

FÉDÉRATION FRANÇAISE DES SOCIÉTÉS DE SCIENCES NATURELLES
OFFICE CENTRAL DE FAUNISTIQUE

Directeur honoraire : P. de BEAUCHAMP

Directeur : L. CHOPARD

FAUNE DE FRANCE

38

COLÉOPTÈRES SCARABÉIDES

PAR

R. PAULIAN

(Avec 445 figures)

PARIS

PAUL LECHEVALIER ET FILS, 12, RUE DE TOURNON (VI^e)

1941

*Collection honorée de subventions de l'Académie des Sciences de Paris
(fondation R. Bonaparte et Loutreuil), de la Caisse des Recherches Scientifiques,
du Ministère de l'Agriculture et du Ministère de l'Éducation nationale.*

INTRODUCTION

MORPHOLOGIE IMAGINALE

On réunit dans le sous-ordre *Scarabaeoidea* ⁽¹⁾ toute une série de familles présentant les caractères suivants :

Antennes à scape très développé ; scape et funicule pubescents, mais jamais avec un revêtement dense de poils ; massue des antennes toujours forte, développée d'un seul côté du funicule.

Maxilles à galea et lacinia souvent séparées. Yeux présents, jamais d'ocelles supplémentaires.

Cavités coxales antérieures fermées ; hanches enfouies dans ces cavités, à peine saillantes en dehors, ou coniques et saillantes.

Tarses normalement présents et pentamères, terminés par deux griffes.

Ailes et élytres généralement présents, couvrant tout l'abdomen ou laissant à découvert, au plus le propygidium (dernier tergite dorsal fortement chitinisé lorsqu'il est découvert) et le pygidium. Nervation alaire du type Cantharidien. M_1 et M_2 unies dans leur région distale ; R_2 nettement récurrente ; un certain nombre de transversales entre les cubitales et les anales. Second sternite abdominal distinct du troisième.

Organe copulateur ♂ comprenant un pénis très peu chitinisé, sans forme bien définie, armé d'un certain nombre de phanères ou d'écailles exsertiles. Ce pénis est contenu dans une pièce basale, chitineuse, très développée, parfois entièrement fermée en cylindre, parfois ouverte sur la face sternale. Cette pièce a été désignée sous le nom de tambour. Sur la marge distale du tambour s'insèrent des valves, styles ou paramères, souvent au nombre de deux, parfois au nombre de quatre. Ces paramères peuvent être réunis entre eux, dorsalement ou ventralement, par une lame membraneuse. Généralement symétriques, les paramères sont dissymétriques dans un certain nombre de groupes. Au repos l'organe copulateur repose sur le côté gauche.

Système nerveux abdominal très variable, généralement condensé en

1. Les *Dascillidae* ont été parfois réunis aux *Scarabaeoidea* mais les différences fondamentales existant dans la structure de l'antenne de ces deux groupes, suffirent à rendre un tel rapprochement au moins peu vraisemblable.

un seul ganglion (*Scarabaeidae*), parfois formé d'une chaîne normale de six ganglions (*Lucanidae*).

Tubes de Malpighi libres dans le cœlome, au nombre de quatre.

Testicules folliculés, avec une à trois paires de glandes accessoires. Ovaires du type holoïstique : avec une série d'ovules contigus couronnés d'un groupe terminal unique de cellules nutritives.

Sept paires de stigmates abdominaux insérés soit sur les membranes pleurales, soit, en partie tout au moins, sur les sternites.

Organes stridulatoires fréquemment présents, situés sur l'abdomen, ou les élytres, ou les pattes ; jamais localisés sur le vertex comme cela se produit chez de nombreux *Clavicornia*.

I. Tête. — Toujours enfoncée dans le prothorax, elle est formée sur la face dorsale d'un *vertex*, région située entre les yeux et en arrière de ceux-ci,

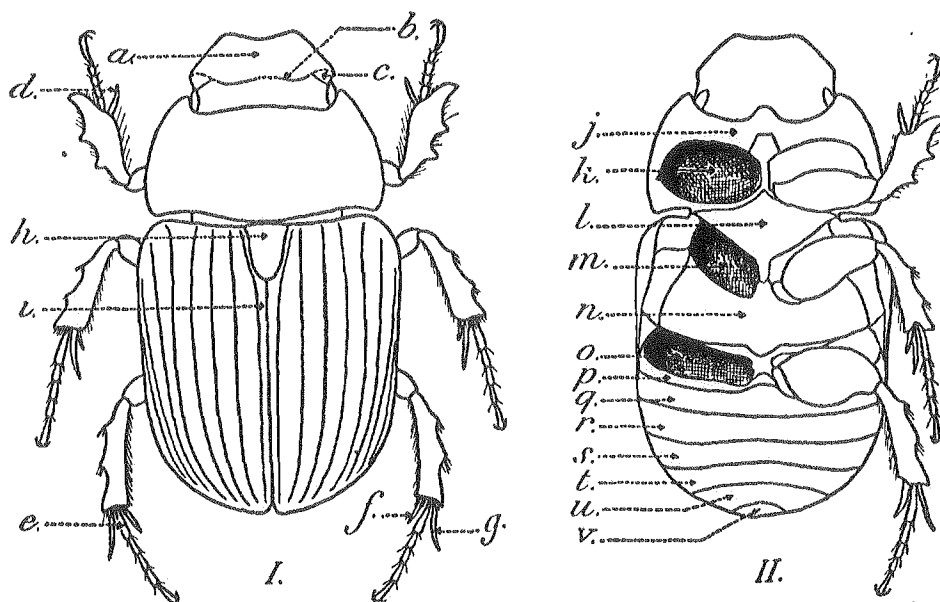


FIG. I. — *Aphodius* vu d'au-dessus. — *a.* clypéus ; *b.* suture frontale ; *c.* joues ; *d.* éperon terminal des tibias antérieurs ; *e.* métatarse postérieur ; *f.* éperon terminal inférieur des tibias postérieurs ; *g.* éperon terminal supérieur des tibias postérieurs ; *h.* écusson ; *i.* interstrie juxta-sutural.

FIG. II. — *Aphodius* vu d'au-dessous. — *j.* prosternum ; *k.* cavité cotyloïde antérieure ; *l.* mésosternum ; *m.* cavité cotyloïde intermédiaire ; *n.* métasternum ; *o.* cavité cotyloïde postérieure ; *p.-u.* sternites abdominaux ; *v.* pygidium.

d'un *front*, situé en avant du vertex et souvent séparé de lui par une *suture frontale*, et d'un *clypeus*, situé en avant du front. Sur les côtés du front, en avant des yeux, se trouvent les *joues*, généralement séparées du reste de la tête par les *sutures génales*. Les joues se prolongent parfois en arrière,

le long de l'œil, en une étroite lame horizontale, le *canthus oculaire*. Chez les *Lucanidae*, *Trogidae*, *Geotrupidae* et tous les *Scarabaeidae* sauf les *Scarabaeitae* et les *Aphodiitae*, le clypéus est court et suivi en avant par le *labre*, ou lèvre supérieure. Chez les deux sous-familles des *Scarabaeitae* et des *Aphodiitae* le clypeus est très développé vers l'avant et sur les côtés, énorme, et il recouvre complètement le labre. La pièce arrondie à laquelle il donne ainsi naissance est l'*épistome* ou *chaperon*.

Les *antennes* s'insèrent sur les côtés de la tête, en avant des joues, elles sont le plus souvent cachées à la base par le clypéus. Les antennes comportent de sept à onze articles; trois à sept des articles distaux se dilatent d'un seul côté de l'axe pour former une *massue*. Cette massue peut être glabre, ou densément tomenteuse; elle affecte des formes très variables selon les groupes: chez les *Lucanidae* les articles de la massue sont rigides, formant un peigne fixe; chez les *Scarabaeidae* ces articles sont mobiles; généralement libres entre eux il arrive, chez certains *Geotrupidae*, que l'article intermédiaire soit enclos par les articles qui le flanquent; de plus, chez les *Hybosoridae*, les deux articles distaux sont enclos dans l'article basilaire devenu cupuliforme (1). L'article basilaire de l'antenne, ou *scape*, est toujours énorme, et l'antenne fait généralement un angle avec le scape.

Le *labre* recouvre la cavité buccale; fortement chitinisé lorsqu'il est à nu, il est réduit à une mince membrane dans les formes à chaperon développé. Sur la face buccale, le labre est recouvert d'une mince membrane portant des papilles sensorielles et des épines diversement disposées: l'*épipharynx*.

