

L'abdomen et les genitalia des femelles de coléoptères Scarabaeoidea (Insecta, Coleoptera)

Fabien DUPUIS

6 rue Gustave Lefebvre, F-42400 Saint-Chamond (France)

dupuisfabien@wanadoo.fr

Dupuis F. 2005. — L'abdomen et les genitalia des femelles de coléoptères Scarabaeoidea (Insecta, Coleoptera). *Zoosystema* 27 (4) : 733-823.

RÉSUMÉ

Le travail exposé dans cet article est une étude de l'abdomen et des genitalia femelles des coléoptères Scarabaeoidea. La première partie est consacrée à l'organisation générale des segments génitaux et des genitalia d'origine ectodermique. Elle est accompagnée d'une étude bibliographique permettant de faire le point sur la terminologie employée et d'une étude détaillée de 112 espèces appartenant aux différentes familles de coléoptères Scarabaeoidea. La seconde partie est consacrée à l'analyse des segments génitaux et à leur évolution. Les segments VIII et IX sont définis comme primitivement constitués d'un tergite, de deux épipleurites et de deux gonopodes trimères (Ochodaeidae, Trogidae). Dans la plupart des cas elle est modifiée par différents processus qui tendent à la simplifier : processus de réduction pouvant conduire à l'apparition d'hémisclérites résiduels comme les dorsopleurites et ventropleurites IX, processus de fusion conduisant à la formation de coxosubcoxites IX, processus d'internalisation expliquant l'apparition de sclérifications secondaires sur les débouchés des conduits génitaux. La seconde partie est également consacrée aux genitalia internes qui sont primitivement constitués d'un oviducte et d'un vagin portant dorsalement une bourse copulatrice de grande taille et une spermathèque membraneuse. Des modifications importantes sont identifiées chez les Geotrupidae, Aphodiidae, Aegialiidae et Scarabaeidae et mises en relation avec une diminution de la fécondité : disparition de la bourse copulatrice, incurvation et sclérification du réceptacle séminal, réduction de taille de la glande de la spermathèque. Elles justifient l'isolement de ces familles dans un clade monophylétique bien distinct du reste de la superfamille.

MOTS CLÉS

Insecta,
Coleoptera,
Scarabaeoidea,
abdomen,
genitalia,
femelles,
morphologie.

ABSTRACT

Abdomen and genitalia of female Scarabaeoidea (Insecta, Coleoptera).

This study deals with the abdomen and genitalia of the female Scarabaeoidea. The first part describes genital segment and ectodermic genitalia organization. It is complemented by a bibliographic study allowing us to make a nomenclatural revision and a detailed study of 112 species belonging to the different families of the Scarabaeoidea. For each species, abdominal type, terminalia and genital ducts are described and illustrated. The second part is an analysis of genital segments and their evolution throughout the Scarabaeoidea. Segments VIII and IX are defined as made of one tergite, two epipleurites and two monomeric gonopods (Ochodaeidae, Trogidae). In most cases, segmental organization is modified by different simplifying processes: reduction process leading to residual hemisclerites such as dorsopleurites and ventropleurites IX; fusion process leading to coxosubcoxites IX; internalization process explaining the presence of secondary sclerotisations on the opening of the genital ducts. The second part also describes internal genitalia which are primitively made of oviduct and vagina connected on its dorsal side with a large bursa copulatrix and a membranous seminal receptacle. Important modifications are found in Geotrupidae, Aphodiidae, Aegialiidae and Scarabaeidae and relate to a decreasing fecundity: disappearance of bursa copulatrix; curvation and sclerotinisation of spermatheca; decrease of spermathecal gland size. These modifications justify setting aside those four families in a monophyletic clade, clearly different from others in Scarabaeoidea.

KEY WORDS

Insecta,
Coleoptera,
Scarabaeoidea,
abdomen,
genitalia,
females,
morphology.

INTRODUCTION

Les coléoptères Scarabaeoidea sont largement étudiés et connus de la communauté scientifique. De nombreuses publications sont consacrées chaque année à leur systématique, leur biologie ou leur répartition. Des dizaines d'espèces sont décrites avec souvent une iconographie extrêmement précise et de nombreux détails concernant l'édéage mâle. Curieusement, les genitalia femelles sont presque totalement ignorés, à l'exception peut-être des auteurs publiant des schémas des « plaques génitales femelles ». Un examen de la bibliographie disponible montre qu'il n'existe pas à ce jour d'étude complète et approfondie sur le sujet. Hormis l'étude originale de Tanner en 1927, les genitalia femelles des Scarabaeoidea ne font généralement l'objet que d'un court paragraphe dans un article de portée plus générale. Parfois on trouve une étude plus

approfondie mais elle reste dans ce cas limitée à un petit groupe d'espèces ou une partie bien spécifique de l'appareil reproducteur. Toutes ces études sont réalisées en l'absence d'une terminologie spécifique et posent parfois des problèmes délicats de synonymie.

Le travail que nous présentons aujourd'hui répond au souci de combler cette lacune. Il s'organise autour de trois objectifs principaux. Le premier consiste à décrire, de la manière la plus complète possible, la diversité des structures constituant le postabdomen et les genitalia des femelles de coléoptères Scarabaeoidea. Le second consiste à établir le plan de base des genitalia femelles en prenant en compte à la fois les observations que nous avons réalisées chez les Scarabaeoidea et celles réalisées par d'autres auteurs dans d'autres groupes de coléoptères. Nous citerons en particulier les travaux très importants réalisés par Deuve (1988a, b, 1993,

2001) qui établit pour le postabdomen des coléoptères Adephaga un modèle d'organisation raisonné et transposable à d'autres groupes de coléoptères. Le dernier objectif consiste à fixer une nomenclature à la fois adaptée et homogène qui puisse servir de base à des travaux ultérieurs. Signalons pour terminer que ce travail s'inscrit dans une démarche plus large consistant à analyser l'intérêt systématique et phylogénétique des genitalia femelles. Il correspond à la première partie d'une thèse de doctorat soutenue en 2003 et consacrée à la phylogénie des coléoptères Scarabaeoidea.

ABRÉVIATIONS

Ac	articulation coxosubcoxale / <i>coxosubcoxal joint</i> ;
An	anus / <i>anus</i> ;
Bc	bourse copulatrice / <i>bursa copulatrix</i> ;
Cg	chambre anogénitale / <i>anogenital chamber</i> ;
Csc	coxosubcoxite / <i>coxosubcoxite</i> ;
Cx	coxite / <i>coxite</i> ;
Dp	dorsopleurite / <i>dorsopleurite</i> ;
Ds	dent subcoxale / <i>subcoxal tooth</i> ;
Ec	échancrure coxosubcoxale / <i>coxosubcoxal emargination</i> ;
Ep	épipleurite / <i>epipleurite</i> ;
Ga	glandes accessoires / <i>accessory glands</i> ;
Gl	glandes accessoires latérales / <i>lateral accessory glands</i> ;
Gs	glande de la spermathèque / <i>spermatheca gland</i> ;
Gv	glandes accessoires ventrales / <i>ventral accessory glands</i> ;
Ht	hémitergite / <i>hemitergite</i> ;
Ip	intestin postérieur / <i>posterior intestine</i> ;
Ld	lobe dorsal du vagin / <i>vaginal dorsal lobe</i> ;
Og	orifice génital / <i>genital opening</i> ;
Ov	oviducte ectodermique / <i>ectodermic oviduct</i> ;
Pa	poches accessoires postérieures / <i>posterior accessory pockets</i> ;
Pp	postpleurite / <i>postpleurite</i> ;
Ps	plaque sous-anale / <i>subanal plate</i> ;
Rs	réceptacle séminal / <i>seminal receptacle</i> ;
Sc	subcoxite / <i>subcoxite</i> ;
Sp	spermathèque / <i>spermatheca</i> ;
Ss	sclérifications secondaires / <i>secondary sclerotinisations</i> ;
St	style / <i>stylus</i> ;
Sy	sympleurite / <i>sympleurite</i> ;
Tg	tergite / <i>tergite</i> ;
Tp	tarière de ponte / <i>egg-laying organ</i> ;
Ve	ventrite / <i>ventrite</i> ;
Vg	vagin / <i>vagin</i> ;
Vp	ventropleurite / <i>ventropleurite</i> ;
Zf	zone de fusion / <i>fusion area</i> ;

MATÉRIEL ET MÉTHODES

DÉFINITION DU GROUPE ÉTUDIÉ

Le groupe de coléoptères que nous nous proposons d'étudier correspond à la superfamille des Scarabaeoidea, groupe dont les limites varient d'un système classificatoire à l'autre. La définition que nous avons retenue correspond à celle formulée par Lacordaire en 1856 et reprise par de nombreux auteurs ayant consacré des études importantes à ce groupe (Balthasar 1963a-c ; Baraud 1977, 1985, 1992 ; Paulian & Baraud 1982). Elle englobe tous les coléoptères dont l'antenne est composée d'un scape, d'un funicule et d'une massue dont les feuillets sont articulés étroitement à la base et peuvent se déployer en éventail (coléoptères Lamellicornes ou Scarabaeoidea au sens strict, en référence au genre *Scarabaeus* pris comme type dans ce cas). Elle exclut les Lucanidae et Passalidae dont les feuillets antennaires sont indépendants et forment un peigne, conduisant à définir un autre groupe, celui des Pectinicornes et correspondant à l'actuelle superfamille des Lucanoidea.

Le découpage interne en familles et sous-familles que nous avons choisi d'adopter est celui proposé par Balthasar en 1963 qui reconnaît 16 familles et 23 sous-familles.

MATÉRIEL EXAMINÉ

Les spécimens étudiés proviennent des collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Leur identification au niveau spécifique a été réalisée pour ce qui concerne la faune européenne à l'aide de la faune des coléoptères Scarabaeoidea publiée par Baraud (1992). Pour ce qui concerne les espèces américaines, australiennes ou africaines, nous avons fait appel quand cela était possible à des spécialistes des groupes : Y. Cambefort pour les Scarabaeoidea Laparosticti, M. Lacroix pour les Melolonthidae et R. P. Dechambre pour les Dynastidae. Enfin, pour les espèces pour lesquelles l'identification ne pouvait être confirmée par un spécialiste, nous avons retenu des spécimens de collection décrits et nommés par un spécialiste du groupe et dont le statut n'a pas été remis en cause depuis.

Un effort important a été consacré au recueil et à la vérification des données présentées dans ce travail. Afin de nous assurer de la constance des caractères étudiés et parfois parce que des spécimens anciens ne sont pas dans un état de conservation parfait, nous avons disséqué cinq ou six spécimens pour chaque espèce. Lorsqu'une espèce présentait des particularités inédites et que les collections du Muséum le permettaient, nous avons étudié un nombre plus important de spécimens. C'est au total plus de 1000 dissections qui ont été réalisées et qui servent aujourd'hui de base à notre étude.

DISSECTION ET OBSERVATION DES GENITALIA

La technique employée vise à conserver l'intima cuticulaire qui double les genitalia d'origine ectodermique et constitue après disparition de tous les autres tissus un moule interne très fin des genitalia.

Les insectes, souvent des spécimens de collection, sont d'abord plongés dans l'eau distillée pour assouplir les membranes. Puis l'abdomen est séparé du reste du corps et immergé à chaud dans un bain de potasse à 10 %. La potasse attaque tous les tissus et ne laisse intactes que les structures chitinisées, à savoir le squelette externe et l'intima des organes ectodermiques.

À l'issue de cette opération commence la phase de dissection proprement dite qui s'effectue sous le stéréomicroscope ($\times 25$ ou $\times 50$) et consiste à retirer toutes les structures ectodermiques qui pourraient cacher les genitalia internes (trachées, intestin postérieur). À ce stade, la chambre anogénitale peut être dévaginée pour observer en détail les genitalia externes.

Une coloration est souvent nécessaire pour apporter un contraste entre les différents organes. Nous avons choisi le noir chlorazol en solution alcoolique dont l'utilisation en anatomie microscopique a été préconisée par Carayon (1969). Ce colorant est spécifique des structures chitinisées qu'il colore, selon sa concentration, en violet ou noir. On peut utiliser également le rouge fuchsine acide ou le mercurochrome, mais les colorations relativement foncées obtenues avec le noir chlorazol conviennent mieux pour des observations à fort grossissement.

Les genitalia sont enfin observés dans l'eau distillée et des dessins sont réalisés à la chambre claire. Nous avons privilégié les vues ventrales et latérales qui permettent d'apprécier plus facilement la disposition des genitalia internes et externes. Pour chaque dessin, une échelle de 0,5 mm symbolisée par un trait vertical a été fournie. Les membranes ont été représentées sous forme de pointillés et les sclérites sous forme d'aires blanches délimitées par un trait fort.

Dans certains cas, les préparations ont fait l'objet d'un montage dans le baume du Canada pour une observation au microscope. Dans d'autres cas, les préparations ont été déshydratées dans des solutions alcooliques de concentration progressive, puis elles ont été métallisées à l'or Palladium pour réaliser des électronographies au microscope à balayage. Enfin les préparations les plus intéressantes, destinées à être conservées, ont été référencées et immergées dans le glycérol, liquide préservant la coloration et la souplesse des membranes les plus fines.

DONNÉES DE LA LITTÉRATURE

ET NOMENCLATURE DES GENITALIA

La littérature entomologique est assez pauvre en ce qui concerne les genitalia femelles des Scarabaeoidea. Les publications correspondent à des travaux ponctuels, réalisés en l'absence le plus souvent d'une terminologie spécifique, si l'on exclut les différents dictionnaires entomologiques qui existent. Il en résulte une certaine confusion dans l'emploi des termes scientifiques et l'identification des structures observées.

Nous avons donc repris les principales publications qui traitaient du sujet en excluant tout travail laissant subsister une ambiguïté quant à la nature exacte des structures décrites. Nous avons ensuite établi des listes synonymiques par organe permettant, entre autres, de mettre en relation les différentes publications.

Ce travail compilatoire a servi également de base pour fixer une terminologie spécifique aux genitalia femelles. Notre choix a été guidé par le souci de ne retenir que les termes décrivant au mieux la position anatomique ou le rôle des organes (critère d'exactitude scientifique) et celui de n'employer

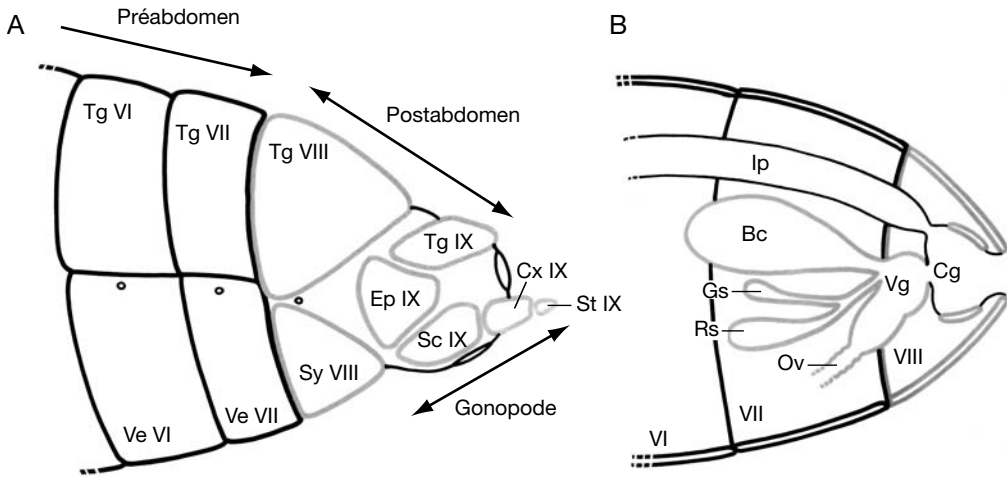


FIG. 1. — Abdomen et genitalia des coléoptères Scarabaeoidea ; **A**, genitalia externes ; **B**, genitalia internes.

que les termes les plus largement utilisés par les auteurs (critère d'usage). Le résultat de ce travail est la mise au point de listes synonymiques qui présentent par organe les différents termes publiés. Le lecteur voudra bien se reporter aux Annexes 1 et 2 pour trouver la liste des termes anatomiques retenus dans notre travail et les différents synonymes qu'on trouve dans la littérature.

L'ABDOMEN ET LES GENITALIA EXTERNES

ORGANISATION GÉNÉRALE

L'abdomen des coléoptères est généralement divisé par les auteurs (Séguy 1967 ; Bitsch 1979 ; Deuve 1988b, 1993) en deux parties : le préabdomen et le postabdomen (Fig. 1A). Le préabdomen, situé à l'avant de l'abdomen, est caractérisé par l'absence d'appendices. Il correspond aux segments I à VII. Le postabdomen, situé en arrière du préabdomen, porte des appendices plus ou moins modifiés qui forment les genitalia externes. Il correspond aux segments VIII à X. On nomme parfois « segments génitaux » les segments VIII et IX car ils sont modifiés par la mise en place de l'appareil génital au cours du développement pré-imaginal.

Le segment VIII des coléoptères Scarabaeoidea ne possède pas d'appendices. Il est constitué dorsalement d'un tergite et ventralement de deux épipleurites VIII généralement fusionnés en une pièce unique, le sympleurite VIII (Deuve 1994 ; Dupuis 2003). On observe parfois, dans la membrane réfléchie unissant les épipleurites VIII au segment IX, des plages plus ou moins bien sclérifiées (Glaphyridae : Figs 27A, 28B ; Rutelidae : Fig. 32A). Elles sont toujours articulées sur le bord postérieur de l'épipleurite mais ne présentent aucune des caractéristiques qui pourraient les rapprocher d'un appendice, à savoir une certaine mobilité, une structure articulaire ou la présence de soies. Pour ces différentes raisons, nous les interprétons comme des sclérifications secondaires assurant le soutien du feuillet réfléchi du segment VIII et nous proposons le terme nouveau de *postpleurite* VIII pour les nommer.

Le segment IX est plus complet puisqu'il présente encore une paire d'appendices ou gonopodes qui encadrent l'orifice génital. Il est fondamentalement constitué d'un tergite situé en position dorsale, d'une paire d'épipleurites en position latérale et d'une paire de gonopodes en position ventrale. Le tergite est généralement une pièce symétrique, glabre, parfois réduite à l'état d'hémitergites. L'épipleurite est une pièce de conformation très

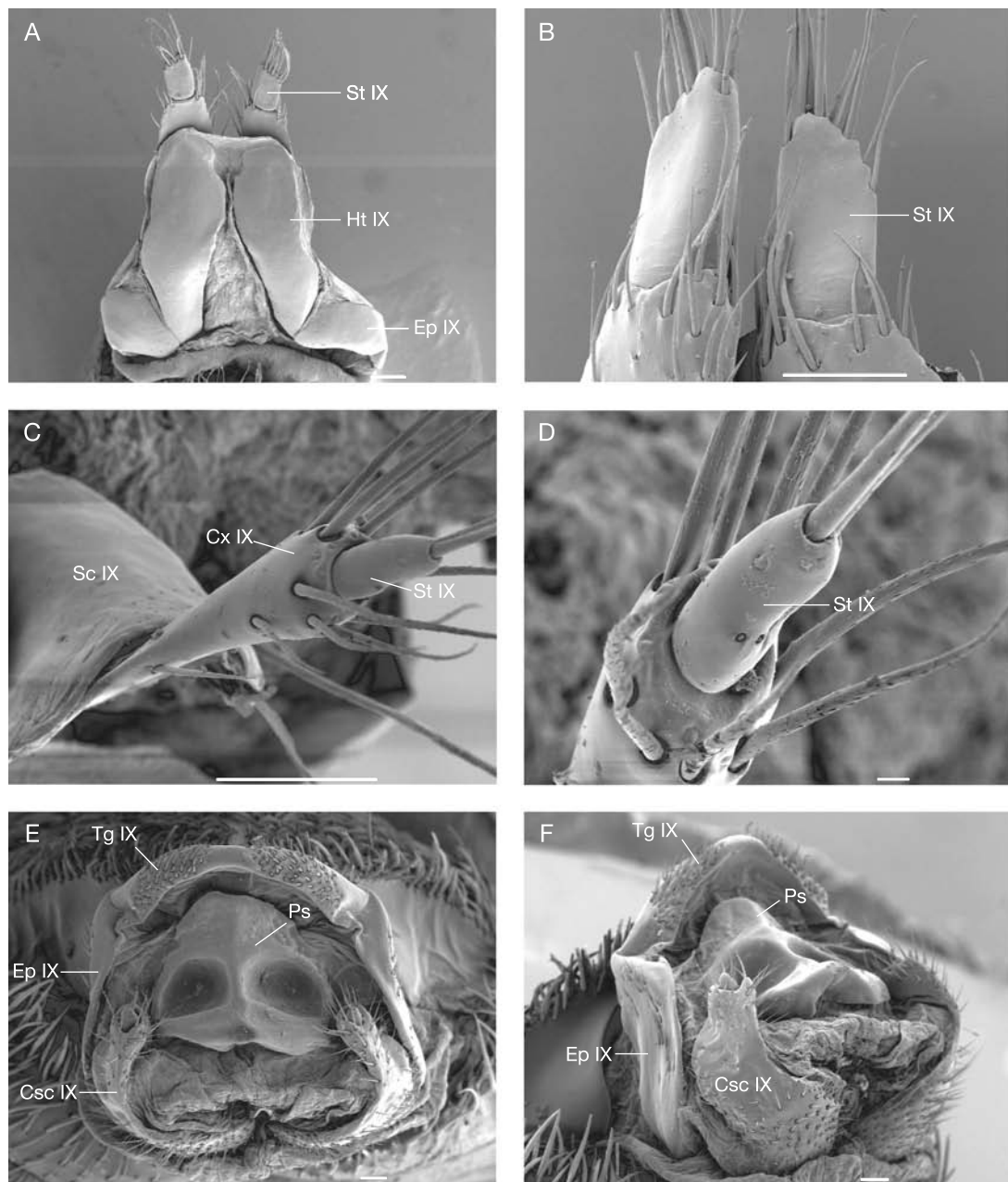


FIG. 2. — Terminalia de coléoptères Scarabaeoidea ; **A, B**, *Trox perlatus* (Geoffroy, 1762) ; **A**, vue dorsale ; **B**, style ; **C, D**, *Ochodaeus miliaris* Klug, 1832 ; **C**, gonopode, vue caudale ; **D**, style ; **E, F**, *Glaphyrus micans* Faldermann, 1835 ; **E**, vue caudale ; **F**, vue latérale. Échelles : A-D, 0,1 mm ; E, F, 0,001 mm.

variable, parfois entière, le plus souvent échancrée ou divisée en deux hémisclérites. Elle est toujours glabre et généralement étroitement articulée sur

le tergite (articulation tergopleurale) et à la base du gonopode (articulation subcoxopleurale). Le gonopode est quant à lui composé de trois pièces

(Fig. 2C). La pièce basale est nommée subcoxite. Elle est généralement de grande taille et faiblement sétulée. La pièce médiane est nommée coxite. Elle est plus petite, plus fortement sétulée et généralement articulée au sommet du subcoxite. La pièce apicale est nommée style. Elle est toujours très petite, fortement sétulée et articulée au sommet du coxite IX (Fig. 2A, B, D).

Le segment X est inexistant chez la plupart des Scarabaeoidea femelles. On peut cependant observer dans certaines familles (Glaphyridae) ou genres (*Hybosorus*) une plaque nettement sclérifiée située entre anus et orifice génital. Cette plaque, dont la nature est difficile à préciser, n'est attribuable qu'au segment X, puisque située en arrière de l'orifice génital (gonopore secondaire). Nous la nommerons plaque sous-anale en raison de sa position très particulière. Cette plaque peut dans certains genres (*Glaphyrus*, Fig. 2E, F) avoir une forme très complexe et spécifique qui lui confère un intérêt systématique. Dans d'autres groupes (*Hybosorus*, Fig. 14D), il ne semble pas y avoir de différences significatives entre les différentes espèces.

MOBILITÉ DU SEGMENT VIII ET TYPES ABDOMINAUX

Le segment VIII est normalement le dernier segment apparent chez les coléoptères Scarabaeoidea. Chez un petit nombre de familles, le segment VIII est lui-même télescopé dans le segment VII qui devient alors le dernier segment visible. On peut ainsi définir deux types abdominaux chez les Scarabaeoidea.

L'abdomen à sympleurite VIII non mobile

L'abdomen à sympleurite VIII non mobile caractérise la majorité des Scarabaeoidea et correspond à une situation où le sympleurite VIII se trouve dans le prolongement du ventrite VII sans possibilité de rétraction dans le segment précédent. Le sympleurite VIII est alors le dernier sclérite visible de l'abdomen. À la face dorsale, on trouve un tergite VIII proéminent et fortement sclérifié connu sous le nom impropre de « pygidium ». Dans quelques familles (Cetoniidae, Melolonthidae, Rutelidae, Scarabaeidae, Dynastidae,

etc.), le tergite VII se sclérifie fortement et la membrane intersegmentaire unissant tergites VIII et IX se réduit considérablement. Le tergite VII devient alors solidaire du tergite VIII et perd ainsi toute mobilité. Il est appelé dans ce cas « propygidium » par les auteurs.

L'abdomen à sympleurite VIII mobile

L'abdomen à sympleurite VIII mobile correspond à une situation où la membrane intersegmentaire unissant les segments VII et VIII est suffisamment développée pour permettre la rétraction du segment VIII dans le segment VII. À la face ventrale le télescopage des segments VII et VIII se traduit par le recouvrement partiel ou total du sympleurite VIII par le ventrite VII qui devient alors le dernier sclérite visible. À la face dorsale, la situation est plus variable. Chez les Trogidae et les Pleocominae, on observe un recouvrement partiel du tergite VIII par le tergite VII. Chez les Ceratocanthinae, le recouvrement partiel touche les tergites VI, VII et VIII.

FONCTION DES GENITALIA EXTERNES

Si tergite et épipleurites semblent n'avoir qu'un rôle de soutien, des études morpho-anatomiques et éthologiques très fines réalisées par Eberhard (1992, 1993a, b) sur différentes espèces de Melolonthidae ont montré que les gonopodes avaient une fonction importante et particulière au cours de l'accouplement. Ils possèdent dans la plupart des cas une conformation spécifique, adaptée à la morphologie des paramères du mâle. Cette correspondance géométrique permet une stimulation efficace des soies à la surface des gonopodes, étape nécessaire à l'ouverture de l'orifice génital femelle.

Nos observations montrent que les genitalia externes peuvent également jouer un rôle important au moment de l'oviposition. Nous prendrons comme exemple *Valgus hemipterus* chez lequel on observe un ovipositeur différencié à partir du seul segment IX. La paire de gonopodes IX très allongés, mobiles et glabres, forme une gouttière située dans le prolongement de l'orifice génital (Fig. 3A) tandis que les épipleurites IX, articulés à la base des gonopodes, assurent la mobilité de l'ovipositeur

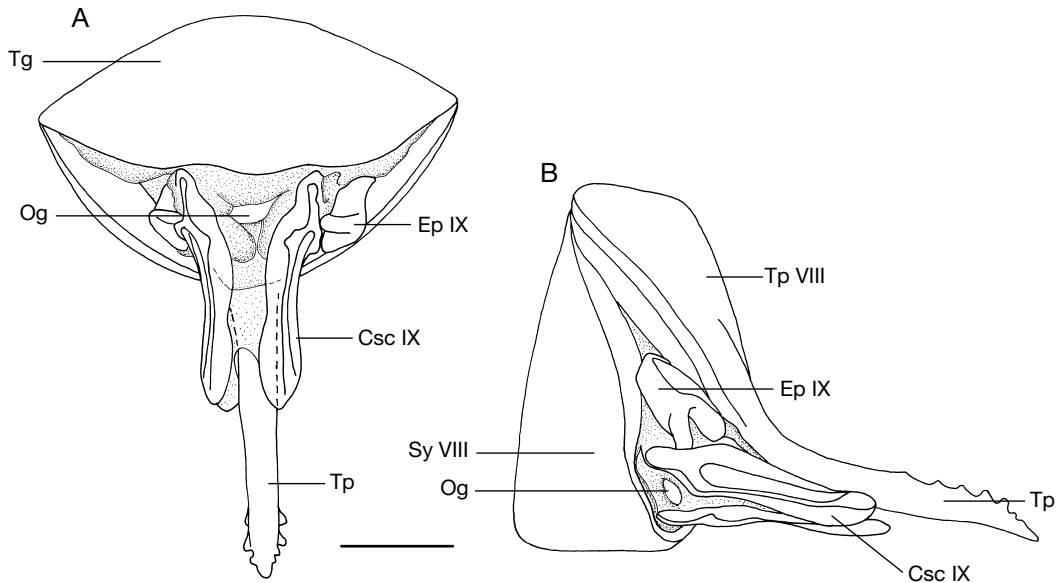


FIG. 3. — Ovipositeur de *Valgus Hemipterus* (Linnaeus, 1758) ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue latérale. Échelle : 0,5 mm.

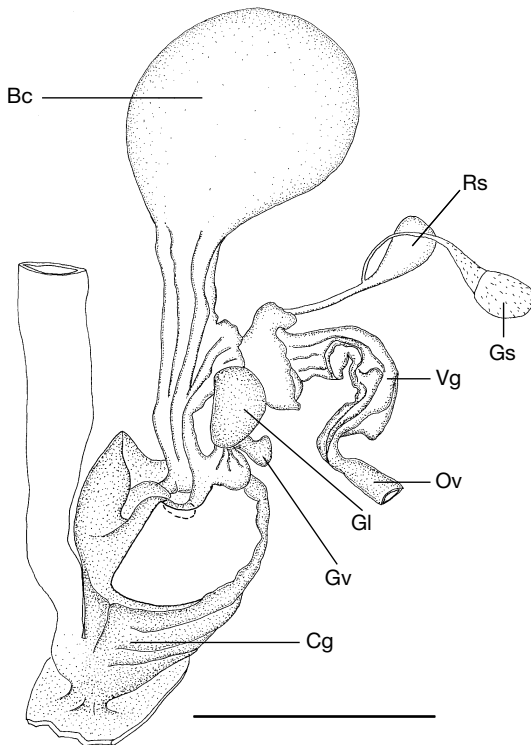


FIG. 4. — *Amphimallon majale* (Razoum, 1789), genitalia internes, vue latérale. Échelle : 0,5 mm.

(Fig. 3B). L'ensemble permet le guidage des œufs dans le substrat de ponte. Il est doublé dorsalement par une tarière de ponte correspondant à un prolongement spiniforme et térébrant du tergite VIII. Ce dispositif, associant tarière de ponte et ovipositeur, est une adaptation à un mode de ponte dans un substrat semisolide. Il n'est pas homologue des ovipositeurs observés chez d'autres groupes d'insectes (Snodgrass 1935) et constitués à partir d'expansions ventrales (gonapophyses) des gonopodes VIII et IX.

LES GENITALIA INTERNES

ORGANISATION GÉNÉRALE

Les genitalia internes des Scarabaeoidea (Fig. 1B) se composent de quatre organes principaux : le vagin, la bourse copulatrice, la spermatheque et l'oviducte. Le vagin occupe la position la plus postérieure. Il communique en arrière avec la chambre anogénitale et en avant avec l'oviducte. Il correspond à une vaste poche recevant l'endophallus après accouplement. La bourse copulatrice est un lobe dorsal du vagin. Elle est généralement de grande taille mais peut

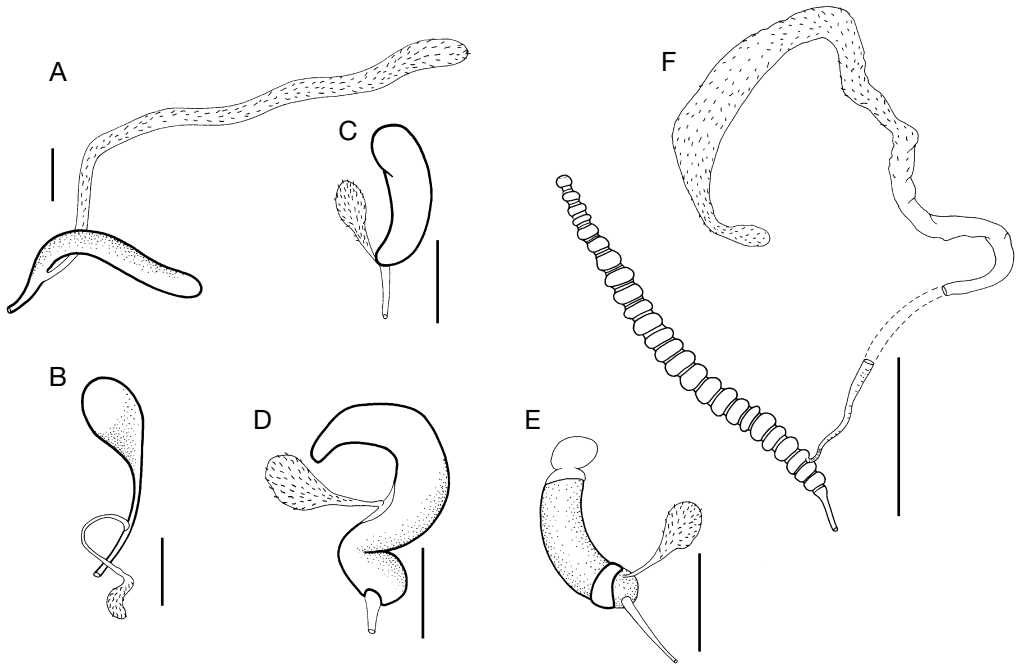


FIG. 5. — Spermatheques de Scarabaeoidea ; **A**, *Oryctes boas* (Fabricius, 1775) ; **B**, *Elaphocera tangeriana* Kraatz, 1888 ; **C**, *Aphodius luridus* (Fabricius, 1775) ; **D**, *Copris lunaris* (Linnaeus, 1758) ; **E**, *Heptaulacus carinatus* (Germar, 1824) ; **F**, *Trox sabulosus* (Linnaeus, 1758). Échelles : 0,1 mm.

être totalement absente dans certaines familles (Scarabaeidae). Elle assure le stockage des spermatophores après leur dépôt dans le vagin.

La spermatheque est connectée à la paroi dorsale du vagin en avant de la bourse copulatrice. Elle est composée d'un canal plus ou moins allongé et d'un réceptacle séminal servant au stockage des spermatozoïdes. Elle est flanquée d'une glande débouchant soit dans le canal lui-même, soit dans le réceptacle. Elle libère une sécrétion dont il a été démontré qu'elle jouait un rôle chimiotactique pour diriger les spermatozoïdes dans le réceptacle (Landa 1960a, c). Il a été également proposé qu'elle pourrait avoir un rôle nutritif en assurant la survie des spermatozoïdes stockés dans le réceptacle séminal (Landa 1960a, b ; Eberhard 1993a). L'oviducte est un canal partant de l'extrémité antérieure du vagin et rejoignant les ovaires. Il est constitué d'un tube médian, l'oviducte commun, qui se divise en deux oviductes latéraux avant la jonction avec les ovaires. Chez les Scarabaeoidea

seule la partie basale de l'oviducte commun est de nature ectodermique. Le reste, de nature mésodermique, ne subsiste pas après action de la potasse (voir le chapitre Dissection et observation des genitalia) et ne sera donc pas étudié et représenté dans cette étude.

MORPHOLOGIE DE LA SPERMATHEQUE

La spermatheque des Scarabaeoidea est très variable en forme et en structure. Elle fournit des caractères qui peuvent être utilisés pour différentes études phylogénétiques.

Forme du réceptacle

Le réceptacle séminal est en général tubuliforme (*Oryctes*, Fig. 5A) ou sacculiforme (*Elaphocera*, Fig. 5B). Il peut chez certains groupes présenter un étranglement en position apicale (*Heptaulacus*, Fig. 5E) ou une succession d'étranglements qui lui confèrent un aspect en accordéon (*Trogidae*, Fig. 5F). Il peut également être légèrement incurvé

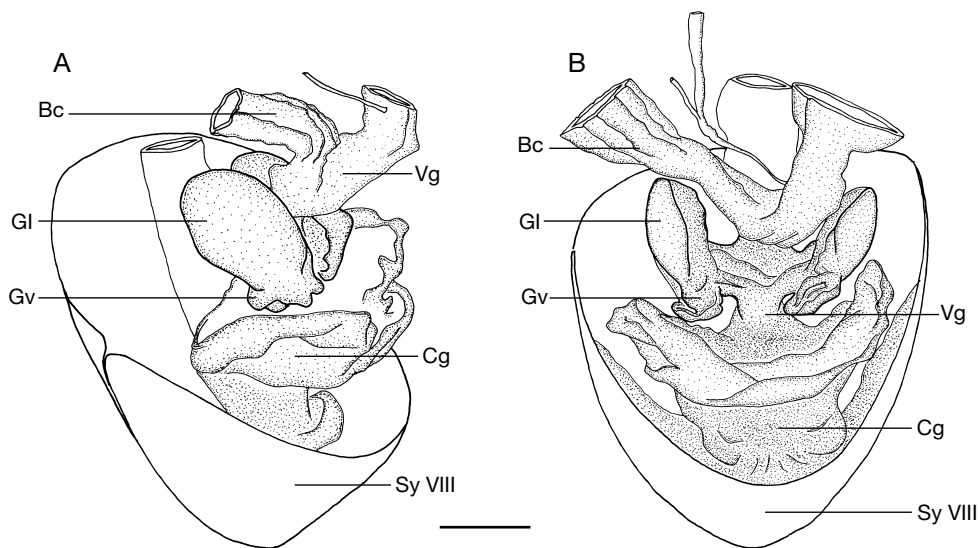


FIG. 6. — Glandes accessoires de *Polyphylla decemlineata* (Say, 1823) ; **A**, vue latérale ; **B**, vue ventrale. Échelle : 0,5 mm.

(*Aphodius*, Fig. 5C) ou prendre la forme d'un C ou d'un fer à cheval (*Copris*, Fig. 5D).

Structure de l'intima

L'intima peut être membraneuse (cas général) ou sclérifiée, c'est-à-dire formée par une couche de chitine épaisse et coriace (Scarabaeidae).

Importance relative de la glande

La glande de la spermathèque est généralement plus grande que le réceptacle dans lequel elle débouche. Dans certains groupes (Geotrupidae, Aphodiidae, Aegialiidae, Scarabaeidae), la glande est systématiquement deux à trois fois plus petite que le réceptacle lui-même.

Insertion de la glande

Le point d'insertion de la glande est en général situé à la base du réceptacle. Dans quelques groupes (Geotrupidae, Aphodiidae, Scarabaeidae), il se situe au milieu du réceptacle dans une zone membraneuse qu'on appelle zone de flexion. Dans quelques cas plus rares (Glaiphyridae), il se situe sur un renflement du canal de la spermathèque un peu en dessous du réceptacle.

LES GLANDES ACCESSOIRES DU VAGIN

À la base du vagin, on trouve parfois des structures glandulaires paires, symétriques, de forme arrondie ou cupuliforme (Fig. 6). Ce sont les glandes accessoires dont le nombre varie selon les groupes étudiés. On en observe une paire chez les Cetoniidae et Pleocomidae et deux paires (glandes ventrales et latérales) chez les Dynastidae, Eucheridae et Rutelidae. Chez les Melolonthidae et Pachypodidae, les glandes ventrales et latérales sont partiellement fusionnées et débouchent par un canal unique dans le vagin. On parle dans ce cas de glandes bilobées.

Leur existence est connue depuis longtemps puisque déjà en 1825 Dufour signale leur existence chez *Melolontha melolontha* sous le terme de « glandes prostatiques », observation renouvelée par Strauss-Durckheim en 1828 (*in* Pluot-Sigwalt 1994). Depuis cette époque, les auteurs signalent régulièrement leur présence (voir Annexe 2) sans pour autant leur consacrer d'étude histologique particulière. Il faut attendre les travaux de Hoyt *et al.* (1971), puis de Stringer (1988), qui travaillent sur *Costelytra zealandica* (Melolonthidae), pour obtenir des précisions sur la structure et la fonction de ces glandes. Malheureusement tous ces travaux

restent ponctuels et ne fournissent pas de conclusions généralisables à l'ensemble des Scarabaeoidea. Nous avons, pour notre part, entrepris le recensement de ces glandes à travers la superfamille des Scarabaeoidea. La technique employée (voir la partie Dissection et observation des genitalia) ne permet pas de préciser la structure fine de ces glandes. Mais en revanche elle permet de les visualiser très facilement, d'évaluer leur nombre et de préciser leur forme générale, leur taille et leur mode d'insertion sur le vagin. Le lecteur voudra bien se reporter à la partie Étude systématique pour obtenir des précisions sur chacune des espèces que nous avons étudiées.

LES POCHE ACCESSOIRES POSTÉRIEURES

Chez les Aphodiidae, les Geotrupidae et les Scarabaeidae, on peut observer de chaque côté de l'orifice génital deux replis membraneux pairs, symétriques, débouchant directement dans la chambre anogénitale (Fig. 7A). Ce sont les poches accessoires postérieures.

Leur morphologie est extrêmement variable allant d'un simple repli membraneux (*Catharsius molossus*, Fig. 7D) à une poche bien différenciée (*Canthon laevis*, Fig. 7C), parfois surmontée par des sclérifications assez caractéristiques (*Copris lunaris*, Fig. 7B).

Certains auteurs nomment parfois ces organes « glandes accessoires postérieures » (Pluot-Sigwalt 1994). Leur nature glandulaire reste pourtant très incertaine puisqu'on n'observe pas de canalicules sécrétoires sur l'intima cuticulaire. Elles renferment fréquemment une masse noirâtre analogue au contenu de l'intestin postérieur. Aucune étude n'a été consacrée à ces formations et l'on ne connaît pas aujourd'hui leur rôle exact.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Les pages qui suivent sont consacrées à la description des genitalia femelles de 112 espèces appartenant aux différentes familles et sous-familles définies par Balthasar (1963a). Elles correspondent à des données inédites utilisables pour des travaux ultérieurs de systématique ou de phylogénie.

Chaque description est organisée en trois paragraphes. Le premier définit le type abdominal de l'espèce. Le second présente d'une manière très détaillée les terminalia femelles, c'est-à-dire les pièces squelettiques présentes à l'extrémité de l'abdomen. Tous les sclérites du segment IX, et du segment X s'il existe, sont décrits, en commençant par la face dorsale (tergites ou hémitergites), puis en passant aux pleures (épipleurites, dorsopleurites et ventropleurites) et en finissant par la face ventrale où ne subsistent que les gonopodes IX (subcoxite, coxite et style). La forme des sclérites est indiquée pour faciliter leur reconnaissance, bien qu'elle soit parfois difficile à décrire tant les processus d'involution qui touchent l'extrémité de l'abdomen engendrent des formations complexes. Pour plus de précision, le lecteur se reportera aux illustrations qui accompagnent les descriptions. Il s'agit de dessins réalisés à la chambre claire respectant aussi fidèlement que possible la forme et les proportions relatives des différents sclérites. Le nombre et la position des soies, en particulier sur les gonopodes, ont été également indiqués car ils constituent dans certains groupes des caractères systématiques très intéressants.

