

Éléments de morphologie descriptive de l'exo- et de l'endosquelette des *Cryptobiina* afrotropicaux (Coleoptera, Staphylinidae, Paederinae)

Didier DRUGMAND & Georges WAUTHY

Résumé

Une revue descriptive de la morphologie exo- et endosquelettique des 12 genres de *Cryptobiina* afrotropicaux est réalisée. La morphologie cuticulaire de ces insectes s'écarte peu de celle des autres Paederinae. Toutefois, certains éléments originaux, parfois livrés sous forme d'hypothèses, ont été apportés dans ce travail. Ainsi, nous proposons une explication sur le rôle de la microréticulation; nous signalons des cas de mimétisme batésien et l'existence de colorations aposématiqués; nous révélons l'existence d'une pièce paire et médio-frontale de l'endosquelette céphalique; nous attirons l'attention sur la couverture sensorielle des appendices céphaliques; nous revoyons complètement la nervation des ailes métathoraciques et proposons des homologies nouvelles pour certaines nervures.

Mots-clés: exosquelettique, endosquelettique, morphologie, tentorium, imago, *Cryptobiina*, Staphylinidae.

Abstract:

The exo- and endoskeletal morphology of the 12 genera of Afrotropical *Cryptobiina* is reviewed. The cuticular morphology of these beetles is shown to be close to that of the other Paederinae. However, some original elements are found.

An explanation on the rôle of the microreticulation is proposed; cases of Batesian mimetism and the existence of aposematic colours are signaled; a medio-frontal pair of arms was discovered in the tentorium; the sensorial cover of the cephalic appendices was also studied; the nervation of the metathoracic wings was completely revised and new homologies proposed for some nerves.

Key words: exoskeletal, endoskeletal, morphology, tentorium, imago, *Cryptobiina*, Staphylinidae.

Contenu

1. Introduction.....	6
2. Matériaux et méthodes.....	6
3. Morphologie de l'imago.....	6
3.1. Le tégument.....	6
3.2. Les phanères épidermiques.....	8
3.3. la tête.....	11
3.3.1. La capsule céphalique.....	11
3.3.2. Le tentorium.....	13
3.3.3. Les yeux.....	14
3.3.4. Les pièces buccales.....	14
3.3.4.1. Le clypéus.....	14
3.3.4.2. Le labre.....	14
3.3.4.3. Les mandibules.....	14
3.3.4.4. Les maxilles.....	16
3.3.4.5. Le labium.....	16
3.3.4.6. Les antennes.....	16
3.4. Le cervix et le thorax.....	17
3.4.1. Le pronotum.....	17
3.4.2. Le prosternum.....	19
3.4.3. Le mésonotum.....	19
3.4.4. Le mésosternum.....	20
3.4.5. Le métanotum.....	20
3.4.6. Le métasternum.....	20
3.4.7. Le métendosternite.....	20
3.5. Les appendices thoraciques.....	20
3.5.1. Les élytres.....	20
3.5.2. Les ailes métathoraciques.....	23
3.5.3. Les pattes.....	26
3.6. L'abdomen.....	26
3.7. L'édéage.....	28
3.8. La spermathèque.....	29
3.9. Les caractères sexuels secondaires.....	29
3.9.1. Le mâle.....	29
3.9.2. La femelle.....	29
4. La larve.....	29
5. Remerciements.....	29
6. Références.....	30

1. Introduction

Malgré sinon à cause de l'importance de la famille, seuls deux entomologistes (Blackwelder, 1936; Naomi, 1987a & b; 1988a,b,c & d; 1989a,b,c & d et 1990) ont étudié la morphologie cuticulaire des Staphylinidae. Entre ces dates, quelques zoologistes (les principaux: Smetana, 1958; Coiffait, 1972 et Bordoni, 1982) ont présenté, plus ou moins succinctement dans des faunes, les traits généraux du groupe de taxa qu'ils étudiaient.

Malheureusement, aucune publication ne traite complètement de la morphologie de la vaste sous-famille des Paederinae. Dès lors, nous avons examiné, le plus précisément possible, les structures exo- et endosquelettiques prépondérantes dans la systématique et la phylogénèse de la sous-tribu. Cette étude a servi de base à une étude phylogénétique des 12 genres de la sous-tribu (Drugmand et al., soumis). La nomenclature morphologique adoptée dans ce travail s'inspire principalement des travaux de Blackwelder (1936), de Coiffait (1972) et de Naomi (1987a & b; 1988a, b, c & d; 1989a,b,c & d et 1990) et, dans une moindre mesure, de ceux de Snodgrass (1935), de Crowson (1981) et de Paulian (1988).

Cette étude sert de support à une analyse systématique, phylogénétique, biogéographique et morphométrique actuellement en préparation.

2. Matériaux et méthodes

Un mâle et une femelle de chaque genre, au minimum, ont été complètement disséqués.

Les exemplaires choisis ont été placés dans un mélange d'une part d'hydroxyde de potassium à 10 % et de deux parts de peroxyde d'hydrogène à 34 volumes. Ce mélange est ensuite disposé sur une plaque d'amiante chauffée. Un peu avant l'ébullition, quelques gouttes de noir de chlorazol (Carayon, 1969) sont ajoutées au milieu. Les degrés d'éclaircissement et de coloration désirés étant obtenus, les insectes sont abondamment rincés à l'eau distillée et, ensuite, disséqués dans une salière contenant de l'acide lactique à 90°. Les pièces buccales, les antennes, la capsule céphalique, les appendices thoraciques, le thorax, l'abdomen et l'édéage sont séparés et placés dans une lame à concavité contenant de l'acide lactique. L'ensemble est alors recouvert d'une lamelle couvre-objet de largeur supérieure au diamètre de la concavité (Coineau, 1974). L'orientation des pièces se réalise simplement par le déplacement du couvre-objet sur la lame à concavité. Les ailes métathoraciques sont détachées du ptérothorax au moyen d'une minutie puis posées sur une lame porte-objet dans une goutte d'acide lactique. La lame est ensuite passée quelques secondes directement sur une flamme.

Les ailes se déplient facilement lorsque l'acide atteint son point d'ébullition. L'excédent de liquide est enlevé à l'aide de papier absorbant; une goutte d'euparal est ajoutée et la manipulation se termine par la pose d'une lamelle couvre-objet. Le séchage complet de la préparation demande 4-5 jours dans une étuve chauffée à 60°.

Les insectes destinés à être examinés au microscope électronique à balayage sont dégraissés puis nettoyés par un passage dans un bain chaud (60°C) contenant, à parts égales, de l'acide chlorhydrique à 10 % et du chloroforme. Cette opération dure de quelques minutes à quelques heures selon l'état des insectes. Ces derniers sont alors disposés dans une cuve de nettoyage à ultra-sons (Branson 221) durant une dizaine de minutes. Les spécimens séchés sont ensuite collés sur un support métallique idoine puis recouverts d'une couche ultra-fine d'or.

Les dessins illustrant ce travail sont tous de notre main. Ils ont été effectués grâce à l'utilisation du tube à dessins d'un microscope stéréoscopique «WILD» (pour les dessins d'habitus, de tagmes,...) et d'un microscope photonique à transmission «LEITZ» (pour les dessins des pièces buccales notamment). Toutes les pièces ont été examinées en vue orthogonale hormis le thorax dessiné en vue légèrement oblique. Les grossissements utilisés variaient de 60 à 100 fois pour le microscope stéréoscopique et de 120 à 500 fois pour le microscope à transmission

3. Morphologie de l'imago

3.1 Le tégument

L'exosquelette ou cuticule est constitué de trois couches distinctes (photo 1):

- une épicuticule très mince composée d'une épicuticule interne, d'une cuticuline et d'une couche plus ou moins épaisse de cires. L'épicuticule externe n'a pas été observée mais ceci est peut-être dû à un artefact intervenu lors de la fixation;
- une exocuticule;
- une endocuticule.

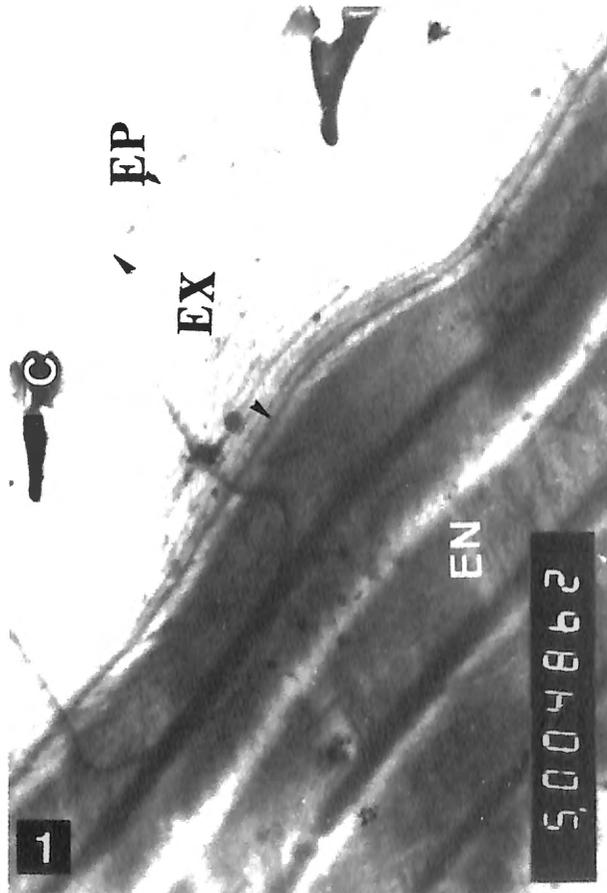
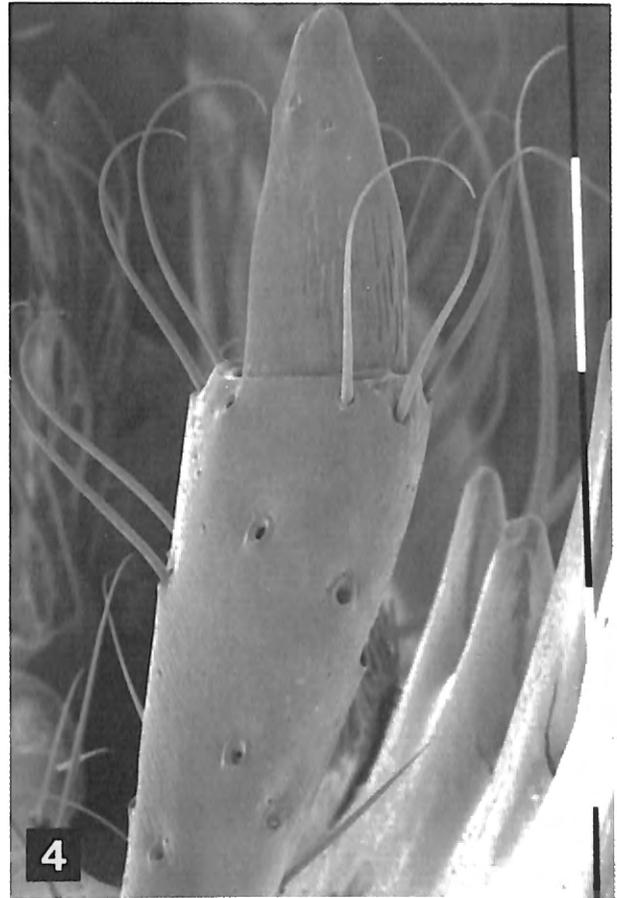
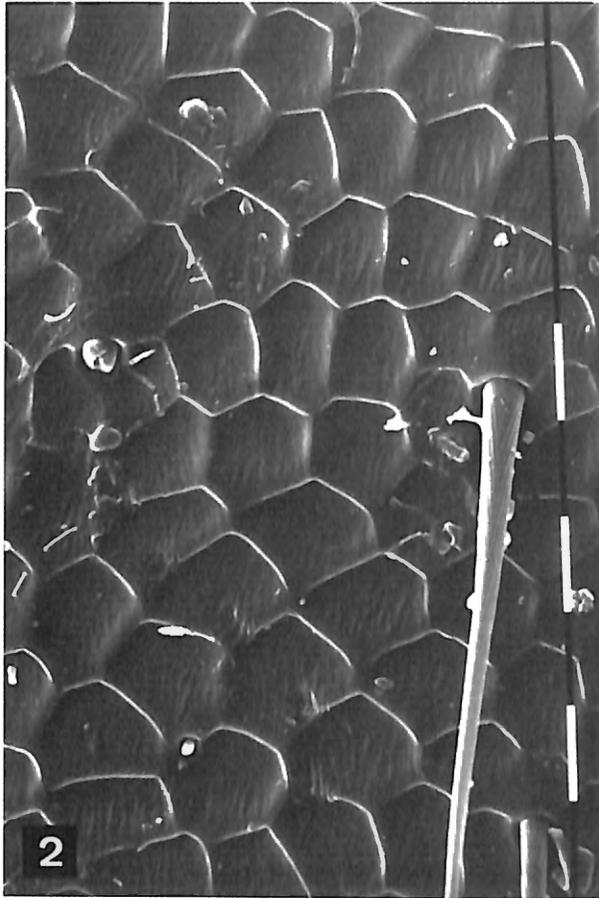
La cuticule est tapissée d'un réseau alutacé composé:

- soit de mailles isodiamétrales (chez *Afrobitium alutaceum* (BERNHAEUER) par ex.) (photo 2) d'un diamètre voisin de 10 microns;
- soit de mailles lentiformes (souvent sur le disque des tergites abdominaux) (photo 3), leur plus grande longueur variant de 20 à 30 microns;
- soit de mailles de forme non définie (parfois sur les tempes ou également sur les tergites abdominaux).

La microréticulation manque quelquefois sur certains segments ou tagmes (voir les différents groupes d'espèces

Photos 1 à 4:

- 1 – Coupe dans la cuticule d'*Ochtheophilum* sp. C: cires, E: épiderme, EN: endocuticule, EP: épicuticule, EX: exocuticule;
- 2 – Microréticulation du disque du pronotum de *Longiscapus* sp. (échelle: 10 microns);
- 3 – Mailles lenticulaires du tergite du pygidium de *Longiscapus* sp. (échelle: 10 microns);
- 4 – Troisième et quatrième articles du palpe maxillaire de *Prytocum uelense* (BERNHAEUER) (échelle: 100 microns).



du genre *Afrobitium* FAGEL) et un même segment peut parfois présenter deux ou trois types différents de microréticulation (mailles isodiamétrales dans les impressions transversales, mailles lentiformes sur le disque et mailles de forme indéfinie sur les côtés des premiers tergites abdominaux). La microréticulation couvre l'ensemble de l'exosquelette, les mailles étant plus ou moins nettes selon l'épaisseur de la couche de cires de l'épicuticule. Au sein des *Cryptobiina* (et sûrement dans d'autres groupes de taxa), la microréticulation a tendance à disparaître de la tête vers l'abdomen, ce dernier en étant rarement dépourvu.

Certains auteurs (Jeannel, 1949; Coiffait, 1972; Grassé, 1975; Neville, 1975; Cals, 1974 et Cals *et al.*, 1978) considèrent que l'exosquelette cuticulaire des Arthropodes porte la marque de l'épiderme pavimenteux qui l'a secrété. Cals *et al.* appellent les mailles tégumentaires «scute», ils reconnaissent également les scutelles (correspondant à des expansions d'une partie du scute) et les scutons (assimilé à une unité squelettique provenant de l'association de plusieurs cellules épidermiques). Toutefois, la littérature sur ce sujet est encore rare et peu informative. De plus, la morphogenèse de ces structures reste toujours inconnue chez les Staphylinidae (l'élevage de ces animaux étant souvent difficile). Son étude future nous permettra de mieux comprendre la genèse ainsi que l'évolution de ces mailles et éventuellement de les homologuer aux structures décrites dans d'autres ordres d'Insectes. Leur origine est certainement polyphylétique puisque des réseaux tégumentaires alutacés se rencontrent dans des taxa appartenant à des ordres différents, aussi bien au sein des Ptérygotes que des Aptérygotes.