En arrière du labre, de chaque côté de la cavité buccale, s'insèrent les *mandibules*. Celles-ci sont fortes, chitinisées, et comportent un renflement basilaire à la face interne, la *mola*, et une région distale portant un nombre variable de dents, chez les formes à labre découvert. Chez les formes à labre caché, les mandibules sont entièrement membraneuses, ciliées ou striées sur leur marge interne.

Les *maxilles* ont une pièce basilaire assez petite, le *cardo*, suivi d'une pièce rectangulaire plus longue, le *stipe*; l'angle apical interne du stipe porte une lame pubescente, la *lacinia*, suivie vers l'extérieur d'une seconde lame pubescente en large cimier, la *galea*. La *lacinia* est parfois fortement chitinisée et armée de crochets. Chez un certain nombre de sous-familles, *lacinia* et *galea* sont soudées en une seule lame. A l'angle apical externe du stipe le *palpe maxillaire* s'insère sur un article intermédiaire: le *palpi-fère*. Le palpe maxillaire est très généralement de quatre articles de forme et de proportions très variables.

1. On retrouve une structure antennaire analogue chez certains *Onthophagus* Indomalais, chez les *Lethrus* d'Asie et les *Phanaeini* d'Amérique.

La lèvre inférieure ou *labium* comporte un *mentum*, pièce transversale impaire, sur laquelle s'insère une pièce allongée, de forme variable, le *labium* proprement dit ; sur la marge antérieure du labium s'insère une *ligule* impaire, médiane, très généralement absente ; aux angles antérieurs du labium viennent s'articuler les *palpes labiaux*, ayant un nombre d'articles variable. Sur la face buccale du labium se développent deux larges

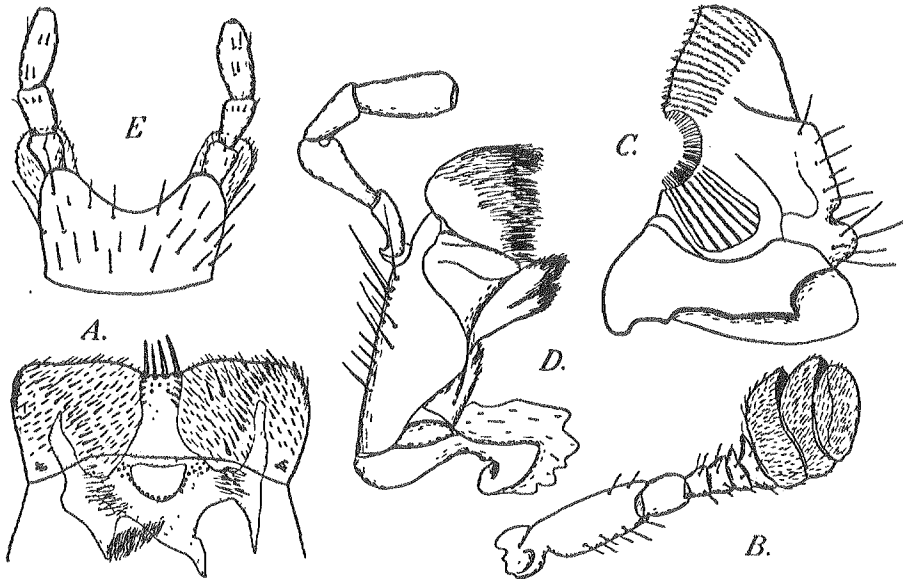


FIG. III. — Pièces buccales et antenne d'*Aphodius lividus*. — A. labre ; B. antenne ; C. mandibule ; D. maxille ; E. labium.

expansions chitineuses, saillantes en avant et pubescentes : les *paraglosses*.

II. **Thorax.** — Sur la face tergale le thorax comprend un large sclérite antérieur, le *prothorax* ou *pronotum*, suivi d'un petit sclérite triangulaire : le *mésnotum* ou *écusson* ; l'écusson est parfois caché par les élytres. Le *métanotum* n'est jamais distinct de dos.

Le pronotum a une forme très variable selon les espèces ; il peut être rebordé ou non rebordé et, dans beaucoup de groupes, il est le siège d'importants caractères sexuels secondaires.

Sur la face sternale le *prosternum* correspond au pronotum ; il entoure entièrement les cavités coxales antérieures et forme souvent une arête longitudinale médiane saillante entre les hanches qui sont presque contiguës. Le *mésosternum* correspond au mésnotum et est souvent séparé du *mélasternum* par une suture bien marquée.

Les *élytres* s'insèrent sur le mésnotum, ils sont généralement striés et portent typiquement neuf stries dorsales ; la marge latérale de l'élytre,

au delà de la neuvième strie, se replie en dessous et constitue l'*épipleure*; l'*épipleure* est généralement séparée de l'élytre par la *carène épipleurale*. Dans la majorité des cas tous les *interstries* (espaces entre deux stries) sont identiques entre eux; cependant il arrive que certains interstries prennent une coloration ou portent une sculpture différente de celle des interstries voisins. Dans ce cas ce sont toujours les interstries impairs qui sont modifiés les premiers. L'*interstrie juxtasutural*, c'est-à-dire l'interstrie situé immédiatement le long de la marge postérieure (interne) de l'élytre, a souvent une sculpture différente des autres interstries.

Les *ailes* sont très généralement présentes, elles s'insèrent sur le *ménotum*. D'une façon très générale, lorsqu'un Scarabéide s'envole, il est obligé d'écartier les élytres pour déployer ses ailes; pendant le vol il garde alors les élytres largement ouverts, formant un angle droit avec le grand axe du corps. Chez les *Gymnopleurus* et la plupart des Cétoines l'élytre présente à la base, sous l'épaule, une large échancrure. Cette échancrure permet à l'insecte de sortir ses ailes, et de voler, les élytres fermés.

Les *pattes* sont formées d'une série de segments :

la *hanche*, généralement enfouie dans le corps. Selon les groupes les hanches intermédiaires sont obliques ou parallèles. Les hanches postérieures, qui s'insèrent au bord distal du métasternum, sont toujours transverses et presque contiguës;

le *trochanter*, petite pièce en croissant, faisant suite à la hanche et accolée au fémur;

le *fémur*, qui est souvent très développé;

le *tibia*, élargi et denté en dehors sur la première paire, en pyramide souvent extrêmement allongée sur les paires suivantes. Les tibias portent des éperons articulés sur leur tranche apicale : les *éperons terminaux*; la tranche apicale est également souvent armée d'une couronne d'épines ou de soies : *corbeille de soies*;

le *tarse*, de forme très variable, s'insère sur le tibia et est formé généralement de cinq articles; le premier de ces articles, ou *métatarse*, est souvent bien plus long ou plus épais que les autres; le dernier article, ou *onychium*, porte généralement deux fortes *griffes*, parfois dentées ou échancrées à la base, parfois réduites à de fortes soies, parfois même nulles. Entre ces griffes s'insère une petite pièce chitineuse, partiellement enfouie dans l'*onychium*, qui est en réalité le dernier article du tarse, on l'a nommé *post-tarse* ou *pré-tarse*.

Dans divers groupes de Scarabéides le nombre d'articles tarsaux est réduit; il arrive même (*Scarabaeus*, *Onitis*) que les tarsi antérieurs disparaissent dans les deux sexes, ou dans un seul sexe (*Chironitis*).

III. **Abdomen.** — La face tergale de l'abdomen est membraneuse, sauf sur le dernier tergite abdominal, ou *propygidium*, lorsque celui-ci est dé-

couvert par les élytres, au repos. L'abdomen se termine par un *pygidium*, pièce généralement triangulaire, souvent rebordée à la base, et fréquemment verticale. Chez divers Mélolonthides et Cétonides la marge apicale de ce pygidium s'allonge en *larière*. Sur la face ventrale l'abdomen comprend cinq (Lucanides, Trogides) ou six sternites distincts. Ces sternites ont une sculpture et une pubescence très variables. Dans un certain nombre de formes exotiques les sutures entre sternites s'effacent, surtout au milieu, et l'abdomen ne forme plus qu'une plaque unie.

IV. **Dimorphisme sexuel.** — De tous les Coléoptères, c'est sans doute chez les *Scarabaeoidea* que le dimorphisme sexuel est le plus accusé. Il n'est pas d'organe ou de caractère qui ne puisse être affecté par ce phénomène : pièces buccales, pattes, ailes, élytres, forme et couleur du corps, sculpture de l'abdomen. Comme le dimorphisme a une intensité souvent très considérable, il s'ensuit que les divers individus d'un même sexe, ayant des tailles différentes, présentent ce dimorphisme à des degrés très variables. Il y a là une grosse difficulté pour la détermination des espèces et on a souvent créé des espèces simplement sur des exemplaires *minor* ou *major* d'une espèce déjà connue. Pour pouvoir déterminer avec quelque précision les espèces à fort dimorphisme, il est donc nécessaire d'une part d'utiliser des caractères qui ne soient pas sous la dépendance du sexe, d'autre part de disposer de séries importantes d'individus d'une même espèce.

