les Diploures (*Campodea*, Japygides) et les Collembolles Entomobryides que j'ai disséqué. Nous l'avons trouvé chez les Crustacés Décapodes (23) (Carpentier et Barlet, 1959). Les Chilopodes possèdent également un trochantéro-notal (Manton, 1965, fig. 48, 49, 58, 59, 63, 66, 72 : rot. tr. p.) mais qui présente deux particularités : d'abord il est postérieur à l'endosternite qui correspond à la tigelle anapleurale *d* des Aptérygotes (24) et ensuite, dans certains segments courts de *Lithobius* (*ibid.*, fig. 58, 59) et de *Cormocephalus* (*ibid.*, fig. 49), il s'attache dorsalement sur le tergite du segment suivant.

Jusqu'à présent, je n'avais jamais trouvé, chez les Insectes, de dorso-ventral de la région à la base de la patte qui fut bisegmentaire. Il se pourrait précisément que les Diploures nous offrent ce cas : le trochantino-céphalique n° 65 et le coxo-céphalique n° 67 (énorme chez *Campodea*) ont leur attache dorsale bien en avant de la région notale du prothorax, peut-être même en avant de la région labiale ; il faudrait attendre, pour en être certain, les travaux d'un spécialiste de la morphologie céphalique.

Si j'ai pu homologuer quelques muscles de la coxa, du trochantin et ceux, beaucoup moins nombreux, des arcs pleuraux d'*Oncojapyx* à ceux des Thysanoures, plus abondants sont les éléments qui paraissent particuliers aux Japygides. Je ne serais cependant pas étonné qu'on les retrouve chez les autres Entotrophes (Protooures, Collembolles). Pour l'instant, je vois l'équivalent

(23) Je l'ai vu aussi chez les Crustacés Stomatopodes (obs. inéd.).

(24) Rilling (1960) l'appelle furcoïde et Manton (1965), *segmental tendon*.

de quelques-uns d'entre eux chez les Chilopodes. A titre d'exemple, je crois que les n°s 38, 39, 59 d'*Oncojapyx* correspondent aux *dedm* 6 — *dedm* 8 de *Cryptops* (Füller, 1963, fig. 2) ; le n° 42 serait de la même catégorie que le *cm* 4 (*ibid.*, fig. 18) ; les n°s 68 et 72 correspondraient aux *dedm* 3 (fig. 12) et *scm* 4 (fig. 21) du même *Cryptops*. Une homologation complète sera cependant très difficile à établir : malgré mes efforts je ne retrouve pas les arcs pleuraux et le trochantin des Aptérygotes dans le pleuron des Chilopodes qui paraît morcelé tout différemment : provisoirement, je crois que la catapleure n'a pas subi la réduction progressive qu'elle montre chez les Insectes, mais qu'au contraire elle s'est développée.

Quoiqu'il en soit de certains éléments particuliers du Japygide et qui ont pu être hérités d'un ancêtre commun aux Chilopodes et aux Insectes, l'organisation d'ensemble de la musculature du flanc d'*Oncojapyx* est très différente de celle des Chilopodes mais est fondamentalement semblable à celle montrée par les autres Aptérygotes étudiés, c'est-à-dire les Thysanoures. Il en est de même pour la musculature somatique du thorax et pour l'endosquelette. Par tous ces points le Japygide diffère beaucoup plus des Chilopodes que des Thysanoures auxquels *Campodea* ressemble encore davantage.

Si les Japygides ont conservé certains caractères archaïques, par ex. les quatre paires de stigmates thoraciques, ils sont plus évolués que *Campodea* et les Thysanoures par d'autres caractères : appauvrissement du nombre de muscles dans certaines catégories, réduction de l'endosquelette sous-hypodermique avec, par contre, un développement extraordinaire de l'endosquelette cuticulaire dans la région spinale, le renforcement de l'Y sternal et l'extension de différentes parties de l'exosquelette. Toutes ces particularités du squelette sont visiblement en corrélation avec l'action de fouir. Comme le confirme la musculature du thorax les quelques ressemblances extérieures avec les Chilopodes résultent d'une convergence et n'impliquent aucune relation phylétique directe.

