

VARIATIONS SAISONNIERES DU SEX-RATIO CHEZ QUELQUES
SCARABEIDES COPROPHAGES AFRO-TROPICAUX
(COL. SCARABAEIDAE)

Examples of seasonal variations of sex-ratio
among afro-tropical Dung Beetles.

Ph. WALTER *

ABSTRACT

Data on seasonal variations of sex-ratio for 4 genus and 7 species of Scarabaeidae (sensu BALTHASAR, 1963) occurring in Central Africa : Catharsius dux HAROLD, C. luluensis FERREIRA, Anachalcos cupreus (FABRICIUS), Onthophagus xanthochlorus WALTER & CAMBEFORT, O. crantor BALTHASAR, O. impressicollis var. circuitus D'ORBIGNY et Pachylomera femoralis KIRBY. Bio-ecological significance of these variations.

RESUME

Données concernant les variations saisonnières du sex-ratio chez 4 genres et 7 espèces de Scarabaeidae (sensu BALTHASAR, 1963) Coprophages d'Afrique Centrale : Catharsius dux HAROLD, C. luluensis FERREIRA, Anachalcos cupreus (FABRICUS), Onthophagus xanthochlorus WALTER & CAMBEFORT, O. crantor BALTHASAR, O. impressicollis var. circuitus D'ORBIGNY et Pachylomera femoralis KIRBY. Signification bio-écologique de ces variations.

1. Etat actuel des connaissances

Dans leur important travail de synthèse sur la bio-écologie des Scarabaeidae du globe, HALFFTER et MATTHEWS (1966) n'abordent pas la question du sex ratio. Il en est de même dans l'ouvrage fondamental de

* Laboratoire d'Endocrinologie des Insectes Sociaux, Faculté des Sciences et Techniques,
2, rue de la Houssinière - 44072 NANTES Cedex - FRANCE.

	♂ ♂	♀ ♀	SEX-RATIO	R E F E R E N C E S
<u>ONITINI</u>				
<i>Onitis adelphes</i> KOLBE	1953	2414	0,80	Parc National Virunga - JANSSENS, 1938
<i>Onitis alexis</i> KLUG	214	272	0,78	"
<i>Onitis robustus</i> BOHEMAN	94	106	0,88	"
<i>Onitis sphinx</i> (FABRICIUS)	184	216	0,85	"
<i>Onitis subcrenatus</i> KOLBE	600	637	0,94	"
<i>Onitis sulcispennis</i> FELSCHÉ	185	78	2,37	"
<i>Onitis vanderkelleni</i> LANSBERGE	713	709	1	"
<i>Onitis viridulus</i> BOHEMAN	1262	1108	1,13	"
<i>Heteronitis castelnaui</i> (HAROLD)	84	57	1,07	"
<i>Onitis deceptor</i> PERINGUEY	149	138	1,07	Parc National Upemba - JANSSENS, 1951
<i>Onitis fabricii</i> ROTH	366	367	0,99	"
<i>Onitis miszcechianus</i> JANSSENS	925	943	0,98	"
<i>Onitis podcinus</i> BOUCOMONT	56	52	1,07	"
<i>Onitis pyramus</i> GILLET	83	206	0,40	"
<i>Onitis retrodentatus</i> GILLET	548	527	1,03	"
<i>Onitis sphinx</i> (FABRICIUS)	585	561	1,06	"
<i>Onitis uncinatoides</i> JANSSENS	196	179	1,09	"
<i>Onitis vanderkelleni</i> LANSBERGE	549	548	1	"
<i>Heteronitis castelnaui</i> (HAROLD)	304	297	1,02	"
<i>Platyonitis smeznikorum</i> KRICKEN	43	79	0,54	Tsavo National Park - KRICKEN, 1977
<u>GYMNOPLEURINI</u>				
<i>Garréta azureus</i> (FABRICIUS)	1475	1619	0,91	Parc National Upemba - FERREIRA, 1959
<i>Garréta malleolus</i> (KOLBE)	981	1215	0,80	"
<i>G. nitens</i> var. <i>coeruleovirens</i> (KOLBE)	206	157	1,31	"

