

ANATOMIE COMPARÉE  
DES SYSTÈMES GLANDULAIRES  
DE DÉFENSE CHIMIQUE DES STAPHYLINIDAE

PAR

Jorge ARAUJO

(Laboratoire de Biologie animale et cellulaire,  
Faculté des Sciences, Université libre de Bruxelles) (1)

(Reçu le 19 juillet 1978)

SOMMAIRE. — Des espèces de staphylins appartenant à quatre sous-familles (*Aleocharinae*, *Omaliinae*, *Oxytelinae* et *Saphylininae*) possèdent différents systèmes exocrines de défense chimique. Ces différences concernent aussi bien la morphologie que la localisation des systèmes glandulaires et vont de pair avec une grande variété de substances sécrétées.

Des espèces appartenant à deux autres sous-familles (*Tachyporinae* et *Micropeplinae*) sont dépourvues de tels systèmes. Elles ont développé, néanmoins, d'autres modes de défense.

La diversité morphologique des appareils défensifs des staphylins suggère qu'il s'agit d'organes analogues et non pas homologues apparus, au cours de l'évolution, de manière polyphylétique.

*Key words* : Staphylinidae, Defense, Scent glands.

1. — INTRODUCTION

Les staphylins constituent une des plus nombreuses familles de Coléoptères : 26 800 espèces au moins selon SEEVERS (1957). Ils ont peuplé presque tous les milieux terrestres intervenant dans les chaînes trophiques surtout en tant que consommateurs de second ou troisième ordre. Bien qu'ils soient pour la plupart des carnivores, certains sont soit des consommateurs primaires (plusieurs *Bledius* et *Atheta* sont des mangeurs d'algues et les *Eusphalerum* se nouris-

(1) Présente adresse : Universidade de Evora, Evora, Portugal.

sent de pollen des fleurs) soit des saprophages (*Phytosus nigriventris* et *Cafius xantholoma* sur les laines de mer). D'autres encore sont mycétophages.

L'étude des systèmes défensifs chimiques chez ces insectes n'a fait l'objet jusqu'à présent que d'un faible nombre de travaux comparativement à ceux qui ont été consacrés aux systèmes défensifs d'autres Coléoptères : Carabiformes (FORSYTH, 1968, 70a, 70b, 72; SCHILDKNECHT et coll., 1968), Ténébrionides (TSCHINKEL, 1969, 72, 75a, 75b, 75c) ou d'autres insectes : Héteroptères (BLUM et coll., 1960; BLUM, 1961; CARAYON, 1971; REMOLD, 1962, 1963; STEIN, 1966a, 1966b, 67, 69, 70; WATERHOUSE et coll., 1961).

Un des facteurs qui pourrait expliquer ce retard malgré leur importance écologique et leur diversité est la petite taille de la plupart des espèces.

Les travaux existants sont, en plus, disparates et ne donnent pas une vue d'ensemble.

A notre connaissance, les premiers travaux consacrés à l'anatomie des glandes défensives des staphylins sont dus à LEYDIG (1859).

Cet auteur a donné une première description des glandes pygidiales de *Ocypus olens*. Ces travaux furent poursuivis par DIERCKX (1899, 1901) qui compara *Ocypus olens* avec d'autres espèces de Staphylininae (*Staphylinus caesarus* et *Ontholestes tessellatus*) et par BORDAS (1899).

Le système glandulaire des Aleocharinae a été étudié par JORDAN (1913). Cet auteur a comparé, de ce point de vue, les espèces myrmécophiles et non myrmécophiles. Ces observations furent complétées par PASTEELS (1968a, 68b, 69) et révélèrent, chez les Aleocharinae un modèle d'organisation glandulaire à fonction défensive homogène pour cette sous-famille, mais différent de celui des Staphylininae.

Ce système défensif régresse chez les espèces termitophiles les plus évoluées (PASTEELS, 1968a, 1969; KISTNER et PASTEELS, 1969).

Les staphylins de la sous-famille des Steninae possèdent également des glandes pygidiales. C'est à JENKINS (1957) que l'on doit le seul travail morphologique consacré à ces glandes. Bien que la fonction défensive n'ait pas été démontrée, la comparaison avec les autres staphylins à glandes pygidiales légitime qu'on admette cette fonction comme probable.

Chez certains Steninae ces glandes interviennent dans un mode de locomotion tout à fait particulier. C'est BILLARD et BRUYANT

(1905) qui l'ont décrit pour la première fois. Bien qu'ils ne soient pas de vrais insectes aquatiques, certains Steninae vivent près de l'eau et on les voit même souvent marcher sur l'eau sans effort apparent. Cependant, en cas de danger, ou pour remonter un courant, ils peuvent se déplacer rapidement ( $75 \text{ mm/s} = 2,7 \text{ km/h}$  pour les *Stenus comma*) en glissant sur la surface de l'eau. Ils utilisent pour cela la sécrétion des glandes pygidiales. La sécrétion provoque un abaissement de la tension superficielle au niveau où l'abdomen touche la surface de l'eau tandis que cette tension reste normale (et plus élevée) à l'avant du corps. La différence de tension provoque le déplacement de l'animal. Les travaux de SCHILDKNECHT et de ses collaborateurs (1970, 1975) ont révélé la présence, parmi d'autres substances, d'un alcaloïde, la stenusine, dont les propriétés tensio-actives sont responsables du phénomène.

Plus récemment, des Oxytelinae (*Bledius spectabilis* et *Bledius mandibularis*) ont fait l'objet de travaux consacrés à la morphologie et à l'ultrastructure des glandes défensives (ARAUJO, 1973; HAPP et HAPP, 1973).

Les glandes de *Dianous coerulescens* et des *Bledius* quoique localisées à l'arrière de l'abdomen comme celles des Staphylininae ont une structure qui leur est propre.

Chez les Paederinae ou plus exactement chez certains *Paederus*, le mode de défense est fondamentalement différent. Leur hémolymphe contient des substances toxiques qui répandues sur la peau, causent, en particulier chez l'homme, des dermatoses et des ophtalmies (PAVAN, 1952, 1963). A notre connaissance, aucune étude morphologique n'a été effectuée sur les Paederinae et on ignore actuellement s'ils possèdent des glandes défensives.

Les mécanismes défensifs des staphylins paraissent donc fort variés et ceci contraste avec l'homogénéité des glandes défensives chez les Carabiformes, par exemple. Aucun travail cependant n'a réalisé une comparaison détaillée des glandes défensives dans cette famille. Ceci constitue un des buts de cet article.

Nous comparerons l'anatomie et le fonctionnement des glandes défensives chez quatre espèces appartenant à quatre sous-familles différentes, complétant les observations antérieures (Staphylininae, Oxytelinae et Aleocharinae), et décrivant pour la première fois la glande d'un Omaliinae. Chez deux autres espèces appartenant chacune à une sous-famille particulière (Tachyporinae et Micropeplinae) nous n'avons pas observé de glande défensive.

Nous n'entrerons pas ici dans le détail de la structure des tissus glandulaires, l'ultrastructure de ces tissus devant faire l'objet de publications prochaines.

La nature chimique des sécrétions a fait l'objet de plusieurs travaux : les résultats connus seront indiqués dans le tableau récapitulatif qui résume les connaissances actuelles sur les systèmes défensifs des staphylins (00).

Dans la discussion de ce travail, nous tenterons de dégager les implications phylogénétiques de ces comparaisons.

## 2. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES

### a) ESPÈCES ÉTUDIÉES.

La classification systématique des staphylins reste mal définie et les spécialistes ne partagent pas tous les mêmes vues. Nous avons adopté ici la classification européenne la plus récente et complète, celle de FREUD, HARDE et LOHSE (Die Käfer Mitteleuropas : 1964).

Les six espèces de staphylins étudiées appartiennent à six sous-familles différentes :

Oxytelinae :	<i>Bledius spectabilis</i> (Kr.)
Omalinae :	<i>Eusphalerum</i> (= <i>Anthobium</i> ) <i>minutum</i> (L.)
Staphylininae :	<i>Staphylinus</i> (= <i>Ocypus</i> ) <i>olens</i> (Mull.)
Aleocharinae :	<i>Drusilla</i> (= <i>Astilbus</i> ) <i>canaliculata</i> (Fab.)
Micropeplinae :	<i>Micropeplus staphylinoides</i> (Marsh.)
Tachyporinae :	<i>Tachyporus obtusus</i> (L.)

Les *Bledius spectabilis* proviennent de terrains salés de l'estuaire de la Panzé (Baie de Morlaix, Nord-Finistère, France).

Ils ont été récoltés dans la zone de transition entre la « schorre » et la « slikke ».

Les *Staphylinus olens* proviennent de la région de Treignes (Belgique). Ils ont été récoltés à proximité de champignons des prés (*Psalliota campestris* (L.) en état de décomposition avancée, où ils se nourrissent, vraisemblablement, des larves de diptères mycétophages.

Les *Eusphalerum minutum* ont été récoltés également dans la région de Treignes, sur les « boutons d'or », qui fleurissent en bordure du Viroin, *Ranunculus repens* (L.), *Ranunculus acris* (L.), et *Ranunculus auricomus* (L.).

Les *Drusilla canaliculata* proviennent des élevages entretenus au laboratoire.

Les *Micropeplus staphylinoides* ont été obtenus à partir d'échantillons de litière de la forêt de Soignes (Belgique) récoltés par la technique de Berlese.

Les *Tachyporus obtusus* ont été récoltés à Mirwart, dans une prairie bordée par la Lomme (Belgique), sur de la végétation herbacée.

#### b) TECHNIQUES.

##### *Techniques histologiques.*

Nous avons utilisé comme fixateur de routine le liquide de Dubosq-Brasil très pénétrant même à travers la cuticule. Les spécimens ont été enrobés dans la paraffine et ont été débités en coupes sériées de 7  $\mu$ m. Les coupes ont été colorées à l'hémalum, phloxine et vert lumière.

##### *Dissections et préparation « in toto ».*

L'étude de la localisation et de la répartition des glandes a exigé, dans certains cas, des dissections minutieuses. Ces préparations ont été colorées soit au « carmin boracique », soit au « noir de chlorazol » (CARAYON, 1969). Les photographies ont été réalisées au photomicroscope « Zeiss ».