#### Remarques sur l'adaptation du Japygide à la vie fouisseuse.

Selon le spécialiste français Pagès (1951, p. 4 et p. 49), les Japygides établissent dans le sol un système très complexe de

galeries. Dans notre première étude du squelette thoracique (1962), nous avons fait des allusions à ces mœurs fouisseuses : comment en effet ne pas voir une relation entre cette activité et le développement pris par les trois spinas cuticulaires dont la première est particulièrement grande ? Un tel développement a également été acquis, à partir sans doute de morphologies assez diverses, par la première spina des vrais et faux Gryllotalpides (Carpentier, 1936).

Au cours de la description des muscles, j'ai indiqué ceux qui me paraissent directement adaptés au fouissement. Ici, sans prétendre du tout être complet, quelques indications sur d'autres particularités du squelette concourant à assurer la dite adaptation.

Signalons d'abord la rigidité acquise par le sternum : dans les trois segments thoraciques les branches de l'Y sternal, très renforcées, fournissent un ferme point d'appui à l'articulation interne de la coxa et maintiennent celle-ci à une distance constante de la base de la spina quelle que soit la traction opérée par les muscles coxo-spiniaux.

Il y a aussi à noter les particularités acquises par les régions situées postérieurement à la tête. La figure 2 montre que la capsule céphalique n'est pas reliée au prothorax par un collum entièrement membraneux : ne sont restées membraneuses que ses parties latérales. Durant la vie, l'arrière de la tête s'appuie dorsalement sur l'avant surélevé du pronotum. La sclérite triangulaire sériale homologue à l'internotum mésothoracique (Barlet et Carpentier, 1962, p. 111) se trouve ainsi enfoui au fond d'un profond sillon. Ventralement la partie postérieure de la tête, pourvue d'une petite spina cuticulaire (fig. 2, *sp.*), s'appuie directement sur l'intersternite très sclérifié en sa partie médiane ; celui-ci est contigu au présternite (*p*) prothoracique renforcé, lequel prend appui sur un apodème médian du sternum prothoracique. Ces deux butées, dorsale et ventrale, auxquelles nous avons déjà fait allusion (*ibid.*, p. 111) permettent à la tête des mouvements de gauche à droite, mais en empêchent le recul au cours du fouissement ; en adaptation donc avec ce dernier, tête et prothorax forment un seul bloc.

Il faut croire que les trois segments thoraciques participent tous au fouissement, car tous trois, avons-nous vu, possèdent une

grande spina ; le fait est exceptionnel chez les Insectes : il n'existe, à ma connaissance, une troisième spina que chez *Grylloblatta*.

Ventralement comme dorsalement, au lieu de soufflets membraneux intersegmentaires, nous trouvons des sclérites se suivant presque bout à bout. Mais leur sclérisation est restée relativement faible : ils ont gardé une certaine souplesse. Il semble qu'au cours du fouissement les contractions des muscles longitudinaux et obliques provoquent un bombement des « apotomes » ; quand cesse l'action des muscles, la simple élasticité de ces sclérites et leur dépression contribuent, semble-t-il, à pousser l'insecte en avant ou en arrière.

Si parmi les Chilopodes, certains sont fouisseurs (M. Manton en a étudié le mécanisme en 1965), cette activité n'est pas réalisée de la même manière que chez les Japygides : la musculature des deux groupes est très différente et le squelette des Chilopodes en question ne présente que très rarement des rentrées cuticulaires (25) ; l'endosquelette est surtout sous-hypodermique (= furcoïde de Rilling, 1960).

#### TRAVAUX CITES

- BARLET J., 1948. — Sur la constitution des boucliers notaux chez les Machilides. *VIII<sup>e</sup> Cong. int. Ent., Stockholm* : 535-540 [1950].  
 BARLET J., 1950. — La question des pièces pleurales du thorax des Machilides. *Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, 86 : 179-190.  
 BARLET J., 1951 a. — Particularités du thorax de *Nicoletia* (Aptérygotes Thysanoures). *Trans. IX<sup>th</sup> Int. Cong. Ent., Amsterdam* : 169-171 [1952].  
 BARLET J., 1951 b. — Morphologie du thorax de *Lepisma saccharina* L. (Aptérygote Thysanoure). *Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, 87 : 253-271.  
 BARLET J., 1952. — Ressemblances entre le thorax de *Nicoletia* (Thysanoure Lépismatide) et celui d'autres Aptérygotes. *Bull. Inst. r. Sc. Nat. Belg.*, 28 (54).  
 BARLET J., 1953. — Morphologie du thorax de *Lepisma saccharina* L. (Aptérygote Thysanoure). *Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, 89 : 214-236.  
 BARLET J., 1954. — Idem : musculature 2<sup>e</sup> partie, *Ibid.*, 90 : 299-321.  
 BARLET J., 1964. — L'endosquelette thoracique d'un Japygide. *Proc. XII<sup>th</sup> Int. Cong. Ent., London* : 145-146 [1965].

