

LES GLANDES TÉGUMENTAIRES DES COLÉOPTÈRES *SCARABAEIDAE* : STRUCTURE ET DIVERSITÉ DES CANALICULES

Dominique PLUOT-SIGWALT

Laboratoire d'Entomologie, École pratique des Hautes Études
45, rue Buffon, 75005 Paris et Laboratoire associé n° 42 du CNRS

Mots-clés : *Coleoptera*, *Scarabaeidae*, *Aphodiidae*, *Geotrupidae*, glandes tégumentaires, canalicules, structure, unités glandulaires, glandes sternales, glandes pygidiales, glandes métathoraciques.

Résumé. — Le système glandulaire tégumentaire des *Scarabaeidae*, composé d'unités glandulaires, soit dispersées, soit réunies en plages ou en bouquets, a été étudié chez une centaine d'espèces d'après les indications données par les canalicules qui persistent sur la face interne du tégument des spécimens secs. Chaque canalicule débouche en général directement à l'extérieur par l'intermédiaire d'un pore sauf chez certaines espèces où des différenciations cuticulaires apparaissent (canaux collecteurs, réservoirs).

Toujours formé de 3 parties successives bien différentes (canal récepteur basal, canal récepteur apical, canal conducteur), le canalicule des *Scarabaeidae* se distingue de celui des familles voisines (*Aphodiidae* et *Geotrupidae*) comme de bien d'autres Coléoptères par : de grandes dimensions, un développement remarquable du canal récepteur apical, des variations accusées des canaux récepteurs. A l'intérieur de chaque espèce, ces variations permettent de reconnaître l'existence de plusieurs types; les uns sont constants au sein de la famille (glandes sternales mâles, glandes sternales femelles, glandes pygidiales, unités glandulaires dispersées de la face dorsale), d'autres au contraire montrent une grande diversité (unités glandulaires dispersées de la face ventrale et du pygidium).

Les résultats concernant les *Scarabaeidae*, joints aux nombreuses données de la littérature obtenues par l'histologie et l'ultrastructure chez d'autres Coléoptères montrent que la structure des canalicules est susceptible d'apporter d'utiles indications dans trois domaines différents : — elle reflète l'organisation de l'unité glandulaire correspondante qui, chez les Coléoptères, peut être composée de 1 à 3 cellules; — elle constitue un critère morphologique de valeur pour distinguer les différentes glandes d'une même espèce; — elle peut donner des indications sur les affinités des espèces.

Summary. — The integumentary glandular system of the *Scarabaeidae*, which is composed of either dispersed glandular units or units grouped in plaques or clusters, was studied in some hundred species following the indications given by their ducts that persist on the inner surface of the integument of dry specimens. Each duct opens directly to the outside through a pore, except in some species having cuticular differentiations (collecting ducts, reservoirs).

Always formed of 3 successive but distinct parts (basal receptor canal,

apical receptor canal, conductor canal), the ducts of the Scarabaeidae can be distinguished from related families (Aphodiidae and Geotrupidae) as well as from many other Coleoptera by the following characteristics : large size, well developed apical receptor canal, marked variations in the receptor canals. Within each species, several types of ducts can be distinguished : some are constant (male sternal glands, female sternal glands, pygidial glands, glandular units scattered on the dorsum). Others are highly diversified (glandular units scattered on the ventrum and pygidium).

The results concerning the Scarabaeidae, along with the data obtained from histological and ultrastructural studies of other Coleoptera, show that the structure of the duct can provide important indications in three different areas : — they reflect the organization of the corresponding glandular unit which, in Coleoptera, can be composed of 1-3 cells; — they constitute a valuable morphological criterion for distinguishing between the different glands of the same species; — they can indicate relationships between species.

La recherche systématique des glandes tégumentaires chez divers Coléoptères Scarabaeoidea a montré que les Scarabaeidae possèdent un système glandulaire en général très développé alors que celui-ci est réduit dans les familles voisines (Geotrupidae et Aphodiidae) à de simples unités glandulaires dispersées, comparables aux glandes dites «dermiques» décrites en particulier chez *Tenebrio molitor* (Wigglesworth, 1948; Kendall, 1972; Delachambre, 1973) et dont la présence est certainement générale chez les Coléoptères et bon nombre d'autres Insectes.

Chez de nombreux Scarabaeidae, certaines unités glandulaires se groupent en plages glandulaires denses ou en bouquets sur un ou plusieurs sternites de l'abdomen (glandes sternales) (Pluot-Sigwalt, 1982), sur le pygidium (glandes pygidiales), plus rarement sur le thorax (glandes métathoraciques). Ces glandes volumineuses, sont en général nettement délimitées et bien distinctes des unités glandulaires dispersées, toujours de petites dimensions, et qui restent isolées ou simplement groupées par deux ou trois.

Néanmoins, la richesse glandulaire est très inégale dans la famille; l'étude de la répartition des glandes sternales et pygidiales (Pluot-Sigwalt, 1983) a montré que depuis les Onthophagini-Onitini-Oniticellini qui en sont dépourvus, jusqu'aux Gymnopleurini-Scarabaeini-Canthonini qui en possèdent de très développées, la richesse glandulaire va croissante et semble bien en relation avec les comportements de nidification dont on connaît la grande complexité et la diversité (Halffter, 1977; Halffter & Edmonds, 1982). On ne sait cependant rien sur le rôle des substances sécrétées hormis celles émises par les glandes sternales mâles qui semblent attractives pour la femelle (Tribe, 1975) et se montrent par ailleurs répulsives pour les Diptères (Bellés & Favila, 1983).

Les glandes étudiées appartiennent aux glandes tégumentaires de classe 3 selon la nomenclature de Noirot & Quenedey (1974) : chaque unité glandulaire possède un système évacuateur, long conduit cuticulaire dont la persistance chez les spécimens secs ou conservés en alcool a été mise à profit pour une large étude comparative. Le système glandulaire tégumentaire d'une centaine d'espèces de Scarabaeidae, Geotrupidae et Aphodiidae a ainsi été étudié d'après les seules indications données par les canalicules présents sur la face interne du tégument, celui de l'abdomen principalement. La méthode utilisée dont l'un des avantages est d'autoriser, par sa grande simplicité, de larges études comparatives, est celle depuis longtemps pratiquée et enseignée par J. Carayon qui n'a cessé d'en démontrer l'intérêt et toutes les possibilités chez les Hétéroptères; je suis heureuse de lui dédier ce travail en témoignage de reconnaissance pour tout ce qu'il m'a enseigné.

Les données rassemblées ici concernent principalement la structure des canalicules

dont l'étude comparative a mis en évidence l'existence de plusieurs types morphologiquement constants. Les conclusions que l'on peut tirer de leur densité et de leur répartition sur le tégument, extrêmement variable à l'intérieur de la famille, seront exposées dans le cadre d'un autre travail.

Les indications apportées par les canalicules chez les Scarabaeidae, m'ont incitée par ailleurs à rechercher, à travers les données de la littérature, la valeur qu'ils pouvaient présenter dans l'ensemble des Coléoptères; ces données, ultrastructurales pour la plupart, montrent que les canalicules sont susceptibles d'apporter d'utiles indications dans trois domaines différents.

Matériel examiné

SCARABAEIDAE

Les espèces étudiées, dont la liste a déjà été donnée en grande partie (Pluot-Sigwalt, 1983), correspondent à 59 genres représentant les 10 principales tribus. La distribution des tribus, sous-tribus et genres est celle donnée par Halffter & Edmonds (1982).

COPRINAE. — **Onthophagini** : *Onthophagus*, *Caccobius*. — **Onitini** : *Onitis*, *Bubas*, *Lophodonitis*. — **Oniticellini** : *Oniticellus*, *Euoniticellus*, *Liatongus*, *Drepanocerus*, *Cyptochirus*. — **Coprini** : *Coprina* : *Copris*, *Litocopris*, *Catharsius*; *Phanaeina* : *Phanaeus*, *Coprophanaeus*; *Dichotomiina* : *Dichotomius*, *Ontherus*, *Ateuchus*, *Pedaria*, *Coptorhina*, *Paraphytus*. — **Euryster-nini** : *Eurysternus*.

SCARABAEINAE. — **Eucraniini** : *Anomiopsoides*, *Glyphoderus*. — **Sisyphini** : *Sisyphus*, *Neosisyphus*. — **Gymnopleurini** : *Gymnopleurus*, *Garreta*. — **Scarabaeini** : *Scarabaeus*, *Kheper*. — **Canthonini** : *Anachalcos*, *Bohepilissus*, *Epirinus*, *Endroedyantus*, *Epilissus*, *Phacosoma*, *Epactoides*, *Aleiantus*, *Arachnodes*, *Sphaerocanthon*, *Nanos*, *Cephalodesmius*, *Ignambia*, *Temnoplectron*, *Tesserondon*, *Phacosoma*, *Canthonella*, *Cryptocanthon*, *Canthochilum*, *Deltochilum*, *Canthon*, *Onthobium*, *Caeconthobium*, *Anonthobium*, *Paronthobium*, *Pseudothobium*, *Saphobius*.

GEOTRUPIDAE

Geotrupes, *Anoplotrupes*, *Trypocopris*, *Typhaeus*.

APHODIIDAE

Aphodius avec les sous-genres suivants : *Aphodius s. str.*, *Teuchestes*, *Coprimorphus*, *Colobopterus*, *Agrilinus*, *Nialus*; *Paraphodius*, *Oxyomus*.

Méthodes utilisées

1) *Au microscope photonique.* Les canalicules sont examinés sur préparations microscopiques du tégument après coloration par le noir chlorazol selon la méthode de Carayon (1969), rappelée brièvement ci-dessous dans son application aux canalicules.

Après traitement à la potasse (pendant 1 heure environ dans une solution aqueuse à 10 % au voisinage de l'ébullition), l'insecte est nettoyé soigneusement puis incisé de façon à séparer les faces ventrale et dorsale de l'abdomen et le pygidium. Le tégument est alors dépigmenté à l'eau oxygénée, placé quelques heures ou plus dans du lactophénol, puis coloré pendant 1 à 2 minutes dans une solution à saturation de noir chlorazol dans l'alcool à 70°. Après nettoyage dans l'alcool et déshydratation, la pièce est montée entre lame et lamelle dans le baume du Canada. Il est recommandé de ne pas dépigmenter complètement le tégument, les canalicules et réservoirs cuticulaires se détachant plus distinctement sur un fond ocre-jaune.