##### *Microscopie électronique à balayage.*

Les spécimens destinés à l'observation au microscope électronique à balayage ont été traités pendant 12 à 24 heures à 60 °C dans une solution aqueuse de KOH à 10 %. Après des rinçages successifs dans une solution d'acide acétique à 3 % et dans l'eau distillée, les pièces ont été séchées et métallisées à l'or. Les observations ont été réalisées au microscope Stereoscan Cambridge SA.

### 3. — MORPHOLOGIE DES SYSTÈMES DÉFENSIFS

#### APPAREIL DÉFENSIF DE *Bledius spectabilis* (OXYTELINAE).

##### *Comportement défensif.*

Les staphylins du genre *Bledius* sont des animaux fouisseurs, habitant les terrains salés, vases ou sables, du littoral dans lesquels

ils creusent des galeries et établissent de grandes colonies (BRO LARSEN, 1952; PAULIAN, 1942).

Quand on récolte des *Bledius spectabilis*, ils dégagent une odeur très intense et caractéristique. De même, quand ils sont molestés par une autre espèce, ils dressent l'abdomen et cherchent à toucher l'agresseur avec le pygidium en dégageant la même odeur.

#### *Morphologie de l'appareil défensif.*

Les substances défensives sont sécrétées par une paire de glandes localisées dans le 8<sup>e</sup> segment abdominal.

Chaque glande est connectée à un réservoir ectodermique par un seul conduit. Les réservoirs débouchent dans les gouttières latérales du 9<sup>e</sup> sternite, celui-ci étant scindé en deux sclérites latéro-ventraux (BLACKWELDER, 1936). Ces gouttières sont recouvertes dorsalement par des expansions du 8<sup>e</sup> tergite.

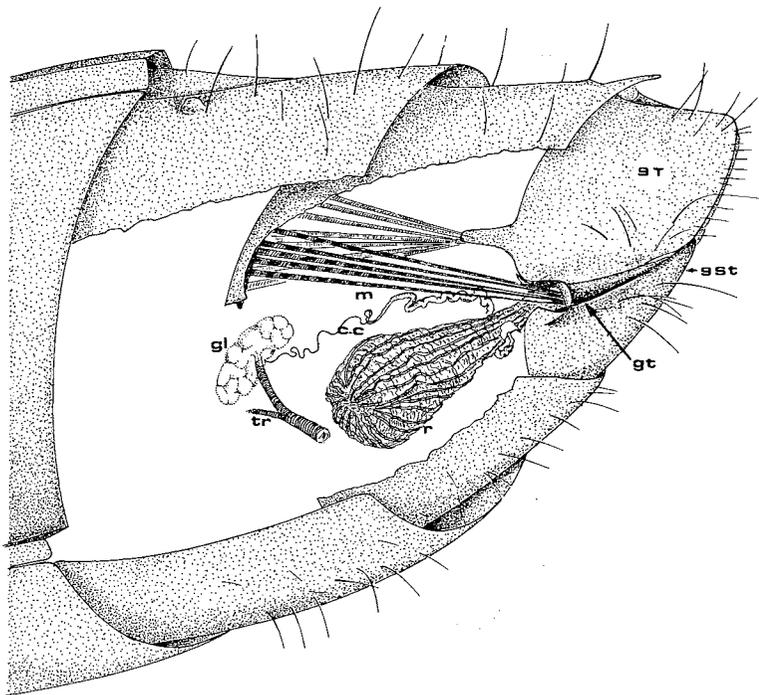


FIG. 1. Schéma de l'appareil défensif de *Bledius spectabilis*.

c.c. : canal collecteur; gl : glande; gt : gouttière; m : muscles du gouttière; r : réservoir; tr : trachée; T et St : tergite et sternite. (ARAJO, 1973.)

La paroi du réservoir, formée d'un épithélium pavimenteux, est recouverte à l'intérieur d'une cuticule souple et, à l'extérieur, par des fibres musculaires longitudinales. La paroi dorsale du goulot du réservoir est souple tandis que la paroi ventrale présente une cuticule sclérifiée qui prolonge la gouttière.

Les glandes sont réniformes, mesurent 0,2 sur 0.4 mm et se trouvent accolées aux parois des réservoirs respectifs. En quittant la glande, le conduit collecteur a un faible diamètre, puis il se dilate et atteint le goulot du réservoir où il débouche ventralement.

Dans le schéma de la figure 1, nous résumons l'ensemble de nos observations.

#### *Mécanismes d'évacuation de la sécrétion.*

L'élimination de la sécrétion est provoquée par la contraction de la musculature du réservoir et contrôlée par un système d'ouverture et de fermeture de la gouttière.

Ce système fait appel aux actions antagonistes de la pression de l'hémolymphe et d'un faisceau musculaire qui s'appuie à la fois sur la paroi dorsale de l'extrémité du goulot et sur l'apodème antérieur du 8<sup>e</sup> tergite. L'ouverture de la gouttière est provoquée par la contraction des faisceaux musculaires qui écartent la paroi dorsale de la paroi ventrale du goulot (fig. 2). La fermeture est réalisée par la pression de l'hémolymphe lors du relâchement musculaire.

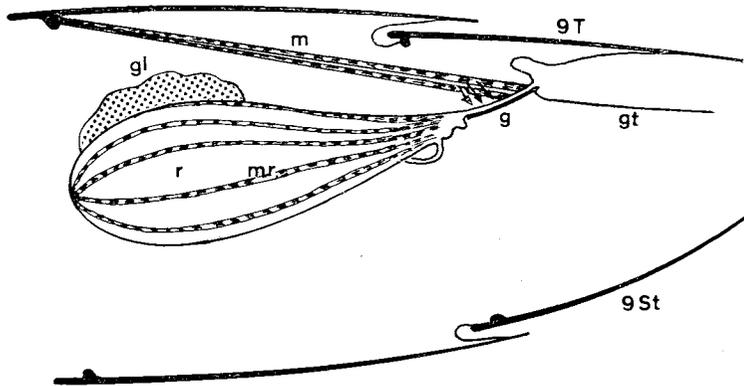


FIG. 2. Schéma illustrant le mécanisme d'évacuation de la sécrétion.

g : goulot; gl : glande; gt : gouttière; m : muscle du goulot; mr : muscles du réservoir; r : réservoir glandulaire; T et St : tergite et sternite.

Les flèches représentent la pression de l'hémolymphe sur la paroi souple du goulot.

APPAREIL DÉFENSIF DE *Staphylinus olens* (STAPHYLININAE).*Comportement défensif.*

*Staphylinus olens* est une des plus grandes espèces de staphylinins. Il est assez commun dans les champs et forêts.

Quand il est molesté, ce staphylin relève l'abdomen et essaie de toucher l'agresseur avec le pygidium, duquel font alors saillie deux vésicules blanchâtres (fig. 3).



FIG. 3. *Staphylinus olens* : comportement défensif.

Les flèches indiquent les réservoirs glandulaires évaginés (4 ×).

Ce comportement a été décrit par LEYDIG (1859) et DIERCKX (1899). Quant à la morphologie de l'appareil défensif, elle a été étudiée par BORDAS (1899) et par DIERCKX (1899-1901), mais ces deux auteurs en ont donné des descriptions discordantes. Dierckx observe de part et d'autre de l'abdomen un réservoir glandulaire et signale que les cellules glandulaires, étroitement accolées à celui-ci, s'y déversent individuellement par de fins canalicules. BORDAS, quant à lui, rapproche les glandes de *Staphylinus* de celle des Carabidae : les cellules glandulaires déverseraient leur sécrétion dans un canal collecteur qui après de nombreuses circonvolutions aboutit dans le réservoir.

*Morphologie de l'appareil défensif.*

L'appareil défensif est composé de deux glandes, chacune associée à un réservoir et logée latéralement en dessous du 8<sup>e</sup> tergite abdominal.

Les réservoirs sont formés par la membrane intersegmentaire qui relie le 8<sup>e</sup> et le 9<sup>e</sup> tergites. Celle-ci présente dans sa région médiane une dilatation en forme de poche qui se prolonge à son tour, latéralement par deux expansions en doigt de gant, qui sont les réservoirs.

Les parois du réservoir sont formées par un épithélium pavimenteux recouvert d'une cuticule souple.

Deux faisceaux musculaires relient de chaque côté les bords latéraux de la poche médiane et les extrémités des réservoirs au bord antérieur du 8<sup>e</sup> sternite abdominal (fig. 4).

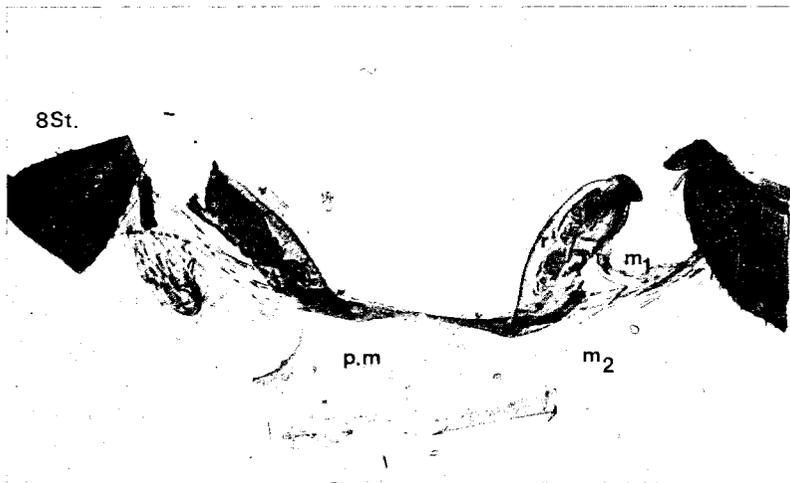


FIG. 4. Appareil défensif de *Staphylinus olens*, disséqué.

gl : glande; m1 : muscles du réservoir; m2 : muscles de la poche médiane; r : réservoir; st : sternite (27 ×).

Les glandes sont allongées, mesurent 1 mm de long et sont accolées à leurs réservoirs sur presque toute leur longueur. De très fins canalicules relient la glande à la paroi du réservoir. Dans le schéma de la figure 5, nous résumons l'ensemble de nos observations. Celles-ci confirment pour l'essentiel celles de DIERCKX (1899, 1901) et nous partageons son opinion selon laquelle les observations de BORDAS (1899) sont totalement fantaisistes.