MORPHOLOGIE ET TAXONOMIE LARVAIRES

La morphologie larvaire des *Scarabaeoidea* a été relativement bien étudiée. Les larves, toujours hexapodes, sont caractérisées par leur aspect mélolonthoïde (fig. 1-5). Le corps est blanc ou faiblement jaunâtre, sauf sur la tête et parfois le thorax, un peu plus fortement chitinisés ; la pubescence le plus souvent rase et régulière. La tête, toujours presque verticale, présente des sutures épicroâiales distinctes, un labre articulé sur un épistome généralement isolé. Les ocelles sont presque toujours nuls. Les antennes insérées sur les côtés de la tête ont un nombre d'articles variant entre trois et quatre. Les mandibules sont fortes, à lobe molaire bien développé et apex denté. La lacinia est tantôt soudée à la galea, tantôt séparée d'elle et le palpe maxillaire comprend deux ou trois articles. La ligule est simple, le palpe labial biarticulé et le sclérite hypopharyngien très complexe. Les pattes sont très variablement développées selon les groupes, certains articles distaux pouvant disparaître et les articulations proximales s'ankylosant parfois. Les stigmates, normalement cribriformes, sont biforés chez certains *Trox*. L'anوس est tantôt transversal, tantôt longitudinal, tantôt en V plus ou moins ouvert. La face sternale du

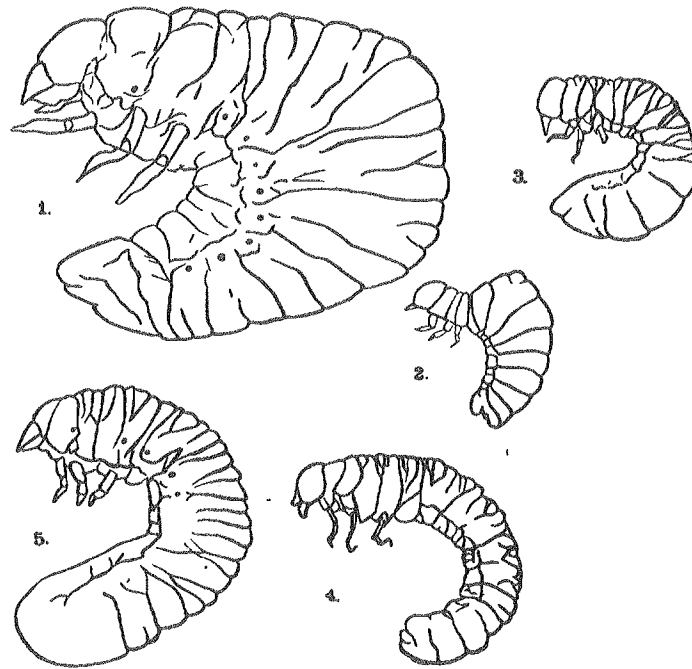


FIG. 1 à 5. — Larves de Scarabaeoidea. — 1. *Copris lunaris*. — 2. *Onthophagus taurus*. — 3. *Aphodius fossor*. — 4. *Trox scaber*. — 5. *Cetonia aurata*.

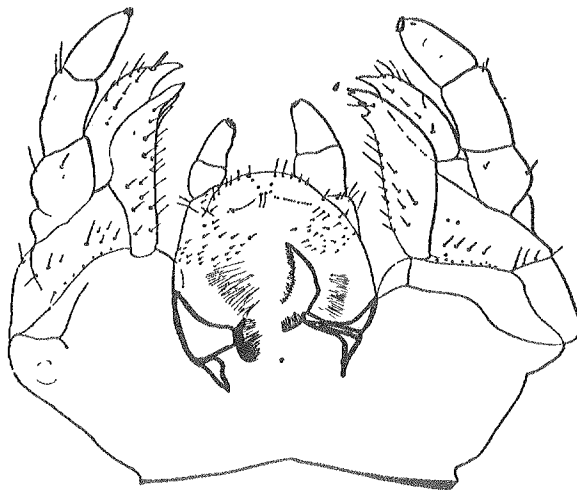


FIG. 6. — Hypopharynx de *Geotrupes niger*.

dernier segment abdominal porte souvent au milieu de la pubescence du fond, un certain nombre d'épines courtes et dures disposées de façon différente selon les tribus, les genres et même les espèces : le *raster*.

Comme les larves de Scarabéoïdes, ou « vers blancs », se rencontrent très fréquemment dans la nature et que plusieurs d'entre elles ont une grosse importance économique, il m'a paru utile de donner un tableau de détermination des genres connus à l'état larvaire. Ce tableau a été établi en utilisant les très riches collections du Muséum et les travaux récents de HAYES, GARDNER et v. EMDEN ; dans plusieurs cas les caractères génériques sont pris sur des espèces exotiques ; il est donc très possible qu'il faille par la suite modifier certains caractères pour les accorder aux données fournies par les espèces indigènes.

TABLEAU DES GENRES (larves)

1. Abdomen à tergites lisses, sans replis secondaires. Anus longitudinal (<i>Lucanidae</i>)	2.
— Abdomen à tergites plissés en travers. Anus transverse ou anguleux	7.
2. Aire stridulatoire des pattes intermédiaires formée de tubercules chitineux disposés sans ordre sur une large surface.....	3.
— Aire stridulatoire des pattes intermédiaires formée de rangées régulières de tubercules chitineux.....	5.
3. Peigne stridulatoire des pattes postérieures à tubercules disposés sans ordre	4.
— Peigne stridulatoire des pattes postérieures formé de tubercules en rangées régulières	Aesalus.
4. Tergites abdominaux I-VII à denses spinules, VIII-IX à spinules peu denses. Sclérite anal elliptique, faiblement et peu densément pubescent.....	Sinodendron.
— Tergites abdominaux I-VI et IX à denses spinules, VII et VIII presque lisses. Sclérite anal triangulaire.....	Ceruchus.
5. Aire stridulatoire des pattes intermédiaires formée de rangées obliques de denticules forts ; peigne stridulatoire des pattes postérieures avec de nombreuses carènes chitineuses.....	Systemocerus.
— Aire stridulatoire des pattes intermédiaires formée d'une rangée de forts tubercules le long de la marge externe.....	6.
6. Griffes tarsales avec deux soies.....	Dorcus.
— Griffes tarsales avec quatre à six soies.....	Lucanus.
7. Organes stridulatoires sur les pattes postérieures.....	Geotrupes.
— Organes stridulatoires jamais sur les pattes postérieures...	8.
8. Organes stridulatoires sur les pattes antérieures ; épipharynx avec un épais bourrelet chitineux en avant.....	Hybosorus.
— Organes stridulatoires jamais sur les pattes ; épipharynx sans bourrelet antérieur.....	9.

9. Galea et lacinia maxillaires séparées (6, 25, 28, 32)..... 10.
 — Galea et lacinia maxillaires soudées en un lobe unique (29). 18.
10. Pas d'organes de stridulation **Trox**.
 — Des dents ou épines chitineuses stridulatoires sur les stipes maxillaires 11.
11. Griffes tarsienne réduite à une soie insérée au centre de la troncature du tibia (31)..... 12.
 — Griffes tarsienne normale (26)..... 16.
12. Tormae de l'épipharynx non réunies sur la ligne médiane, longuement prolongées en arrière sur le pharynx (20).... **Scarabaeus**.
 — Tormae de l'épipharynx soudées au milieu, non prolongées sur le pharynx 13.
13. Épipharynx avec un cône sensoriel proximal composé ; pattes triarticulées (16) **Copris**.
 — Épipharynx sans cône sensoriel composé..... 14.
14. Pattes triarticulées. Galea bien plus longue que la lacinia. **Onitis**.
 — Pattes biarticulées. Galea de peu plus longue que la lacinia. 15.
15. Épipharynx avec de nombreuses soies proximales sur les aires latérales (30)..... **Oniticellus**.
 — Épipharynx avec de très peu nombreuses soies sur les aires latérales (27)..... **Onthophagus**.
16. Lacinia beaucoup plus courte que la galea (25)..... **Ataenius**.
 — Lacinia à peu près aussi longue que la galea (32)..... 17.
17. Angles antérieurs de l'épipharynx avec deux forts sclérites triangulaires (15)..... **Aphodius**.
 — Angles antérieurs de l'épipharynx à peine chitinisés. **Heptaulacus**.
18. Anus anguleux, en V ou en Y..... 19.
 — Anus transversal, jamais anguleux 23.
19. Dernier sternite abdominal avec deux rangées longitudinales de fortes épines (*Melolonthitae*)..... 20.
 — Dernier sternite abdominal avec des épines disposées autrement. 22.
20. Tête et épistome lisses ; anus subanguleux ; raster ne dépassant pas le milieu du dernier sternite..... **Rhizotrogus**.
 — Tête et épistome rugueux..... 21.
21. Quatrième article des antennes plus long que le troisième ; rangées longitudinales d'épines du raster parallèles (1)..... **Melolontha**.
 — Quatrième article des antennes plus court que le troisième ; rangées longitudinales d'épines du raster un peu divergentes vers l'avant. **Polyphylla**.