2) *Au microscope électronique à balayage.* Les faces interne et externe du tégument sont observées au MEB de type Cambridge 600. Les pièces sont préalablement traitées à la potasse, nettoyées, déshydratées et placées dans l'acétone puis soumises à la méthode du point critique par le gaz carbonique avant d'être métallisées.

3) *Mesures.* Les mesures ont été prises soit après dessin des canalicules à la chambre claire, soit sur micrographies au MEB.

I. — LES CANALICULES, LEURS DIFFÉRENCIATIONS ET LEUR ORGANISATION CHEZ LES SCARABAEIDAE

Chaque canalicule, qu'il soit isolé (fig. 5) ou groupé avec d'autres en plages ou en bouquets (fig. 1 à 4) débouche directement à l'extérieur par l'intermédiaire d'un pore. Dans quelques genres seulement, l'organisation glandulaire est plus complexe; des canaux collecteurs et des réservoirs apparaissent qui seront décrits après le canalicule.

A. — *Le canalicule*

Structure générale

Vu au microscope photonique (fig. 5), le canalicule est un long tube fin composé de 3 segments successifs inégaux, différents par l'aspect de leur paroi cuticulaire et les affinités présentées pour le noir chlorazol. Cette structure rappelle celle déjà décrite en microscopie électronique à transmission chez divers Coléoptères lorsque les unités glandulaires sont composées de 3 cellules successives (2 cellules sécrétrices + 1 cellule canaliculaire) (Delachambre, 1973; Happ & Happ, 1973; Cammaerts, 1974; Martin, 1975; Hill *et al.*, 1976; De Roe, 1983).

En s'appuyant sur ces données ultrastructurales qui seront reprises plus en détail au cours de la discussion, on reconnaît précisément selon les termes proposés par Pasteels (1968) et Cammaerts (1974), le *canal conducteur* (Cc) tube souple peu coloré et le *canal récepteur* composé de deux parties distinctes correspondant aux 2 cellules sécrétrices, l'une basale (*canal récepteur basal*, Cr1) simple tube aveugle à paroi rigide bien colorée, l'autre apicale (*canal récepteur apical*, Cr2) d'aspect tout différent, sa paroi apparemment épaissie et filamenteuse formant autour du canalicule comme un manchon fortement coloré; un court segment proximal non épaissi reste toutefois lisse et presque incolore (fig. 5, 7) après une mince constriction qui marque toujours la jonction entre les 2 canaux récepteurs (fig. 5, 7, 21, 22). Distalement, aucune structure particulière n'indique la jonction canal récepteur apical-canal conducteur.

L'observation du canalicule au microscope électronique à balayage n'apporte guère de données complémentaires aux grossissements habituellement utilisés ($\times 5\,000$) (fig. 8 à 12). Elle ne permet pas en particulier de déceler la structure poreuse du canal récepteur basal toujours décrite en microscopie électronique à transmission. Sa paroi reste uniformément lisse, sauf chez deux espèces où des pores sont visibles (*Euoniticellus*, *Glyphoderus*). Des grossissements beaucoup plus élevés (de l'ordre de 50 000) sont nécessaires pour pouvoir constater que la surface n'est pas lisse mais forme des replis sinueux réguliers. La paroi du canal conducteur reste, elle, toujours lisse.

Le manchon du canal récepteur apical apparaît formé d'expansions cuticulaires qui se présentent tantôt comme de simples plissements, tantôt comme des digitations, tantôt comme des filaments (fig. 8 à 12, 20 à 22). Ces structures cuticulaires correspondent, mais sous une forme nettement différente semble-t-il (*cf.* discussion), au manchon de filaments décrit en ultrastructure, toujours présent autour du canal récepteur apical.

Dimensions et variations des 3 parties du canalicule.

La longueur des canalicules est extrêmement variable selon les glandes considérées: en général comprise entre 30 μm (unités dispersées) et 200 μm (glandes sternales et pygidiales), elle peut parfois atteindre 300 μm (glandes sternales d'*Anachalcos*). Le diamètre (0,5 à 1 μm) est sensiblement égal dans les 3 parties, parfois légèrement supérieur dans le canal récepteur basal.

Le canal récepteur basal. Son aspect tubulaire uniforme ne se modifie que dans les très rares cas où le diamètre s'accroît notablement (3 μm chez *Euoniticellus*, fig. 11). Sa longueur en revanche est très variable: 10 μm (unités dispersées) à 100 μm , voire 200 μm (cas de quelques glandes sternales et pygidiales).

Le canal récepteur apical. Le manchon est la partie la plus variable du canalicule (fig. 8 à 12); il peut être plus ou moins épais ou à peine prononcé selon la longueur.

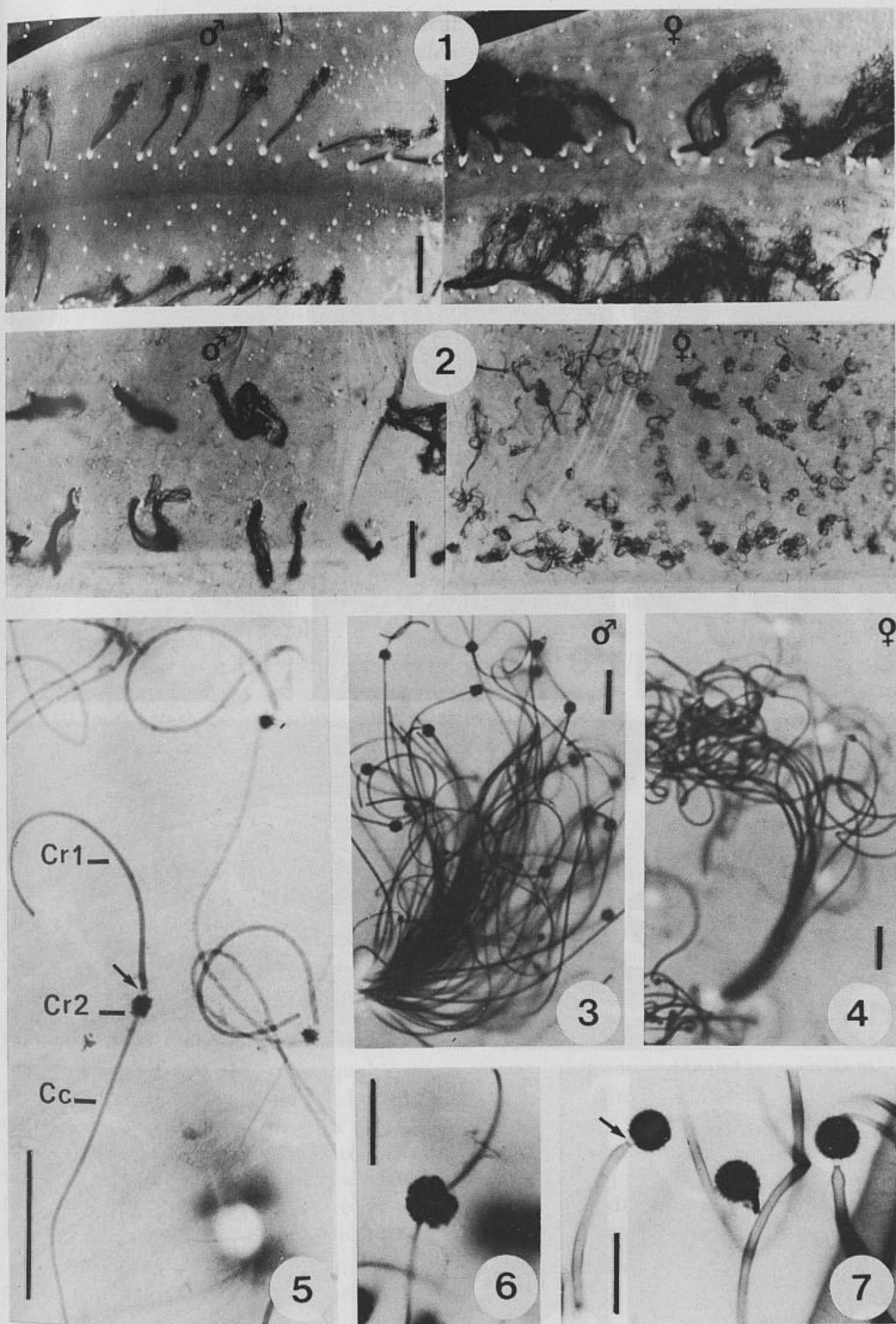


Fig. 1 à 7, canalicules vus au microscope photonique. — 1 : glandes sternales mâles et femelles de *Coptorhina subaena*. — 2 : glandes sternales mâles et femelles de *Canthon chalcites* (échelles = 0,2 mm). — 3 et 4 : détail d'un bouquet des glandes sternales mâles et femelles de *Canthon imitator*. — 5 : unités glandulaires dispersées sur le pygidium d'*Anachalcos convexus*. — 6 : manchon du canal récepteur apical des glandes pygidiales de *Scarabaeus palemo*. — 7 : manchon et canal récepteur apical élargi en vésicule dans les glandes sternales mâles d'*Anachalcos convexus* (échelles = 20 μ m).
 Cc : canal conducteur; Cr1 : canal récepteur basal; Cr2 : canal récepteur apical; \rightarrow constriction marquant la jonction entre les deux canaux récepteurs.

l'épaisseur ou la densité des expansions cuticulaires; sphérique ou cylindrique selon la longueur du segment.

En général beaucoup plus court que le canal récepteur basal, sa longueur varie le plus souvent entre 1 et 10 μm sauf rares exceptions (70 μm chez *Litocopris*, 110 μm chez un mâle de *Sisyphus*).

La présence du manchon donne à cette partie du canalicule un aspect souvent renflé qui laisse penser que la lumière s'élargit à ce niveau; en réalité, vue par transparence au microscope optique, celle-ci ne se modifie pas dans cette partie du canalicule.