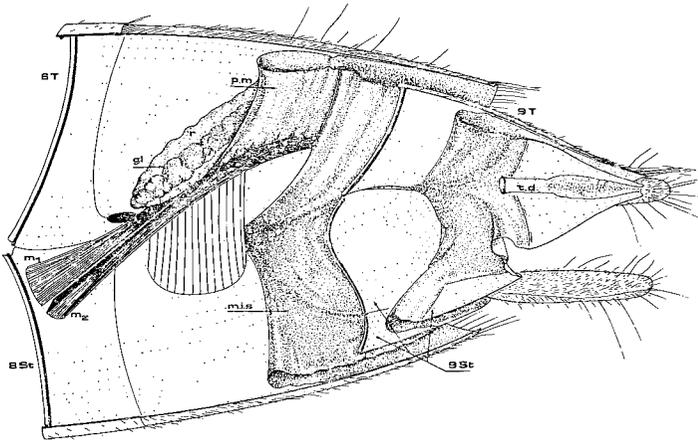


FIG. 5. Schéma de l'appareil défensif de *Staphylinus olens* (moitié droite).

gl : glande; m1 : muscles du réservoir; m2 : muscles de la poche médiane; m.i.s. : membrane intersegmentaire; p.m. : poche médiane; r : réservoir glandulaire; t.d. : tube digestif; T et St : tergite et sternite.

#### *Mécanisme d'évacuation de la sécrétion.*

Pour comprendre le mode d'évacuation de la sécrétion, on peut décomposer le fonctionnement de l'appareil défensif en deux étapes (fig. 6).

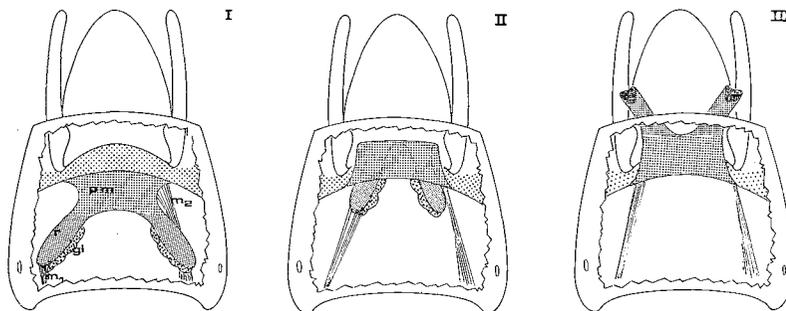


FIG. 6. Schéma illustrant le mécanisme d'évacuation de la sécrétion chez *Staphylinus olens*.

gl : glande; m1 : muscles du réservoir; m2 : muscles de la poche médiane; p.m. : poche médiane.

- I. : position de repos
- II. : évagination de la poche médiane
- III. : évagination du réservoir.

- par pression de l'hémolymphe, la poche médiane s'évagine. Ceci amène l'ouverture des réservoirs à proximité du bord postérieur du 8<sup>e</sup> tergite.
- toujours par pression de l'hémolymphe, les réservoirs eux-mêmes s'évagent et font saillie permettant l'évaporation des composants volatils de la sécrétion. L'évagination des réservoirs n'est jamais complète.

La rétraction des réservoirs et de la poche médiane est réalisée par la contraction des muscles latéraux.

#### APPAREIL DÉFENSIF DE *Drusilla canaliculata*.

##### *Comportement défensif.*

Le comportement défensif de *Drusilla canaliculata* est semblable à celui de la majorité des staphylins. Cependant chez cette espèce la posture de défense (abdomen redressé) est quasi permanente. Quand il sont agressés, ils frottent les tergites abdominaux (6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup>) contre l'adversaire, en exhalant une forte odeur.

##### *Morphologie de l'appareil défensif.*

Nos observations confirment en gros, celles de PASTEELS (1968a) tout en ajoutant quelques précisions complémentaires concernant le système de fermeture du réservoir.

L'appareil est situé au niveau des 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> tergites abdominaux. Il est constitué par un ensemble de cellules glandulaires et par un réservoir. Le réservoir est formé par la membrane intersegmentaire qui relie les 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> tergites, hypertrophiée dans la région médiane. Il est formé de deux lobes symétriques qui se rejoignent au milieu. Les parois sont formées d'un épithélium pavimenteux fort plissé et recouvert d'une cuticule souple. Toutefois, dans la région postéro-ventrale, l'épithélium devient palissadique avec des cellules qui atteignent 30 µm de hauteur (cellules D2). En avant de l'épithélium palissadique, les parois du réservoir sont attachées au bord antérieur du 6<sup>e</sup> tergite par de fins faisceaux musculaires.

Les cellules glandulaires D1 sont très grosses, sphériques. De chaque cellule part un canalicule qui déverse les produits sécrétés dans le réservoir. Le bord antérieur du 7<sup>e</sup> tergite présente une expansion au niveau de l'ouverture du réservoir. A la base de cette

expansion, il y a un léger rebord ventral au travers duquel débouchent les canalicules des cellules glandulaires.

A l'extrémité de ce rebord vient s'attacher la paroi ventrale du réservoir. A l'avant du 7<sup>e</sup> tergite et à proximité de l'ouverture du réservoir on observe une concentration de petites cellules dermiques glandulaires, de deux types différents : des cellules à canalicule (D3) et des cellules sans canalicule (D4), en forme d'ampoule.

Ces deux types cellulaires ont été décrits par PASTEELS mais les cellules D4 n'ont pas été reconnues comme glandulaires par cet

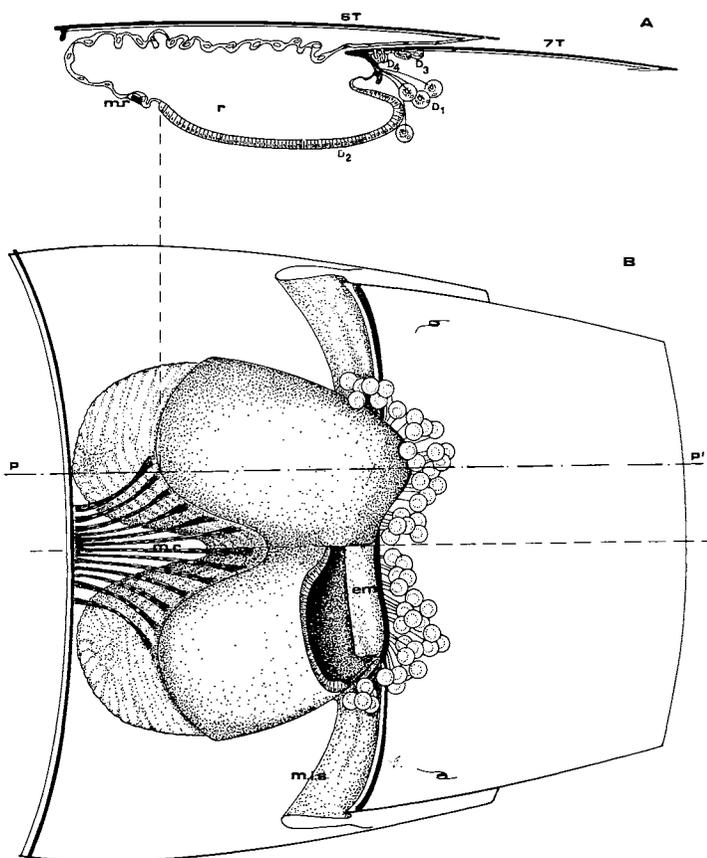


FIG. 7. Schéma de l'appareil défensif de *Drusilla canaliculata*.

A : coupe parasagittale selon le plan PP'.

B : vue ventrale. Du côté droit, le réservoir est partiellement ouvert, laissant voir l'expansion médiane du 7<sup>e</sup> tergite.

D1, D2, D3 et D4 : cellules glandulaires; e.m. : expansion médiane; mr : muscles du réservoir; m.i.s. : membrane intersegmentaire.

auteur. Bien que ces cellules ne soient pas spécifiques de l'appareil défensif (on les retrouve en effet dans d'autres parties du corps), leur concentration dans la région d'ouverture du réservoir suggère qu'elles y joueraient un rôle particulier.

Le schéma de la figure 7 résume l'ensemble de ces observations.

*Mécanisme d'évacuation de la sécrétion.*

La fermeture du réservoir est réalisée par l'application de la membrane intersegmentaire contre l'expansion antérieure du 7<sup>e</sup> tergite. Cet accolement est probablement effectué par la pression de l'hémolymphe (fig. 8).

Celle-ci, cependant ne serait pas suffisante pour garantir une étanchéité aux substances volatiles, d'autant plus qu'elle s'exerce également sur les parois du réservoir.

D'ailleurs, les réservoirs ne se vident pas au cours des dissections, même quand s'exercent sur ceux-ci des pressions résultant des manipulations. Ceci démontre que la pression de l'hémolymphe n'est sûrement pas la force de fermeture du réservoir.

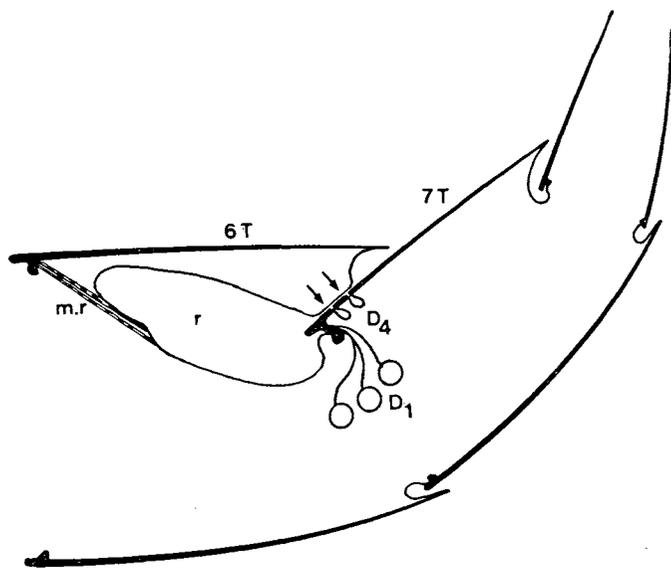


FIG. 8. Schéma illustrant le mécanisme d'évacuation de la sécrétion chez *Drusilla canaliculata*.