1. PENNIS place près de ces larves une larve qu'il attribue au genre *Anoxia* mais qui n'aurait pas de raster. Il est très probable que son attribution générique est fautive. Cependant certaines larves de *Melolonthitae* décrites par GARDNER n'ont pas non plus de raster.

22. Raster formant une rangée transverse de fortes épines (*Sericitae*)...
 **Serica, Triodonta** (1).
 — Raster formé d'épines disposées sans ordre..... **Hoplia**.
23. Épipharynx avec une rangée antérieure, médiane, transverse, de
 petites épines (23) 24.
 — Épipharynx sans rangée antérieure d'épines..... 27.
24. Marge antérieure du labre trilobée en avant..... 25.
 — Marge antérieure du labre droite ou échancrée en avant..... 26.
25. Raster formé de deux rangées longitudinales de fortes épines....
 **Cetonia** (2).
 — Raster sans rangées longitudinales d'épines..... **Osmoderma**.
26. Épistome et labre grossièrement ponctués; tête rugueuse.. **Gnorimus**.
 — Toute la tête lisse..... **Trichius**.
27. Pas de spinules stridulants sur les stipes maxillaires; pas d'aire stri-
 dulatoire sur les mandibules; labre faiblement échancré au milieu de
 sa marge antérieure..... **Valgus**.
 — Stipes maxillaires et aire mandibulaire modifiés en organes de stridu-
 lation..... 28.
28. Marges latérales de l'épipharynx avec une série de rides transverses;
 apex des mandibules tronqué largement, la dent proximale à peine
 distincte..... **Anomala**.
 — Marges latérales de l'épipharynx sans rides transverses.... 29.
29. Mandibules triangulaires, à plusieurs dents molaires..... 30.
 — Mandibules à apex grêle, brusquement rétréci au delà du lobe molaire
 qui est unidenté..... **Pachypus**.
30. Quatrième article des antennes égal aux trois quarts du troisième...
 **Oryctes**.
 — Quatrième article des antennes égal à la moitié du troisième...
 **Callicnemis**.

MORPHOLOGIE NYMPHALE

Les nymphes de *Scarabaeoidea* sont nues et très généralement glabres. La surface tergale de l'abdomen, surtout sur les pleures, est très fortement ridée, les rides étant ondulées et disposées longitudinalement. Comme toutes les nymphes de Coléoptères elles montrent neuf tergites

1. Je ne connais pas de larves de *Sericitae*; les caractères du groupe sont empruntés aux auteurs et je ne peux trouver de différences dans les descriptions de PERRIS (*Triodonta*) et de HAYES (*Serica*). La larve de *Maladera* décrite par PERRIS n'est pas une larve de *Sericitae* et son attribution générique est, par suite, fautive. Il en va encore de même pour la larve qu'il décrit sous le nom d'*Hoplia* si les caractères de BÖVING et CRAIGHEAD sont exacts.

2. Les larves des divers petits genres parents de *Cetonia* sont trop mal connues pour être actuellement séparées dans ce tableau.

et huit sternites distincts. La tête est repliée sous le thorax. Les podothèques sont indistinctement articulées ; les fémurs sont orientés obliquement d'arrière en avant et de dedans en dehors ; les tibias de dehors en dedans et d'avant en arrière ; les tarses enfin sont parallèles au grand



FIG. 7 à 10. — Larve de *Geotrupes niger*. — 7. mandibules. — 8. patte postérieure. — 9. antenne. — 10. patte antérieure.

axe du corps et très écartés entre eux. Les ptérothèques I et II sont présentes, subégales et repliées sur la face sternale. Les gonothèques sont très peu développées, le plus souvent réduites à de simples lobes indifférenciés ; cependant, chez les nymphes ♂ de *Dorcus*, le long flagelle chitineux qui arme le sac interne du pénis est évaginé ; il passe entre les lobes apicaux de l'abdomen et se recourbe sur le dos.

Les nymphes de *Coprini* sont caractérisées par des excroissances portées par les pleures abdominales et par le thorax. Reposant sur ces excroissances, dans leur coque nymphale, les nymphes sont pratiquement isolées du sol. De telles excroissances ne se rencontrent pas chez les Cétonides, dont la larve édifie pourtant une coque nymphale très perfectionnée.

Toutes les nymphes de *Scarabaeoidea* sont remarquables par la réduction du nombre de leurs stigmates abdominaux fonctionnels. Ces stigmates, toujours visibles d'au-dessus et assez grands, sont au nombre de cinq paires fonctionnelles chez les *Lucanidae*, au nombre de trois paires seulement chez les *Coprini*.

La détermination des nymphes de *Scarabaeoidea* est à peu près impossible actuellement. Le tableau ci-dessous, en partie inspiré de GARDNER, 1935, ne prétend qu'à orienter les recherches.

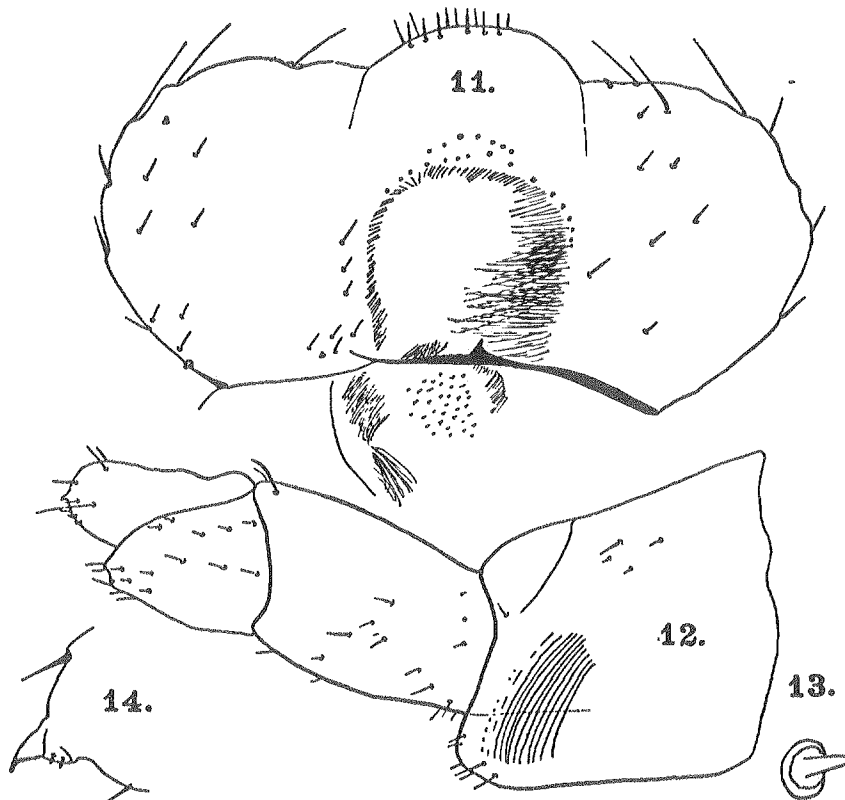


FIG. 11 à 14. — Larve de *Geotrupes niger*. — 11. épipharynx. — 12. patte intermédiaire. — 13. spinule stridulatoire des pattes postérieures. — 14. tarsungulus.

- | | |
|---------------------------------------------------------------|------------------------------------|
| 1. Abdomen avec des expansions latérales..... | Scarabaeitae. |
| — Abdomen sans expansions latérales..... | 2. |
| 2. Dernier segment abdominal avec deux cerques terminaux..... | 3. |
| — Dernier segment abdominal sans cerques terminaux..... | Rutelitae, Dynastitae, Cetoniitae. |
| 3. Cerques terminés par un long filament hyalin..... | Aphodiitae |

- Cerques sans long filament hyalin terminal..... 4.
 4. Stigmates abdominaux allongés..... Lucanidae.
 — Stigmates abdominaux ovales ou arrondis..... Melolonthitae.