Comme nous l'avons déjà signalé, la microréticulation serait d'autant moins visible que la couche de cires est épaisse. Les *Cryptobiina* possédant un réseau alutacé bien apparent (certains *Afrobitium* FAGEL et *Longiscapus* DRUGMAND, par exemple) fréquentent surtout la forêt tropicale humide. À l'inverse, les *Cryptobiina* à tégument lisse (la majorité des *Monocrypta* CASEY, *Ophitodum* FAGEL et *Afrophitodum* DRUGMAND) ont colonisé les milieux ouverts. L'augmentation de l'épaisseur de la couche de cires constituerait peut-être une adaptation aux fortes variations de l'hygrométrie observées dans les zones de savanes, de steppes ou dans les régions subdésertiques à désertiques. Les *Matropium* FAGEL sont représentés, quant à eux, par des espèces alticoles semblant bien adaptées à la vie dans les montagnes (disparition des ailes métathoraciques, réduction de la longueur des yeux et des élytres, absence de micropoigne abdominal). Chez ces insectes, le tégument est également lisse; l'épaississement de la couche de cires jouerait ici un rôle protecteur contre les rayons ultra-violet (P. Goffinet, comm. pers.). La microréticulation abdominale jouerait, quant à elle, un rôle actif dans la défense et la prédation des *Cryptobiina* (et vraisemblablement des Staphylinidae en général). Les Staphylins menacés adoptent une position caractéristique: ils courbent l'abdomen vers leur face dorsale, celui-ci restant toujours en mouvement. Pour Hinton (1969a & b), Hinton & Gibbs (1969) et Neville (1975),

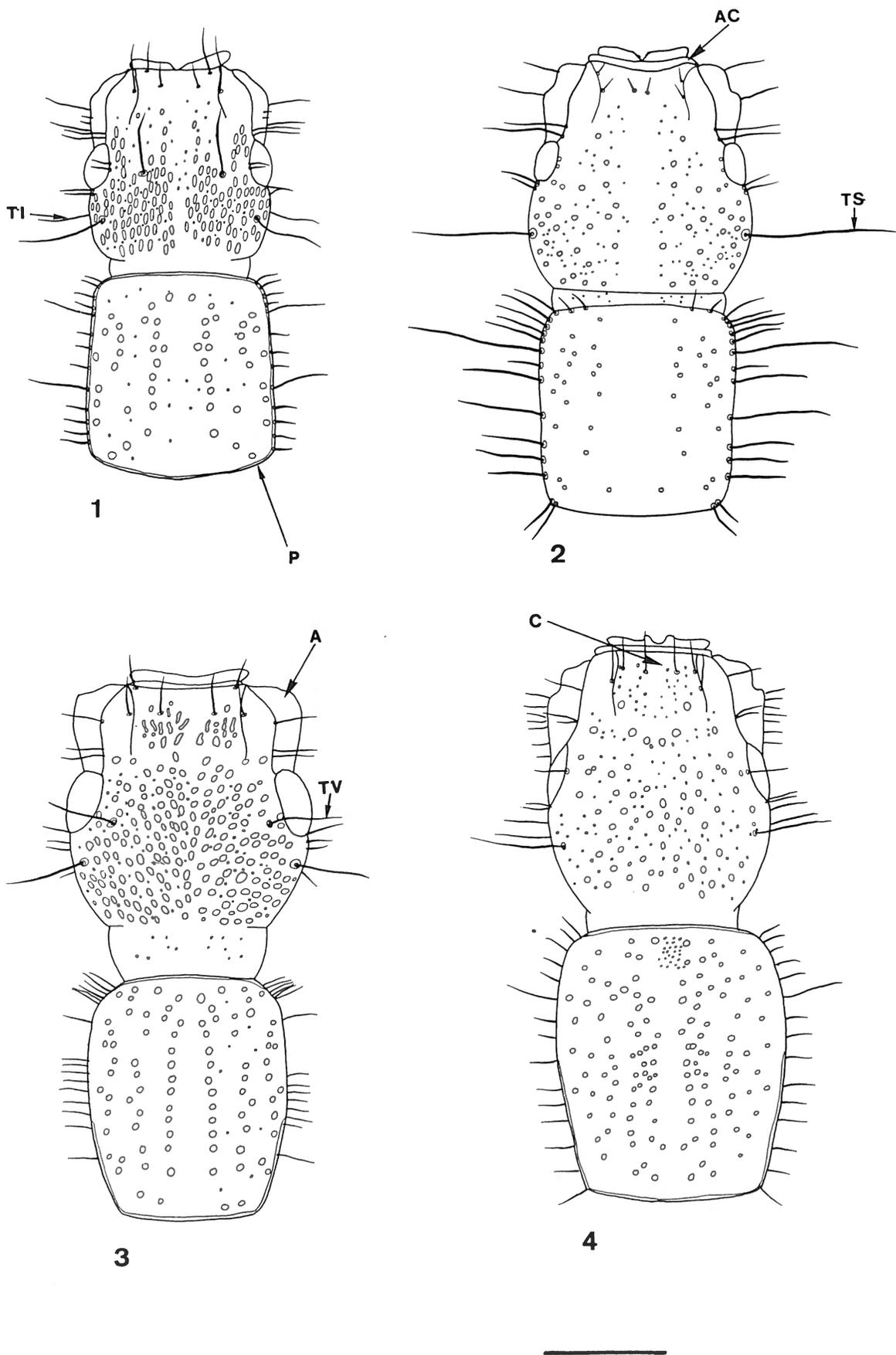
les mailles de cette microréticulation diffracteraient la lumière, créant ainsi un halo irisé autour de l'abdomen. Ce phénomène lumineux attirerait l'attention des prédateurs vers ce tagme. Plusieurs auteurs (pour une revue voir Araujo, 1978) ont situé des glandes défensives dans les derniers urites abdominaux, leur localisation variant selon les niveaux taxonomiques. Leurs sécrétions se composent en majorité d'actinidine, d'irododial, de citronellal et d'iso-valéraldéhyde (Bellas *et al.*, 1974 et Dettner, 1987). Cette posture permettrait aux Staphylins de répandre facilement leurs sécrétions glandulaires sur leurs prédateurs ou leurs proies, tout en les attaquant avec leurs mandibules. De plus, la forme conique de l'abdomen rend sa préhension difficile, d'autant plus ardue que le halo irisé rend sa localisation malaisée. Cette hypothèse permettrait d'expliquer notamment la situation, quasi généralisée dans la sous-tribu, des mailles étroites et longuement étirées, souvent présentes sur le disque des tergites abdominaux. Au laboratoire, en variant la direction du flux lumineux, les mailles isodiamétrales n'engendrent jamais de phénomènes d'irisation à l'inverse des mailles lentiformes. Cette hypothèse demande évidemment une vérification *in situ*.

Ce système de défense est parfois associé à une coloration aposématique chez certains *Monocrypta* à élytres et propygidium rougeâtres. Par contre, *Afrophitodum africanum* (FAIRMAIRE) et, dans une moindre mesure, *Ophitodum nobile* (BERNHAEUER) réalisent une forme de mimétisme batésien avec les *Paederus* FABRICIUS (arborant également des couleurs aposématiques). Ces taxa sont tous ripicoles et se rencontrent dans les mêmes localités. Ils se singularisent par leur pronotum et leurs quatre premiers urites abdominaux orangés, leurs élytres bleu d'acier et le restant du corps noirâtre. Les *Paederus* sont connus (Pavan, 1963 et 1982; Cardani *et al.*, 1967, et Dettner, 1987) pour les amides secondaires (pédérine, pseudo-pédérine et pédérone) contenues dans leur hémolymph. L'action de ces molécules sur l'homme a fait l'objet de nombreux travaux (notamment Alexander, 1984, et Blum, 1981) mais, à notre connaissance, personne n'a étudié leur action sur les insectes.

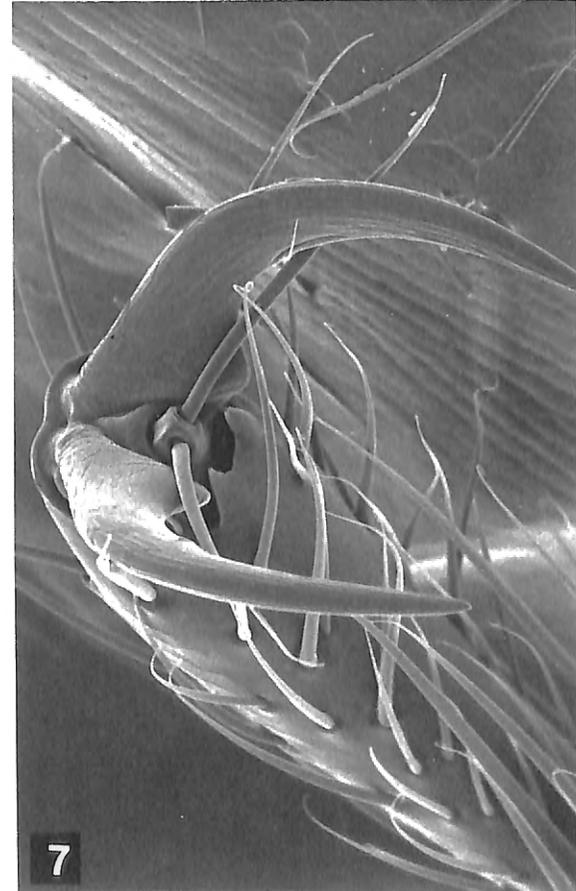
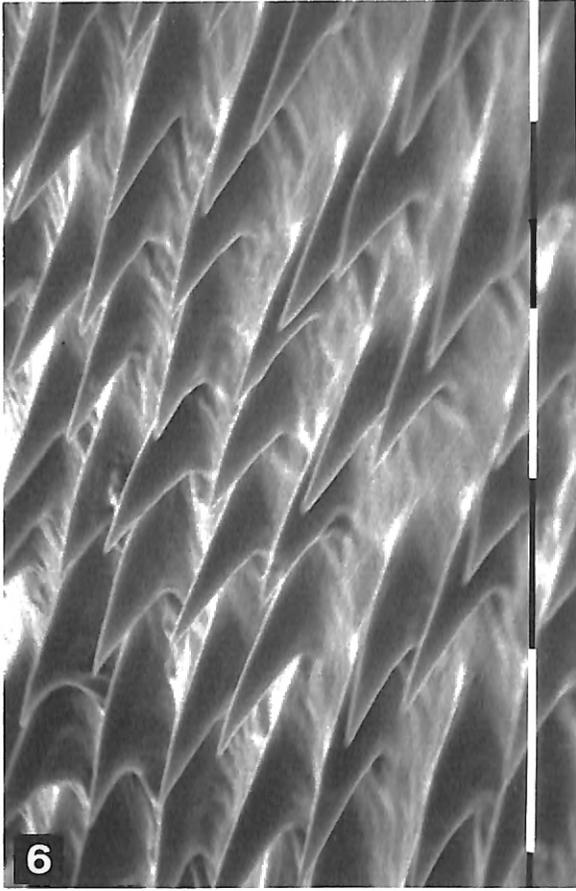
Outre les différents types de réseaux alutacés, le tégument est souvent également marqué par une microponctuation se présentant sous forme de microdépressions circulaires à elliptiques. Ces micropoints ne sont jamais piligères et ne s'observent habituellement que sur la tête et le pronotum. Ils sont présents aussi bien à l'extérieur de l'embase des points piligères (la majorité des *Cryptobiina*) qu'à l'intérieur de celles-ci (certains *Tracypum* FAGEL).

3.2 Les phanères épidermiques

Les *Cryptobiina* sont assez densément couverts d'une pubescence sur l'ensemble de leur corps. Les poils ou soies (ou encore chètes) (Grassé, 1975) sont généralement de taille moyenne, simples et articulés, à leur base, sur des cadres chitineux (appelés «points» dans la littérature «staphylinidologique»), de forme caractéristique et constante au sein d'une espèce. Ils sont soit ovales, ronds ou



Figs 1 à 4 — face dorsale de la tête et du pronotum de 1 — *Pachycriptum* sp., 2 — *Cryptofagiella wauthyi*, 3 — *Nitidicryptum* sp. et 3 — *Matropium* sp. — A: aire sous-antennaire, AC: antéclypéus, C: clypéus, P: pronotum, TI: trichobothrie infra-temporale, TS: trichobothrie supra-temporale; TV: trichobothrie vertexale (Echelle: 1 mm).



polygonaux, à pourtour régulier ou évasés vers l'arrière (souvent sur l'abdomen); ils ont aussi parfois tendance à se réunir pour former des ridules (sur le disque céphalique des *Longiscapus*); ils peuvent être profonds (sur les élytres) ou plus superficiels (sur la face sternale de la tête, par exemple). L'orientation et la taille des soies varient selon les tagmes ou les segments; ces deux facteurs constituent alors de bons critères systématiques utilisables à l'échelle de l'espèce.

Indépendamment de cette pubescence foncière, les Cryptobiina portent des phanères moins développés, se résumant à des productions cuticulaires ne renfermant pas de prolongement épidermique et appelés microtriches. Ceux-ci s'observent essentiellement sur la marge postérieure des ailes métathoraciques de la plupart des taxa et sur le bord postérieur des élytres des *Prytocum* FAGEL notamment.

Sur les pattes, certaines soies se transforment parfois en épines, groupées en quart de cercle ou en demi-cercle (organe de toilette?) sur la face antérieure para-axiale des pattes antérieures et sur la face postérieure para-axiale des pattes intermédiaires et postérieures. Une paire d'épines est également présente sur les faces antéro- et postéro-ventrales des tarsomères. Des épines plus ou moins nombreuses selon les genres (assez rares chez les *Cryptafrum* FAGEL et les *Afrobiium*) peuvent également s'observer indifféremment sur toutes les faces des tibias. Les épines se groupent en strates obliques et parallèles pour former un organe de toilette (utilisé lors du nettoyage des antennes et les palpes) sur la face antérieure para-axiale des protibias. Cet organe est très développé chez les *Afrobiium*. Enfin, au moins une épine assez longue – l'éperon – plus longue que le premier tarsomère chez les *Tracypum* FAGEL et très sclérotisée, se situe sur la face antéro-ventrale para-axiale du protibia et sur la face postéro-ventrale para-axiale des mésotibias et métatibias. L'origine de ces organes de toilette et éperons est polyphylétique. En effet, ils se retrouvent dans différentes sous-familles de Staphylinidae et même dans d'autres ordres d'insectes (tels les Diptères).

Le quatrième article des palpes maxillaires a son tégument creusé de gouttières longitudinales (photos 4 & 5) supportant des soies vraisemblablement glandulaires. Leur fonction nous est inconnue. De tels structures semblent être plésiomorphes s'observant aussi chez des Coléoptères primitifs de la famille des Hydrophilidae (Oliva, sous presse). Les rares spécimens (*Afrobiium* sp. femelles) récoltés dans des termitières ou des fourmilières ne montrent aucune adaptation glandulaire liée à ce type d'écologie (tels les trichomes sur les abdomens des Aleocharinae myrmécophiles ou termitophiles stricts). L'étude des matériaux conservés à sec indique l'existence de trois grands groupes de sensilles (Grassé, 1975) (ceci

demande toutefois confirmation par l'examen de spécimens frais):

- des sensilles campaniformes apparaissant sous forme de petits dômes circulaires à ovales sur la nervure radiale. Ils seraient sensibles aux pressions et aux tractions mécaniques;
- des sensilles trichoïdes qui sont des soies sensorielles groupées en touffe à l'apex du dernier antennomère et percevant des stimuli mécaniques;
- des sensilles basiconiques sous forme de petits cônes rangés à l'apex du dernier article des palpes labiaux et qui seraient des chémiorécepteurs.

Enfin, le dernier type de phanères reconnus sont les trichobothries, comprenant une longue soie noirâtre s'articulant sur un pore d'insertion cupuliforme (bothrie). Leur existence et leur topologie constituent d'excellents caractères systématiques. La tête (figs 1 à 4) de la plupart des genres porte au moins une trichobothrie supra-temporale, une trichobothrie infra-temporale et une paire de trichobothries sur le disque. Des trichobothries s'observent quelquefois sur la marge externe des élytres (chez les *Ophitodum*), dans l'angle postéro-externe ou antéro-externe des tergites (chez les *Tracypum*), sur les paratergites (chez les *Cryptofagiella* DRUGMAND) ou sur les bras latéraux de l'urite IX (chez les *Prytocum*). Le rôle de ces structures sensorielles chez les Staphylinidae reste inconnu; il s'agirait peut-être de mécanorécepteurs comme c'est le cas chez les criquets (Gnatzy *et al.*, 1989).

3.3. La tête

La tête des Cryptobiina est toujours prognathe. Les puissants muscles mandibulaires occupent l'intérieur de ce tagme.

La capsule céphalique s'articule au pronotum par une enarthrose, d'autant plus mobile que le cou est étroit (chez les *Ophitodum* et les *Afroplitodum*). Les faces dorsale et ventrale sont toujours ponctuées. Vers l'arrière, la tête s'étrécit et forme un cou ou occiput. Les antennes s'insèrent dorso-latéralement sous un calus plus ou moins apparent.

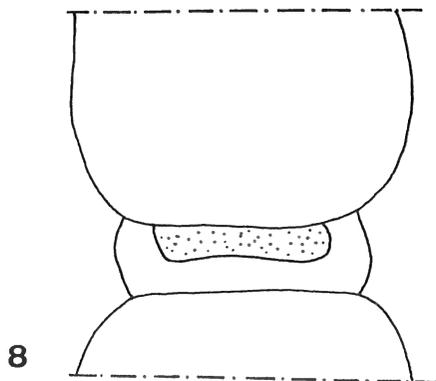
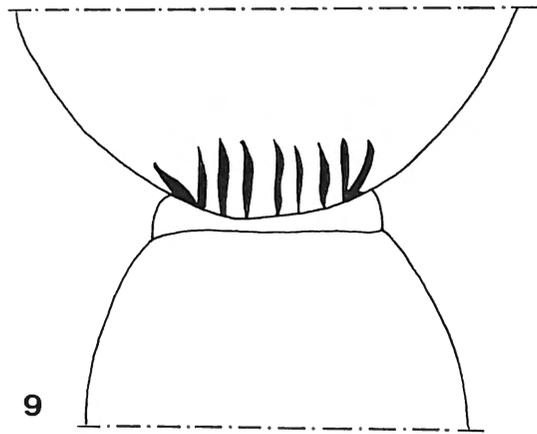
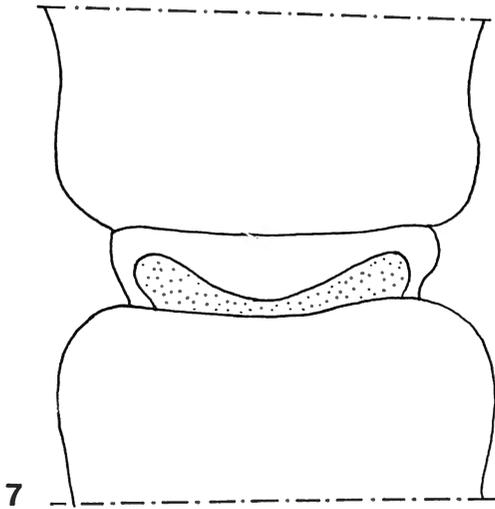
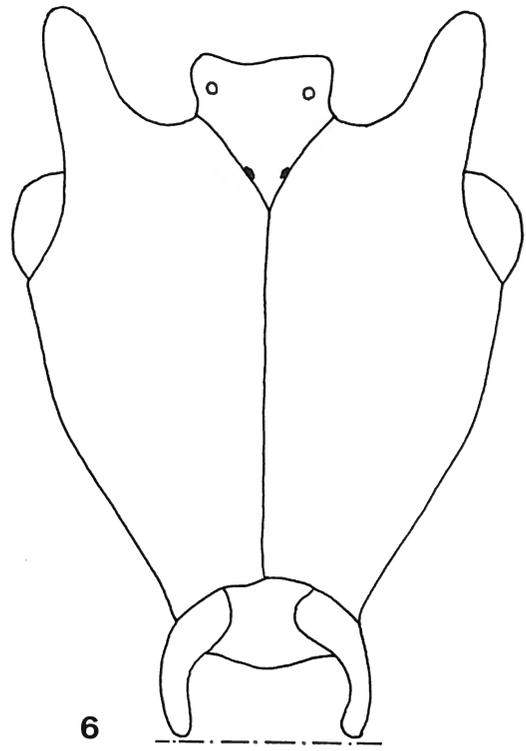
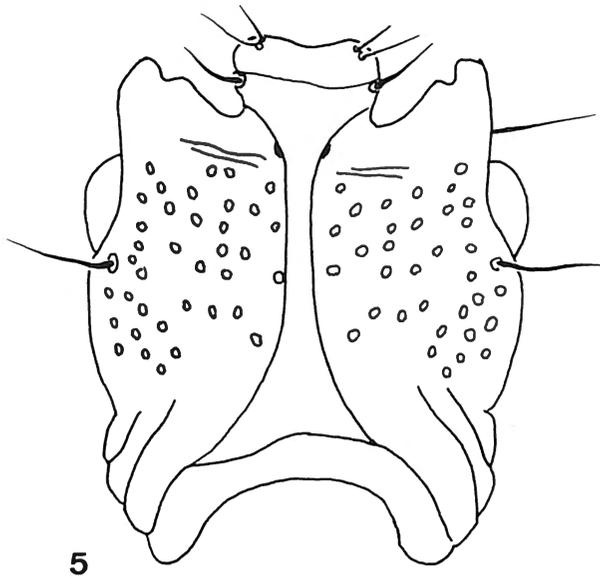
3.3.1. La capsule céphalique

La capsule céphalique est peu convexe et modérément déprimée dorso-ventralement.