(25) Parmi les nombreux genres que j'ai disséqués, je n'en ai trouvé, à la limite entre coxa et sternum, qu'une petite chez *Cryptops*, et une beaucoup plus importante, chez une grande *Scolopendra* sp. de Sumatra : je suppose que c'est la même que représente Becker (1923, fig. 4, conus lateralis) chez *Scolopendra cingulata*.

- BARLET J., 1967. — Squelette et musculature thoraciques de *Lepismachilis Y-signata* Kratochvil (Thysanoure). *Bull. Ann. Soc. R. ent. Belg.*, 103 : 110-157.
- BARLET J., 1972. — Remarques sur la musculature thoracique d'*Oncojapyx* (Aptérygotes Diploures). *Abstracts XIV<sup>th</sup> Int. Cong. Ent., Canberra* : 100.
- BARLET J. & CARPENTIER F., 1962. — Le thorax des Japygides. *Bull. Ann. Soc. r. Ent. Belg.*, 98 : 95-123.
- BECKER E., 1923. — Zum Bau und zur Genese des coxotrochanteralen Teiles des Ateloceratenbeines. *Zool. Anz.*, 57 : 137-144.
- BITSCH J., 1964. — Morphologie céphalique des Machilides (Insecta Thysanoura). *Ann. Sc. Nat. Zool.*, Paris, 12<sup>e</sup> série., 5 : 501-706.
- BITSCH J. & RAMOND S., 1970. — Etude du squelette et de la musculature prothoraciques d'*Embia ramburi* R.-K. (Insecta Embioptera). Comparaison avec la structure du prothorax des autres Polynéoptères et des Aptérygotes. *Zool. Jb. Anat.*, 87 : 63-93.
- BRETFELD G., 1963. — Zur Anatomie und Embryologie der Rumpfmuskulatur und der Abdominalen Anhänge der Collembola. *Zool. Jahrb., Anat.*, 80 : 309-384.
- CARPENTIER F., 1936. — Le thorax et ses appendices chez les vrais et chez les faux Gryllotalpides. *Mém. Musée royal Histoire naturelle de Belgique*, Deuxième série, fasc. 4, 86 pp.
- CARPENTIER F., 1946. — Sur la valeur morphologique des pleurites du thorax des Machilides (Thysanoures). *Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, 82 : 165-181.
- CARPENTIER F., 1947. — Quelques remarques concernant la morphologie thoracique des Collemboles (Aptérygotes). *Ibid.*, 83 : 197-303.
- CARPENTIER F., 1949. — A propos des endosternites du thorax des Collemboles (Aptérygotes). *Ibid.*, 84 : 41-52.
- CARPENTIER F. & BARLET J., 1951. — Les sclérites pleuraux du thorax de *Campodea* (Insectes Aptérygotes). *Bull. Inst. r. Sc. Nat. Belg.*, 27 (47).
- CARPENTIER F. & BARLET J., 1959. — The First Leg Segments in the Crustacea Malacostraca and the Insects. *Smiths. Miscell. Coll.*, 137 : 99-115.
- CHAUDONNERET J., 1950. — La morphologie céphalique de *Thermobia domestica* (Packard) (Insecte Aptérygote Thysanoure). *Ann. Sc. Nat.*, 12 : 145-302.
- DENIS J.R., 1949. — *Traité de Zoologie*. P.P. Grassé, t. IX : 111-275.
- DENIS J.R., 1963. — *Travaux du Laboratoire de Zoologie et de la Station agricole Grimaldi de la Faculté des Sciences de Dijon*, n° 47 : 63-80.
- FÜLLER H., 1963. — Vergleichende Untersuchungen über das Skelettmuskelsystem der Chilopoden. *Abh. Deuts. Akad. Wiss., Berl., Kl. Chem. Geol. Biol. Jg.*, 1962, n° 3.
- IMMS A.D., 1957. — A general Textbook of Entomology. IX<sup>th</sup> ed. entier, revised by O.W. Richards and R.G. Davies. *London, Methuen ed.*
- LARSEN O., 1966. — On the morphology and function of the locomotor organs of the Gyrinidae and other Coleoptera. *Opusc. Ent.*, Suppl. 30, 242 pp.
- MAKI T., 1938. — Studies on the thoracic musculature of Insects. *Mem. Fac. Sc. Agric., Taikoku Imper. Univ.*, 24, 343 pp.
- MANTON S.M., 1965. — The Evolution of Arthropodan locomotory mechanism, Part. 8. *Journ. Linnean Soc. London, Zoology*, 46, n° 306-7, 497 pp.