Le troisième paragraphe est consacré aux genitalia internes. Les organes sont décrits en partant de l'extrémité postérieure de l'appareil reproducteur (chambre anogénitale, vagin) puis en progressant vers les différenciations antérieures du vagin (bourse copulatrice, spermathèque) et vers l'oviducte. La description se termine par les glandes et poches accessoires qui peuvent exister dans certains cas à la base de l'appareil reproducteur. Une attention particulière a été apportée à la description des différentes parties qui composent la spermathèque (réceptacle séminale, canal de la spermathèque, glande annexe), en particulier en ce qui concerne la forme, le point d'insertion des organes et la nature de l'intima cuticulaire. Les dimensions de la glande et du canal ont été précisées avec comme échelle relative la longueur du réceptacle qui est une grandeur facile à évaluer sur une dissection. L'extrémité antérieure du vagin, c'est-à-dire la portion tubulaire comprise entre le point d'insertion de la bourse copulatrice et le début de l'oviducte ectodermique,

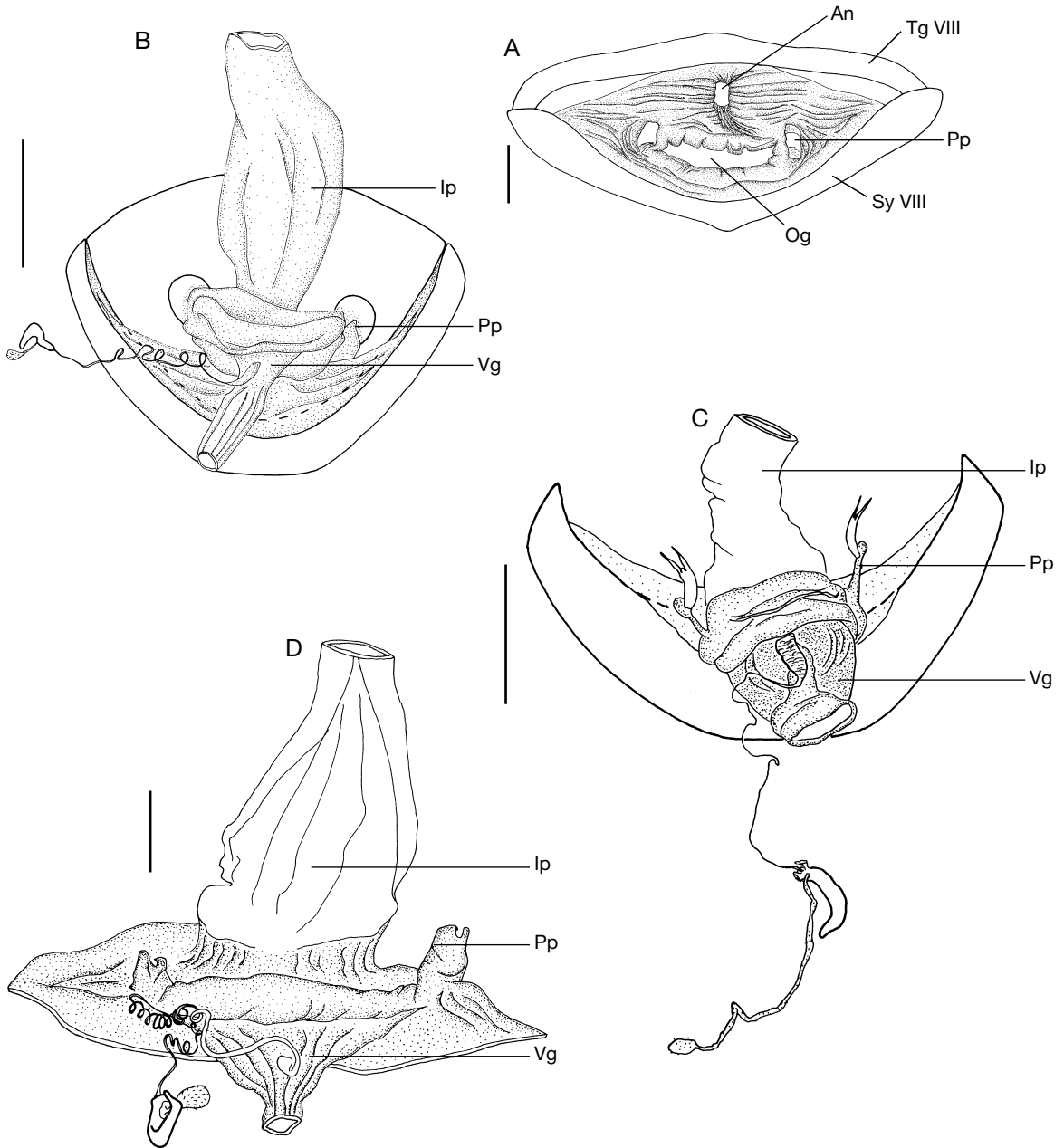


FIG. 7. — Poches accessoires postérieures de Scarabaeidae ; **A**, *Heliocopris anterior* (Olivier, 1789), débouchés au niveau de la chambre anogénitale, vue caudale ; **B**, *Copris lunaris* (Linnaeus, 1758), vue ventrale ; **C**, *Canthon laevis* (Drury, 1770), vue ventrale ; **D**, *Catharsius molossus* (Linnaeus, 1758), vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

a été détaillée dans la mesure où elle présente des caractéristiques inhabituelles. Enfin, en ce qui concerne les sclérifications qu'on peut observer

dans certains groupes au niveau des genitalia internes ou des poches accessoires postérieures, leur situation et la forme des sclérites ont été précisées

car elles semblent, d'après nos observations, constituer des caractères génériques très intéressants.

Nous terminerons en précisant que les espèces sont présentées dans l'ordre de la classification de Balthasar (1963a) qui nous sert, pour des raisons pratiques, de base de travail mais ne saurait en aucun cas préjuger des relations phylogénétiques existant entre les différents taxons de coléoptères Scarabaeoidea.

Famille TROGIDAE MacLeay, 1819

Sous-famille ALLIDIOSTOMINAE Arrow, 1940

Allidiostoma lansbecki (Philippi, 1873)

(Fig. 8A, B)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Hémitergites IX petits, grossièrement triangulaires, glabres. Épipleurites IX entiers, allongés, sinués, glabres, largement articulés sur les hémitergites IX. Gonopodes IX monomères, réduits à l'état de coxosubcoxites IX de forme complexe : partie subcoxale de grande taille, grossièrement triangulaire, portant six ou sept soies de taille variable sur l'arête interne ; partie coxale plus petite, allongée et acuminée, portant neuf ou dix soies très allongées à l'apex et sur l'arête dorsale.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les deux coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les deux hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure renflée avant la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice grande, digitiforme, sclérifiée, débouchant par un orifice portant quatre lobes directement à la base du vagin. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle de la spermathèque membraneux, incurvé, largement arrondi à l'apex et portant une ampoule à la base. Insertion par un canal court sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, petite (une fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur l'ampoule basale du réceptacle.

Sous-famille CERATOCANTHINAE

Cartwright & Gordon, 1971

Ceratanthus nitidus (Germar, 1843)

(Fig. 8C-E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII mobile avec recouvrement partiel du sympleurite VIII par le ventrite VII

et télescopage des trois derniers tergites visibles (Tg VI, Tg VII et Tg VIII).

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX absent. Épipleurites IX échancrés avec une partie dorsale grande, convexe, glabre, grossièrement rectangulaire et une partie ventrale plus petite et grossièrement triangulaire. Parties dorsale et ventrale séparées par un étranglement assez net. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites aplatis, fusiformes et glabres dans leur partie subcoxale, largement arrondis et portant neuf ou dix soies allongées à l'extrémité coxale.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale profonde. Orifice génital situé entre les deux coxosubcoxites IX, anus entre les deux épipleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure courte et étroite, brusquement réfléchie en arrière avant sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice volumineuse, sacculiforme et allongée. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal faiblement sclérifié, en forme de C, présentant un renflement à la base. Insertion par un canal assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur un repli membraneux à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, très longue (six fois la longueur du réceptacle), tubuliforme, insérée à la base du réceptacle.

Ceratanthus undulatus Harold, 1874

ABDOMEN. — À sympleurite VIII mobile avec recouvrement partiel du sympleurite VIII par le ventrite VII et télescopage des trois derniers tergites visibles (Tg VI, Tg VII et Tg VIII).

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX absent. Épipleurites IX échancrés avec une partie dorsale grande, convexe, glabre, grossièrement rectangulaire et une partie ventrale plus petite, allongée et étroite. Parties dorsale et ventrale séparées par un étranglement assez net. Articulation subcoxopleurale étroite. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites spatulés, étroits et glabres dans leur partie subcoxale, larges et anguleux dans leur partie coxale qui porte une vingtaine de soies au niveau de l'arête apicale.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale profonde. Orifice génital situé entre les deux coxosubcoxites IX, anus entre les deux épipleurites IX. Vagin membraneux avec une extrémité antérieure tubuliforme, étroite et allongée. Bourse copulatrice sacculiforme, large et allongée. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, la zone de flexion moins sclérifiée. Insertion par un canal assez long (trois fois la longueur de la spermathèque) sur un repli membraneux à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, très longue (six fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée à la base du réceptacle.

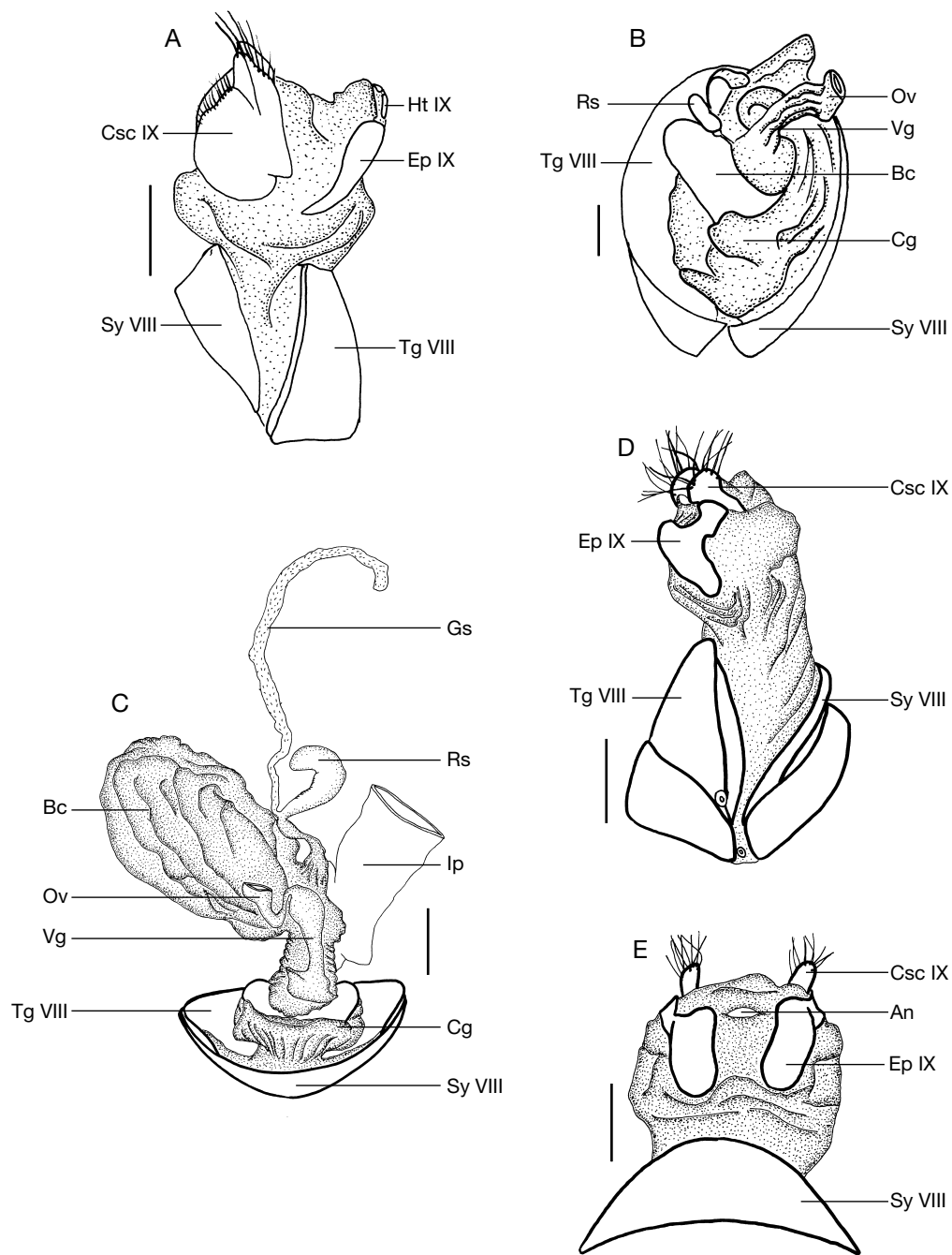


FIG. 8. — Genitalia de Trogidae ; **A, B**, *Allidiostoma lansbecki* (Philippi, 1873) ; **A**, genitalia externes, vue latérale ; **B**, genitalia internes, vue latérale ; **C-E**, *Ceratocanthus nitidus* (Germar, 1843) ; **C**, genitalia externes, vue latérale ; **D**, genitalia internes, vue ventrale ; **E**, genitalia internes, vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

Sous-famille TROGINAE MacLeay, 1819

Trox hispidus (Pontoppidan, 1763)

(Figs 9G ; 10E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII mobile avec recouvrement total du sympleurite VIII par le ventrite VII et télescopage des deux derniers tergites visibles (Tg VII et Tg VIII).

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites allongés, acuminés au bord antérieur, largement arrondis à l'extrémité postérieure. Épipleurites IX faiblement échancrés avec au bord postérieur un court sillon membraneux individualisant deux parties : une partie dorsale arrondie et articulée sur l'hémitergite IX ; une partie ventrale grossièrement triangulaire et articulée sur la base du gonopode IX. Gonopodes IX dimères : coxosubcoxite de grande taille, triangulaire, portant des soies de taille variable sur l'arête externe et interne, le milieu de la face ventrale et la jonction avec le style ; style petit, digitiforme, anguleux, avec 10-11 soies allongées à l'apex.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les deux coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les deux hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure renflée puis progressivement rétrécie vers la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sacculiforme, allongée et volumineuse. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, présentant des étranglements circulaires régulièrement espacés. Insertion par un canal allongé (deux à trois fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, grande (deux fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée à la base du réceptacle séminal.

Trox perlatius (Geoffroy, 1762)

(Figs 2A, B ; 9A-C ; 10A, B)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII mobile avec recouvrement total du sympleurite VIII par le ventrite VII et télescopage des deux derniers tergites visibles (Tg VII et Tg VIII).

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites allongés, acuminés à l'extrémité antérieure, largement arrondis au bord postérieur. Épipleurites IX échancrés avec au bord postérieur un sillon membraneux profond et étroit et au bord antérieur une courte zone membraneuse individualisant deux parties : une partie dorsale articulée sur l'hémitergite IX ; une partie ventrale

grossièrement triangulaire et articulée sur la base du coxosubcoxite IX. Gonopodes IX dimères : coxosubcoxite de grande taille, grossièrement triangulaire, portant huit soies allongées sur l'arête interne, trois soies courtes sur l'arête externe et une couronne d'une douzaine de soies au niveau de l'articulation avec le style ; style petit, digitiforme, légèrement tronqué à l'apex et portant 11-12 soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les deux coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les deux hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure large à la base et progressivement rétrécie vers la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sacculiforme, allongée et volumineuse. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, présentant des étranglements circulaires régulièrement espacés. Insertion par un canal court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin et à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (deux fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée à la base du réceptacle.

Trox perrisi Fairmaire, 1868

(Figs 9F ; 10C ; 42C)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII mobile avec recouvrement total du sympleurite VIII par le ventrite VII et télescopage des deux derniers tergites visibles (Tg VII et Tg VIII).

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites allongés, acuminés à l'extrémité antérieure, élargis au bord postérieur. Épipleurites IX échancrés avec au bord postérieur une zone non sclérifiée assez courte et au bord antérieur une zone non sclérifiée plus profonde prenant l'aspect d'un sillon membraneux. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX dimères : coxosubcoxite de grande taille, grossièrement quadrangulaire, portant cinq soies allongées sur l'arête interne et une couronne de soies courtes au niveau de l'articulation avec le style ; style allongé, digitiforme, arrondi à l'apex, avec trois ou quatre soies allongées à l'apex.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les deux coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les deux hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure large à la base et progressivement rétrécie vers la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sacculiforme, allongée et volumineuse. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, présentant des étranglements circulaires régulièrement espacés. Insertion par un canal

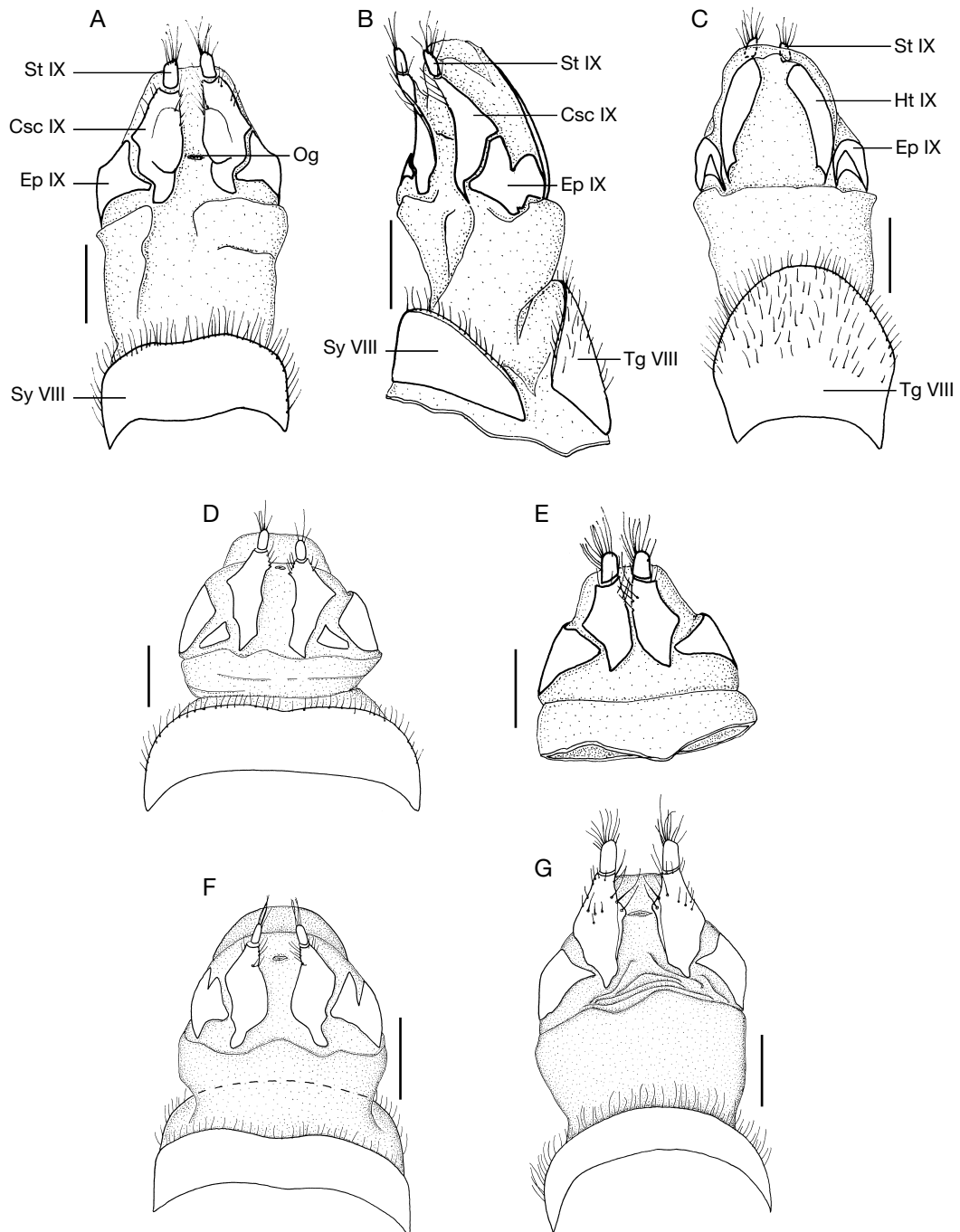


FIG. 9. — Genitalia externes de Trogidae ; **A-C**, *Trox perlatus* (Geoffroy, 1762) ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue latérale ; **C**, vue dorsale ; **D**, *Trox scaber* (Linnaeus, 1767), vue ventrale ; **E**, *Trox sabulosus* (Linnaeus, 1758), vue ventrale ; **F**, *Trox perrisi* Fairmaire, 1868, vue ventrale ; **G**, *Trox hispidus* (Pontoppidan, 1763), vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

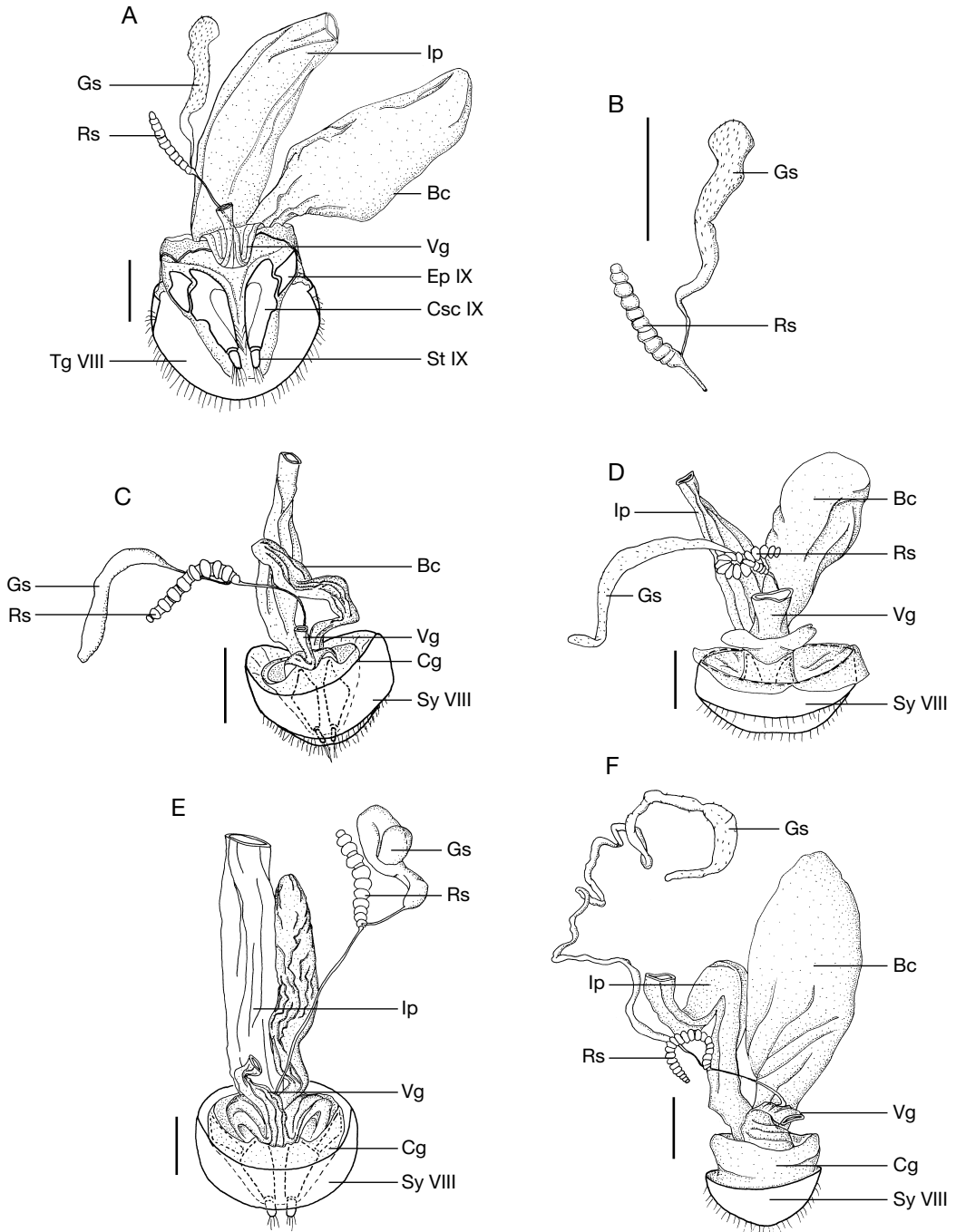


FIG. 10. — Genitalia internes de Trogidae, vue ventrale ; **A**, *Trox perlatus* (Geoffroy, 1762) ; **B**, *T. perlatus*, détail de la spermatheque ; **C**, *T. perrisi* Fairmaire, 1868 ; **D**, *T. scaber* (Linnaeus, 1767) ; **E**, *Trox hispidus* (Pontoppidan, 1763) ; **F**, *T. sabulosus* (Linnaeus, 1758). Échelles : 0,5 mm.

long et étroit (deux fois la longueur du réceptacle) sur le vagin et à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (deux fois la longueur du réceptacle séminal), sacculiforme, insérée à la base du réceptacle.

Trox sabulosus (Linnaeus, 1758)

(Figs 3F ; 9E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII mobile avec recouvrement total du sympleurite VIII par le ventrite VII et télescopage des deux derniers tergites visibles (Tg VII et Tg VIII).

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites allongés, acuminés à l'extrémité antérieure, largement arrondis au bord postérieur. Épipleurites IX échancrés avec au bord postérieur et antérieur un sillon non sclérifié délimitant deux parties, ventrale et dorsale, grossièrement triangulaires. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX dimères : coxosubcoxite de grande taille, portant des soies de taille variable, dont certaines très épaisses et allongées sur l'arête interne, plus courte et plus fine au niveau de l'articulation avec le style ; style petit, aplati, l'apex arrondi portant une quinzaine de soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les deux coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les deux hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure élargie et coudée avant la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sacculiforme, allongée et volumineuse. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, long, présentant des étranglements circulaires régulièrement espacés. Insertion par un canal allongé (deux fois la longueur du réceptacle séminal) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, très allongée (10 à 12 fois plus grande que le réceptacle séminal), tubuliforme à la base puis grossièrement sacculiforme vers l'apex, insérée à la base du réceptacle séminal.

Trox scaber (Linnaeus, 1767)

(Figs 9D ; 10D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII mobile avec recouvrement total du sympleurite VIII par le ventrite VII et télescopage des deux derniers tergites visibles (Tg VII et Tg VIII).

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites IX allongés, acuminés à l'extrémité antérieure, élargis dans leur

moitié postérieure. Épipleurites IX échancrés avec un court sillon non sclérifié au bord postérieur, délimitant une partie ventrale de petite taille et une partie dorsale de grande taille. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX dimères : coxosubcoxite de grande taille, très grossièrement triangulaire, portant trois ou quatre soies allongées sur l'arête interne et une ou deux soies sur l'arête externe ; style petit, digitiforme, arrondi, portant cinq soies allongées à l'apex.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les deux coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les deux hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme et allongée. Bourse copulatrice sacculiforme, allongée et volumineuse. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, présentant des étranglements circulaires régulièrement espacés. Insertion par un canal assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (trois à quatre fois la longueur du réceptacle séminal), sacculiforme, insérée à la base de la spermathèque.

Omorgus crotchii Harold, 1871

(Fig. 42A)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII mobile avec recouvrement total du sympleurite VIII par le ventrite VII et télescopage des deux derniers tergites visibles (Tg VII et Tg VIII).

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites IX allongés, nettement rectangulaires, légèrement arrondis à l'extrémité postérieure. Épipleurites IX entiers, bien sclérifiés, de forme grossièrement triangulaire, largement articulés dans leur partie dorsale sur les hémitergites, plus étroitement articulés dans leur partie ventrale sur le gonopode. Gonopodes IX dimères : coxosubcoxite de grande taille, formant une lame irrégulière élargie de la base à l'apex et portant des soies nombreuses et allongées sur le bord ventral et l'apex ; style petit, digitiforme, portant sept ou huit soies allongées à l'apex.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les deux coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les deux hémitergites IX. Vagin membraneux, tubuliforme, volumineux et contourné à la base puis rétréci au niveau de sa jonction avec l'oviducte. Pas de bourse copulatrice nettement différenciée. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, présentant des étranglements circulaires régulièrement espacés. Insertion par un long canal sur le vagin, au tiers antérieur.

Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, courte (trois fois plus courte que le réceptacle séminal), insérée à la base du réceptacle.

Glareis carthagensis Petrovitz, 1968

(Fig. 11A, B)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII mobile avec recouvrement total du sympleurite VIII par le ventrite VII et télescopage des deux derniers tergites visibles (Tg VII et Tg VIII). Épipleurites VIII non fusionnés, réunis par une zone membraneuse étroite, et portant au bord postérieur une frange de soies courtes.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX formant un arceau étroit et mal sclérifié. Épipleurites IX profondément échancrés au bord postérieur, étroits, arqués. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX dimères : subcoxite grossièrement triangulaire, portant quatre ou cinq soies allongées sur l'arête postérieure ; coxite un peu plus petit, très grossièrement triangulaire, portant à l'apex une quinzaine de soies allongées. Pas de style.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et très profonde. Orifice génital situé entre les deux gonopodes IX, anus sous un repli membraneux soutenu par le tergite IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure courte, fortement replissée, coudée avant la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sacculiforme, allongée et volumineuse. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, légèrement arqué. Insertion par un canal droit et allongé (une fois et demie la longueur du réceptacle séminal) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (une fois et demie la longueur du réceptacle séminal), tubuliforme et insérée sur un renflement basal du réceptacle.

Famille GEOTRUPIDAE Latreille, 1802

Sous-famille GEOTRUPINAE Latreille, 1802

Tribu BOLBOCERATINI Castelnau, 1840

Bolbelasmus gallicus (Mulsant, 1842)

(Fig. 11C, D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites grossièrement triangulaires, glabres, soutenant un repli membraneux recouvrant l'anus. Épipleurites IX entiers, grossièrement triangulaires, convexes, portant six soies allongées au bord interne. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, réduits à

l'état de coxosubcoxites allongés et fusiformes, portant à l'extrémité coxale de très nombreuses soies allongées et disposées en rangées transversales de trois ou quatre. Présence de deux plaques plus ou moins bien sclérifiées au-dessus et en dessous de l'orifice génital.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et peu profonde. Orifice génital situé entre les gonopodes IX, anus situé en dessous du repli membraneux soutenu par les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure large et allongée, progressivement rétrécie vers la jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal sacculiforme et de petite taille. Oviducte ectodermique tubuliforme et large. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, droit, avec de nombreuses impressions circulaires. Insertion par un canal assez allongé (une fois et demie la longueur du réceptacle séminal) sur la face ventrale et à la base du lobe dorsal du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, petite (trois fois moins longue que le réceptacle), sacculiforme, insérée par un canal court à la base du réceptacle.

Bolboceras angulicorne MacLeay, 1911

(Fig. 11E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX entier, bien sclérifié, grossièrement rectangulaire, portant une frange de soies allongées au bord postérieur. Épipleurites IX entiers, de grande taille, grossièrement ovales, convexes et glabres. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, spatulés, portant de très nombreuses soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et peu profonde. Orifice génital situé entre coxosubcoxites IX, anus sous le repli membraneux soutenu par les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, avec l'extrémité antérieure progressivement rétrécie vers la jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe membraneux très court sur la paroi dorsale du vagin. Oviducte ectodermique court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, droit, avec des impressions circulaires. Insertion par un canal assez court (une fois la longueur du réceptacle séminal) sur le vagin en avant du lobe dorsal. Glande de la spermathèque membraneuse, petite (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée à la base du réceptacle.

Bolboceras striatopunctatum Castelnau, 1840

(Fig. 11F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

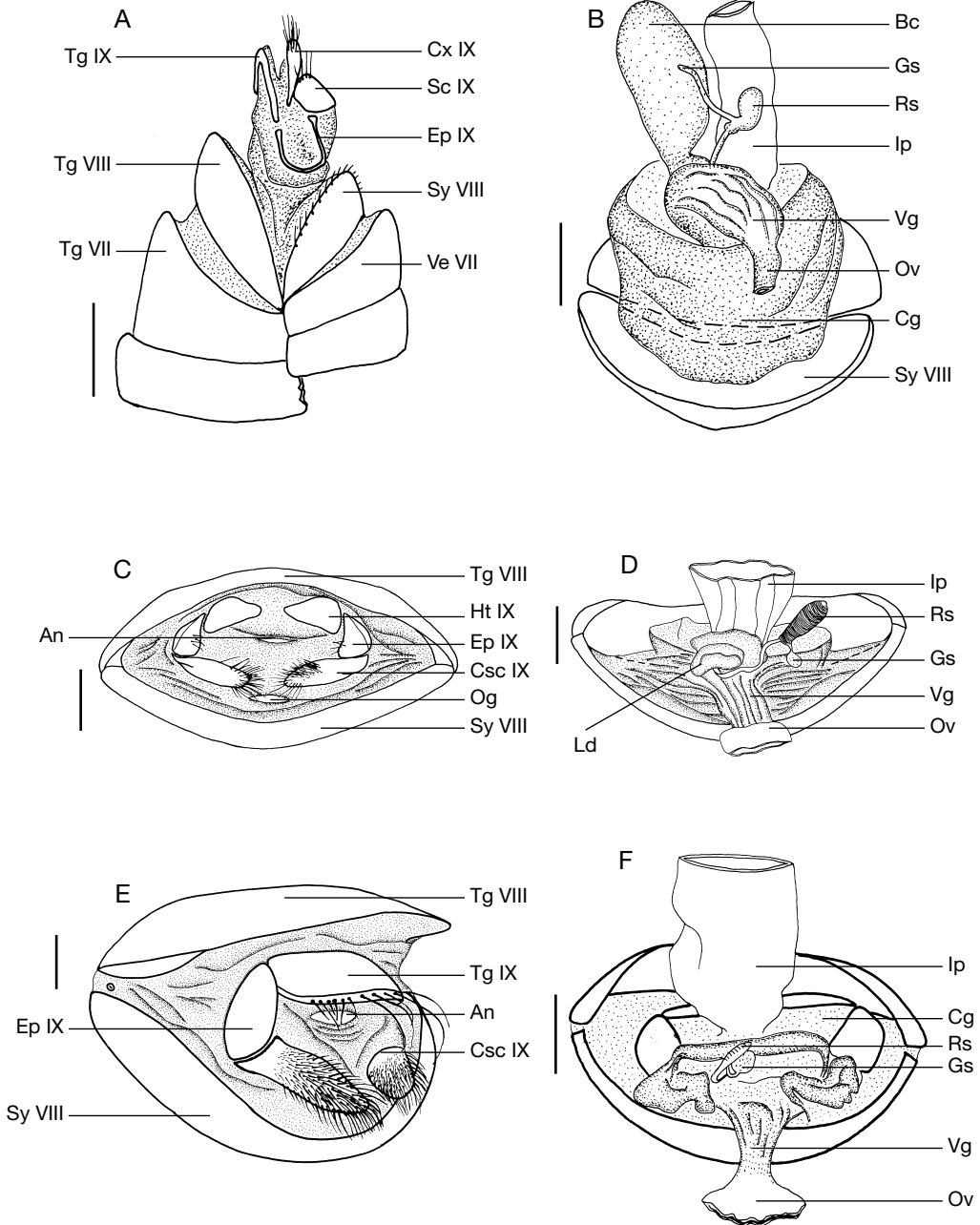


FIG. 11. — Genitalia de Scarabaeoidea ; **A, B**, *Glaresis carthagensis* Petrovitz, 1968 ; **A**, genitalia externes, vue latérale ; **B**, genitalia internes, vue ventrale ; **C, D**, *Bolbelasmus gallicus* (Mulsant, 1842) ; **C**, genitalia externes, vue caudale ; **D**, genitalia internes, vue ventrale ; **E**, *Bolboceras angulicorne* MacLeay, 1873, genitalia externes, vue latérale ; **F**, *Bolboceras striatopunctatum* Castelnau, 1840, genitalia internes, vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites étroits et allongés, mal sclérifiés sur les bords, portant trois soies au bord postérieur. Épipleurites IX entiers, de grande taille, grossièrement triangulaires, convexes et glabres. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, réduits à l'état de coxosubcoxites de forme complexe : partie subcoxale petite, convexe, glabre et arquée ; partie coxale droite, spatulée, portant de très nombreuses soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et peu profonde. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites IX, anus sous le repli membraneux soutenu par les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure de grande taille et progressivement rétrécie vers la jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe membraneux, aplati et court sur la face dorsale du vagin. Oviducte ectodermique court, large et évasé. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, légèrement arqué, avec des impressions circulaires. Insertion par un canal assez long (une fois et demie la longueur du réceptacle séminal) sur le vagin à la base du lobe dorsal. Glande de la spermathèque membraneuse, petite (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée à la base du réceptacle.

Tribu LETHRINI Mulsant & Rey, 1871

Lethrus apterus (Laxmann, 1770)
(Figs 12A-C ; 42B)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites de grande taille, triangulaires, glabres, partiellement fusionnés par leur bord interne et soutenant une lame membraneuse recouvrant l'anus. Épipleurites IX profondément échancrés : partie dorsale grossièrement rectangulaire et convexe ; partie ventrale étroite, sinueuse, et élargie vers l'extrémité ventrale. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, grossièrement pyramidaux, de grande taille et portant à l'apex une vingtaine de soies inégales.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large, profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre gonopodes IX, anus situé en dessous du repli membraneux soutenu par les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure allongée et présentant un coude avant la jonction avec l'oviducte. Présence d'une poche membraneuse de taille moyenne sur la paroi dorsale du vagin. Oviducte ectodermique tubuliforme et étroit. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme,

présentant plusieurs étranglements circulaires à la base. Insertion par un canal court (une demie fois la longueur du réceptacle séminal) sur un repli membraneux du vagin situé à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, petite (une demie fois la longueur du réceptacle séminal), sacculiforme, insérée par un canal court à la base du réceptacle.

Tribu GEOTRUPINI Latreille, 1802

Anoplotrupes stercorosus (Scriba, 1796)
(Fig. 13A, B)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX de grande taille, formant une plaque grossièrement rectangulaire, convexe et glabre. Épipleurites IX divisés : dorsopleurite grossièrement rectangulaire ; ventropleurite de petite taille et grossièrement triangulaire. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Dorsopleurites et ventropleurites IX séparés par une aire membraneuse large et replissée. Gonopodes IX monomères, réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale triangulaire et glabre ; partie coxale spatulée, arrondie, portant huit ou neuf soies allongées associées à une quinzaine de soies plus courtes.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les gonopodes IX, anus situé en dessous du tergite IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure à paroi épaisse fortement replissée, allongée, coudée en arrière et progressivement rétrécie jusqu'à l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal étroit et court. Oviducte ectodermique large, à paroi finement replissée. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, avec des impressions circulaires. Insertion par un canal court (une demie à une fois la longueur du réceptacle) sur un repli membraneux du vagin à la base du lobe dorsal. Glande de la spermathèque membraneuse, petite (moins d'une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée par un canal très court à la base du réceptacle. Pas de glandes accessoires observées mais présence de replis membraneux aux angles latéraux de la chambre anogénitale pouvant correspondre à des poches accessoires rudimentaires.

Geotrupes mutator (Marsham, 1802)
(Fig. 13C)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

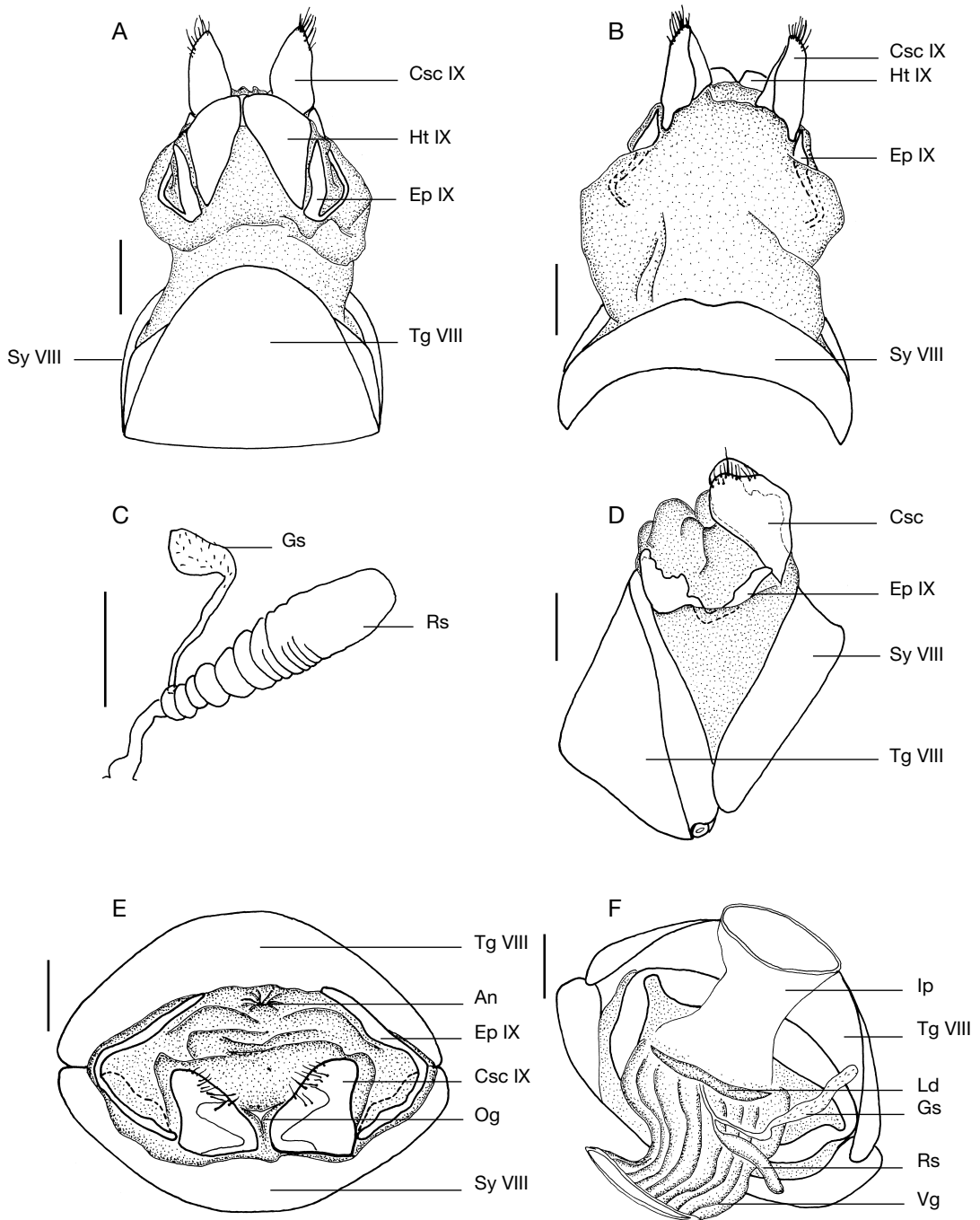


FIG. 12. — Genitalia de Geotrupidae ; **A-C**, *Lethrus apterus* (Laxmann, 1770) ; **A**, genitalia externes, vue dorsale ; **B**, genitalia externes, vue ventrale ; **C**, détail de la spermathèque ; **D-F**, *Taurocerastes patagonicus* (Philippi, 1866) ; **D**, genitalia externes, vue latérale ; **E**, genitalia externes, vue caudale ; **F**, genitalia internes, vue latéroventrale. Échelles : 0,5 mm.

