

**Les glandes tégumentaires des Coléoptères Scarabaeidae :
répartition des glandes sternales et pygidiales dans la famille**

par Dominique PLUOT-SIGWALT

L'existence de glandes tégumentaires chez les Scarabaeidae (*sensu* Balthazar) a été décelée tout récemment par la découverte de leurs pores situés ventralement sur le tégument abdominal de *Kheper nigroaenus*, les uns disséminés, les autres groupés sur le 3^e sternite en une plage glandulaire propre au mâle (Tribe 1975). Recherchée par la suite chez des représentants de quelques autres genres (Tribe 1976), cette plage glandulaire qui libère une substance ayant un effet attractif sur la femelle, semble manquer chez un grand nombre d'entre eux, voire même dans des espèces où le mâle présente pourtant les postures caractéristiques décrites chez *K. nigroaenus* qui, selon l'auteur, accompagnent l'émission de la substance et favorisent sa dispersion.

Une étude morphologique comparative, à la fois plus approfondie et plus étendue, m'a montré que tous les Scarabaeidae possèdent en fait un système glandulaire tégumentaire, présent dans les deux sexes, dont la complexité est très variable selon les tribus considérées.

Ce système consiste en *unités glandulaires* isolées de plusieurs types, disséminées plus ou moins densément sur tout le tégument, auxquelles s'ajoutent, selon les tribus ou les genres examinés, des glandes plus volumineuses. Selon leur situation, on peut reconnaître des *glandes sternales* dont j'ai déjà mentionné le dimorphisme sexuel et la diversité de répartition (Pluot-Sigwalt 1982), des *glandes pygidiales* jamais encore signalées chez les Scarabaeidae, enfin des *glandes thoraciques*, encore à l'étude, sans doute très rares dans la famille.

Sans entrer ici dans la description détaillée des différents systèmes glandulaires rencontrés, je n'exposerai que les données paraissant en relation avec la nidification. Il s'agit essentiellement de la répartition dans la famille des glandes sternales et pygidiales, répartition qui recoupe assez nettement la division des Scarabaeidae en deux grands groupes bien distincts par leurs comportements nidificateurs, celui des fouisseurs et celui des rouleurs.

DONNÉES MORPHOLOGIQUES

Les glandes sternales et pygidiales sont composées d'un grand nombre d'unités glandulaires, toutes pourvues d'un système évacuateur, long canalicule de cuticule (glandes tégumentaires de classe III, selon la classification de Noirot & Quenedey 1974) ; seul ce canalicule qui persiste après traitement à la potasse a jusqu'à présent été recherché et étudié après coloration au noir chlorazol, chez des spécimens secs ou en alcool. Une soixantaine d'espèces appartenant à 37 genres différents représentant les principales tribus ont ainsi été examinées.

La structure morphologique des glandes est simple, constante dans la famille : les unités glandulaires débouchent en général directement à l'extérieur par l'intermédiaire de leur canalicule, puis d'un orifice, rarement dans des canaux secondaires faisant office de réservoir.

LES GLANDES STERNALES. — Ce sont le plus souvent des plages glandulaires volumineuses, comptant plusieurs centaines à plusieurs milliers d'unités glandulaires dont les canalicules sont groupés en bouquets plus ou moins denses, largement distribués sur un ou plusieurs sternites.

Leur dimorphisme sexuel toujours accusé se manifeste non seulement dans la structure morphologique des canalicules, différente dans les deux sexes, mais aussi dans la distribution de ces derniers, rarement identique chez le mâle et la femelle.

Elles peuvent manquer dans l'un des sexes, le plus souvent chez le mâle.

LES GLANDES PYGIDIALES. — Ce sont des glandes symétriques, toujours situées sur les rebords latéraux du pygidium. Chacune peut compter 100 à 300 unités glandulaires dont les canalicules sont soit répartis tout le long de ces rebords, soit groupés en un seul bouquet situé souvent près de la carène basale. Ce bouquet peut être pourvu d'un réservoir, poche volumineuse formée par la membrane intersegmentaire pygidium-sternite VIII.

Elles sont identiques dans les deux sexes.

RÉPARTITION DANS LA FAMILLE

Les données rassemblées dans le tableau montrent que la plupart des tribus et sous-tribus sont homogènes au point de vue glandulaire, excepté les Coprini *Dichotomina* très disparates à cet égard et dans une moindre mesure les *Canthonini*.