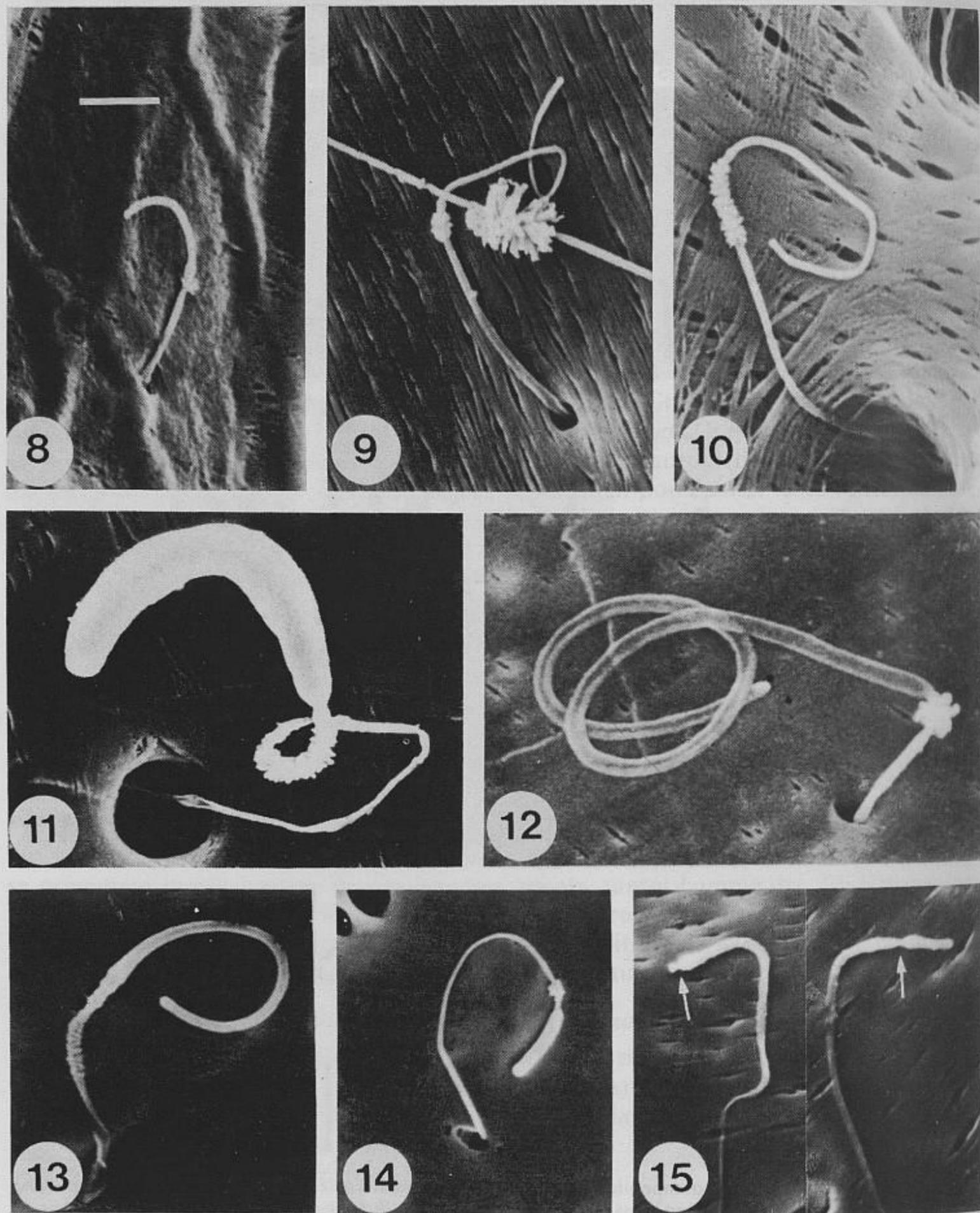


Fig. 8 à 15, canalicules d'unités glandulaires dispersées, vues au MEB, tous au même grossissement (échelle = 4 μm). — 8 à 10 : *Sisyphus biarmatus*; 8 : face dorsale de l'abdomen; 9 et 10 : face ventrale de l'abdomen. — 11 : *Euoniticellus intermedius*, face ventrale de l'abdomen. — 12 : *Drepanocerus laticollis*, *idem*. — 13 : *Geotrupes stercorarius* (Geotrupidae), *idem*. — 14 : *Aphodius varians* (Aphodiidae), *idem*. — 15 : *Tenebrio molitor* (Tenebrionidae), *idem*, les 2 types décrits par Delachambre (1973) en ultrastructure (→ constriction marquant la jonction canal récepteur basal - canal récepteur apical).

La lumière du canal récepteur apical est toutefois susceptible de s'élargir; c'est le cas des glandes sternales mâles d'*Anachalcos* où elle forme une petite ampoule sphérique (4 à 5 μm de diamètre) qui semble pouvoir jouer le rôle de réservoir (fig. 7, 24).

Le canal conducteur. Il est très uniforme d'aspect mais de dimensions variables, sa longueur pouvant s'accroître de 10 μm (unités dispersées) à 100 ou 200 μm (glandes sternales ou pygidiales), et son diamètre reste presque constamment voisin de 0,5 μm , atteint rarement 1 μm , très exceptionnellement plus (4 à 5 μm dans les glandes pygidiales de *Sphaerocanthon*).

Des différenciations y apparaissent chez *Anachalcos* : la lumière s'élargit considérablement dans la région médiane (unités dispersées) et forme une ampoule longue de 30 μm et large de 5 à 10 μm (fig. 26). Dans les glandes thoraciques du même genre, c'est la quasi totalité du canal conducteur qui s'élargit ainsi en une vaste poche atteignant 100 à 150 μm de long et 50 μm de large (fig. 27).

B. — *Les canaux collecteurs communs*

Les canaux collecteurs n'apparaissent que dans 3 genres pourvus de glandes particulièrement volumineuses : glandes sternales (*Scarabaeus*, *Kheper*, *Anachalcos*), pygidiales et thoraciques (*Anachalcos*).

Ce sont de longs tubes pouvant atteindre 1 mm, large de 5 à 6 μm , qui se dichotomisent plusieurs fois en se rétrécissant (fig. 18, 25). La cuticule fine, souple et peu colorée par le noir chlorazol est semblable à celle des canaux conducteurs. Tous les canalicules — sauf certains qui débouchent encore directement à l'extérieur — se jettent par dizaines voire par centaines dans ces canaux qui doivent vraisemblablement jouer le rôle de réservoir.

Il faut noter que des unités glandulaires dispersées, groupées par 2 ou 3 peuvent également posséder un court canal commun (*Anachalcos*) (fig. 26).

C. — *Les réservoirs*

Seules les glandes pygidiales semblent pourvues de réservoirs bien différenciés.

Qu'elles se présentent sous la forme de plages glandulaires ou de bouquets, les glandes pygidiales sont toujours situées symétriquement le long des rebords latéraux du pygidium, mince bordure en retrait formant un angle droit qui se téléscopie à l'intérieur du sternite 8. Chacun de ces rebords peut porter un unique gros bouquet qui, dans certains genres (*Catharsius*, *Gymnopleurus*, *Canthon*, *Anachalcos*), est pourvu d'un réservoir, vaste poche formée par une invagination de la membrane qui relie latéralement le pygidium au sternite 8 (fig. 23); l'intima cuticulaire est fine, souple et transparente.

Le caractère le plus remarquable de ce réservoir est son indépendance anatomique par rapport à la glande elle-même. En effet, comme d'ordinaire, les canalicules débouchent directement à l'extérieur ou plus exactement au fond du repli membranaire puisque cette partie du pygidium se trouve normalement au repos emboîtée à l'intérieur du sternite 8. Là, les orifices groupés se trouvent exactement en regard de l'unique orifice du réservoir et les substances sécrétées peuvent s'accumuler dans ce dernier. La mobilité du pygidium, en libérant cet orifice permet l'évacuation des sécrétions à l'extérieur.

Chez *Anachalcos*, des canalicules débouchent également dans le réservoir lui-même et s'ajoutent au bouquet principal.

D. — *Les orifices*

Les pores glandulaires sont bien visibles au MEB; presque toujours circulaires (diamètre voisin de 1 μm), ils peuvent être en forme de fente. Ils ne s'ornent d'expansions cuticulaires que sur la face dorsale de l'abdomen, elle-même toujours hérissée de denticulations (fig. 19).

Chaque orifice correspond à un seul canalicule. Selon la densité et la disposition des