D1 et D4 : cellules glandulaires; mr : muscles du réservoir; r : réservoir; T : tergite.

Les flèches représentent la pression de l'hémolymphe sur la membrane intersegmentaire au niveau de l'expansion médiane du 7<sup>e</sup> tergite.

Il nous semble probable que les cellules D3 et D4 interviennent dans ce système en sécrétant des substances « adhésives » qui rendraient la fermeture du réservoir étanche.

En se contractant, les faisceaux musculaires compriment le réservoir et son contenu, ce qui a pour résultat de débloquent la fermeture du réservoir. Ce déblocage est cependant facilité par un petit détail apparemment insignifiant du comportement défensif : lors de la défense, l'animal rabat un instant l'abdomen avant de le frotter sur l'adversaire.

#### APPAREIL DÉFENSIF DE *Eusphalerum minutum* (OMALIINAE).

##### *Comportement défensif.*

Contrairement à la majorité des staphylins qui sont carnivores, ceux du genre *Eusphalerum* sont des mangeurs de pollen.

Quand on les perturbent, les *Eusphalerum minutum* exhalent une odeur intense.

Leur comportement défensif est différent de celui observé chez les autres staphylins étudiés. Au lieu de relever l'abdomen, ils le recourbent vers le bas en même temps que les derniers segments abdominaux s'étendent et cherchent l'agresseur.

Cette différence de comportement est certainement en rapport avec le fait que chez les Omaliinae les élytres recouvrent la quasi totalité de l'abdomen.

Ce comportement est illustré dans la figure 9.



FIG. 9. *Eusphalerum minutum* : comportement défensif (35 ×).  
La flèche indique l'extrémité pygidiale touchant « l'agresseur ».

*Morphologie de l'appareil défensif.*

L'appareil glandulaire est situé au niveau du 9<sup>e</sup> sternite abdominal. Il est constitué de trois ensembles cellulaires, les cellules E1, E2 et E3 et d'un réservoir. Celui-ci est formé par la membrane intersegmentaire hypertrophiée des 8<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup> sternites. Le bord antérieur du 9<sup>e</sup> sternite présente une expansion médiane à laquelle s'attache la paroi dorsale du réservoir et qui constitue de ce fait la lèvre dorsale du réservoir. A son niveau se déversent les sécrétions des cellules glandulaires. De chaque côté, l'expansion médiane est accompagnée par un prolongement filiforme du sternite. Ceux-ci délimitent latéralement le réservoir et sont des points d'attache des faisceaux musculaires reliant les 9<sup>e</sup> et 8<sup>e</sup> sternites (fig. 10).

Les cellules E1 sont très nombreuses. Elles constituent des massifs volumineux concentrés aussi bien à la base de l'expansion médiane que latéralement à celle-ci (fig. 10).

Ces massifs cellulaires sont de type arborescent. Le conduit collecteur d'un massif est ramifié et les branches latérales aboutissent, chacune, à une cellule glandulaire.

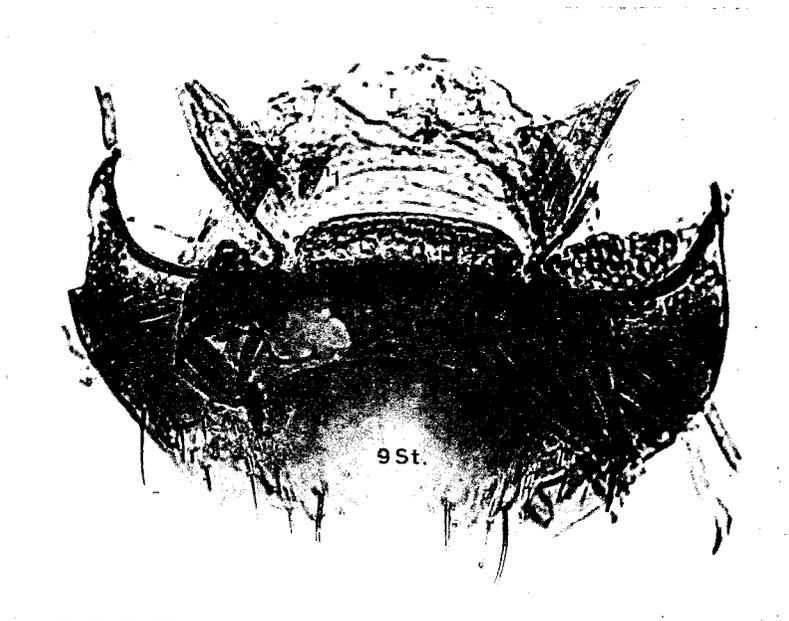


FIG. 10. Appareil défensif de *Eusphalerum minutum* disséqué (61 ×).

e.m. : expansion médiane du 9<sup>e</sup> sternite; E1 : cellules glandulaires; m1 : muscles du réservoir; m2 : muscles intersternaux; r : réservoir glandulaire; St : sternite.

Au niveau de la cuticule sternale les conduits collecteurs aboutissent à une dépression transversale à la base de l'expansion médiane. Cette dépression s'accroît à ses deux extrémités (fig. 11).

Les cellules E2 sont beaucoup moins nombreuses. Il s'agit dans ce cas-ci de cellules à canalicule individuel. Les pores respectifs sont groupés le long du bord de l'expansion médiane (fig. 11).



FIG. 11. Expansion médiane du 9<sup>e</sup> sternite observée en microscopie électronique à balayage (1 500 ×).

E1, E2 et E3 : lieux de décharge des cellules glandulaires; e.m. : expansion médiane; gt : gouttière sternale.

Les cellules E3 se situent derrière la rangée des cellules E1. Il s'agit de petites cellules en forme d'ampoule et dont les cols pénètrent profondément dans la cuticule sternale. Leur localisation est signalée, en microscopie électronique à balayage par de légères dépressions de la surface extérieure du sternite. On n'y trouve cependant pas d'orifice (fig. 12). L'étude de ces cellules fait l'objet d'un prochain travail.

Le réservoir est faiblement bilobé et ses parois sont formées d'un épithélium pavimenteux fort plissé et recouvert d'une cuticule souple (fig. 12). La paroi ventrale du réservoir est reliée au bord antérieur du 8<sup>e</sup> sternite par des faisceaux musculaires.

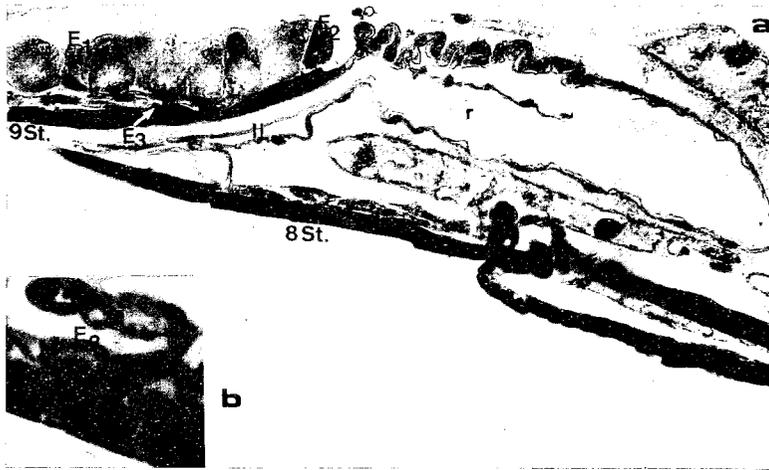


FIG. 12a). Appareil défensif de *Eusphalerum minutum* (520  $\times$ ).

E1, E2 et E3 : cellules glandulaires; li : lèvre inférieure de l'ouverture du réservoir; r : réservoir glandulaire; st : sternite.

12b). Cellules E3 (1 200  $\times$ ).

Les cols cellulaires pénètrent profondément dans la cuticule sternale.

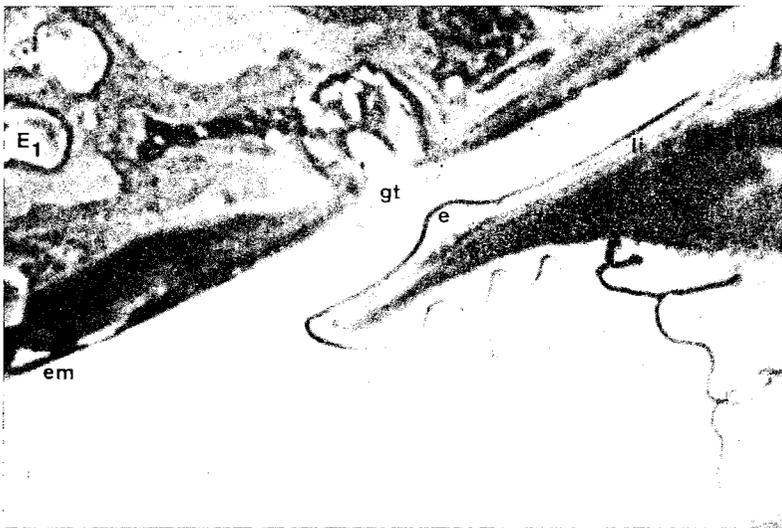


FIG. 13. Ouverture du réservoir glandulaire (2 000  $\times$ ).

cc : conduit collecteur des cellules E1; e : épaissement de la lèvre inférieure du réservoir; em : expansion médiane du 9<sup>e</sup> sternite; gt : gouttière sternale; li : lèvre inférieure de l'ouverture du réservoir.

En bordure du réservoir la membrane intersegmentaire est légèrement sclérifiée et forme ainsi la lèvre inférieure de l'ouverture du réservoir. Celle-ci présente des épaissements localisés en regard des gouttières latérales de la dépression où se déchargent les cellules E1 (fig. 13). Cet ensemble constitue un système d'accrochage des deux lèvres (type bouton-pression) qui intervient dans le mécanisme de fermeture du réservoir.

L'ensemble de nos observations est schématisé dans la figure 14.