D'après leur richesse glandulaire, les tribus peuvent être classées dans quatre groupes bien définis qui sont, par ordre de richesse croissante :

- 1°) absence de glandes sternales et pygidiales : *Onthophagini*, *Onitini*, *Onitellini*, certains *Coprini* *Dichotomina*, *Eurysternini* ;
- 2°) présence des seules glandes pygidiales : *Coprini* *Coprina* ;
- 3°) présence des seules glandes sternales ♀ : *Coprini* *Phaneina*, certains *Coprini* *Dichotomina*, *Sisyphini*, *Eucranini* ;
- 4°) présence simultanée des glandes sternales ♂ et ♀ et des glandes pygidiales : certains *Coprini* *Dichotomina*, *Gymnopleurini*, *Scarabaeini*, la plupart des *Canthonini*.

Parmi les *Coprini*, seul *Coptorhina* peut se placer dans ce groupe, les glandes latéro-sternales de *Catharsius crassicornis*, identiques dans les deux sexes, n'étant pas homologues des glandes sternales des autres espèces.

C'est dans le dernier groupe, le plus riche des quatre, que l'organisation des glandes est la plus complexe. Chez *Kheper*, *Scarabaeus* et surtout *Anachalcos*, réservoir et canaux secondaires semblent traduire une activité glandulaire plus grande ; les glandes se développent à l'intérieur de la cavité générale tandis que la surface tégumentaire occupée se réduit.

Les genres de *Scarabaeini* et *Canthonini* qui ne rentrent dans aucun de ces groupes sont si peu nombreux qu'ils apparaissent pour l'instant comme des exceptions. Leurs particularités glandulaires sont toutefois assez nettes pour qu'on puisse proposer provisoirement deux autres groupes que des examens complémentaires devraient pouvoir confirmer :