BIOLOGIE

Dans son ensemble l'éthologie des Scarabéides est bien connue. Néanmoins il reste encore de nombreux points de détail à élucider. La biologie

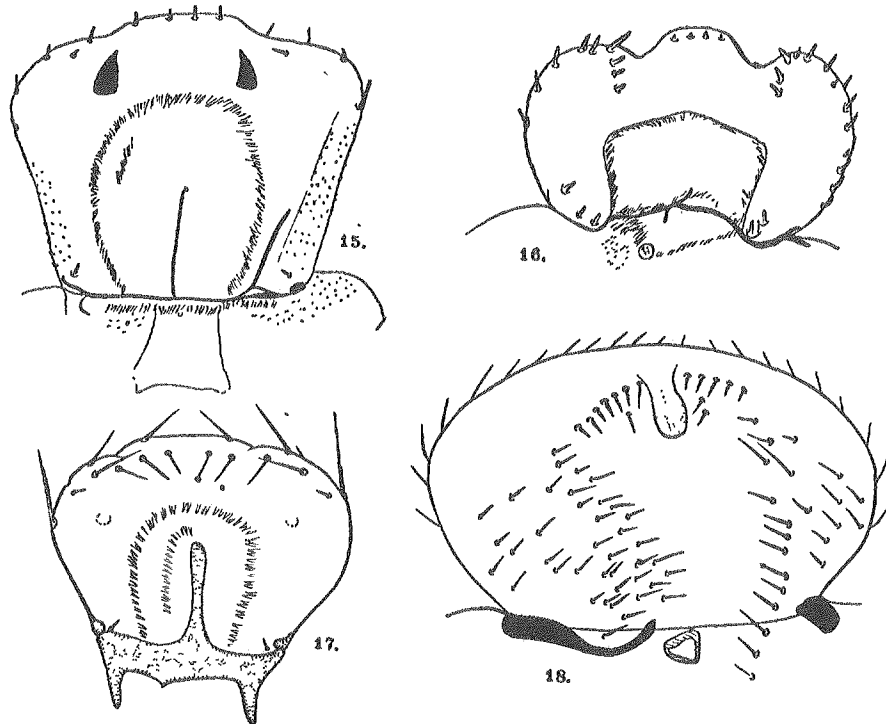


FIG. 15 à 18. — Epipharynx. — 15. *Aphodius fossor*. — 16. *Copris lunaris*. — 17. *Alaenius monticola* Paulian. — 18. *Trichius* sp.

de certains genres, tels que les *Rhyssemus*, *Psammobius*, *Diastictus*, est même totalement inconnue.

La ponte et le cycle. — La plupart des espèces sont très peu prolifiques ; en particulier, la ponte des formes coprophages ne paraît pas dépasser une douzaine d'œufs et elle est souvent de deux ou trois œufs seulement. Chez les *Melolonthitae* et les *Dynastitae* on a noté jusqu'à une centaine d'œufs. La plupart des espèces se contentent de déposer leurs œufs directement dans la masse destinée à alimenter la larve, ou à enterrer l'œuf à

quelques millimètres de profondeur en terre. Chez certains *Scarabaeitae*, par contre, la ♀, et parfois le ♂ et la ♀ ensemble, creusent un terrier au fond duquel ils amassent une certaine quantité d'excréments, sur lesquels la ♀ dépose un œuf. Selon les genres, le terrier a un aspect très différent. Les *Geotrupes*, *Onthophagus*, *Diaslellopalpus* (d'après des observations personnelles sur *D. Johnstoni* WAT. au Cameroun) et *Oniticellus* creusent un puits plus ou moins oblique, ramifié dans sa région inférieure. Ils entassent alors dans les culs-de-sac des ramifications terminales une certaine masse

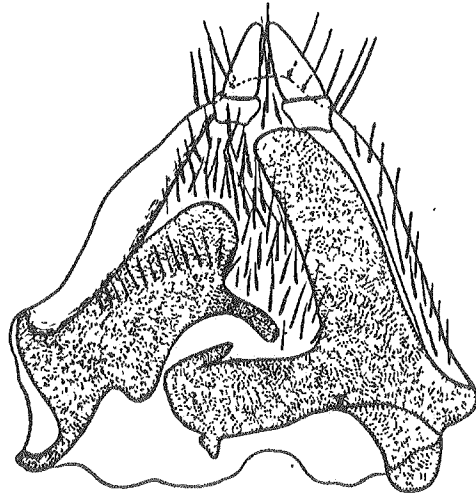


FIG. 19. — Hypopharynx d'*Onitis senegalensis* Lansb.

d'excréments disposée en couches régulières et tassées. L'œuf est pondu soit au fond du terrier, sous la masse d'excréments (*Geotrupes*), soit au sommet de cette masse (les autres genres).

Chèz d'autres genres, au contraire (*Scarabaeus*, *Gymnopleurus*, *Sisyphus*, *Onitis*, d'après une observation personnelle sur *O. senegalensis* LANSB. des environs de Dakar, *Copris*), la ♀, ou les deux sexes associés, creusent une vaste chambre souterraine où ils entassent une masse d'excréments souvent transportée d'une certaine distance, par roulement. Cette masse est, par la suite, divisée en un nombre variable de blocs dont chacun reçoit un œuf. Dans les trois premiers genres cités ces blocs sont modelés en forme de poire; ils sont ovalaires dans les deux autres genres et parfaitement sphériques chez le genre exotique *Heliocopris*. Dans la plupart des espèces qui creusent une chambre de ponte, la ♀ reste dans cette chambre pendant toute la durée du développement de sa descendance et ne ressort à la lumière que lorsque la génération suivante, adulte, sort des coques nymphales.

La durée du cycle paraît très variable; d'après les recherches de HAYES

il semble même qu'elle peut varier considérablement dans une espèce donnée. Le cycle complet nécessite au moins une année, il n'y a jamais deux générations par an ; chez les *Melolonthitae*, *Rutelitae* et *Dynastitae* elle paraît prendre souvent deux ou trois ans. La durée de chacun des stades est tout aussi variable. Le stade œuf est toujours assez bref, il atteindrait au maximum un mois, et est très fréquemment de quelques jours seulement. Les trois stades larvaires, réunis, ne durent pas un mois chez les *Onthophagus* et les *Oniticellus* ; ils durent jusqu'à vingt mois et plus chez les *Dynastitae*. Des trois stades larvaires, le premier est toujours sensiblement plus court que les deux suivants. Le stade nymphal ne dépasse pas le plus souvent un mois.

La durée de la vie imaginale est elle-même très variable. Beaucoup d'espèces, surtout parmi les *Melolonthitae*, *Rutelitae*, *Hopliitae* et *Lucanidae*, ne passent que quelques semaines à l'état adulte. D'autres, au contraire, peuvent vivre plusieurs années ; les *Scarabaeus* et *Copris* peuvent pondre au moins deux années de suite et certaines Cétoines hibernent régulièrement.

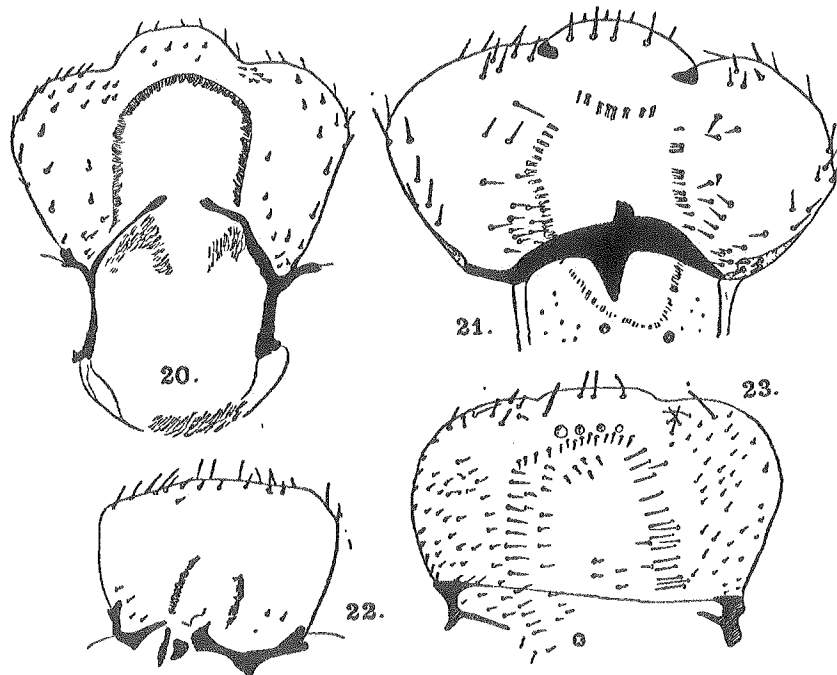


FIG. 20 à 23. — Épipharynx. — 20. *Scarabaeus affinis*. — 21. *Onitis senegalensis* Lansb.
— 22. *Trox scaber*. — 23. *Cetonia* sp.