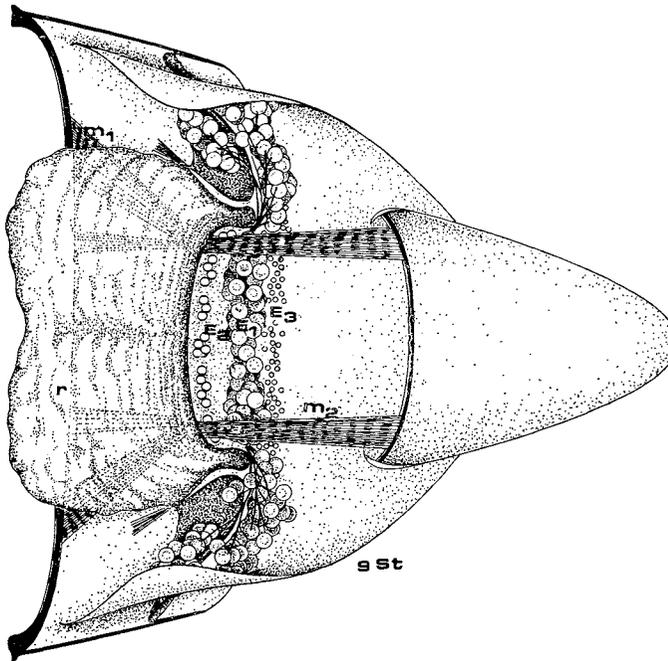


FIG. 14. Schéma de l'appareil défensif de *Eusphalerum minutum*.

E1, E2, E3 : cellules glandulaires; m1 : muscles du réservoir; m2 : muscles intersternaux; r : réservoir; St : sternite.

#### *Mécanisme d'évacuation de la sécrétion.*

Nous interprétons le mécanisme de décharge de la sécrétion de la manière suivante :

La décharge défensive serait provoquée par deux actions simultanées : l'augmentation de la pression de l'hémolymphe et la contraction des muscles du réservoir.

L'augmentation de la pression de l'hémolymphe amène les segments à s'écarter (fig. 15). L'abdomen se distend et se recourbe. Toutefois les lèvres du réservoir restent solidaires, grâce à un système d'accrochage.

Ce système d'accrochage s'oppose aussi bien à l'écartement qu'au glissement des deux lèvres :

- l'écartement est évité, pensons-nous, par la sécrétion des cellules E3. Cette sécrétion ne doit cependant pas être collante, car elle s'opposerait aussi bien à l'écartement qu'au glissement des lèvres. Les forces de cohésion dues à la tension superficielle, comme celles qui font adhérer deux plaques en verre séparées par une mince lame de liquide, sont assez puissantes et n'empêchent pas le glissement.
- le glissement est retenu, dans une certaine limite, par le système « bouton-pression » décrit ci-dessus.

Pour débloquer ce système il suffit que la lèvre supérieure se soulève légèrement par la contraction des muscles m2 et que la lèvre inférieure soit tirée par la contraction des muscles m1 (fig. 15c).

Le relâchement des muscles et le télescopage des segments par la musculature tégumentaire permettent le verrouillage du système (fig. 15d).

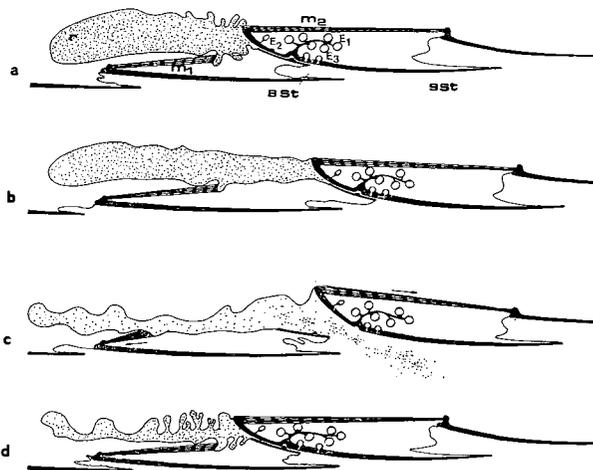


FIG. 15. Schéma illustrant le mécanisme d'évacuation de la sécrétion.

E1, E2, E3 : cellules glandulaires; m1 : muscles du réservoir; m2 : muscles intersternaux; r : réservoir glandulaire.

La sécrétion des cellules E3 assurant l'adhésion entre les deux lèvres de l'ouverture du réservoir empêcherait aussi que la sécrétion des cellules E1 ne s'écoule vers l'extérieur dans des conditions de repos.

4. — *Micropeplus staphylinoides* et *Tachyporus obtusus*

Chez ces deux espèces, nous n'avons reconnu aucun appareil glandulaire défensif. Les staphylins semblent d'ailleurs ne pas exhaler d'odeur perceptible par l'homme.

Les Micropeplinae ont le corps recouvert d'une cuticule particulièrement épaisse et renforcée notamment au niveau des élytres, par des structures saillantes (fig. 16). Ceci constitue vraisemblablement un mode de protection vis-à-vis des petits agresseurs. Nous avons observé aussi que les *Micropeplus staphylinoides* présentent une thanatose prolongée.

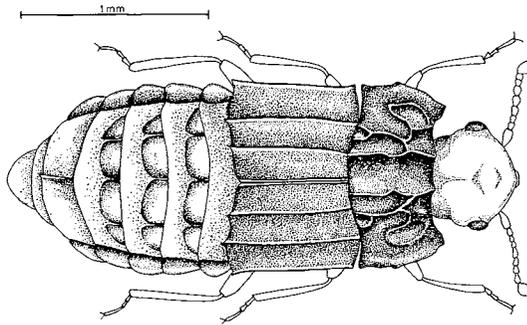


FIG. 16. *Micropeplus staphylinoides*.

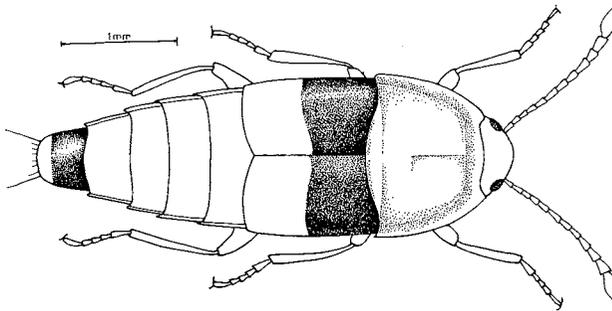


FIG. 17. *Tachyporus obtusus*.

Les Tachyporinae, comme leur nom l'indique, sont des animaux très rapides. Leur corps présente une structure limuloïde (fig. 17) qui offre une prise difficile aux éventuels prédateurs.

Il n'est pas exclu cependant que chez ces deux staphylins, aussi bien que chez d'autres qui ne possèdent pas de défense glandulaire, il n'existe un autre mode de défense chimique, comparable par exemple à celui des Paederinae.

## 5. — DISCUSSION

L'étude comparative de la morphologie des glandes défensives et de la composition chimique des sécrétions d'un groupe d'insectes peut contribuer à la compréhension de leur phylogenèse car la diversité des structures, des mécanismes et des composés actifs est telle que les véritables homologies se reconnaissent aisément des analogies.

CARAYON (1971), en se basant sur la morphologie des glandes métathoraciques des Hémiptères a pu apprécier les affinités des groupes de rang taxonomique élevé et établir un schéma évolutif probable.

MOORE et WALLBANK (1968), SCHILDKNECHT et coll. (1968) et FORSYTH (1972) ont établi chez les Carabidae une hiérarchie évolutive en se basant sur la morphologie et la nature chimique des sécrétions. Chez les Tenebrionidae, les études comparatives, chimiques, morphologiques et comportementales avec une incidence systématique ont été effectuées par TSCHINKEL (1975*a, b, c*). Chez les fourmis, les recherches très nombreuses sur les phéromones et des substances défensives permettent de dégager certaines tendances évolutives dans ce groupe dont la phylogenèse est encore mal comprise (WILSON, 1971; MASCHWITZ, 1975*a, b*). Chez les Termites, les travaux de NOIROT et NOIROT-TIMOTHÉE (1965) et de QUENNEDEY (1975) ont montré une nette corrélation entre la morphologie comparée des glandes sternales et la phylogenèse du groupe.

Les données morphologiques et chimiques dont on dispose actuellement sur les systèmes défensifs des Staphylinidae sont très fragmentaires. Nous les résumons dans le tableau récapitulatif (p. 238).

L'examen de ce tableau permet de constater que malgré la diversité chimique des sécrétions, la plupart des groupes étudiés possèdent des glandes défensives pygidiales.

Espèces étudiées	Type de défense	Morphologie des appareils défensifs	Composition chimique des sécrétions	Auteurs
Aleocharinae <i>Lomechusa strumosa</i>	glandulaire	Appareil défensif situé entre les 6 <sup>e</sup> et 7 <sup>e</sup> tergites Un réservoir et plusieurs types de cellules	ethyl-1,4-benzoquinone methyl-1,4-benzoquinone n-tridecane tridecene	○ JORDAN, 1913 ○ PASTEELS, 1968 * BLUM <i>et al.</i> , 1971
<i>Drusilla canaliculata</i>	glandulaire	Idem	n-undecane n-tridecane n-4-tridecene n-4,7-tridecadiene n-dodecanal n-tetradecanal n-5-tetradecenal n-5,8-tetradecadienal hydroquinone 3-methoxytoluquinone 2-methoxy-3-methylhydroquinone p-toluquinone 2-methylhydroquinone 2-hydroxy-3-methylhydroquinone	○ PASTEELS, 1968 * BRAND <i>et al.</i> , 1973 ○ ARAUJO, ce travail
<i>Zyras humeralis</i>	glandulaire excréments ( <sup>1</sup> )	Idem	acide isovalérique ( <sup>1</sup> )	○ PASTEELS, 1968 * KOLBE et PROSKE, 1973

(<sup>1</sup>) D'après KOLBE et PROSKE (1973), la sécrétion défensive serait éjectée par l'anus. Il s'agirait d'un mode de défense autre que celui décrit par PASTEELS (1968) chez la même espèce et dans l'ensemble des Aleocharinae.

○ Etudes morphologiques \* Etudes chimiques.