Espèces examinées		glandes pygidiales	♂ glandes sternales n° des sternites concernés	♀ glandes sternales n° des sternites concernés	
COPRINAE	ONTHOPHAGINI				
	<i>Onthophagus mexicanus</i> BATES	0	0	0	T
	- <i>cochlius</i> BROWN	0	0	0	
	- <i>stylocerus</i> GRABELL	0	0	0	
	- <i>chevrolati</i> HAROLD	0	0	0	
	<i>Cacochbius reticuliger</i> D'ORBIGNY	0	0	0	
	- <i>unisericus</i> D'ORBIGNY	0	0	0	
	ONITICELLINI				
	<i>Cyptochirus distinctus</i> (JANSSENS)	0	0	0	
	<i>Orepanocerus laticollis</i> FAHREUS	0	0	0	
	- <i>sulcicollis</i> (CASTELNAU)	0	0	0	
	<i>Lantopis fulvostriatus</i> D'ORBIGNY	0	0	0	
	- <i>sjostedti</i> (FELSCHÉ)	0	0	0	
	<i>Oniticellus formosus</i> CHEVROLAT	0	0	0	
	<i>Euoniticellus intermedius</i> (BEICHE)	0	0	0	
	ONITINI				
	<i>Onitis alexis</i> KILIG	0	0	0	
	- <i>ion</i> (OLIVIER)	0	0	0	
	<i>Bubas bison</i> (L.)	0	0	0	
	COPRINI				
	<i>Atouchus ampliatus</i> (BATES)	0	0	0	
	<i>Dichotomus carolinus</i> (L.)	0	0	+ 3.4.5.6	T
	- <i>anglypticus</i> (MANNERHEIM)	0	0	+ 3.4.5.6	
	<i>Coptorhina subaenea</i> JANSSENS	+	+ 4.5.6	+ 4.5.6	
	<i>Pudaria tuberculigera</i> WATERHOUSE	0	0	0	
Phanaeina					
<i>Phanaeus quadricens</i> SAY	0	0	+ 3.4.5.6.7	T	
- <i>demon</i> CASTELNAU	0	0	+ 3.4.5.6.7		
- <i>daphnis</i> HAROLD	0	0	+ 3.4.5.6.7		
<i>Coprophanaeus corythus</i> HAROLD	0	0	+ 3.4.5.6.7		
Coprina					
<i>Catharsius phidias</i> (OLIVIER)	+ R	0	0		
- <i>crassicornis</i> GILLET	+	glandes latérales 5.6.7	0		
<i>Copris interioris</i> SOLÉ	+	0	0	T	
- <i>hoffarti</i> GILLET	+	0	0		
- <i>rebouchei</i> HAROLD	+	0	0		
<i>Libocopris punctiventris</i> (WATERHOUSE)	+	0	0		
SCARABAEINAE	EUCYRINI				
	<i>Glyphoderus centralis</i> BURMEISTER	0	0	+ 4.5.6	T
	<i>Avonopsoides heteroclyta</i> (BLANCHARD)	0	0	+ 4.5.6	
	SISYPHINI				
	<i>Sisyphus biarmatus</i> FELSCHÉ	0	0	+ 4.5.6	
	<i>Neosisyphus armatus</i> (GORY)	0	0	+ 4.5.6	
	GYNOPLEURINI				
	<i>Gymnopleurus flagellatus</i> (F.)	+ R	+ 3.4.5.6	+ 3.4.5.6	
	- <i>coeruleus</i> (OLIVIER)	+ R	+ 3.4.5.6	+ 3.4.5.6	
	<i>Garreta nitens</i> (OLIVIER)	+	+ 3.4.5.6.7	+ 3.4.5.6.7	
	SCARABALINI				
	<i>Scarabaeus sacer</i> L.	+	+ 3 C	+ 4.5.6.7	
	- <i>furcatus</i> (CASTELNAU)	+	+ 3 C	+ 4.5.6.7	
	- <i>goryi</i> (CASTELNAU)	+	+ 3 C	+ 4.5.6.7	
	- <i>palero</i> OLIVIER	+	+ 4.5.6.7	0	
	<i>Rhiper cuvieri</i> (MACLEAY)	+	+ 3 C	+ 4.5.6.7	
	- <i>festivus</i> (HAROLD)	+	+ 3 C	+ 4.5.6.7	
	CANTHINI				
	<i>Epirinus aeneus</i> (WIEDEMAN)	+	+ 3	+ 3.4.5.6	
	<i>Anachalcos convexus</i> BOHEMAN	+ R C	+ 3 C	+ 4.5.6.7 C	
	- <i>cupreus</i> (F.)	+ R C	+ 3 C	+ 4.5.6.7 C	
	<i>Bohepilissus subtilis</i> (BOHEMAN)	0	0	?	
	<i>Epactoides madecassus</i> (PAULIAN)	0	0	0	
	<i>Arachnodes goudoti</i> (CASTELNAU)	+	+ 3	0	
	- <i>splendidus</i> (FAIRMAIRE)	+	+ 3	0	
<i>Epilissus prasinus</i> (KLOG)	+	+ 3	0		
<i>Sphaerocanthus clypeatus</i> (CASTELNAU)	+	0	0		
<i>Temnoplectron rotundum</i> WESTWOOD	-	+ 3.4.5.6.7	+ 4.5.6.7		
<i>Cephalodesmus armiger</i> WESTWOOD	0	0	0		
<i>Canthon indigaceus</i> HAROLD	+ R	+ 4.5.6	+ 3.4.5.6		
- <i>humectus</i> (SAY)	+ R	+ 4.5.6	+ 3.4.5.6		
- <i>chalybaeus</i> BLANCHARD	+ R	+ 4.5.6	+ 3.4.5.6		
- <i>chalchites</i> (HALDEMAN)	+ R	+ 4.5.6	+ 3.4.5.6		
- <i>imitator</i> BROWN	+ R	+ 4.5.6	+ 3.4.5.6		
- <i>cyaneus</i> LECOMTE	+ R	+ 7	+ 3.4.5.6		
EURYSYRINI					
<i>Eurysyrus caribaeus</i> (HERBST)	0	0	0		
- <i>velutinus</i> BATES	0	0	0		

Répartition des glandes sternales et pygidiales chez les Scarabaeidae. La distribution des tribus, sous-tribus et genres est celle donnée par Halffter (1974). C : canaux secondaires; R : réservoir; T : transport de nourriture observé dans quelques genres simplement fousseurs (in Halffter & Matthews 1966); les rouleurs sont indiqués par le grisé. Les numéros sont ceux des sternites occupés par les glandes.

— l'un rassemble les Canthonini dépourvus de glandes sternales et pygidiales, que divers autres caractères glandulaires, que je n'évoquerai pas ici, placent dans un groupe particulier, différent du groupe n° 1 ; *Sphaerocanthon* pourvu de glandes pygidiales s'y rattache ;

— l'autre ne rassemble qu'*Arachnodes*, *Epilissus* et une seule espèce de *Scarabaeus* qui sont dépourvus de glandes sternales ♀, tout en possédant glandes sternales ♂ et glandes pygidiales.