- MANTON S.M., 1966. — The Evolution of Arthropodan locomotory mechanism, Part. 9. Fonctionnal requirements and body design in Symphyla and Paurpoda and the relationships between Myriapoden and Pterygote Insects. *Ibid.*, 46, n° 309 : 103-141.
- MATSUDA R., 1970. — Morphology and Evolution of the Insect Thorax. *Mem. Entom. Soc. of Canada*, n° 76, 431 pp.
- PAGÈS J., 1951. — Contribution à la connaissance des Diploures. Supplém. n° 9 au *Bull. Sc. de Bourgogne*, 97 pp.
- RILLING G., 1960. — Zur Anatomie des braunen Steinläufers, *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda) Skelettmuskelsystem, peripheres Nervensystem und Sinnesorgans des Rumpfes. *Zool. Jahrb. (Anat. Ont.)*, 78 : 39-128.
- SNODGRASS R.E., 1927. — Morphology and mechanism of the insect thorax. *Smiths. miscell. Coll.*, 80 (1) : 1-108.
- SNODGRASS R.E., 1958. — Evolution of Arthropod mechanisms. *Ibid.*, 138 (2) : 1-77.
- VERHOEFF K.W., 1902. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Thorax der Insekten mit Berücksichtigung der Chilopoden. *Nova Acta Leop. Carol.*

#### Abréviations

- a : anapleure — a<sub>1</sub> : anapleurite proximal — a<sub>2</sub> : anapleurite distal.
- ag : apophyse génale.
- c : catapleure.
- d : tigelle anapleurale.
- f : furca sous-hypodermique.
- in : internotum = intertergite — is : intersternite.
- l : attaches spinales postérieures sous-hypodermiques.
- p : présternite.
- pa : paranotum.
- s<sub>1</sub> : premier stigmat (postsegmentaire).
- s<sub>2</sub> : deuxième stigmat (suprapédieux).
- s<sub>3</sub> : troisième stigmat (intersegmentaire).
- sp : spina postcéphalique — sp<sub>1</sub> : spina prothoracique.
- ss : spinisternite.
- t : trochantin — Th<sup>1</sup>, Th<sup>2</sup>, Th<sup>3</sup> : prothorax, mésothorax, métathorax.
- x : sclérite mésothoracique (et métathoracique) homologue au sclérite stigmatifère du prothorax.
- z : sclérite postpleural.
- α, β, γ : muscles particuliers d'*Heterojapyx* (fig. 2).

## POSTSCRIPTUM

Ce travail dont l'essentiel a été, comme je l'ai dit, présenté au Congrès de Canberra (1972), se trouvait en totalité composé et attendu pour la publication lorsque je reçus de Miss Manton (Mrs Harding) l'important mémoire : *The evolution of arthropodan locomotory mechanisms — Part. 10. Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes (Zool. Journ. Linn. Soc., 51 : 203-400, 1972).*

Tous les ordres d'Aptérygotes y sont traités, y compris donc une description du squelette et des muscles du thorax d'un *Japyx* avec figures originales. L'endosquelette est sommairement décrit et sans référence aux précisions que j'avais fournies au Congrès de Londres (1964 [1965]).

On pourrait imaginer que Manton m'a jusqu'à un certain point devancé. Un examen des pages qu'elle a consacrées à un *Japyx* ne tarde pourtant pas à faire constater qu'il existe entre ses résultats et les miens d'importantes différences. Manton n'a pas poussé la dissection aussi loin que moi ; sans doute avait-elle en même temps bien d'autres Arthropodes à scruter.