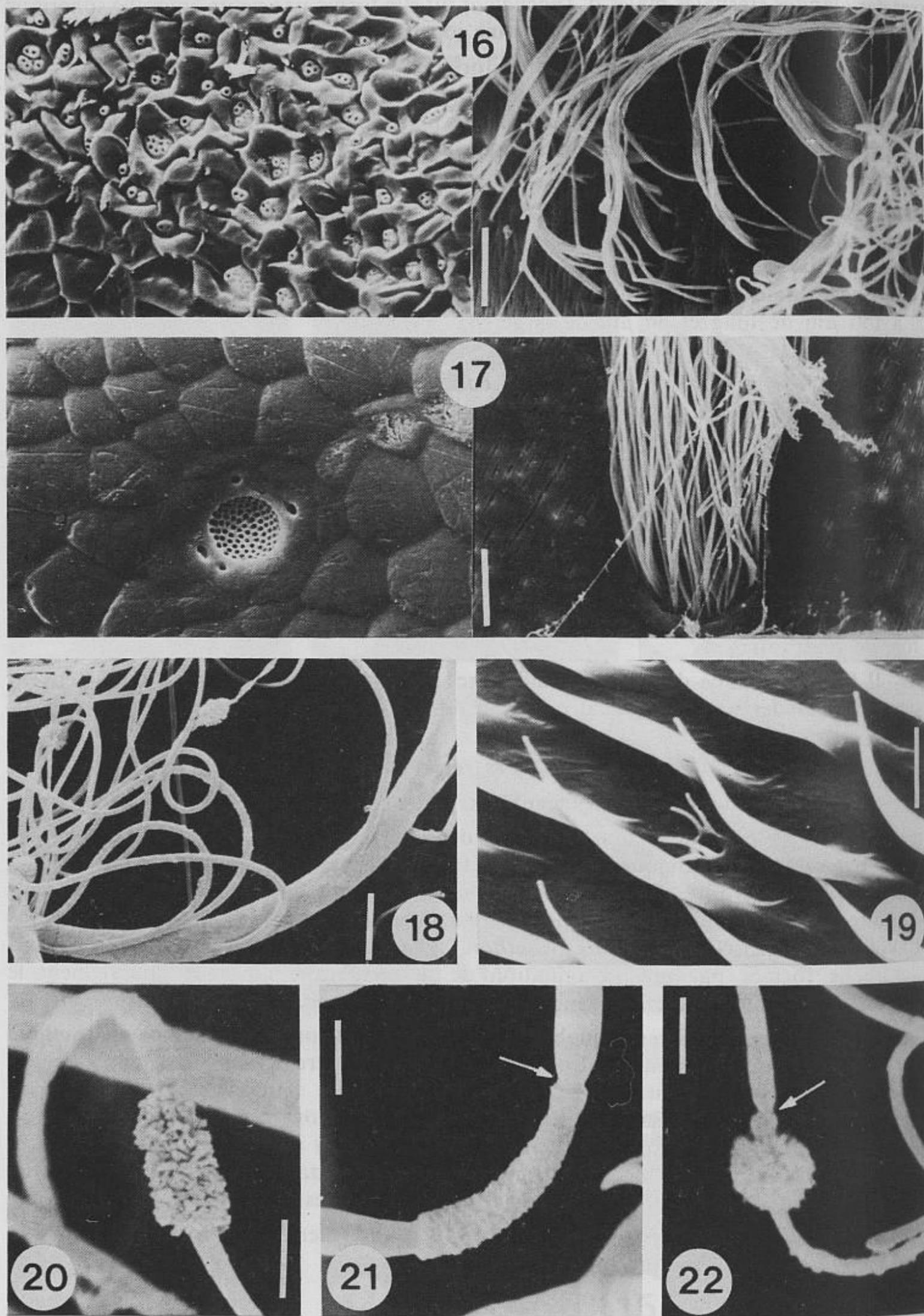


Fig. 16 à 20, canalicules et pores glandulaires vus au MEB. — 16 : glandes sternales femelles de *Sisyphus biarmatus*, faces externe et interne du tégument. — 17 : cribellum des glandes sternales mâles de *Canthon indigaceus*, faces externe et interne du tégument. — 18 : canalicules et canal collecteur des glandes sternales mâles d'*Anachalcos cupreus* (échelles = 10 μm). — 19 : pore d'une unité glandulaire dispersée de la face dorsale de l'abdomen chez *Sisyphus biarmatus*. — 20 à 22 : canal récepteur apical chez *Anachalcos cupreus*; 20 : glandes pygidiales; 21 : glandes thoraciques; 22 : glandes sternales mâles (échelles = 4 μm).

canalicules, seuls, en plages ou en bouquets, les pores apparaissent soit largement espacés, soit très serrés (fig. 16), soit rassemblés en cribella souvent circulaires régulièrement espacés (fig. 17); ces derniers se trouvent parfois au fond d'une dépression plus ou moins profonde.

Les orifices des canaux collecteurs ne sont guère plus larges ($2\ \mu\text{m}$ de diamètre) mais plus irrégulièrement circulaires.

La surface du tégument n'apparaît jamais modifiée à l'emplacement des glandes et les pores ne sont pas associés aux divers sensilles qui parsèment l'ensemble du tégument et paraissent tout aussi abondants chez les espèces à système glandulaire peu développé que chez les espèces à système développé.

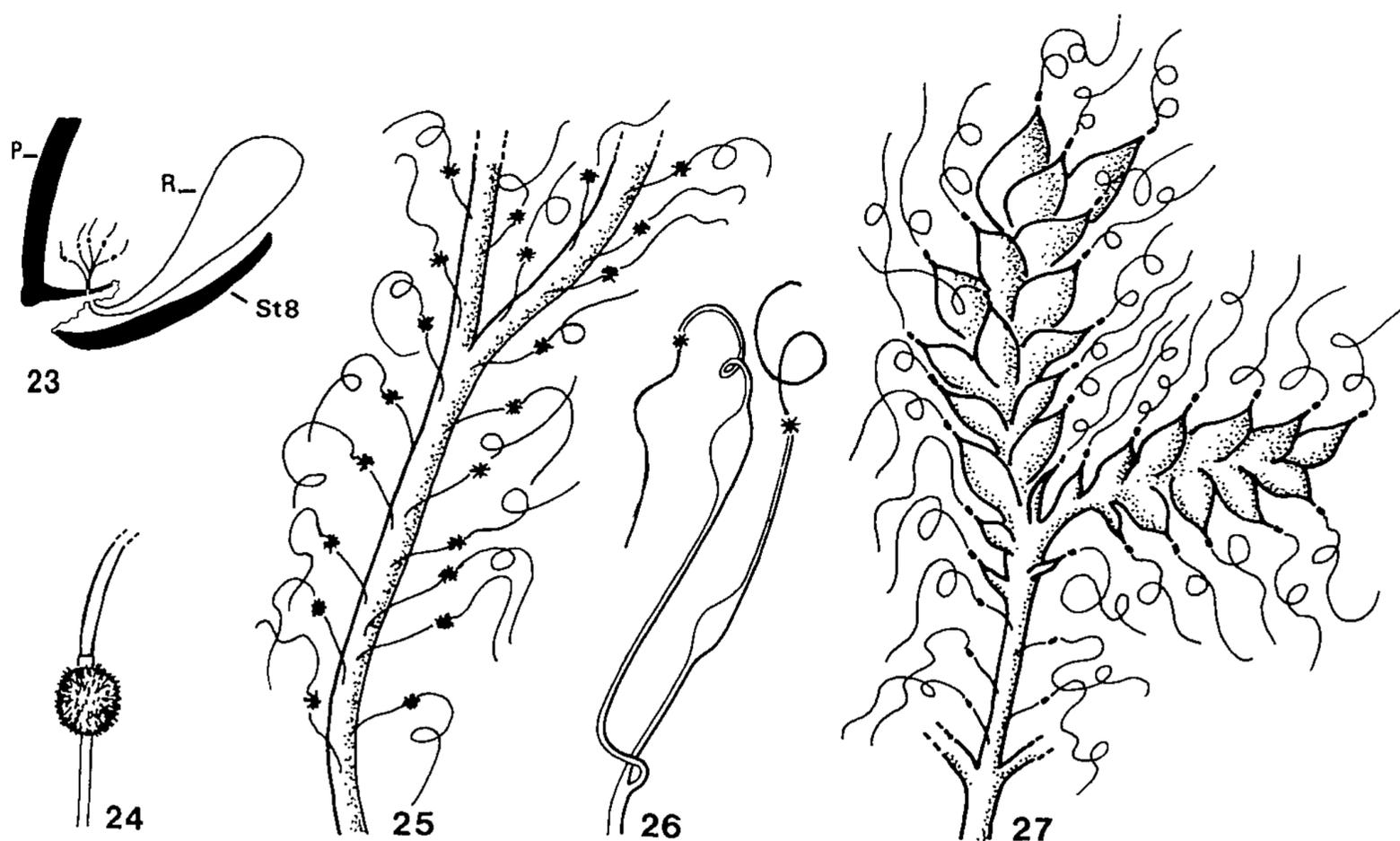


Fig. 23 à 27, différenciations canaliculaires et organisation glandulaire chez les Scarabaeidae. — 23 : réservoir des glandes pygidiales. — 24 : canal récepteur apical renflé en vésicule. — 25 : canaux collecteurs. — 26 et 27 : réservoir formé par le canal conducteur et canaux collecteurs. P : pygidium; R : réservoir; St 8 : sternite 8.

Conclusion

Les glandes tégumentaires de la majorité des espèces examinées restent sans organisation particulière. Dans l'ensemble de la famille, l'évolution glandulaire se traduit par une augmentation du nombre des unités glandulaires à la surface même du tégument où celles-ci occupent, parfois par milliers, de larges superficies. C'est seulement dans quelques genres (*Catharsius*, *Gymnopleurus*, *Scarabaeus*, *Kheper*, *Canthon*, *Anachalcos*), appartenant aux tribus les plus riches au point de vue glandulaire, qu'apparaît une certaine organisation des glandes qui ne se montre réellement complexe que dans le genre *Anachalcos*.

Toutes les différenciations semblent avoir pour fonction la mise en réserve des produits sécrétés. L'acquisition de canaux collecteurs a pour conséquence de provoquer l'enfoncement des unités glandulaires à l'intérieur de la cavité générale et de réduire ainsi la surface tégumentaire occupée.

Les canalicules gardent à l'intérieur de la famille la même structure générale à 3 parties distinctes. L'étude comparative des canaux récepteurs met en évidence l'existence de plusieurs types de canalicules morphologiquement différents selon les glandes considérées.

II. — LES DIFFÉRENTS TYPES DE CANALICULES CHEZ LES SCARABAEIDAE

Dans une espèce donnée, l'examen du tégument au microscope optique montre toujours la coexistence de plusieurs types de canalicules. Ceux-ci se distinguent à première vue par l'aspect du manchon, la longueur du canal récepteur basal ou les dimensions relatives des canaux récepteurs. La plupart de ces types, souvent rencontrés, sont représentés figure 28 sous leur forme la plus courante; je les ai désignés de A à H pour la commodité de l'exposé.

Toujours les mêmes au sein d'une espèce, les types de canalicules apparaissent plus ou moins variables dans la famille (fig. 29 et 30). L'étude comparative de leur répartition sur le tégument, leurs variations ou leur uniformité, montrent que certains d'entre eux caractérisent des glandes précises.

A. — Répartition des différents types (fig. 29 et 30)

1) La face dorsale de l'abdomen

Elle est toujours uniformément tapissée de canalicules de type A remarquablement constants dans la famille (Cr2 très réduit, Cr1 court).

2) La face ventrale de l'abdomen

— *Les unités glandulaires dispersées.* Selon les tribus, les canalicules de 2 à 3 types sont dispersés sur le tégument avec, il faut le rappeler, une distribution et une densité extrêmement variables dans la famille. Le type A presque toujours présent se trouve associé à 1 ou 2 autres types : les combinaisons A + B, A + C, A + B + C sont les plus fréquentes.

Constants, sauf exceptions, au sein d'une même espèce, ces types de canalicules sont souvent semblables dans les espèces voisines et parfois dans les genres proches. Néanmoins, si l'on considère l'ensemble de la famille, les canalicules présentent une telle diversité qu'il devient très difficile de les rattacher en toute certitude à tel ou tel type, tous les intermédiaires apparaissant possibles entre A, B, C, D ou E.

— *Les glandes sternales femelles.* Le canalicule de type F, propre aux glandes sternales femelles, est remarquablement constant (Cr2 à manchon court et étroit, Cr1 généralement très long).

— *Les glandes sternales mâles.* Le canalicule de type G, propre aux glandes sternales mâles, garde en gros les mêmes caractéristiques (Cr2 à manchon épais, Cr1 long) mais n'est pas très uniforme dans la famille, la longueur du manchon apparaissant variable. Il faut de plus signaler quelques cas aberrants de glandes sternales mâles à type de canalicule entièrement différent (*Paraphytus sancyi* et *Sisyphus schaefferi* non représentés sur la figure 29).

3) Pygidium

— *Unités glandulaires dispersées.* Les canalicules sont de mêmes types que ceux de la face ventrale de l'abdomen.