A l'intérieur de chaque tribu, la distribution des glandes sternales sur un ou plusieurs sternites est extrêmement diverse, surtout chez les mâles. Le tableau n'en donne qu'une idée très incomplète car, si pour chaque espèce examinée est indiqué le numéro des sternites concernés, la surface occupée, variable d'un genre à l'autre, n'a pu y être précisée. La distribution des glandes pygidiales toujours situées sur les rebords latéraux est beaucoup moins diversifiée.

Les différences interspécifiques qu'on observe dans un même genre sont peu accusées et ne concernent en général que des détails relatifs à la disposition glandulaire. Dans trois genres toutefois, ont été mises en évidence des différences telles (cf. tableau) qu'elles méritent d'être soulignées.

Chez *Catharsius* : les glandes pygidiales de *C. phidias* sont pourvues d'un réservoir, absent chez *C. crassicornis* ; *C. crassicornis* possède en revanche des glandes latéro-sternales très développées, absentes chez *C. phidias*. Ces glandes n'ont été retrouvées chez aucune autre espèce de la famille.

Chez *Scarabaeus* : *S. palemo* se distingue des trois autres espèces examinées par l'absence de glandes sternales ♀ et la distribution des glandes sternales ♂ occupant plusieurs sternites au lieu d'un seul.

Chez *Canthon* : les glandes sternales ♂ de *C. cyanellus* sont autrement distribuées et occupent une surface bien moindre que celles des cinq autres espèces examinées, tandis que la distribution des glandes sternales ♀ est identique.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Le tableau montre clairement que les glandes sternales et pygidiales sont présentes chez la quasi totalité des Scarabaeinae composés presque exclusivement de rouleurs et qu'elles sont rares chez les Coprinae simplement fouisseurs.

L'homogénéité des tribus et les affinités qu'elles présentent entre elles sont grosso modo en accord avec la classification donnée par Halffter (1974) à l'exception de deux tribus : celle des Eurysternini, la seule parmi les Scarabaeinae à être totalement dépourvue de glandes sternales et pygidiales, et dont la position systématique est justement reconnue comme douteuse ; celle des Coprini Dichotomina, sous-tribu très hétérogène au point de vue glandulaire et pour laquelle Halffter a déjà invoqué la nécessité d'une révision systématique. Les variations du système glandulaire des Scarabaeidae peuvent être utilisées semble-t-il avec profit dans l'étude taxinomique et phylogénétique du groupe ; il sera sans doute nécessaire de les prendre en considération dans le cas notamment des différences interspécifiques mises en évidence chez *Catharsius*, *Scarabaeus* et *Canthon*.

L'interprétation de ces variations, comme celle de la diversité de distribution des glandes sternales, serait sans doute facilitée si nous connaissions le rôle de

ces glandes. Rien n'est connu sur celui des glandes sternales ♀ et celui des glandes sternales ♂ demande à être précisé après les premières observations de Tribe (1975), laissant supposer l'émission d'une phéromone sexuelle. Quant aux glandes pygidiales dont la présence a souvent été soupçonnée chez *Canthon* et *Gymnopleurus* en raison de la substance très odorante qu'elles libèrent de façon visible (Halffter & Matthew 1966, Howden & Young 1981), aucune expérimentation n'a encore été réalisée.

Sans avancer d'hypothèses, à l'heure actuelle prématurées, il faut rappeler que l'analyse du comportement des Scarabaeidae suggère que des signaux olfactifs et chimiques doivent être nécessaires dans :

- la coopération entre les sexes pour le *fouissement* (au sens d'Halffter) ;
- la reconnaissance des sexes, en plein air ;
- la reconnaissance de la boule pour les rouleurs, et éventuellement de la piste entre le lieu de prélèvement et le lieu d'enfouissement ;
- les contacts entre la mère et la larve lorsqu'ils existent ;
- la protection des individus exposés à d'éventuels prédateurs.

Les données comparatives rassemblées ici permettent de faire quelques remarques très générales.

L'évolution glandulaire dans la famille semble être une évolution par complexité croissante, depuis le groupe Onthophagini-Onitini-Oniticellini jusqu'au groupe Gymnopleurini-Scarabaeini-Canthonini. Si cette évolution ne s'accorde pas toujours dans le détail au schéma évolutif de la nidification proposé par Halffter (1977) comprenant 6 grands types de nidification, elle correspond en gros à l'évolution des procédures de nidification qui vont du simple fouissement sous la source de nourriture, jusqu'au transport de nourriture transformée en pilule avant d'être enfouie. Glandes et activité de transport apparaissent simultanément dans la famille et subissent une évolution parallèle, le système glandulaire devenant d'autant plus riche et développé que les modalités du transport sont plus élaborées et efficaces.