Tab. I : Valeur du sex-ratio chez quelques *Onitini* et *Gymnopleurini* afro-tropicaux

COPRINI		♂	♀	SEX-RATIO	REFERENCES
<i>Copris elphenon</i>	KLUG	124	104	1,19	Parc National Upemba - FERREIRA, 1959
<i>Copris insidiosus</i>	PERINGUEY	92	72	1,27	"
<i>Copris miscellus</i>	PERINGUEY	83	47	1,76	"
<i>Catharsius phidias</i>	OLIVIER	94	97	0,97	"
<i>Copris interioris</i>	KOLBE	658	633	1,03	Parc National Garamba - FERREIRA, 1962
<i>Copris jucundus</i>	GILLET	829	1047	0,79	"
<i>Copris megaceratoides</i>	WATERHOUSE	87	71	1,22	"
<i>Copris moffarti</i>	GILLET	909	841	1,08	"
<i>Copris orphanus</i>	GUERIN	33	97	0,34	"
<i>Helicopris andersoni</i>	BATES	47	74	0,63	"
<i>Helicopris myrmidon</i>	KOLBE	106	125	0,84	"
<i>Helicopris samson</i>	HAROLD	66	41	1,60	"
<i>Catharsius platycerus</i>	KLUG	55	61	0,90	"
<i>Catharsius polynices</i>	KOLBE	3442	3663	0,93	"
<i>Catharsius sesostris</i>	WATERHOUSE	53	65	0,81	"
<i>Metacatharsius exiguiformis</i>	FERREIRA	89	58	1,53	Kalahari Gemsbok Park - FERREIRA, 1964
<i>Copris nepos</i>	GILLET	76	72	1,05	Parc National Virunga - JANSSENS, 1939
<i>Copris wiesei</i>	KOLBE	1391	1310	1,06	"
<i>Helicopris colossus</i>	BATES	56	47	1,19	"
<u>CANTHONINI</u>					
<i>Anachalcos procerus</i>	GERSTAECKER	73	198	0,36	Parc National Upemba - FERREIRA, 1959

Tab. II : Valeur du sex-ratio chez quelques *Coprini* et *Canthonini* afro-tropicaux

HALFFTER et EDMONDS (1982) qui reprend l'ensemble des connaissances relatives au comportement sexuel et à la nidification. C'est qu'en effet, parmi toute la littérature à laquelle se réfèrent ces auteurs, aucune étude ne concerne directement ce sujet.

Pour la faune afro-tropicale on peut cependant prendre comme référence certains des travaux de systématique ou faunistique relatifs aux Parcs Nationaux zaïrois (JANSSENS, 1938, 1939, 1951; FERREIRA, 1959, 1962), au Kalahari (FERREIRA, 1964) ou au Kenya (KRIKKEN, 1974). Pour certaines des espèces récoltées, ces travaux précisent en effet le nombre respectif de mâles et de femelles dénombrés au cours de ces missions de recherche qui se sont étalées sur plusieurs semaines ou plusieurs mois. Et si on ne retient - pour des raisons liées à l'échantillonnage - que les espèces dont au moins 100 individus ont été capturés, ce sont ainsi 43 données (relatives à 40 espèces appartenant à 4 tribus) qui sont fournies et qui permettent l'évaluation du sex-ratio de ces espèces (Tab. I et II). On s'aperçoit ainsi que la valeur du sex-ratio est très variable d'une espèce à l'autre, et que, sur l'ensemble des quatre tribus considérées, il ne se détache pas une tendance marquée à la prédominance numérique d'un sexe à l'autre. Lorsque, au niveau spécifique, cette prédominance est très marquée, elle demeure rare puisque le sex-ratio est inférieur à 0,5 pour trois espèces et supérieur à 2 pour une seule espèce. Encore qu'il n'est pas exclu que ces valeurs extrêmes soient des artéfacts introduits par les conditions de récolte des individus (pour des raisons liées aux préférences trophiques ou aux besoins en vue de la nidification, un des deux sexes peut en effet se rencontrer en plus grand nombre sur une masse stercoreale de nature particulière).