Il est évident pour moi, cependant, que d'assez nombreux muscles lui ont échappé, qu'elle en a confondu d'autres, qu'elle n'a pas toujours bien rendu les relations mutuelles des muscles ou leur dépendance du squelette. La publication de Manton, au lieu de m'amener à abandonner la mienne m'a conduit à l'estimer encore plus opportune ; le lecteur appréciera, en considérant les critiques qui vont suivre.

Mon travail concerne surtout *Oncojapyx*. Les pages et figures de Miss Manton sont consacrées à un « *Japyx* » indéterminé (fig. 9 et 10) mais qui d'après la légende (p. 285) semble être *Heterojapyx novaeseelandiae* Verhoeff. Comme d'après la fig. 9 il possède quatre paires de stigmates thoraciques, il appartient au même groupe qu'*Oncojapyx*, *Dipljapyx* et *Heterojapyx* disséqués par moi. Il y a donc toute probabilité pour que les différences que je vais énumérer relevées entre les résultats de Manton et les miens proviennent de nos observations plutôt que de différences existant réellement dans nos matériaux d'étude.

Sans négliger le squelette, je m'attacherai surtout aux observations concernant les muscles. Je ferai d'abord (A) état des don-

nées relatives à ce sujet dans le texte de Manton, puis (B) j'analyserai ses fig. 10 et 11, enfin (C), je signalerai les muscles non vus par l'auteur anglaise et dont certains me paraissent très importants quant au mécanisme des mouvements.

A. A propos des muscles longitudinaux, Manton (pp. 280 et 281) dit que l'apodème spinal interrompt leur continuité linéaire et que seul le *vlm 1* forme une bande continue reliant les « tendons » latéraux successifs. Il me paraît normal de trouver chez les Insectes des muscles longitudinaux ventraux attachés à la spina et d'autres aux apophyses furcales, représentées chez les Japygides par des édifices tendineux complexes. Mais le *vlm 1* n'est pas une bande continue : ma figure 1 montre qu'aucun élément ne relie directement une furca à la suivante ; il y a des « relais » soit sur la limite spinisterno-intersternale, soit sur la limite intersterno-présterne.

A propos des muscles obliques l'auteur signale au prothorax (p. 281) le seul *dvmd* qui s'insère sur la marge postéro-ventrale de la tête. Ma figure 1 montre plusieurs éléments obliques (n°s 34, 35, 36 et 41) dont aucun ne s'insère à l'arrière de la tête mais profondément dans celle-ci, sur des éléments tentoriaux.

Dans les dorso-ventraux non obliques, l'auteur voit (p. 281) dans ses *dv1*, *dv2* et *dv3* des chefs différents d'un même muscle originel : ce sont pour moi des éléments distincts ; le *dv1* est un furco-paranotal (mon n° 49 au mésothorax), le *dv2* est un furco-pleural (mes n°s 76 et 100 sur fig. 2) et le *dv3*, représenté à l'arrière du métathorax sur la figure 10 avec une insertion non commune à celles des deux précédents, m'est inconnu.

Le *dvc* correspond à mon trochantino-notal (ma fig. 2 : n°s 64 et 68) et existe également chez *Campodea* contrairement à ce que pense Manton (p. 281). Son tendon n'est pas attaché au bras de l'Y sternal et est accolé contre une protubérance du cadre coxal qui ne forme pas articulation avec l'Y sternal. A ce propos la figure 11E de Manton est inexacte et tel qu'il est représenté là le *dvc* ne pourrait rien mouvoir.

A propos des muscles endosquelettiques transversaux, Manton n'en signale qu'un (p. 282) qui d'après sa figure 11G semble être mes n°s 77 (proth.) et 101 (mésothorax). Il y a en effet deux muscles spino-pleuraux : ils ont d'ailleurs déjà été figurés par moi (1964, fig. 1 : n°s 1 et 2) dans une note qui a échappé à l'attention de Manton.

Dans le paragraphe (v) superficial pleural muscles, p. 282-283, l'auteur anglaise signale un dorso-ventral *a* correspondant à mes n°s 46 et 52, qui sont paranotaux, un dorso-ventral *b* qui correspond peut-être à deux éléments (mes 80 et 85 au mésoth.), qui sont réellement pleuraux, et un très large muscle pleural superficiel reliant le pleuron intersegmentaire au tergite précédent : comme je ne connais pas de pleuro-notal dans cette région, il n'est pas impossible que ce muscle, tel qu'il est figuré, contienne en réalité des coxo-notaux comme mes n°s 94 et 95, ou mieux, corresponde à un muscle dorsal très oblique (voir mes n°s 7 et 10).