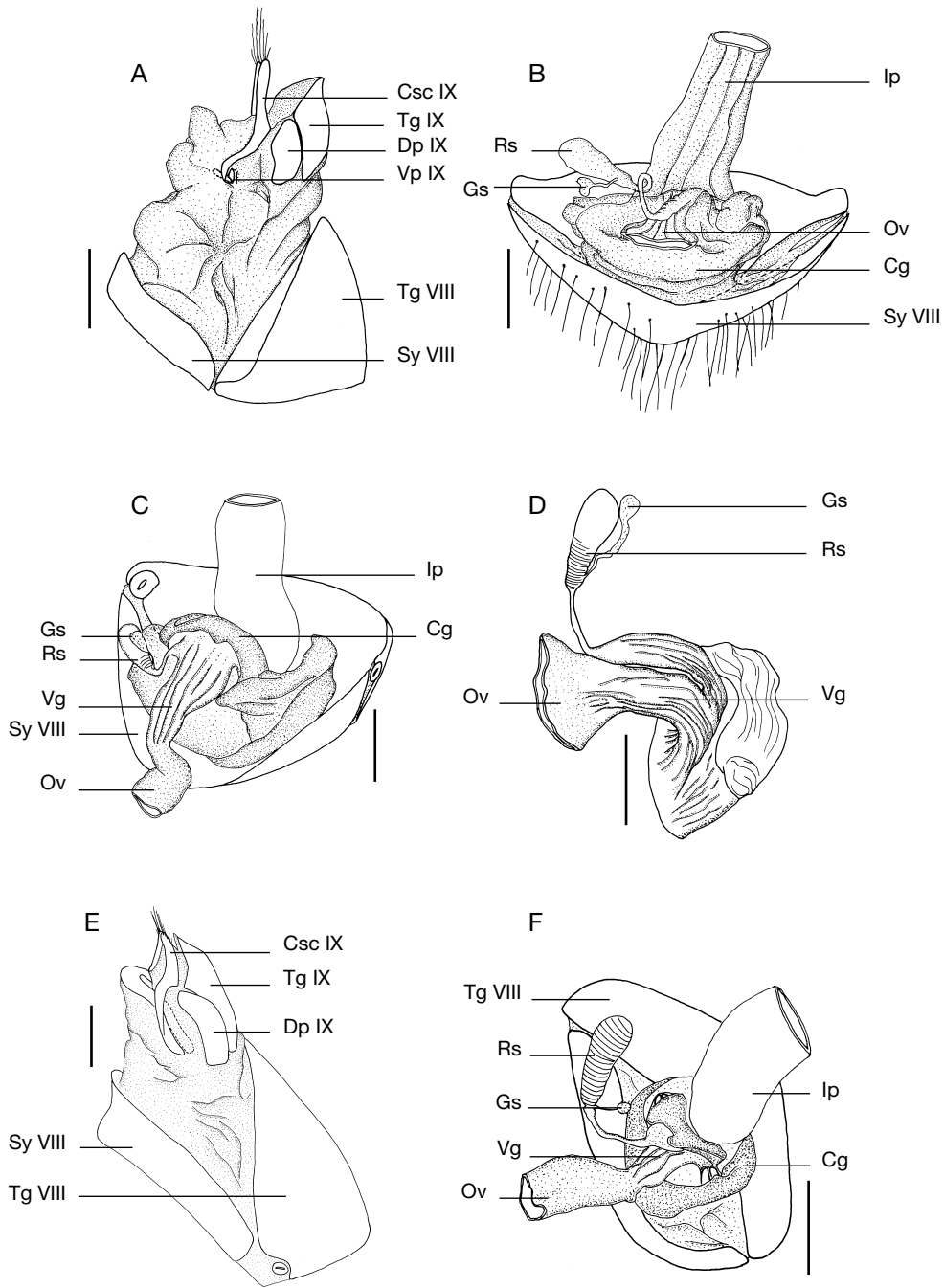


FIG. 13. — Genitalia de Geotrupidae ; **A, B**, *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1796) ; **A**, genitalia externes, vue latérale ; **B**, genitalia internes, vue ventrale ; **C**, *Geotrupes mutator* (Marshall, 1802), genitalia internes, vue ventrolatérale ; **D**, *Thorectes geminatus* (Géné, 1839), vagin et spermatheque, vue latérale ; **E, F**, *Typhoeus typhoeus* (Linnaeus, 1758) ; **E**, genitalia externes, vue latérale ; **F**, genitalia internes, vue ventrolatérale. Échelles : 0,5 mm.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX de grande taille, formant une plaque grossièrement rectangulaire, bien sclérifiée, portant au bord postérieur une frange de soies inégales. Épipleurites IX divisés : dorsopleurite grossièrement rectangulaire ; ventropleurite plus petit et grossièrement triangulaire. Dorsopleurite et ventropleurite IX séparés par une aire membraneuse assez large et replissée. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale grossièrement triangulaire et glabre ; partie coxale droite, arrondie, portant une dizaine de soies inégales. Présence d'une pièce mal sclérifiée, triangulaire, sur un repli membraneux situé en dessous de l'orifice génital.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les gonopodes IX, anus situé en dessous du tergite IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme, de grande taille, avec une paroi épaisse fortement replissée. Présence d'un lobe dorsal étroit et court. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, légèrement incurvé, avec des impressions circulaires. Insertion par un canal court (une demie à une fois la longueur du réceptacle) sur un repli membraneux à la base du lobe dorsal du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, petite (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée par un canal très court à la base du réceptacle. Pas de glandes accessoires observées mais présence de replis membraneux aux angles latéraux de la chambre anogénitale pouvant correspondre à des poches accessoires rudimentaires.

Thorectes geminatus (Géné, 1839)
(Figs 13D ; 42D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX de grande taille, formant une plaque grossièrement rectangulaire, arquée, convexe et glabre, la moitié basale mal sclérifiée. Épipleurites IX divisés : dorsopleurite petit, grossièrement quadrangulaire et arqué ; ventropleurite plus petit, mal sclérifié et de forme irrégulière. Dorsopleurite et ventropleurite IX séparés par une aire membraneuse large et replissée. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale très grossièrement triangulaire et glabre ; partie coxale spatulée, arrondie, portant une vingtaine de soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les gonopodes IX, anus situé en dessous du tergite IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure de grande taille, à paroi épaisse fortement replissée, coudée en arrière et

progressivement rétrécie jusqu'à l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal étroit et court. Oviducte ectodermique évasé, à paroi finement replissée. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, allongé et droit, avec des impressions circulaires. Insertion par un canal court (une fois la longueur du réceptacle) sur un repli membraneux allongé du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, petite (une fois la longueur du réceptacle), ovoïde à l'extrémité, insérée par un canal court à la base du réceptacle.

Typhoeus typhoeus (Scriba, 1796)
(Fig. 13E, F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX de grande taille, formant une plaque grossièrement rectangulaire, convexe, glabre, mal sclérifiée à la base. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites petits et grossièrement triangulaires. Articulations tergopleurales étroites. Ventropleurites absents. Dorsopleurites et gonopodes séparés par une aire membraneuse large et replissée. Gonopodes IX monomères, allongés, réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale large et glabre ; partie coxale spatulée, arrondie, portant une dizaine de soies inégales. Présence d'un sclérite sous-génital en forme d'arceau.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les gonopodes IX au dessus du repli membraneux soutenu par le sclérite sous-génital, anus situé en dessous du tergite IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure de grande taille, à paroi épaisse fortement replissée, coudée en arrière et progressivement rétrécie jusqu'à l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal étroit et court. Oviducte ectodermique tubuliforme, à paroi finement replissée. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, droit, avec des impressions circulaires. Insertion par un canal court (une fois la longueur du réceptacle) sur la face ventrale à la base du lobe dorsal du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (trois fois moins longue que le réceptacle), sphérique à l'extrémité, insérée par un canal très court à la base du réceptacle. Pas de glandes accessoires observées mais présence de replis membraneux aux angles latéraux de la chambre anogénitale pouvant correspondre à des poches accessoires rudimentaires.

Sous-famille TAUROCERASTINAE Germain, 1847

Taurocerastes patagonicus (Philippi, 1866)
(Fig. 12D-F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Pas de tergite IX. Épipleurites IX échancrés, avec une partie dorsale de grande taille, aux contours irréguliers portant à la base chez certains spécimens sept ou huit soies de petite taille et une partie ventrale étroite, allongée et coudée. Articulations subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, de grande taille, grossièrement triangulaires avec les marges mal sclérifiées, et portant au bord interne une quinzaine de soies inégales.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et peu profonde. Orifice génital situé entre les gonopodes IX, anus entre les expansions dorsales de l'épipleurite IX. Vagin membraneux à paroi fortement replissée, avec l'extrémité antérieure de grande taille et brusquement rétrécie avant la jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal formant un repli lamellaire très court. Oviducte ectodermique court, à paroi finement replissée. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, allongé, avec des impressions circulaires. Insertion par un canal court (moins d'une fois la longueur du réceptacle) à la base du lobe dorsal. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (deux fois la longueur du réceptacle), tubuliforme, à contour irrégulier, insérée par un canal court sur le canal de la spermathèque.

Famille HYBOSORIDAE Lacordaire, 1856
Sous-famille DYNAPOMINAE Arrow, 1911

Orubesa plicifrons (Fairmaire, 1897)
(Fig. 15A, B)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergites IX réduits à l'état d'hémitergites petits, allongés, étroits, glabres. Épipleurites IX entiers, de grande taille, grossièrement triangulaires. Articulations tergo-pleurales et sucoxopleurales étroites. Gonopodes IX dimères : coxosubcoxite de grande taille, allongé, portant cinq à sept soies à l'extrémité coxale ; style petit, allongé, digitiforme, avec une ou deux soies à l'apex.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure allongée, contournée, rétrécie avant la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée et volumineuse, digitiforme, déjetée sur le côté. Oviducte ectodermique membraneux, tubuliforme, large. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, incurvé, avec des impressions circulaires. Insertion par un canal assez allongé (deux fois la longueur du réceptacle) sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, courte (trois fois moins longue que le réceptacle), insérée à la base du réceptacle séminal.

Sous-famille HYBOSORINAE Lacordaire, 1856

Hybosorus illigeri Reiche, 1853
(Fig. 14A-E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Hémitergites IX grossièrement triangulaires, glabres, convexes, imparfaitement fusionnés par leur bord apical interne. Épipleurites IX échancrés, de grande taille et largement coudés : partie dorsale de forme irrégulière, convexe et recouvrant très légèrement l'hémitergite IX ; partie ventrale, grossièrement ovale, présentant à la base une expansion unciforme fortement sclérifiée et au bord postérieur et interne une vingtaine de soies inégales. Pas de gonopodes IX. Présence d'une plaque sous-anale de petite taille, triangulaire, glabre, portée par un repli membraneux situé entre anus et orifice génital.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les épipleurites IX, anus situé sous le repli membraneux soutenu par les hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme, courte et étroite. Bourse copulatrice membraneuse, allongée et volumineuse. Oviducte ectodermique court et étroit. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme et court, avec des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux court (moins d'une fois la longueur du réceptacle) à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, ovoïde, assez courte (une à une fois et demie la longueur du réceptacle) insérée à la base du réceptacle.

Hybosorus orientalis Wetswood, 1845
(Fig. 14F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites bien sclérifiés, grossièrement triangulaires, glabres et convexes. Épipleurites IX échancrés et de grande taille : partie dorsale de forme irrégulière, glabre, convexe, articulée très étroitement à l'angle apical externe de l'hémitergite IX ; partie ventrale, très grossièrement ovale, portant à la base une expansion unciforme fortement sclérifiée et au bord postérieur et interne une dizaine de soies inégales. Pas de gonopodes IX. Présence d'une plaque sous-anale de petite taille, triangulaire, glabre, portée par un repli membraneux situé entre anus et orifice génital.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital entre les épipleurites IX, anus sous le repli membraneux soutenu par les

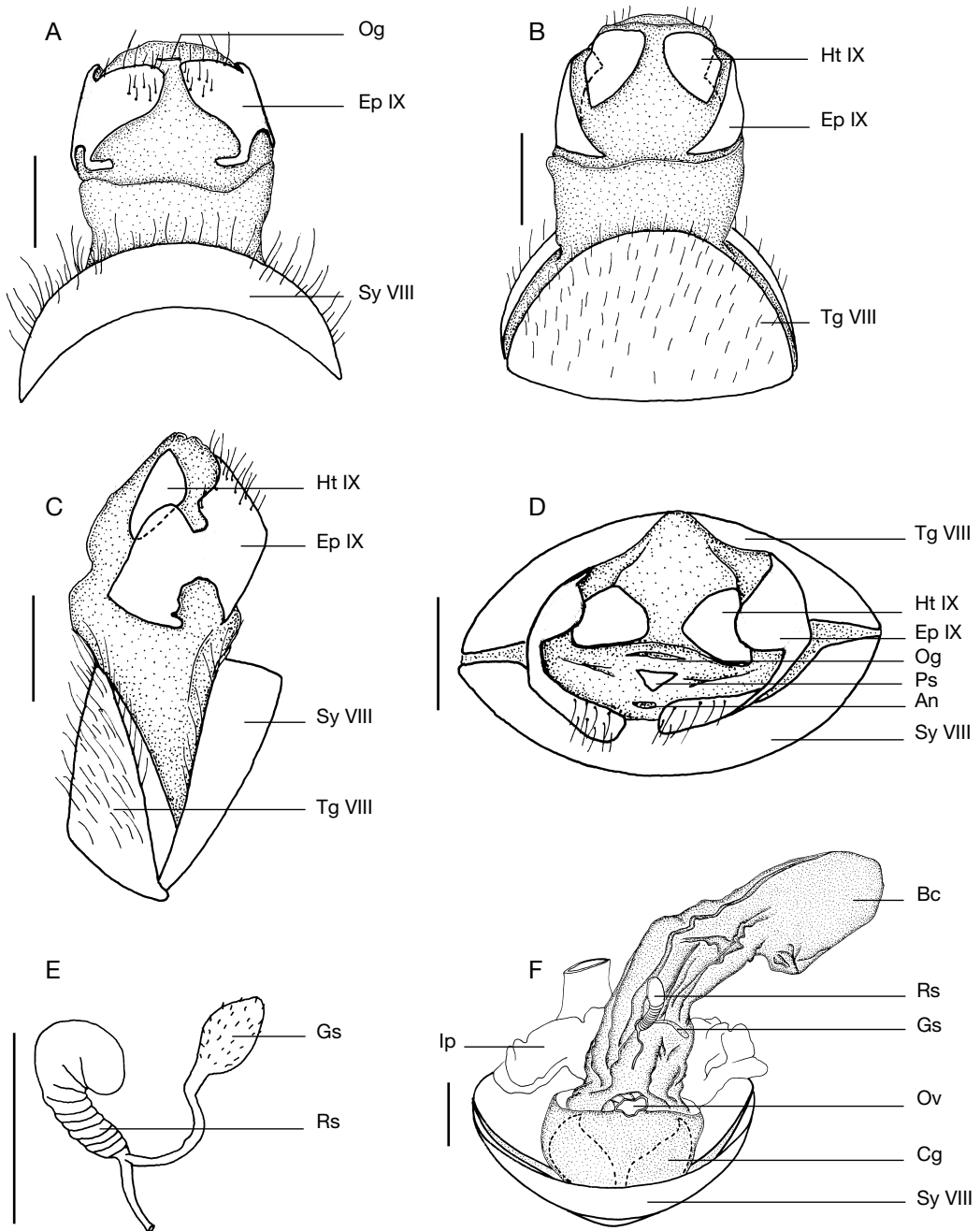


FIG. 14. — Genitalia externes d'Hybosoridae ; **A-E**, *Hybosorus illigeri* Reiche, 1853 ; **A**, genitalia externes, vue ventrale ; **B**, genitalia externes, vue dorsale ; **C**, genitalia externes, vue latérale ; **D**, genitalia externes, vue caudale ; **E**, détail de la spermatheque ; **F**, *H. orientalis* Westwood, 1845, genitalia internes, vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

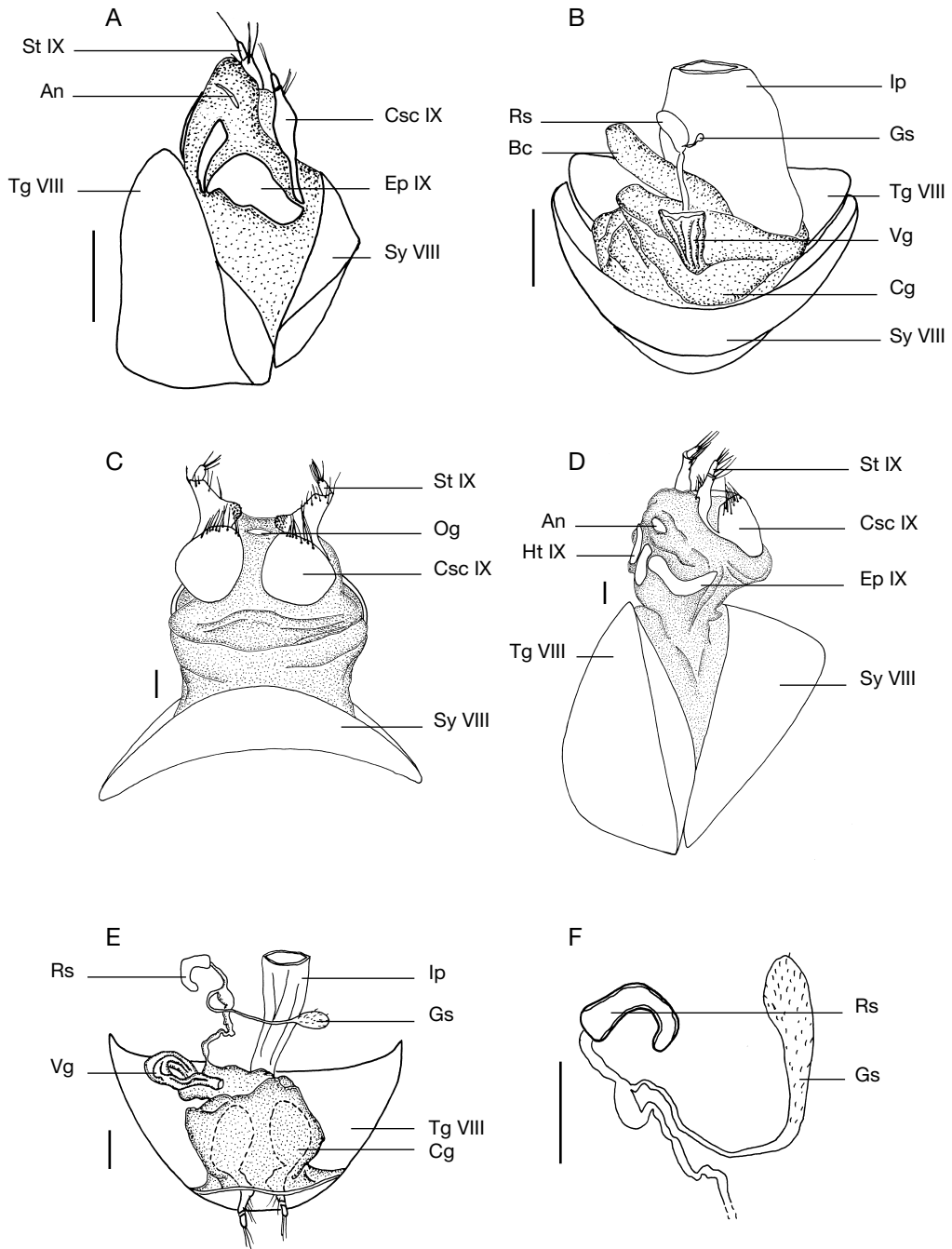


FIG. 15. — Genitalia externes d'Hybosoridae ; **A, B**, *Orubesa plicifrons* (Fairmaire, 1897) ; **A**, genitalia externes, vue latérale ; **B**, genitalia internes, vue ventrale ; **C-F**, *Orphnus felschei* Arrow, 1911 ; **C**, genitalia externes, vue ventrale ; **D**, genitalia externes, vue latérale ; **E**, genitalia internes, vue ventrale ; **F**, détail de la spermatheque. Échelles : 0,5 mm.

hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme et courte. Bourse copulatrice sacculiforme, allongée et volumineuse. Oviducte ectodermique étroit et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, court et arqué, avec des impressions circulaires à la base. Insertion par un canal court (une fois la longueur du réceptacle) à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque assez courte (une fois la longueur du réceptacle), tubuliforme, insérée à la base du réceptacle.

Sous-famille ORPHNINAE Erichson, 1847

Orphnus felschei Arrow, 1911
(Fig. 15C-F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Hémitergites IX grossièrement rectangulaires, parallèles, glabres. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites étroits, allongés et arqués. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX dimères composés d'un coxosubcoxite de grande taille et d'un style de petite taille. Coxosubcoxite de forme complexe : partie subcoxale grossièrement arrondie, convexe, portant au bord postérieur une douzaine de soies allongées ; partie coxale plus petite, grossièrement triangulaire, aplatie, étroite et allongée, avec sur l'arête interne sept ou huit soies allongées et à la base un calus épineux. Subcoxite et coxite fusionnés par un mince liseré sclérifié au niveau de leur arête externe. Style très petit, digitiforme, allongé, portant cinq soies allongées à l'apex.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites IX, anus situé en arrière et au milieu des hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et fortement replissée, avec l'extrémité antérieure de grande taille, contournée et déjetée sur le côté. Pas de bourse copulatrice différenciée. Oviducte ectodermique court. Réceptacle séminal faiblement sclérifié, coudé, l'apex largement arrondi. Insertion par un long canal membraneux (trois fois la longueur du réceptacle) sur le vagin. Présence d'une ampoule membraneuse très caractéristique sur le canal de la spermathèque. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, très grande (quatre fois la longueur du réceptacle), ovoïde à son extrémité et insérée sur l'ampoule basale du canal de la spermathèque. Une paire de glandes accessoires de grande taille, cupuliformes, brunâtres, insérées à la base de chaque côté du vagin.

Orphnus sansibariensis Kolbe, 1895

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Hémitergites IX très grossièrement rectangulaires, parallèles, glabres. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites, étroits et arqués, acuminés à leur extrémité ventrale. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX dimères composés d'un coxosubcoxite de grande taille et d'un style de petite taille. Coxosubcoxite de forme complexe : partie subcoxale grossièrement arrondie, convexe, avec au bord postérieur une dizaine de soies allongées ; partie coxale plus petite, grossièrement triangulaire, aplatie, étroite et allongée, avec sur l'arête interne sept ou huit soies allongées et à la base un calus épineux. Coxite et subcoxite fusionnés par un liseré sclérifié assez large au niveau de leur arête externe. Style digitiforme, allongé, articulé sur le coxite IX et portant cinq soies allongées à l'apex.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre coxites et subcoxites IX, anus situé en arrière et au milieu des hémitergites IX. Vagin membraneux portant dorsalement une plaque transversale et deux plaques longitudinales faiblement sclérifiées. Extrémité antérieure de grande taille, tubuliforme, contournée, avec une paroi épaisse et fortement replissée. Pas de bourse copulatrice différenciée. Oviducte ectodermique court. Réceptacle séminal faiblement sclérifié, coudé, avec des impressions circulaires, l'apex largement arrondi. Insertion par un long canal membraneux (deux à trois fois la longueur du réceptacle) sur le vagin. Présence d'une ampoule membraneuse sur le canal de la spermathèque un peu en dessous du réceptacle. Glande de la spermathèque membraneuse, présentant un renflement terminal ovoïde et insérée sur l'ampoule du canal de la spermathèque. Une paire de glandes accessoires jaunâtres, cupuliformes, insérées à la base de chaque côté du vagin.

Hybalus glabratus (Fabricius, 1792)
(Fig. 16A-C)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Hémitergites IX grossièrement quadrangulaires, mal sclérifiés, glabres. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites étroits et arqués. Articulations tergopleurales larges. Gonopodes IX monomères, réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale large, arrondie, convexe, de grande taille, portant au bord postérieur cinq soies inégales ; partie coxale grossièrement triangulaire, aplatie, allongée et étroite, avec sur l'arête interne deux soies et à l'apex sept ou huit soies, toutes allongées. Présence d'un calus épineux au bord interne de la partie coxale. Subcoxite et coxite fusionnés par un mince liseré sclérifié au niveau de leur arête externe. Pas de style articulé au sommet du coxosubcoxite.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les gonopodes IX, anus situé en arrière des hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure très allongée, très fortement et irrégulièrement replissée dans sa partie basale, progressivement rétrécie vers la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sacculiforme, aplatie, de petite taille. Oviducte ectodermique tubuliforme et étroit. Réceptacle séminal membraneux, en forme de croissant. Canal très long (six fois la longueur du réceptacle) présentant une ampoule un peu en dessous du réceptacle et progressivement élargi en direction du vagin. Insertion sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, de grande taille (deux fois et demie la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur l'ampoule du canal de la spermathèque. Une paire de glandes accessoires, cupuliformes, jaunâtres, insérées de chaque côté à la base du vagin.

Hybalus parvicornis Lucas, 1855
(Fig. 16D, E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Hémitergites IX grossièrement quadrangulaires, mal sclérifiés, glabres. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites étroits et arqués. Articulations tergopleurales larges. Gonopodes IX dimères composés d'un coxosubcoxite de grande taille et d'un style plus petit. Coxosubcoxite de forme complexe : partie subcoxale grossièrement quadrangulaire, convexe, portant au bord postérieur sept à neuf soies inégales ; partie coxale plus petite, grossièrement triangulaire, aplatie, avec sur l'arête interne deux soies allongées et un calus épineux. Subcoxite et coxite fusionnés par un mince liseré sclérifié au niveau de leur arête externe. Style petit, ovale allongé, avec à l'apex cinq ou six soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les gonopodes IX, anus situé en arrière des hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure très développée, très fortement dilatée et irrégulièrement replissée dans sa partie basale, brusquement rétrécie et tubuliforme vers sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice membraneuse, globuleuse et de petite taille. Oviducte ectodermique tubuliforme. Réceptacle séminal membraneux, en forme de croissant. Canal membraneux, allongé (quatre fois la longueur du réceptacle) présentant une ampoule un peu en dessous du réceptacle et progressivement élargi en direction du vagin. Insertion sur un fort repli membraneux du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, de grande taille (quatre à cinq fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur l'ampoule du canal de la spermathèque. Une paire de glandes accessoires, cupuliformes, jaunâtres, insérées à la base du vagin de chaque côté.

Famille OCHODAEIDAE Mulsant & Rey, 1871

Ochodaeus gigas Marseul, 1913

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX complet. Tergite IX en forme d'arceau, étroit, mal sclérifié dans sa partie dorsale, glabre. Épipleurites IX échancrés au bord postérieur, coudés et étroits. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX trimères : subcoxite très grossièrement triangulaire, concave, l'apex largement arrondi, portant quatre soies allongées sur l'arête ventrale ; coxite allongé, spatulé à l'apex, portant une couronne de neuf ou dix soies allongées à l'apex, une soie sur l'arête externe et une soie sur l'arête interne ; style petit, court, digitiforme, portant à l'apex deux soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, soutenue par les sclérites du segment IX. Orifice génital situé entre les gonopodes IX, anus situé en dessous d'un repli membraneux soutenu par le tergite IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure étroite et allongée, légèrement sclérifiée, régulièrement rétrécie jusqu'à la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice volumineuse, sacculiforme et allongée, déjetée à gauche, légèrement sclérifiée au niveau de sa face ventrale. Oviducte ectodermique très court et étroit. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, arqué. Insertion par un canal membraneux, allongé (deux fois la longueur du réceptacle) sur un repli membraneux du vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (une fois et demie à deux fois la longueur du réceptacle), terminée par une poche ovoïde. Insertion à la base du réceptacle séminal.

Ochodaeus miliaris Klug, 1832
(Figs 2C, D ; 17A, B)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX complet. Tergite IX en forme d'arceau, étroit et glabre. Épipleurites IX échancrés et grossièrement coudés. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX trimères : subcoxite grossièrement triangulaire, concave, portant deux soies allongées à l'extrémité de l'arête ventrale ; coxite allongé, grossièrement cylindrique au milieu et spatulé à l'apex, portant une couronne d'une douzaine de soies allongées à l'apex et deux soies sur l'arête externe ; style petit, court, digitiforme, portant à l'apex trois soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, soutenue par les sclérites du segment IX. Orifice génital situé entre les gonopodes IX, anus situé

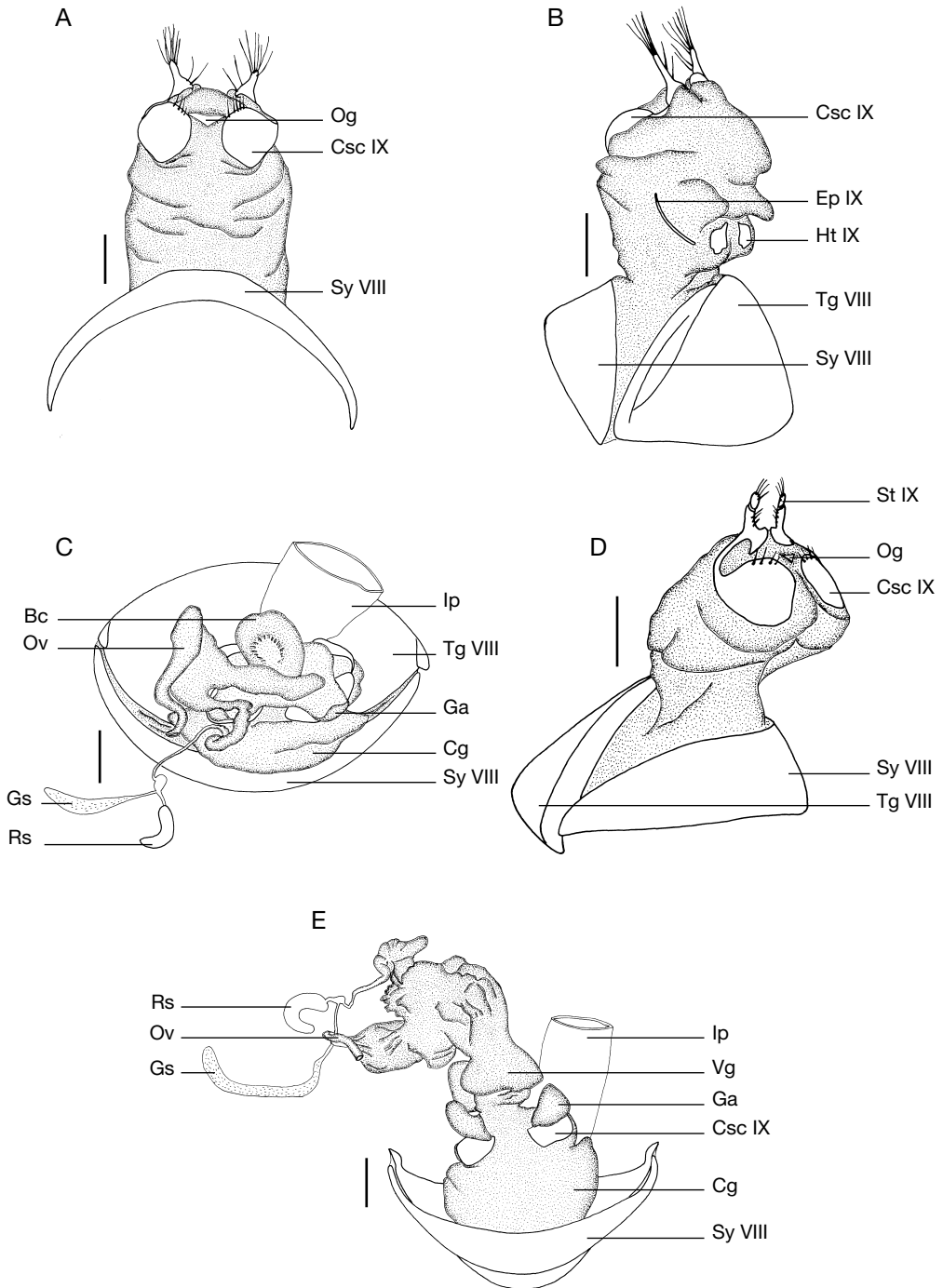


FIG. 16. — Genitalia d'Hybosoridae ; **A-C**, *Hybalus glabratus* (Fabricius, 1792) ; **A**, genitalia externes, vue ventrale ; **B**, genitalia externes, vue latérodorsale ; **C**, genitalia internes, vue ventrale ; **D, E**, *Hybalus parvicornis* Lucas, 1855 ; **D**, genitalia externes, vue latéroventrale ; **E**, genitalia internes, vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

en dessous d'un repli membraneux soutenu par le tergite IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure allongée et coudée avant sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sacculiforme, volumineuse, légèrement sclérifiée à la face ventrale. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, arqué. Insertion par un canal allongé (deux fois la longueur du réceptacle) sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (trois fois la longueur du réceptacle), l'extrémité sacculiforme. Insertion à la base du réceptacle séminal.

Ochodaes pocadioides Motschulsky, 1859

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX complet. Tergite IX en forme d'arceau, étroit, mal sclérifié dans sa partie dorsale, glabre. Épipleurites IX échancrés et grossièrement coudés. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX trimères : subcoxite grossièrement triangulaire, concave, portant trois ou quatre soies allongées à l'extrémité de l'arête ventrale ; coxite allongé, grossièrement cylindrique, légèrement aplati à l'apex, portant une couronne de sept soies allongées à l'apex, trois soies sur l'arête externe et une soie sur l'arête interne ; style petit, court, digitiforme, portant à l'apex trois ou quatre soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale cupuliforme, soutenue par les sclérites du segment IX. Orifice génital situé entre les gonopodes IX, anus situé en dessous d'un repli membraneux soutenu par le tergite IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure ampuliforme à sa base puis brusquement rétrécie au niveau de la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice volumineuse, relativement courte, déjetée à gauche et nettement sclérifiée au niveau de sa jonction avec le vagin. Un lobe membraneux de taille réduite entre la bourse copulatrice et l'extrémité antérieure du vagin. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, arqué. Insertion par un canal allongé sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée, l'extrémité sacculiforme. Insertion à la base du réceptacle séminal.

Famille AEGIALIIDAE Lacordaire, 1856

Sous-famille AEGIALIINAE Lacordaire, 1856

Aegialia arenaria (Fabricius, 1787)

(Fig. 17C, D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergites IX réduits à l'état d'hémitergites assez grands, grossièrement triangulaires, glabres, faiblement sclérifiés. Épipleurites IX entiers, de petite taille et triangulaires. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales très étroites. Gonopodes IX monomères, de forme ovale et allongée, avec l'arête externe très fortement sclérifiée et portant cinq ou six soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et peu profonde. Orifice génital entre les coxosubcoxites, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée. Extrémité antérieure portant à la base deux replis membraneux assez forts puis évasée brutalement avant sa jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal formant un repli membraneux aplati. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, arrondi à l'extrémité. Insertion par un canal membraneux allongé (trois fois la longueur du réceptacle) sur l'extrémité antérieure du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, insérée par un canal court (une fois la longueur du réceptacle) à la base du réceptacle.

Sous-famille CHIRONINAE Harold, 1867

Theotimus grandis Gory, 1829

(Fig. 17E, F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergites IX réduits à l'état d'hémitergites assez grands, grossièrement ovales, glabres et convexes. Épipleurites IX échancrés avec au bord postérieur un sillon membraneux profond qui individualise deux parties : une partie dorsale, large et évasée ; une partie ventrale réduite à une petite pièce acuminée et allongée. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX absents.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifices génital et anal situés au fond d'un repli membraneux soutenu par les hémitergites et épipleurites IX. Vagin membraneux en forme de coupe avec une paroi épaisse et replissée, l'extrémité antérieure tubuliforme et allongée. Pas de bourse copulatrice nettement différenciée. Oviducte ectodermique tubuliforme, étroit et court. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme et allongé. Insertion par un canal court (une fois la longueur du réceptacle) sur l'extrémité antérieure du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, allongée (deux fois la longueur du réceptacle), insérée à la base du réceptacle.

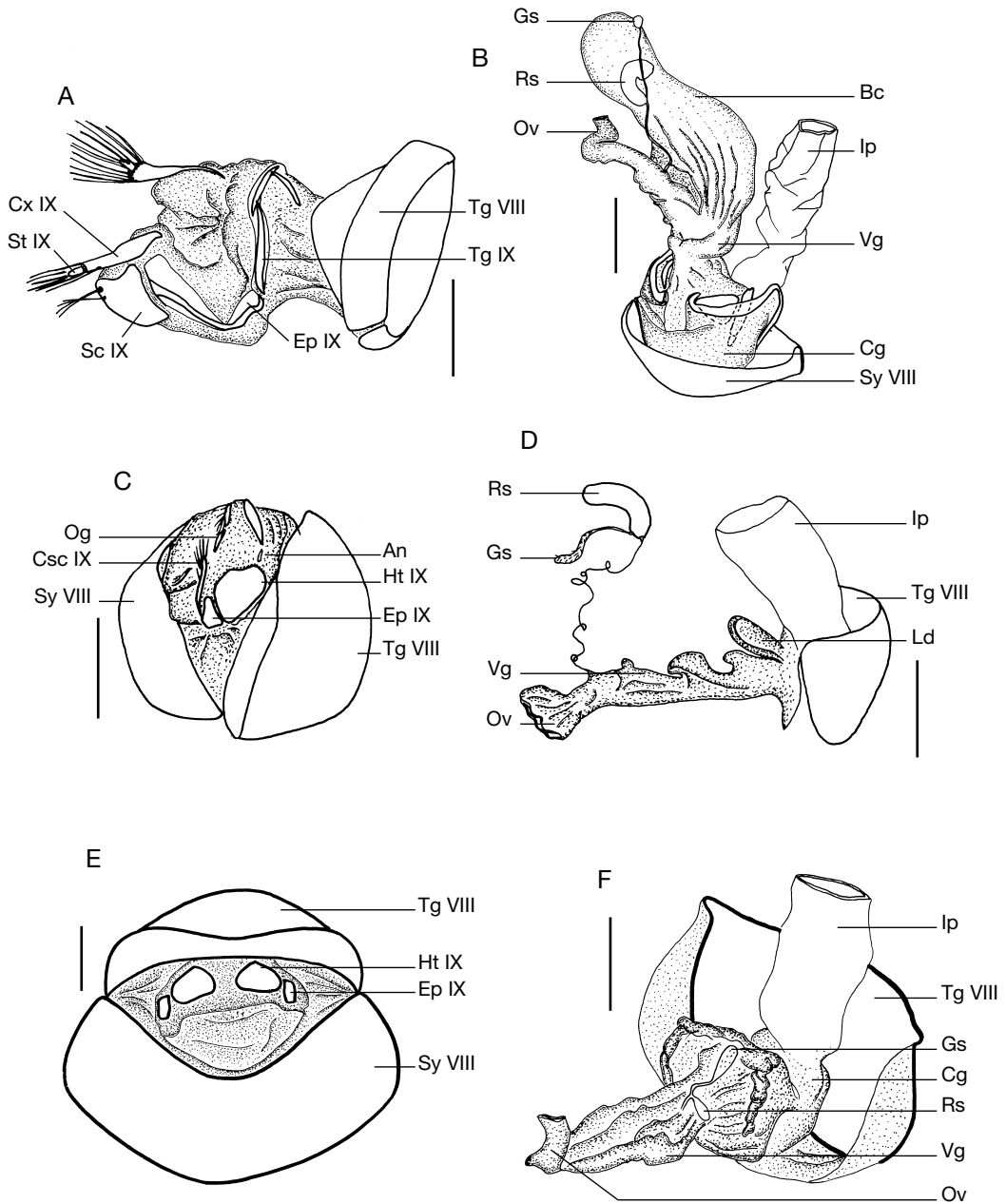


FIG. 17. — Genitalia de Scarabaeoidea ; **A, B**, *Ochodaeus miliaris* Klug, 1832 ; **A**, genitalia externes, vue latérale ; **B**, genitalia internes, vue latéroventrale ; **C, D**, *Aegialia arenaria* (Fabricius, 1787) ; **C**, genitalia externes, vue latérale ; **D**, genitalia internes, vue latérale ; **E, F**, *Theotimus grandis* Gory, 1829 ; **E**, genitalia externes, vue caudale ; **F**, genitalia internes, vue latéroventrale. Échelles : 0,5 mm.

Famille APHODIIDAE Leach, 1815

Aphodius luridus (Fabricius, 1775)
(Figs 5C ; 18E, F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites de petite taille, grossièrement triangulaires, échancrés au bord dorsal et glabres. Épipleurites IX petits et quadrangulaires. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX plus grands, monomères et allongés, spatulés vers l'apex, avec le bord ventral sinué et le bord dorsal portant une dizaine de rangées transversales de deux ou trois soies.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale courte. Orifice génital entre les gonopodes IX, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure allongée et progressivement rétrécie, puis brusquement coudée en arrière avant la jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal formant un repli membraneux aplati et court. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, arqué, élargi et arrondi à l'extrémité. Insertion par un canal allongé (quatre à cinq fois la longueur du réceptacle) sur l'extrémité antérieure du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée à la base du réceptacle.

Aphodius rufipes (Linnaeus, 1758)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites grossièrement triangulaires, acuminés au bord dorsal et glabres. Épipleurites IX entiers, grossièrement triangulaires, allongés et rétrécis aux extrémités dorsale et ventrale. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, allongés et arqués, spatulés dans leur moitié apicale, avec le bord dorsal portant plusieurs rangées transversales de soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale courte. Orifice génital entre les gonopodes IX, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure d'abord renflée puis progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal réduit à un repli membraneux court et aplati. Oviducte tubuliforme et allongé. Réceptacle séminal arqué, bien sclérifié à la base et à l'apex, plus faiblement sclérifié au milieu (zone de flexion). Insertion par un canal allongé et étroit sur la face dorsale du vagin, en avant du lobe dorsal. Glande de la spermathèque membraneuse,

courte (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérées à la base du réceptacle séminal.

Aphodius sphacelatus (Panzer, 1798)
(Fig. 18C, D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites triangulaires et glabres. Épipleurites IX entiers, de petite taille, triangulaires. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, grossièrement ovales et allongés, avec quatre ou cinq soies assez courtes au bord dorsal.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale courte. Orifice génital entre les gonopodes IX, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure allongée et progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal court et aplati. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'apex arrondi. Insertion par un canal allongé (quatre à cinq fois la longueur du réceptacle) sur le vagin un peu avant la jonction avec l'oviducte. Glande de la spermathèque membraneuse, assez courte (une fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal.

Aphodius uliginosus (Hardy, 1847)
(Fig. 18A, B)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites triangulaires et glabres. Épipleurites IX entiers, triangulaires et allongés. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, ovales et allongés, spatulés dans la moitié apicale, avec le bord dorsal portant cinq soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale courte. Orifice génital entre les gonopodes IX, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure allongée et progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal, court et aplati. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'extrémité tronquée. Insertion par un canal assez long (quatre fois la longueur du réceptacle) sur le vagin un peu avant la jonction avec l'oviducte. Glande de la spermathèque membraneuse, courte, sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal.

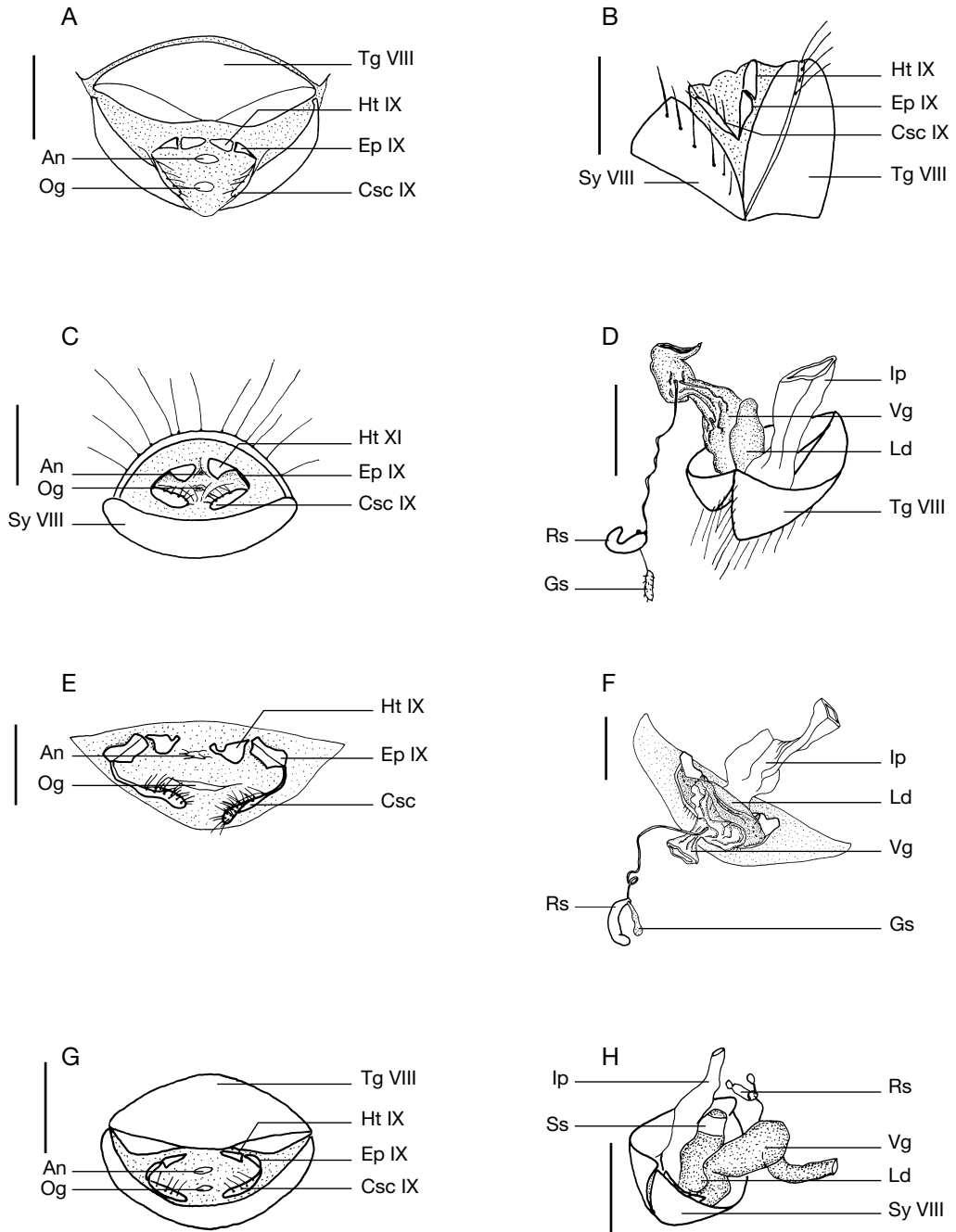


FIG. 18. — Genitalia d'Aphodiidae ; **A, B**, *Aphodius uliginosus* (Hardy, 1847), genitalia externes ; **A**, vue caudale ; **B**, vue latérale ; **C, D**, *A. sphacelatus* (Panzer, 1798) ; **C**, genitalia externes, vue caudale ; **D**, genitalia internes, vue latérale ; **E, F**, *A. luridus* (Fabricius, 1775) ; **E**, genitalia externes, vue caudale ; **F**, genitalia internes, vue latéroventrale ; **G, H**, *Heptaaulacus carinatus* (Germar, 1824) ; **G**, genitalia externes, vue caudale ; **H**, genitalia internes, vue latérale. Échelles : 0,5 mm.