2. Données recueillies

La connaissance du sex-ratio exprimé de façon brute, comme nous venons de le faire à partir de données de la littérature, ne présente qu'un intérêt réduit si elle concerne l'ensemble des récoltes effectuées sur plusieurs mois et si ceux-ci ne sont pris en compte que pour une seule période. Si elle peut encore offrir un certain intérêt au systématicien, elle n'est par contre d'aucune utilité pour une meilleure compréhension de la biologie de l'espèce.

Aussi, avons-nous pensé étudier ce sex-ratio de façon plus dynamique, c'est-à-dire en analysant les éventuelles fluctuations que sa va-

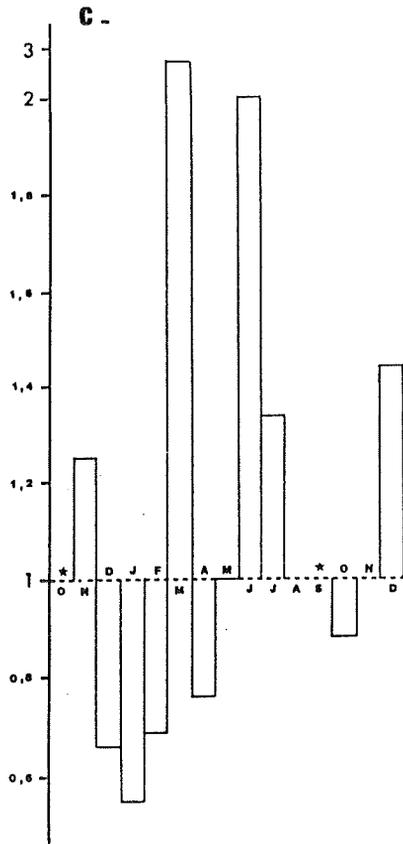
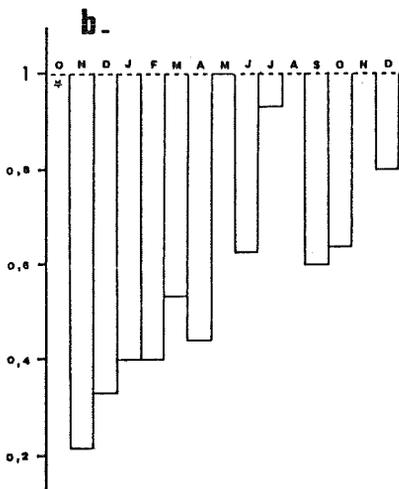
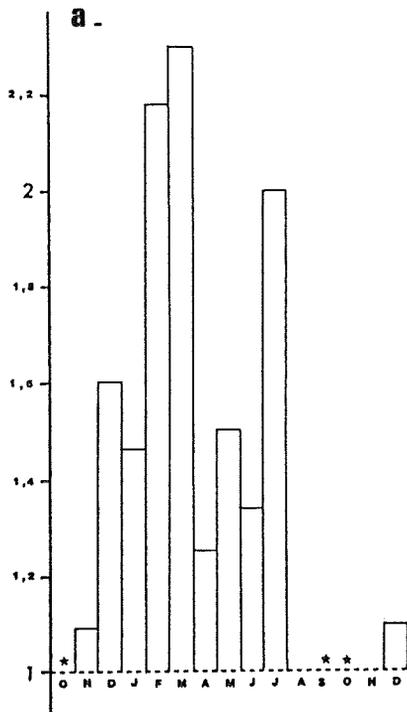
leur pouvait montrer sur plusieurs mois. La connaissance de ces fluctuations aide en effet à mieux cerner le cycle biologique de l'espèce, en particulier en permettant une meilleure localisation des périodes de nidification et une bonne évaluation du voltinisme de cette espèce. Mais, en l'état actuel des données, il n'est pas toujours possible d'utiliser au mieux ces fluctuations du sex-ratio, car sous climat tropical trop de points de la biologie de ces insectes demeurent encore méconnus; on ne connaît pas, par exemple, les modes de nidification de nombre de genres, et en particulier on ne sait pas si la femelle ou le couple restent auprès de la ponte (comme c'est le cas pour certains genres) et, dans l'affirmative, pendant combien de temps; on ignore tout de la longévité des individus et de l'existence possible de diapauses; on ne sait pas si la période de maturation sexuelle est de même durée pour les deux sexes, car après tout, dans le cas de cycles de reproduction continus notamment, rien n'interdit d'envisager qu'elle puisse ne pas l'être.