— *Les glandes pygidiales.* Le canalicule de type H, identique chez le mâle et la femelle, est assez uniforme dans la famille (Cr2 à manchon épais plus ou moins long, Cr1 très long). Très semblable au type G des glandes sternales mâles, il s'en distingue toujours au sein d'une espèce, par des dimensions différentes.

4) Autres régions du corps

Le tégument de la tête et du thorax est irrégulièrement tapissé de canalicules de mêmes types que ceux de la face ventrale de l'abdomen. Les glandes thoraciques (mâle d'*Anachalcos*) ont un type de canalicule à manchon étroit (fig. 21).

Les pattes et les élytres possèdent probablement des unités glandulaires dispersées dont seuls les pores ont jusqu'à présent été observés.

En conclusion, les unités dispersées de la face dorsale, les glandes sternales

femelles, les glandes sternales mâles et les glandes pygidiales se caractérisent chacune par un type de canalicule particulier (A, F, G, H) et constant.

Au contraire, les unités dispersées de la face ventrale et du pygidium présentent des canalicules si divers — ou si variables — qu'aucun type ne peut être défini pour l'ensemble de la famille. En excluant les canalicules de type A très fréquents sur la face ventrale mais qui peuvent parfois être absents (*Onitis*, *Copris*, *Litocopris*, *Dichotomius*, fig. 29), on peut semble-t-il réduire cette diversité à deux grandes catégories de canalicules d'après l'épaisseur du manchon, soit mince à peine saillant sur le canal, soit épais largement proéminent. La coexistence de canalicules appartenant à ces deux catégories est quasi générale chez les Scarabaeinae pourvus de glandes sternales, beaucoup plus rare chez les Coprinae qui possèdent en général soit l'un, soit l'autre, même ceux qui sont pourvus de glandes sternales (*Phanaeus*, *Coptorhina*). A noter que ces deux catégories de canalicules se retrouvent également pour les glandes sternales et pygidiales avec d'une part le type F, d'autre part les types G et H.

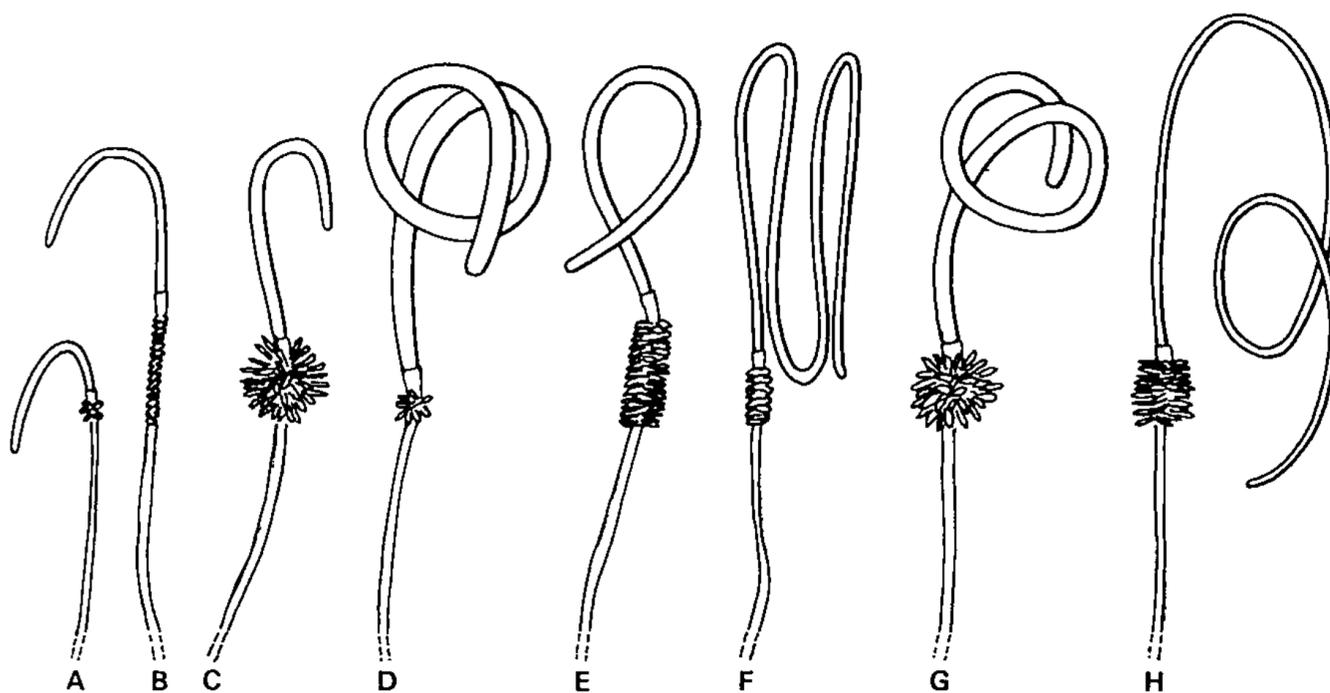


Fig. 28. les principaux types de canalicules rencontrés chez les Scarabaeidae. A, B, C, D et E : unités glandulaires dispersées; F : glandes sternales femelles; G : glandes sternales mâles; H : glandes pygidiales.

B. — *Les caractères discriminants*

A l'intérieur d'une espèce, la reconnaissance des différents types de canalicules ne présente pas de difficultés, leurs caractères distinctifs (longueur du canal récepteur basal, aspect du manchon, dimensions relatives des canaux récepteurs) s'y montrant dans la plupart des cas suffisamment différents.

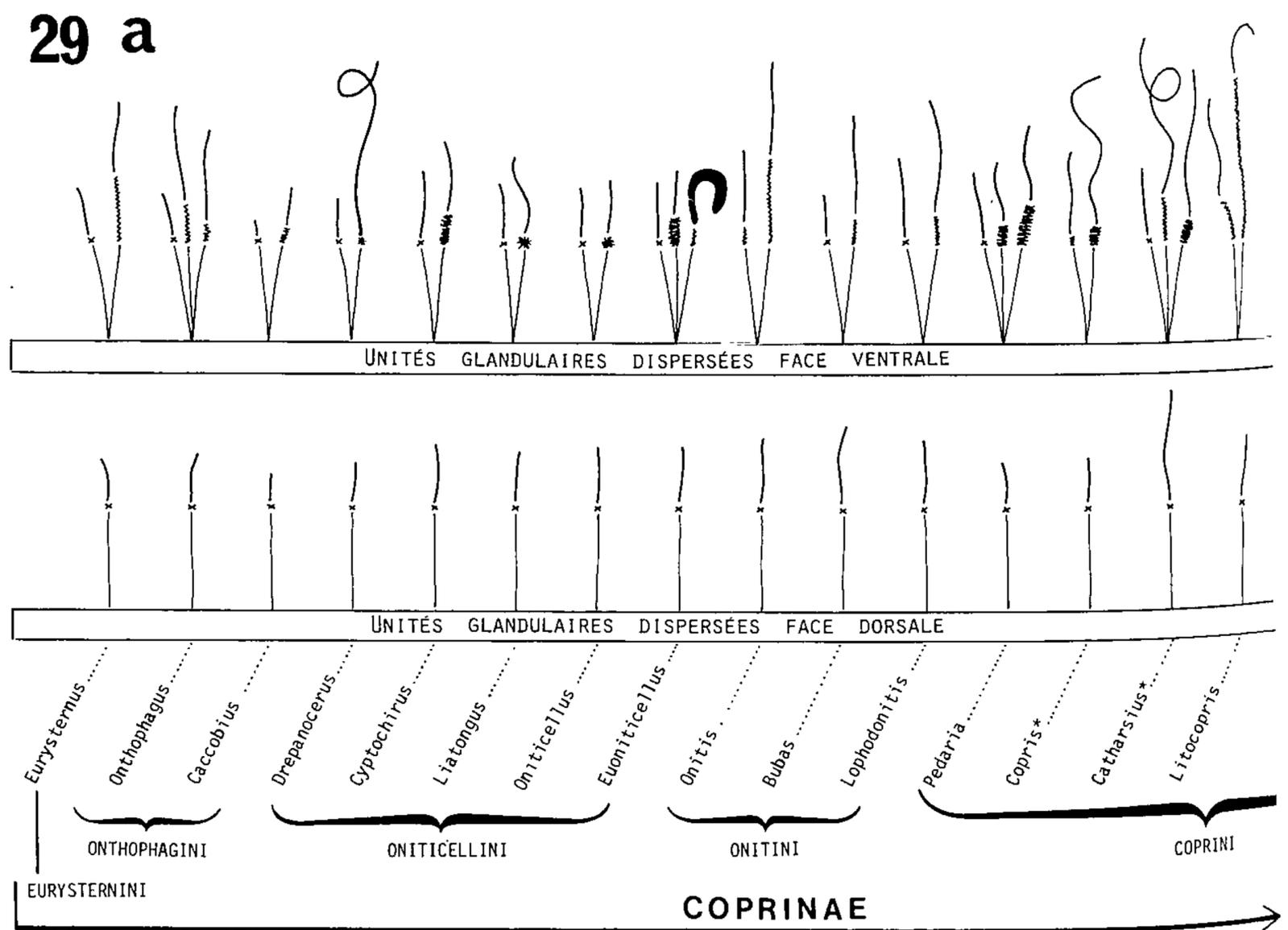
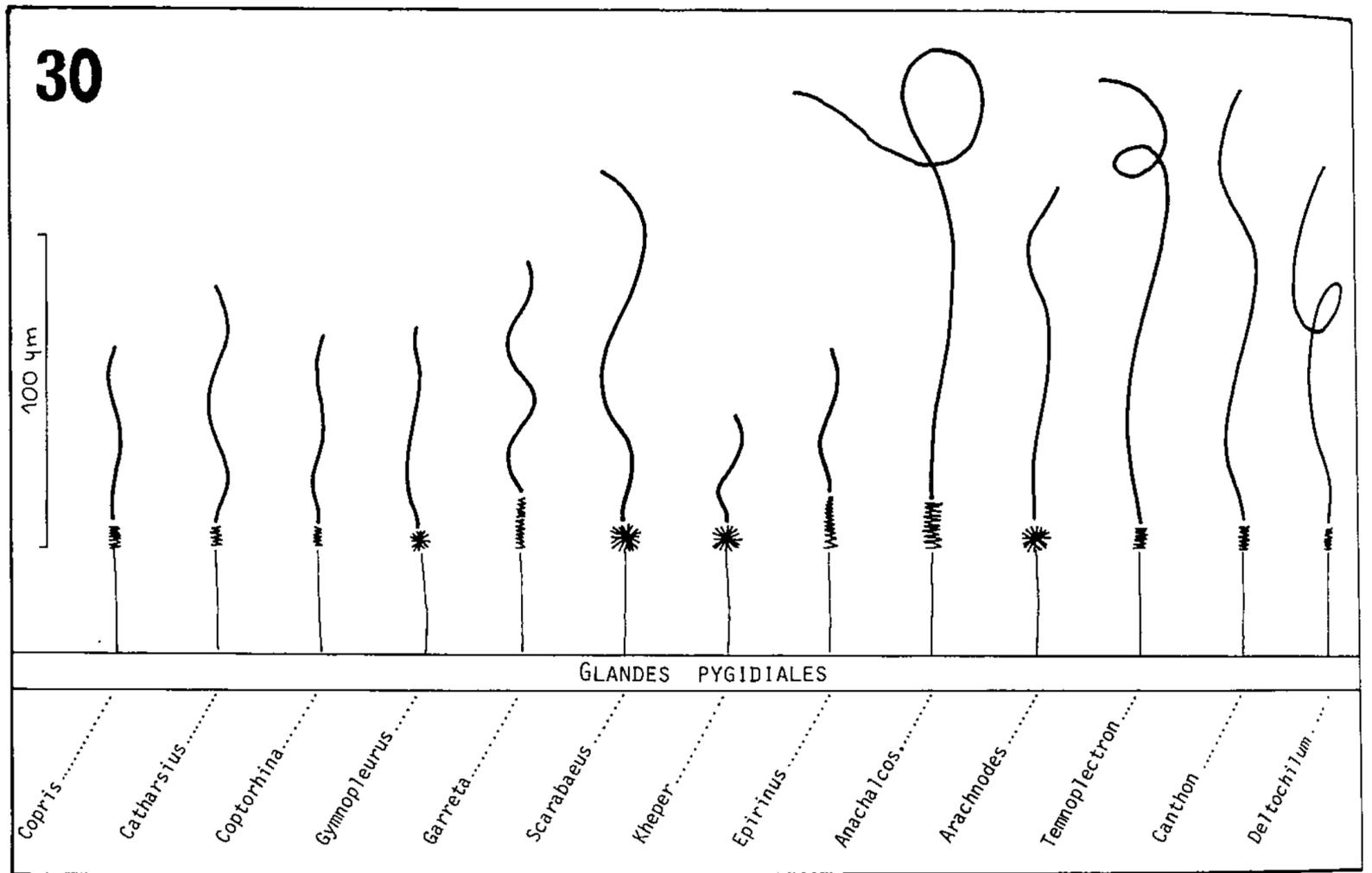
La valeur de ces trois caractères ne semble toutefois pas équivalente.