Sa face dorsale est occupée par un large sclérite s'étendant du bord postérieur du clypéus au foramen magnum. Cette zone représente l'épicrâne (Blackwelder, 1936) et est formée par la soudure des sclérites frontal, vertexal, génal, postgénal et occipital. La plupart des sutures de l'épicrâne ont disparu (elles sont encore visibles chez les

Photos 5 à 8:

- 5 – Troisième et quatrième articles des palpes maxillaires d'*Afroplitodum africanum* (FAIRMAIRE) (échelle: 10 microns);
- 6 – Surface de l'aile métathoracique de *Pachyryptum sanguinipenne* (BERNHAEUER) (grossissement: 2200 X);
- 7 – Cinquième métatarsomère de *Matropium* sp. (échelle: 100 microns);
- 8 – Cinquième métatarsomère de *Matropium* sp. (grossissement: 462 X). G: griffes et SE: soies empodiales;



Cephalochetus KRAATZ, rattachés, à tort par certains auteurs, aux Cryptobiina). La suture clypéo-frontale et, de temps en temps, l'occipitale (chez les *Monocrypta* ou les *Longiscapus*, par exemple) sont apparentes. Les bras dorsaux du tentorium sont souvent visibles, par transparence, chez les individus immatures. Aucune protubérance, processus, carène ou ocelle ne marque cette région. La face ventrale de l'épicrâne résulte de la réunion du sclérite postgénéral, de la partie ventrale du sclérite pariétal et du sclérite gulaire. Le submentum est fusionné à la gula, cette fusion n'a laissé aucune trace. Seules les sutures postoccipitales, gulaire et hypostomiales sont perceptibles. Les sutures gulaire sont soit étroitement accolées (*Afrophitodum*: fig. 6 par ex.), soit séparées et alors subparallèles sur toute leur longueur (*Nitidicryptum* DRUGMAND: fig. 5 par ex.). La zone antérieure de la partie ventrale du pariétal forme une région, plus ou moins déclive selon les genres, sur laquelle frotte le scape. Cette zone, appelée «aire sous-antennaire» (fig. 3), est habituellement non ponctuée, hormis chez les *Longiscapus*.

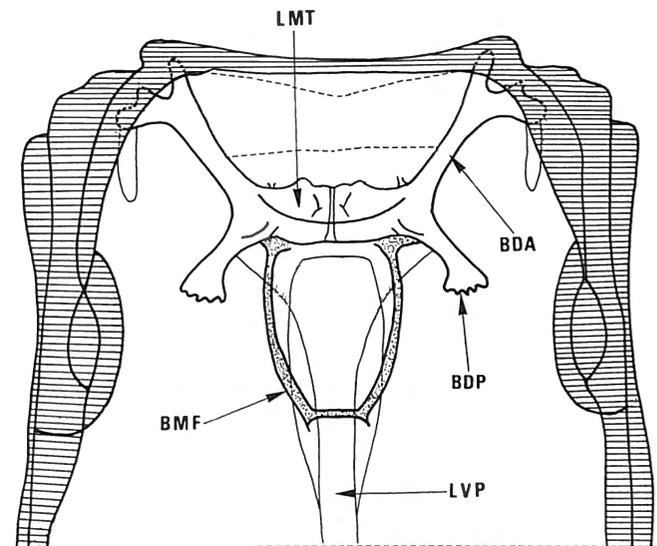
L'occiput (cou ou « occiput arch » selon Snodgrass, 1935) constitue la portion postérieure de la tête. Ce sclérite s'établit entre la suture occipitale et la suture postoccipitale. La partie médio-antérieure de la face dorsale du cou est parfois marquée par une dépression transversale (chez *Afrobium*: fig. 9, *Monocrypta*, *Ophitodum*, *Afrophitodum*: fig. 8 et *Longiscapus*: fig. 7). Des carénules longitudinales sont visibles sur le cou des *Afrophitodum* et des *Ophitodum*; leur développement est peut-être à mettre en relation avec l'étrécissement collaire. Le postocciput est représenté par un petit sclérite, plus ou moins arqué, localisé entre la suture postoccipitale et le formamen magnum.

3.3.2. Le tentorium (figs 10 & 11)

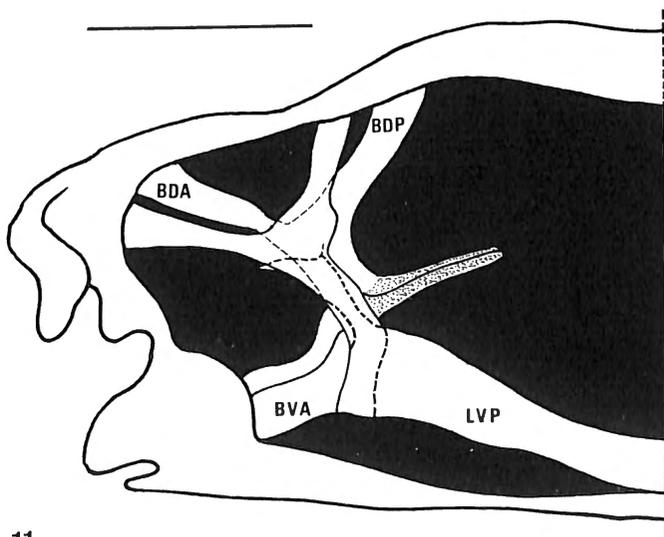
L'endosquelette céphalique, ou tentorium, se compose d'une paire de bras dorsaux postérieurs (dorsal tentorial arm, des auteurs anglo-saxons), d'une paire de bras dorsaux antérieurs (anterior tentorial arm), d'un laminatentorium, d'une paire de bras ventraux postérieurs (posterior tentorial arm), d'une paire de bras médio-frontaux et d'une paire de lames ventrales postérieures (posterior tentorial wall).

Les deux bras dorsaux antérieurs s'insèrent dans l'angle antéro-externe du fronto-clypéus, au niveau de la base des calus supra-antennaires. De leur côté, les deux bras dorsaux postérieurs rejoignent l'épicrâne à la hauteur de la partie antérieure du vertex, aux environs de la ligne fictive reliant le bord antérieur des yeux. Ventralement, chaque bras ventral antérieur du tentorium se divise en

deux branches, l'une gagnant l'angle antéro-externe du submentum et l'autre ralliant la zone formée par la partie antéro-ventrale du pariétal et par l'angle antéro-externe de l'hypostome.



10



11

Figs 10 & 11 – tentorium de *Longiscapus* sp., 11 – vu par la face dorsale (par transparence) et 10 – vu de profil (par transparence) et BDA: bras dorsaux antérieurs; BDP: bras dorsaux postérieurs; BMF: bras médio-frontaux; BVA: bras ventraux antérieurs; LMT: laminatentorium; LVP: lames ventrales postérieures. Echelle: 0,5 mm.

Figs 5 & 6 – face ventrale de la tête de *Nitidicryptum* sp. et d'*Afrophitodum africanum* (Echelle: 0,5 mm). – S: sutures gulaire, M: mentum.

Figs 7 à 9 – région collaire de 7 – *Longiscapus* sp., 8 – *Ophitodum* sp. et 9 – *Afrobium* sp. I: impression collaire, C: carénules longitudinales (Echelle: 0,5 mm).

A l'intersection de ces six bras apparaît une pièce transverse et légèrement oblique, le laminatentorium. Une paire de bras subparallèles se dirigeant dans le plan médio-frontal vers le foramen magnum prend appui sur la face postérieure du laminatentorium. Ces deux bras sont réunis par un pont à hauteur du bord postérieur des yeux. A notre connaissance, cette dernière pièce endosquelettique n'a jamais été signalée chez d'autres Staphylinidae ni Coléoptères d'ailleurs.

Le corpotentorium signalé par Naomi (1987b) n'est pas visible dans cette sous-tribu. Enfin, deux lames ventrales, verticales et para-sagittales sont appliquées sur la face sternale de l'épicrâne. Leur bord ventral constitue les sutures gulaies.

Classiquement chez les insectes (Matsuda, 1965) et vraisemblablement aussi chez les Cryptobiina, le tentorium sert de point d'attache aux muscles adducteurs des mandibules, des maxilles et du labium, aux muscles rétracteurs de l'hypopharynx, aux muscles dilatateurs du stomodeum et aux muscles antennaires.

3.3.3. Les yeux

Tous les taxa sont pourvus d'yeux situés antéro-latéralement. Leur taille et leur convexité varient selon les genres. Ainsi, les *Monocrypta*, *Ophitodum* et *Afrophitodum*, comptant parmi les Cryptobiina les plus évolués, possèdent des yeux globuleux, relativement grands (par rapport à la longueur moyenne observée au sein de la sous-tribu). A l'inverse, les genres plus primitifs, et particulièrement le genre orophile *Matropium*, se singularisent par des yeux plus plats, ne dépassant pas ou peu la courbure générale de la tête, moins longs par rapport aux tempes et possédant moins d'ommatidies.

Les ocelles n'existent pas dans la sous-tribu, ni dans la sous-famille des Paederinae en général.

3.3.4. Les pièces buccales

3.3.4.1. Le clypéus

Le clypéus est formé de deux sclérites : un postclypéus, soudé au sclérite frontal (délimitant ainsi le frontoclypéus) et un antéclypéus (fig. 2). Ce dernier sclérite reste toujours membraneux, transverse et de développement varié selon les genres. Il se situe entre la suture fronto-clypéale et le labre.

L'antéclypéus est très développé chez *Nitidicryptum* et *Cryptofagiella*; moyennement développé chez *Afrobium*,

Longiscapus et *Prytocum* et peu visible chez *Pachycryptum* DRUGMAND, *Matropium*, *Afrophitodum*, *Ophitodum*, *Monocrypta* et *Cryptafrum*.

3.3.4.2. Le labre (figs 12 à 14)

Le labre est un sclérite impair, transverse et articulé sur le bord antéro-dorsal de la capsule céphalique, en avant du clypéus. Une échancrure médio-sagittale en « V » marque le bord antérieur de ce sclérite. Cette encoche est plus ou moins profonde selon les genres et est parfois bordée par deux expansions tégumentaires lobées (*Cryptafrum*) ou dentiformes (*Monocrypta*). La chétotaxie labrale consiste en une rangée anté-apicale à insertion ventrale de 10 à 15 macrochètes et en une rangée apicale de macrochètes, nettement plus nombreux. La rangée de soies plus courtes s'interrompt quelquefois (chez *Tracypum* par exemple) dans son échancrure; elle est continue chez *Longiscapus*. Les macrochètes correspondraient peut-être aux « large primary setae » mises en exergue par Sawada (1972) chez les Aleocharinae et les mésochètes aux « small secondary setae ». Toutefois, pour admettre définitivement cette homologie, il faudrait être à même de suivre l'évolution de la topologie de ces soies au sein de toutes les sous-familles de Staphylinidae. Enfin, des microtriches garnissent souvent les pourtours de l'échancrure médio-sagittale (excepté chez *Monocrypta*, *Ophitodum* et *Afrophitodum*).

3.3.4.3. Les mandibules (figs 15 à 17)

Les mandibules se présentent sous la forme de pyramides à base triangulaire, plus ou moins falciformes, parfois coudées, fortement sclérifiées et aplaties dorso-ventralement.

Leur face latéro-externe est habituellement régulièrement arrondie, hormis chez les *Pachycryptum* et les *Ophitodum* où elle est plane ou subplane. Une ou plusieurs soies se situent à la base de la face externe des mandibules de la plupart des genres mais manquent chez les *Cryptofagiella*, *Prytocum*, *Monocrypta* et *Afrophitodum*.

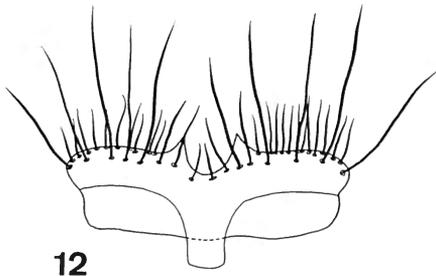
Les mandibules s'articulent sur la gena par l'intermédiaire d'un condyle ventro-externe. Par contre, du côté dorso-externe, un acetabulum vient coiffer un condyle du bord antéro-externe du crâne. L'articulation des mandibules se déroule autour de l'axe passant par ces deux condyles; elles se croisent et se superposent au repos.

La pointe de la mandibule ou terebra peut être simplement aiguë ou parfois crochue (chez certains *Monocrypta*,

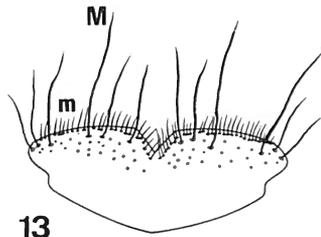
Figs 12 à 14 – labre de 12 – *Monocrypta* sp.; 13 – *Afrophitodum africanum*; 14 – *Prytocum uelense*.
M: macrotriche (large primary setae?); m: microtriche (small secondary setae?). Voir texte pour explications.
Echelle: 0,2 mm.

Figs 15 à 17 – mandibules de 15 – *Cryptofagiella wauthyi*, 16 – *Ophitodum* sp., 17 – *Monocrypta* sp.
B: premola, MB: mola bicuspidé, MLB: macrotriche latéro-basale, MU: mola unicuspidé, P: lacinia. Echelle: 0,1 mm

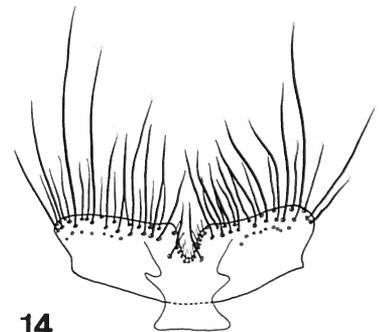
Figs 18 à 21 – maxilles de 18 – *Nitidicryptum* sp., 19 – *Pachycryptum*, 20 – *Cryptafrum* sp., 21 – *Afrobium* sp.
G: galéa, L: lacinia, P: palpifère, PM: palpomères 1 à 4, S: stipe. Echelle: 0,1 mm.



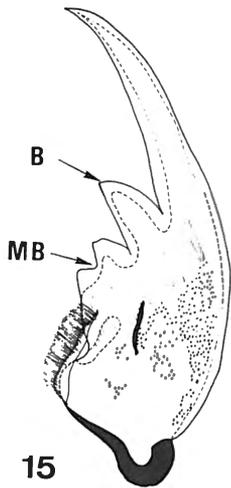
12



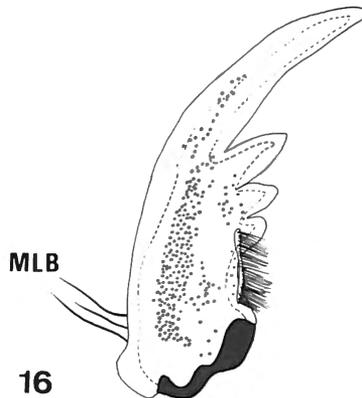
13



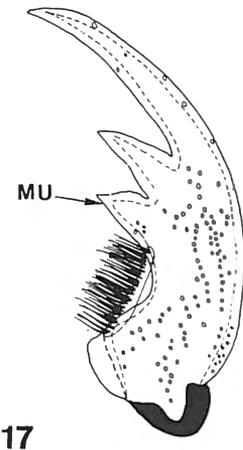
14



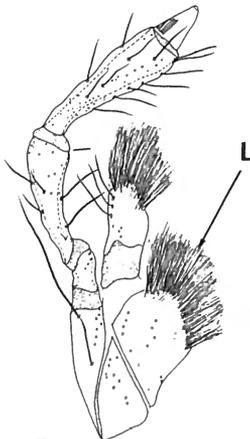
15



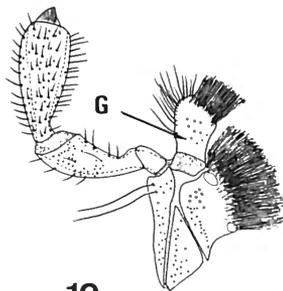
16



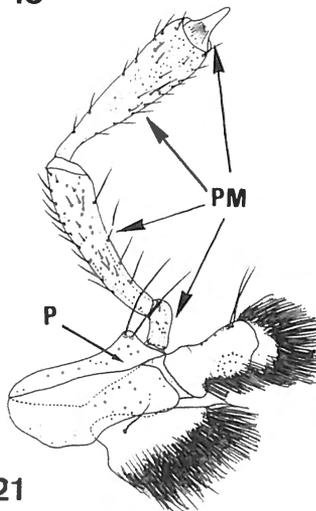
17



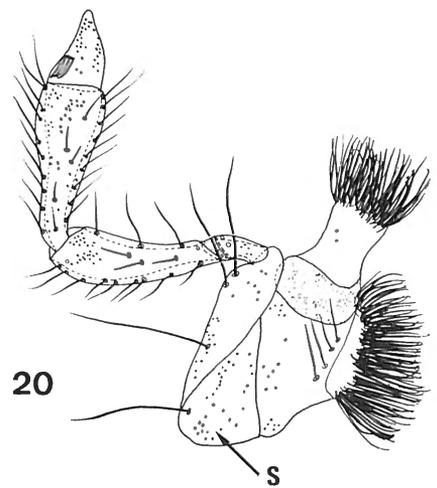
18



19



21



20

— 12 ▶ 14
— 15 ▶ 17
— 18 ▶ 21

par exemple); l'examen de mandibules éclaircies ne nous a jamais permis de percevoir une trace de suture séparant la terebra du corps de la mandibule (une telle structure existe notamment chez les Osoriinae et les Omaliinae).