Heptaulacus carinatus (Germar, 1824)

(Figs 5E ; 18G, H)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, triangulaires et glabres. Épipleurites IX entiers, de petite taille, allongés, grossièrement triangulaires. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, ovales et allongés, spatulés, avec le bord dorsal portant quatre soies assez courtes.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale courte. Orifice génital entre les gonopodes IX, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et remplissée avec l'extrémité antérieure allongée, coudée et brusquement rétrécie avant la jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal sacculiforme et allongé, portant à son extrémité un anneau sclérifié, et assimilable à une bourse copulatrice rudimentaire. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié aux deux extrémités, incurvé, l'apex présentant un étranglement caractéristique. Insertion par un canal assez long (deux fois la longueur du réceptacle) sur l'extrémité antérieure du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), insérée à la base du réceptacle séminal.

Famille SCARABAEIDAE Latreille, 1802
Sous-famille COPRINAE Burmeister, 1846
Tribu ATEUCHINI Lacordaire, 1856

Pedaria durandi

Paulian, Cambefort & Mauchamp, 1982
(Fig. 19A-C)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Pas de tergite IX ni d'épipleurites IX. Gonopodes IX réduits à deux petites pièces sclérifiées, courtes, digitiformes, portant une dizaine de soies inégales et assimilables à des styles IX. Présence d'une plaque sclérifiée, asymétrique, couvrant la moitié ventrale de la chambre anogénitale et débouchant sur la gauche par un conduit sclérifié dans le vagin et le canal de la spermathèque. Styles articulés sur les côtés gauches et droits de la plaque sclérifiée.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale profonde et large. Orifice génital sclérifié débouchant à gauche du plan de symétrie bilatérale. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure allongée, tubuliforme, à paroi fortement replissée. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'ex-

trémité amincie, la zone médiane faiblement sclérifiée (zone de flexion). Insertion par un canal allongé (six à sept fois la longueur du réceptacle), étroit et contourné, fortement sclérifié à la base et inséré sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur la spermathèque à la base de la zone de flexion, vers le tiers basal du réceptacle.

Tribu CANTHONINI Péringuey, 1900

Canthon laevis (Drury, 1770)

(Figs 7C ; 19D, E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital encadré par quelques sclérites très petits, irréguliers et asymétriques. Vagin membraneux bien développé avec l'extrémité antérieure allongée, tubuliforme, élargie au niveau de sa jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, arqué, présentant deux ailettes à la base et rétréci à l'apex. Insertion par un canal allongé (quatre fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (trois fois et demie la longueur du réceptacle), l'extrémité sacculiforme et ovoïde, insérée sur le réceptacle entre les ailettes basales. Une paire de poches accessoires postérieures, présentes sous forme de replis membraneux, cylindriques à la base, renflées à l'apex et terminées chacune par une languette sclérifiée et bifide (apodème musculaire).

Tribu COPRINI Burmeister, 1846

Catharsius molossus (Linnaeus, 1758)

(Fig. 7D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux bien développé avec l'extrémité antérieure allongée et progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, courbé anguleusement au milieu et vers l'apex qui est dévié sur le côté. Insertion par un canal très long (huit à dix fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, courte (une

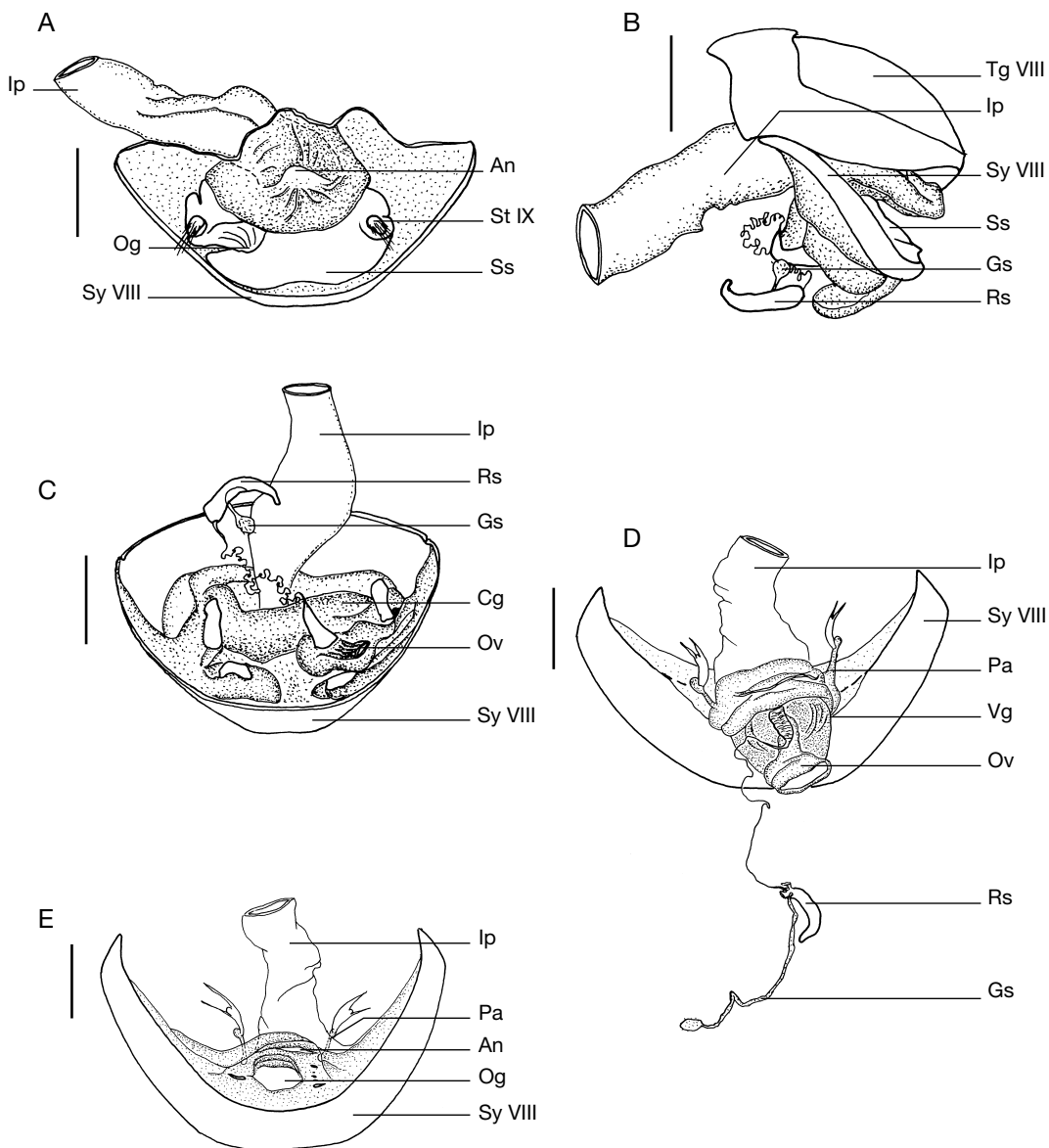


FIG. 19. — Genitalia de Scarabaeidae ; **A-C**, *Pedaria durandi* Paulian, Cambefort & Mauchamp, 1982 ; **A**, genitalia externes, vue caudale (tergite VIII éliminé) ; **B**, genitalia externes et internes, vue latérale ; **C**, genitalia internes, vue ventrale ; **D, E**, *Canthon laevis* (Drury, 1770) ; **D**, genitalia internes, vue ventrale (tergite VIII éliminé) ; **E**, genitalia externes, vue caudale (tergite VIII éliminé). Échelles : 0,5 mm.

demie fois la longueur du réceptacle) insérée au milieu du réceptacle au niveau d'une petite zone non sclérifiée (zone de flexion). Une paire de poches accessoires postérieures, présentes sous forme de replis imparfaitement sclérifiés, assez courts et bilobés, débouchant sur les côtés de la chambre anogénitale.

Copris lunaris (Linnaeus, 1758)
(Figs 5D ; 7B)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux bien développé avec l'extrémité antérieure allongée, tubuliforme, progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal totalement sclérifié, en forme de C, l'apex acuminé, avec au tiers basal un étranglement très prononcé et sur la face dorsale des impressions parallèles. Insertion par un canal allongé (huit à dix fois la longueur du réceptacle séminal) et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, courte (un peu plus d'une demie fois la longueur du réceptacle) insérée sur le réceptacle au milieu. Une paire de poches accessoires postérieures, formant deux replis membraneux assez vastes et soutenus par deux sclérites assez grands et hémi-circulaires.

Copris hispanus (Linnaeus, 1764)
(Fig. 20B, C)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux bien développé avec l'extrémité antérieure allongée, progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, largement sinué à la base, arrondi à l'apex. Présence d'une zone moins sclérifiée, presque membraneuse vers le milieu du réceptacle (zone de flexion). Insertion par un canal très long (six fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Base du canal légèrement sclérifiée. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, courte (un peu plus d'une demie fois la longueur du réceptacle), insérée sur le réceptacle à la base de la zone de flexion. Une paire de poches accessoires postérieures, présentes sous forme de replis membraneux soutenus par deux sclérites assez grands et hémicirculaires.

Coptorhina subaenea Jansens, 1939
(Fig. 20D-F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Pas de tergites IX, ni d'épipleurites IX. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites étroits et allongés : partie subcoxale coudée et enfoncée dans un repli membraneux ; partie coxale portant sur son arête dorsale une zone fortement sclérifiée avec quatre ou cinq soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié situé entre les coxosub-

coxites, anus plus dorsal. Vagin membraneux bien développé avec l'extrémité antérieure allongée et rétrécie à sa jonction avec l'oviducte, présentant à la base deux plaques sclérifiées assez petites en forme de croissant. Bourse copulatrice sacculiforme et volumineuse. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal totalement sclérifié, en forme de C, présentant deux ailettes basales et une extrémité acuminée. Insertion par un canal assez long (deux fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Base du canal fortement élargie et sclérifiée. Glande de la spermathèque membraneuse, grande (deux à trois fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle entre les ailettes basales. Poches accessoires postérieures membraneuses présentes sous forme de deux replis membraneux très courts.

Helicopris antenor (Germar, 1824)
(Figs 7A ; 20A)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital largement sclérifié. Vagin membraneux bien développé avec l'extrémité antérieure allongée, déjetée sur le côté, coudée et progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Pas de bourse copulatrice. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'apex arrondi. Insertion par un canal assez long (deux fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, courte (une demie fois la longueur du réceptacle) insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures présentes sous forme de replis assez larges et partiellement sclérifiés.

Oxysternon conspicillatum (Weber, 1801)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux bien développé avec l'extrémité antérieure tubuliforme, étroite et allongée. Présence d'un lobe dorsal court et large, légèrement sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal largement sclérifié, la zone médiane moins sclérifiée, presque membraneuse (zone de flexion). Forme générale en C, l'apex acuminé et brusquement coudé. Insertion par un canal allongé (deux à trois fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (une fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau de la zone de

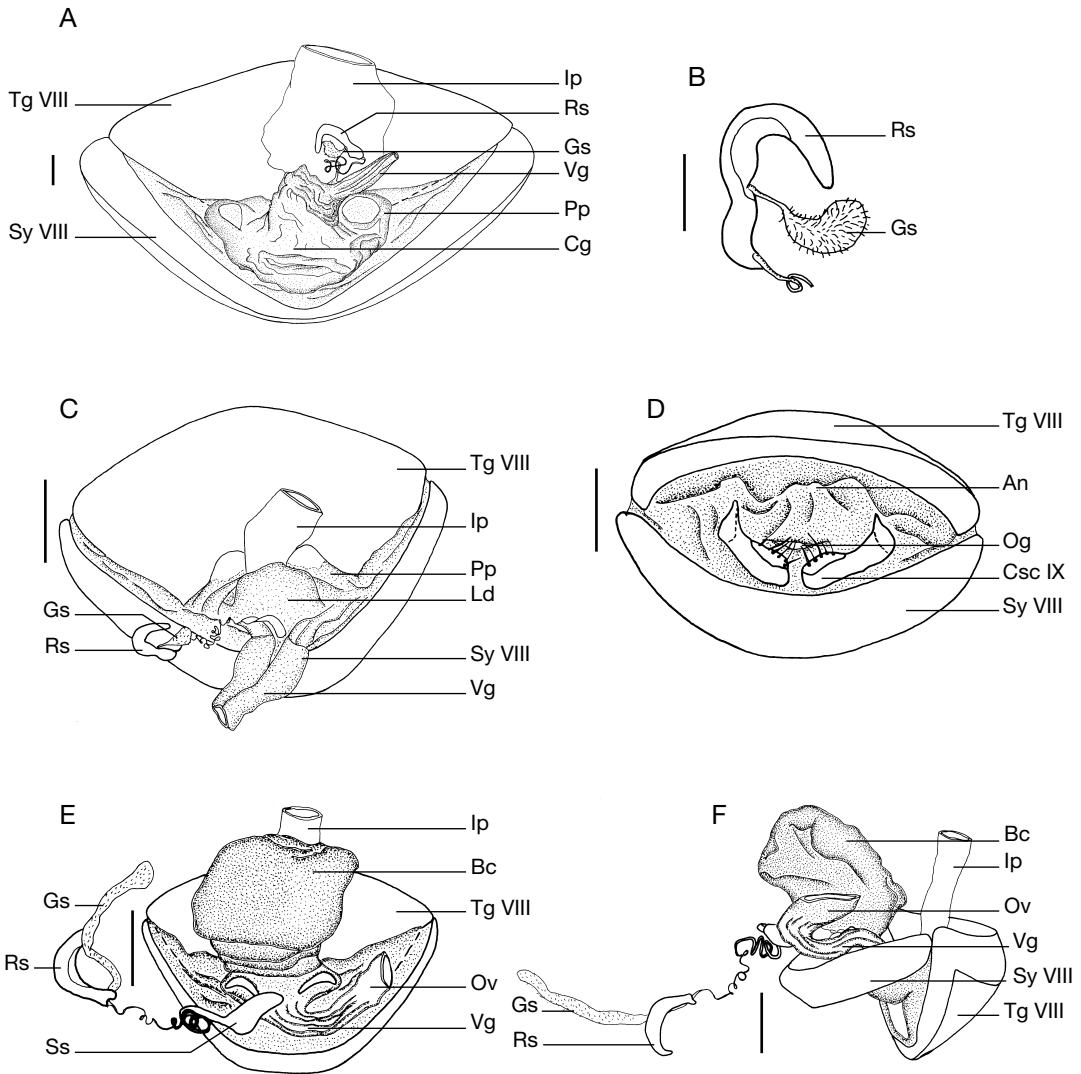


FIG. 20. — Genitalia de Scarabaeidae ; **A**, *Heliocopris anterior* (Olivier, 1789), genitalia internes, vue ventrale ; **B**, *Copris hispanus* (Linnaeus, 1764) ; **B**, détail de la spermatheque ; **C**, genitalia internes, vue ventrale ; **D-F**, *Coptorhina subaenea* Jansens, 1939 ; **D**, genitalia externes, vue caudale ; **E**, genitalia internes, vue ventrale ; **F**, genitalia internes, vue latérale. Échelles : 0,5 mm.

flexion vers le tiers basal. Poches accessoires postérieures formant des replis membraneux assez larges et soutenus par une plaque sclérifiée en position interne.

Tribu EURYSTERNINI
Vulcano, Martinez & Pereira, 1960

Eurysternus caribaeus (Herbst, 1789)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergites IX et épipleurites IX absents. Gonopodes monomères réduits à l'état de coxosubcoxites bien sclérifiés et coudés : partie subcoxale étroite, allongée, glabre ; partie coxale légèrement spatulée et torsadée avec de nombreuses ponctuations portant des soies courtes.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale profonde et large. Orifice génital non sclérifié, situé entre les deux coxosubcoxites, anus plus dorsal. Vagin membraneux peu développé avec l'extrémité antérieure étroite et

courte. Présence d'un lobe dorsal très réduit. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'extrémité amincie et déviée sur le côté. Insertion par un canal sclérifié assez long et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, petite (moins d'une fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures présentes sous forme de replis membraneux très larges soutenus chacun par une sclérification en arc de cercle.

Tribu ONITINI Castelnau, 1840

Bubas bubalus (Olivier, 1811)
(Fig. 21)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale assez profonde. Orifice génital excentré par rapport au plan de symétrie bilatérale et bordé par un sclérite de grande taille, asymétrique, en forme d'accent circonflexe. Anus plus dorsal, non sclérifié, dans le plan de symétrie bilatérale. Vagin membraneux, allongé, déjeté sur le côté droit et progressivement rétréci jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal totalement sclérifié, en forme de C, le milieu présentant une gibbosité et l'extrémité brusquement coudée et acuminée. Insertion par un canal allongé (trois fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures formant des replis membraneux courts.

Chironitis furcifer (Rossi, 1792)
(Fig. 22A-C)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale assez profonde. Orifice génital bordé dorsalement par un sclérite de grande taille, au contour mal défini et glabre. Vagin membraneux allongé, progressivement rétréci jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, le milieu présentant une gibbosité, l'apex arrondi et aminci. Insertion par un canal allongé (quatre fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculi-

forme, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures formant deux replis membraneux courts partiellement sclérifiés à leur extrémité antérieure.

Chironitis hungaricus (Herbst, 1789)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale assez profonde. Orifice génital bordé dorsalement par un sclérite de grande taille et glabre. Vagin membraneux allongé, progressivement rétréci jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal très court soutenu par le sclérite génital. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'apex arrondi. Insertion par un canal allongé et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures formant deux replis membraneux courts et partiellement sclérifiés.

Onitis alexis Klug, 1835
(Fig. 22D, E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux, allongé, progressivement rétréci jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, la zone médiane présentant une forte gibbosité, l'extrémité apicale amincie et fortement arquée. Insertion par un canal allongé (trois fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures formant deux replis membraneux, de grande taille, portant chacun une plaque sclérifiée convexe.

Tribu ONITICELLINI d'Orbigny, 1916

Helictopleurus giganteus (Harold, 1865)
(Fig. 23A-C)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

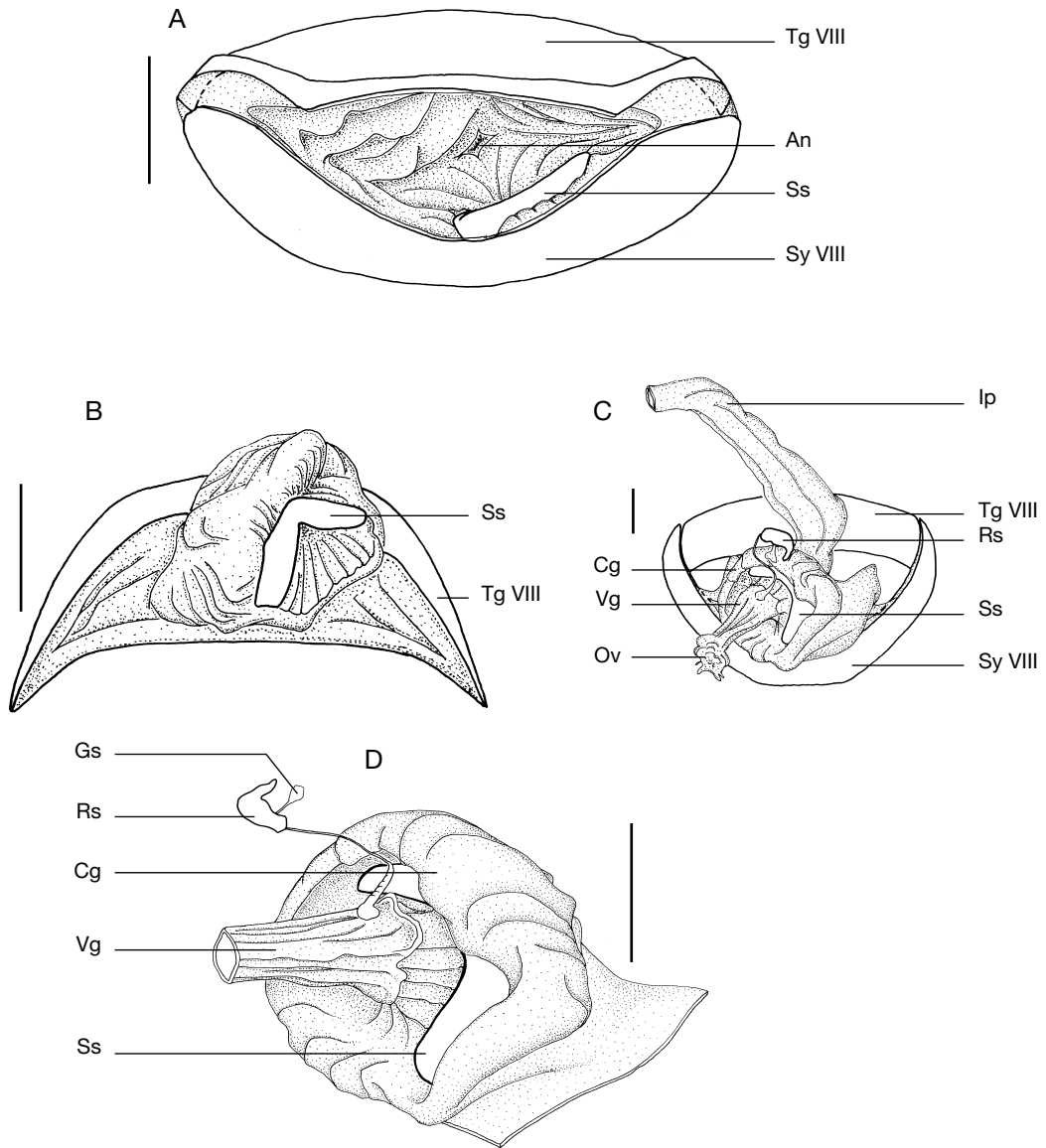


FIG. 21. — Genitalia externes de *Bubas bubalus* (Olivier, 1811) ; **A**, genitalia externes, vue caudale ; **B**, genitalia externes, vue caudale (orifice génital dévaginé) ; **C**, genitalia internes, vue ventrale ; **D**, genitalia internes, vue latéroventrale. Échelles : 0,5 mm.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital bordé dorsalement par un sclérite de grande taille, asymétrique et de forme complexe. Vagin membraneux bien développé avec l'extrémité antérieure tubuliforme, allongée et progressivement rétrécie jusqu'à la jonction avec l'oviducte.

Présence d'un lobe dorsal assez court et large, présentant à la face ventrale un arceau sclérifié symétrique. Oviducte ectodermique tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, arqué, l'apex largement arrondi. Insertion par un canal assez long (quatre fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin, un peu en avant du lobe dorsal. Moitié basale du canal très fortement sclérifiée, se prolongeant sous forme d'un

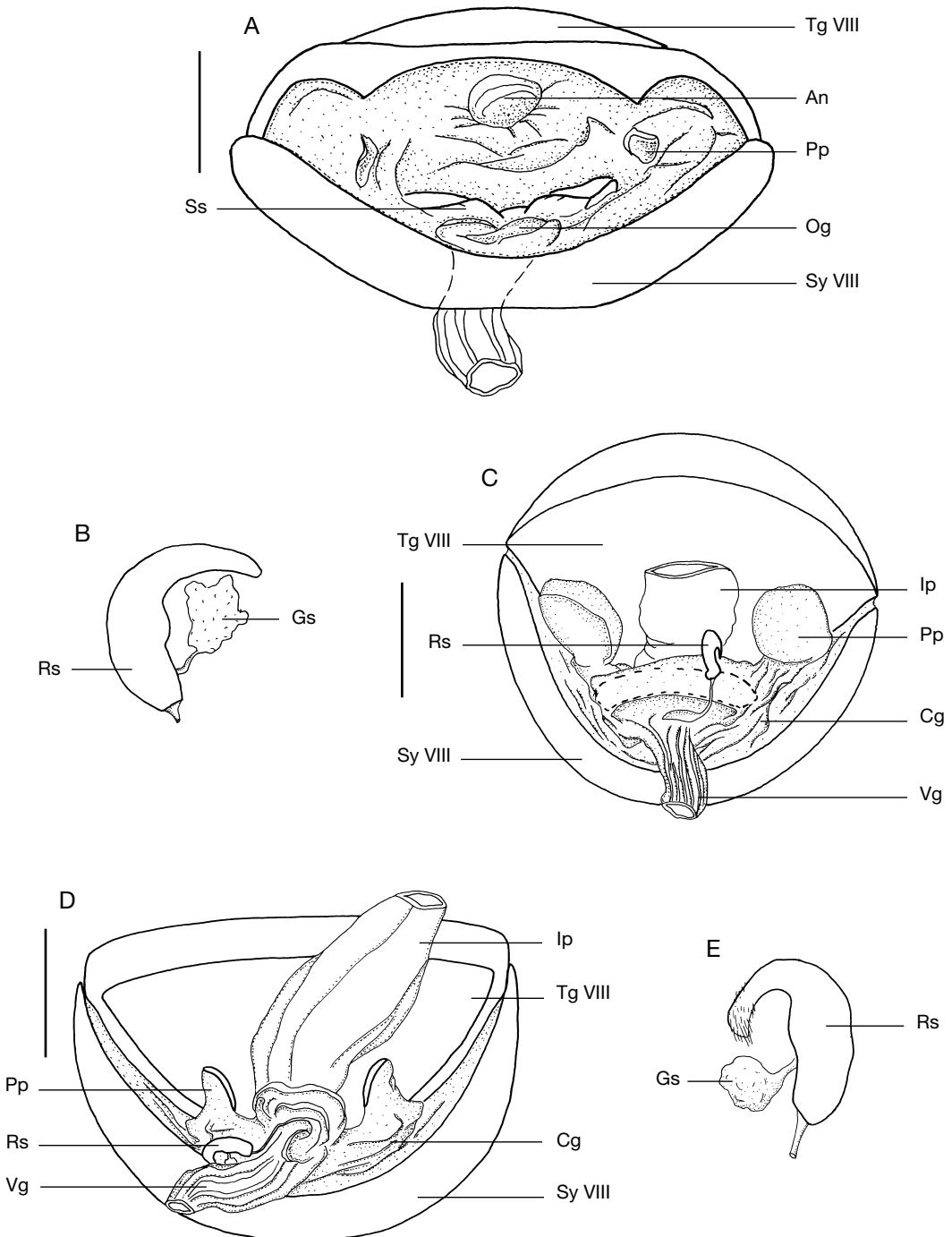


FIG. 22. — Genitalia de Scarabaeidae ; **A-C**, *Chironitis furcifer* (Rossi, 1792) ; **A**, genitalia externes, vue caudale ; **B**, détail de la spermatheque ; **C**, genitalia internes, vue ventrale ; **D, E**, *Onitis alexis* Klug, 1835 ; **D**, genitalia internes, vue ventrale ; **E**, détail de la spermatheque. Échelles : 0,5 mm.

scélrite assez large, arrondi, recouvrant la face dorsale du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures formant deux replis membraneux plus ou moins ramifiés et terminés par des apodèmes sclérifiés fins et allongés

Helictopleurus quadripunctatus (Olivier, 1789)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital bordé dorsalement par un sclérite de grande taille, asymétrique et de forme complexe. Vagin membraneux, tubuliforme et allongé, progressivement rétréci jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal assez court et large, présentant à la face ventrale un arceau sclérifié symétrique. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, arqué, l'apex largement arrondi. Insertion par un canal assez long et étroit sur le vagin. Moitié basale du canal très fortement sclérifiée, se prolongeant sous forme d'un sclérite assez large recouvrant la face dorsale du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures formant deux replis membraneux, plus ou moins ramifiés et terminés par des apodèmes sclérifiés, fins et allongés.

Liatongus sjoestedti Felsche, 1904

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux, tubuliforme, allongé, progressivement rétréci jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal court et large, légèrement sacculiforme, la face ventrale partiellement sclérifiée. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'apex largement arrondi. Insertion par un canal assez long et étroit sur le lobe ventral du vagin. Base du canal sclérifié, se prolongeant sous forme d'un sclérite assez large recouvrant la face dorsale du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (un peu moins d'une fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures très réduites, formant deux replis membraneux assez courts terminés par des apodèmes sclérifiés très fins.

Oniticellus pseudoplanatus Balthasar, 1964

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux, tubuliforme et allongé, progressivement rétréci jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal sacculiforme, assez large, avec la face ventrale partiellement sclérifiée. Face dorsale du vagin légèrement sclérifiée. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'extrémité largement arrondie. Insertion par un canal assez long et étroit sur le vagin. Base du canal légèrement sclérifiée, se prolongeant sous forme d'un sclérite assez large recouvrant la face dorsale du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du quart basal. Poches accessoires postérieures présentes sous forme de saccules membraneux terminés par quelques apodèmes sclérifiés fins et allongés.

Tribu ONTHOPHAGINI Lacordaire, 1856

Onthophagus lemur (Fabricius, 1781)
(Fig. 23D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux, tubuliforme, allongé et étroit. Présence d'un lobe dorsal assez court et large, sacculiforme, avec à la face ventrale un arceau sclérifié assez grand. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'extrémité largement arrondie. Insertion par un canal assez long (deux fois et demie la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Moitié basale du canal sclérifiée se prolongeant sur la face dorsale du vagin par un sclérite ligulaire de petite taille. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (trois à quatre fois moins longue que le réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures formant des replis membraneux assez courts.

Onthophagus taurus (Schreber, 1759)
(Fig. 23E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux, tubuliforme, allongé et étroit. Présence d'un lobe dorsal assez court et large, sacculiforme, avec à la face ventrale un arceau sclérifié assez grand. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'extrémité largement arrondie. Insertion par un canal assez long (trois fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Moitié basale du canal sclérifiée se prolongeant sur la face dorsale du vagin par un sclérite ligulaire de petite taille. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (trois fois moins longue que le réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures membraneuses formant deux replis tubulaires et terminés par deux ou trois apodèmes allongés.

Onthophagus vacca (Linnaeus, 1767)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux, tubuliforme, allongé et étroit. Présence d'un lobe dorsal assez court et large, sacculiforme, avec à la face ventrale un arceau sclérifié assez grand. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'extrémité largement arrondie. Insertion par un canal allongé et étroit sur le vagin. Moitié basale du canal sclérifiée se prolongeant sur la face dorsale du vagin par un sclérite ligulaire de petite taille. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (trois fois moins longue que le réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures membraneuses formant deux replis membraneux et terminés par quelques apodèmes allongés.

Onthophagus verticicornis (Laicharting, 1781)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux, tubuliforme, allongé et étroit. Présence d'un lobe dorsal assez court et large, sacculiforme, avec à la face ventrale un arceau sclérifié assez grand. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'extrémité largement arrondie. Insertion par un canal allongé et étroit sur le vagin. Moitié basale du canal sclérifiée se prolongeant sur la face dorsale du vagin par un sclérite ligulaire de petite taille. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (trois fois moins

longue que le réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures membraneuses formant deux replis étroits et terminés par un ou deux apodèmes assez courts.

Sous-famille SCARABAEINAE Latreille, 1802

Tribu GYMNOPLURINI Lacordaire, 1856

Garreta nitens (Olivier, 1789)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Pas de tergites, ni d'épipleurites IX. Gonopodes monomères, étroits et allongés, quadrangulaires, arqués, glabres, bordant ventralement l'orifice génital.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux renflé à la base puis progressivement rétréci jusqu'à la jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et allongé. Réceptacle séminal sclérifié, la zone médiane moins sclérifiée, presque membraneuse (zone de flexion). Forme en C caractéristique, avec des impressions circulaires et parallèles, l'extrémité acuminée. Insertion par un canal assez court et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures formant deux replis membraneux, étroits, surmontés par un sclérite de petite taille.

Gymnopleurus fulgidus (Olivier, 1789)

(Fig. 24A-C)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Pas de tergites, ni d'épipleurites IX. Gonopodes monomères et allongés, en forme de baguettes quadrangulaires arquées, glabres, bordant ventralement l'orifice génital.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux, tubuliforme, allongé et large, brusquement rétréci à sa jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, la zone médiane moins sclérifiée, presque membraneuse (zone de flexion). Forme en C avec des impressions circulaires et parallèles, l'extrémité acuminée. Insertion par un canal allongé (trois fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle à la base de la zone de flexion. Poches accessoires postérieures

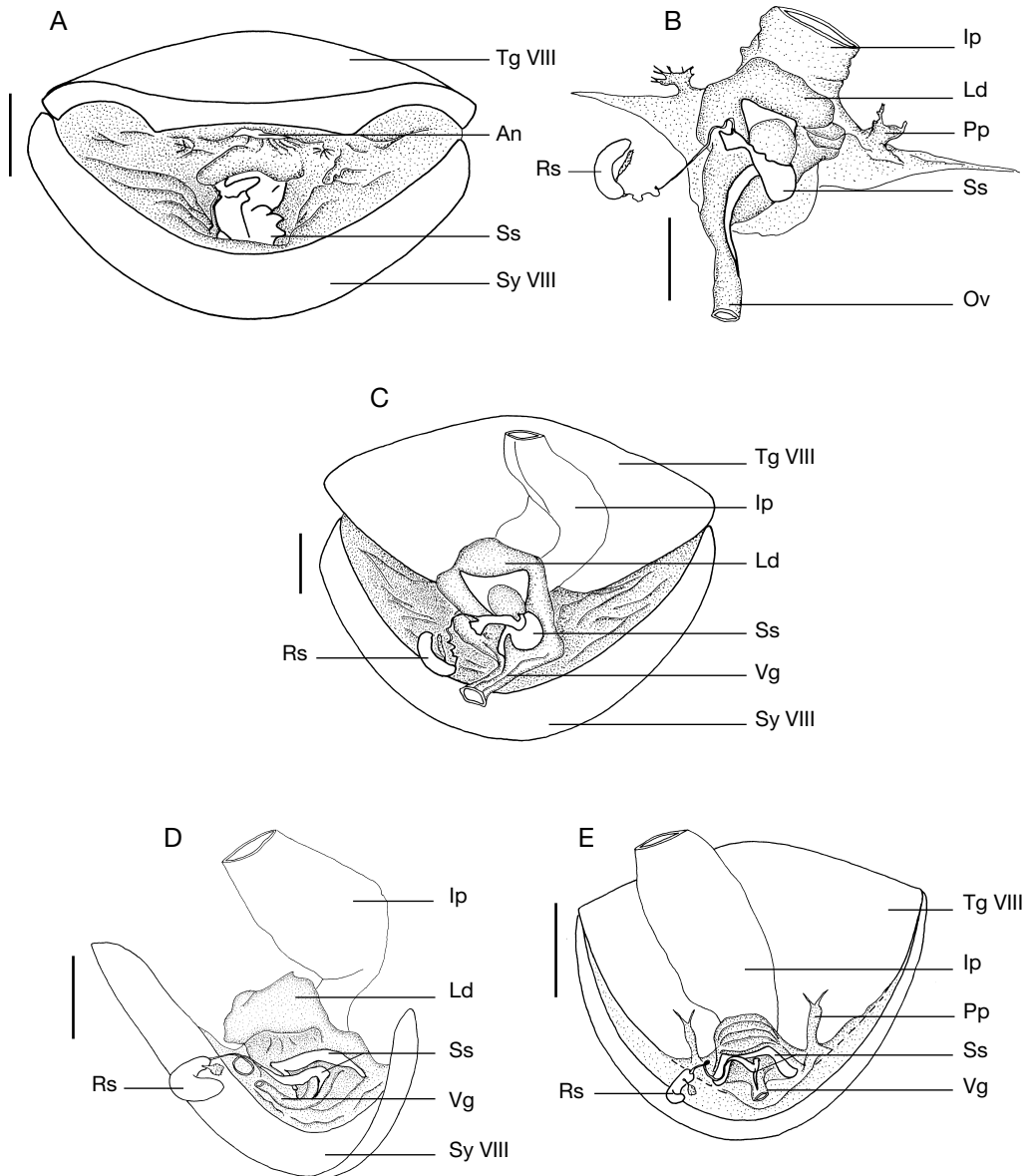


FIG. 23. — Genitalia de Scarabaeidae ; **A-C**, *Helictopleurus giganteus* (Harold, 1865) ; **A**, genitalia externes, vue caudale ; **B**, genitalia internes, vue ventrale ; **C**, genitalia internes, vue ventrale ; **D**, *Onthophagus lemur* (Fabricius, 1781), genitalia internes, vue latéroventrale ; **E**, *O. taurus* (Schreber, 1759), genitalia internes, vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

formant deux replis membraneux assez courts surmontés chacun par un sclérite étroit et allongé.

Gymnopleurus geoffroyi (Füessly, 1775)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Pas de tergites, ni d'épipleurites IX. Gonopodes monomères et allongés, en forme de croissant, glabres, bordant ventralement l'orifice génital.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux

tubuliforme, allongé et étroit, progressivement rétréci à sa jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, l'extrémité fortement coudée et acuminée. Insertion par un canal allongé (deux fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures formant deux replis membraneux courts et étroits.

Tribu SCARABAEINI Latreille, 1802

Scarabaeus semipunctatus (Fabricius, 1792)
(Fig. 24D, E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux tubuliforme, allongé et progressivement rétréci vers la jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de C, présentant deux coudes très nets au bord externe, l'extrémité arrondie. Insertion par un canal allongé (10 à 12 fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Base du canal renflée, sclérifiée, fortement contournée. Glande de la spermathèque membraneuse, courte (une demie fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Poches accessoires postérieures formant deux replis membraneux étroits, surmontés chacun par un sclérite grossièrement triangulaire.

Tribu SISYPHINI Péringuey, 1900

Sisypheus schaefferi (Linnaeus, 1758)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX totalement régressé.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et peu profonde. Orifice génital non sclérifié. Vagin membraneux droit, tubuliforme, coudé à l'extrémité. Présence d'un lobe dorsal court et étroit. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal sclérifié, héli-coïdal, l'apex arrondi. Insertion sur le vagin par un canal légèrement sclérifié, très long (20 à 30 fois la longueur du réceptacle), formant des replis très courts et nombreux, lui donnant par endroit l'aspect d'un ressort. Base du canal fortement sclérifiée. Pas de glande nettement différenciée sur le réceptacle sémi-

nal. Poches accessoires postérieures, formant deux replis membraneux, larges et courts, surmontés par une languette sclérifiée allongée.

Famille PACHYPODIDAE Reitter, 1901
Sous-famille PACHYPODINAE Reitter, 1901

Pachypus candidae Latreille, 1786
(Fig. 25)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, grossièrement triangulaires, faiblement sclérifiés et glabres. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale de grande taille, ovale, bien sclérifiée, portant quelques soies au bord postérieur ; partie coxale plus petite, globulaire, faiblement sclérifiée, portant de nombreuses soies allongées sur toute sa surface. Zone de fusion coxosubcoxale imparfaitement sclérifiée.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, avec l'extrémité antérieure courte et étroite. Bourse copulatrice volumineuse, sacculiforme et allongée. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux et sphérique. Insertion par un canal assez court (une fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, très allongée (cinq à six fois la longueur du réceptacle), tubuliforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Une paire de glandes accessoires de grande taille, cupuliformes, jaunâtres, insérées à la base de chaque côté du vagin.

Famille PHAENOMERIDAE Ohaus, 1913

Phaenomeris besckei Mannerheim, 1838

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile et prolongé en arrière par deux postpleurites VIII allongés, médians et parallèles. Présence d'une aire sclérifiée mal délimitée de chaque côté des postpleurites.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX grossièrement trapézoïdal, glabre, avec une zone médiane mal sclérifiée, formant un volet mobile au-dessus de l'anus. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites allongés et étroits. Articulations tergo-pleurales étroites. Gonopodes IX monomères, réduits à

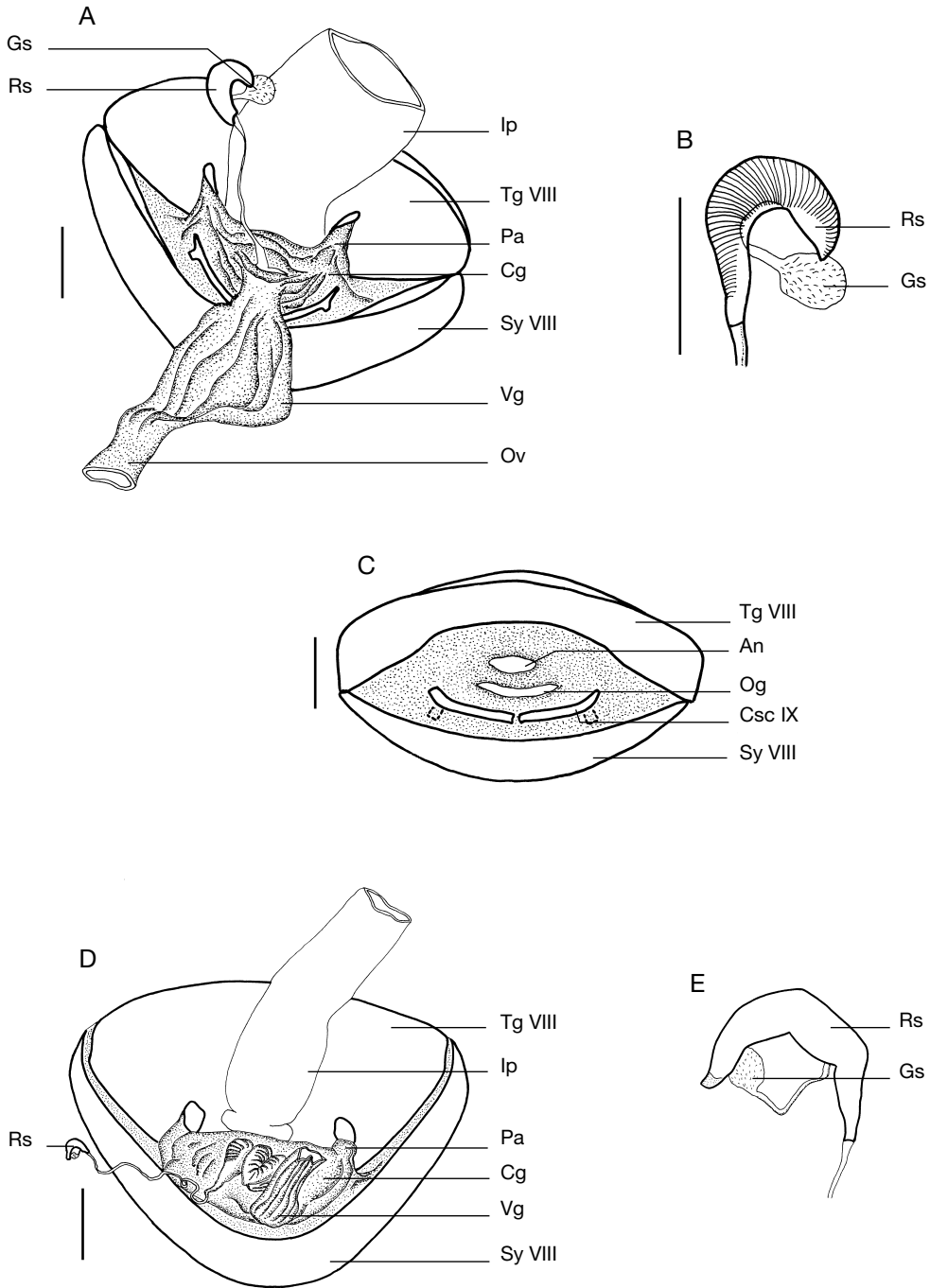


FIG. 24. — Genitalia de Scarabaeidae ; **A-C**, *Gymnopleurus fulgidus* Olivier, 1789 ; **A**, genitalia internes, vue ventrale ; **B**, détail de la spermatheque ; **C**, genitalia externes, vue caudale ; **D, E**, *Scarabaeus semipunctatus* Fabricius, 1792 ; **D**, genitalia internes, vue ventrale ; **E**, détail de la spermatheque. Échelles : 0,5 mm.