Venons-en enfin à quelques remarques concernant les muscles extrinsèques du trochanter. Page 245, Miss Manton signale des trochantéro-notaux, des trochantéro-sternaux et des éléments reliant le trochanter à l'endosquelette, mais aucun n'est représenté sur ses figures de Japygides. Si cela est vrai pour *Campodea*, ce ne l'est pas pour *Japyx* comme je l'ai fait remarquer dans mon travail. Or, d'autre part, page 247, Manton avance que chez les Diploures la courte longueur de la coxa permet la présence de quelques muscles extrinsèques du trochanter. On pourrait en déduire que la présence de ceux-ci serait incompatible avec une longue coxa, telle celle des Thysanoures : or, page 271, l'auteur dit que les Thysanoures possèdent les muscles extrinsèques du trochanter les plus développés. Et c'est vrai en ce qui concerne les trois segments thoraciques de *Lepisma* où se voient d'énormes trochantéro-notaux et de nombreux trochantéro-pleuraux. Chez les Machilides également, dont les coxa sont très longues, de puissants trochantéro-pleuraux existent aux méso- et métathorax tandis qu'un grêle trochantéro-notal se voit au prothorax.

B. Passons maintenant à l'examen des figures 10 et 11. La figure 10 appelle des remarques relatives au squelette du côté ventral et d'autres concernant les muscles.

Si le soufflet intersternal en avant des méso- et métathorax est figuré, les présternites, qui ont un rôle à jouer dans les mouvements ondulatoires et dans le fouissement, ne sont pas représentés. Manquent aussi les attaches spinales tendineuses *l*. Le « lateral endoskeletal tendon » est en réalité une formation très complexe, déjà décrite par moi en 1964 (1). Enfin, dans tous les

(1) De même l'endosquelette des Chilopodes, si bien décrits par Rilling (1960) chez *Lithobius* est fort mal représenté par Miss Manton.

Japygides que j'ai disséqués, la spina prothoracique est nettement plus développée que les deux suivantes, offrant une grande surface d'attache à des muscles mouvant la patte mais aussi à de puissants éléments intervenant dans le fouissement.

En ce qui concerne les muscles figurés, quelques remarques non exhaustives :

1° Au prothorax, il y a deux *pr.co.2* : le postérieur correspond à mon n° 66 mais l'antérieur m'est inconnu.

2° Au prothorax encore, le *ret.co.2* est beaucoup trop proximal. Le *ret.co.1* existe mais avec une insertion très latérale (mon n° 67) et certainement plus distale que le *v.co* (mon n° 72) qui ne pourrait croiser, tel qu'il est dessiné, le *ret.co.1* sans le gêner.

3° Tous les longitudinaux ventraux sont proximaux par rapport aux dorso-ventraux coxaux ou trochantiniens : or au prothorax l'auteur figure un *vlm* oblique et l'homologue du *vlm 5* mésothoracique passant distalement par rapport aux *pr.co.2*, *dvc*, *ret.co.2* ; au mésothorax, *vlm 4*, *vlm 5* et un autre plus distal (*vlm 1* ?) sont extérieurs par rapport au trochantino-notal *dvc* et à des coxo-notaux.

4° Au mésothorax *dvl* (mon furco-paratergal n° 49) doit passer distalement par rapport à *dvc* et *pr.co.2* et doit s'attacher sur le paranotum, donc plus bas.

5° Au mésothorax les *le.co.* gauche et droit ne se croisent pas comme il est dit page 246 et représenté sur la figure 11F.

6° Au prothorax et au mésothorax l'auteur représente un énorme *vlm 2* : en fait il n'est pas si puissant et ne s'attache pas à la pointe de la spina ; d'ailleurs dans la figure 11E exécutée juste à ce niveau, Manton n'arrive pas à distinguer ce muscle des coxo-spinaux *ret.co.6*. En réalité cet élément est attaché à peu près à hauteur du second spino-pleural ; sur ma figure 2 cette attache est représentée, sur la spina prothoracique, en arrière de celle du n° 78, et sur la spina mésothoracique, en arrière du n° 102. Sur ma figure 1 on voit l'entièrement de l'homologue métathoracique, le n° 27.