En ce qui concerne les caractères tirés de la longueur des canaux récepteurs, deux observations laissent penser que ceux-ci doivent être utilisés avec prudence, cette longueur pouvant être en relation avec le plus ou moins grand développement des cellules correspondantes :

1) En règle générale, on constate que la longueur du canal récepteur basal s'accroît, indépendamment de la glande considérée, avec la densité des unités glandulaires. Comme le montre la figure 29, cette longueur est d'autant plus faible que les unités sont rares (unités dispersées de la face dorsale par exemple) et s'accroît d'autant plus que ces dernières s'assemblent (unités de la face ventrale) puis se groupent (glandes sternales et pygidiales).

2) La longueur des canalicules ne varie pas au sein des glandes sternales et pygidiales, avec toutefois une exception notable dans le cas des mâles de *Kheper* et *Anachalcos*. Chez ces derniers, on voit, à la base des canaux collecteurs dont ils sont

Fig. 29 et 30, représentation schématique et comparaison des canalicules selon leur distribution sur le tégument abdominal, dans quelques genres de Scarabaeidae. — 29a : Coprinae dépourvus de glandes sternales. — 29b : Coprinae et Scarabaeinae pourvus de glandes sternales. Les genres pourvus de glandes pygidiales sont signalés par un astérisque. — 30 : canalicules des glandes pygidiales.



pourvus, des canalicules de dimensions beaucoup plus faibles que les autres mais appartenant incontestablement au même type (type G).

Ces observations laissent penser que les types B et C pourraient être, dans certains cas du moins, des modèles réduits des types F et G et ne seraient alors que l'expression d'un faible développement des glandes sternales femelles et mâles.

De même, on peut se demander devant de fortes variations du manchon (c'est le cas de certaines unités glandulaires dispersées chez quelques espèces) si celles-ci traduisent des variations de dimensions de la cellule apicale ou bien si elles correspondent à l'existence de types de canalicules différents caractérisant des glandes distinctes.

Il reste que les 2 autres caractères se montrent très fiables selon toute apparence. Au sein d'une même glande, la longueur relative des canaux récepteurs (basal et apical) n'est sujette qu'à de faibles variations. Quant au manchon, plus simple à observer, son importance n'apparaît jamais liée à la densité des unités glandulaires; son aspect, la disposition et les dimensions des expansions cuticulaires qui le constituent s'y montrent toujours très stables.

La valeur discriminante de ces 2 caractères apparaît telle dans l'ensemble de la famille qu'elle autorise, à de rares exceptions près, la reconnaissance de glandes différentes et permet d'éviter dans un premier temps le recours à l'histologie ou à l'ultrastructure. Ces exceptions qu'il est intéressant de signaler, concernent surtout, et chez quelques espèces seulement, les unités glandulaires dispersées de la face ventrale pour lesquelles existe, on l'a déjà vu, une grande diversité de canalicules dans la famille. Chez ces espèces, les canalicules montrent des caractères distinctifs soit si variables, soit si peu tranchés que toute discrimination devient délicate, voire impossible, sans recherche complémentaire d'autres caractères.

III. — LES CANALICULES CHEZ LES GEOTRUPIDAE ET LES APHODIIDAE

Dans ces deux familles, le tégument abdominal est uniquement tapissé d'unités glandulaires dispersées. La densité des canalicules, faible en général, apparaît variable selon les genres examinés.

Les canalicules, toujours tubulaires, se distinguent de ceux des Scarabaeidae par de faibles dimensions, un canal récepteur apical si peu développé qu'il peut passer inaperçu et des variations peu accusées, voire inexistantes ou inapparentes. La structure du canalicule ne diffère dans les deux familles que par celle du canal récepteur apical.

1) *Geotrupidae* (fig. 13)

Chez la plupart des espèces étudiées, le manchon du canal récepteur apical n'est pas apparent au microscope optique; le canalicule ne paraît constitué que de deux parties, un canal récepteur bien coloré et un canal conducteur à peine coloré, sans autre structure intermédiaire qu'un court anneau qui reste entièrement transparent. La présence d'un canal récepteur apical, segment intermédiaire distinct, à paroi nettement plissée, n'est décelable qu'au microscope à balayage; ce segment qui unit l'anneau transparent au canal conducteur, est parfois discernable au microscope optique sous la forme d'un segment tubulaire à peine plus coloré que le canal conducteur.

A l'intérieur d'une espèce, les variations des canaux récepteurs sont si peu marquées qu'il n'est guère possible d'affirmer l'existence de plusieurs types de canalicules, sauf rares exceptions (*Trypocopris*).

Dans les différents genres examinés, la longueur des canaux récepteurs varie peu (Cr1 : 20-30 μm ; Cr2 : 5-10 μm).

2) *Aphodiidae* (fig. 14).

Le canal récepteur apical est souvent visible au microscope optique en raison du développement relativement important de son manchon. Néanmoins, celui-ci garde en général de faibles dimensions : presque toujours sphérique et à peine saillant sur le

canalicule, il apparaît sous la forme d'un point reliant canal récepteur basal et canal conducteur. Chez quelques espèces, il peut être beaucoup plus proéminent ou, au contraire, si peu développé qu'il n'est alors plus discernable.

Ces variations permettent de constater chez certaines espèces l'existence de 2 types de canalicules distincts, l'un à manchon peu développé présent partout sur l'abdomen, l'autre à manchon bien développé présent seulement sur la face ventrale et le pygidium.

La constitution du manchon paraît sensiblement différente de celle des Scarabaeidae et des Geotrupidae; les éléments qui le forment restent mal définis en une masse compacte, sans s'individualiser en expansions cuticulaires.

Les variations des canaux récepteurs sont plus accusées que chez les Geotrupidae (longueurs Cr1 : 5-40 μm ; Cr2 : 1-6 μm ; l'épaisseur du manchon peut atteindre près d'1 μm).

DISCUSSION, CONCLUSION

Chez la plupart des espèces de Scarabaeidae étudiées, les glandes tégumentaires restent sous forme d'unités isolées : l'évolution du système glandulaire se traduit essentiellement par une augmentation — parfois considérable — du nombre de ces unités, 6 genres seulement montrant une véritable organisation glandulaire avec différenciation de canaux collecteurs et de réservoir.

Les résultats de la présente étude concernent principalement le canalicule même, élément glandulaire tout à la fois le plus significatif par ses différences de structure et le plus accessible à une vaste comparaison. Ces résultats, confrontés ci-après aux données de la littérature relatives à d'autres groupes de Coléoptères font apparaître que les indications données par les canalicules sont très probablement les mêmes dans l'ensemble de l'Ordre.

On sait que la majorité des glandes connues chez les Coléoptères sont des glandes à canalicules (1); il s'agit essentiellement de glandes pygidiales et thoraciques souvent complexes, largement répandues (*cf.* Weatherston & Percy, 1978) parfois de glandes tergo-abdominales et de glandes très diverses et plus discrètes, de structure généralement simple, formant dans certains groupes des systèmes glandulaires tégumentaires comparables, par la diversité, à celui des Scarabaeidae (Casper, 1913; Pasteels, 1968 *a* et *b*, 1969; Cammaerts, 1974; Hill *et al.*, 1976). Il s'agit également de glandes d'origine ectodermique annexées à l'appareil génital.

Bien que nombre d'auteurs l'aient représenté occasionnellement après traitement à la potasse, vu au microscope optique ou au stéréoscan, le canalicule n'a jamais fait l'objet, seul, d'une étude morphologique comparative. Aussi, les présents résultats doivent-ils être confrontés avec ceux, nombreux, obtenus par l'histologie et surtout la microscopie électronique à transmission. Cette comparaison montre que la structure du canalicule est susceptible d'apporter d'utiles indications dans trois domaines différents : — elle reflète l'organisation de l'unité glandulaire correspondante, — elle permet de distinguer différentes glandes dans une même espèce, — elle donne des éléments pour le groupement d'espèces affines. Elle montre également que chez les Scarabaeidae, le canalicule possède quelques particularités.