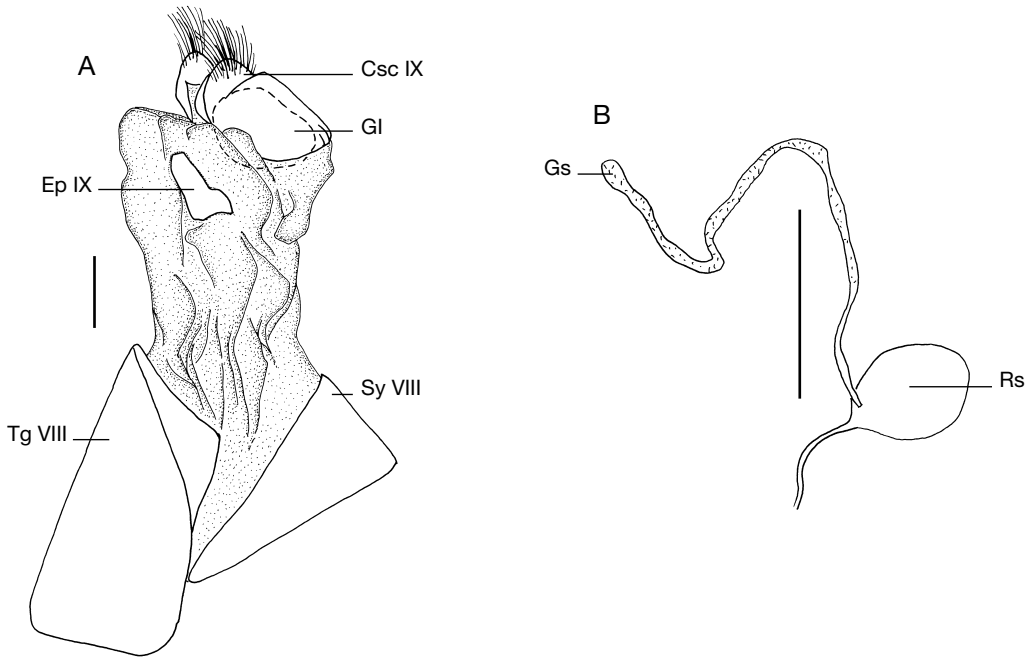


FIG. 25. — Genitalia externes de *Pachypus candidae* Latreille, 1786 ; **A**, genitalia externes, vue latérale ; **B**, détail de la spermathèque. Échelles : 0,5 mm.

l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale de grande taille, grossièrement ovale, convexe et portant une vingtaine de soies allongées à la marge ventrale ; partie coxale grossièrement triangulaire, terminée au bord apical par une carène très fortement sclérifiée portant une vingtaine de soies très allongées. Présence d'une échancrure membraneuse à la limite entre parties subcoxale et coxale.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale sacculiforme, large et profonde. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites IX à hauteur de la partie coxale, anus au niveau d'un repli membraneux situé en arrière du tergite IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, avec l'extrémité antérieure assez courte, tubuliforme, l'extrémité fortement coudée en arrière. Bourse copulatrice membraneuse, très allongée et étroite. Oviducte tubuliforme et allongé. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, allongé. Insertion sur le vagin à la base de la bourse copulatrice par un canal allongé (quatre fois la longueur du réceptacle), fortement renflé et contourné à la base. Base du canal fortement dilatée et contournée. Glande de la spermathèque non observée. Une paire de glandes accessoires bilobées, insérées à la base du vagin de chaque côté : lobe ventral petit et blanchâtre ; lobe latéral plus grand et jaunâtre.

Phaenomeris decorata Reiche, 1869

(Fig. 26)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile et prolongé en arrière par un postpleurite médian et bifide encadré par deux aires sclérifiées plus ou moins fusiformes aux contours irréguliers.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX grossièrement rectangulaire, glabre, avec les angles postérieurs largement arrondis et une zone médiane faiblement sclérifiée. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites ovalaires et de petite taille. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, réduits à l'état de coxosubcoxites bien sclérifiés, portant à l'extrémité subcoxale et coxale des soies allongées et nombreuses. Présence d'une échancrure membraneuse assez large au bord interne du coxosubcoxite IX, délimitant la partie coxale et subcoxale du gonopode.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale sacculiforme, large et profonde. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites IX à hauteur de la partie coxale, anus au niveau d'un repli membraneux situé en arrière du tergite IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure allongée, tubuliforme, à paroi épaisse et replissée.

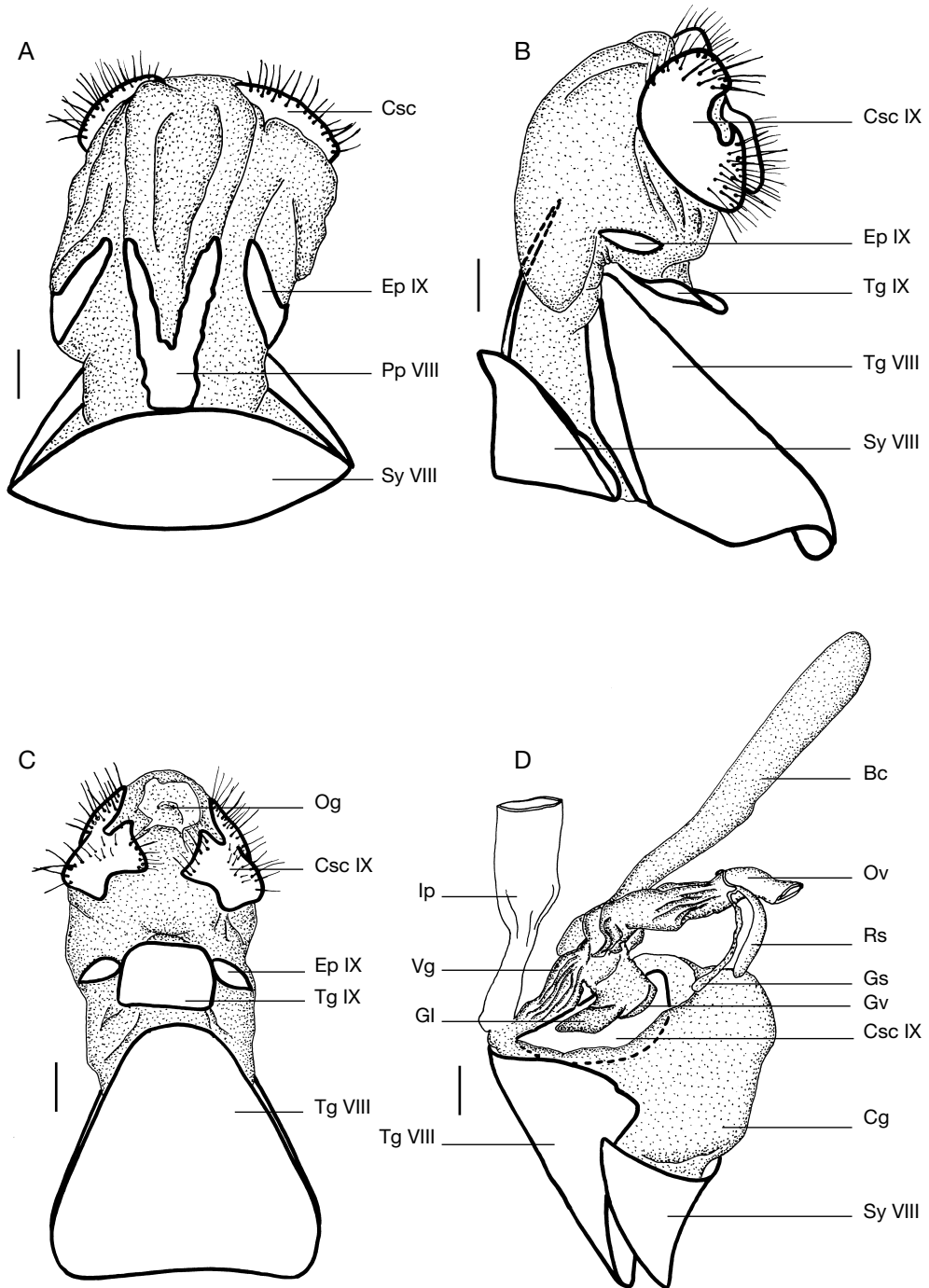


FIG. 26. — Genitalia externes de *Phaenomeris decorata* Reiche, 1869 ; **A**, genitalia externes, vue ventrale ; **B**, genitalia externes, vue latérale ; **C**, genitalia externes, vue dorsale ; **D**, genitalia internes, vue latérale. Échelles : 0,5 mm.

Bourse copulatrice membraneuse, très allongée et étroite. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, allongé. Insertion par un canal court (une demie fois la longueur du réceptacle) et étroit sur le vagin. Glande de la spermathèque assez allongée (une fois et demie la longueur du réceptacle), tubuliforme et insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires, bilobées, jaunâtres, insérées à la base de chaque côté du vagin.

Famille GLAPHYRIDAE Lacordaire, 1856

Eulasia papaveris (Sturm, 1843) (Fig. 27A, B, D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile prolongé en arrière par un postpleurite entier, médian, faiblement sclérifié.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites assez petits, quadrangulaires, portant des soies allongées. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites grossièrement triangulaires, légèrement échancrés au bord ventral, convexes, portant quelques soies allongées. Hémitergites et épipleurites IX largement fusionnés. Gonopodes IX dimères, couverts sur toute leur surface de soies allongées : coxosubcoxite de grande taille, élargi et quadrangulaire dans la partie subcoxale, allongé et étroit dans la partie coxale avec à l'extrémité un plateau circulaire (cavité coxale) sur lequel vient s'articuler le style ; style petit, digitiforme, portant une dizaine de soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre les deux coxosubcoxites IX à hauteur de la partie subcoxale, anus sous un repli membraneux soutenu par les deux hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, terminé par deux lobes assez larges. Oviducte tubuliforme et allongé. Réceptacle séminal sclérifié, en forme de crochet avec l'apex arrondi. Insertion à l'extrémité du vagin entre les deux lobes. Glande de la spermathèque allongée (deux fois la longueur du réceptacle), membraneuse et ovoïde. Canal membraneux au départ de la glande, puis sclérifié dans sa moitié basale avec une zone ampulnaire au milieu. Insertion au sommet du réceptacle.

Glaphyrus micans Faldermann, 1835 (Figs 2E, F ; 27E ; 28A-C, H ; 41A)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile. Épipleurites VIII non fusionnés ventralement, séparés par une aire membraneuse étroite, et prolongés chacun par un postpleurite faiblement sclérifié.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite et dorsopleurites IX soudés, formant un arceau grossièrement trapézoïdal, légèrement arqué, portant des soies courtes de chaque côté de la zone tergale. Gonopodes IX dimères composés d'un coxosubcoxite et d'un style. Coxosubcoxite de grande taille, de forme complexe avec une échancrure au bord interne, l'apex élargi et cylindrique. Présence de soies allongées à l'apex et sur le bord interne du coxosubcoxite associées à quelques soies plus courtes sur la moitié externe du coxosubcoxite ; style petit, digitiforme, portant à l'apex trois ou quatre soies allongées, articulé au sommet du coxosubcoxite IX au niveau d'une cavité circulaire (cavité coxale). Plaque sous-anale bien sclérifiée avec au milieu deux fossettes assez larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre les deux coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les deux hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure large à la base et progressivement rétrécie vers la jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, avec des impressions circulaires. Insertion par un canal allongé sur le lobe ventral. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, allongée (six fois la longueur du réceptacle). Canal de la glande membraneux, allongé, inséré sur une ampoule membraneuse à la base du réceptacle.

Glaphyrus serratulae (Fabricius, 1792) (Figs 27C ; 28E, G)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile. Épipleurites VIII non fusionnés, séparés par une aire membraneuse étroite et prolongés chacun par un postpleurite faiblement sclérifié.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX grossièrement trapézoïdal, convexe, portant des soies courtes de chaque côté. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites IX grossièrement triangulaires, convexes, portant cinq ou six soies courtes au niveau du bord dorsal en arrière de l'articulation tergopleurale. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX dimères composé d'un coxosubcoxite et d'un style. Coxosubcoxite de grande taille, très grossièrement triangulaire et convexe, la partie coxale étroite et grossièrement cylindrique. Présence de soies allongées sur l'arête interne, la moitié dorsale et l'apex. Style petit, digitiforme, portant quelques soies allongées à l'apex et articulé au sommet du coxosubcoxite IX dans une cavité circulaire (cavité coxale). Plaque sous-anale bien sclérifiée présentant un sillon transversal individualisant une partie dorsale grossièrement rectangulaire et une partie ventrale largement échancrée au bord externe.

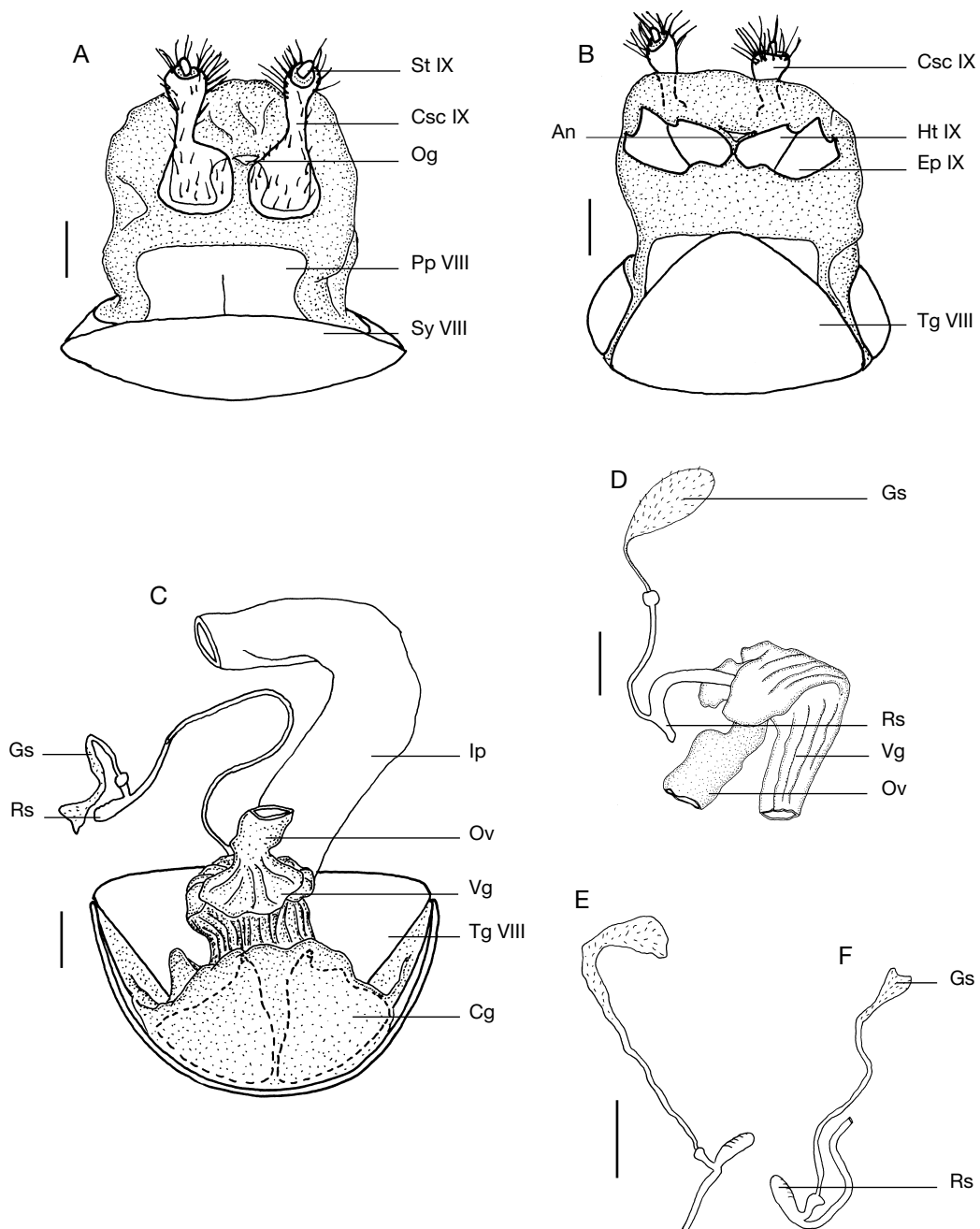


FIG. 27. — Genitalia de Glaphyridae ; **A, B**, *Eulasia papaveris* (Sturm, 1843), genitalia externes ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue dorsale ; **C**, *Glaphyrus serratulae* (Fabricius, 1792), genitalia internes, vue ventrale ; **D**, *Eulasia papaveris* (Sturm, 1843), genitalia internes, vue ventrale ; **E**, *Glaphyrus micans* Faldermann, 1835, détail de la spermatheque ; **F, G**, *variens* Ménétriers, 1836, détail de la spermatheque. Échelles : 0,5 mm.

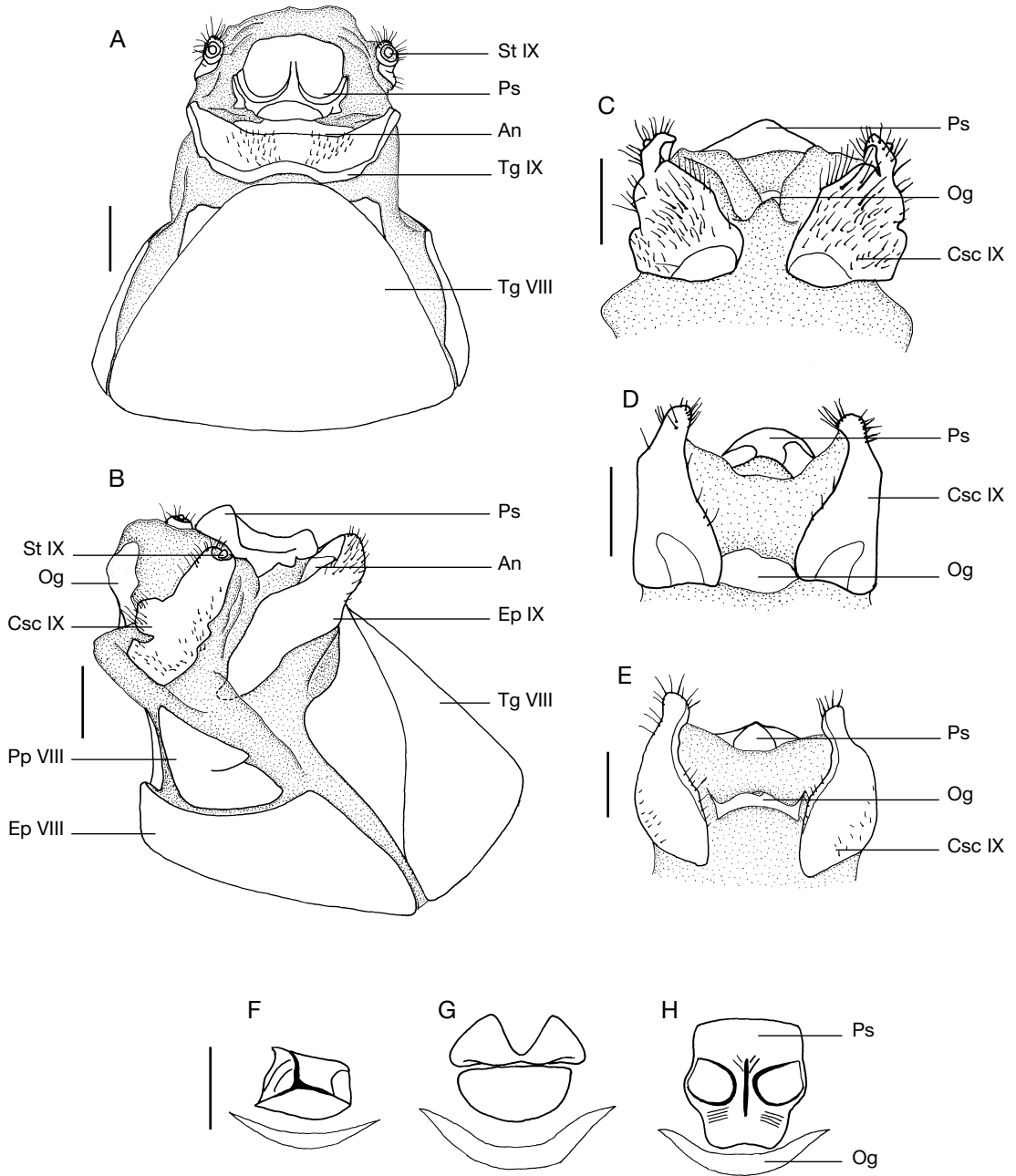


FIG. 28. — Genitalia de Glaphyridae ; **A-C, H**, *Glaphyrus micans* Faldermann, 1835 ; **A**, genitalia externes, vue dorsale ; **B**, genitalia externes, vue latérale ; **C**, détail des coxosubcoxites ; **H**, plaque sous-anale ; **D**, *G. varians* Ménétriers, 1836, détail des coxosubcoxites ; **E, G**, *G. serratulae* (Fabricius, 1792) ; **E**, détail des coxosubcoxites ; **G**, plaque sous-anale ; **F**, *G. varians* Ménétriers, 1836, plaque sous-anale. Échelles : 0,5 mm.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites IX à hauteur de la partie subcoxale, anus sous un repli membraneux soutenu par les deux hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure large à la base et progressivement rétrécie à sa jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, court. Insertion par un canal allongé sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (quatre fois la longueur du réceptacle), grossièrement bilobée à l'extrémité. Canal membraneux, allongé, se prolongeant par une ampoule insérée à la base du réceptacle.

Glaphyrus varians Ménétriers, 1836
(Figs 27F ; 28D, F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile. Épipleurites VIII non fusionnés, séparés par une aire membraneuse étroite.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX grossièrement trapézoïdal, légèrement arqué, portant des soies courtes de chaque côté. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites assez grands, triangulaires et convexes. Articulations tergo-pleurales étroites. Sclérification partielle de la membrane unissant tergite et épipleurites IX observée chez quelques individus. Gonopodes IX dimères composés d'un coxosubcoxite et d'un style. Coxosubcoxite de grande taille, très grossièrement triangulaire, la base mal sclérifiée, l'apex élargi et circulaire. Présence de soies allongées à l'apex, quelques soies plus courtes sur l'arête interne ; style petit, digitiforme, portant trois ou quatre soies allongées à l'apex et articulé au sommet du coxosubcoxite IX. Plaque sous-anale mal sclérifiée, de forme grossièrement pyramidale.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les deux coxosubcoxites IX à la base de la partie coxale, anus sous un repli membraneux soutenu par les deux hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure large à la base et progressivement rétrécie à sa jonction avec l'oviducte. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, court, tubuliforme. Insertion par un canal allongé sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (six fois la longueur du réceptacle), cordiforme. Canal membraneux, allongé, inséré sur une ampoule membraneuse à la base du réceptacle.

Famille MELOLONTHIDAE MacLeay, 1819
Sous-famille MELOLONTHINAE MacLeay, 1819

Amphimallon majale (Razoum, 1789)
(Fig. 4)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites grossièrement rectangulaires, de grande taille et faiblement sclérifiés. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, arrondi et convexe, faiblement sclérifié, glabre ; coxite plus petit, grossièrement triangulaire, portant quatre ou cinq soies allongées sur l'arête externe. Articulations coxosubcoxales étroites.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus entre les dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure très large à la base, rétrécie et coudée avant sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sphérique et volumineuse. Oviducte tubuliforme et assez court. Réceptacle séminal membraneux, court et sacculiforme. Insertion par un canal allongé (une fois et demie la longueur du réceptacle) sur le vagin un peu en avant de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque allongée (trois fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires bilobées, insérées à la base du vagin de chaque côté : lobe latéral de grande taille et brunâtre ; lobe ventral plus petit et clair.

Hoplosternus japonicum Burmeister, 1855

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites petits et triangulaires. Gonopodes IX dimères : subcoxite de très grande taille, grossièrement triangulaire, convexe portant au niveau de l'arête postérieure une vingtaine de soies allongées ; coxite beaucoup plus petit, formant une petite lamelle arquée, faiblement sclérifiée, cachée dans un repli membraneux situé sous le sommet du subcoxite IX, et portant trois ou quatre soies très courtes. Articulations coxosubcoxales très larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les subcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure large à la base puis rétrécie et coudée avant sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sphérique et volumineuse. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux sacculiforme. Insertion par un canal membraneux assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin en avant de la jonction avec l'oviducte. Glande de la spermathèque membraneuse, très grande (huit fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, régulièrement élargie de la

base à l'apex et insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires bilobées insérées à la base du vagin de chaque côté : lobe latéral de grande taille, ovale, brun foncé ; lobe médian plus petit, sacculiforme et clair.

Melolontha melolontha (Linnaeus, 1758)
(Fig. 29)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites de très petite taille et grossièrement triangulaires. Gonopodes IX dimères : subcoxite de très grande taille, subtriangulaire, convexe, portant au niveau de l'arête postérieure une quinzaine de soies allongées ; coxite beaucoup plus petit, formant une petite lamelle triangulaire, faiblement sclérifiée, portant une ou deux soies très courtes. Articulations coxosubcoxales très larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre les subcoxites IX, anus sous un repli membraneux situé en dessous des dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme et allongée. Bourse copulatrice sphérique et volumineuse. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, légèrement élargi au milieu. Insertion par un canal membraneux assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur un fort repli membraneux de l'extrémité antérieure du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, très grande (quatre fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, élargie de la base à l'apex, insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires bilobées insérées à la base du vagin de chaque côté : lobe latéral de grande taille, ovale, foncé ; lobe médian plus petit, sacculiforme et clair.

Polyphylla decemlineata (Say, 1823)
(Figs 6A, B ; 30)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits et grossièrement triangulaires. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, portant quatre ou cinq soies allongées au niveau de leur arête postérieure. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, triangulaire, assez faiblement sclérifiée, avec au sommet une vingtaine de soies très inégales ; coxite assez grand, hémicirculaire, l'arête postérieure fortement sclérifiée

portant cinq soies inégales. Articulations coxosubcoxales très larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure assez large et tubuliforme. Bourse copulatrice allongée, volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme et allongé. Insertion par un canal membraneux assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin, un peu en avant de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, très grande (quatre fois la longueur du réceptacle), sacculiforme et allongée. Insertion à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires bilobées, insérées à la base du vagin de chaque côté : lobe latéral de grande taille, sacculiforme et brunâtre ; lobe ventral plus petit, cupuliforme et clair.

Polyphylla fullo (Linnaeus, 1758)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, faiblement sclérifiés sur les contours, allongés et étroits. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, faiblement sclérifiés sur les contours, grossièrement triangulaires. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, ovale, assez faiblement sclérifiée, avec des soies inégales et éparées ; coxite assez grand, hémicirculaire, l'arête postérieure fortement sclérifiée portant une dizaine de soies inégales. Articulations coxosubcoxales très larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure assez large, tubuliforme, droite. Bourse copulatrice allongée, sacculiforme et très volumineuse. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme et allongé. Insertion par un canal membraneux assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin en avant de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, très grande (trois fois et demie la longueur du réceptacle), sacculiforme, allongée, élargie régulièrement de la base à l'apex. Insertion à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires bilobées, insérées à la base du vagin de chaque côté : lobe latéral de grande taille, cupuliforme et brunâtre ; lobe ventral plus petit, sacculiforme et plus clair.

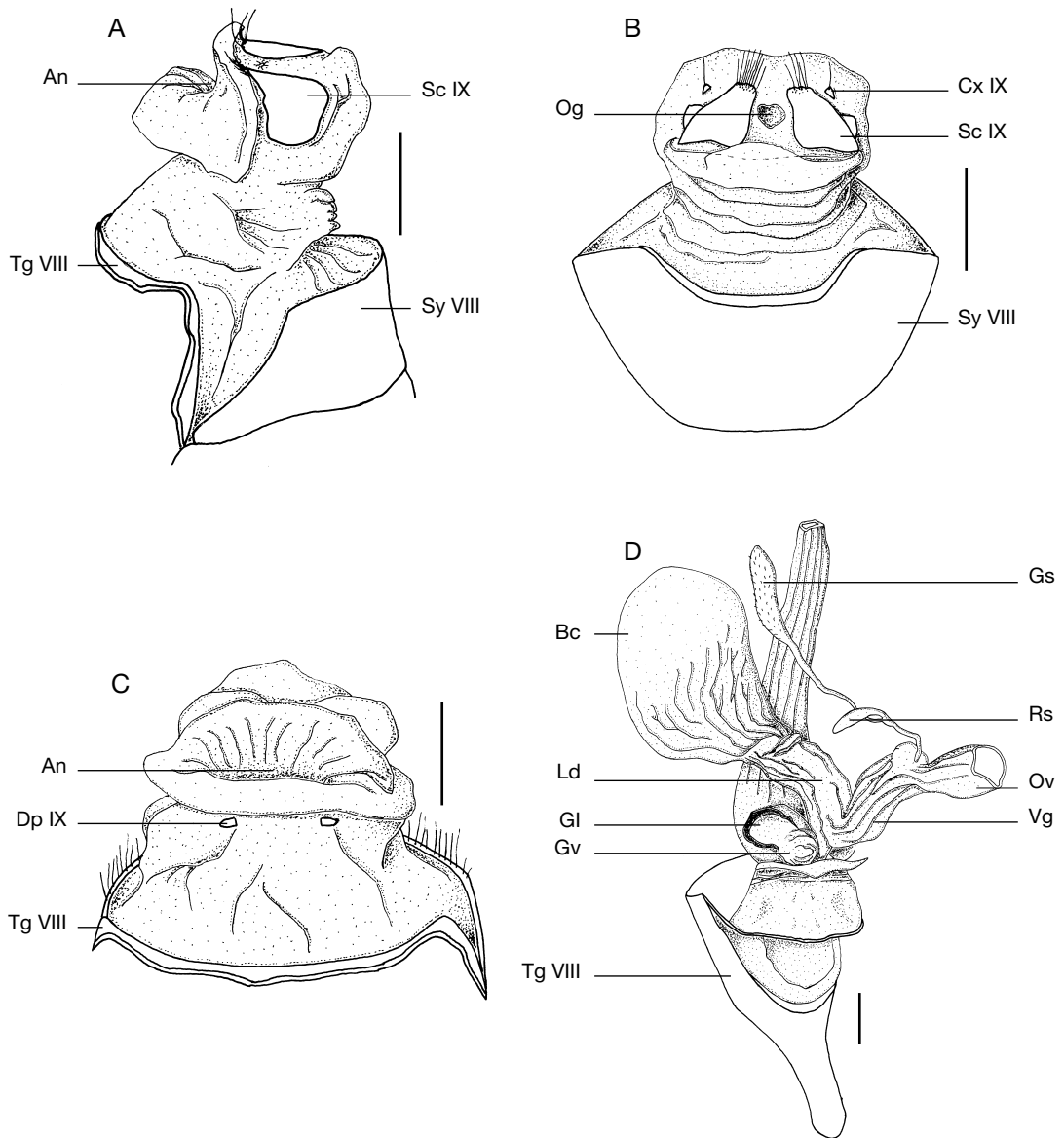


FIG. 29. — Genitalia de *Melolontha melolontha* (Linnaeus, 1758) ; **A**, genitalia externes, vue latérale ; **B**, genitalia externes, vue ventrale ; **C**, genitalia externes, vue dorsale ; **D**, genitalia internes, vue latéroventrale. Échelles : 0,5 mm.

Proagosternus sicardi Dewailly, 1950

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites de très petite taille, étroits et allongés. Gonopodes IX dimères : subcoxites de très grande taille, hémicirculaires et

convexes, portant au niveau du bord interne six à huit soies allongées ; coxites beaucoup plus petits, fusionnés par leur bord interne et formant une plaque médiane et bilobée, chaque lobe portant huit à dix soies allongées. Articulations coxosubcoxales très larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les subcoxites IX,

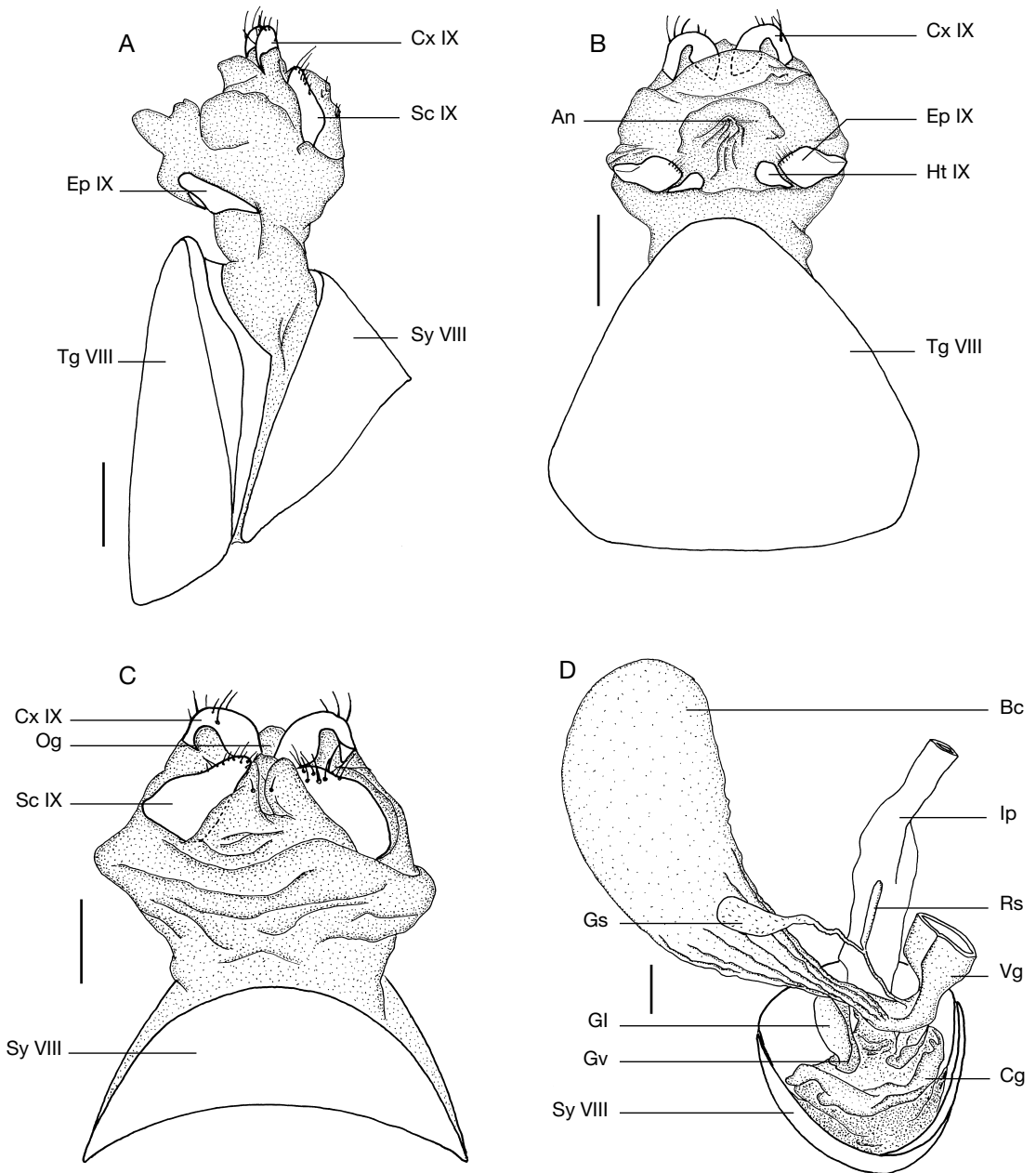


FIG. 30. — Genitalia de *Polyphylla decemlineata* (Say, 1823) ; **A**, genitalia externes, vue latérale ; **B**, genitalia externes, vue dorsale ; **C**, genitalia externes, vue ventrale ; **D**, genitalia internes, vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

anus sous un repli membraneux situé en dessous des dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme et allongée. Bourse copulatrice sphérique et volumineuse. Oviducte tubuliforme et

court. Réceptacle séminale membraneux, tubuliforme, allongé. Insertion par un canal membraneux assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin un peu en avant de la bourse copulatrice. Glande de la

spermathèque membraneuse, très grande (quatre fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, régulièrement élargie de la base à l'apex, insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires cupuliformes insérées à la base du vagin de chaque côté.

Rhizotrogus aestivus (Olivier, 1789)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites grossièrement triangulaires, étroits et allongés. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites aux contours faiblement sclérifiés, grossièrement rectangulaires. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, faiblement sclérifié, grossièrement ovulaire et convexe, avec deux lobes saillants au bord interne ; coxite beaucoup plus petit, formant une petite lamelle avec l'apex qui est arrondi et porte cinq ou six soies allongées. Articulations coxo-subcoxales étroites.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les subcoxites et les coxites IX, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure très large à la base puis rétrécie avant sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sphérique et volumineuse. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, de grande taille, sacculiforme. Insertion par un canal membraneux court (trois fois moins long que le réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, grande (deux fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires bilobées, insérées à la base du vagin de chaque côté : lobe latéral de grande taille ; lobe ventral plus petit.

Rhizotrogus marginipes Mulsant, 1842

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites grossièrement triangulaires, étroits et allongés. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites aux contours faiblement sclérifiés, grossièrement rectangulaires. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, grossièrement triangulaire et convexe, faiblement sclérifié, portant à l'angle apical cinq soies allongées ; coxite beaucoup plus petit, formant une petite lamelle fortement sclérifiée au niveau de la carène apicale qui est arrondie et porte quatre ou cinq soies allongées. Articulations coxo-subcoxales larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure très large à la base puis rétrécie et coudée avant sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sphérique et volumineuse. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, de grande taille, sacculiforme. Insertion par un canal membraneux allongé sur le vagin en avant de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, grande (deux fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée au tiers basal du réceptacle. Une paire de glandes accessoires bilobées insérées à la base du vagin de chaque côté : lobe latéral de grande taille et brunâtre ; lobe ventral plus petit et clair.

Sous-famille PACHYDEMINAE Burmeister, 1855

Elaphocera tangeriana Kraatz, 1888

(Figs 5B ; 31A-D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites en forme de croissant allongé, de grande taille, faiblement sclérifiés. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxo-subcoxites : partie subcoxale de grande taille, grossièrement ovulaire et convexe, portant des soies éparses sur le disque, plus dense à l'angle apical ; partie coxale plus petite, grossièrement triangulaire, portant de nombreuses soies à l'apex. Coxite fusionné par son bord externe au sommet du subcoxite, la zone de fusion soulignée par une profonde échancrure membraneuse au bord interne.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les coxo-subcoxites IX, anus sous le repli membraneux soutenu par les dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme, allongée et droite. Bourse copulatrice sphérique et volumineuse. Oviducte tubuliforme et allongé. Réceptacle séminal membraneux et sacculiforme. Insertion par un canal membraneux allongé (trois fois et demie la longueur du réceptacle) sur le vagin en avant de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, tubuliforme, assez courte (une fois la longueur du réceptacle), insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires sacculiformes insérées à la base du vagin de chaque côté. Présence d'un sclérite réniforme de petite taille à la face ventrale de chaque glande.

Pachydema carthaginensis Rambur, 1843

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites de grande taille et grossièrement triangulaires. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, grossièrement ovale et convexe, portant des soies allongées au niveau des bords interne et postérieur ; coxite beaucoup plus petit, grossièrement ovale, glabre. Articulations coxosubcoxales larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus sous le repli membraneux soutenu par les dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme, droite et allongée. Bourse copulatrice sphérique et volumineuse. Oviducte tubuliforme et assez long. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme et renflée à l'extrémité. Insertion par un canal membraneux court (une fois la longueur du réceptacle) à la base du lobe ventral du vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, tubuliforme, assez courte (une fois la longueur du réceptacle), insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires sacculiformes, fusionnées ventralement et débouchant à la base du vagin.

Sous-famille SERICINAE Burmeister, 1855

Serica brunnea (Linnaeus, 1758)
(Fig. 31E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'une pièce lamellaire grossièrement rectangulaire, mobile dans la cavité anogénitale et prolongée de chaque côté par une épine allongée. Gonopodes IX monomères ayant la forme d'une raquette quadrangulaire, convexe, portant sur la moitié interne des soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites IX, anus sous le tergite IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure très large à la base puis rétrécie et coudée avant sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice membraneuse, de grande taille, sphérique. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, légèrement coudé. Insertion par un canal membraneux assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin en avant de la jonction avec la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, grande (deux fois la longueur du réceptacle), sacculiforme. Insertion sur le réceptacle au niveau du quart basal. Une paire de glandes accessoires fusionnées, formant quatre lobes digités et débouchant à la base du vagin côté ventral.

Famille RUTELIDAE MacLeay, 1819
Sous-famille RUTELINAE MacLeay, 1819

Pelidnota strigosa (Castelnau, 1840)
(Fig. 33A, B)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites de petite taille, allongés et étroits, aux contours faiblement sclérifiés. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites grossièrement losangiques, faiblement sclérifiés au bord interne. Articulations tergopleurales très larges. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, grossièrement triangulaire, faiblement sclérifié, portant une quinzaine de soies allongées à l'angle apical qui est légèrement saillant ; coxite de grande taille, formant une lamelle ogivale fortement sclérifiée sur son bord postérieur qui porte une brosse de soies allongées. Articulations coxosubcoxales larges. Présence d'un post-sympleurite formant une plaque ovale et gibbeuse, mal sclérifiée et articulée étroitement au bord postérieur du sympleurite VIII.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les subcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure ampuliforme. Bourse copulatrice sacculiforme et volumineuse. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme et terminé par une ampoule sphérique. Insertion par un canal court (deux fois moins long que le réceptacle séminal) sur le vagin en avant de la jonction avec la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, grande (six fois la longueur du réceptacle), tubuliforme et allongée, insérée à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires débouchant à la base du vagin : glandes latérales de grande taille, sacculiformes et brunâtres ; glandes ventrales plus petites, cupuliformes et claires.