C'est donc pour apporter des éléments de réponse à ces questions que nous avons étudié les variations mensuelles du sex-ratio de 7 espèces du Plateau Bateke zaïrois, d'octobre 1973 à décembre 1974. Pour des raisons pratiques il s'agit d'espèces communes et à dimorphisme sexuel bien accusé : *Catharsius dux* HAROLD, *Catharsius luluensis* FERREIRA, *Anachalcos cupreus* (FABRICIUS), *Pachylomera femoralis* KIRBY, *Onthophagus xanthochlorus* WALTER et CAMBEFORT, *O. crantor* BALTHASAR et *O. impressicollis* var. *circuitus* D'ORBIGNY. Pour chacune de ces espèces les valeurs du sex-ratio (fig. 1) ont été obtenues à partir de la capture de plusieurs centaines d'individus par piégeages hebdomadaires avec divers appâts (pour plus de détails, voir WALTER, 1978).

3. Les variations du sex-ratio et leurs causes possibles

L'analyse de la figure 1 montre que dans l'ensemble les variations du sex-ratio sur l'ensemble de l'année sont importantes. Elles se manifestent de façon régulière (*Catharsius luluensis*, *Onthophagus xanthochlorus*) ou au contraire de façon brusque (*Pachylomera femoralis*, *Anachalcos cupreus*).

Chez *Catharsius dux* la valeur du sex-ratio reste toujours supérieure à 1, pouvant même dépasser 2,2, ce qui montre avec certitude que chez cette espèce la population mâle est numériquement plus importante que la population femelle. C'est le contraire chez des espèces comme *Catharsius*