C. Venons-en enfin aux muscles omis.

1° J'ai déjà signalé l'omission du second pleuro-spinal : mon n° 78 au prothorax et le n° 102 au mésothorax.

2° Au mésothorax : l'anapleuro-notal 79 qui est cependant très visible.

3° Les coxo-furcaux : mes n°s 73 au prothorax et 97 au mésothorax.

4° Le trochantino-céphalique n° 65.

5° Les nombreux muscles coxo-notaux distaux et pleuro-notaux distaux que montre ma figure 2 : ils ont cependant un rôle à jouer dans les mouvements de la patte. Pour Manton l'anapleure bloque les mouvements de « rocking » (pp. 247-248). Je pense que des muscles tels que les n°s 82 et 83 (mésothorax) ne sont pas de simples suspenseurs comme le n° 84 mais peuvent imprimer un mouvement de balancement. Je rappelle enfin que la catapleure membraneuse, considérée par Miss Manton comme une simple membrane articulaire (p. 247), possède des muscles en propre : p. ex. au mésothorax d'*Oncojapyx*, les n°s 85, 86 et 87 auxquels il faut ajouter le  $\epsilon$  chez *Heterojapyx*.

6° Je crois avoir montré dans la présente étude qu'une grande part du système musculo-squelettique du thorax est adapté à un fousissement énergétique et non seulement, comme le pense Manton, à une progression et des contorsions dans des galeries pré-existantes : les observations du spécialiste français Pagès (1951) négligées par Manton (2) ne laissent aucun doute. Or, parmi les muscles intervenant dans le fousissement figurent de très puissants éléments spino-internotaux (mes n°s 45, 51, 57) que Miss Manton n'a pas vus : je les avais cependant déjà représentés dans ma note de 1964 (fig. 1, n° 3). Cette dernière lacune dans la connaissance précise de la musculature m'étonne de la part d'un auteur dont la principale préoccupation est l'étude du mécanisme des mouvements.

Après cette analyse de la partie consacrée à Japyx dans le mémoire de Miss Manton, je ne puis me dispenser d'exprimer ici encore, et trop brièvement, des réserves quant au reste de son travail et que j'énumérerai dans une note ultérieure. Car Manton a parfois quitté le terrain des faits pour émettre d'assez sévères critiques sur l'ensemble des travaux que F. Carpentier et moi

(2) Comme d'ailleurs celles de l'auteur belge V. Willem (1924) sur les mouvements des Machilides.

nous avons publiés sur le thorax des Aptérygotes à partir de 1946.

A l'en croire, nous aurions cédé à une sorte de manie d'homologuer n'importe quoi (p. 275) ; en purs morphologistes, nous ne nous sommes intéressés qu'aux structures alors que seule serait fructueuse la considération des mécanismes et de leur rôle pour la locomotion ; c'est à ce point de vue que Manton entend retracer une phylogénie des groupes d'Arthropodes qu'elle étudie.

Nous ignorons évidemment ce que Miss Manton eut écrit sur les Aptérygotes si F. Carpentier n'avait publié en 1946 — quarante-quatre ans après Verhoeff (1902) — sur le thorax des Thysanoures, certaine petite note en laquelle R. Denis (in Grassé, 1949, p. 220) vit les « seules notions de valeur » de la littérature sur le sujet. C'est là qu'étaient, pour la première fois, utilisées comme points de repère les attaches endosquelettiques, minutieux détails dont Manton fait tout de même un certain cas puisque, à propos des Collemboles — les Aptérygotes qu'elle a le mieux scrutés — ce sont les notations même de F. Carpentier qu'elle utilise (p. 302). Sans la même note de 1946, aurait-elle trouvé (p. 259) aisé d'intégrer la « corne musculigère » d'un *Machilis* au même plan fondamental d'organisation que les arcs pleuraux superposés d'un Lépisme (p. 259 et 376) ? On peut d'autant plus en douter qu'elle voit volontiers dans les ordres d'Aptérygotes des lignées ayant évolué de façon indépendante (p. 243).

Nous éprouvons, Monsieur F. Carpentier et moi, pour l'œuvre scientifique imposante de l'éminente arthropodologiste anglaise une sincère admiration, mais nous devons bien regretter qu'elle cherche à mettre en opposition des points de vue, morphologie et mécanisme des mouvements, que nous avons toujours considérés comme complémentaires.