Peltonotus morio Burmeister, 1847
(Fig. 33C)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites de petite taille, allongés et étroits, mal sclérifiés sur les contours. Épipleurites IX de grande taille réduits à l'état de dorsopleurites grossièrement triangulaires. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale de grande taille, grossièrement arrondie, faiblement sclérifiée, portant quelques soies courtes au bord interne ; partie coxale plus petite, formant une lamelle

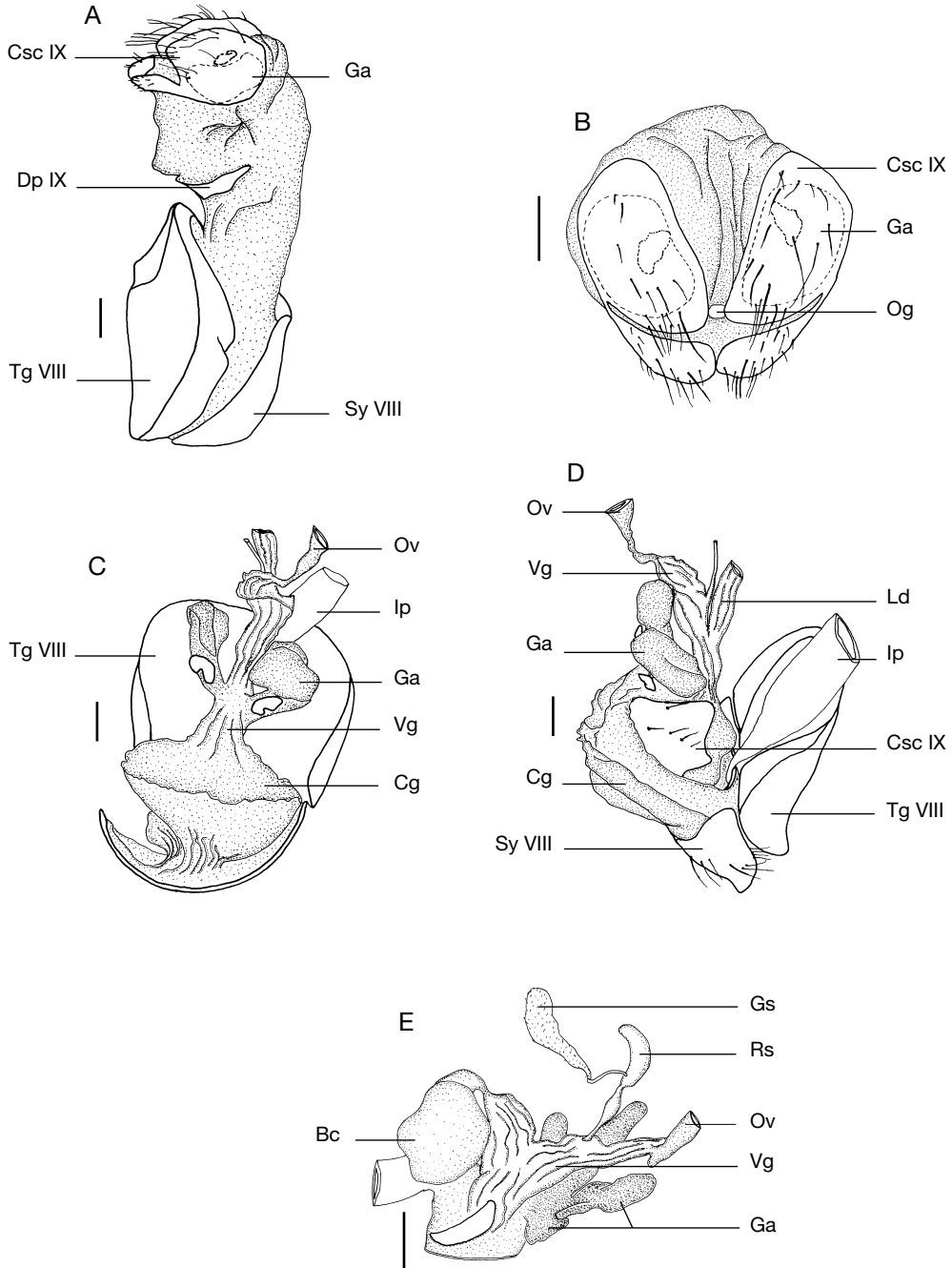


FIG. 31. — Genitalia de Melolonthidae ; **A-D**, *Elaphocera tangeriana* Kraatz, 1888 ; **A**, genitalia externes, vue latérale ; **B**, genitalia externes, vue caudale ; **C**, genitalia internes, vue ventrale ; **D**, genitalia internes, vue latérale ; **E**, *Serica brunnea* (Linnaeus, 1758), genitalia internes, vue latérale. Échelles : 0,5 mm.

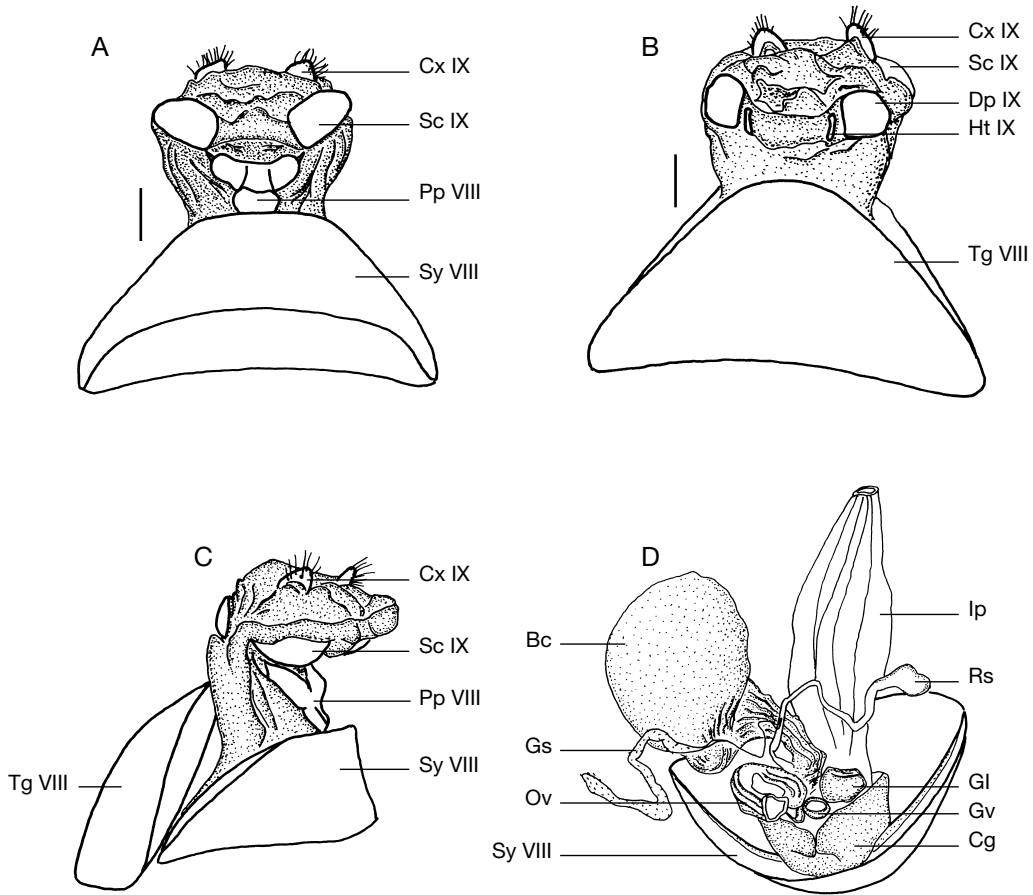


FIG. 32. — Genitalia de *Rutela lineola* (Linnaeus, 1767) ; **A**, genitalia externes, vue ventrale ; **B**, genitalia externes, vue dorsale ; **C**, genitalia externes, vue latérale ; **D**, genitalia internes, vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

hémisphérique et échancrée au bord interne, avec une brosse de soies allongées sur l'arête postérieure.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les subcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure fortement ampuliforme. Bourse copulatrice allongée, volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et allongé. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, renflé à l'extrémité. Insertion par un canal court (quatre fois moins long que le réceptacle) sur un entonnoir sclérifié à la face dorsale du vagin en avant de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, grande (deux fois la longueur du réceptacle), sacculiforme et allongée, régulièrement élargie de la base à l'apex, insérée à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires débouchant à la base du vagin :

glandes latérales cupuliformes et brunâtres ; glandes ventrales cupuliformes et claires.

Phyllopertha horticola (Linnaeus, 1758)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites, de grande taille, en forme de raquette avec la partie coxale portant des soies nombreuses et allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par le tergite VIII. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme, allongée, régulièrement rétrécie

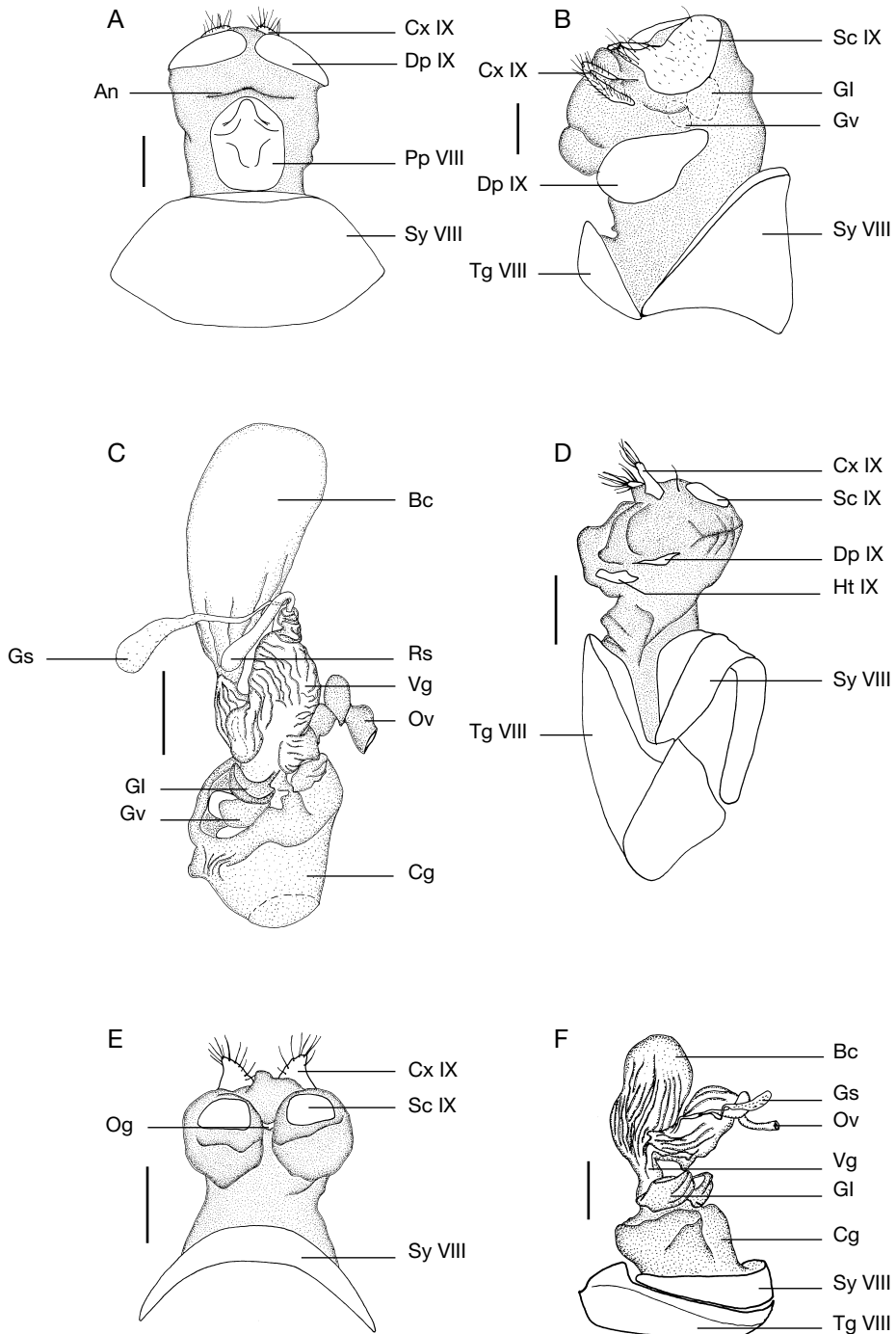


FIG. 33. — Genitalia de Rutelidae ; **A, B**, *Pelidnota strigosa* (Castelnau, 1840), genitalia externes ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue latérale ; **C**, *Peltonotus morio* Burmeister, 1847, genitalia internes, vue latéroventrale ; **D-F**, *Hoplia farinosa* (Linnaeus, 1761) ; **D**, genitalia externes, vue latérale ; **E**, genitalia externes, vue ventrale ; **F**, genitalia internes, vue latérale. Échelles : 0,5 mm.

de la base jusqu'à la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et allongé. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, très court et coudé. Insertion par un canal court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin en avant de la jonction avec la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, très grande (10 fois la longueur du réceptacle), tubuliforme et allongée, terminée par une chambre sphérique. Insertion de la glande à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires bilobées insérées à la base du vagin de chaque côté : glandes latérales grandes, sacculiformes et brunâtres ; glandes ventrales petites, sacculiformes et claires.

Rutela lineola (Linnaeus, 1767)

(Fig. 32)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites de petite taille, allongés et étroits, faiblement sclérifiés sur les contours. Épipleurites IX de grande taille réduits à l'état de dorsopleurites grossièrement carrés et faiblement sclérifiés au bord interne. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, grossièrement triangulaire, convexe, portant une dizaine de soies allongées à l'angle apical et quelques soies très courtes sur l'angle externe ; coxite de petite taille, ayant la forme d'une lamelle hémicirculaire, bien sclérifiée sur son bord postérieur et portant une vingtaine de soies inégales. Articulations coxosubcoxales larges. Présence d'un postpleurite, en forme de T, fortement sclérifié et articulé étroitement au bord postérieur du sympleurite VIII.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les subcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme et allongée. Bourse copulatrice allongée, volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, allongé, dilaté à l'apex. Insertion par un canal court (quatre fois moins long que le réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (une fois et demie la longueur du réceptacle), tubuliforme et progressivement élargie de la base à l'apex. Insertion à la base de la spermathèque. Deux paires de glandes accessoires débouchant à la base du vagin de chaque côté : glandes latérales de grande taille, sacculiformes et brunâtres ; glandes ventrales plus petites, cupuliformes et claires.

Sous-famille HOPLIINAE Latreille, 1829

Hoplia coerulea (Drury, 1773)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites de petite taille, allongés et étroits, faiblement sclérifiés sur les contours, grossièrement rectangulaires. Épipleurites IX très petits, réduits à l'état de dorsopleurites aux contours très faiblement sclérifiés, grossièrement triangulaires. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, arrondi et convexe, faiblement sclérifié ; coxite plus petit, formant une lamelle triangulaire, bien sclérifiée et portant vingt soies allongées sur l'arête postérieure. Articulations coxosubcoxales larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les subcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure ampuliforme brusquement rétrécie avant la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée, volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et allongé. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme et arqué. Insertion par un canal court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (deux fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, régulièrement élargie de la base à l'apex. Insertion à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires très grandes, cupuliformes, insérées à la base du vagin.

Hoplia farinosa (Linnaeus, 1761)

(Fig. 33D-F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites de petite taille, allongés et étroits, faiblement sclérifiés sur les contours. Épipleurites IX très petits réduits à l'état de dorsopleurites aux contours faiblement sclérifiés. Articulations tergopleurales très larges. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, grossièrement ovale, faiblement sclérifié, portant quelques spicules éparses ; coxite plus petit, formant une lamelle triangulaire bien sclérifiée portant sept à 12 soies allongées sur l'arête postérieure. Articulations coxosubcoxales larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les subcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure ampuliforme puis brusquement rétrécie avant sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée, volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et allongé. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme et arqué. Insertion par un canal court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la

spermathèque membraneuse, allongée (deux fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, régulièrement élargie de la base à l'apex. Insertion à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires de grande taille, cupuliformes, débouchant à la base du vagin.

Odontoplia alluaudi Fairmaire, 1897

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites de grande taille et grossièrement rectangulaires. Épipleurites IX de grande taille, réduits à l'état de dorsopleurites grossièrement triangulaires. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, fortement sclérifié sur le bord interne, grossièrement quadrangulaire avec l'angle postérieur interne saillant ; coxite plus petit, formant une lamelle triangulaire bien sclérifiée portant une vingtaine de soies allongées sur l'arête postérieure. Articulations coxosubcoxales larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre les subcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme, progressivement rétrécie de la base jusqu'à la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée, sacculiforme et de petite taille. Oviducte tubuliforme et allongé. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme et faiblement arqué. Insertion par un canal allongé (deux fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (une fois et demie la longueur du réceptacle), sacculiforme, régulièrement élargie de la base à l'apex. Insertion à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires très grandes, cupuliformes, débouchant dans un repli ventral à la base du vagin.

Pachycnema squamosa Burmeister, 1844

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites grossièrement rectangulaires. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites triangulaires et faiblement sclérifiés. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, grossièrement triangulaire, faiblement sclérifié ; coxite de petite taille, arrondi, portant 23 à 25 soies allongées au niveau de l'arête postérieure. Articulations coxosubcoxales larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus entre les hémitergites IX. Vagin mem-

braneux avec l'extrémité antérieure ampuliforme puis rétrécie brutalement à sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sacculiforme et volumineuse. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme et arqué. Insertion par un long canal fortement torsadé sur le vagin un peu en avant de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée, sacculiforme, insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires blanchâtres, cupuliformes, insérées à la base du vagin.

Famille EUCHIRIDAE Burmeister, 1840

Cheirotonus parryi Gray, 1848

(Fig. 34D, E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Hémitergites IX grands, faiblement sclérifiés aux bords interne et externe, étroits et allongés. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, faiblement sclérifiés sur les bords interne et externe, de forme grossièrement triangulaire et convexes. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites de grande taille, fortement sclérifiés, les parties subcoxales et coxales formant deux lobes saillants séparées au bord interne par une échancrure profonde. Lobe coxal portant des soies allongées.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé sous un repli membraneux situé entre les coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par le tergite IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme, coudée en arrière, à paroi épaisse et replissée. Bourse copulatrice volumineuse et sphérique. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme et régulièrement élargie jusqu'à l'apex. Insertion par un canal membraneux assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (une fois et demie la longueur du réceptacle), fortement dilatée vers l'extrémité qui est sphérique. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin de chaque côté : glandes latérales plus grosses, de forme irrégulière, brunâtres ; glandes ventrales de petite taille, cupuliformes et claires.

Euchirus longimanus (Linnaeus, 1758)

(Fig. 34A-C)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX grand, trapézoïdal, faiblement sclérifié au milieu. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, faiblement sclérifiés sur les bords internes et externes, de forme grossièrement quadrangulaires et convexes. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites de grande taille, bien sclérifiés, avec au bord interne une échancrure profonde individualisant deux lobes portant chacun de nombreuses soies. Lobe coxal plus petit avec des soies plus longues.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé sous un repli membraneux situé entre les coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par le tergite IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme, droite, à paroi épaisse et replissée. Bourse copulatrice sacculiforme, volumineuse, presque sphérique. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme et régulièrement élargi de la base jusqu'à l'apex. Insertion par un canal membraneux assez court (une demie fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, plus grande (une fois et demie la longueur du réceptacle), fortement dilatée vers l'extrémité qui est ovoïde. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes latérales plus grosses, cupuliformes, brunâtres ; glandes ventrales de petite taille, cupuliformes et claires.

Propomacrus bimucronatus (Pallas, 1781)
(Fig. 34F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, faiblement sclérifiés sur les contours, en forme de croissant. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, faiblement sclérifiés sur les bords internes et externes, de forme grossièrement triangulaire et convexes. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites de grande taille, bien sclérifiés, très convexes, avec deux lobes saillants séparés par une échancrure profonde marquant la limite entre subcoxite et coxite. Présence de soies courtes sur toute la surface du coxosubcoxite, associées à des soies allongées au niveau des lobes.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure tubuliforme et coudée avant la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice sacculi-

forme, volumineuse, presque sphérique. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux avec des impressions circulaires, tubuliforme, régulièrement élargi de la base à l'apex. Insertion par un canal membraneux court (une demie fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (quatre fois la longueur du réceptacle), fortement dilatée vers l'extrémité qui est ovoïde. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes latérales plus grosses, cupuliformes, brunâtres ; glandes ventrales de petite taille, globuleuses et claires.

Famille DYNASTIDAE MacLeay, 1819
Sous-famille CYCLOCEPHALINAE
Burmeister, 1847

Ancognatha atacazo Kirsch, 1885
(Fig. 35A-C)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, faiblement sclérifiés sur les contours, allongés et étroits. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, faiblement sclérifiés sur les contours, de forme grossièrement triangulaire. Articulations tergopleurales assez larges. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, arrondi et convexe, faiblement sclérifié, portant huit à 10 soies allongées au niveau du bord postérieur ; coxite plus petit, hémicirculaire et convexe, plus fortement sclérifié, portant une brosse de soies allongées au niveau de la carène apicale. Articulations subcoxopleurales assez larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus en arrière du repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux à paroi très épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure tubuliforme et droite. Bourse copulatrice allongée, volumineuse, sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux assez allongé (une fois et demie la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, très longue (12 fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, allongée et bifide à l'extrémité. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes ventrales de grande taille, sacculiformes, brunâtres ; glandes médianes de petite taille, cupuliformes et claires.

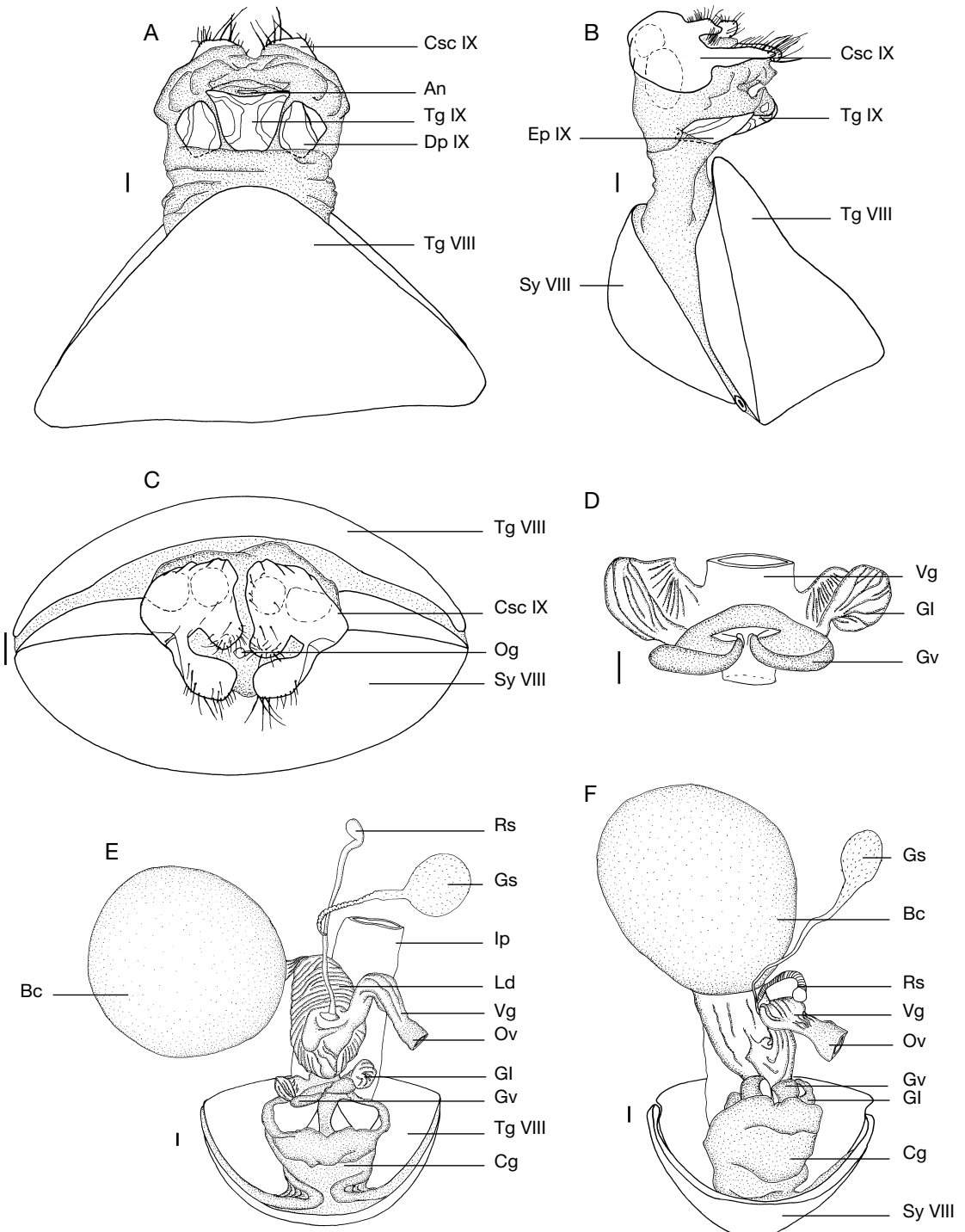


FIG. 34. — Genitalia de Euchiridae ; **A-C**, *Euchirus longimanus* (Linnaeus, 1758), genitalia externes ; **A**, vue dorsale ; **B**, vue latérale ; **C**, vue caudale ; **D, E**, *Cheirotonus parryi* Gray, 1848 ; **D**, glandes accessoires, vue ventrale ; **E**, genitalia internes, vue ventrale ; **F**, *Propomacrus bimucronatus* (Pallas, 1781), genitalia internes, vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

Ancognatha scarabaeoides Erichson, 1847
(Fig. 35D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, faiblement sclérifiés sur les contours, allongés et étroits. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, faiblement sclérifiés sur les contours, de forme grossièrement triangulaires. Articulations tergo-pleurales assez larges. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale de grande taille, ovale et convexe, faiblement sclérifiée, portant au niveau du bord postérieur une quinzaine de soies inégales dont certaines très allongées ; partie coxale plus fortement sclérifiée, petite, grossièrement pyramidale, portant des soies allongées au niveau du bord postérieur et de la base.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus en arrière du repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure tubuliforme, large et droite. Bourse copulatrice allongée, volumineuse, sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, allongé et sacculiforme, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux allongé (deux fois la longueur du réceptacle). Bourse copulatrice allongée, volumineuse, sacculiforme. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (six fois la longueur du réceptacle), sacculiforme et arrondie à l'extrémité. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes latérales de grande taille, arrondies, sombres ; glandes ventrales de petite taille, cupuliformes et claires.

Cyclocephala diluta Erichson, 1847

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, allongés et étroits, faiblement sclérifiés sur les contours. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, faiblement sclérifiés sur les contours, de forme grossièrement rectangulaire. Articulations tergo-pleurales étroites. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, grossièrement triangulaire et convexe, faiblement sclérifié, portant au niveau de l'angle posteroventral 17 à 18 soies assez courtes ; coxite plus petit, plus fortement sclérifié, grossièrement triangulaire avec l'arête apicale arrondie, crenelée, portant une brosse de soies allongées. Articulations subcoxopleurales étroites.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre les subcoxites et coxites IX, anus en arrière du repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure tubuliforme, large et droite. Bourse copulatrice allongée, volumineuse, sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, allongé, sacculiforme, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux assez allongé (deux fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (deux fois la longueur du réceptacle), tubuliforme et élargie vers l'extrémité. Insertion sur le canal de la spermathèque un peu en dessous du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes latérales beaucoup plus grosses, sacculiformes, brunâtres ; glandes ventrales de petite taille, cupuliformes et claires.

Stenocrates laevicollis Kirsch, 1870

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, allongés et étroits, faiblement sclérifiés sur les contours, glabres. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, de forme grossièrement triangulaire, faiblement sclérifiés sur les contours. Articulations tergo-pleurales très larges. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale de grande taille, grossièrement ovale, convexe, faiblement sclérifiée, portant au bord interne sept ou huit soies allongées ; partie coxale plus petite, plus fortement sclérifiée, grossièrement carrée, avec le bord postérieur portant une brosse de soies allongées et denses.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus en arrière du repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure tubuliforme, large et droite. Bourse copulatrice allongée, volumineuse, sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux assez court (une demie fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, très allongée (deux fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, renflée à l'extrémité. Insertion sur le canal de la spermathèque un peu en dessous du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes latérales beaucoup plus grosses, sacculiformes, claires ; glandes ventrales de petite taille, cupuliformes et brunâtres.

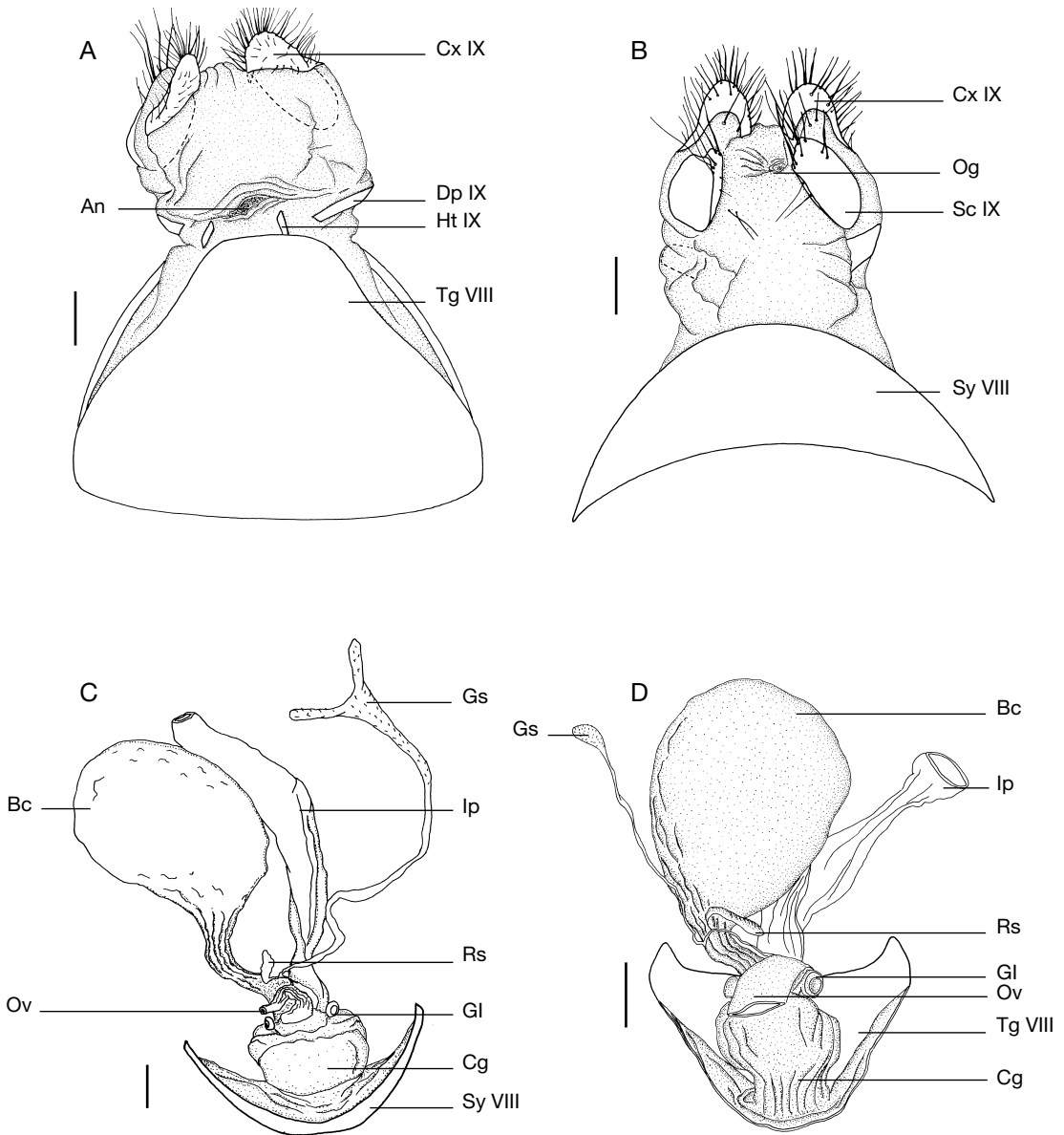


FIG. 35. — Genitalia de Dynastidae ; **A-C**, *Ancognatha atacazo* Kirsch, 1885 ; **A**, genitalia externes, vue dorsale ; **B**, genitalia externes, vue ventrale ; **C**, genitalia internes, vue ventrale ; **D**, *Ancognatha scarabaeoides* Erichson, 1847, genitalia internes, vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

Sous-famille DYNASTINAE MacLeay, 1819

Dynastes hercules (Linnaeus, 1758)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, allongés

et étroits, grossièrement triangulaires. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, de forme grossièrement triangulaire, faiblement scléifiés sur leur contour. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxite : partie subcoxale de grande taille, quadrangulaire avec l'angle apical saillant, faiblement

convexe ; partie coxale plus petite, de forme grossièrement triangulaire, portant une brosse de soies allongées au bord postérieur. Présence d'une échancre étroite et profonde au niveau de la zone de fusion coxosubcoxale.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital entre les coxosubcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure tubuliforme et coudée avant la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée, volumineuse, sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux assez court (une demie fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, très grande (quatre fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, et régulièrement élargie de la base jusqu'à l'apex. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes latérales plus grosses, cupuliformes, brunâtres ; glandes ventrales de petite taille, arrondies et claires.

Golofa eacus Burmeister, 1847

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, de forme grossièrement triangulaire, portant quelques soies très courtes au bord postérieur. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, grossièrement rectangulaire, convexe, avec une moitié interne bien sclérifiée portant de nombreuses soies allongées et une moitié externe faiblement sclérifiée portant des soies plus courtes ; coxite plus petit, de forme grossièrement triangulaire avec l'apex arrondi, portant des soies allongées sur toute sa surface. Articulations coxosubcoxales étroites.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre les coxites et subcoxites IX, anus sous un repli membraneux soutenus par les dorsopleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure tubuliforme. Bourse copulatrice allongée, volumineuse, sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal, tubuliforme, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (deux fois et demie la longueur du réceptacle), sacculiforme. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du

vagin : glandes latérales petites, de forme irrégulière, brunâtres ; glandes ventrales de taille identique, cupuliformes et brunâtres.

Sous-famille HEXODONTINAE Arrow, 1937

Hexodon unicolor Olivier, 1789

(Fig. 36)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, allongés et étroits, subrectangulaires, faiblement sclérifiés. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, ovales et allongés, faiblement sclérifiés. Articulations tergopleurales assez larges. Gonopodes IX dimères : subcoxite de grande taille, ovale, convexe, faiblement sclérifié, portant au bord ventral trois ou quatre soies très courtes ; coxite plus petit, hémicirculaire, fortement sclérifié, portant de nombreuses soies allongées. Articulations coxosubcoxales étroites.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, avec l'extrémité antérieure tubuliforme et droite. Bourse copulatrice allongée, volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal faiblement sclérifié, tubuliforme, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (trois fois et demie la longueur du réceptacle), sacculiforme. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes latérales de grande taille, sacculiformes, brunâtres ; glandes ventrales de petite taille, cupuliformes et claires.

Sous-famille PENTODONTINAE Endrödi, 1969

Phyllognathus excavatus (Forster, 1789)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduits à l'état d'hémitergites petits, triangulaires et étroits. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, de forme grossièrement triangulaire, faiblement sclérifiés sur les contours. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX

dimères : subcoxite de grande taille, arrondi, convexe, faiblement sclérifié, portant des soies très courtes sur toute sa surface ; coxite plus petit, hémicirculaire, convexe, fortement sclérifié, portant de nombreuses soies allongées. Articulations coxosubcoxales étroites.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, avec l'extrémité antérieure tubuliforme et droite. Bourse copulatrice allongée, volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux assez court (une demie fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (une fois et demie la longueur du réceptacle), sacculiforme. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes latérales plus petites, sacculiformes, brunâtres ; glandes ventrales de grande taille, cupuliformes et claires.

Sous-famille ORYCTINAE Burmeister, 1847

Heterogomphus chevrolati Burmeister, 1847
(Fig. 44E, F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX incomplet. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, allongés et étroits, mal sclérifiés sur les contours. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites de grande taille, de forme grossièrement triangulaire, bien sclérifiés. Articulations tergopecterales assez larges. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale de grande taille, arrondie et convexe, faiblement sclérifiée au niveau du bord externe, portant quelques soies courtes sur les bords internes et postérieurs ; partie coxale plus petite, bien sclérifiée, hémicirculaire avec la moitié apicale portant une brosse de soies très allongées. Présence d'une échancrure au bord interne délimitant la partie coxale et la partie subcoxale.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, avec l'extrémité antérieure tubuliforme et progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée, volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme et coudé, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux court (trois fois moins long

que le réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (deux fois la longueur du réceptacle), sacculiforme. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes latérales de petite taille, cupuliformes, claires ; glandes ventrales de même taille, cupuliformes et claires.

Heterogomphus dilaticollis Burmeister, 1847

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, allongés et étroits, de forme triangulaire et convexe, faiblement sclérifiés sur les contours. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites de grande taille, de forme grossièrement triangulaire, faiblement sclérifiés sur le bord interne et externe, portant des spicules dans la moitié externe. Articulations tergopecterales étroites. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale de grande taille, grossièrement ovale, faiblement sclérifiée, portant des spicules très denses au niveau des bords interne et postérieur ; partie coxale plus petite, bien sclérifiée, grossièrement quadrangulaire avec le sommet arrondi et portant une brosse de soies allongées et nombreuses. Présence d'une échancrure au bord interne et d'une autre au bord externe délimitant la partie coxale et la partie subcoxale.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus entre les replis membraneux soutenus par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, avec l'extrémité antérieure tubuliforme et progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée, volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme et coudé, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux assez court (huit fois moins long que le réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, très grande (trois fois la longueur du réceptacle), sacculiforme. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires de petite taille, cupuliformes et brunâtres, insérées à la base du vagin de chaque côté.

Heterogomphus schoenherri Burmeister, 1847
(Fig. 44C, D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

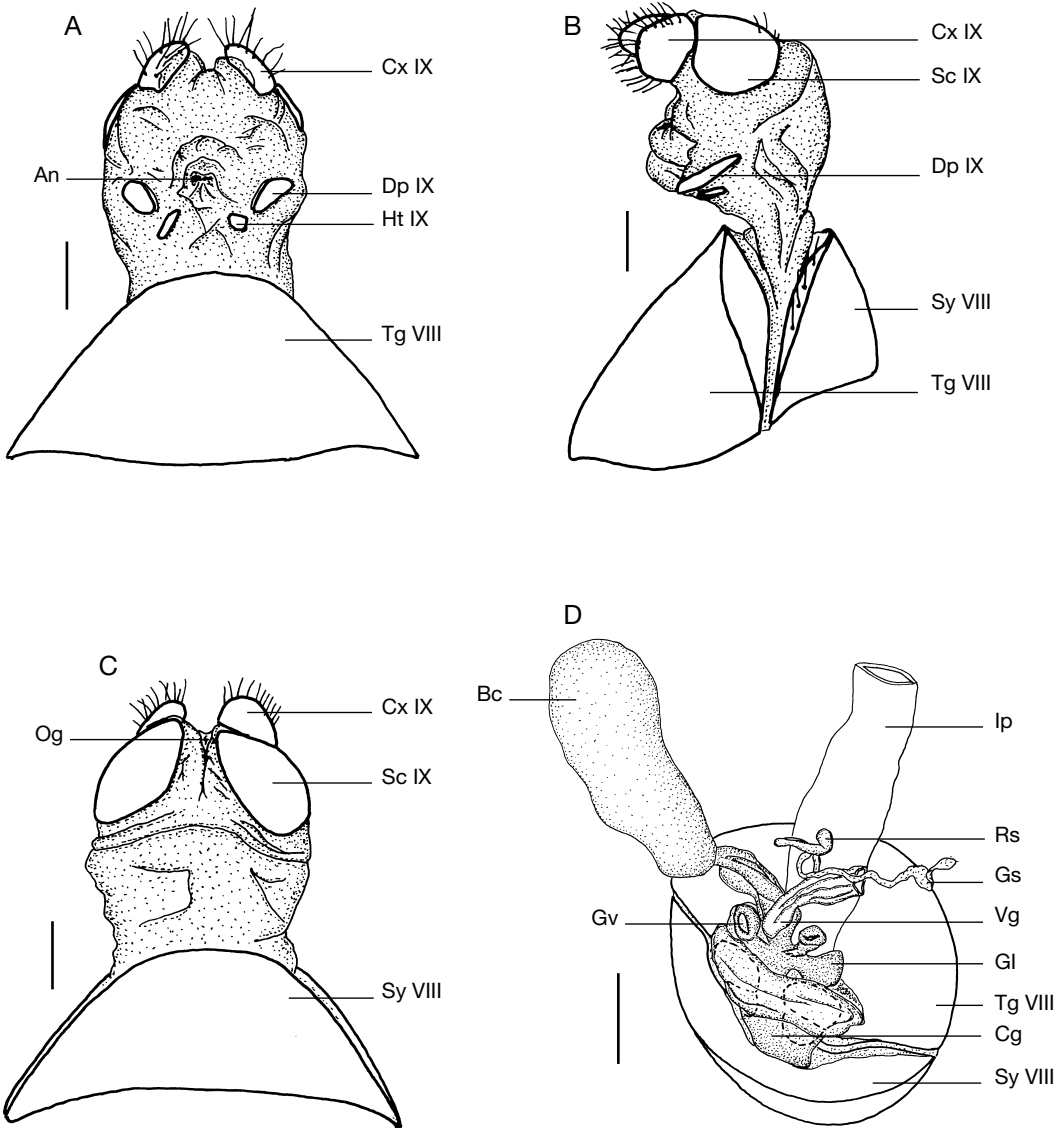


FIG. 36. — Genitalia de *Hexodon unicolor* Olivier, 1789 ; **A**, genitalia externes, vue dorsale ; **B**, genitalia externes, vue latérale ; **C**, genitalia externes, vue ventrale ; **D**, genitalia internes, vue latéroventrale. Échelles : 0,5 mm.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, en forme de croissant, allongés et étroits, faiblement sclérifiés sur les contours. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites de grande taille, bien sclérifiés, grossièrement triangulaires. Articulations tergopleurales étroites. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale de grande taille, grossièrement triangulaire, faiblement sclérifiée

au niveau des bords interne et externe ; partie coxale plus petite, grossièrement rectangulaire, bien sclérifiée, avec l'arête apicale portant une brosse de soies allongées. Présence d'une échancrure au bord interne délimitant la partie coxale et la partie subcoxale.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin

membraneux à paroi épaisse et replissée, avec l'extrémité antérieure tubuliforme et progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée, volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux assez court (une demie fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (quatre fois la longueur du réceptacle), sacculiforme et régulièrement élargie depuis la base jusqu'à l'apex. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes latérales de grande taille, cupuliformes, brunâtres ; glandes ventrales plus petites, cupuliformes et claires.

Oryctes boas Fabricius, 1775
(Figs 5A ; 37 ; 43A, B)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, allongés et étroits, acuminés au bord ventral. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, grossièrement rectangulaires avec une encoche au bord ventral, faiblement sclérifiés. Articulations tergopleurales très larges. Gonopodes IX dimères : partie subcoxale de grande taille, pentagonale, convexe, faiblement sclérifiée, portant des soies courtes et couchées ; partie coxale plus petite, grossièrement quadrangulaire, légèrement convexe, bien sclérifiée, portant de nombreuses soies allongées. Articulations tergopleurales assez larges.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus sous un repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, avec l'extrémité antérieure tubuliforme et progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée, volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (quatre fois la longueur du réceptacle), tubuliforme. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes latérales plus grosses, sacculiformes, brunâtres ; glandes ventrales de petite taille, cupuliformes et claires.

Oryctes nasicornis (Linnaeus, 1758)
(Fig. 43C, D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, en forme de croissant, étroits et allongés, acuminés au bord ventral. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites d'assez grande taille, de forme grossièrement triangulaire, faiblement sclérifiés sur les contours. Articulations tergopleurales assez larges. Gonopodes IX monomères : partie subcoxale de grande taille, quadrangulaire et convexe, faiblement sclérifiée, portant de nombreuses soies très courtes et couchées sur toute sa surface ; partie coxale plus petite, hémicirculaire et convexe, fortement sclérifiée, portant de nombreuses soies allongées. Coxite et subcoxite partiellement fusionnés par leur bord externe.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre subcoxites et coxites IX, anus sous le repli membraneux soutenu par les hémitergites et dorsopleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, avec l'extrémité antérieure tubuliforme et progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée, volumineuse et sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, tubuliforme, portant des impressions circulaires. Insertion par un canal membraneux assez court (trois fois moins long que le réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque membraneuse, allongée (six fois la longueur du réceptacle), tubuliforme. Insertion à la base du réceptacle. Deux paires de glandes accessoires insérées à la base du vagin : glandes latérales de grande taille, sacculiformes, brunâtres ; glandes médianes de petite taille, cupuliformes et claires.