Les mandibules sont creuses et parcourues par un canal central dirigeant quelques ramifications vers la mola, la premola, la terebra et les nombreux micropores dorsaux ou ventraux. Comme l'indiquent Evans (1965) et Brunsting (1981), la digestion des Staphylinidae prédateurs serait, du moins en partie, vraisemblablement extra-orale et ces canaux et micropores serviraient à l'excrétion au moins substances neurotoxiques ou digestives.

La face interne porte toujours deux dents: une mola postérieure et une premola antérieure. Alors que la premola est toujours unicuspide, les molae sont parfois bilatéralement bicuspidées (*Afrobium* et *Tracypum*, par exemple) ou unilatéralement unicuspidées (chez *Longiscapus*).

Les mandibules ne sont le siège d'un dimorphisme sexuel que chez les femelles de *Longiscapus dimorphus*, qui possèdent des mandibules moins robustes et moins coudées que les mâles.

Une étroite frange membraneuse, la prosthéca (lacinia mandibulaire selon Coiffait, 1972: 21), court du bord antéro-interne de la face ventrale de la mandibule jusqu'à la base de la mola. Le bord externe de la prostheca est toujours plus ou moins densément couvert de microtriches; sa forme générale et sa situation restent relativement constantes au sein de la sous-tribu.

3.3.5.4. Les maxilles (figs 18 à 21)

Les maxilles, paires et symétriques, s'articulent sur le submentum et l'hypostome par l'intermédiaire d'un cardo proximal et d'un stipe distal. La face externe du stipe porte le palpifère sur lequel s'attache le palpe maxillaire. La lacinia est toujours bien développée et occupe une position interne, adjacente au stipe. La galéa, quant à elle, est coincée entre la lacinia, la pointe du stipe et le premier palpomère. Les microtriches de ces deux derniers segments sont toujours denses.

Les principaux sclérites du maxille sont oligochètes: la marge externe du palpifère ne porte souvent que trois macrochètes, deux apicaux et un médian à submédian; le cardo et le stipe n'ont habituellement chacun qu'une longue soie tandis que quelques macrochètes s'observent sur la marge externe de la galéa.

Le premier palpomère, toujours très court et sans soies, voit son tégument marqué par plusieurs sensilles campaniformes (?). Par contre, le tégument des deuxième et troisième articles (égaux ou subégaux) est, plus ou moins densément, couvert de chètes (quelquefois de deux types comme chez *Afrophitodum*, *Monocrypta* et *Ophitodum*). Le quatrième palpomère est peu développé, rarement plus long que le premier, en forme de cône ou de téton; sa surface est dépourvue de soies mais est creusée de gouttières longitudinales, en grand nombre chez *Monocrypta*, *Afrophitodum* et *Ophitodum*, contenant des soies glandulaires (voir chapitre 3.2).

3.3.4.5. Le labium

Le labium se compose:

- de pièces impaires proximales: un mentum s'articulant antérieurement avec le prémentum et postérieurement avec le submentum (soudé à la gula, voir plus haut) et d'une languette bilobée;
- de pièces paires: deux palpes labiaux (figs 22 à 24), deux palpigères et deux paraglosses.

Le mentum est toujours transverse, plus ou moins trapézoïdal et possède de un à cinq macrochète(s) dans l'angle antéro-externe. Le prémentum, plus étroit et plus carré, est souvent peu visible, plus ou moins engoncé sous le mentum et toujours dépourvu de soies (des pores sensoriels sont cependant souvent visibles).

La languette ou ligula, toujours profondément bilobée, fait suite au prémentum. De courtes sensilles basiconiques font saillie à sa surface. La marge antérieure est soit continue (majorité des genres), soit finement crénelée (*Afrobium*).

De la base latérale du prémentum partent les paraglosses, consistant en deux longs processus membraneux bordant la ligula. Leur face interne porte une rangée d'épines étroitement serrées, tandis que de courtes microtriches tapissent leurs faces dorsale et externe.

Les palpes labiaux sont trimères et s'articulent sur les palpigères. Ils sont toujours oligochètes et nettement plus courts que les palpes maxillaires. Le deuxième article est de même largeur mais habituellement plus long que l'article basal alors que le dernier est, au maximum, aussi long et toujours plus étroit que le pénultième. L'apex du dernier article est tapissé de sensilles basiconiques.

3.3.4.6. Les antennes

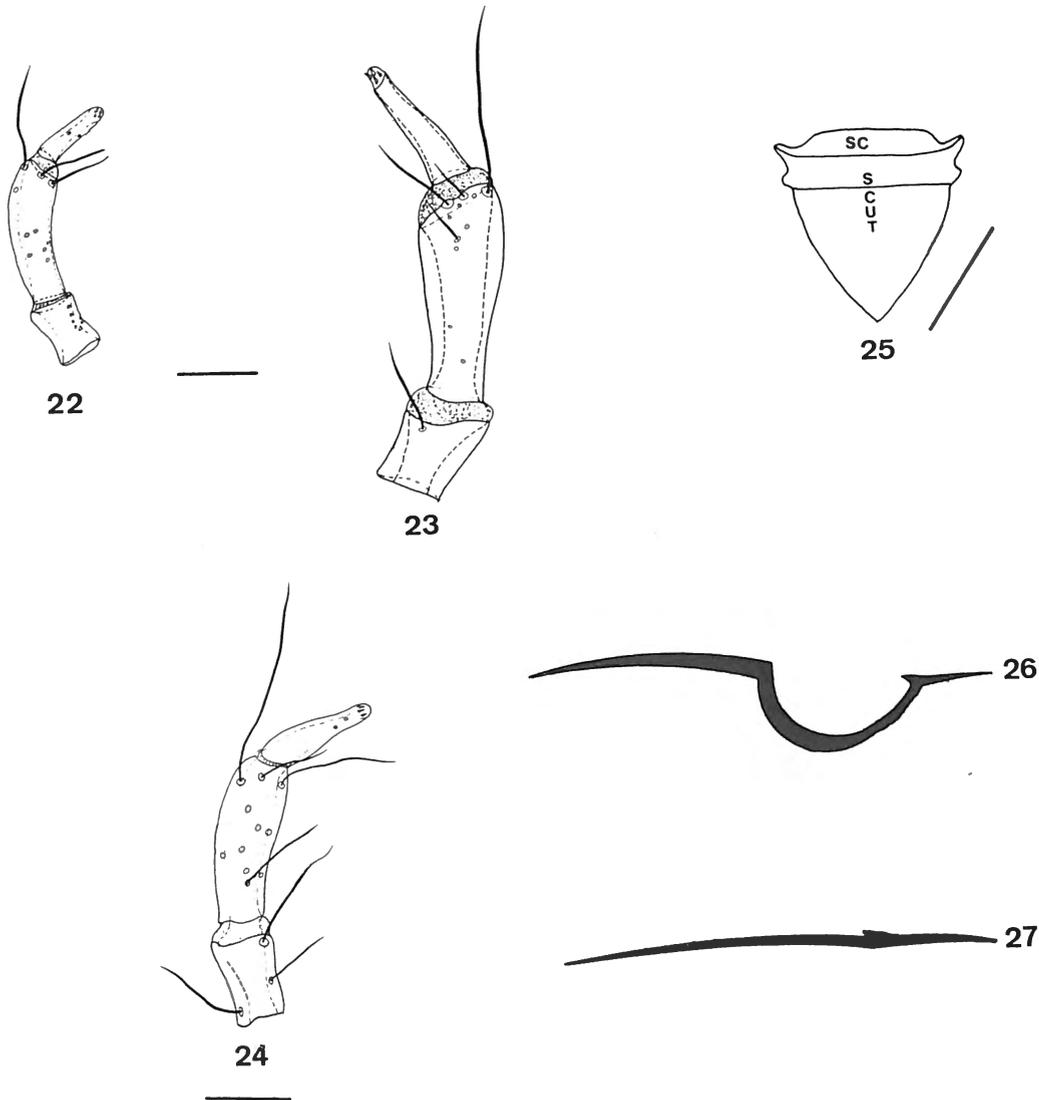
Les antennes des Cryptobiina comptent toujours onze articles parmi lesquels on distingue le scape (premier article), le pédicelle (deuxième article) et le flagelle (les neuf derniers articles). Elles sont relativement longues et occupent une position dorso-latérale, s'articulant, grâce au scapobasal (rotule basale du scape), dans une saillie creuse du front, recouverte par les calus supra-antennaires.

Comme classiquement chez tous les Coléoptères, seul le scape dispose d'une musculature. Cet article, toujours très long par rapport au pédicelle, est étroit à la base et s'épaissit vers l'apex. Il est doublement sinué (très nettement chez *Afrophitodum*). Sa pilosité est habituellement clairsemée. Au repos, le scape se dispose le long de l'aire sous-antennaire, se dirigeant vers la face ventrale de l'oeil, le restant de l'antenne se positionnant vers l'avant.

Le pédicelle, étranglé à la base, est au moins aussi long que le troisième antennomère. La pilosité fait défaut sur son tiers basal.

Les antennomères du flagelle, parfois pédonculés à la base, sont habituellement tous plus longs que larges (derniers antennomères subcarrés (de profil) chez *Pachycryptum* et *Nitidicryptum*). L'apex du dernier article est garni d'une touffe de sensilles trichoïdes.

En plus de la pilosité foncière, de fines et courtes soies



Figs 22 à 24 – palpes labiaux de 22 – *Monocrypta* sp., 23 – *Cryptofagiella wauthyi*, 24 – *Ophitodum* sp. (Echelle: 0,1 mm).

Fig. 25 – mésonotum d'*Afrobiium* sp. sc: scutum, scut: scutellum. Echelle: 0,5 mm.

Figs 26 et 27 – mésonotum vu de profil de 29 – *Monocrypta* sp. et 30 – *Cryptofagiella wauthyi*.

peuvent tapisser soit tous les antennomères sauf le pédicelle (chez *Afroplitodum*, *Ophitodum* et *Monocrypta*), soit les antennomères 3 à 11 (chez *Tracypum*, *Prytocum*, *Afrobiium* et *Longiscapus*), soit les antennomères 4 à 11 (chez *Matropium*, *Cryptafrum*, *Pachycryptum* et *Nitidicryptum*).

3.4. Le cervix et le thorax

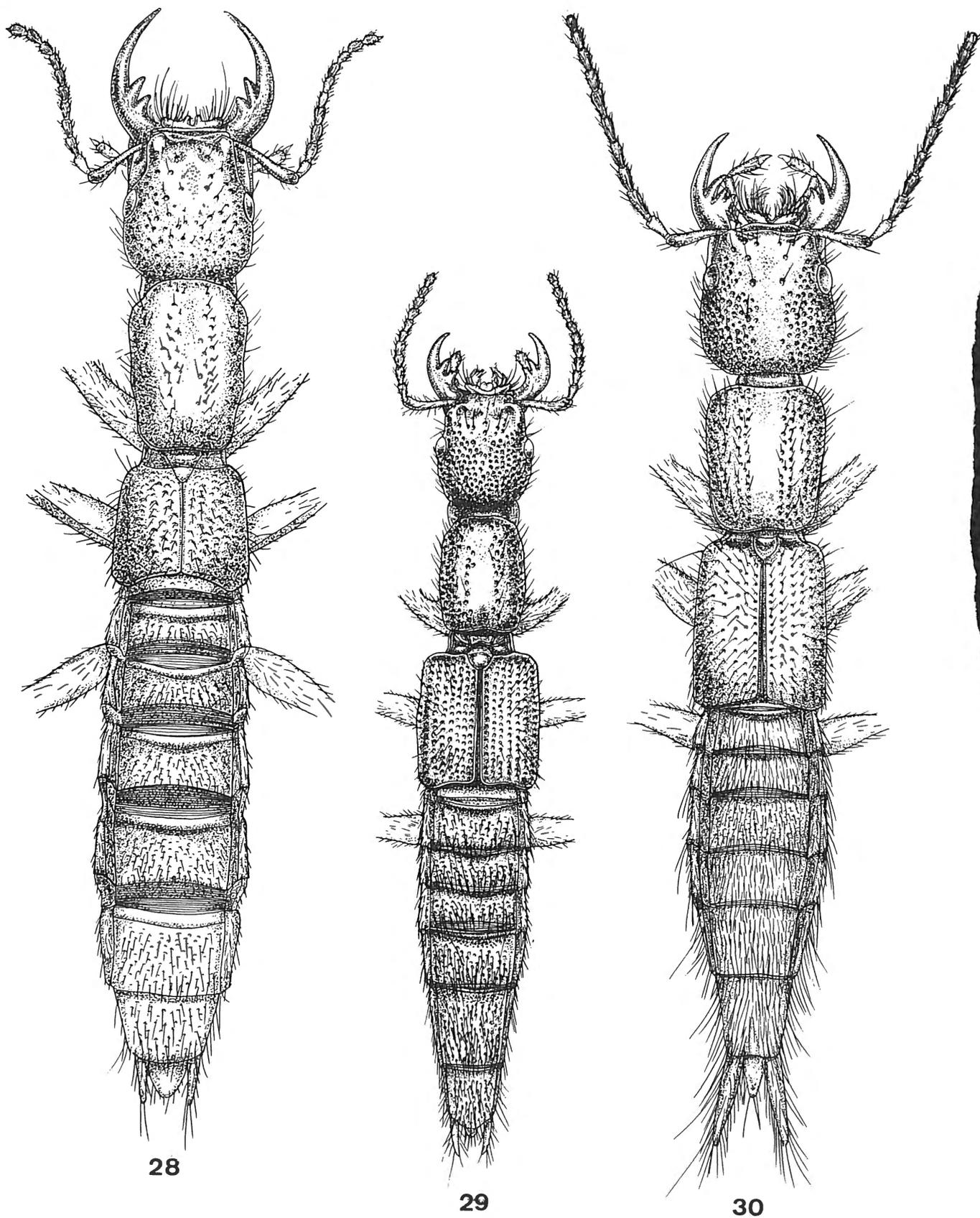
Deux paires de sclérites ventro-latéraux et une grande zone membraneuse forment le cervix. Ces sclérites s'articulent antérieurement avec l'épicrâne et postérieurement avec la base du prosternum.

Le deuxième tagme ou thorax se divise en trois segments: le prothorax, le mésothorax et le métathorax. Portant les élytres et les ailes membraneuses, les parties dorsales du mésothorax et du métathorax sont parfois appelées globalement ptérothorax.

3.4.1. Le pronotum (figs 1 à 4)

Le prothorax des Cryptobiina, toujours oblong, se compose d'un vaste sclérite tergal (le pronotum) et de plusieurs sclérites sternaux.

Le pronotum occupe toute la face dorsale (ne passe jamais sur la face ventrale comme chez les Xantholiniinae) et est presque toujours complètement marginé (hormis chez *Ophitodum*). Cette marge sépare le pronotum de sa partie sternale, l'hypomère. Ce dernier sclérite est toujours non ponctué. A l'inverse, le pronotum est recouvert d'une ponctuation piligère généralement dense, hormis sur une bande médio-sagittale non ponctué. Cette bande lisse, très étroite chez les genres les plus évolués, a tendance à disparaître chez certains *Monocrypta*. Elle est fréquemment légèrement surélevée et parfois divisée médio-longitudinalement par une étroite crevasse plus ou moins étendue. Cette structure constitue la partie tergale



Figs 28 à 30 – habitus de 28: *Matropium rufipenne*; 29: *Pachycriptum sanguinipenne*; 30: *Prytocum uelense* (d'après FAGEL, 1977). (Echelle: 1 mm).

d'un apodème dont la fonction exacte reste inconnue. Deux bandes paramédianes non ponctuées, de développement varié, existent également chez les *Afrobium* et les *Monocrypta*.

3.4.2. Le prosternum

La partie ventrale du prothorax comprend le prosternum, l'hypomère (voir plus haut), les épimères prothoraciques, les épisternes, les pérित्रèmes et deux foramens, un antérieur recevant la tête et un postérieur auquel s'articule le mésothorax.