1) *Le canalicule, reflet de l'organisation glandulaire*

Noirot & Quenedey (1974) et Quenedey (1978) ont déjà souligné la remarquable

(1) Les glandes sans canalicule semblent rares; ce sont, soit des cellules associées à des sensilles : « pit glands » de *Tenebrio* (Wigglesworth, 1948) redécrites par Faustini & Halstead (1982), ou « cellules glandulaires hypodermiques 3 » de *Termitellodes* (Pasteels, 1968b); soit des cellules associées à des unités glandulaires à canalicule : mycangium de *Dendroctonus* (Happ & Barras, 1971), cellules « E3 et D2 » des glandes défensives de *Staphylins* (Araujo, 1978). Ce sont aussi les volumineuses glandes sternales décrites chez les mâles de *Speonomus* (Cazals & Juberthie-Jupeau, 1983).

groupes selon le nombre de cellules différentes qui les composent (1, 2 ou 3). De nombreuses données ultrastructurales montrent qu'il est théoriquement possible de déduire l'une ou l'autre de ces organisations à l'examen du seul canalicule d'après le nombre (1, 2 ou 3) et la structure des différentes parties qui composent ce dernier et reflètent en quelque sorte les cellules correspondantes : cellule sécrétrice basale, cellule sécrétrice apicale et cellule canaliculaire.

Ces données, rassemblées dans le tableau, peuvent être résumées ainsi, sauf exceptions signalées plus loin.

a) **Les unités unicellulaires (1 cellule sécrétrice)** : le canalicule, d'aspect trapu, est formé dans sa quasi totalité par un canal récepteur, le canal conducteur étant plus ou moins réduit à une simple jonction avec le tégument.

b) **Les unités bicellulaires (1 cellule sécrétrice + 1 cellule canaliculaire)** : le canalicule, fin, est formé de 2 parties bien différenciées (canal récepteur + canal conducteur). Ces unités glandulaires sont les seules décrites chez les Adephaga; chez les Polyphaga, elles sont plus rares et semblent propres soit à certaines glandes seulement (glande de la spermathèque, mycangium), soit à certaines familles (Staphylinidae).

A noter la présence possible d'une 2^e cellule canaliculaire dans ce groupe d'unités glandulaires : ainsi les unités « D1 » à 1 cellule sécrétrice et 2 cellules canaliculaires décrites par Araujo (1978) qui possèdent un canalicule dont la structure générale (Cr + Cc + Cc) correspond bien à celle des unités bicellulaires (Cr + Cc).

c) **Les unités tricellulaires (2 cellules sécrétrices successives différentes + 1 cellule canaliculaire)** : le canalicule, fin est formé de 3 parties (canal récepteur basal + canal récepteur apical + canal conducteur). Ces unités glandulaires, qui semblent rares dans d'autres Ordres, constituent la majorité des glandes décrites chez les Polyphaga.

La paroi du canalicule, toujours épicuticulaire, montre en ultrastructure d'importantes différences morphologiques dans chacune des trois parties; sans entrer dans le détail rappelons que : le canal récepteur basal, constitué d'épicuticule interne, est perforé; le canal récepteur apical formé d'épicuticule interne et externe, généralement non perforé, est toujours entouré d'un manchon de filaments épicuticulaires dont la fonction reste inconnue; le canal conducteur, formé d'épicuticule interne et externe, n'est pas perforé.

Au microscope optique, ces différences ne se traduisent que par une affinité plus ou moins forte pour le noir chlorazol; les filaments épicuticulaires d'un diamètre de l'ordre de 10 à 20 nm n'y sont pas visibles.

— *Exceptions.* Quelques exceptions remarquables sont à signaler chez les Tenebrionidae où 2 catégories d'unités tricellulaires sont souvent associées dans les glandes pygidiales. Dans quelques genres seulement, l'une de ces catégories est constituée d'unités bicellulaires à canalicule formé, non pas de 2, mais de 3 parties distinctes (Eisner *et al.*, 1964; Kendall, 1968, 1974); le canal récepteur de la cellule sécrétrice présente en effet, séparée par une constriction, 2 régions, basale et proximale, dans lesquelles on reconnaît précisément la structure caractéristique des canaux récepteurs basal et proximal des unités tricellulaires. Réelles exceptions ou erreurs d'interprétation, ces cas singuliers demanderaient à être vérifiés. Il y aurait également intérêt à confirmer par l'ultrastructure les données histologiques concernant les unités bicellulaires, la 2^e cellule sécrétrice, souvent discrète, pouvant facilement passer inaperçue.

2) **Le canalicule comme base de distinction des différentes glandes d'une même espèce**

Connu et représenté dès le XIX^e siècle avec son canal récepteur plus ou moins renflé (Stein, 1847; Sirodot, 1859; Leydig, 1859), le canalicule fut par la suite presque toujours systématiquement utilisé par les histologistes comme critère morphologique permettant de distinguer — entre autres caractères — des glandes différentes à l'intérieur d'une même espèce (Casper, 1913; Pasteels, 1968; Forsyth, 1968, 1970, 1972; Kendall, 1968, 1972, 1974; Cammaerts, 1974). En ultrastructure, il conserve sa valeur discriminante au moins égale, sinon parfois supérieure, à celle des différences cytologiques mises en évidence dans les cellules correspondantes (Eisner *et al.*, 1964; Kuhn & Schnepf, 1972; Delachambre, 1973; Martin, 1975, 1977; De Roe, 1983).

Le canalicule se présentant le plus souvent sous la forme d'un simple tube, ce sont surtout la longueur du canal récepteur basal et les dimensions relatives des

canaux récepteurs qui sont utilisées; toutefois de nombreux détails ultrastructuraux semblent pouvoir être également exploités (De Roe, 1983).

3) *Le canalicule en tant qu'indicateur des degrés d'affinités spécifiques*

Chez les Coléoptères, comme chez d'autres Insectes, l'étude comparative des glandes tégumentaires, en particulier celle de leur répartition et de leur structure, apporte souvent des indices de valeur dans la recherche des parentés ou tout simplement des caractères distinctifs utilisables en systématique. Parce qu'ils exigent l'emploi de techniques microscopiques, les canalicules eux-mêmes ne sont guère pris en considération; en fait, on ne peut citer que De Roe (1983) qui, chez les Chrysomelidae, y ait également recherché, avec profit, des caractères complémentaires dans une étude ultrastructurale largement comparative des glandes défensives des élytres.

Trois exemples pris chez les Scarabaeidae illustrent l'intérêt du canalicule dans ce domaine.

— A l'intérieur d'un même genre, les canalicules gardent un certain nombre de caractères morphologiques constants et les mêmes types de canalicules s'y retrouvent; l'existence d'espèces à canalicules très différents au sein d'un même genre ne semble se produire jusqu'à présent que dans les cas où les systématiciens admettent la nécessité d'une révision.

— Chez les Canthonini, vaste tribu très hétérogène au point de vue glandulaire, les types de canalicules dont l'un, particulier, propre à certains genres seulement, a permis avec d'autres caractères glandulaires de faire 3 groupements homogènes très différents (Paulian & Pluot-Sigwalt, 1984) qui ne sont pas sans rapports avec les coupes systématiques actuellement retenues.

— A un niveau systématique plus élevé, la structure du canal récepteur apical différencie assez nettement les trois familles de Scarabaeoidea étudiées et en même temps montre plus d'affinités entre Scarabaeidae et Aphodiidae qu'entre l'une et l'autre de ces deux familles avec les Geotrupidae.

Enfin, rappelons que l'organisation glandulaire et la structure du canalicule qui la reflète, recoupe la division des Coléoptères en deux sous-ordres, celui des Adepaga très homogène avec des unités bicellulaires uniquement, celui des Polyphaga plus hétérogène mais où les unités tricellulaires prédominent.

4) *Les particularités du canalicule chez les Scarabaeidae*

Ces particularités qui ressortent de la comparaison des canalicules faite dans diverses familles de Coléoptères, Aphodiidae et Geotrupidae comprises, sont au nombre de 3; de grandes dimensions relatives, un développement très accusé du manchon du canal récepteur apical, des variations particulièrement fortes des canaux récepteurs.

— Les grandes dimensions sont, selon toute probabilité, en grande partie en rapport avec la densité des unités glandulaires et l'importance de l'activité de ces dernières.

— Le manchon, très apparent et beaucoup plus développé que partout ailleurs, est pourvu en outre d'une structure particulière. Chez les autres Coléoptères, il est formé de filaments épicuticulaires qui, en raison de leurs très faibles dimensions, sont indiscernables au microscope optique. Les expansions cuticulaires qui le forment chez les Scarabaeidae — et peut-être aussi chez les Aphodiidae lorsqu'il est très apparent — ont vraisemblablement une ultrastructure différente de ce qui a été décrit par ailleurs; on pourrait la rapprocher de celle décrite par De Roe (1983) chez *Phratora* et *Leptinotarsa* où un réseau de « vésicules » ou des « travées épicuticulaires plus épaisses » s'associent aux filaments pour constituer un manchon plus développé.

— Les variations des canaux récepteurs ne sont sans doute particulièrement apparentes chez les Scarabaeidae qu'en raison des grandes dimensions de ces canaux. D'après les données ultrastructurales, ces variations, surtout celles du manchon, sont importantes chez

d'autres Coléoptères (voir De Roe, 1983 en particulier) mais il est pratiquement impossible de les mettre en évidence en microscopie optique.