Dates d'apparition des adultes. On peut rencontrer des *Scarabaeoidea* adultes toute l'année, mais chaque espèce paraît avoir une époque d'apparition précise et souvent assez courte. Il est des espèces hiémales (*Oxy-*

mus, *Aphodius cervorum*), des espèces du printemps (*Trichius*, *Valgus*, *Gnorimus*, certains *Rhizotrogus*), des espèces d'été (certaines *Cetonia*, *Polypylla fullo*), d'autres automnales (*Geotrupes*, certains *Rhizotrogus*); enfin de nombreuses formes apparaissent pour pondre, au printemps, la génération suivante éclochant en fin d'été et sortant à l'automne, parfois en compagnie des survivants de la première génération (*Sisyphus*, *Scarabaeus*, certains *Onthophagus*).

D'une façon très générale il semble que les espèces hiémales, dans un groupe donné, soient celles dont la répartition géographique s'étend surtout vers le Nord, alors que les espèces estivales sont plus franchement méridionales.

Régime alimentaire des larves. — Les larves sont les unes saprophages, les autres phytophages. Les formes saprophages se sont adaptées à des régimes très divers. Un certain nombre de formes vivent dans l'humus, la terre grasse du bord des mares (certains *Aphodius*), les tas de fumier ou de terreau (*Hybosoridae*, *Cetoniidae*, *Dynastidae*), mais la majorité des espèces ont des besoins alimentaires plus précis. Un certain nombre d'espèces sont devenues saproxylophages, s'attaquant soit au bois mort à l'intérieur duquel elles creusent des galeries (*Lucanidae*, *Trichius*, *Valgus*), soit à la couche périphérique de l'aubier. Dans ce dernier cas, adultes et larves forment, entre l'écorce et le bois, de petites colonies groupées dans les cavités de l'écorce (*Alaenius monticola* PAUL. sous l'écorce des arbres morts dans la forêt du mont Cameroun).

Un certain nombre de larves, surtout parmi les *Trogidae*, sont devenues nécrophages. Elles se nourrissent aux dépens des cadavres desséchés, nettoyés par les Silphides et les larves de Diptères, mais encore non attaqués par les *Dermesidae*.

Certaines larves de *Trox*, et sans doute aussi de divers *Aphodius*, poussant leur spécialisation plus loin, sont devenues pholéophiles, et ne se rencontrent plus que dans les terriers ou dans les nids d'oiseaux logés dans les arbres creux. Certaines espèces de *Trox*, moins étroitement inféodées aux Vertébrés, se rencontrent pourtant de préférence dans les débris accumulés au pied des aires de Rapaces.

La majorité des larves saprophages sont devenues strictement coprophages et les recherches de divers auteurs, tel HAFEZ, ont montré que les larves se développaient mieux dans certains excréments que dans d'autres. Il existe une certaine spécificité.

A côté des larves saprophages il existe toute une série de larves phytophages. Ces larves se développent soit aux dépens des racines des végétaux (la plupart des *Melolonthidae*, *Sericidae*, *Hopliidae* et *Rutelidae*), soit aux dépens de jeunes pousses végétales cueillies et rassemblées par les adultes (le genre *Lelhrus*, des steppes d'Europe Orientale et d'Asie). Les formes radicales vivent libres sous terre, généralement à une faible pro-

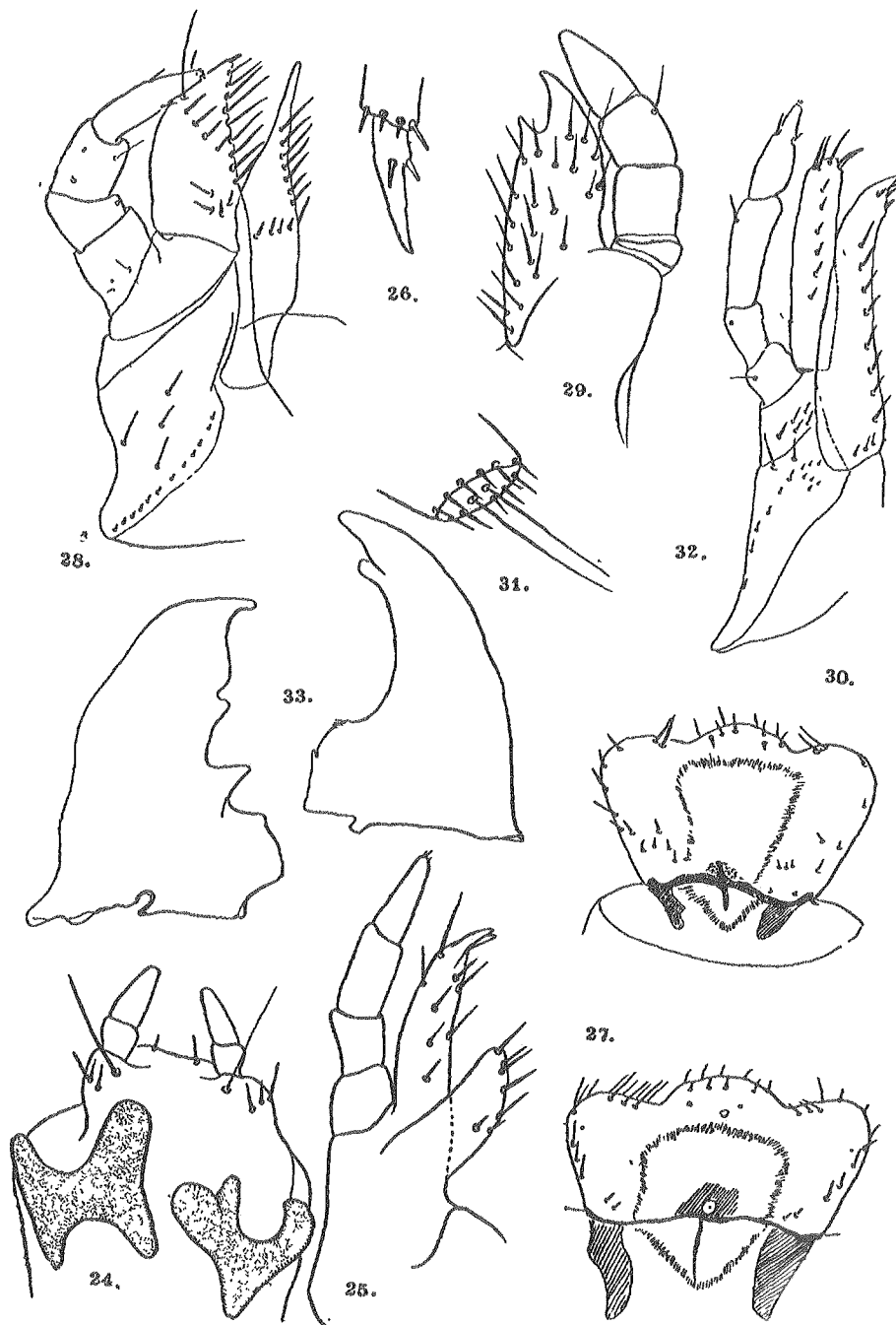


FIG. 24 à 33. — 24. *Ataenius monticola* Paulian, hypopharynx. — 25. *id.* maxille. — 26. *id.* apex du tibia et griffe. — 27. *Onthophagus taurus*, épipharynx. — 28. *id.* maxille. — 29. *Trichius* sp., maxille. — 30. *Oniticellus fulvus*, épipharynx. — 31. *Onitis senegalensis* Lansb., apex du tibia. — 32. *Aphodius fossor*, maxille. — 33. *id.* mandibules.

fondeur, et se déplacent quelque peu, détruisant les racines situées à leur portée.