Espèces étudiées	Type de défense	Morphologie des appareils défensifs	Composition chimique des sécrétions	Auteurs
Nombreuses autres espèces	glandulaire	Idem		○ PASTEELS, 1968
<i>Pella japonica</i>	glandulaire		citronellal (?) <sup>(2)</sup>	* KISTNER et BLUM, 1971
Staphylininae <i>Staphylinus caesareus</i> <i>Ontholestes tessellatus</i> <i>Quedius lateralis</i> <i>Phylonthus nitidus</i>	glandulaire glandulaire glandulaire glandulaire	Appareil défensif situé entre les 8° et 9° tergite et constitué de deux glandes et de deux réservoirs évaginables		○ DIERCKX, 1899 ○ DIERCKX, 1899 ○ BORDAS, 1899 ○ BORDAS, 1899
<i>Staphylinus olens</i>	glandulaire	Idem	Iridodial 4-methylhexan-3-one	○ LEYDIG, 1859 ○ DIERCKX, 1899, 1901 ○ BORDAS, 1899 * ABOU-DONIA, FISH et PATTENDEN, 1971 * FISH et PATTENDEN, 1975 ○ ARAUJO, ce travail
<i>Thyrecephalus lorquini</i> <i>Eulissus orthodoxus</i>	glandulaire		iridodial citronellal geranial (?) 3-methylbutanal (aldéhyde isovalérique)	* BELLAS, BROWN et MOORE, 1974
<i>Creophylus erythrocephalus</i>	glandulaire		iridodial + deux composés non identifiés et peu volatils	* BELLAS, BROWN et MOORE, 1974

<sup>(2)</sup> mimétisme chimique supposé avec la phéromone d'alarme de *Lasius spathepus*.

Espèces étudiées	Type de défense	Morphologie des appareils défensifs	Composition chimique des sécrétions	Auteurs
<i>Hesperus serufus</i> <i>Phylonthus politus</i>	glandulaire glandulaire		actinidine tridecane pentadecane	* BELLAS, BROWN et MOORE, 1974
Steninae <i>Dianous coerulescens</i>	glandulaire	Appareil défensif situé en dessous du 9 <sup>e</sup> et 10 <sup>e</sup> tergites et constitué de deux glandes et deux réservoirs évaginables. Les réservoirs s'ouvrent à côté de l'anus		○ JENKINS, 1957
<i>Stenus bipunctatus</i>	glandulaire		1,8-Cineole isopiperitenol 6-methyl-5-hepten-2-one	* SCHILDKNECHT, 1970 BILLAR et BRUYANT, 1905
<i>Stenus comma</i>	glandulaire		les mêmes que précédemment + stenusine	* SCHILDKNECHT <i>et al.</i> , 1975
Micropeplinae <i>Micropeplus staphylinoides</i>	thanatose	glandes défensives absentes		Observations personnelles
Paederinae <i>Paederus fuscipes</i>	substance présente dans l'hémolymphe		pederine pederone	* PAVAN, 1963 * CARNANI <i>et al.</i> , 1965, 1967 * MATSUMOTO <i>et al.</i> , 1968

Espèces étudiées	Type de défense	Morphologie des appareils défensifs	Composition chimique des sécrétions	Auteurs
Oxytelinae <i>Bledius mandibularis</i> <i>Bledius spectabilis</i>	glandulaire glandulaire	Appareil défensif situé latéralement et débouchant entre le 8 <sup>e</sup> tergite et le 9 <sup>e</sup> sternite : Deux glandes et deux réservoirs, non évaginables	1-undecene γ-dodecalactone neral geranial methyl-p-benzoquinone	○ ARAUJO, 1973 * WHEELER <i>et al.</i> , 1972 ○ HAPP et HAPP, 1973
Omaliinae <i>Eusphalerum minutum</i>	glandulaire	Appareil défensif situé entre les 8 <sup>e</sup> et 9 <sup>e</sup> sternites et constitué d'un réservoir non évaginable et de plusieurs types de cellules glandulaires	acide isovalérique + deux composés non identifiés	○ ARAUJO, ce travail * VANHAELEN <i>et al.</i> , non publié
Tachyporinae <i>Tachyporus obtusus</i>		Glandes défensives absentes		Ce travail
Trichopseniinae Plusieurs espèces		Idem		○ PASTEELS et KISTNER, 1971
Hypocyphtinae <i>Anacyptus</i> sp.		Idem		○ PASTEELS (communication personnelle)

Des glandes pygidiales ont été décrites également chez les Silphidae (BORDAS, 1899; DIERCKX, 1901).

La figure 18 résume la classification des Staphylinidae proposée par COIFFAIT (1972) à la suite des travaux de PAULIAN (1941) et de JEANNEL et JARRIGE (1949). Remarquons que COIFFAIT élève au rang de famille des groupes habituellement reconnus comme des sous-familles.

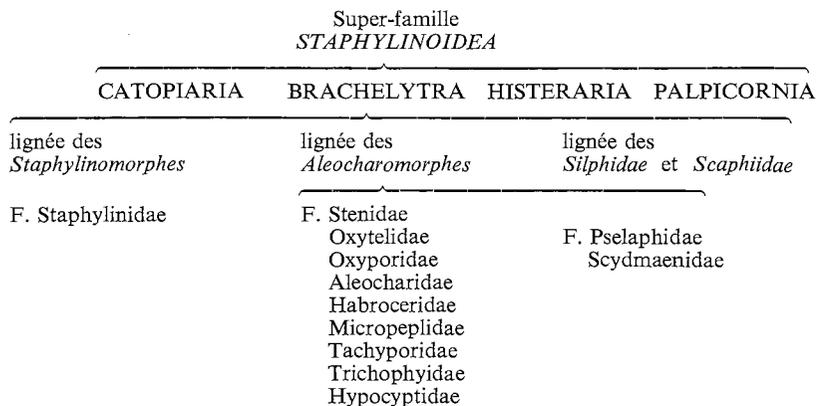


FIG. 18. Classification des Staphylinoidea (COIFFAIT, 1972).

Des glandes pygidiales s'observent chez des groupes appartenant à chacune des trois lignées de Brachelytra : Staphylinidae, Stenidae, Oxytelidae ainsi que Silphidae.

Ainsi on pourrait imaginer qu'un même système défensif aurait été commun à toute la section des Brachelytra.

Cependant, cette hypothèse ne résiste pas à un examen minutieux. En effet, si, à la rigueur, on peut imaginer qu'une glande double comme celle des *Staphylinus* ait pu se diviser en deux et que les canalicules des cellules glandulaires se soient rejoints dans un seul conduit collecteur comme chez les *Bledius*, il est impossible d'imaginer que des organes débouchant à des endroits différents de l'abdomen puissent avoir une origine commune. Or, c'est précisément ce qui se passe : l'appareil défensif des Staphylininae débouche dorsalement, entre deux tergites (8<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup>) (fig. 5), l'appareil défensif des Oxytelinae débouche latéralement, au niveau du 9<sup>e</sup> sternite (fig. 1), l'appareil défensif des Omaliinae est ventral et s'ouvre entre deux sternites (8<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup>) (fig. 14) et l'appareil défensif des Steninae débouche tout à fait en arrière, à côté de l'anus (JENKINS,

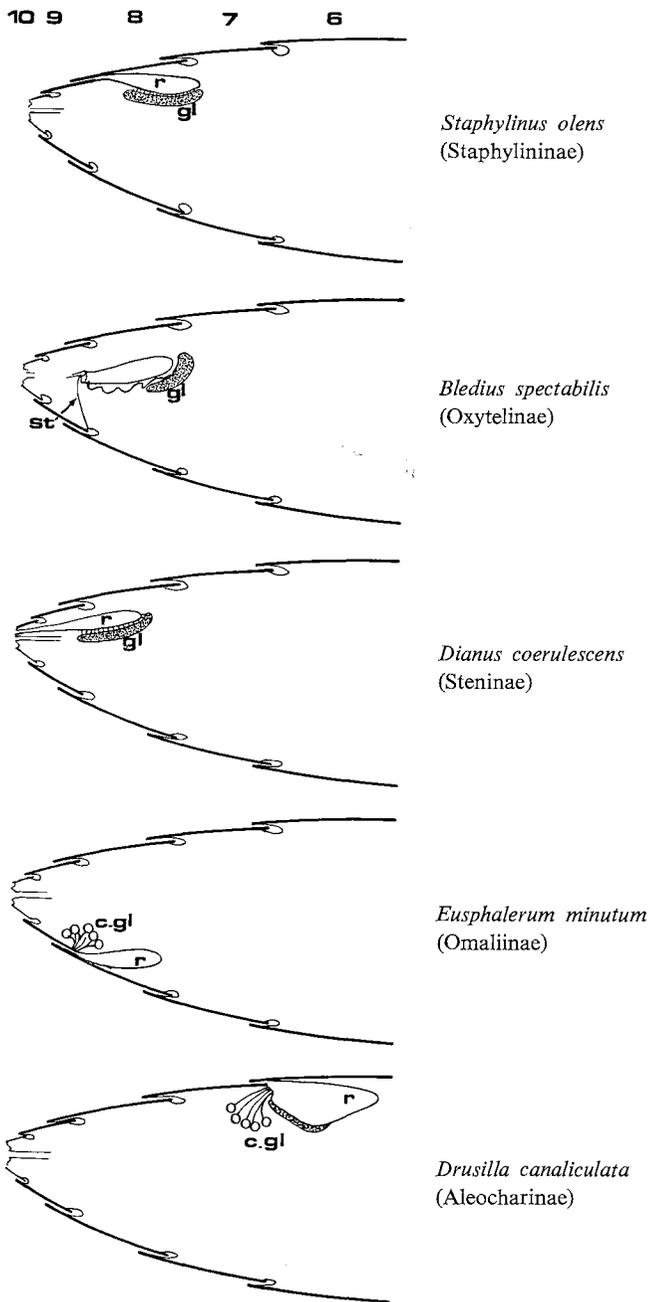


FIG. 19. Localisation comparée des appareils défensifs des staphylins.  
Les segments abdominaux postérieurs sont numérotés de 6 à 10.  
cgl : cellules glandulaires libres; gl : glande; r : réservoir; St : sternite.

1957) (fig. 19). Par conséquent, les différents appareils défensifs décrits dans les diverses sous-familles sont des organes analogues et non pas homologues, apparus de manière polyphylétique.