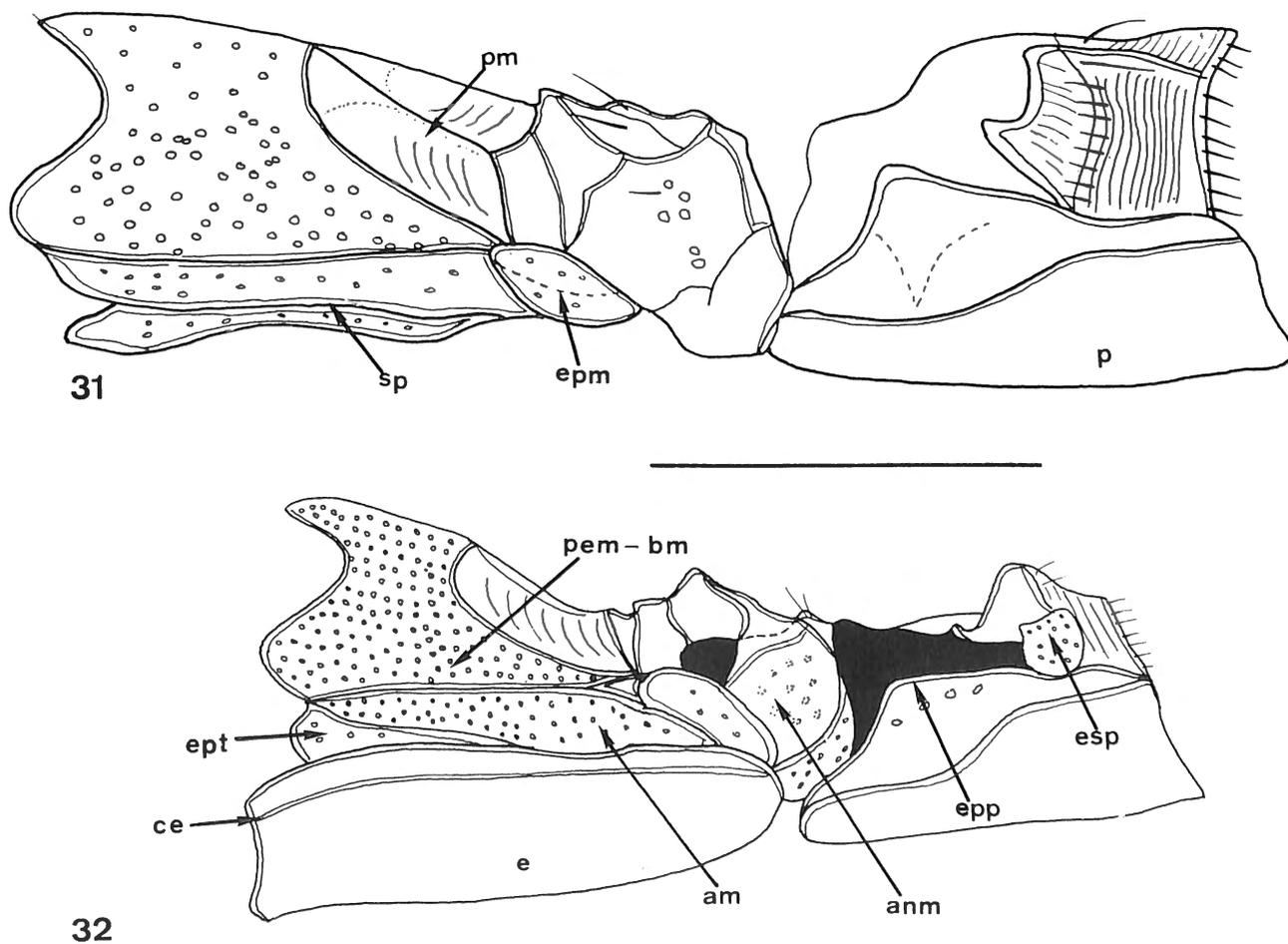
Deux sclérites forment le prosternum: le basisternum antérieur et le furcasternum, de forme pyramidale, se logeant entre les procoxae. La suture sternacostale sépare ces deux sclérites. Une carène médio-sagittale marque le prosternum. Le basisternum transverse est parfois couvert de points piligères épars (*Afroplitodum*) ou denses et formant alors des ridules transversales (*Afrobium*). Chez *Prytocum*, le tégument n'est pas ponctué mais microréticulé. Le furcasternum reste, quant à lui, constamment non ponctué et non microréticulé.

Chaque épimère prothoracique, de forme triangulaire, recouvre partiellement un stigmate. Sa suture avec l'hypomère peut être obsolète (chez la majorité des genres), légèrement visible et soit entière (chez *Afrobium*) soit vestigiale (chez *Cryptofagiella*). Quelques petites dépressions non piligères (vestiges d'une ponctuation ancestrale?) sont apparentes chez les *Pachycryptum*. Le pérित्रème, sclérite portant le stigmate, est toujours peu étendu chez les Cryptobiina.

On ne peut pas parler de cavités coxales sensu stricto chez ces insectes. En effet, leur délimitation reste imprécise: le furcasternum constitue leur « mur » interne alors que leur couverture baso-ventrale est assurée par les épisternes prothoraciques; leur « plancher » dorsal étant membraneux.

3.4.3. Le mésonotum (fig. 25)

La partie antérieure du ptérothorax, le mésothorax, est toujours courte, la musculature des pattes et des élytres étant peu développée. Sa portion tergale, en grande partie recouverte par le bord postérieur du pronotum, est



Figs 31 et 32 – sternum de 32 – *Nitidicryptum* sp. et 33 – *Tracypum* sp. (Echelle: 1 mm).

anm: anépistérne mésothoracique, am: anépistérne métathoracique, bm: basisternum mésothoracique, bp: basisternum prothoracique, ce: carène épipleurale, e: élytre, epm: épimère mésothoracique, epp: épimère prothoracique, ept: épimère métathoracique, esp: épistérne prothoracique, fp: furcasternum prothoracique, h: hypomère, p: pronotum, pem: préépistérne mésothoracique, sp: suture pleurale.

formée par trois sclérites apparaissant entre la base interne des élytres et le bord postérieur du pronotum. On reconnaît habituellement (Blackwelder, 1936, et Naomi, 1988d) le préscutum basal suivi du scutum intermédiaire et du scutellum postérieur. Ces trois sclérites sont souvent disposés approximativement dans le même plan (fig. 27) chez les espèces les plus primitives. Par contre, une profonde dépression transversale marque la base du scutellum des *Monocrypta* (fig. 26), *Ophitodum* et *Afrophitodum*. Dans ce cas, seule la portion postérieure du scutellum est au moins ponctuée ou microréticulée. Chez les genres plus primitifs, la ponctuation et la microréticulation sont très variables et intéressent l'ensemble du scutum et du scutellum. Le postnotum plus ou moins intégré au scutellum (Matsuda, 1970), n'a pas été observé chez les Cryptobiina.

3.4.4. Le mésosternum (figs 31 & 32)

Le sternum du mésothorax, ou mésonotum, se compose d'un basisternum discal flanqué d'un anépisternite (Bartlet, 1992, sous presse) et d'un épimère. La suture entre l'épisternite et l'épimère est toujours visible. L'épimère est coincé entre l'épisternite mésothoracique et l'épisternite métathoracique, sa moitié postérieure longe les dépressions ovoïdes du métasternum. La ponctuation et la microréticulation du mésonotum varient intragénériquement, il est donc impossible d'en sortir des constantes pour chaque genre.

Les cavités coxales sont également ouvertes postérieurement.

3.4.5. Le métanotum

Le métathorax est étroitement uni au mésothorax et constitue le segment thoracique le plus complexe en raison du développement des muscles des ailes membraneuses. Il est divisé en cinq sclérites : le préscutum, les deux moitiés du scutum, le scutellum et le postnotum. Les rapports morphologiques de ces différentes pièces sont illustrés par la figure 33. Leur évolution n'a pu, faute de matériaux, être suivie au travers de tous les genres (dont notamment les espèces aptères du genre *Matropium*).

3.4.6. Le métasternum (figs 31 & 32)

La morphologie du métasternum est plus simple. Il n'est constitué que d'un vaste sclérite résultant de la fusion du basisternum et du préépisternum, marqué antérieurement

par deux dépressions latérales (entièrement rebordées) à l'intérieur desquelles viennent se loger les mésocoxae. Une carène médio-sagittale (correspondant vraisemblablement à un vestige du basisternum et du préépisternite mésothoracique) sépare parfois ces deux dépressions ovoïdes et non ponctuées (mais ridées subtransversalement). Cette carène est complète chez *Cryptafrum*, *Nitidicryptum*, *Pachycryptum*, *Cryptofagiella*, *Matropium* et *Tracypum*, et peu développée chez *Afrophitodum*, *Monocrypta*, *Ophitodum*, *Prytocum*, *Afrobium* et *Longiscapus*. La portion postérieure du métasternum est quelquefois séparée médio-sagittalement par une étroite crevasse (chez *Prytocum* par exemple). Les pleures sont partagées en deux sclérites : un anépisternite antéro-ventral et un épimère postéro-dorsal. Les métacoxae ne sont plus séparées par un prolongement du sternum comme c'était le cas pour les procoxae et mésocoxae. De plus, les cavités coxales sont fermées.

3.4.7. Le métendosternite (figs 34 & 35)

Cette pièce endosquelettique se situe dans le métathorax, sa base s'articulant entre les métacoxae. Elle se compose toujours d'une hampe impaire se divisant en deux bras latéraux. Cette structure de base se rencontre chez *Ophitodum*, *Afrophitodum*, *Afrobium*, *Prytocum*, *Monocrypta* et *Tracypum*. Une plaque furcale (sensu Dajoz & Caussanel, 1968 : 79) ou bras postéro-latéral (sensu Naomi, 1989a : 83) s'observe parfois sur les bras latéraux (chez *Longiscapus*, *Nitidicryptum*, *Cryptofagiella* et *Pachycryptum*). Selon Dajoz & Caussanel, ces plaques furcales serviraient de point d'insertion aux tendons des muscles dépresseurs des trochanters.

3.5. Les appendices thoraciques

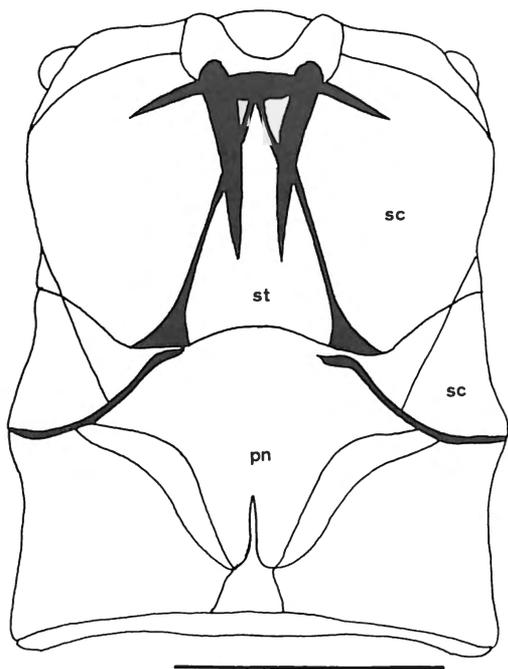
3.5.1. Les élytres (figs 36 à 38)

Chaque élytre est formé d'une seule pièce très sclérotisées, rigides et symétriques, contiguës le long de leur bord interne ou bord sutural. Toujours courts mais restant habituellement oblongs, ils recouvrent, au maximum, le premier tergite abdominal apparent (hormis chez les *Matropium*). Chez certaines espèces aptères du genre *Matropium*, ils peuvent être soudés. Leur action est passive durant le vol et ils n'exercent, en fait, qu'un rôle de protection des ailes métathoraciques. La base de l'élytre s'étrécit en un pédoncule qui s'articule, par l'intermédiaire de deux sclérites axillaires sur les parties latérales du mésonotum.

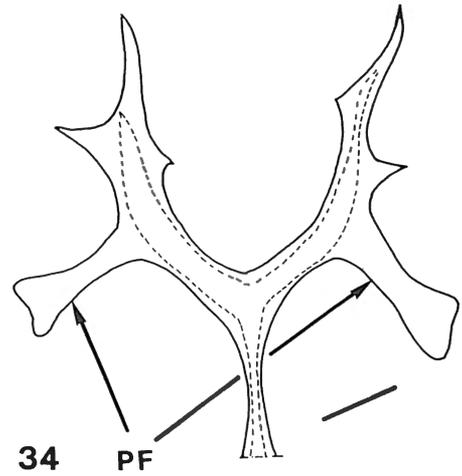
Fig. 33 – métanotum d'*Afrobium* sp. PSC: préscutum, SCUT: scutum + scutellum, ST: scutellum, SC: scutum, PN: postnotum. Echelle: 0,5 mm.

Figs 34 et 35 – métendosternite de 34 – *Longiscapus* sp. et 35 – *Afrophitodum africanum*. Echelle: 0,1 mm. PF: plaque furcale et BL: bras latéraux.

Figs 36 à 38 – élytres de 36: *Afrophitodum africanum*, 37: *Cryptofagiella wauthyi* et 38: *Nitidicryptum* sp. (Echelle: 1 mm)