Régime alimentaire et comportement des adultes. — Les adultes des Trogides, Géotrupides, Hybosorides et des *Scarabaeitae*, *Aphodiitae* et *Aegialiitae* sont saprophages ou coprophages comme leurs larves ; ils vivent souvent à même l'amas de débris organiques et se nourrissent à ses dépens. Parfois cependant (certains *Scarabaeitae*), ils détachent de l'amas un bloc qu'ils façonnent en boule pour le transporter à une certaine distance et l'enterrer avant de le dévorer à loisir. Presque toujours ailés ils sont attirés à de fortes distances par l'odeur des excréments ou des cadavres. La plupart de ces formes sont diurnes ; cependant les *Aphodiitae* sont souvent crépusculaires et les Géotrupides sont généralement nocturnes.

Le comportement très complexe des *Scarabaeitae* rouleurs de boules, est, d'après quelques expériences de COMIGNAN, formé d'une série de réflexes mis en branle à la suite d'une excitation olfactive. On peut provoquer tous les mouvements de fabrication d'une boule en déposant un *Scarabaeus* sur du sable imprégné d'ammoniaque.

Les *Lucanidae* et les *Dynastitae* sont nocturnes ou crépusculaires, très sédentaires ; les ♂ cependant font des vols assez brefs à la recherche des ♀ ; les deux sexes sont attirés par les exsudations des plaies d'arbres, par les fruits fermentés et souvent par les lumières.

Les adultes des autres sous-familles sont tous floricoles ou phyllophages ; les ♂ sont généralement plus actifs que les ♀ et se déplacent au vol à la recherche de celles-ci. Dans certaines espèces on a signalé de véritables vols nuptiaux (*Hoplia*, *Callicnemis*, *Rhizotrogus*). Chez les *Pachypus* la ♀, aptère, reste constamment sous terre et les ♂ sont attirés à de grandes distances par l'odeur de la ♀.

Presque toujours diurnes, beaucoup d'espèces de ces groupes ne sont très actives qu'en plein soleil ; cependant les *Callicnemis* et les *Rhizotrogus* sont souvent crépusculaires.

Toutes les formes floricoles sont attirées par les substances sucrées les plus diverses ; elles recherchent les fruits pourris et les capitules de Composées ; d'après BEDEL elles seraient même tout particulièrement attirées par les capitules parasités par des larves de *Larinus*, ces capitules sécrétant souvent un liquide sucré.

Parasites. — Malgré leur régime en somme végétarien, et l'extraordinaire dilatation stomacale de certaines espèces, les *Scarabaeoidea*, tant larves qu'adultes, n'abritent presque pas de Flagellés intestinaux. Par contre ils sont souvent parasités par des Grégarines et Miss WATSON a énuméré toute une série de Grégarines des *Aphodius* et des *Melolonthitae*.

Les larves saprophages et les larves phytophages sont attaquées par des Hyménoptères *Scoliidae*, dont les ♀ paralysent les larves puis déposent

sur elles un œuf. Il semble que chaque espèce de Scolie s'attaque indifféremment à plusieurs espèces de *Scarabaeidae*, pourvu que leurs larves soient d'une taille acceptable. Les *Scoliidae* dont on connaît les proies sont les suivantes :

<i>Tiphia morio</i> F.	parasite	<i>Anisoplia</i> et <i>Rhizotrogus</i> .
— <i>femorata</i> F.	—	<i>Anisoplia</i> , <i>Rhizotrogus</i> , <i>Oxythyrea</i> et <i>Aphodius</i> ⁽¹⁾ .
<i>Scolia flavifrons</i> F.	parasite	<i>Oryctes</i> , <i>Lucanus</i> ?
— <i>bidens</i> L.	—	<i>Phyllognathus</i> ?
— <i>quadripunctata</i> F.	—	<i>Anisoplia</i> ? <i>Anomala</i> ? <i>Oxythyrea</i> ?
— <i>hirta</i> SCHRANK	—	<i>Cetonia</i> , <i>Anomala</i> ?
<i>Elis sexmaculata</i> F.	—	<i>Anoxia</i> .

On a signalé un nombre assez considérable de Diptères parasites des larves ou des adultes de *Scarabaeoidea*. On connaît les espèces suivantes :

sur <i>Dorcus</i>	<i>Myiocera ferina</i> FALL.
— <i>Melolontha</i>	<i>Microphthalma disjuncta</i> WIED. ; — <i>Dexia vacua</i> FALL. ; — <i>D. rustica</i> F. ; — <i>Dexiosoma caninum</i> F.
— <i>Polyphylla</i>	<i>Microphthalma disjuncta</i> WIED.
— <i>Rhizotrogus</i>	<i>Billaea pectinata</i> MEIG. ; — <i>Syntomocera petiolata</i> BONSD. ; — <i>Dexia rustica</i> F.
— <i>Oryctes</i>	<i>Microphthalma disjuncta</i> WIED.
— <i>Cetonia</i>	<i>Microphthalma disjuncta</i> WIED. ; — <i>Billaea pectinata</i> MEIG. ; — <i>B. microcera</i> ROND.

Enfin, à côté des parasites, il faut signaler un Diptère très curieux : *Limosima rufitarsis* MEIG. (*sacra* MEIG.) qui paraît très étroitement associé à diverses espèces de *Scarabaeus*. Quoique normalement ailée, cette Mouche se fait transporter par les *Scarabaeus* et n'abandonne pas son hôte, même lorsqu'on s'empare de lui. Il est probable qu'une fois arrivé dans le terrier où le *Scarabaeus* dévore la boule de crottin qu'il entraîne avec lui, le Diptère doit y pondre ses œufs. On rencontre fréquemment plusieurs *Limosima* sur le même *Scarabaeus*.

FAUNISTIQUE

Sur les 256 espèces de la faune française, la grande majorité est limitée à la région commençant au sud de la Loire. En dehors des espèces répandues sur tout le territoire, les diverses régions renferment un nombre très inégal d'espèces propres.

1. Cette dernière indication, due à SCHUMACHER, paraît peu vraisemblable car les larves d'*Aphodius* ont une éthologie absolument différente des larves des trois autres genres.

Le nord de la France paraît tout particulièrement pauvre, mais la Somme possède en propre un Aegialiite, *Rhizothorax rufus*, et trois Aphodiites au moins ne se rencontrent de façon certaine qu'au nord de la Seine : *Aphodius pictus* et *melanostictus* et *Diastictus vulneratus*. La plaine d'Alsace et les premiers contreforts des Vosges ont un certain nombre d'espèces qui ne se retrouvent pas ailleurs en France et qui sont, pour la plupart, originaires d'Europe Centrale : *Bolbelasmus unicornis*, *Aphodius nemoralis*, *Psammoporus sabuleli*, *Melolontha pectoralis*, *Anisoplia segetum*, *Hoplia praticola*, *Trichius sexualis*. Certaines espèces alpines appartiennent aussi à un élément oriental. Un petit nombre d'espèces sont strictement littorales et répandues sur tout le littoral ou parfois seulement sur le littoral atlantique : *Callicnemis Latreillei*, *Aegialia arenaria*, *Onthophagus nuchicornis* subsp. *vulneratus*. Les Landes ont une petite faunule endémique avec *Rhizotrogus Mascarauzi*. Le bassin méditerranéen possède toute une série d'espèces ou même de genres ne se retrouvant pas ailleurs en France et souvent très étroitement localisés sur le littoral : *Chironitis*, *Bubas*, *Onitis*, *Thorectes*, *Hybosorus*, *Pentodon*, *Scarabaeus semipunctatus*, plusieurs *Onthophagus*, *Aphodius*, *Rhyssemus* et *Psammobius*, *Homaloplia hericius*, *Hymenoplia ruricola*, *Amphimallon pygialis* et *pini*, *Hoplia hungarica*, des *Anomala*, *Anisoplia* et *Cetonia*.

La faune de Corse, avec d'importantes lacunes, présente un certain nombre de formes absentes de la France continentale : *Aphodius Stolzi*, *Diastictus laevistriatus*, *Pachypus candidae*, *Rhizotrogus Bellieri*, *insularis*, *fossulatus* et *rugifrons*, *Hoplia pubicollis*, *Triodontella cribellata* et *Cetonia sardoia*. La plupart de ces éléments appartiennent à une faune corso-sarde bien individualisée.

La faune de montagne diffère le plus souvent beaucoup de la faune de plaine et comprend toute une série de formes spéciales. Celles-ci appartiennent à deux groupes bien distincts : d'une part des formes de plaine dans le nord de l'Europe, devenant monticoles en France (en somme ce que l'on a coutume de considérer comme des éléments boréo-alpins) et d'autre part des éléments proprement alpigènes, appartenant à des groupes localisés aux massifs montagneux de l'arc alpin et à ses dépendances, ou, parfois, correspondant à des vicariants montagnards de formes de plaine.