REMERCIEMENTS. — Je suis très reconnaissante à ceux qui ont bien voulu me conseiller et me confier pour examen de nombreuses espèces, rares ou absentes dans les collections du Muséum de Paris, provenant de leur propres récoltes. Je remercie ainsi très vivement M. le Recteur R. Paulian, le Dr G. Halffter et Y. Cambefort, sans qui cette étude n'aurait pu être aussi largement comparative.

REFERENCES

- HALFFTER (G.), 1974. — Eléments anciens de l'entomofaune néotropical : ses implications biogéographiques (*Quaest. ent.*, 10 : 223-262).
- 1977. — Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Col. Scarabaeidae) (*Quaest. ent.*, 13 : 231-253).
- HALFFTER (G.) & MATTHEWS (E.G.), 1966. — The natural history of dung Beetles of the subfamily Scarabaeinae (Col. Scarabaeidae) (*Folia ent. mex.*, 12-14 : 1-312).
- HOWDEN (H.F.) & YOUNG (O.P.), 1981. — Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution and habits (Col. Scarabaeidae) (*Contribution of the American Entomological Institute*, 18 (1) : 204 p.).

NOIROT (C.) & QUENNEDEY (A.), 1974. — Fine structure of Insect epidermal glands (*Ann. Rev. Ent.*, 19 : 61-80).

PLUOT-SIGWALT (D.), 1982. — Diversité et dimorphisme sexuel de glandes tégumentaires abdominales chez les Coléoptères Scarabaeidae (*C.R. Acad. Sc.*, Paris, 294 : 945-948).

TRIBE (G.D.), 1975. — Pheromone release by dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) (*South African J. Sci.*, 71 : 277-278).

— 1976. — The ecology and ethology of ball-rolling dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Thèse, Depart. Entomol., Facult. Agric., Univ. of Natal, 160 p.

(Laboratoire d'Entomologie économique, Ecole pratique des Hautes Etudes, 45, rue Buffon, 75005 Paris).

Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte

[COL. SCARABAEIDAE]

par Xavier BELLÉS & Mario E. FAVILA

INTRODUCTION. — L'élaboration de boules alimentaires et leur transport jusqu'à quelque distance de la source d'approvisionnement est une tactique typique de certains Coléoptères Scarabaeinae, qui prévient surtout la dégradation de la nourriture et minimise la compétition intraspécifique et interspécifique.

Canthon cyanellus cyanellus LeConte est une espèce néotropicale de Scarabaeinae nécrophage, très caractéristique au point de vue éthologique : les deux sexes peuvent participer à l'élaboration de la boule ; le transport jusqu'au nid est fait en collaboration ; normalement la copulation s'effectue (et se répète) dans le nid et elle est suivie de la ponte d'un œuf dans une boule de nourriture qui devient alors une boule de nidification.

Ensuite des boules successives de nourriture sont transportées jusqu'au nid pour d'autres œufs. Les nids, assez superficiels, sont composés de 2 à 6 boules. Les deux sexes participent aussi aux soins du nid jusqu'à la mue imaginale de la descendance (Halffter 1977, Halffter *et al.* 1984).

En résumé, on peut qualifier *C. cyanellus* comme une espèce subsociale, au

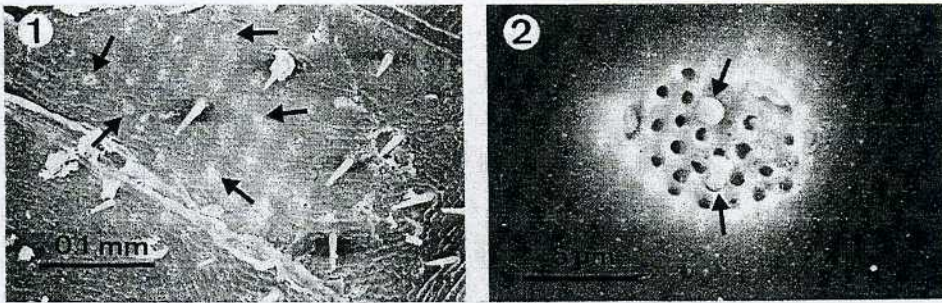


Fig. 1 et 2 : Septième sternite abdominal du mâle de *Canthon cyanellus*, avec indication (flèches) de l'emplacement des dépressions où sont groupés les pores glandulaires (1) ; détail d'une de ces dépressions montrant l'émergence de sécrétion (flèches) (2).