AUTEURS CITÉS

- ARAUJO J., 1973. — Morphologie et histologie de la glande pygidiale défensive de *Bledius spectabilis* Kr. (*Staphylinidae Oxytelinae*). — *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 276 : 2713-2716.
— 1978. — Anatomie comparée et ultrastructure des systèmes de défense chimique des Staphylinidae (Insectes Coléoptères). — Thèse Université libre de Bruxelles, 139 pp.
- BEAMS H.W. & ANDERSON E., 1961. — Fine structure of «intracellular ductules» in certain glands of the Carabid beetle. — *J. Morph.*, 109 : 159-171.
- BELLÉS X. & FAVILA M.E., 1983. — Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). — *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88 (7/8) : 602-607.
- CAMMAERTS R., 1974. — Le système glandulaire tégumentaire du Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus* Preysslér, 1790 (Pselaphidae). — *Z. Morph. Tiere*, 77 : 187-219.
- CARAYON J., 1969. — Emploi du noir chlorazol en anatomie microscopique des Insectes. — *Annls Soc. ent. Fr.*, 5 (1) : 179-193.
- CASPER A., 1913. — Die Körperdecke und die Drüsen von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zum feineren Bau des Insektenkörpers. — *Z. wiss. Zool.*, 107 : 387-508.
- CAZALS M. & JUBERTHIE-JUPEAU L., 1983. — Ultrastructure d'une glande sternale tubuleuse des mâles de *Speonomus hydrophilus* (Coleoptera, Bathysciinae). — *Can. J. Zool.*, 61 : 673-681.
- CONTI L., CIOFI-LUZZATO A. & AUTUORI F., 1972. — Ultrastructural and histochemical observations on spermathecal gland of *Dytiscus marginalis* L. (Col. Dytiscidae). — *Z. Zellforsch.*, 134 : 85-96.
- CROWSON R.A., 1967. — The natural classification of the families of Coleoptera. — Classey, Hampton, 193 pp.
- DAILEY P.J. & HAPP G.M., 1982. — Morphology of the aedeagal gland of the male mealworm beetle (*Tenebrio molitor* L.). — *J. Morph.*, 171 : 259-281.
- DELACHAMBRE J., 1973. — L'ultrastructure des glandes dermiques de *Tenebrio molitor* L. (Insecta, Coleoptera). — *Tissue & Cell*, 5 (2) : 243-257.
- DE MARZO L. & VIT S., 1983. — Contributo alla conoscenza delle *Batrisinae* palearctiche (Coleoptera, Pselaphidae). Le ghiandole antennali nei maschi di *Batrisus* Aubé e *Batrisodes* Reitter : variazioni morfologiche, istologia e valore tassonomica. — *Entomologia, Bari*, 18 : 77-110.
- DE ROE C., 1983. — Répartition et ultrastructure des glandes défensives des Chrysomelidae adultes (Insecta, Coleoptera). — Thèse de Doctorat, Université libre de Bruxelles, 155 pp.
- EISNER T., McHENRY F. & SALPETER M.M., 1964. — Defense mechanisms of Arthropods. XV. Morphology of the quinone-producing glands of a Tenebrionid beetle (*Eleodes longicollis* Lec.). — *J. Morph.*, 115 : 355-400.
- FAUSTINI D.L. & HALSTEAD D.G.H., 1982. — Setiferous structures of male Coleoptera. — *J. Morph.*, 173 : 43-72.
- FORSYTH D.J., 1968. — The structure of the defense glands in the Dytiscidae, Noteridae, Haliplidae and Gyrinidae (Coleoptera). — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 120 : 159-181.
— 1970a. — The structure of the defence glands of the Cicindelidea, Amphizoidea and Hygrobiidae (Insecta : Coleoptera). — *J. Zool., Lond.*, 160 : 51-69.
— 1970b. — The ultrastructure of the pygidial defence glands of the Carabid *Pterostichus madidus* F. — *J. Morph.*, 131 : 397-416.
— 1972. — The structure of the pygidial defence glands of Carabidae (Coleoptera). — *Trans. zool. Soc. Lond.*, 32 : 249-309.
- GRODNER M. L., 1979. — Fine structure of the spermathecal gland of the cotton boll weevil, *Anthonomus grandis* Boheman (Coleoptera : Curculionidae). — *Int. J. Insect Morph. Embryol.*, 8 (1) : 51-58.
- HALFFTER G., 1977. — Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Col. Scarabaeidae). — *Quest. ent.*, 13 : 231-253.
- HALFFTER G. & EDMONDS W.D., 1982. — The nesting behaviour of dung Beetles (Scarabaeinae), an ecological and evolutive approach. — Publication 10, Instituto de Ecologia, México, 176 pp.
- HAPP G.M. & HAPP C.M., 1970. — Fine structure and histochemistry of the spermathecal gland in the mealworm beetle *Tenebrio molitor*. — *Tissue & Cell*, 2 (3) : 443-466.
— 1973. — Fine structure of the pygidial glands of *Bledius mandibularis* (Coleoptera : Staphylinidae). — *Tissue & Cell*, 5 (2) : 215-231.
- HAPP G.M., HAPP C.M. & BARRAS S.J., 1971. — Fine structure of the prothoracic mycangium, a chamber for the culture of symbiotic fungi, in the southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis*. — *Tissue & Cell*, 3 (2) : 295-308.
- HAPP G.M., HAPP C.M. & FRENCH J.R.J., 1976. — Ultrastructure of the mesonotal mycangium of an ambrosia beetle *Xyleborus dispar* F. (Col. Scolytidae). — *Int. J. Insect Morph. Embryol.*, 5 : 381-391.

- HILL W.B., AKRE R.D. & HUBER J.D., 1976. — Structure of some epidermal glands in the myrmecophilous beetle *Adranes taylori* (Coleoptera : Pselaphidae). — *J. Kans. ent. Soc.*, 49 (3) : 367-384.
- KENDALL D.A., 1968. — The structure of the defence glands in Alleculidae and Lagriidae (Coleoptera). — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 120 : 139-156.
 — 1972. — The dermal glands of some adult beetles. — *J. Ent. (A)*, 46 (2) : 153-159.
 — 1974. — The structure of the defense glands in some Tenebrionidae and Nilionidae (Coleoptera). — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 125 (4) : 437-487.
- KUHN C., SCHNEPF E., SCHILDKNECHT H., 1972. — Ueber Arthropoden-Abwehrstoffe : LVIII, Zur Feinstruktur der Pygidialdrüsen des Gelbrandkäfers (*Dytiscus marginalis* L., Dytiscidae, Coleoptera). — *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 132 (4) : 563-576.
- LEYDIG F., 1859. — Zur Anatomie der Insekten. — *Arch. Anat. Physiol.*, 1 : 33-89, 149-183.
- MARTIN N., 1975. — Ultrastructure des glandes dermiques de l'antenne d'un Coléoptère cavernicole troglophile, *Choleva* spec. (Coleoptera, Silphidae). — *Z. Morph. Tiere*, 80 : 261-275.
 — 1977. — Glandes dermiques chez deux Coléoptères cavernicoles (Catopidae). — *Int. J. Insect Morph. Embryol.*, 6 (3/4) : 179-189.
- NOIROT C. & QUENNEDEY A., 1974. — Fine structure of Insect epidermal glands. — *A. Rev. Ent.*, 19 : 61-80.
- PASTEELS J.M., 1968a. — Le système glandulaire tégumentaire des Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae) et son évolution chez les espèces termitophiles du genre *Termitella*. — *Archs Biol. (Liège)*, 79 : 381-469.
 — 1968b. — Les glandes tégumentaires des Staphylins termitophiles (Coleoptera). II. Les genres *Termitellodes*, *Termella*, *Nasutitella* (Aleocharinae, Corotocini, Termitogastrina). — *Insectes soc.*, 15 (4) : 337-358.
 — 1969. — Les glandes tégumentaires des Staphylins termitophiles. III. — Les Aleocharinae des genres *Termitopullus*, *Perinthodes*, *Catalina* (Termitonannini, Perinthina), *Termitus* (Termitohospitini, Termitusina). — *Insectes soc.*, 16 (1) : 1-26.
- PAULIAN R. & PLUOT-SIGWALT D., 1984. — Les Canthonines de Nouvelle-Calédonie (Coleoptera, Scarabaeidae). Étude systématique et biogéographique. — *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., A, 6 (4) : 1091-1133.
- PLUOT-SIGWALT D., 1982. — Diversité et dimorphisme sexuel de glandes tégumentaires abdominales chez les Coléoptères Scarabaeidae. — *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 294 : 945-948.
 — 1983. — Les glandes tégumentaires des Coléoptères Scarabaeidae : répartition des glandes sternales et pygidiales dans la famille. — *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88 : 597-602.
- QUENNEDEY A., 1978. — Les glandes exocrines des Termites. Ultrastructure comparée des glandes sternales et frontales. Thèse de Doctorat d'État, Université de Dijon, 254 pp.
- SCHNEPF E., WENNEIS W. & SCHILDKNECHT H., 1969. — Ueber Arthropoden - Abwehrstoffe. XLI. Zur Explosionschemie des Bombardierkäfer (Coleoptera, Carabidae). IV : Zur Feinstruktur des Pygidialwehrdrüsen des Bombardierkäfers (*Brachynus crepitans* L.). — *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 96 : 582-599.
- SIRODOT S., 1858. — Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. — *Annls Sc. nat. Zool.*, 4^e sér., 10 : 141-489, 251-334.
- SRENG L., 1976. — Les glandes tergaes du mâle de *Blatella germanica* L. (Insecte, Dictyoptère). Ultrastructure, développement, chimie de la sécrétion. — Thèse 3^e cycle, Université de Dijon, 42 pp.
- SRENG L. & QUENNEDEY A., 1976. — Role of a temporary ciliary structure in the morphogenesis of Insect glands. An electron microscope study of the tergal glands of male *Blatella germanica* L. (Dictyoptera, Blattellidae). — *J. ultrastr. Res.*, 56 : 78-95.
- STEIN F., 1847. — Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. Berlin, Duncker & Humblot, 139 pp.
- SUZZONI J.P., 1972. — Ultrastructure de la glande de la spermathèque chez *Phosphuga atrata* L. (Coleoptera Silphidae). — *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 128 : 426-437.
- TOMBES A.S. & ROPPEL R.M., 1972. — Ultrastructure of the spermatheca of the granary weevil *Sitophilus granarius* (L.) (Coleoptera : Curculionidae). — *Int. J. Insect Morph. Embryol.*, 1 : 141-152.
- TRIBE G.D., 1975. — Pheromone release by dung beetle (Coleoptera : Scarabaeidae). — *S. Afr. J. Sci.*, 71 : 277-278.
- TSCHINKEL W.R., 1972. — 6 - Alkyl - 1,4 - Naphthoquinones from the defensive secretion of the Tenebrionid beetle, *Argoporis alutacea*. — *J. Insect Physiol.*, 18 : 711-722.
- WEATHERSTON J. & PERCY J.E., 1978. — Venoms of Coleoptera, In *Arthropod venoms*, 511-554, Springer Verlag, Sergio Bettini Ed. — *Handb. Exp. Pharm.*, 48.
- WIGGLESWORTH V.B., 1948. — The structure and deposition of the cuticle in the adult mealworm, *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera). — *Q. J. microsc. Sci.*, 89 : 197-217.

Travail en partie réalisé dans le cadre du projet « Interacciones entre ganado y pastizales » (Contribution au programme « Ecología y comportamiento animal » -PCC-BC-NA-020115- subventionné par la Dirección adjointe du développement scientifique du CONACYT, Mexique).