Dans le premier groupe nous ne pouvons citer que des *Aphodius* : *A. gibbus*, *alpinus* et *piceus*.

Dans le second groupe figurent toute une série d'*Aphodius* des sous-genres *Agolius*, *Neagolius*, *Acrossus*, *Volinus*, *Agrilinus*, etc., des espèces du genre *Heptaulacus* et enfin *Rhizotrogus assimilis*.

Ce sont les formes du sous-genre *Agolius* dont la répartition est la plus remarquable : localisé aux Alpes, au Massif Central, aux Apennins et aux Pyrénées, ce sous-genre s'est différencié dans chaque massif en une ou plusieurs formes locales parfois très peu individualisées et dont la systématique est fort embrouillée.

D'une façon générale il paraît exister les plus grandes analogies entre la faune de haute montagne des Pyrénées et celle des Alpes; les récentes captures dans les Corbières et le Massif Central tendent à faire supposer que lorsque la faune des Pyrénées sera mieux connue, les faunes alpines et pyrénéennes apparaîtront comme presque identiques.

Cependant, jusqu'ici, on ne connaît que des Alpes : *Aphodius laticollis*, *amblyodon*, *montivagus*, *liguricus* et *satyrus*. De même les *A. Temperei*, *Heydeni*, *vernicosus* et *pyrenaeus* sont propres aux Pyrénées. Enfin *A. gibbus* et *arvernicus* n'ont été trouvés que dans le Massif Central.

* *

La répartition locale des Scarabéides apparaît comme très étroitement conditionnée par les caractéristiques édaphiques et par la nature des ressources alimentaires. Même les espèces assez euryphages ont des préférences alimentaires marquées.

En ce qui concerne la nature du sol, la plupart des espèces recherchent, de préférence, un sol sablonneux et sec, et c'est ainsi que la répartition de divers *Psammobius*, de *Polyphylla fullo*, etc., est liée à la présence d'alluvions sablonneuses. De même, les *Gymnopleurus* et les *Scarabaeus* recherchent les sols très meubles. Cette préférence est si marquée que, dans la presque île de Giens (Var) et la rade d'Hyères, *Scarabaeus semipunctatus*, qui pullule sur la plage, manque dès que l'on s'en écarte d'une centaine de mètres. De même, à l'île d'Yeu, alors que les crottes de moutons, qui constituent leur aliment de choix, sont répandues aussi bien sur la lande dure et sèche que sur les dunes de sable à *Matthiola*, c'est dans ce dernier milieu seulement que se rencontrent des représentants de ces deux genres.

Quelques espèces, au contraire, préfèrent les sols compacts : tels sont les *Copris* et les *Bubas*, mais surtout les *Sisyphus* et les *Typhoeus* qui semblent éviter le sable le plus possible.

A côté de ces exigences relatives à la nature du sol, beaucoup d'espèces présentent des exigences alimentaires très précises. C'est sans doute ainsi que l'on peut expliquer la disparition progressive et la répartition discontinue aux environs de Paris et dans les Landes de l'*Aphodius cervorum*; inféodé initialement aux Cervidés, cet Insecte a pu, en l'absence de son hôte préféré, se rabattre sur les crottes de Lapin (BEDEL, COLAS) et subsister au moins un certain temps dans ces conditions. On a signalé, de même, à Quiberon, après la dernière guerre, à la suite de la disparition des Moutons, celle des *Gymnopleurus* et *Sisyphus* qui recherchaient leurs excréments.

Ces préférences précises sont souvent impossibles à analyser actuellement, mais elles n'en sont pas moins réelles. C'est ainsi que si on examine à Banyuls la localisation des divers Coprophages, on voit que les crottins de Mouton des falaises littorales sont attaqués par *Thorectes* et *Ontho-*

phagus lemur ; dès les premières terrasses des vignobles les *Thorectes* sont remplacés, dans les excréments de Mulets, par les *Bubas* ; vers 200 ou 300 m., apparaît *Scarabaeus laticollis* et, au-dessus de 500 m., on ne rencontre plus guère que des *Geotrupes*, *Typhoeus* et *Aphodius granarius*. De même les *Scarabaeus semipunctatus* du littoral d'Hyères sont remplacés, dès les premières garrigues, par *Typhoeus* et un peu plus haut par *Scarabaeus affinis*.

On pourrait multiplier ces exemples presque à l'infini et il serait à souhaiter que ce groupe soit l'objet d'une étude écologique précise.

SYSTÉMATIQUE

L'ancienne famille des *Scarabaeidae* est actuellement divisée en un nombre assez considérable de familles distinctes, basées tant sur les caractères de la morphologie larvaire que sur les caractères de la morphologie et de l'anatomie imaginale. Les récents ouvrages sur la faune européenne ne reconnaissent jusqu'ici que trois familles : *Lucanidae*, *Trogidae* et *Scarabaeidae* s. str. J'ai eu l'occasion de montrer récemment que les *Geotrupidae* doivent être séparés du reste des *Scarabaeidae*. Enfin les études de GARDNER sur les larves d'Hybosorides et les observations que j'ai pu faire sur la morphologie de l'imago de ce groupe, m'amènent également à élever les Hybosorides au rang de famille. Les cinq familles de *Scarabaeidae* représentées dans la faune française peuvent alors se séparer comme suit :

TABLEAU DES FAMILLES

1. Articles de la massue antennaire fixes. Segment génital entièrement chitinisé, bien développé. Paramères grands, simples, formant à la base un angle très faible avec la pièce basale. Sac interne souvent avec un très long flagelle exsertile. Larves à tergites abdominaux non redivisés par des plis transverses ; organes de stridulation localisés sur les quatre pattes postérieures ; anus longitudinal, limité de chaque côté par un bourrelet souvent chitinisé..... **Lucanidae**, p. 25.
- Articles de la massue antennaire libres, mobiles. Segment génital variable comme les paramères ; sac interne jamais avec un long flagelle chitineux exsertile. Larves à tergites redivisés par des plis transverses ; anus transversal ou anguleux 2.
2. Abdomen de cinq segments visibles. Surface du corps à sculpture complexe ; paramères courts, prolongeant directement la pièce basale qui est très volumineuse ; pénis bien développé. Larves à galea et lacinia séparées ; sans organes de stridulation ; raster sans rangées de soies ; antennes triarticulées..... **Trogidae**, p. 31.
- Abdomen à six segments visibles ; surface du corps variable ; para-

- mères très variables. Larves à galea et lacinia séparées ou fusionnées ; à raster présent ou absent ; antennes variables ; appareil de stridulation toujours présent quand lacinia et galea maxillaires sont séparées. 3.
3. Antennes de onze articles ; massue antennaire pubescente. Épistome découvrant le labre. Paramères simples ou bilobés prolongeant directement la pièce basale, symétriques ; pénis réduit à un anneau chitineux. Larves à organes de stridulation localisés aux pattes II et III. **Geotrupidae**, p. 36.
- Antennes n'ayant jamais plus de dix articles. Épistome recouvrant ou non le labre. Paramères simples ou complexes, formant un angle marqué avec la pièce basale ; pénis toujours bien développé. Larves à organes stridulatoires localisés sur les stipes maxillaires ou sur les pattes antérieures 4.
4. Antennes de dix articles dont les trois derniers forment une massue cupuliforme, les articles s'emboîtant exactement, pubescents. Épistome découvrant le labre et les mandibules. Tibias postérieurs avec deux éperons terminaux. Paramères très fortement dissymétriques, le lobe gauche généralement atrophié. Larves à épipharynx très fortement chitinisé dans la région antérieure ; organes stridulatoires localisés aux pattes antérieures **Hybosoridae**, p. 46.
- Antennes de dix articles au plus, la massue (sauf chez les Phanéides et certains *Onthophagus* de l'archipel malais) jamais cupuliforme. Épistome découvrant ou non le labre ; massue des antennes pubescente ou glabre. Tibias postérieurs avec un ou deux éperons terminaux, parfois sans éperons terminaux. Paramères généralement symétriques, sauf chez certains *Scarabaeini*, mais en tout cas jamais fortement dissymétriques avec atrophie de l'un des paramères. Larves à épipharynx peu chitinisé en avant ; organes stridulatoires localisés aux stipes maxillaires. **Scarabaeidae**, p. 48.

Deux familles exotiques ne sont pas représentées dans la faune française : ce sont les *Passalidae* proches des *Lucanidae* et des *Trogidae* et les *Acanthoceridae* voisins des *Trogidae* et peut-être des *Hybosoridae*.