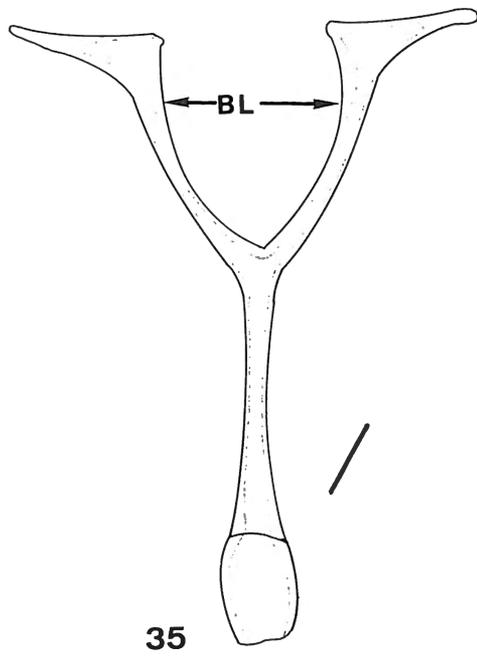


33



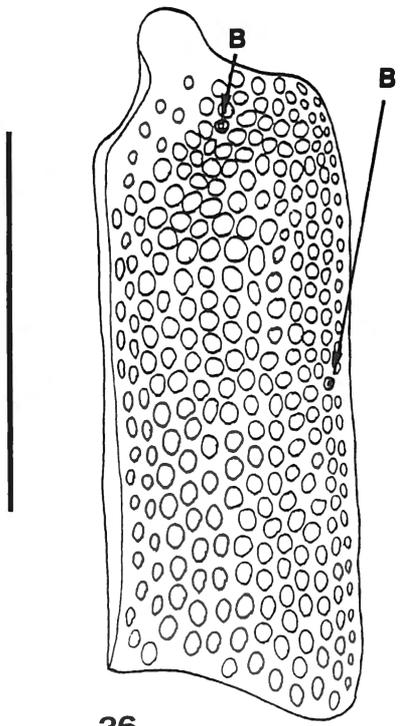
34

PF

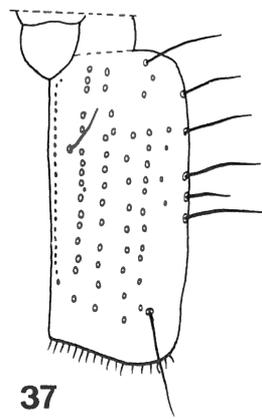


35

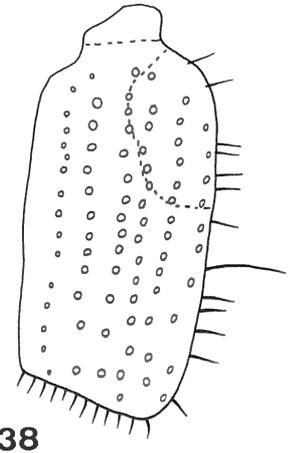
BL



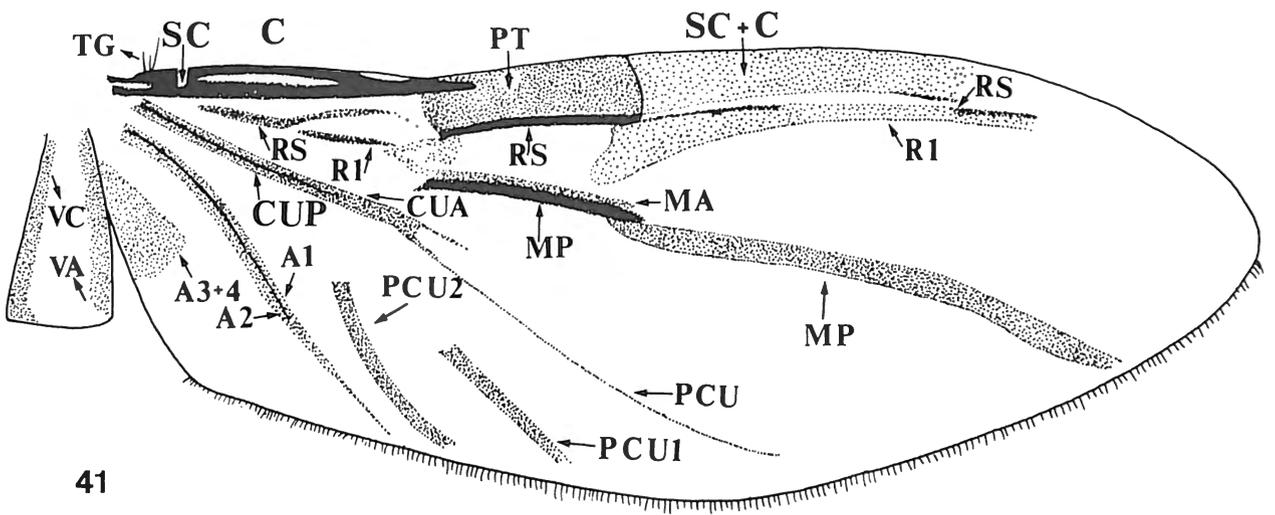
36



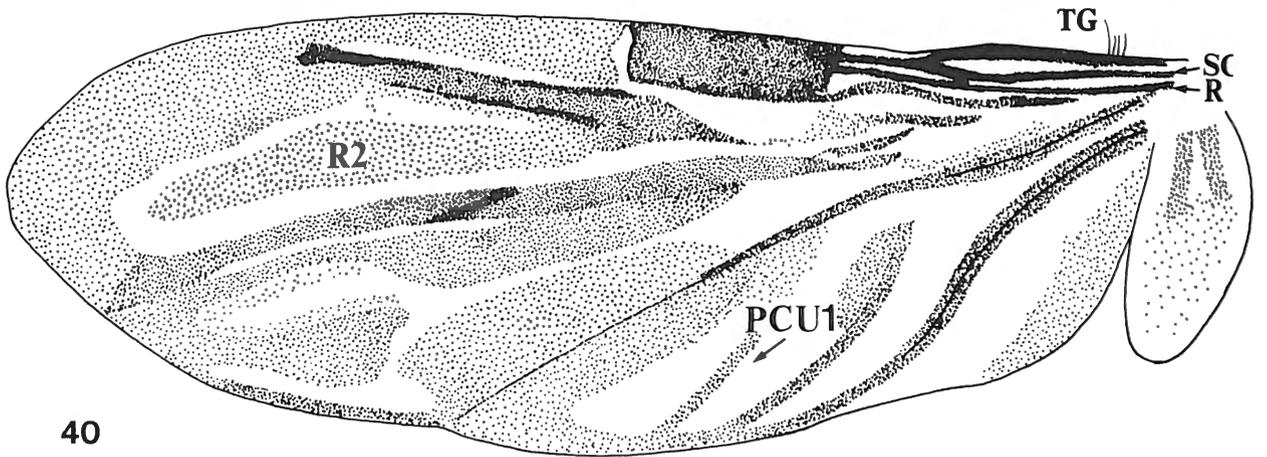
37



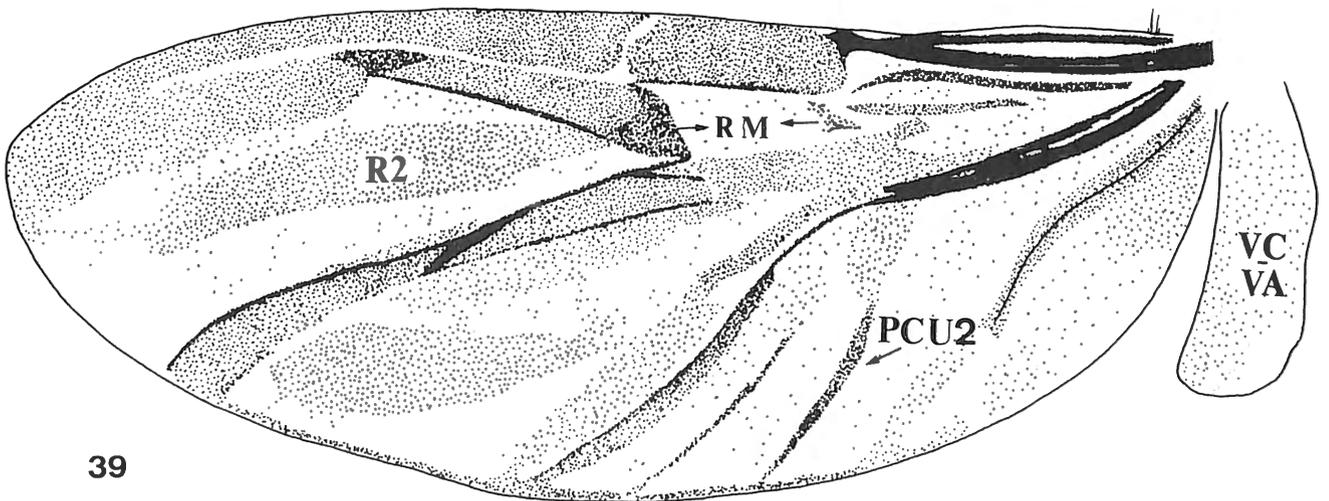
38



41



40



39

La marge externe des élytres se replie en un épipleure qui recouvre, du moins en partie, les épimères et les épisternes méso- et métathoraciques. La limite entre le disque de l'élytre et son épipleure n'est jamais marquée par un sillon ou une carène, comme c'est le cas chez certains Paederinae (*Lobrathium* MULSANT & REY) ou Pseudopsinae (*Pseudopsis* NEWMAN). La présence (chez *Monocrypta* et *Prytocum*) ou l'absence (chez *Ophitodum* et *Cryptafrum*, par exemple) d'une carène sur la portion basale de l'épipleure constitue un bon caractère systématique.

Leur surface dorsale est sans exception couverte de points piligères à soies subdressées ou subcouchées mais toujours dirigées vers l'arrière. La forme et la densité des points varient intra-génériquement. Ils sont disposés sans ordre apparent chez les genres les plus évolués (*Monocrypta*, *Prytocum*, *Afrophitodum* (fig. 36),...) mais groupés en lignes longitudinales chez les genres les plus primitifs (figs 37 & 38) tels *Cryptofagiella* et *Nitidicryptum*. La micro-réticulation semble toujours présente mais le pourtour des mailles est constamment diffus. De très courtes microtriches sont présentes sur le bord postérieur des élytres (*Cryptafrum*, *Tracypum*, *Nitidicryptum*,...). Une trichobothrie humérale et une latéro-médiane sont au moins présentes chez la majorité des genres. Une structure cupuliforme ressemblant à une bothrie visible entre le scutellum et l'«épaule» et une autre au niveau de la moitié de l'épipleure ont été observées chez tous les *Ophitodum*. Leur homologie n'a pu être déterminée.

Enfin, on assiste à un pincement de l'angle postéro-externe des élytres de certains *Ophitodum* tels *O. cephalicum* ou *O. punctiventre*. La présence ou l'absence de cette structure permet de séparer aisément certains groupes d'espèces du genre *Ophitodum*.

3.5.2. Les ailes métathoraciques (figs 39 à 41)

Des formes macroptères, brachyptères et aptères coexistent chez les Cryptobiina. La différenciation entre individus macroptères et brachyptères s'est cependant révélée difficile puisque nous ne disposons que de matériaux typiques pour certains genres (*Cryptofagiella*, *Nitidicryptum*, *Cryptafrum*, *Matropium*). De même, nous n'avons pas pu apprécier le développement des muscles alaires, permettant entre autres d'évaluer la performance des ailes et par là, de juger les capacités de dispersion des Cryptobiina. Toutefois, il semblerait que le développement relatif de la surface alaire soit inversement proportionnel à la longueur du corps (cette relation a déjà été envisagée pour les Carabes (Desender, 1989) mais pas pour les Staphylinidae) et que des individus brachyptères et macroptères existent parmi les genres les plus primitifs

fréquentant la forêt tropicale humide. Dans les genres de grande taille (*Tracypum*, *Cryptofagiella*, *Pachycryptum*,...), les ailes dépliées atteignent au maximum l'apex de l'abdomen alors qu'elles dépassent longuement ce tagme chez les *Monocrypta*, *Longiscapus* ou *Ophitodum*. Les *Matropium* orophiles sont tous, quant à eux, aptères. La possession d'ailes métathoraciques allongées et légèrement pointues à l'apex permet de ranger les Cryptobiina au sein des angustipennes (Séguy, 1959). La membrane de l'aile n'est jamais colorée mais toujours transparente, hormis au voisinage des nervures ou de leur trajet présumé, lorsqu'elles ont disparu. Leur surface est densément tapissée de courtes microtriches (photo 6), souvent aussi apparentes sur la marge postérieure. Plusieurs macrotriches sont visibles sur le tronçon basal de la nervure cubitale antérieure. Enfin, au contraire de certains Staphylinidae (observation personnelle), aucune écaille n'a été observée dans la région axillaire.

Les ailes membraneuses s'articulent au métathorax par l'intermédiaire de trois sclérites axillaires, ou pteralia, unis par une membrane, le rotaxis. Cette articulation suit le plan général des Coléoptères.

De par leur développement, des contraintes mécaniques et la taille réduite des élytres, les ailes membraneuses se replient, au repos, plusieurs fois sur elles-mêmes. Nous avons remarqué au moins :

- un pli subtransversal passant par la base du ptérostigma, se divisant ensuite en deux à la hauteur du point de départ des nervures médianes, une branche partant vers les nervures postcubitales 1 et 2 et une branche vers les nervures anales ;
- un deuxième pli subtransversal passant par le bord postérieur du ptérostigma ;
- un troisième pli subtransversal se situant au niveau du dernier tiers externe de l'aile ;
- un pli oblique séparant l'aile de la néala.

Les nervures des Staphylinidae en général et celles des Cryptobiina en particulier sont très réduites. Aucune étude complète ne porte sur leurs homologues. Seul le plan de nervation de quelques espèces a été complètement étudié et publié : *Creophilus villosus* (Blackwelder, 1936) ; *Creophilus maxillosus* (Dajoz & Caussanel, 1968) ; *Ocyopus olens* et *Oxytelus sculpturatus* (Séguy, 1973) ; *Megalopaederus lewisi*, *Oxyporus japonicus*, *Platydracus paganus* et *Tachinus japonicus* (Naomi, 1989a). Tous ces auteurs, ainsi que notamment Jolivet (1957 et 1959), Coiffait (1972), Crowson (1981) et Paulian (1988) s'entendent pour admettre l'absence de nervures transversales et de cellules chez les Staphylinidae, ce qui est incorrect comme nous le montrerons plus loin. L'utilisation du modèle de Naomi (1989a) nous a permis de nommer les différentes nervures.

Figs 39 à 41 – ailes métathoraciques de 39 – *Prytocum uelense*, 40 – *Pachycryptum* sp. et 41 – *Cryptofagiella wauthyi*. Echelle: 1 mm.

A1→A4: anales 1 à 4, C: costale, CUA: cubitale antérieure, CUP: cubitale postérieure, CUP1 et 2: cubitales postérieures 1 et 2, MA: médiane antérieure, MP: médiane postérieure, PT: ptérostigma, R: radiale, R1 et 2: radiales 1 et 2, RS: secteur radial, SC: sous-costale, TG: tégula, VA: vena arcuata, VC: vena cardinalis.

Ainsi, deux groupes de nervures longitudinales sont reconnus :

- un groupe antérieur ou costo-radial constitué des nervures costale, sous-costale, radiales et médianes ;
- un groupe postérieur ou cubito-anal comprenant les nervures cubitales, anales et jugales.

La nervure costale (C) court le long du bord antérieur de l'aile, sa trachée disparaissant à la base du ptérostigma (voir ci-dessous) ; la nervure se réduit ensuite à une plage simplement colorée. La nervure sous-costale (Sc), d'abord parallèle à C rejoint quelquefois la première nervure peu avant de pénétrer, à son tour, dans le ptérostigma (chez *Cryptafrum*, par exemple). Sc ne semble pas se prolonger au-delà à moins qu'elle ne se confonde au sein de la même plage colorée que C. Sc et C s'articulent sur le premier sclérite axillaire.

Prenant appui sur l'extrémité antérieure du deuxième sclérite axillaire, la nervure radiale (R) suit la même « destinée » que C et Sc. R se divise en un secteur radial (Rs), l'intersection entre R et Rs n'étant cependant jamais apparente chez les *Cryptobiina*. Rs, formant la base du ptérostigma, se scinderait à son tour en deux branches, R1 et R2 ; à moins que R1 et R2 ne rejoignent primitivement R, à hauteur de sa séparation avec Rs. L'examen d'un grand nombre d'ailes appartenant à des espèces de différentes sous-familles ne nous a pas permis d'élucider ce point.

Les nervures médianes, à trachées secondairement comblées, n'atteignent jamais le deuxième sclérite axillaire, comme c'est le cas chez les groupes d'insectes les moins évolués. Elles se subdivisent en médiane antérieure (MA) et en médiane postérieure (MP), étroitement accolées. MP rejoint toujours la marge postéro-externe de l'aile et s'étend, vers la base de l'aile, en une bande simplement colorée le long de la cubitale antérieure. De son côté, MA peut être longue et étroitement accolée, voire confondue à MP, ou courte et de même longueur que le ptérostigma (chez *Ophitodum*).

Les nervures cubitales, quant à elles, partent du deuxième sclérite axillaire et se composent de deux rameaux soudés : la cubitale antérieure (CuA) et la cubitale postérieure (PCu). CuA et PCu conservent leurs trachées dans leur région proximale. CuA s'interrompt parfois brusquement à hauteur du ptérostigma (chez *Afrophitodum*, *Ophitodum* ou *Prytocum*) ou se prolonge plus ou moins par une bande grisâtre (chez *Pachyryptum* ou *Longiscapus*, par exemple). PCu se divise en deux nervures : la postcubitale 1 (PCu1) et la postcubitale 2 (PCu2). Ces deux nervures ne sont pas nommées par Naomi (1989a) et sont considérées comme faisant partie du groupe des nervures anales par Morimoto (1986). Nous rejettons définitivement cette hypothèse ; en l'admettant, on ne pourrait expliquer la nette convergence de PCu2 vers PCu

comme c'est le cas pour les *Tracypum* ou les *Cryptafrum*, par exemple. Pour accepter le modèle de Morimoto, il faudrait que PCu1 et PCu2 aient tendance à se diriger vers le deuxième sclérite axillaire, ce que nous n'avons jamais observé ni chez les *Cryptobiina* ni chez les *Staphylinidae* examinés dans le cadre de cette étude ou d'autres travaux non publiés.

Les nervures anales représentent les nervures les plus postérieures du groupe des cubito-anales. Elles s'articulent sur le troisième sclérite axillaire et comptent de deux à quatre rameaux. Les anales 1 et 2 (A1 et A2), toujours jointives, conservent habituellement (sauf chez *Afrophitodum*, par exemple) leur trachée sur leur moitié proximale et atteignent la marge postéro-interne de l'aile sous la forme d'un liseré grisâtre. Une zone colorée est parfois visible le long du bord interne de l'aile. On y devine quelquefois la base d'une (*Ophitodum*) ou de deux (*Afrophitodum*) nervures anales (A3 et A4).

La vena arcuata (VA) et la vena cardualis (VC) soutiennent le jugum (toujours bien développé). Ces nervures jugales sont soit accolées (*Afrophitodum*) ou soit nettement séparées (*Prytocum*). Chez *Pachyryptum*, elles sont diffuses et seul VA est présente chez *Prytocum*.

Une nervure vestigiale, sous l'aspect d'une bande colorée, réunit souvent l'angle postéro-interne du ptérostigma à la R1 (?) et à la MA, et parfois également l'angle postéro-externe du ptérostigma à la MA, la R1 (?) et la R2 (?). De telles nervures correspondraient à des nervures transverses ou nervules. Chez *Afrophitodum* et *Monocrypta*, la radio-médiane externe est la seule visible. Chez les *Cryptafrum*, les radio-médianes externe et interne, très apparentes, délimitent une cellule fermée. Le ptérostigma (stigma ou anastomose) correspondrait à un épaississement physoneurique des nervures costale, sous-costale et radiales. Il occupe une position antérieure et submédiane et contient toujours de l'air. D'après Séguy (1959), il permettrait de réunir solidement l'apex des nervures costo-radiales, augmentant ainsi l'efficacité du battement de l'aile en ajoutant de la résistance et du poids sur le bord d'attaque de l'aile dans l'air.

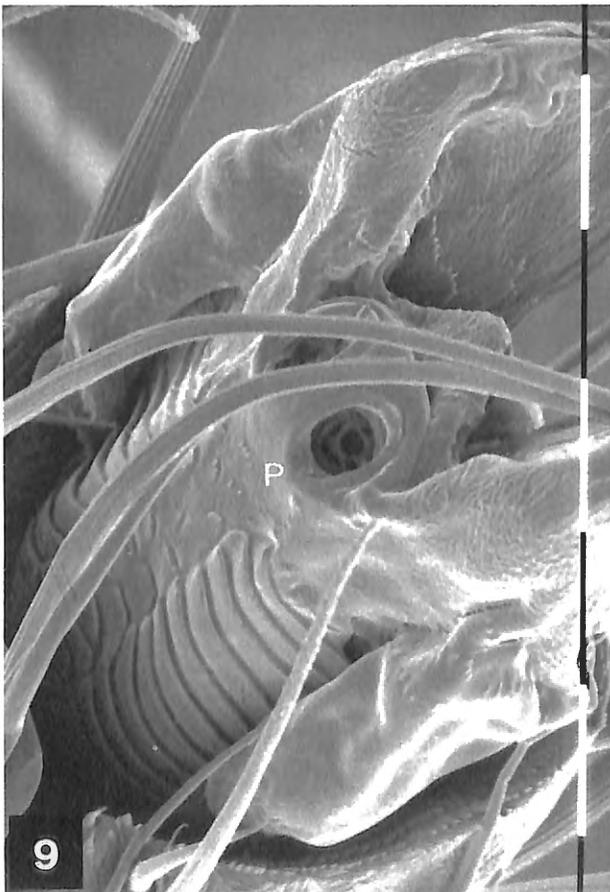
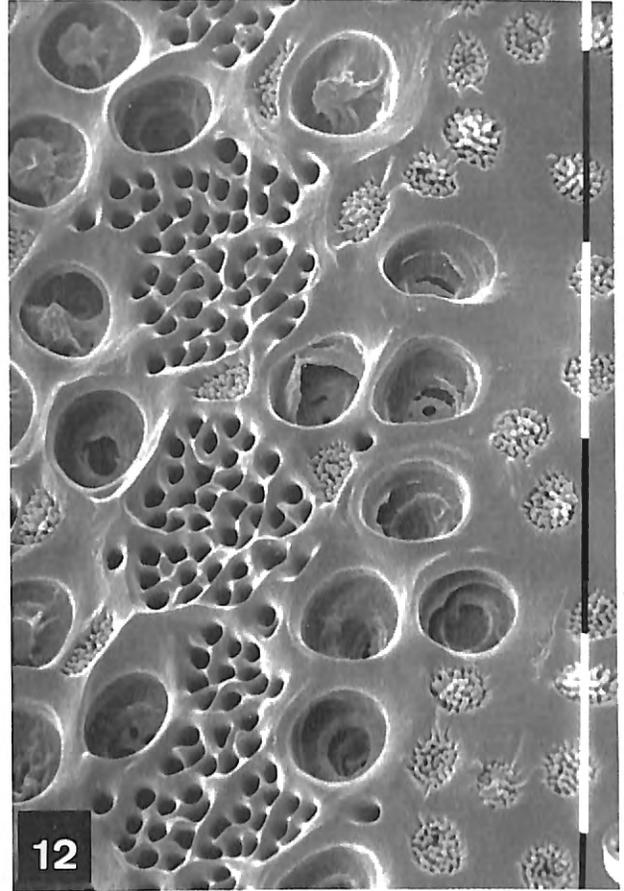
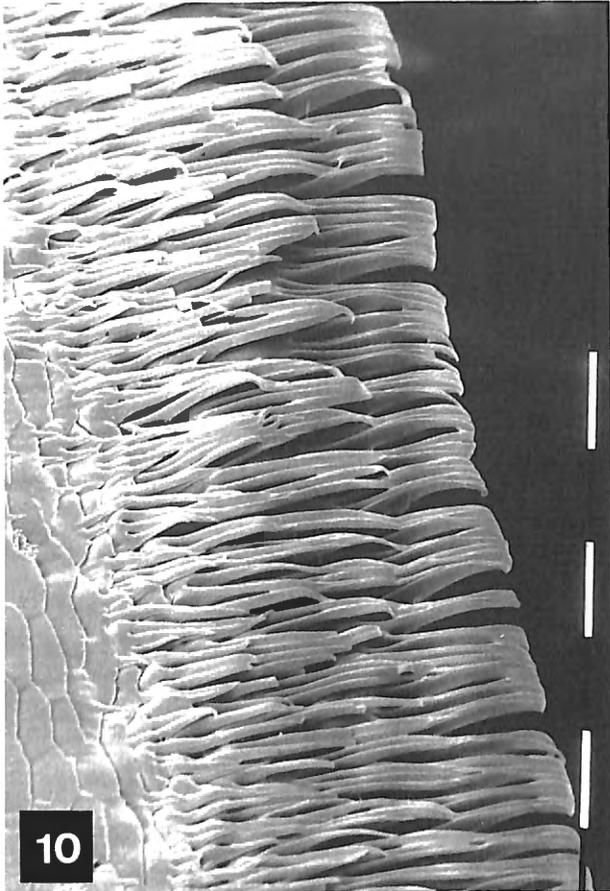
Une plaque, la tégula, se situe sur le bord antérieur de l'aile, entre l'articulation de l'aile et la base du ptérostigma. Elle porte quelques macrotriches. L'homologie de cette pièce est sujette à caution, Matsuda (1970 : 15) ne reconnaissant pas son existence chez les Coléoptères.