Famille CETONIIDAE MacLeay, 1819
Sous-famille CETONIINAE MacLeay, 1819

Cetonia aurata (Linnaeus, 1761)
(Fig. 38A-D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites de petite taille, grossièrement triangulaires avec les angles largement arrondis. Épipleurites IX présents sous forme de dorsopleurites de grande taille, grossièrement quadrangulaires et convexes. Articulations tergopleurales assez étroites. Gonopodes IX monomères réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale de grande taille, ovulaire, convexe et glabre, présentant à la base une

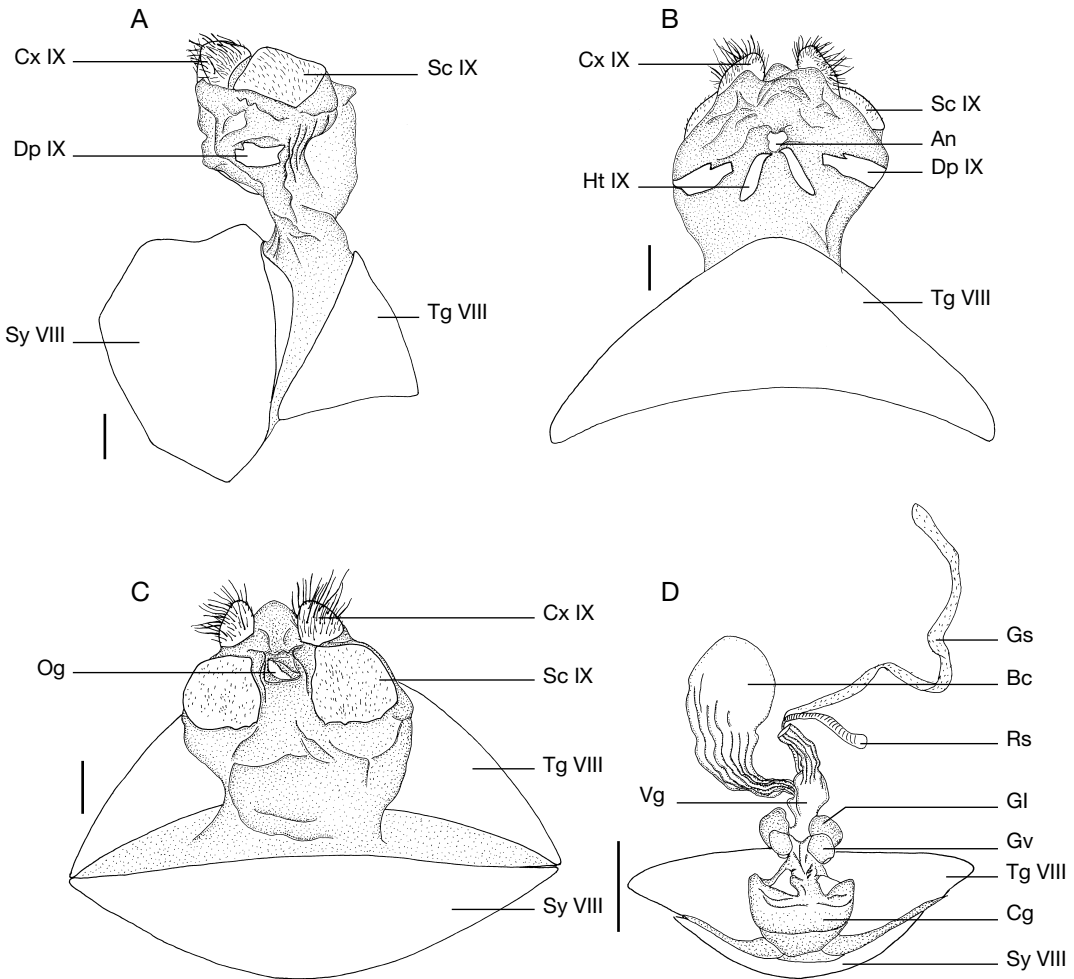


FIG. 37. — *Oryctes boas* (Fabricius, 1775), genitalia externes ; **A**, genitalia externes, vue latérale ; **B**, genitalia externes, vue dorsale ; **C**, genitalia externes, vue ventrale ; **D**, genitalia internes, vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

expansion triangulaire ; partie coxale plus petite, étroite et allongée, avec quatre soies allongées au sommet. Coxite et subcoxite fusionnés par leur bord externe.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites IX à hauteur du subcoxite, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure ampuliforme, rétrécie brutalement avant la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée, volumineuse, sacculiforme. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, court, sacculiforme, élargi à l'apex. Insertion sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la sperma-

thèque allongée (six à sept fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires jaunâtres, cupuliformes, insérées à la base de chaque côté du vagin.

Cetonischema aeruginosa (Drury, 1770)
(Fig. 38E, F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites de petite taille, triangulaires, bien sclérifiés avec l'angle postérieur échancré. Épipleurites IX de grande taille, grossièrement

triangulaires, convexes, bien sclérifiés. Articulations tergopleurales assez étroites. Gonopodes IX monomères, réduits à l'état de coxosubcoxites de grande taille, ovalaires, avec une gibbosité centrale, uniformément sclérifiés, glabres. Articulations subcoxopleurales étroites.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites IX, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme et progressivement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée, volumineuse. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal petit, membraneux, sacculiforme, élargi vers l'extrémité. Insertion par un canal court (une demie fois la longueur du réceptacle) sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque allongée (deux fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires jaunâtres, sacculiformes, insérées à la base de chaque côté du vagin.

Netocia funebris (Gory & Percheron, 1833)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites IX de petite taille et triangulaires. Articulations tergopleurales étroites. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites de grande taille, triangulaires et fortement convexes. Gonopodes IX monomères, réduits à l'état de coxosubcoxites : partie subcoxale de grande taille, hémicirculaire, convexe ; partie coxale de petite taille, étroite, allongée, avec deux soies allongées au sommet. Subcoxite et coxite fusionnés par leur bord externe.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital situé entre les gonopodes IX à hauteur du subcoxite, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure ampuliforme et brusquement rétrécie jusqu'à sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice allongée, volumineuse. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, sacculiforme, court. Insertion sur le vagin à la base de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque allongée (six à sept fois la longueur du réceptacle), membraneuse, sacculiforme, insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires jaunâtres, cupuliformes, insérées à la base et sur les côtés du vagin.

Sous-famille TRICHIINAE Latreille, 1829

Gnorimus nobilis (Linnaeus, 1775)
(Fig. 39E, F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites IX de très petite taille, formant deux lamelles faiblement sclérifiées. Épipleurites IX de grande taille, allongés et torsadés, bien sclérifiés dans leur moitié dorsale. Articulations tergopleurales étroites.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital en position ventrale, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, avec l'extrémité antérieure allongée, ampuliforme, rétrécie brutalement avant la jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice rudimentaire, sacculiforme et peu profonde. Oviducte tubuliforme et allongé. Réceptacle séminal membraneux, court, sacculiforme, renflé à l'extrémité. Insertion par un canal court (une demie fois la longueur du réceptacle) sur un repli membraneux du vagin situé en avant de la jonction avec la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque allongée (une fois et demie la longueur du réceptacle), membraneuse, sacculiforme, insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires jaunâtres, sacculiformes, insérées à la base de chaque côté du vagin.

Sous-famille VALGINAE Latreille, 1829

Valgus hemipterus (Linnaeus, 1775)
(Figs 3A, B ; 39A-D)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile. Présence d'une tarière de ponte correspondant au prolongement du tergite VIII.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Épipleurites IX de grande taille, formant deux pièces triangulaires et bilobées, bien sclérifiées. Articulations subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, de très grande taille, allongés et étroits, formant une gouttière (ovipositeur) parallèle à la tarière de ponte et située dans le prolongement de l'orifice génital.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde, en forme de coupe. Orifice génital entre les coxosubcoxites, anus sous un repli membraneux soutenu par le tergite VIII. Vagin membraneux avec l'extrémité antérieure tubuliforme, coudée et rétrécie à sa jonction avec l'oviducte. Bourse copulatrice, allongée, sacculiforme et très volumineuse. Oviducte tubuliforme et évasé. Réceptacle séminal court, membraneux, sacculiforme et renflé. Insertion par un canal court (trois fois moins long que le réceptacle) sur un fort repli membraneux du vagin en avant de la bourse copulatrice. Glande de la spermathèque allongée (deux fois la longueur du réceptacle), sacculiforme, insérée à la base du réceptacle. Une paire de glandes accessoires jaunâtres, ovoïdes, insérées à la base du vagin de chaque côté.

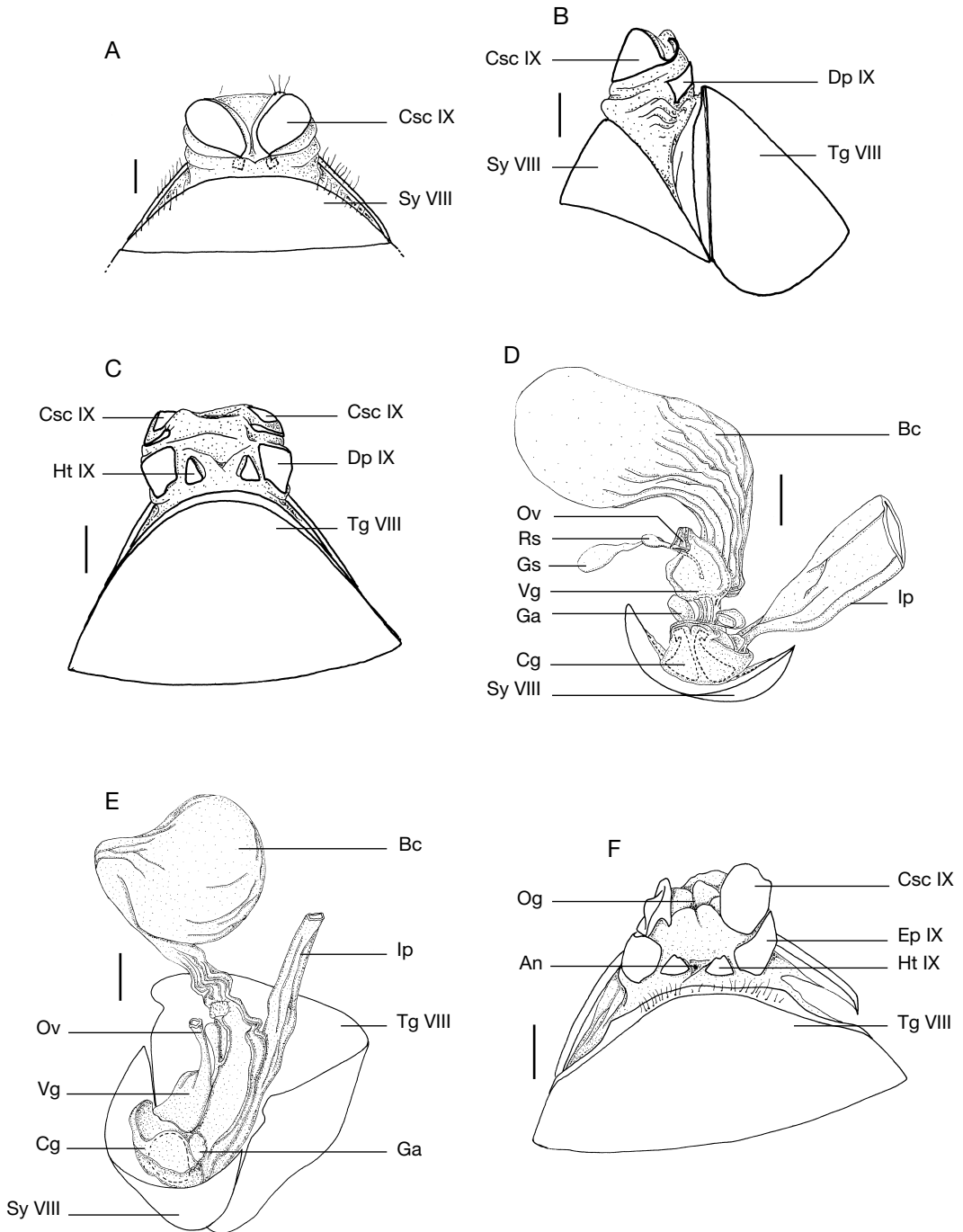


FIG. 38. — Genitalia de Cetoniidae ; **A-D**, *Cetonia aurata* (Linnaeus, 1761) ; **A**, genitalia externes, vue ventrale ; **B**, genitalia externes, vue latérale ; **C**, genitalia externes, vue dorsale ; **D**, genitalia internes, vue latéroventrale ; **E, F**, *Cetonischema aeruginosa* (Drury, 1770) ; **E**, genitalia internes, vue latérale ; **F**, genitalia externes, vue ventrale. Échelles : 0,5 mm.

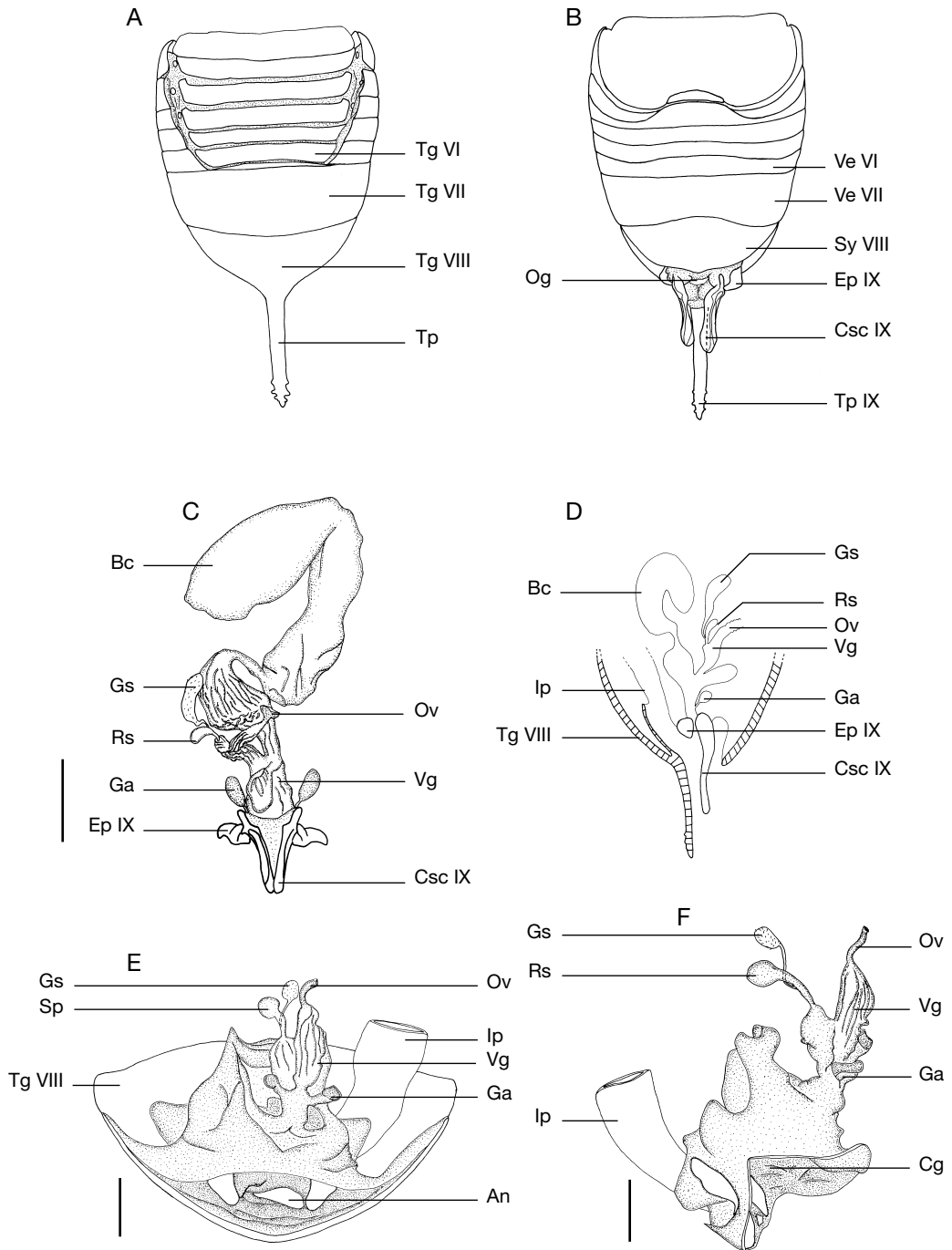


FIG. 39. — Genitalia de Cetoniidae ; **A-D**, *Valgus hemipterus* (Linnaeus, 1758) ; **A**, abdomen, face dorsale ; **B**, abdomen et genitalia, face ventrale ; **C**, genitalia internes, vue ventrale ; **D**, abdomen et genitalia, coupe schématique ; **E, F**, *Gnorimus nobilis* (Linnaeus, 1775), genitalia internes ; **E**, vue ventrale ; **F**, vue latérale. Échelles : 0,5 mm.

INCERTAE SEDIS

Dans sa classification des coléoptères Scarabaeoidea, Balthasar (1963a) s'interroge sur la position systématique et le statut des Aulonocneminae et des Pleocominae (tome 1, p. 13) qu'il traite dans le même ouvrage comme familles à part entière (Aulonocnemidae, tome 1, p. 132). Pour ne pas ajouter à la confusion et ne pas préjuger des affinités phylogénétiques de ces deux taxons, nous avons choisi de les extraire de la classification et de les traiter comme groupes « *incertae sedis* ».

Sous-famille AULONOCNEMINAE Janssens, 1946

Aulonocnemis exarata Klug, 1838

ABDOMEN. — À sympleurite VIII non mobile.

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, mal sclérifiés, triangulaires. Épipleurites IX réduits à l'état de dorsopleurites, grands, triangulaires. Articulations tergopleurales et subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX monomères, réduits à l'état de coxosubcoxites, en forme de raquette aplatie et largement arrondie, portant une quinzaine de soies allongées sur l'extrémité coxale.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale peu profonde. Orifice génital situé entre les coxosubcoxites, anus entre les hémitergites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, l'extrémité antérieure tubuliforme, courte et rétrécie à sa jonction avec l'oviducte. Présence d'un lobe dorsal formant une poche circulaire, aplatie, et soutenue par un anneau sclérifié assez fin. Oviducte tubuliforme et court. Réceptacle séminal membraneux, en forme de C, acuminé à l'extrémité, portant des impressions circulaires. Canal de la spermathèque assez allongé (deux fois et demie la longueur du réceptacle), inséré sur un repli membraneux de l'extrémité antérieure du vagin. Glande de la spermathèque tubuliforme, assez courte (une fois la longueur du réceptacle) insérée au milieu du réceptacle. Poches accessoires postérieures présentes sous forme de replis membraneux aplatis et allongés, débouchant latéralement dans la chambre anogénitale.

Sous-famille PLEOCOMINAE Leconte, 1861

Plecoma australis Fall, 1911

(Fig. 40A-D, F)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII mobile avec recouvrement total du sympleurite VIII par le ventrite VII

et télescopage des deux derniers tergites visibles (Tg VII et Tg VIII).

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites petits, grossièrement rectangulaires, faiblement sclérifiés. Épipleurites IX échancrés, de grande taille, portant des soies nombreuses et de petite taille, avec une partie dorsale de forme quadrangulaire et une partie ventrale grossièrement losangique. Parties dorsale et ventrale séparées par un sillon membraneux profond et étroit. Articulations tergopleurales très larges. Articulations subcoxopleurales étroites. Gonopodes IX dimères : coxosubcoxite de grande taille, fortement convexe, arrondi au bord externe et bilobé au bord interne, portant des soies nombreuses et inégales réparties en plages plus ou moins denses sur l'ensemble de sa surface ; style petit, digitiforme, avec une vingtaine de soies à l'apex. Articulation du style au milieu du coxosubcoxite.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital et anus débouchant dans un repli membraneux situé entre les hémitergites et les épipleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée, avec l'extrémité antérieure tubuliforme, allongée et coudée. Bourse copulatrice volumineuse, sacculiforme et allongée. Oviducte large et évasé. Réceptacle séminal membraneux, piriforme, présentant de nombreuses impressions circulaires. Insertion par un canal assez court (une fois la longueur du réceptacle) sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, assez grande (deux fois la longueur du réceptacle) insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Une paire de glandes accessoires de grande taille, insérée à la base de chaque côté du vagin.

Plecoma marquai Hovore, 1972

(Fig. 40E)

ABDOMEN. — À sympleurite VIII mobile avec recouvrement total du sympleurite VIII par le ventrite VII et télescopage des deux derniers tergites visibles (Tg VII et Tg VIII).

TERMINALIA. — Segment IX partiellement régressé. Tergite IX réduit à l'état d'hémitergites très petits, allongés et étroits, cachés par un repli membraneux situé au bord des épipleurites IX. Épipleurites IX échancrés, de grande taille, présentant au bord postérieur un sillon membraneux profond et étroit : partie dorsale grande, pentagonale, portant des soies courtes et couchées, très denses près de la marge postérieure ; partie ventrale grossièrement triangulaire, portant des soies courtes, couchées et très éparées. Articulations tergopleurales très larges. Articulations subcoxopleurales étroites. Gonopodes

IX dimères : coxosubcoxite de grande taille, fortement convexe, arrondi au bord externe et bilobé au bord interne, portant des soies nombreuses et très allongées ; style petit, digitiforme, avec une touffe assez dense de soies à l'apex. Articulation du style au milieu du coxosubcoxite.

VOIES GÉNITALES. — Chambre anogénitale large et profonde. Orifice génital et anus débouchant dans un repli membraneux situé entre les hémitergites et les épipleurites IX. Vagin membraneux à paroi épaisse et replissée avec l'extrémité antérieure allongée et fortement coudée. Bourse copulatrice volumineuse, sacculiforme et allongée. Oviducte large et évasé. Réceptacle séminal membraneux, piriforme, présentant de nombreuses impressions circulaires. Insertion par un canal assez court (une fois et demie la longueur du réceptacle) sur le vagin. Glande de la spermathèque membraneuse, sacculiforme, insérée sur le réceptacle au niveau du tiers basal. Une paire de glandes accessoires globuleuses, de grande taille et insérées à la base de chaque côté du vagin.

DISCUSSION

PLAN DE BASE DES SEGMENTS GÉNITAUX

Les observations que nous avons réalisées permettent de préciser le plan de base des segments génitaux, c'est-à-dire l'organisation primitive des segments VIII et IX dont dérivent toutes les structures décrites dans cette étude. Des familles comme celle des Ochodaeidae ou celle des Trogidae fournissent des structures suffisamment complètes pour dénombrer et identifier les différents sclérites des segments génitaux. Il apparaît ainsi que le segment génital des Scarabaeoidea est fondamentalement composé d'une paire d'appendices trimères, ou gonopodes, d'un sclérite dorsal ou tergite et d'une paire de sclérites latéraux dont l'appartenance tergale, pleurale, ou appendiculaire est encore discutée aujourd'hui. Sans entrer dans cette controverse qui dépasse l'objet de cette publication, nous nous contenterons d'indiquer que les arguments développés par Deuve (1994, 2001), en particulier les observations réalisées chez *Systolosoma brevipenne* Solier, 1849 (coléoptère Trachipachyidae) mettant en évidence un champ épipleural dans le plan de base des segments préabdominaux, nous semblent très convaincantes. Elles nous conduisent à

admettre l'existence d'un champ épipleural au niveau du postabdomen des Scarabaeoidea et à nommer épipleurites les sclérites situés entre le tergite et la base du gonopode.

Les observations que nous avons réalisées permettent également de préciser l'importance et les relations qui existent primitivement entre les différentes pièces d'un segment génital. Des familles comme celle des Ochodaeidae et des Trogidae, caractérisées par un segment IX complet, présentent en effet des sclérites de grande taille occupant la totalité du champ segmentaire qui leur est imparti. Les pièces sont jointives et établissent entre elles des articulations extrêmement étroites. Elles sont entières, uniformément sclérifiées et ne présentent pas d'échancrures membraneuses amorçant un quelconque processus d'involution. Toutes ces caractéristiques, qu'on retrouve également chez d'autres familles de coléoptères considérées comme très primitives (Carabidae, Silphidae in Deuve 1994), permettent de définir les principales caractéristiques du plan de base d'un segment génital. Il est complet, formé de sclérites entiers, unis entre eux par des articulations très étroites.

ÉVOLUTION RÉGRESSIVE DES SEGMENTS GÉNITAUX

Chez les coléoptères Scarabaeoidea, les segments génitaux ne sont que très rarement conformes au plan de base défini ci-dessus. Ils subissent des processus de simplification qui tendent à réduire le nombre et la taille des sclérites. Cette évolution régressive peut conduire dans certaines familles, comme celle des Scarabaeidae, à la disparition totale des différents sclérites constituant le segment IX. Nous nous proposons dans les lignes qui suivent de présenter les transformations qui affectent les segments VIII et IX, ainsi que les différents processus pouvant expliquer ces transformations.

Involution du segment VIII

Le segment VIII des Scarabaeoidea est un segment très régressé puisqu'il ne présente jamais d'appendices. Il est constitué d'un tergite et d'une pièce ventrale dont la nature doit être discutée.

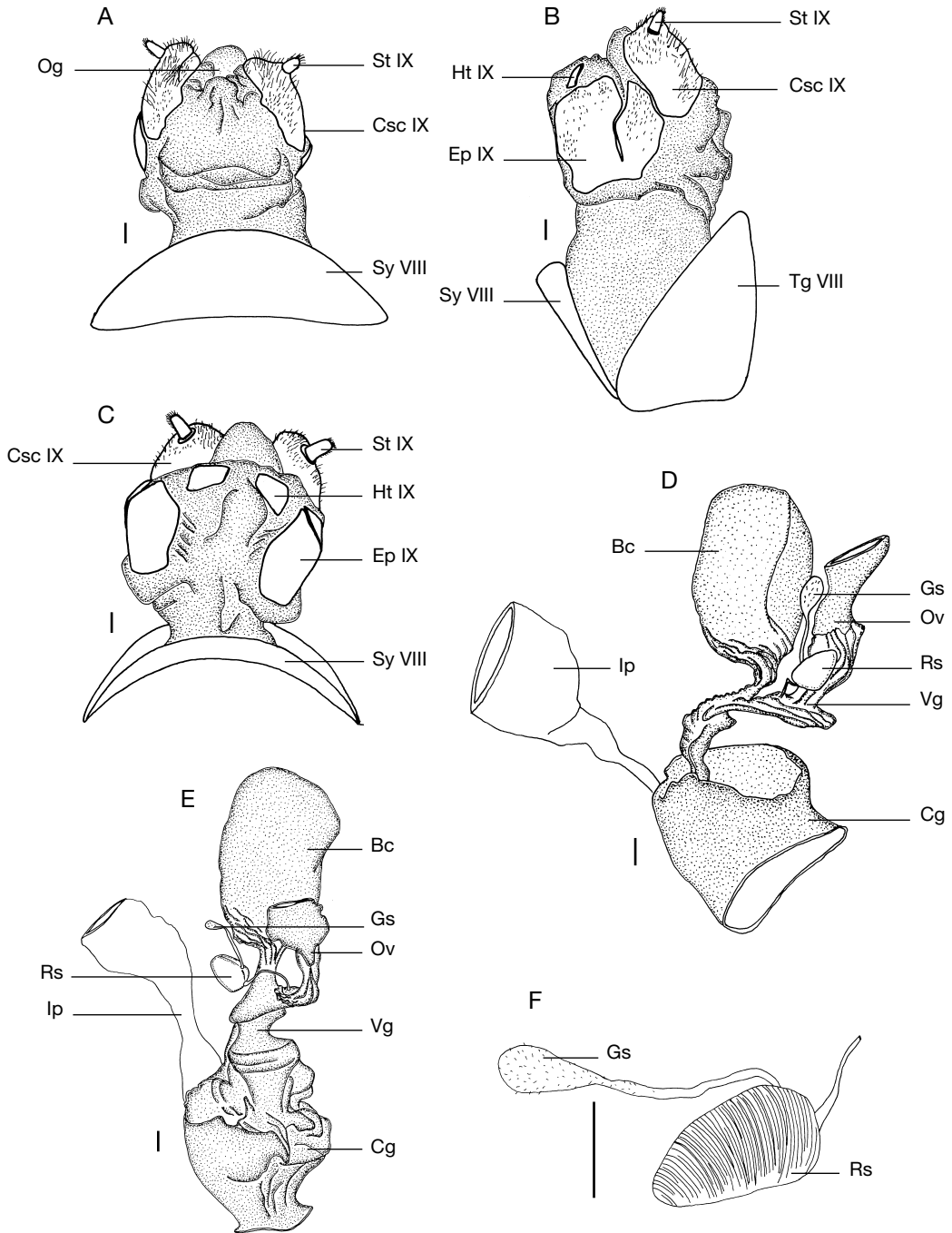


FIG. 40. — Genitalia de Pleocominae ; **A-D, F**, *Pleocoma australis* Fall, 1911 ; **A**, genitalia externes, vue ventrale ; **B**, genitalia externes, vue latérale ; **C**, genitalia externes, vue dorsale ; **D**, genitalia internes, vue latérale ; **F**, détail de la spermatheque ; **E**, *P. marquai* Hovore, 1972, genitalia internes, vue latérale. Échelles : 0,5 mm.

L'ensemble des auteurs étendent l'organisation des segments préabdominaux au segment VIII et interprètent cette pièce comme un sternite VIII ou un coxosternite VIII (Verhoeff 1918 ; Jeannel & Paulian 1944 ; Burmeister 1976).

Les observations que nous avons réalisées chez les Scarabaeoidea montrent que la situation n'est pas si simple, en particulier chez *Glaphyrus* Latreille, 1807 (Fig. 2E, F) et *Glaresis* Erichson, 1848 (Fig. 11A, B) où l'on observe, à la face ventrale du segment VIII, deux sclérites articulés latéralement sur le tergite mais séparés ventralement par une aire membraneuse assez importante. Dans le cas de *Glaphyrus*, la présence d'un sillon membraneux ventral est associée à une position variable du gonopore qui peut se trouver au niveau de la base ou du milieu des gonopodes toujours dans le prolongement du sillon médian, suggérant ainsi la possible mobilité du gonopore dans l'alignement du sillon médian. De telles observations rejoignent celles effectuées par Deuve (1988a) qui a montré chez les coléoptères Adephaga que la migration du gonopore au cours du développement préimaginal (épitopie) s'accompagne d'une internalisation des ventrites VIII et IX, participant ainsi à la formation des voies génitales ectodermiques. Simultanément, les épipleurites VIII s'étendent ventralement pour soutenir le postabdomen. À un stade peu évolué, il persiste un sillon membraneux médian correspondant à la migration du gonopore et séparant encore les épipleurites. C'est ce que l'on observe chez *Glaphyrus* ou *Glaresis*. À un stade plus évolué, les épipleurites fusionnent de telle sorte que le ventrite invaginé est remplacé par un arceau sclérifié de nature fondamentalement épipleurale. Cet arceau a reçu le nom de sympleurite VIII ou encore de plaque sous-génitale (Deuve 2001) en raison de sa position par rapport à l'emplacement du gonopore définitif. C'est celui que l'on observe à la face ventrale du segment VIII de la majorité des Scarabaeoidea.

Involution du segment IX

Le segment IX des Scarabaeoidea présente des configurations extrêmement variées allant d'une organisation très proche du plan de base à des

figures de régression plus ou moins complexes résultant de l'involution des différents sclérites. Il constitue de ce point de vue un matériel de choix pour l'étude des processus qui participent à la simplification du postabdomen chez les coléoptères. Nos observations permettent d'identifier deux processus fondamentaux.

Le premier, que nous nommons réduction, correspond à la diminution de taille d'un sclérite, pouvant conduire dans certains cas à sa disparition totale. On peut l'illustrer avec l'exemple du style, dernier article du gonopode, qu'on observe dans quelques groupes (Trogidae, Ochodaeidae, Hybosoridae, Pleocominae) mais qui est absent chez la majorité des Scarabaeoidea. Le gonopode est alors réduit aux deux articles basaux, coxite et subcoxite. Chez les Glaphyridae, la situation est intermédiaire. Certaines espèces comme *Glaphyrus micans* présentent à l'extrémité du gonopode un style bien caractérisé (Fig. 41A) alors que d'autres comme *Glaphyrus opulentus* (Fig. 41B) n'en possèdent pas. On observe toujours dans ce cas la trace de la cavité coxale dans laquelle s'articulait le style. Le style a donc ici disparu par réduction, c'est-à-dire sans affecter l'article sous-jacent. Une autre illustration peut être fournie par l'épipleurite IX des Trogidae et Geotrupidae. Chez *Omorgus crotchii* (Fig. 42A), l'épipleurite présente un aspect très classique. Il est entier, occupe toute la surface des pleures et s'articule étroitement aux tergite IX et subcoxite IX. Cette configuration correspond parfaitement au plan de base défini plus haut. Chez *Lethrus apterus* (Fig. 42B) ou chez *Trox perrisi* (Fig. 42C), l'épipleurite n'est plus entier. Il présente des échancrures membraneuses au bord antérieur ou postérieur qui tendent à réduire son extension. Enfin chez *Thorectes geminatus* (Fig. 42D), l'épipleurite est divisé en deux hémisclérites que nous nommons, en raison de leur position, dorsopleurite et ventropleurite. Il est réduit par fragmentation et produit deux sclérites résiduels qui peuvent être à leur tour l'objet d'un processus de réduction. C'est ainsi qu'on observe chez les Pachypodiidae, Phaenomeridae, Melolonthidae, Rutelidae, Euchiridae et Dynastidae la disparition du ventropleurite et la persistance du dorsopleurite.

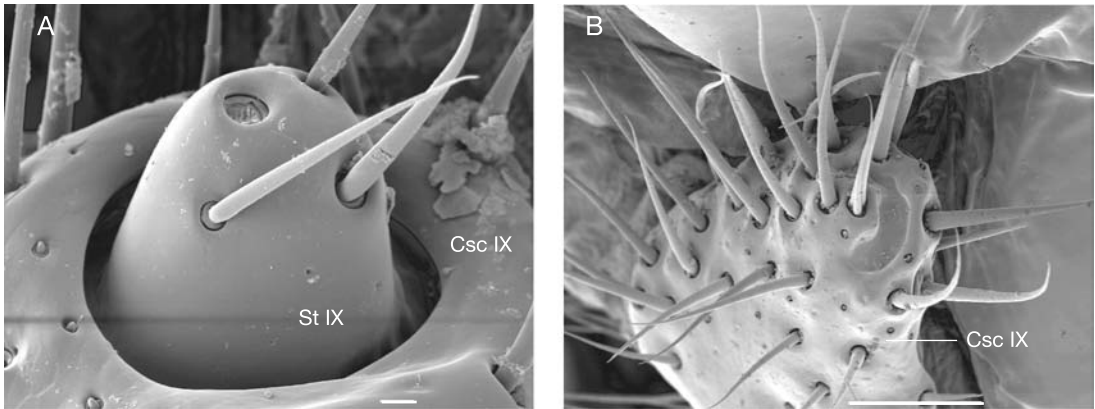


FIG. 41. — Extrémité du gonopode dans le genre *Glaphyrus* Latreille, 1807 ; **A**, *G. micans* Faldermann, 1835 ; **B**, *G. opulentus* (Bedel, 1884). Échelles : A, 0,01 mm ; B, 0,1 mm.

Le second processus impliqué dans la simplification du segment IX est la fusion. Elle correspond à la disparition de la zone articulaire séparant deux sclérites contigus et à la formation, par réunion des deux sclérites originels, d'une seule pièce squelettique. Ce processus ne touche à notre connaissance que les deux articles basaux du gonopode, le coxite et le subcoxite. Il participe donc à la formation d'un sclérite très caractéristique que nous nommerons coxosubcoxite. Nous l'illustrerons en comparant le gonopode de plusieurs espèces de Dynastidae. Chez *Oryctes boas* (Fig. 43A, B), le gonopode est dimère, composé à la base d'un subcoxite de grande taille et à l'apex d'un coxite plus petit. Chez *Oryctes nasicornis* (Fig. 43C, D), on observe un début de fusion au bord externe et la persistance d'une zone articulaire au bord interne. La limite entre coxite et subcoxite est toujours très facile à localiser. Chez *Heterogomphus hirtus* (Fig. 43E, F), il n'existe plus d'articulation entre coxite et subcoxite. La fusion totale des deux sclérites a produit un coxosubcoxite. On peut toutefois identifier les parties coxale et subcoxale en observant la forme générale du sclérite, en examinant la sétulation qui est toujours plus dense au niveau de la partie coxale ou en localisant la zone de fusion coxosubcoxale qui est souvent faiblement sclérifiée et soulignée par une échancrure (*Heterogomphus chevrolati*, Fig. 44E, F), une encoche (*Heterogomphus schoenherri*,

Fig. 44D) ou un denticule (*Heterogomphus mni- zeschii*, Fig. 44A). Dans d'autres cas, la fusion coxosubcoxale produit un sclérite profondément échancré (*Orphnus*, Fig. 15D ; *Hybalus*, Fig. 16D), parfois digité (*Elaphocera*, Fig. 31B ; *Euchirus*, Fig. 34C), ou bien simplement allongé (*Orubesa*, Fig. 15A). La morphologie est toujours très spécifique, parfois très complexe. Elle est également complémentaire de celle de l'édéage mâle et fournit de nombreux caractères, en particulier en ce qui concerne la zone de fusion et la sétulation, qui peuvent être utilisés pour identifier les différentes espèces.

Une mention particulière doit être également réservée à la famille des Scarabaeidae dont les représentants ne montrent plus aucune trace du segment IX mais développent des sclérifications secondaires au niveau des débouchés des genitalia internes (Dupuis 2003). On peut les observer autour de l'orifice génital (*Bubas bubalus*, Fig. 21B), à la base du canal de la spermathèque (*Coptorhina subaenea*, Fig. 20E), à la face dorsale du vagin sous forme d'une gouttière sclérifiée très étroite (*Onthophagus*, Fig. 23D) ou encore au niveau des poches accessoires postérieures (*Copris lunaris*, Fig. 7B). Elles peuvent dans certains cas se présenter sous forme de plaques très complexes englobant l'orifice génital, la base du vagin et de la spermathèque (*Helictopleurus giganteus*, Fig. 23A-C). Dans tous les cas, ce sont des

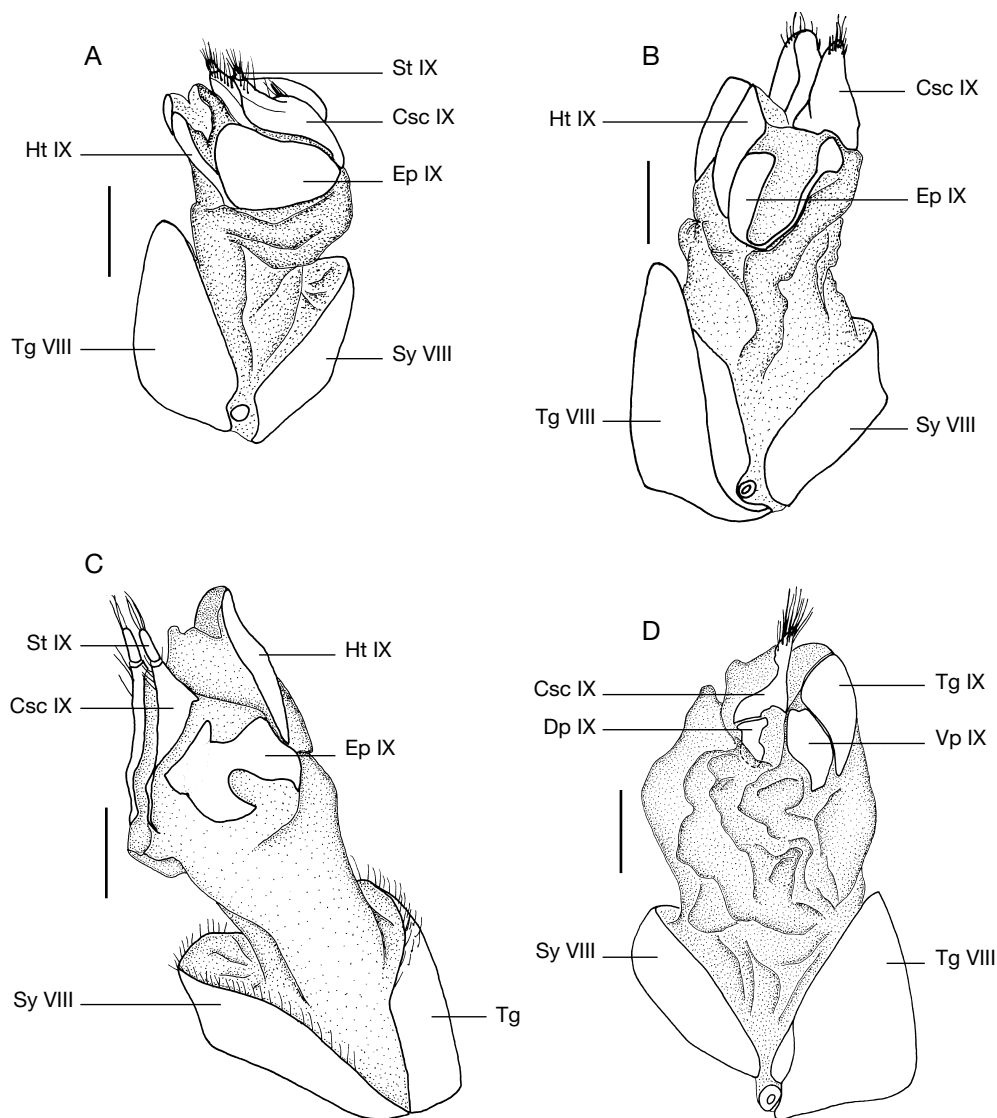


FIG. 42. — Genitalia externes de Scarabaeoidea, vue latérale ; **A**, *Omorgus crotchii* Harold, 1871 ; **B**, *Lethrus apterus* (Laxmann, 1770) ; **C**, *Trox perrisi* Fairmaire, 1868 ; **D**, *Thorectes geminatus* (Géné, 1839). Échelles : 0,5 mm.

sclérifications internes, impaires et asymétriques qui ne peuvent être confondues avec les pièces squelettiques composant le segment IX. Des observations réalisées chez *Pedaria durandi* suggèrent une origine appendiculaire pour ces sclérifications. Les styles, très caractéristiques (Fig. 19A), sont articulés sur une plaque sclérifiée entourant l'orifice génital. Deux cavités coxales

situées à la base des styles, permettent d'assimiler cette plaque aux articles basaux du gonopode. Dans cette hypothèse, la disparition des sclérites du segment IX s'effectuerait par internalisation, c'est-à-dire migration sur les débouchés des conduits génitaux à l'intérieur de la cavité abdominale. Ceci expliquerait l'apparition de sclérites plus ou moins résiduels sur les voies génitales

internes et la réduction simultanée de la chambre anogénitale qui est toujours peu développée chez les Scarabaeidae.

MODIFICATION DES GENITALIA INTERNES

Les genitalia internes des Scarabaeoidea présentent une organisation très comparable. Le vagin est une vaste poche totalement membraneuse. Il présente un lobe dorsal de grande taille, la bourse copulatrice, qui assure le stockage des spermatophores. Plus à l'avant et dorsalement, il est connecté à la spermathèque composée d'un réceptacle membraneux sur lequel se fixe une glande de grande taille. À l'extrémité antérieure s'effectue la jonction avec l'oviducte qui est un organe tubuliforme et peu développé. Toutes ces caractéristiques, présentes chez les taxons les plus primitifs (Ochodaeidae, Trogidae), constituent le plan de base des genitalia internes. Elles se retrouvent chez la majorité des Scarabaeoidea à l'exception des Geotrupidae, des Aphodiidae, des Aegialidae et des Scarabaeidae qui présentent des modifications importantes du vagin et de la spermathèque. Plusieurs tendances évolutives peuvent être dégagées et mises en relation avec certaines particularités de la reproduction.

En premier lieu, la régression de la bourse copulatrice s'amorce chez les Geotrupidae et Aphodiidae (bourse copulatrice réduite à un lobe membraneux de très petite taille) et s'achève avec les Scarabaeidae, chez lesquels on n'en observe plus aucune trace. Le spermatophore, toujours produit par le mâle, est alors simplement déposé dans le vagin.