La localisation des glandes au niveau du pygidium est un fait commun à plusieurs groupes de Coléoptères (Carabiformes, Tenebrionidae, Staphylinidae) qui peut se comprendre autrement que par le monophylétisme.

Logiquement, l'extrémité postérieure de l'abdomen est la partie du corps de l'animal qui peut établir un dernier contact avec l'adversaire, au moment de la fuite. En plus, chez des animaux très agiles, comme c'est le cas pour la plupart des staphylins, les glandes pygidiales leur permettent de se défendre chimiquement tout en l'attaquant avec les mandibules (voir fig. 3). Le pygidium représente également une place de choix pour des organes qui exhalent des substances toxiques.

L'hypothèse d'une origine monophylétique ne saurait non plus expliquer l'apparition du système défensif des Aleocharinae. En effet, il faudrait admettre qu'il y ait eu perte complète des glandes pygidiales, puis réacquisition de glandes défensives morphologiquement différentes.

Une telle hypothèse laisserait présumer qu'il ait eu un relâchement de la pression sélective pendant une longue période ce qui nous semble invraisemblable. De même, l'absence de glandes défensives chez les Tachyporinae, les Micropeplinae (ce travail), les Trichopseniinae et Hypocyphthinae : PASTEELS et KISTNER, 1971; et communication personnelle) ne pourrait se justifier autrement.

L'homogénéité des organes de défense semble plus grande au sein des sous-familles, au moins chez les Aleocharinae (PASTEELS, 1968a) et les Staphylininae (BORDAS, 1899; DIERCKX, 1901). Ceci peut constituer un argument en faveur de la reconnaissance de ces groupes comme des familles, tel qu'il est préconisé par Coiffait. Il faut cependant rester prudent car les connaissances aussi bien de la morphologie que de la chimie des systèmes défensifs restent très dispersées et incomplètes. Par exemple, la famille des Staphylinidae (*sensu* COIFFAIT) regroupe les Staphylininae, les Paederinae, les Xantholininae, les Euaesthetinae et les Leptotyphlinae. Seules les glandes défensives des Staphylininae ont fait l'objet de quelques travaux mais nous ignorons si les Staphylins appartenant aux autres groupes possèdent des glandes défensives; *Paederus* présente un mode de défense chimique non-glandulaire.

Cette étude de morphologie comparée, loin d'avoir épuisé le sujet montre la richesse d'un matériel encore peu exploré.

#### RÉSUMÉ

L'anatomie fonctionnelle comparée des appareils défensifs des staphylins appartenant à quatre sous-familles différentes (*Bledius spectabilis* : Oxytelinae; *Drusilla canaliculata* : Aleocharinae; *Eusphalerum minutum* : Omaliinae; *Staphylinus olens* : Staphylininae) démontre une grande hétérogénéité de ces organes d'une sous-famille à l'autre.

Les différences se manifestent tant dans le détail de la structure des appareils défensifs que dans leur localisation et lieux de décharge des sécrétions. Néanmoins, malgré cette diversité, les appareils défensifs gardent des traits communs : ils sont constitués de plusieurs types de cellules glandulaires épidermiques qui coopèrent à l'élaboration des composés toxiques ou répulsifs. Ceux-ci sont accumulés dans des réservoirs formés à partir de la membrane intersegmentaire.

Les appareils défensifs de *Drusilla canaliculata* et de *Eusphalerum minutum* comprennent un seul réservoir. Chez la première espèce, le réservoir débouche dorsalement, entre les 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> tergites tandis que chez la seconde il est ventral et s'ouvre entre les 8<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup> sternites.

*Bledius spectabilis* et *Staphylinus olens* possèdent deux réservoirs indépendants. Les réservoirs de *B. spectabilis* s'ouvrent latéralement au niveau du 9<sup>e</sup> sternite tandis que ceux de *St. olens* s'évagincent dorsalement entre les 8<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup> tergites.

Chez un Steninae (*Dianous coerulescens*) étudié par JENKINS (1957) il y a également deux réservoirs, mais ceux-ci débouchent à côté de l'anus.

Des espèces appartenant à d'autres sous-familles de staphylins (*Tachyporus obtusus* : Tachyporinae; *Micropeplus staphylinoides* : Micropeplinae) sont dépourvues de glandes défensives.

L'hétérogénéité anatomique des appareils défensifs s'accompagne d'une grande diversité chimique des sécrétions répulsives. Ces faits semblent indiquer que ces organes ne sont pas homologues mais analogues, apparus au cours de l'évolution de manière polyphylétique.

Les systèmes de verrouillage des réservoirs glandulaires et les

mécanismes d'évacuation des sécrétions ont été interprétés d'après les données anatomiques et l'observation du comportement des espèces.

#### SUMMARY

Comparative functional anatomy of the defense glands in Staphylinids belonging to four different subfamilies (*Bledius spectabilis* : Oxytelinae; *Drusilla canaliculata* : Aleocharinae; *Eusphalerum minutum* : Omaliinae; *Staphylinus olens* : Staphylininae), shows a wide diversity of these organs from one subfamily to another.

Differences are apparent as well in the details of the structure of the glands as in their location within the body and in the place of discharge of the secretions. Nevertheless, in spite of this diversity, all the defense systems show common features : they are made of several epidermic gland cell types which cooperate in the production of toxic or repellent substances, and the secretions are stored in reservoirs made of enlarged intersegmentary membranes.

Both *D. canaliculata* and *E. minutum* possess a single reservoir which opens dorsally between the 6th and 7th tergites in the first species, ventrally, between the 8th and 9th sternites, in the latter.

In *B. spectabilis* and *St. olens*, two symmetrical reservoirs are present. Those of *B. spectabilis* open laterally at the level of the 9th sternite, while those of *St. olens* are eversible and located between the 8th and 9th tergites. In a Steniniinae, *Dianous coerulescens*, studied by JENKINS (1957) both reservoirs open close to the anus. Species belonging to two other subfamilies of Staphylinids (*Tachyporus obtusus* : Tachyporinae and *Micropeplus staphylinoides* Micropeplinae) do not show any defense glands.

The anatomical diversity goes along with a large chemical diversity of the repellent secretions. These observations indicate that the defense glands did not evolve in a homologous but in an analogous and polyphyletic way.

The bolt systems of the gland reservoirs and the mechanisms of their discharge are explained according to the morphological data and observations on the behaviour of the species.

#### REMERCIEMENTS

A M. J.M. PASTEELS, qui a assuré la direction de ce travail, nous présentons nos vifs remerciements.

## BIBLIOGRAPHIE

- ABOU-DONIA, S. A., L. J. FISH et G. PATTENDEN. — Iridodial from the odoriferous glands of *Staphylinus olens* (Coleoptera, Staphylinidae). *Tetrahedron Letters*, **43** : 4037-4038 (1971).
- ARAÚJO, J. — Morphologie et histologie de la glande pygidiale de *Bledius spectabilis* (Staphylinidae, Oxytelinae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **276** : 2713-2716 (1973).
- BELLAS, T. E., W. V. BROWN et B. P. MOORE. — The alkaloid actinidine and plausible precursors in defensive secretions of rove beetles. *J. Insect Physiol.*, **20** (2) : 277-280 (1974).
- BILLARD, G. et C. BRUYANT. — Sur un mode particulier de locomotion chez certains *Stenus*. *C. R. Soc. Biol.*, **102** : 2 (1905).
- BLACKWELDER, R. E. — Morphology of the coleopterous family Staphylinidae. Smithsonian miscellaneous collections, **94** : 13 (1936).
- BLUM, M. S., J. G. TRYNHAM, J. B. CHIDESTER et J. D. BOGGUS. — n-tridecane and trans-2-heptenal in the scent gland of the rice stink bug *Oebalus pugnax* F. *Science*, **132** : 1480-1481 (1960).
- BLUM, M. S. — The presence of 2-hexenal in the scent gland of the pentatomid *Brochymena quadripustulata*. *Ann. Entomol. Soc. America*, **54** : 410-412 (1961).
- BORDAS, M. L. — Les glandes défensives ou glandes anales des Coléoptères. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, **9** (5), 98 : 205-249 (1899).
- BRAND, J. M., M. S. BLUM, H. M. FALES et J. M. PASTEELS. — The chemistry of the defensive secretion of the beetle *Drusilla canaliculata*. *J. Insect Physiol.*, **19** : 369-382 (1973).
- BRO LARSEN, E. — On subsocial beetles from the salt-marsh, their care of progeny and adaptation to salt and tide. *Trans. Ninth Int. Congr. Ent.*, **1** : 502-506 (1952).
- CARAYON, J. — Emploi du noir chlorazol en anatomie microscopique des insectes. *Ann. Soc. Entom. France, Nouvelle série*, **5** (1) : 179-193 (1969).
- CARAYON, J. — Notes et documents sur l'appareil odorant métathoracique des Hémiptères. *Ann. Soc. Entom. France (N.S.)*, **7** (4) : 737-770 (1971).
- CARDANI, C., D. GHIRINGHELLI, R. MONELLI et A. QUILICO. — The structure of pederin. *Tetrahedron Letters*, **29** : 2537-2545 (1965).
- CARDANI, C., D. GHIRINGHELLI, A. QUILICO et A. SELVA. — The structure of pederone, a novel substance from *Paederus*. *Tetrahedron letters*, **41** : 4023 (1967).
- COIFFAIT, O. — Coléoptères Staphylinidae de la région paléarctique occidentale. Supplément à la *Nouvelle Revue d'Entomologie*, tome II, fasc. 2 (1972).
- DIERCKX, F. — Les glandes pygidiennes des Staphylinidae et des Cicindellidae. *Zoologischer Anzeiger*, **22** : 311-315 (1899).
- DIERCKX, F. — Les glandes pygidiennes des Coléoptères. Second mémoire : Carabides (Bombardiers, etc...), Paussides, Cicindelides, Staphylinides. *La cellule*, **18** : 225-310 (1901).
- FISH, L. J. et G. PATTENDEN. — Iridodial and a new alkanone, 4-methyl-hexan-3-one, in the defensive secretion of the beetle *Staphylinus olens*. *J. Insect Phys.*, **21** (4) : 741-744 (1975).
- FORSYTH, D. J. — The structure of the defense glands in the Dysticidae, Noteridae, Haliplidae, and Gyrinidae (Coleoptera). *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, **120** : 159-182 (1968).
- FORSYTH, D. J. — The ultrastructure of the pygidial defense glands of the Carabid *Pterostichus madidus* F. *J. of Morphol.*, **131** (4) : 397-415 (1970a).
- FORSYTH, D. J. — The structure of the defense glands of the Cicindelidae, Amphizoidea and Hygrobiidae (Insecta, Coleoptera). *J. Zool. London*, **160** : 51-69 (1970b).
- FORSYTH, D. J. — The structure of the pygidial defense glands of Carabidae (Coleoptera). *Trans. Zool. Soc. London*, **32** : 249-309 (1972).
- FREUD, H., K. W. HARDE et G. A. LOHSE. — Die Käfer Mitteleuropas, vol. 4 et 5. Ed. Goecke & Evers, Krefeld (R.F.A.) (1964).
- HAPP, G. M. et C. M. HAPP. — Fine structure of the pygidial glands of *Bledius mandibularis* (Coleoptera, Staphylinidae). *Tissue and Cell*, **5** (2) : 215-231 (1973).
- JEANNEL, R. et J. JARRIGE. — Coléoptères Staphylinides (1<sup>re</sup> série). *Arch. Zool. Exp. Gen.*, **86** : 255-392 (1949).