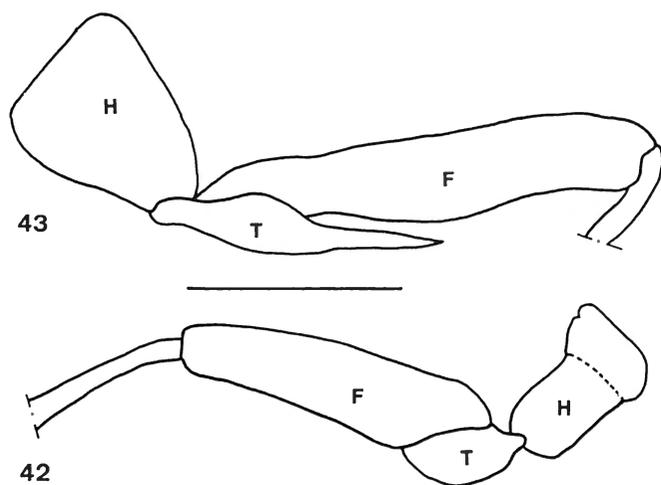
Le développement des nervures (ou des zones colorées correspondant à leur trajet primitif) et de leurs trachées est d'autant plus important que les exemplaires sont de grande taille. Ceci est certainement à mettre en relation avec les contraintes mécaniques inhérentes au vol des grandes espèces.

Le plan de nervation de trois des onze genres « ailés » est illustré par les figures 39 à 41.

Photos 9 à 12 :

- 9 – Cinquième métatarsomère de *Matropium* sp. (grossissement : 1930 X). P : plaque unguित्रactale ;
- 10 – Micropeigne du tergite du propygidium d'*Afrobiium* (grossissement : 1200 X) ;
- 11 – Orifices glandulaires du tergite 5 d'un mâle de *Monocrypta* sp. (grossissement : 462 X) ;
- 12 – Orifices glandulaires du tergite 5 d'un mâle de *Monocrypta* sp. (grossissement : 2500 X).





Figs 42 et 43 – hanche (H), trochanter (T) et fémur (F) de la patte médiane de 42 – *Monocrypta* sp. et 43 – *Cryptofagiella wauthyi*. (Echelle: 0,5 mm)

3.5.3. Les pattes (figs 42 et 43)

Les pattes des Cryptobiina, longues et minces, comprennent un trochantin, une hanche, un fémur, un tibia, un tarse et un prétarse.

Les coxae antérieures et médianes, de forme subconique ou subcylindrique, se logent dans des cavités coxales (voir restriction ci-dessous pour les cavités coxales antérieures) non cloisonnées du côté interne ni du côté postérieur. Les hanches sont donc en contact l'une avec l'autre dans le plan médio-sagittal et recouvrent entièrement la partie membraneuse du prosternum ainsi que les deux stigmates. Dans certains genres (*Cryptofagiella*), les hanches antérieures débordent largement sur le mésosternum. Les hanches postérieures, séparées par une saillie métasternale, s'attachent, quant à elles, dans une cavité coxale close et subarrondie; d'abord hémisphériques, elles se continuent ensuite sous forme d'un manchon. Un trochantin se situe à la base des hanches antérieures et intermédiaires mais fait défaut aux hanches postérieures. Les trochanters, habituellement coniques, s'articulent sur le bord postérieur de la hanche et sont soudés (synarthrose) sur la partie basale du fémur (fig. 42). La pointe apicale des métatrochanters est souvent étroitement appliquée contre le fémur, sauf chez les *Nitidicryptum*, et, dans une moindre mesure, chez les *Pachycryptum*, où

elle s'en écarte nettement. Le bord postérieur des métatrochanters des mâles et des femelles de *Cryptofagiella* (fig. 43) se prolonge en fuseau atteignant environ la moitié du métafémur (voir discussion à ce sujet dans Drugmand & Wauthy, soumis).

Les fémurs, très allongés et subrectilignes, voient leurs faces antérieure et postérieure légèrement aplaties. Leur face ventrale, toujours non ponctuée, est limitée par deux carènes étroites. Un processus couvert de macrotriches (caractéristique notamment de la sous-famille des Paederinae) est visible sur la face antéro-ventrale des profémurs. Leurs faces antérieure, postérieure et dorsale sont planes à subplanes, alors que leur face dorsale est en courbe régulière.

Les tibias, environ de même longueur mais plus minces que les fémurs, ont une section transversale ovale à circulaire. Généralement baculiformes, ils s'épaississent légèrement vers l'apex. Leur articulation avec l'apex du fémur est bicondylaire, permettant des mouvements obliques dans le plan dorso-ventral.

Enfin, le tarse et le prétarse représentent les deux derniers segments des pattes. Le tarse se compose toujours de quatre articles non dilatés (sauf les métatarsomères de *Longiscapus subparallelus* (BERNHAEUER)) dont le quatrième est parfois (*Cryptofagiella*, *Pachycryptum*, par exemple) échancré dorsalement, sans toutefois être divisé en deux lobes comme chez certains Steninae ou Paederinae. Les angles apicaux et antéro-ventraux des tarsomères se terminent par une longue macrotriche noirâtre tandis que leur face dorsale est souvent moins densément couverte de macrotriches que la face ventrale. Les articulations des différents tarsomères entre eux et du premier tarsomère avec l'apex du tibia sont des énarthroses. Le prétarse (photos 7 à 9) comprend une paire de soies empodiales, une plaque unguitractale et une paire d'ongles symétriques. Comme chez certains Paederini (Naomi, 1989b), l'empodium a disparu (peut-être intégré à la plaque unguitractale). Les ongles se dirigent en courbe régulière vers la face dorsale; leur face ventrale n'est jamais denticulée mais toujours lisse. Nous avons suivi le tendon s'attachant sur la plaque empodiale à travers tout le tarse jusque la base du tibia.

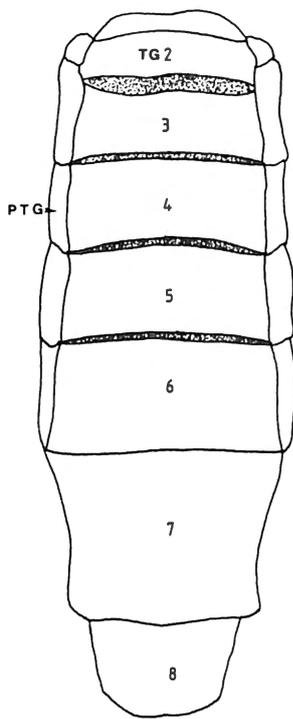
3.6. L'abdomen (figs 44 & 45)

L'abdomen des Staphyloidea est fondamentalement composé de 10 urites (figs 44 & 45), comprenant primitivement chacun un sclérite dorsal plan, ou tergite, réuni

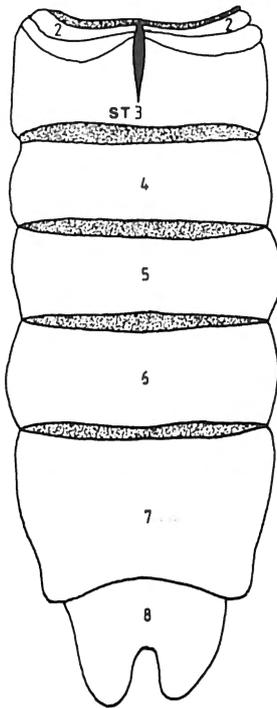
Figs 44 et 45 – abdomen d'*Afrobium* sp. 44 – face tergale et 45 – face sternale. Echelle: 1 mm.
ST 2 à 8: sternites 2 à 8, TG 2 à 8: tergites 2 à 8, PTG: paratergite.

Figs 46 à 48 – neuvième et dixième urites 46 – urite IX d'un *Longiscapus* sp. mâle, 47 – tergite X d'un *Longiscapus* sp. mâle et 48 – urite IX et X d'un *Afrobium* sp. femelle. Echelle: 0,1 mm.
HST: hémisternite, P: processus sur lesquels s'attachent les membranes connectrices de l'édéage, ST: sternite, TG: tergite

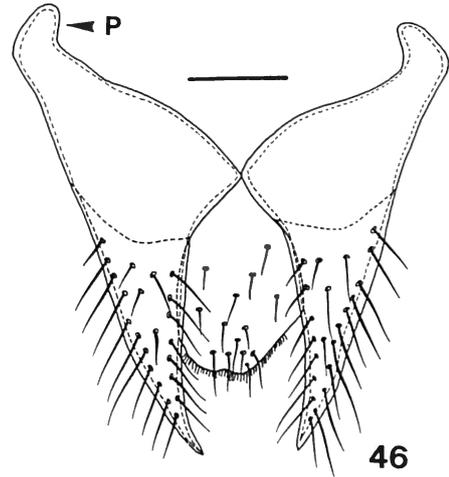
Figs 49 à 52 – caractères sexuels des mâles de 49 – *Cryptofagiella wauthyi*, 50 – *Nitidicryptum* sp., 51 – *Monocrypta* sp. et 52 – sternite du pygidium d'*Afrophitodum africanum*. Echelle: 0,5 mm (figs 49 et 50) et 0,2 mm (figs 51 et 52).



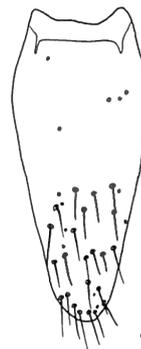
44



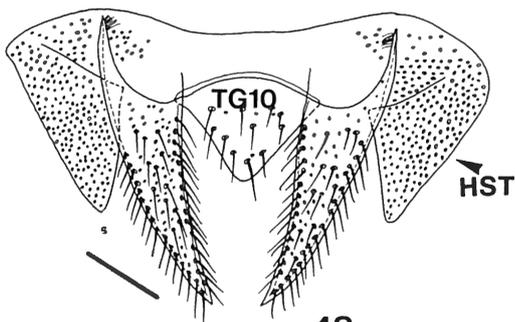
45



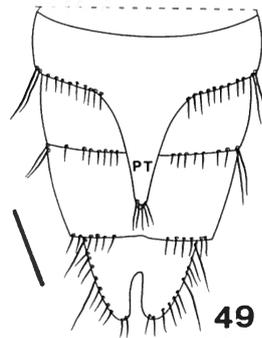
46



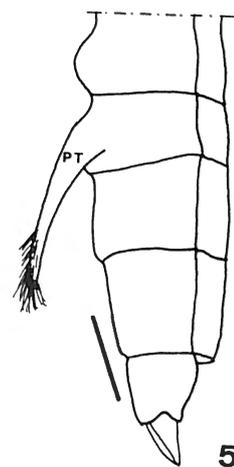
47



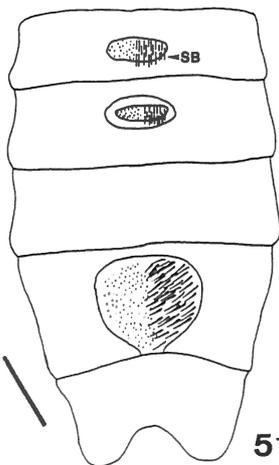
48



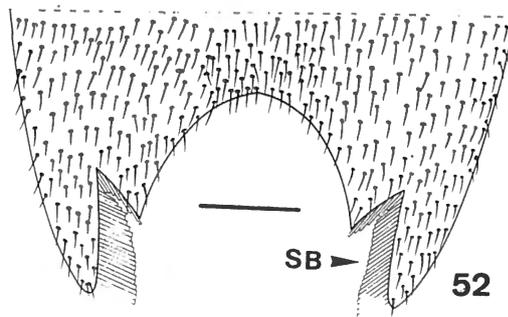
49



50



51



52

à un sclérite ventral convexe ou sternite par l'intermédiaire d'un paratergite. Ce tagme est mobile dans le plan dorso-ventral.

Chez tous les Coléoptères, l'urite I a complètement disparu dans l'articulation thoracico-abdominale. Le deuxième urite n'est plus représenté que par deux rudiments latéraux du sternite et par un tergite, le paratergite ayant disparu.

Le tergite II, habituellement non ponctué mais sclérotisé (un liseré postérieur de points existe toutefois chez certaines espèces), est couvert par le bord postérieur des élytres. Par contre, chez les *Matropium*, aptères à élytres courts, le tergite II se couvre de points piligères et est complètement visible. Le tergite II constitue donc un tergite visible (sensu Jeannel & Jarrige, 1949: 258) chez les *Matropium* et un tergite apparent chez les onze autres genres. Le sternite II est, quant à lui, très réduit mais toujours présent, alors que le paratergite II n'existe plus que sous forme d'un sclérite membraneux non sclérifié.

Les urites III à VII, c'est-à-dire les cinq premiers urites visibles, sont sensiblement de même taille et de même forme. Le septième urite est communément appelé propygidium. Les tergites de ces urites sont trapézoïdaux et portent un stigmate dans leur angle antéro-externe. Leur base est toujours impressionnée transversalement (impression nette sur au moins les deux premiers tergites visibles) et deux fossettes circulaires ou ovales (homologie et fonction inconnues) marquent les premiers et derniers quarts de ces impressions. La ponctuation est uniforme et habituellement dense, les points devenant souvent plus fins et plus épars à partir du propygidium. La forme et la densité des mailles constituant la microréticulation varient selon les espèces mais la plupart possèdent des mailles lentiformes au moins sur le disque ou sur une bande postérieure.

La face interne des paratergites forme, avec les tergites, un angle droit ou légèrement obtus tandis que leurs arêtes dorsales sont fréquemment subparallèles, quoique parfois légèrement arquées (chez certains *Afrobum*). La ponctuation et la microréticulation des sternites II à VII ressemble à celles des tergites (le sternite II étant souvent lisse). De forme également trapézoïdale, ces sternites sont aussi impressionnés transversalement à la base. Une carène médio-sagittale, plus ou moins développée selon les genres, est nettement distincte sur la base du sternite III; elle est caractéristique d'au moins tous les Paederinae mais ferait défaut (Naomi, 1989c) aux Oxytelinae, Pseudopsinae, Oxyporinae et Alaeocharinae. Différents types de structures sexuelles secondaires sont observables sur ces sternites (voir plus loin). Le « fin liseré membraneux » de Coiffait (1972) situé sur le bord postérieur du tergite du propygidium représente, en fait, un étroit micropeigne (photo 10) dépliant et nettoyant la surface des ailes métathoraciques (photo 6) (Hammond, 1984) peu avant l'envol. Cette structure fait défaut aux *Matropium* aptères.

Le huitième urite visible ou pygidium n'est plus constitué que d'un tergite et d'un sternite, non réunis latéralement par un paratergite. Les stigmates manquent

également. Il se présente sous la forme d'un trapèze à plus grande largeur basale. Sa ponctuation est plus fine et plus éparse que celle des tergites antérieurs. Le pygidium est également le siège de caractères sexuels secondaires (voir ci-dessous).

Le neuvième urite (figs 46 à 48) consiste en une paire d'hémi-tergites fusiformes, presque toujours recourbés vers le dos et parfois réunis antérieurement par une étroite bande chitineuse (*Monocrypta*). Dans certains cas (notamment chez *Cryptafrum*), une courte épine prolonge ces sclérites. Chez le mâle, on observe ventro-latéralement deux processus dirigés vers l'avant et sur lesquels s'attachent les membranes connectrices de l'édéage. Le sternite de cet urite, impair chez le mâle, est formé, chez la femelle, de deux pièces, disjointes médio-sagittalement, les hémisternites.

Enfin, le dixième urite se résume en un tergite impair. La ponctuation et la microréticulation des derniers urites est clairsemée.

Pour plusieurs auteurs (e.a. Coiffait, 1972; Dajoz & Caussanel, 1968), les sclérites « fusiformes » de l'urite IX correspondraient à des pleurites alors que le dixième urite serait le véritable tergite de l'urite IX. En admettant cette hypothèse, on devrait observer une suture ou une trace de suture entre les « pleurites » et la pièce chitineuse les reliant, ce qui n'est jamais le cas dans ce groupe. Seul une étude de morphologie comparée ou de l'embryogenèse des Staphylinidae permettra de résoudre ce problème.

3.7. L'édéage

L'édéage des Staphylinidae est du type articulé (Jeannel, 1955: 38). Chez les Cryptobiina, il est primitivement composé d'un lobe médian et de deux paramères scaliformes, insérés sur les bords d'une fossette antérieure. Dans les genres les plus évolués (*Afrobum*, *Longiscapus*, *Monocrypta*, *Ophitodum* et *Afrophitodum*), les paramères ont disparu sans laisser de trace. Lorsqu'ils sont présents (*Tracypum*, par exemple), ils ne portent jamais de structures sensorielles (tubercules ou soies) fréquentes ailleurs notamment chez les Philonthini. Apparemment (beaucoup d'espèces appartenant aux genres *Matropium*, *Nitidicryptum*, *Pachycryptum* et *Cryptofagiella* avaient déjà été disséquées par Fagel ou Levasseur) chez la plupart des genres, l'édéage est en position primitive, les paramères dirigés vers les sternites. Au sein de la plupart des genres, l'édéage est en version 180°, le pore d'insertion des paramères dirigés vers les tergites.