Une deuxième tendance est la sclérification du réceptacle séminal qui est partielle chez les Aphodiidae et Aegialiidae puis totale chez les Scarabaeidae. Elle est associée à une modification de la forme du réceptacle séminal : d'abord droit ou légèrement arqué chez les Aphodiidae et Aegialiidae, il prend la forme d'un C (« C-shaped spermatheca » des auteurs anglo-saxons) ou d'un fer à cheval (« horse-shoe-shaped spermatheca ») chez les Scarabaeidae. Cette constatation rejoint les observations originales de Heymons (1930) et Willimzik (1930), puis leur généralisation par Lopez-Guerrero & Halffter (2000) qui proposent

une explication prenant en compte la structure du réceptacle séminal, le fonctionnement de la spermathèque et la stratégie de reproduction. Le réceptacle primitif, droit et entouré sur toute sa circonférence de muscles longitudinaux, assurerait l'entrée et la sortie des spermatozoïdes par des mouvements de raccourcissement. Le réceptacle séminal des Scarabaeidae, sclérifié et arqué, assurerait le déplacement des spermatozoïdes par des mouvements de flexion (« pump-like spermatheca », Lopez-Guerrero & Halffter 2000). Ce type de fonctionnement serait, selon ces derniers auteurs, plus précis et parcimonieux, ne libérant à chaque ponte qu'une fraction des gamètes stockés dans le réceptacle. Il serait à mettre en relation avec une faible fécondité qui n'autorise pour certaines espèces que la production de quelques œufs auxquels la femelle apporte le plus grand soin (Lumaret 1980). Il serait également à mettre en relation avec le temps relativement élevé qui peut séparer plusieurs pontes. Enfin il expliquerait le recours très fréquent à deux copulations chez les Scarabaeidae, la première intervenant très tôt au cours de la vie imaginaire pour déclencher la vitellogenèse, la seconde intervenant plus tard en période de reproduction dans le but de stocker les gamètes utilisés par la femelle. Dans cette hypothèse, la possibilité de stocker par pompage les gamètes devient un avantage sélectif qui permet à la femelle de choisir le mâle qui va féconder ses ovocytes.

Une dernière tendance, très nette mais difficile à expliquer, doit être signalée. Il s'agit de la réduction de taille de la glande de la spermathèque qu'on observe chez les Aphodiidae, Aegialidae, Geotrupidae et Scarabaeidae. Aucune explication fonctionnelle ne peut être apportée puisqu'on observe cette réduction chez des groupes à forte fécondité comme les Aphodiidae, Geotrupidae ou chez d'autres à plus faible fécondité comme les Scarabaeidae. Il est cependant étonnant de constater que cette particularité se retrouve chez un petit nombre de familles qui possèdent, entre autres caractéristiques, celle de concentrer la plupart des modifications touchant les genitalia internes. Cette constatation nous conduit à isoler ces quatre familles dans un clade bien distinct du

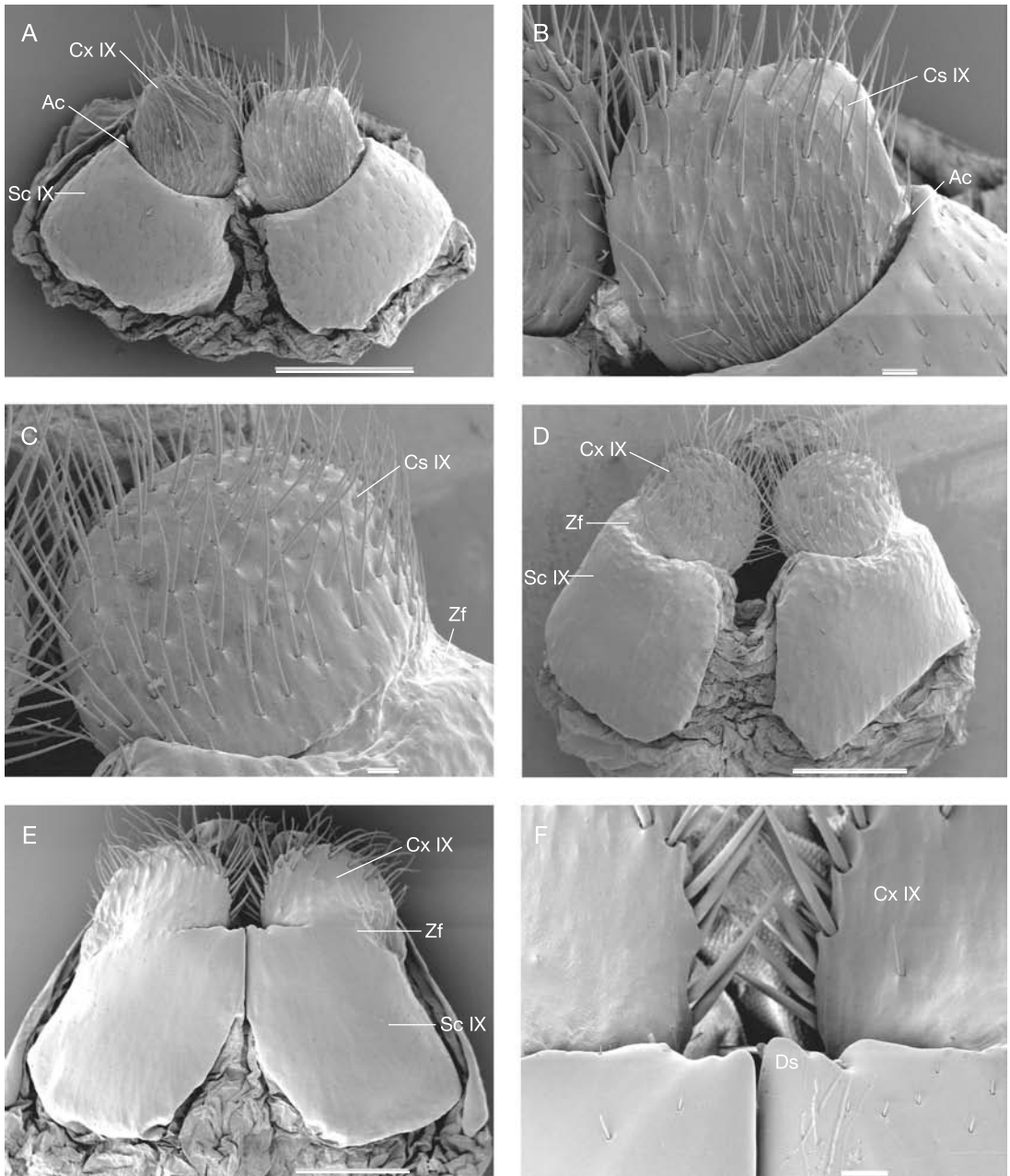


FIG. 43. — Coxosubcoxites dans les genres *Heterogomphus* Burmeister, 1847 et *Oryctes* Illiger, 1798 ; **A, B**, *O. boas* Fabricius, 1775 ; **A**, vue ventrale ; **B**, détail de l'articulation coxosubcoxale ; **C, D**, *O. nasicornis* Linnaeus, 1758 ; **C**, détail de la zone de fusion partielle entre coxite et subcoxite ; **D**, vue ventrale ; **E, F**, *H. hirtus* Prell, 1912 ; **E**, vue ventrale ; **F**, détail de la zone de fusion coxosubcoxale. Échelles : A, D, E, 1 mm ; B, C, F, 0,1 mm.

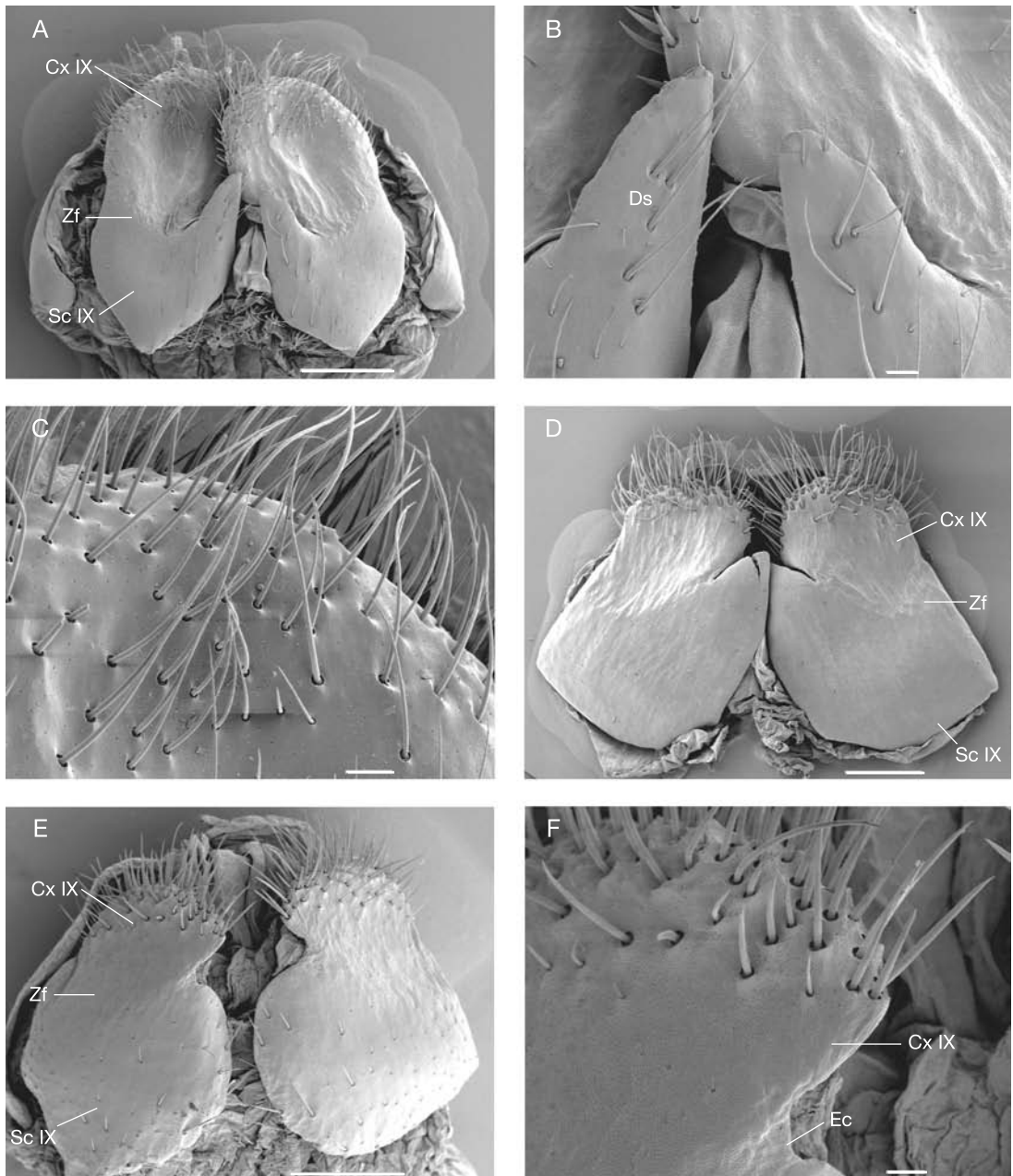


FIG. 44. — Coxosubcoxites dans le genre *Heterogomphus* Burmeister, 1847 ; **A, B**, *H. mnizeschi* (Thomson, 1859) ; **A**, vue ventrale ; **B**, détail de la zone de fusion coxosubcoxale ; **C, D**, *H. schoenherri* Burmeister, 1847 ; **C**, détail de la partie coxale ; **D**, vue ventrale ; **E, F**, *H. chevrolati* Burmeister, 1847 ; **E**, vue ventrale ; **F**, détail de la zone de fusion coxosubcoxale. Échelles : A, D, E, 1 mm ; B, C, F, 0,1 mm.

reste des Scarabaeoidea, monophylétique, sans doute apparu très récemment et caractérisé par les particularités de ses genitalia internes : disparition de la bourse copulatrice, sclérification et incurvation du réceptacle séminal ainsi que réduction de la glande de la spermathèque. Nos conclusions rejoignent en ce sens les travaux d'Hanski & Cambefort (1991) qui identifient à partir de caractères totalement indépendants liés à la nature des pièces buccales, au mode de nutrition, à la nature des symbiontes hébergés dans l'intestin et aux particularités du comportement nidificateur, une lignée coprophage composée des mêmes familles et différenciées à partir d'un stock ancestral d'espèces saprophages.

Remerciements

Je tiens à exprimer ici ma gratitude à T. Deuve et R. P. Dechambre pour la confiance qu'ils m'ont accordée et les facilités qu'ils m'ont toujours assurées. Sans leur soutien moral et scientifique, ce travail n'aurait sans doute jamais vu le jour. Merci également à tous ceux au laboratoire d'Entomologie du Muséum qui m'ont accordé leur aide et fait part de leur soutien. Y. Cambefort a mis à ma disposition une partie des coléoptères Scarabaeoidea étudiés dans ce travail. Mme J. Guglielmi n'a pas ménagé ses efforts pour trouver les publications les plus inaccessibles. Enfin, A. Couté et G. Mascarell du laboratoire de Cryptogamie sont remerciés pour l'aide conséquente qu'ils m'ont apportée dans la réalisation des électrographies à balayage.

RÉFÉRENCES

- BALTHASAR V. 1963a. — *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der Palearktischen und orientalischen Region*. Band 1: *Allgemeiner Teil, Systematischer Teil*: 1. Scarabaeinae. 2. Coprinae (Pinotini, Coprini). Tschechoslowakische Akademie der Wissenschaften, Prague, 391 p.
- BALTHASAR V. 1963b. — *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der Palearktischen und orientalischen Region*. Band 2: *Coprinae (Onitini, Oniticellini, Onthophagini)*. Tschechoslowakische Akademie der Wissenschaften, Prague, 652 p.
- BALTHASAR V. 1963c. — *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der Palearktischen und orientalischen Region*. Band 3: *Aphodiinae*. Tschechoslowakische Akademie der Wissenschaften, Prague, 652 p.
- BARAUD J. 1977. — Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe occidentale (Belgique, France, Grande-Bretagne, Italie, Péninsule ibérique). *Nouvelle Revue d'Entomologie* 7 (3) suppl.: 1-352, 526 figs.
- BARAUD J. 1985. — Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du nord de l'Afrique du Maroc au Sinaï. *Encyclopédie entomologique* XLVI. Lechevalier, Paris, 652 p.
- BARAUD J. 1992. — Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe. *Faune de France, France et régions limitrophes*, 78. Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles, Paris ; Société linnéenne de Lyon, Lyon, 856 p., 11 pls.
- BERBERET R. C. & HELMS T. J. 1972. — Comparative anatomy and histology of selected systems in larval and adult *Phyllophaga anxia* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annals of the Entomological Society of America* 65 (5): 1026-1053.
- BITSCH J. 1979. — Morphologie abdominale des Insectes, in GRASSÉ P. P. (ed.), *Traité de zoologie* vol. 8 (fasc. 2). Masson, Paris: 291-578.
- BURMEISTER E. G. 1976. — Der Ovipositor der Hydradephaga (Coleoptera) und seine phylogenetische Bedeutung unter besonderer Berücksichtigung der Dytiscidae. *Zoomorphologie* 85: 165-257.
- CAUSSANEL C. & DĄJOZ R. 1967. — Emploi du noir chlorazol en anatomie microscopique des insectes. *Annales de la Société entomologique de France* (n.s.) 5 (1): 179-193.
- CARAYON J. 1969. — Morphologie et biologie d'un coléoptère des plages sableuses : *Callicnemis latreillei* Cast. (Scarabaeidae, Dynastinae). *Cahiers des Naturalistes, Bulletin des Naturalistes parisiens* (n.s.) 23 (2): 25-37.
- COOPER R. H. 1938. — Notes on the internal anatomy of *Canthon laevis* Drury. *Iowa State College Journal of Science* 12: 461-466.
- DATTA GUPTA A. K. & KUMAR R. 1963. — Morphology and histology of the female reproductive organs of some beetles (Coleoptera). *Indian Journal of Entomology* 25: 147-160.
- DECHAMBRE R. P. 1996. — Le genre *Palaeophileurus* Kolbe, 1910 (Coleoptera, Dynastidae). *Revue française d'Entomologie* (n.s.) 18 (4): 129-133.
- DEUVE T. 1988a. — Les ventrites VIII et IX de l'abdomen sont-ils visibles chez les imagos des Coléoptères et des autres insectes holométaboles ? *Nouvelle Revue d'Entomologie* (n.s.) 5 (1): 21-34.
- DEUVE T. 1988b. — *Études morphologiques et phylogénétiques sur l'abdomen et les genitalia ectodermiques femelles des Coléoptères Adephaga*. Thèse de doctorat, Université Paris VI, Paris, France, 441 p., 284 figs.
- DEUVE T. 1992. — Origine segmentaire des genitalia ectodermiques mâles et femelles des Insectes.

- Données nouvelles apportées par un gynandromorphe de Coléoptère. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, sér. III, 314: 305-308.
- DEUVE T. 1993. — L'abdomen et les genitalia des femelles de Coléoptères Adephaga. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 155: 1-184, 250 figs.
- DEUVE T. 1994. — Sur la présence d'un « épipleurite » dans le plan de base du segment des Hexapodes. *Bulletin de la Société entomologique de France* 99 (2): 199-210.
- DEUVE T. 2001. — The epipleural field in hexapods, in DEUVE T. (ed.), Origin of the Hexapoda. *Annales de la Société entomologique de France* (n.s.) 37 (1-2): 195-231.
- DUFOUR L. 1825. — Recherches anatomiques sur les carabiques et autres insectes coléoptères. Organes générateurs femelles. *Annales de Sciences naturelles* 6: 427-468, atlas des tomes 4, 5 et 6, pl. 19.
- DUPUIS F. 2002. — Un nouvel Oryctini des Philippines, *Clyster rosae-mariae* (Coleoptera Dynastinae). *Coléoptères* 8 (10): 169-173.
- DUPUIS F. 2003. — *L'abdomen et les genitalia des femelles de Coléoptères Scarabaeoidea. Morphologie et intérêt phylogénétique*. Thèse de doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, 248 p., 252 figs, 10 tabs.
- EBERHARD W. G. 1992. — Species isolation, genital mechanics, and the evolution of species-specific genitalia in three species of *Macroductylus* beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae). *Evolution* 46 (6): 1774-1783.
- EBERHARD W. G. 1993a. — Copulatory courtship and morphology of genitalic coupling in seven *Phyllophaga* species (Coleoptera: Melolonthidae). *Journal of Natural History* 27 (3): 683-717.
- EBERHARD W. G. 1993b. — Copulatory courtship and genital mechanics of three species of *Macroductylus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Ethology, Ecology & Evolution* 5 (1): 19-63.
- EBERHARD W. G. 1996. — *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Choice*. Princeton University Press, Princeton, 501 p.
- EDMONDS W. D. 1972. — Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the *Phanaeus* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *University Kansas Science Bulletin* 49: 737-874.
- EDMONDS W. D. 1974. — Internal anatomy of *Coprophanæus lancifer* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *International Journal of Morphology and Embryology* 3: 257-272.
- GEETHA P. R. 1995. — Morphology and histology of female accessory reproductive organs of *Oryctes rhinoceros* (Coleoptera Scarabaeoidea). *Journal of Animal Morphology and Physiology* 42 (1-2): 43-50.
- GRUNER L. 1968. — Contribution à l'étude de l'ovogenèse d'un dynastide, *Phyllognathus silenus* F. Essais préliminaires de chimiostérilisation. *Annales Epiphyties* 19 (2): 267-304.
- HALFFTER G. & LOPEZ-GUERERRO Y. 1977. — Development of the ovary and mating behavior in *Phanaeus*. *Annals of the Entomological Society of America* 70 (2): 203-213.
- HALFFTER G. & MATTHEWS E. G. 1966. — The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia entomologica mexicana* 12-14 (2): 241-312.
- HANSKI I. & CAMBEFORT Y. (eds) 1991. — *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, 481 p.
- HARDY R. J. 1981. — Some aspects of the biology and behaviour of *Adoryphorus couloni* (Burmeister) (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *Journal of the Australian Entomological Society* 20: 67-74.
- HEYMONS R. 1930. — Über die Morphologie des weiblichen Geschlechtapparats der Gattung *Scarabaeus* L. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 18: 536-574.
- HOYT C. P., OSBORNE G. O. & MULCOCK A. P. 1971. — Production of an insect sex attractant by symbiotic bacteria. *Nature* 230 (5294): 472-473.
- HUERTA C., ANDUAGA S. & HALFFTER G. 1981. — Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia entomologica mexicana* 17: 139-170.
- IABLOKOFF-KHNZORIAN S. M. 1977. — Über die Phylogenie der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera). *Entomologische Abhandlungen des staatlichen Museums für Tierkunde in Dresden* 41 (5): 135-200.
- JAMESON M. L. 1997. — Phylogenetic analysis of the subtribe Rutelina and revision of the *Rutelina* generic groups (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 14: 1-184.
- JEANNEL R. & PAULIAN R. 1944. — Morphologie abdominale des coléoptères et systématique de l'ordre. *Revue française d'Entomologie* 11 (2): 5-110.
- KRAUSE J. B. 1946. — The structure of the gonads of the wood-eating beetle, *Passalus cornutus* Fabricius. *Annals of the Entomological Society of America* 39 (2): 193-206.
- KRELL F. T. 1992. — Verschmelzung von Antennenmeren (Symphysocerie) als Regelfall bei *Temno-rhynchus repandus* Burmeister, 1847, sowie phylogenetische, taxonomische, faunistische und nomenklatorische Anmerkungen zu diversen Taxa dieser Gattung. *Deutsche entomologische Zeitschrift* N.F. 39 (4-5): 295-367.
- KRELL F. T. 1996. — Die Kopulationsorgane des Maikäfers *Melolontha melolontha* (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae). Ein Beitrag zur vergleichenden und funktionellen Anatomie der ektodermalen Genitalien der Coleoptera. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, ser. A (Biologie) 537: 1-101.
- LACORDAIRE T. 1856. — *Histoire naturelle des Insectes. Genera des Coléoptères*. Tome 3. Librairie encyclopédique de Roret, Paris, 594 p.

- LANDA V. 1960a. — Development and function of imaginal male reproductive organs of the cockchafer *Melolontha melolontha* L., in HRDÝ I. (ed.), *The Ontogeny of Insects. Acta symposii de evolutione insectorum Praha 1959*. Czechoslovak Academy of Sciences, Prague: 111-114.
- LANDA V. 1960b. — Origin, development and function of the spermatophore in cockchafer (*Melolontha melolontha* L.). *Casopis československé společnosti entomologické (Acta Societatis entomologicae czechosloveniae)* 57 (4): 297-316.
- LANDA V. 1960c. — New findings in the development of the spermatophore of *Melolontha melolontha* L. XI, in *Internationaler Kongress für Entomologie, Wien 1*: 355-357.
- LANDA V. 1960d. — Experiments with an artificial spermatophore in cockchafer (*Melolontha melolontha* L.). *Casopis československé společnosti entomologické (Acta Societatis entomologicae czechosloveniae)* 58 (4): 297-301.
- LAWRENCE J. F. & BRITTON E. B. 1991. — Coleoptera (beetles), in CSIRO DIVISION OF ENTOMOLOGY (ed.), *The Insects of Australia: a Textbook for Students and Research Workers*. Vol. 2. 2nd ed. Cornell University Press, New York: 543-683.
- LOPEZ-GUERRERO Y. & BLUME R. R. 1983. — *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Microstructure of the ovary from pupal stage to maturation of the first egg. *Environmental Entomology* 12 (1): 117-123.
- LOPEZ-GUERRERO Y. & HALFFTER G. 2000. — Evolution of the spermatheca in the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Fragmenta entomologica* 32 (2): 225-285.
- LUMARET J.-P. 1980. — *Les bousiers*. Balland, Paris, 123 p.
- LUPO V. 1947. — Studio morfologico, anatomico e istologico della *Anomala ausonia* var. *neapolitana* Reitt. *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria della Facoltà Agraria in Portici* 7: 97-315.
- MARTINEZ MORALES I. 1991. — *Activité reproductrice et ses contrôles chez le mâle et la femelle de Canthon indigaceus chevrolati et C. cyanellus cyanellus (Coléoptères, Scarabaeinae)*. Thèse de doctorat, Université Paris VI, Paris, France, 169 p.
- MARTINEZ MORALES I., DELOYA C. & DELLACASA M. 2001. — Anatomical and functional data on female and male reproductive systems of some dung beetle species of Aphodiinae and Eupariinae of Mexico (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 103 (1): 227-248.
- MATHUR P. N., SRIVASTAVA R. P. & JOSEPH A. N. T. 1959. — The genitalia of *Oryctes rhinoceros* Linn. (Coleoptera, Lamellicornia, Dynastinae). *Proceedings of the Indian Academy of Sciences (Animal Sciences)* 13 (51): 181-190.
- MATSUDA R. 1976. — *Morphology and Evolution of Insect Abdomen*. Pergamon Press, Oxford, 534 p.
- MENEES J. H. 1963. — Embryonic and postembryonic homologies of insect genitalia as revealed in development of male and female reproductive systems of the European chafer, *Amphimallon majalis* Razoumovski (Coleoptera: Scarabaeidae). *Cornell University, Agricultural Experiment Station, Memoir* 381: 1-59.
- MERCER C. F. & KING P. D. 1976. — Ovarian development in black beetle, *Heteronychnus arator* (Coleoptera: Scarabaeidae). *The New Zealand Entomologist* 6 (2): 165-170.
- MONTREUIL O. 2000. — *Systématique phylogénétique et biogéographie du genre Amphimallon Berthold, 1827 (Coleoptera : Melolonthidae). Hypothèses évolutives*. Thèse de doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, 342 p.
- MORON M. A. 1995. — Review of the Mexican species of *Golofa* Hope (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae). *The Coleopterist Bulletin* 49 (4): 343-384.
- PAULIAN R. 1988. — *Biologie des Coléoptères*. Lechevalier, Paris, 715 p.
- PAULIAN R. & BARAUD J. 1982. — Faune des Coléoptères de France. II. Lucanoidea et Scarabaeoidea. *Encyclopédie entomologique*. XLIII. Lechevalier, Paris, 478 p.
- PLUOT-SIGWALT D. 1979. — Évolution régressive des ovarioles chez les Coléoptères Scarabaeinae. *Annales de la Société entomologique de France* (n.s.) 15 (3): 575-588.
- PLUOT-SIGWALT D. 1988a. — Le système des glandes régumentaires des Scarabaeidae rouleurs, particulièrement chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera). *Folia entomologica mexicana* 74: 79-108.
- PLUOT-SIGWALT D. 1988b. — Données sur l'activité et le rôle de quelques glandes régumentaires, sternales, pygidiales et autres, chez deux espèces de *Canthon* (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 93 (3-4): 88-98.
- PLUOT-SIGWALT D. 1994. — *Le système des glandes régumentaires chez les Coléoptères coprophages Scarabaeidae. Sa diversité. Sa signification fonctionnelle en relation avec les comportements et la nidification*. Thèse de doctorat, École Pratique des Hautes Études, Paris, France, 270 p.
- RITTERHAUS K. 1927. — Studien zur Morphologie und Biologie von *Phyllopertha horticola* L. und *Anomala aenea* Geer. (Coleopt.). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 8: 282-408.
- SCHWERDTFEGER F. 1928. — Untersuchungen über die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsorgans von *Melolontha melolontha* L. während der Schwärmzeit. *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 13: 267-300.

- SÉGUY E. 1967. — Dictionnaire des termes techniques d'entomologie élémentaire. *Encyclopédie entomologique* XLI. Lechevalier, Paris, 465 p.
- SNODGRASS R. E. 1935. — *Principles of Insect Morphology*. MacGraw-Hill, Londres, 667 p.
- STEIN F. 1847. — *Vergleichender Anatomie und Physiologie der Insekten. Die weiblichen Geschlechts-Organen der Käfer*. Dunker & Humblot, Berlin, 139 p., 9 pls.
- STRAUS-DURCKHEIM H. 1828. — *Considérations générales sur l'anatomie des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du Melolontha vulgaris (hanneton)*. Levraut, Paris, 435 p., atlas: 36 p, 10 pls.
- STRINGER I. A. N. 1988. — The female reproductive system of *Costelytra zealandica* (White) (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *New Zealand Journal of Zoology* 15 (4): 513-533.
- TANNER V. M. 1927. — A preliminary study of the genitalia of female Coleoptera. *Transactions of the American Entomological Society* 53: 5-50.
- TUXEN S. L. 1970. — *Taxonomist's Glossary of Genitalia of Insects*. 2nd ed. Munksgaard, Copenhagen, 359 p.
- TYNDALE-BISCOE M. 1978. — Physiological age-grading in females of the dung beetle *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of Entomological Research* 68 (2): 207-217.
- VERHOEUF C. 1918. — Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coleopteren und über die phylogenetische Bedeutung desselben, zugleich ein zusammenfassender kritischer Rückblick und neuer Beitrag. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 117: 130-204.
- WILLIAMS J. L. 1945. — The anatomy of the internal genitalia of some Coleoptera. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 47 (4): 73-91.
- WILLIMZIK E. 1930. — Über den Bau der Ovarien verschiedener coprophager Lamellicornier und ihre Beziehung zur Brutpflege. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 18: 669-700.
- ZUNINO M. 1971. — Importanza dell'apparato genitale femminile nella sistematica del genere *Onthophagus* Latreille. *Bolletino della Società entomologica italiana* 103: 26-31.
- ZUNINO M. 1983. — Essai préliminaire sur l'évolution des armatures génitales des Scarabaeinae, par rapport à la taxonomie du groupe et à l'évolution du comportement de nidification. *Bulletin de la Société entomologique de France* 88: 531-542.

Soumis le 28 avril 2004 ;
 accepté le 25 octobre 2004.

ANNEXE 1

Liste synonymique pour les sclérites terminaux de l'abdomen.

Coxite IX (*coxite IX*)

- Coxite IX / coxa IX (Tanner 1927 ; Deuve 2001 ; Dupuis 2002, 2003).
- Gonocoxite IX (Deuve 1988b, 1993).
- Gonostyle (Deuve 1988a).
- Median coxite (Stringer 1988).
- Palpus vaginalis dorsalis / dorsal vaginal palp (Krell 1996).
- Stylus (Mathur *et al.* 1959).
- Third valvulae (Menees 1963).
- Ventrale apikale Vaginalpalpen (Krell 1992).

Coxosubcoxite IX (*coxosubcoxite IX*)

- Coxite (Tanner 1927 ; Snodgrass 1935).
- Coxosubcoxite (Dupuis 2002, 2003).
- Gonocoxite (Jameson 1997 ; Deuve 1988a).
- Hemisternite (Tuxen 1970 ; Eberhard 1992, 1993a, b).
- Palpen (Willimzik 1930).
- Palpes génitaux (Zunino 1983).
- Plaques génitales / genital plates (Moron 1995 ; Dechambre 1996).
- Vaginal Palpen (Stein 1847 ; Ritterhaus 1927).
- Second valvifer (Snodgrass 1935 ; Menees 1963).

Dorsopleurite IX (*dorsopleurite IX*)

- Dorsopleurite (Dupuis 2003).
- Seitenstück (Stein 1847).

Épipleurite IX (*epipleurite IX*)

- Épipleurite IX (Deuve 1994, 2001 ; Dupuis 2003).
- Latérotergite IX (Deuve 1988a, b, 1992, 1993).
- Paraproct (Tanner 1927).
- Tergopleurite (Snodgrass 1935).

Gonopodes IX (*gonopod IX*)

- Gonopodes IX (Deuve 1988a, b, 1992, 1993, 1994 ; Dupuis 2003).
- Hemisterna (Eberhard 1993a, b).
- Palpi vaginales (Krell 1996).
- Sternites IX (Mathur *et al.* 1959).

Style IX (*stylus IX*)

- Gonostyle / gonostylus (Snodgrass 1935 ; Deuve 1988b).
- Style / stylus (Tanner 1927 ; Snodgrass 1935 ; Deuve 1988a, b, 1993 ; Dupuis 2003).

Subcoxite IX (*subcoxite IX*)

- Coxite (Mathur *et al.* 1959).
- Gonosubcoxite IX (Deuve 1988b, 1993).
- Lateral coxite (Stringer 1988).
- Palpus vaginalis ventralis / ventral vaginal palp (Krell 1996).
- Second valvulae (Menees 1963).
- Subcoxite IX / subcoxa IX (Deuve 2001 ; Dupuis 2002, 2003).
- Valvifer (Tanner 1927).
- Ventrale proximale Vaginalpalpen (Krell 1992).

Sympleurite VIII (*sympleurite IX*)

- Abdominal sternum / abdominal sternum VIII (Menees 1963 ; Edmonds 1972 ; Edmonds 1974 ; Halffter & Lopez-Guerrero 1977).
- Anal plate of female (Eberhard 1993b).
- Eighth sternite (Tanner 1927).
- First subgenital plate (Deuve 2001).

- Sternite VIII (Snodgrass 1935 ; Jeannel & Paulian 1944 ; Bitsch 1979 ; Pluot-Sigwalt 1988a, b, 1994 ; Eberhard 1992 ; Krell 1996).
- Sternum VIII (Stringer 1988 ; Eberhard 1993a).
- Sympleurite VIII (Dupuis 2003).
- Terminal sternite (Jameson 1997).
- Ultimo sternite visible (Zunino 1971).

Tergite IX (*tergite IX*)

- Paraproct (Stringer 1988).
- Proctiger (Tanner 1927).
- Tergite IX (Deuve 1988a, b, 1993 ; Dupuis 2003).

ANNEXE 2

Liste synonymique pour les genitalia internes.

Bourse copulatrice (*bursa copulatrix*)

- Bourse copulatrice / copulatrix burse / borsa copulatrice / bursa copulatrix (Ritterhaus 1927 ; Schwerdtfeger 1928 ; Heymons 1930 ; Snodgrass 1935 ; Williams 1945 ; Krause 1946 ; Lupo 1947 ; Mathur *et al.* 1959 ; Landa 1960a-d ; Balthasar 1963a ; Menees 1963 ; Caussanel & Dajoz 1967 ; Gruner 1968 ; Tuxen 1970 ; Berberet & Helms 1972 ; Matsuda 1976 ; Mercer & King 1976 ; Iablokoff-Khnzorian 1977 ; Hardy 1981 ; Deuve 1988b, 1992, 1993 ; Stringer 1988 ; Geetha 1995 ; Krell 1996 ; Montreuil 2000 ; Dupuis 2003).
- Bursa sac and bursa sac duct (Eberhard 1993a).
- Grande vésicule vaginale (Strauss-Durckheim 1828).
- Réservoir supplémentaire (Dufour 1825).
- Scheide (Stein 1847).
- Spermatophore sac and spermatophore sac duct (Eberhard 1992, 1993b, 1996).

Chambre anogénitale (*anogenital chamber*)

- Chambre anogénitale (Dupuis 2003).
- Chambre génitale (Montreuil 2000).
- Cloaque / Kloake / Cloaca (Straus-Durckheim 1828 ; Krell 1996).
- Genital cavity (Eberhard 1992, 1993b).
- Kloakenraum (Heymons 1930).

Glandes accessoires (*accessory glands*)

- Akzeschorische scheidendrüse (Ritterhaus 1927).
- Colleterial glands / ghiandola colleterica (Williams 1945 ; Lupo 1947 ; Hoyt *et al.* 1971).
- Glandes accessoires / akzessorischen drüsen / accessory glands (Snodgrass 1935 ; Landa 1960a ; Menees 1963 ; Caussanel & Dajoz 1967 ; Gruner 1968 ; Berberet & Helms 1972 ; Mercer & King 1976 ; Iablokoff-Khnzorian 1977 ; Dupuis 2003).
- Glandes annexes (Montreuil 2000).
- Gland like bodies (William 1945).
- Glandes vulvaires (Straus-Durckheim 1828).
- Kittdrüsen (Schwerdtfeger 1928).
- Kleine drüsen (Balthasar 1963a).
- Sortes de glandes prostatiques (Dufour 1825).

Glandes accessoires latérales (*lateral accessory glands*)

- Glandes accessoires latérales (Dupuis 2003).
- First pair of accessory gland (Geetha 1995).
- Lateral accessory glands (Stringer 1988).

Glandes accessoires ventrales (*ventral accessory glands*)

- Glandes accessoires latérales (Dupuis 2003).
- Colleterial glands (Lawrence & Britton 1991).

- Glandula accessoria / accessory gland (Krell 1996).
- Median accessory glands (Stringer 1988).
- Second pair of accessory gland (Geetha 1995).

Glande de la spermathèque (*spermathecal gland*)

- Glande accessoire / accessory gland / glandula accessoria (Mathur *et al.* 1959 ; Landa 1960a, c ; Balthasar 1963a ; Lumaret 1980 ; Lawrence & Britton 1991).
- Anhangdrüse (Stein 1847 ; Ritterhaus 1927 ; Schwerdtfeger 1928 ; Willimzik 1930).
- Ghiandola spermophila (Lupo 1947).
- Glande annexe / appended gland (Caussanel & Dajoz 1967 ; Gruner 1968 ; Deuve 1993).
- Glande annexe de la spermathèque (Deuve 1988b).
- Glande de la spermathèque / spermatheca gland (Zunino 1983 ; Pluot-Sigwalt 1988a, 1994 ; Martinez Morales 1991 ; Eberhard 1993a, b ; Montreuil 2000 ; Dupuis 2003).
- Glandula receptaculi (Heymons 1930 ; Hallfiter & Matthews 1966 ; Krell 1996).
- Petite vésicule vaginale (Straus-Durckheim 1828).
- Samelkapseldrüse (Heymons 1930).
- Glande spermathécale / spermathecal gland (Snodgrass 1935 ; Krause 1946 ; Menees 1963 ; Berberet & Helms 1972 ; Edmonds 1974 ; Matsuda 1976 ; Mercer & King 1976 ; Paulian 1988 ; Stringer 1988 ; Lawrence & Britton 1991 ; Eberhard 1992, 1993b, 1996 ; Geetha 1995 ; Lopez-Guerrero & Hallfiter 2000 ; Martinez Morales *et al.* 2001).

Orifice génital (*genital opening*)

- Genital chamber opening (Menees 1963).
- Gonopore (Snodgrass 1935 ; Deuve 1988a, b, 1993 ; Martinez-Morales *et al.* 2001 ; Dupuis 2003).
- Orifice génital / genital opening / orificio genitale (Zunino 1971 ; Hallfiter & Lopez-Guerrero 1977 ; Deuve 1988a, b, 1993 ; Dupuis 2003).
- Vulve / vulva (Straus-Durckheim 1828 ; Stein 1847 ; Tanner 1927 ; Lupo 1947 ; Tuxen 1970 ; Edmonds 1974 ; Matsuda 1976 ; Stringer 1988 ; Eberhard 1992, 1993a, b, 1996 ; Krell 1996 ; Martinez Morales *et al.* 2001).

Oviducte commun (*common oviduct*)

- Eiergang (Stein 1847 ; Ritterhaus 1927 ; Schwerdtfeger 1928 ; Willimzik 1930).
- Oviducte / oviduct / oviductus (Dufour 1825 ; Straus-Durckheim 1828 ; Cooper 1938 ; Edmonds 1974 ; Huerta *et al.* 1981 ; Lopez-Guerrero & Blume 1983 ; Eberhard 1996 ; Montreuil 2000).
- Oviducte commun / common oviduct / ovidutto commune / oviductus communis (Snodgrass 1935 ; Lupo 1947 ; Balthasar 1963a ; Menees 1963 ; Tuxen 1970 ; Berberet & Helms 1972 ; Matsuda 1976 ; Mercer & King 1976 ; Zunino 1983 ; Deuve 1988b, 1993 ; Paulian 1988 ; Krell 1996 ; Martinez Morales *et al.* 2001 ; Dupuis 2003).
- Oviducte impair (Gruner 1968).
- Oviducte impair et médian (Caussanel & Dajoz 1967).
- Oviducte médian / median oviduct (Snodgrass 1935 ; Williams 1945 ; Pluot-Sigwalt 1979 ; Stringer 1988).
- Utérus (Mathur *et al.* 1959 ; Datta Gupta & Kumar 1963 ; Matsuda 1976).

Oviducte latéral (*lateral oviduct*)

- Eileiter (Stein 1847 ; Ritterhaus 1927 ; Schwerdtfeger 1928 ; Willimzik 1930).
- Oviducte / oviduct / ovidukt (Heymons 1930 ; Mathur *et al.* 1959 ; Lumaret 1980 ; Martinez Morales *et al.* 2001).
- Oviducte latéral / lateral oviduct / oviductus lateralis (Snodgrass 1935 ; Balthasar 1963a ; Gruner 1968 ; Tuxen 1970 ; Berberet & Helms 1972 ; Matsuda 1976 ; Mercer & King 1976 ; Pluot-Sigwalt 1979 ; Stringer 1988 ; Geetha 1995 ; Martinez Morales *et al.* 2001 ; Dupuis 2003).
- Ovidutto pari (Lupo 1947).

Poches accessoires postérieures (*posterior accessory fold*)

- Chitintaschen (Willimzik 1930).
- Glandes accessoires postérieures (Pluot-Sigwalt 1988a, 1994 ; Martinez Morales *et al.* 2001 ; Dupuis 2003).

Réceptacle séminal (*seminal receptacle*)

- Capsule (Deuve 1988b).
- Receptakulum / receptaculum (Ritterhaus 1927).
- Réceptacle séminal / seminal receptacle / receptaculum seminis (Schwerdtfeger 1928 ; Willimzik 1930 ; Snodgrass 1935 ; Landa 1960a-c ; Balthasar 1963a ; Hallfiter & Matthews 1966 ; Tuxen 1970 ; Tyndale-Biscoe 1978 ; Lumaret 1980 ; Krell 1996 ; Lopez-Guerrero & Hallfiter 2000 ; Dupuis 2003).
- Samenkapsen (Stein 1847 ; Heymons 1930 ; Zunino 1971).

Spermathèque (*spermatheca*)

- Glande sébacée de l'oviducte (Dufour 1825).
- Petite vésicule vaginale (Straus-Durckheim 1828).
- Spermathèque / spermatheka / spermateca / spermatheca (Snodgrass 1935 ; Cooper 1938 ; Williams 1945 ; Krause 1946 ; Lupo 1947 ; Mathur *et al.* 1959 ; Menees 1963 ; Caussanel & Dajoz 1967 ; Gruner 1968 ; Tuxen 1970 ; Berberet & Helms 1972 ; Edmonds 1974 ; Matsuda 1976 ; Mercer & King 1976 ; Iablokoff-Khnzorian 1977 ; Halffter & Lopez-Guerrero 1977 ; Huerta *et al.* 1981 ; Lopez-Guerrero & Blume 1983 ; Zunino 1983 ; Deuve 1988b, 1992, 1993 ; Paulian 1988 ; Stringer 1988 ; Lawrence & Britton 1991 ; Martinez Morales 1991 ; Eberhard 1992, 1993a, b, 1996 ; Geetha 1995 ; Lopez-Guerrero & Halffter 2000 ; Montreuil 2000 ; Martinez Morales *et al.* 2001 ; Dupuis 2003).

Vagin (*vagina*)

- Bursa copulatrix (Snodgrass 1935 ; Edmonds 1974 ; Tyndale-Biscoe 1978 ; Paulian 1988 ; Lopez-Guerrero & Halffter 2000 ; Martinez Morales *et al.* 2001).
- Egg-exit duct (Williams 1945).
- Genital chamber (Mathur *et al.* 1959 ; Berberet & Helms 1972 ; Martinez Morales *et al.* 2001).
- Vagin / Vagina (Schwerdtfeger 1928 ; Willimzik 1930 ; Cooper 1938 ; Williams 1945 ; Krause 1946 ; Lupo 1947 ; Datta Gupta & Kumar 1963 ; Menees 1963 ; Halffter & Matthews 1966 ; Tuxen 1970 ; Zunino 1971 ; Matsuda 1976 ; Mercer & King 1976 ; Halffter & Lopez-Guerrero 1977 ; Iablokoff-Khnzorian 1977 ; Lumaret 1980 ; Hardy 1981 ; Huerta *et al.* 1981 ; Lopez-Guerrero & Blume 1983 ; Deuve 1988b, 1993 ; Paulian 1988 ; Martinez Morales 1991 ; Eberhard 1992, 1993a, 1993b ; Lopez-Guerrero & Halffter 2000 ; Dupuis 2003).