- JENKINS, M. F. — The morphology and anatomy of the pygidial glands of *Dianous coeruleus* Gyllenhal (Coleoptera, Staphylinidae). *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A)*, **32** : 10-12 (1957).
- JORDAN, K. H. C. — Zur Morphologie der Myrmecophilen Gattungen *Lochemusa* und *Atemeles* und verwandte Formen. *Z. Wiss. Zool.*, **107** : 346-386 (1913).
- KISTNER, D. H. et M. S. BLUM. — Alarm pheromone of *Lasius spatheus* (Hymenoptera : Formicidae) and its possible mimicry by two species of *Pella* (Coleoptera : Staphylinidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, **64** : 589-594 (1971).
- KISTNER, D. H. et J. M. PASTEELS. — A new tribe, genus and species of Termitophilous Aleocharinae (Coleoptera : Staphylinidae) from South West Africa with a description of its integumentary glands. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **62** (5) : 1189-1202 (1969).
- KOLBE, W. et M. G. PROSKE. — Isovaleriansäure im Abwehrsekret von *Zyras humeralis* Grav. *Entomol. Blätter*, Bd. **69**, Heft 1 : 57-60 (1973).
- LEYDIG, F. — Zur Anatomie der Insekten. *Arch. Anat. Physiol., Lpz.*, 33-98, 149-178 (1859).
- MASCHWITZ, U. — Old and new chemical weapons in ants. Symp. Int. Union for the Study of Soc. Insects, Univ. de Dijon, France; 41-45 (1975a).
- MASCHWITZ, U. — Old and new trends in the investigation of chemical recruitment in ants. Symp. of IUSSI, Univ. de Dijon, France; 47-59 (1975b).
- MATSUMOTO, T., M. YANAGIYA, S. MAENO et S. YASUDA. — A revised structure of pederin. *Tetrahedron letters*, **6** : 6297 (1968).
- MOORE, B. P. et B. E. WALLBANK. — Chemical composition of the defensive secretions in carabid beetles and its importance as a taxonomic character. *Proc. R. Ent. Soc. London*, **37** : 62 (1968).
- NOIROT, C. et C. NOIROT-TIMOTHÉE. — La glande sternale dans l'évolution des Termites. *Insectes sociaux*, **12** : 265-272 (1965).
- PASTEELS, J. M. — Le système glandulaire tégumentaire des Aléocharines (Col., Staphylinidae) et son évolution chez les espèces termitophiles du genre *Termitella*. *Arch. Biol.*, **79** : 381-469 (1968a).
- PASTEELS, J. M. — Les glandes tégumentaires des Staphylins termitophiles (Coléoptères). II. Les genres *Termitellodes*, *Termella* et *Nasutitella* (Aleocharinae, Coroticini, Termitogastrina). *Ins. soc., Paris*, **15** : (4) : 337-350 (1968b).
- PASTEELS, J. M. — Les glandes tégumentaires des Staphylins termitophiles III. Les Aleocharines des genres *Termitopullus* (Coroticini, Corotocina), *Perintodes*, *Catalina* (Termitonannini, Perinthina), *Termitusa* (Termitohospitini, Termitusina). *Ins. Soc.*, **16** : 1-26 (1969).
- PASTEELS, J. M. et D. H. KISTNER. — Revision of the termitophilous subfamily Trichopseniinae (Coleoptera : Staphylinidae). II. The remainder of the genera with a representational study of the gland systems and discussion of their relationships. *Miscellaneous Publications of the Entomol. Soc. of America*, **7** (4) : 351-399 (1971).
- PAULIAN, R. — Les premiers états des Staphyloinoidea (Col.). Etude de morphologie comparée. *Mém. Mus. Hist. Nat. Paris (N.S.)*, **15** : 361 pp. (1941).
- PAULIAN, R. — Observations sur *Bledius spectabilis* Kraatz. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, fasc. **24** : 62 (1942).
- PAVAN, M. et G. BO. — Ricerche sulla differenziabilità, natura e attività del principio tossico di *Paederus fuscipes* Curt. (Col., Staph.). *Mém. Soc. Ent. It.* **31** : 67-82 (1952).
- PAVAN, M. — Ricerche biologiche e mediche su Pederina e su estratti purificati di *Paederus fuscipes* Curt. (Coleopt., Staphylinidae). Ed. Industrie Lito-Tipografiche Mario Ponzio, Pavia : 1-93 (1963).
- QUENNEDEY, A. — Morphology of exocrine glands producing pheromones and defensive substances in subsocial and social insects. Symp. IUSSI, Dijon, France : 1-21 (1975).
- REMOLD, H. — Über die biologische Bedeutung der Duftdrüsen bei Landwanzen (Geocorisae). *Z. Vergl. Physiol.*, **45** : 636-694 (1962).
- REMOLD, H. — Scent glands of land bugs, their physiology and biological function. *Nature, London*, **198** (4882) : 764-786 (1963).
- SCHILDKNECHT, H. — Die Wehrchemie von Land-und Wasserkäfern. *Angew. Chem.*, **82** (1) : 17-25 (1970).

- SCHILDKNECHT, H., U. MASCHWITZ et H. WINKLER. — Zur Evolution der Carabiden-Wehrdrüsensekrete. *Naturwissenschaften*, **55** : 112-117 (1968).
- SCHILDKNECHT, H., E. MASCHWITZ et U. MASCHWITZ. — XXXIV. Mittlg. über Arthropodenabwehrstoffe. Die Explosionschemie der Bombardierkäfer (Coleopt., Carabidae) III. Mittlg. : Isolierung und Katalysierung der Explosionskatalysatoren. *Z. Naturforschung*, **23** (b9) : 1213-1218 (1968).
- SCHILDKNECHT, H., D. KRAUSS, J. CONNERT, H. ESSENBREIS et N. ORFANIDES. — The spreading alkaloid stenusin from the Staphylinid *Stenus comma* (Coleopt., Staphylinidae). *Angew. Chemie, Internat. Edition*, **14** (6) : 427 (1975).
- SEEVERS, C. H. — A monograph on the termitophilous Staphylinidae. *Fieldiana Zool.*, **40** : 1-334 (1957).
- STEIN, G. — Über den Feinbau der Duftdrüsen von Feuerwanzen (*Pyrrhocoris apterus*) I. Zur funktionellen Morphologie der Drüsenzelle. *Z. Zellforsch.*, **74** : 271-290 (1966a).
- STEIN, G. — Über den Feinbau der Duftdrüsen von Feuerwanzen (*Pyrrhocoris apterus*, Geocorisae) II. Das ableitende Kanalsystem und die nicht-drüsigen Anteile. *Z. Zellforsch.*, **75** : 501-516 (1966b).
- STEIN, G. — Über den Feinbau der Duftdrüsen von Feuerwanzen *Pyrrhocoris apterus*, Die 2. larvale Abdominaldrüse. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, **79** : 49-63 (1967).
- STEIN, G. — Über den Feinbau der Duftdrüsen von Heteropteren. *Z. Morph. Tiere*, **65** : 374-391 (1969).
- STEIN, G. et S. WALKER. — Über den Feinbau der Duftdrüsen des Rückenschwimmers *Notonecta glauca* L. (Notonectidae). *Z. Naturforsch.*, **25** : 262 (1970).
- TSCHINKEL, W. R. — Phenols and quinones from the defensive secretions of the Tenebrionid beetle, *Zophobas rugipes*. *J. Insect Physiol.*, **15** : 191-200 (1969).
- TSCHINKEL, W. R. — 6-alkyl-1,4-naphthoquinones from the defensive secretion of the tenebrionid beetle, *Argoporis aluctacea*. *J. Insect Physiol.*, **18** : 711-722 (1972).
- TSCHINKEL, W. R. — A comparative study of the chemical defensive system of Tenebrionid beetles : chemistry of the secretions. *J. Insect Physiol.*, **21** : 753-783 (1975a).
- TSCHINKEL, W. R. — A comparative study of the chemical defensive system of Tenebrionid beetles. III. Morphology of the glands. *J. Morphol.*, **145** (3) : 355-370 (1975b).
- TSCHINKEL, W. R. — A comparative study of the chemical defensive system of Tenebrionid beetles. Defensive behaviour and ancillary features. *Ann. Entomol. America*, **68** (3) : 439-453 (1975c).
- WATERHOUSE, D. F., D. A. FORSS et R. H. HACKMAN. — Characteristic odour components of the scent of stink bugs. *J. Insect Physiol.*, **6** : 113-121 (1961).
- WHEELER, J. W., G. M. HAPP, J. ARAUJO et J. M. PASTEELS. —  $\gamma$ -Dodecalactone from Rove beetles. *Tetrahedron Letters*, **46** : 4635-4638 (1972).
- WILSON, E. D. — The insect societies. The Belknap Press of Harvard Univers. Press. Cambridge, Mass. (1971).

Jorge ARAUJO  
Laboratoire de Biologie animale et cellulaire  
Université libre de Bruxelles  
50, av. F. D. Roosevelt. B-1050 Bruxelles