Le lobe médian a une forme générale variant peu à travers la sous-tribu. Il comprend toujours une lame ventrale fortement sclérifiée armée fréquemment d'une dent apicale ou subapicale; chez les *Pachycryptum*, le bord postérieur de la lame ventrale est profondément divisé en deux processus crochus. La lame dorsale n'est plus visible chez beaucoup de genres (des lambeaux restent toutefois apparents chez les *Prytocum*), si bien que le sac interne (formé par une dilatation du canal éjaculateur), toujours très développé, fait saillie.

3.8. La spermathèque

Aucune spermathèque, du moins sclérifiée, n'a été observée chez les Cryptobiina. Une telle structure existe notamment chez de nombreux Aleocharinae et chez les Paederinae Dolicaonina (Herman, 1981) et *Cylindroxystina* (Herman, comm.pers.).

3.9. Les caractères sexuels secondaires

3.9.1. Le mâle (figs 49 à 52)

L'étude morphométrique des genres n'indique aucune différence significative, entre mâles et femelles (du moins ceux pour lesquels nous disposons d'un matériel suffisant) pour la longueur et la largeur de la tête, du pronotum et des élytres, pour la longueur des tarses, des yeux, des tempes et des trois premiers antennomères. Je n'ai trouvé qu'une forme de mâle macroptère chez un *Ophitodum*. Par contre, chez *Longiscapus dimorphus*, le dimorphisme sexuel se situe au niveau des mandibules, le mâle ayant ces appendices plus robustes et plus coulés que ceux de la femelle.

La majorité des caractères sexuels secondaires du mâle intéressent les sternites abdominaux. Ainsi, chez certains genres, un processus triangulaire (figs 54 et 55) (*Prytocum*, *Nitidicryptum* et *Cryptofagiella*) ou en forme de « pelle » (certains *Tracypum*) prolonge le cinquième sternite abdominal. Ce processus atteint fréquemment la base du propygidium.

Chez les *Monocrypta*, *Afrobium* ou *Longiscapus*, entre autres, les sternites IV et V possèdent une impression transversale et lentiforme ou ovale (fig. 56), plus ou moins profonde, garnie de sensilles glandulaires baculiformes densément disposées. Au moins trois types d'orifices glandulaires (photos 11 et 12) apparaissent à la base de ces sensilles, par ailleurs toujours noirâtres.

Le disque du propygidium des *Monocrypta* et des *Cryptafrum* est marqué par une dépression ovale discale, bordée de soies pâles dirigées vers l'intérieur. Le bord postéro-médian du sternite du propygidium, simplement sinué chez les *Prytocum*, montre quelquefois deux courts processus dentiformes chez les *Matropium*.

Enfin, le bord postéro-médian du pygidium de tous les Cryptobiina est plus ou moins profondément échancré.

3.9.2. La femelle

Les caractères sexuels secondaires de la femelle sont plus rares et moins « spectaculaires » que ceux des mâles. La marge postérieure du sternite du pygidium des *Afrobium* et des *Longiscapus* est finement denticulée. Une protubérance arrondie marque le disque du quatrième et, dans une moindre mesure, du cinquième sternite abdominal des *Cryptofagiella*. Les *Tracypum* et *Ophitodum* possèdent une dépression circulaire sur les quatrième et cinquième sternites, à l'intérieur de laquelle naît une touffe d'une dizaine de macrotriches. Une dépression impaire, transversale et piligère est visible sur le disque

des quatrième et cinquième sternites abdominaux de certains *Afrobium*. Plusieurs *Monocrypta* montrent une échancrure circulaire postéro-médiane sur le sternite ou le tergite de leur pygidium. Le fait que ces différentes structures soient également présentes chez les mâles indiqueraient leur archaïsme.

4. La larve

Aucune larve de Cryptobiina afrotropicaux n'a jamais été décrite. N'ayant pu obtenir ni récolter nous-même de matériaux vivants, tous les stades pré-imaginaux nous sont évidemment inconnus. Bien que Kasule (1970 : 54) signale l'examen de larves récoltées en Ouganda et en Tanzanie, ces récoltes ne figurent pas dans les collections du British Museum où elles auraient dû être déposées (Crawson, comm. pers.). Par la force des choses, ce chapitre résulte d'une compilation résumée de diverses publications.

Paulian (1941) et Pototskaya (1967) ont décrit et figuré la larve de *Ochthephilum fracticorne*. De même, Kasule (1966) a également donné une description de *Cryptobium* sp.

Ces *Ochthephilum* paléarctiques se caractérisent surtout par la disposition des structures sensorielles sur la face externe des antennes et par les dents émoussées du nasal. Ces deux caractères pourraient constituer des autapomorphies des Cryptobiina.

Frana (1986) donne quelques caractères que les Cryptobiina partagent ou non avec les Paederina :

- absence de canaux ou de sillons sur l'épipharynx (apomorphie) ;
- pronotum avec une courte soie entre A1 et A2 (plésiomorphie, seulement chez les Cryptobiina) ;
- pronotum avec la soie D2 courte (plésiomorphie) ;
- méso- et métanotum avec L3 courte (apomorphie) ;
- présence de deux ou trois soies préhyppopleurales (apomorphie) ;
- tergites abdominaux I à VIII avec la soie D3 modérément longue (plésiomorphie) ;
- la soie Md2 du premier article de l'urogomphie nettement plus forte que Ld1 (plésiomorphie) ;
- coxae avec seulement deux ou trois soies (plésiomorphie, seulement chez les Cryptobiina) ;
- fémurs avec moins de 7 soies postéro-dorsales (plésiomorphie) ;
- tibias avec moins de 7 soies postéro-dorsales (plésiomorphie).

Ces différents caractères sont figurés dans les travaux de Paulian (1941) et de Kasule (1966 et 1970).

5. Remerciements

Nous savons gré au Prof. P. Goffinet et Prof. J. Jeuniaux (Belgique) ainsi qu'aux Dr A. Oliva (Argentine), Dr Cl. Boutin (France), Ir P. Dessart (Bruxelles), Dr J.-Cl. Lecoq (France) et Dr N. Magis (Belgique) pour

leurs remarques et leurs suggestions constructives. Nous remercions également madame M. Van Assche pour le montage des figures et photos ainsi que M. J. Cillis et le Prof. P. Goffinet pour la réalisation des photos au microscope électronique à balayage et à transmission.

6. Références

- ALEXANDER, J.O., 1984 – Arthropods and human skin – Berlin, 1-422.
- ARAUJO, J., 1978 – Anatomie comparée des systèmes glandulaires de défense chimique des staphylinidae – Archives de Biologie Bruxelles), 89: 217-250.
- BARLET, J. 1992, sous presse – L'endosquelette thoracique des Insectes – Mémoires de la Société royale belge d'Entomologie, 35.
- BELLAS T.E., BROWN W.V. & B.P. MOORE, 1974 – The alkaloid actinidine and plausible precursors in defensive secretions of rove beetles – Journal of Insect Physiology, 20: 277-280.
- BLACKWELDER, R.E., 1936 – Morphology of the Coleopterous Family Staphylinidae – Smithsonian Miscellanea Coleoptera, 9413): 1-102.
- BLUM, M.S., 1981 – Chemical defenses of Arthropods. New York, 1-562.
- BORDONI, A., 1982 – Fauna d'Italia; Coleoptera Staphylinidae: Generalità-Xantholininae – Bologna, 1-434.
- BRUNSTIN, A.M.H., 1981 – Distribution patterns, life cycle and phenology of *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Col. Carabidae) and *Philonthus decorus* GRAV.) (Col. Staphylinidae) – Netherlands Journal of Zoology, 312): 418-452.
- CALS, P., 1974 – Mise en évidence, par le microscope électronique à balayage de champs morphogénétiques polarisés, exprimés par les cellules épidermiques normales dans l'appendice locomoteurs des Arthropodes: *Tylos latreilli* Audouin (Crustacé, Isopode) et *Periplaneta americana* (L.) (Insecte, Dictyoptère) – Comptes-Rendus hebdomadaires de l'Académie des Sciences de Paris, 279, série D, 663-666.
- CALS, P. & P. BROUSSE-GAURY, 1978 – Constitution et fonction des scutes et scutons, structures uni- et pluricellulaires du tégument des Arthropodes, définies chez les Blattes, *Periplaneta americana* (L.) et *Leucophaena maderae* (F.) (Insectes Dictyoptères) – Comptes-Rendus hebdomadaires de l'Académie des Sciences de Paris, 287, série D, 623-626.
- CARAYON, J., 1969 – Emploi du noir Chlorazol en anatomie microscopique des insectes – Annales de la Société entomologique de France (N.S.), 5(1): 179-193.
- CARDANI C., GHIRINGHELLI D., QUILICO A. & A. SELVA, 1967 – The structure of pederone, a novel substance from *Paederus* (Coleoptera Staphylinidae) – Tetrahedron Letters, 41: 4021-4023.
- COIFFAIT, H., 1972 – II. Coléoptères Staphylinidae de la région paléarctique occidentale. I. Généralités; sous-familles Xantholininae et Leptotyphlinae – Suppléments de la Nouvelle Revue d'Entomologie, 2(2): 1-651.
- COINEAU, Y., 1974 – Eléments pour une monographie morphologique, écologique, et biologique des Caeculidae (Acariens) – Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (N.S.), série A, Zoologie, 92: 707-759.
- CROWSON, R.A., 1981 – The biology of Coleoptera – Academic press, London, 1- 802.
- DAJOZ R. & C. CAUSSANEL, 1968 – Morphologie et biologie d'un Coléoptère prédateur: *Creophilus maxillosus* (L.) (Staphylinidae) – Les Cahiers des Naturalistes (N.S.), 24 (3): 65-103.
- DESENDER, K., 1989 – Dispersievermogen en ecologie van loopkevers (Coleoptera, Carabidae) in België: een evolutionaire benadering – Documents de travail de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, 54: 1-136.
- DETTNER, K., 1987 – Chemosystematics and evolution of beetle chemical defenses – Annual Review of Entomology, 32: 17-48.
- DRUGMAND, D., 1991 – Révision générique des Cryptobiina afrotropicaux (Coleoptera: Staphylinidae: Paederinae) – Bulletins et Annales de la Société royale belge d'Entomologie, 127: 309-333.
- DRUGMAND, D. & G. Wauthy, soumis, a – Cladistic and phenetic studies of the Afrotropical Cryptobiina (Coleoptera, Staphylinidae, Paederinae). I. The cladistic approach. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.
- DRUGMAND, D. & P. BERTHET, soumis, b – Cladistic and phenetic studies of the Afrotropical Cryptobiina (Coleoptera, Staphylinidae, Paederinae). II. The phenetic approach. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.
- EVANS, M.E.G., 1965 – A comparative account of the feeding methods of the beetles *Nebria brevicollis* (F.) (Carabidae) and *Philonthus decorus* (GRAV.) (Staphylinidae) – Transactions of the Royal Society of Edinburgh, LXVI (1963-64): 91-109.
- FRANIA, H.E., 1986 – Larvae of *Eustilicus* SHARP, *Deroderus* SHARP, *Stilocharis* SHARP and *Medon* STEPHENS (Coleoptera: Staphylinidae: Paederinae: Paederini), and their phylogenetic significance – Canadian Journal of Zoology, 64: 2543-2557.
- GNATZY W. & R. HUSTERT, 1989 – Mechanoreceptors in behavior – In F. HUBER, MOORE T.E. & W. LOHER (eds) – Cricket behavior and neurobiology, 198- 226.
- GRASSE, P.P., 1975 – II. La cuticule; V. Phanères épidermiques -In P.P. Grassé (éd.) – Traité de zoologie. Insectes. Téguments, systèmes nerveux, organes sensoriels, 8 (3): 29 & 48-76.
- HAMMOND, P.M., 1984 – 2.22. Wing-folding Mechanisms of Beetles, with special reference to Investigations of Adephagan Phylogeny (Coleoptera) – In Erwin T.L., G.E. Ball & D.R. Whitehead (eds) -Carabid beetles. Their evolution, natural history and classification, 113-180.
- HERMAN, L.H., 1981 – Revision of the subtribe Dolicaonina of the new world, with discussions of phylogeny and the old world genera (Staphylinidae, Paederinae) – Bulletins of the American Museum of natural History, 167 (6): 331-520.
- HINTON, H.E., 1969a – Diffraction gratings in burying Beetle (*Nicrophorus*) – Entomologist, 102: 185-189.
- HINTON, H.E., 1969b – Some little known surface structures – In A.C. NEVILLE (Ed.) – Insect ultrastructure – Symposium Royal Entomological Society of London, 41- 58.

- HINTON H.E. & D.F. GIBBS, 1969 – An electron microscope study of the diffraction gratings of some Carabid beetles – *Journal of Insect Physiology*, 15: 959-962.
- JEANNEL, R., 1949 – Super-ordre des Coléoptéroïdes – In P.P. Grassé (éd.) – *Traité de zoologie. Insectes. Paléontologie. Géonémie. Aptérygotes, Ephéméroptères, Odonatoptères, Blattoptéroïdes, Orthoptéroïdes, Dermatoptéroïdes, Coléoptères*, IX: 774.
- JEANNEL, R., 1955 – L'édéage; initiation aux recherches sur la systématique des Coléoptères – *Publication du Muséum national d'Histoire naturelle*, 16: 1-155.
- JEANNEL, R. & J. JARRIGE, 1944 – Coléoptères Staphylinidae I. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 86, Biospeleologica, 68: 255-392.
- JOLIVET, P., 1957 – Recherches sur l'aile des Chrysomeloidea (Coleoptera), 1ère partie – *Mémoires de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 2ème série, 51, 1-180, 20 pls.
- JOLIVET, P., 1959 – idem, 2ème partie – *Mémoires de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 2ème série, 58, 1-152, 40 pls.
- KASULE, F.K., 1966 – The subfamilies of the larvae of Staphylinidae (Coleoptera) with keys to the larvae of the British genera of Steninae and Proteininae – *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 118, 8, 261-283.
- KASULE, F.K., 1970 – The larvae of Paederinae and Staphylininae (Coleoptera: Staphylinidae) with keys to the known British genera – *Transactions of the Royal entomological Society of London*, 122, 2: 49-80.
- MATSUDA, R., 1965 – Morphology and evolution of the insect head – *Memoirs of the American entomological Institute*, 4, 1-334.
- MATSUDA, R., 1970 – Morphology and evolution of the insect thorax – *Memoirs of the entomological Society of Canada*, 76: 1-431.
- MORIMOTO, K., 1986 – On the nomenclature of hind wing venation in Coleoptera – In K. MORIMOTO & N. HAYASHI (eds) – *The Coleoptera of Japan in color*, Hoikusha Publishing: 61.
- NAOMI, S.I., 1987a – Comparative morphology of the Staphylinidae and the allied groups (Coleoptera, Staphylinoida) – I. Introduction, head sutures, eyes and ocelli – *Kontyû*, 55(3): 450-458.
- NAOMI, S.I., 1987b – II. Cranial structure and tentorium – *Ibid.*, 55(4): 666-675.
- NAOMI, S.I., 1988a – III. Antennae, labrum and mandibles – *Ibid.*, 56(1): 67-77.
- NAOMI, S.I., 1988b – IV. Maxillae and labrum – *Ibid.*, 56(2): 241-250.
- NAOMI, S.I., 1988c – V. Cervix and prothorax – *Ibid.*, 56(3): 506-513.
- NAOMI, S.I., 1988d – VI. Mesothorax and metathorax – *Ibid.*, 56(4): 727-738.
- NAOMI, S.I., 1989a – VII. Metendosternite and wings – *Japanese Journal of Entomology*, 57(1): 82-90.
- NAOMI, S.I., 1989b – VIII. Thoracic legs – *Japanese Journal of Entomology*, 57(2): 269-277.
- NAOMI, S.I., 1989c – IX. General structure, lateral plates, stigmata and 1st to 7th segments of abdomen – *Ibid.*, 57(3): 517-526.
- NAOMI, S.I., 1989d – X. Eighth to 10th segments of abdomen – *Ibid.*, 57(4): 720-733.
- NAOMI, S.I., 1990 – XI. Abdominal glands, male genitalia and female spermatheca – *Ibid.*, 58(1): 16-23.
- NEVILLE, A.C., 1975 – Biology of the Arthropod cuticle – *Zoophysiology and Ecology*, 4/5: 1-449.
- OLIVA, A., sous presse – Microstructure in some genera of Hydrophilidae and their phylogenetic significance – *Bulletins de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*.
- PAULIAN, R., 1941 – Les premiers états des Staphylinoida – *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, N.S.*, 15: 1-361.
- PAULIAN, R., 1988 – *Biologie des Coléoptères*, Paris, 1-719.
- PAVAN, M., 1963 – Ricerche biologiche e mediche su pederina e su estratti purificati di *Paederus fuscipes* CURT. (Coleoptera, Staphylinidae) – *Pubblicazioni dell'istituto di Entomologia dell'Università di Pavia*, 1-93.
- PAVAN, M., 1982 – Summary of the present data on pederin – *Pubblicazioni dell'istituto di Entomologia dell'Università di Pavia*, 23: 1-61.
- POTOTSKAYA, V.A., 1967 – Tableaux déterminatifs des larves de Coléoptères brachélytres (Staphylinidae) de la partie européenne de l'U.R.S.S. – *Moscou*, 1-120.
- SAWADA, K., 1972 – Methodological research in the taxonomy of Aleocharinae – *Contribution of the Biological Laboratory of Kyoto University*, 24(1): 31-59.
- SEGUY, E., 1959 – Introduction à l'étude morphologique de l'aile des Insectes – *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, N.S.*, A, Zoologie, 21: 1-248.
- SEGUY, E., 1973 – L'aile des Insectes – In P.P. Grassé (éd.) – *Traité de Zoologie. Insectes. Anatomie, systématique et biologie. Tête, aile*, vol. 8, 1: 595-702.
- SMETANA, A., 1958 – *Fauna CSR*, 12, Staphylinidae I, Staphylininae – *Praha*, 1-437.
- SNODGRASS, R.E., 1935 – *Principles of insect morphology* – *New York and London*, 1-667.

Didier DRUGMAND & Georges WAUTHY,
 Institut royal des Sciences
 naturelles de Belgique,
 Département d'Entomologie,
 Rue Vautier, 29,
 B-1040 Bruxelles,
 Belgique.