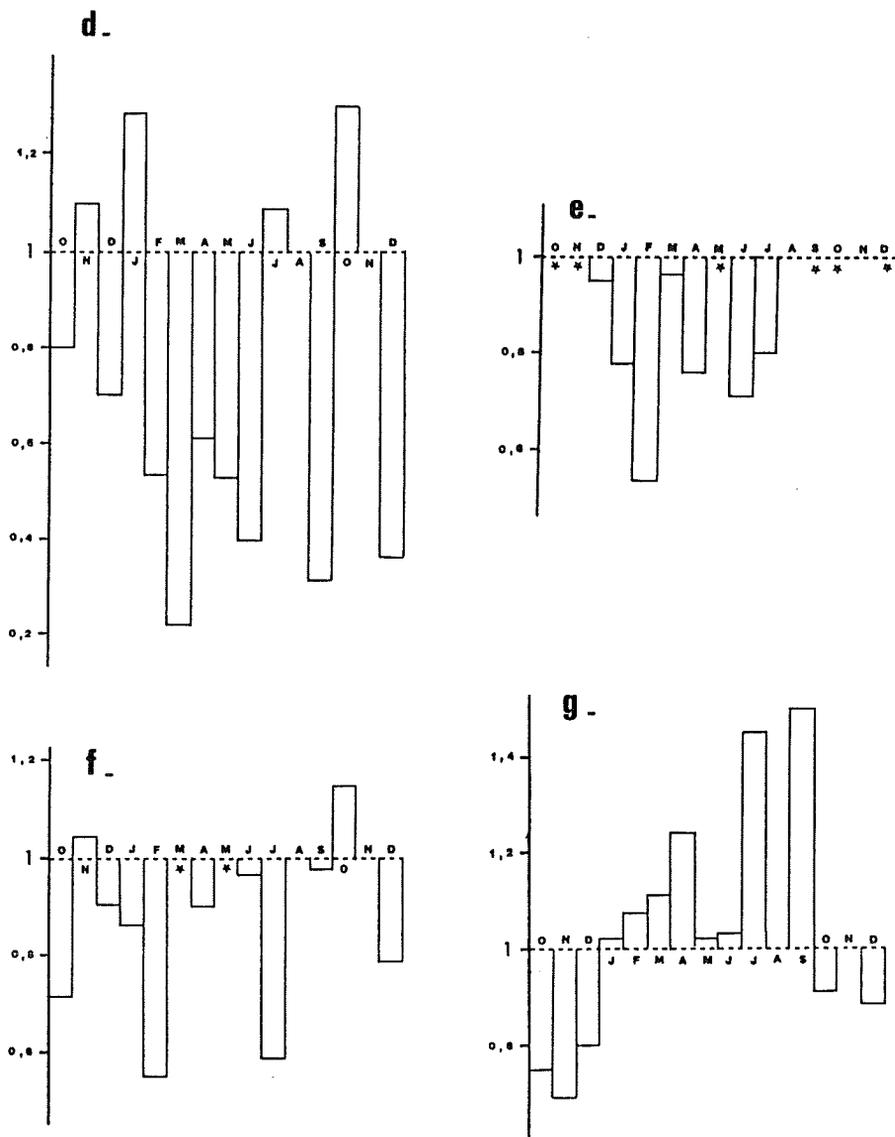


Fig. 1 : Variations mensuelles de la valeur du Sex-ratio d'octobre 1973 à décembre 1974.

- a) chez *Catharsius dux*
- b) chez *Catharsius luluensis*
- c) chez *Anachalcos cupreus*
- d) chez *Pachylomera femoralis*
- e) chez *Onthophagus xanthochlorus*
- f) chez *Onthophagus crantor*
- g) chez *Onthophagus impressicollis* var. *circuitus*

N.B. Les mois marqués d'une étoile correspondent à ceux pour lesquels le volume des captures pour cette espèce était insuffisant pour fournir des données significatives; aucune donnée n'a été recueillie en août 1974 (pas de piégeage) et en novembre 1974 (piégeages non fiables).

luluensis ou *Onthophagus xanthochlorus* dont la valeur du sex-ratio demeure toujours en deçà de 1.

Ces fluctuations peuvent s'expliquer :

- par une disparition temporaire de la surface du sol d'un des deux sexes qui mène une vie hypogée plus ou moins prolongée; cette disparition affecte le plus souvent les femelles,
- ou bien encore par des différences dans la durée de développement des stades pré-imaginaux en fonction du sexe du futur imago.

3.1. Disparition temporaire de la surface d'un des deux sexes

Cette disparition peut résulter soit des modalités de la reproduction (et c'est dans ce cas qu'elle affecte plus particulièrement le sexe femelle), soit de réactions différentes à des facteurs externes (climatiques ou édaphiques).

3.1.1. Causes liées à la reproduction

Dans le cycle de reproduction, la phase de nidification occupe plus longtemps la femelle que le mâle chez beaucoup de genres. La nidification très élaborée que l'on rencontre en effet dans la plupart des tribus confère aux femelles une importance accrue par le fait que leur rôle se poursuit bien après la ponte. Ce rôle est notamment bien connu chez les *Coprini* des genres *Coprins* et *Synaspis* ainsi que chez les *Eurysternini* ⁽¹⁾ (HALFFTER, 1977). Cette intervention des femelles dans l'élevage des jeunes amène ces femelles à séjourner pendant un certain temps dans le sol, même si ce n'est pas nécessairement pour toute la durée du développement pré-imaginal. Certes ce séjour dans le nid peut aussi être le fait des mâles puisque parfois ils participent activement à l'aménagement de la chambre de nidification et à l'élaboration des pilules de ponte; mais il y a lieu de penser que c'est toujours la femelle qui quittera le nid la dernière, si même elle le quitte puisque

(1) Bien que BALTHASAR (1963) ne reconnaisse pas l'identité de cette tribu, il semble bien, au vu notamment des récentes données biologiques de HALFFTER (1977) que le genre *Eurysternus* et les genres affins représentent un groupe bien individualisé et qu'ils puissent donc être effectivement réunis dans la tribu des *Eurysternini*, comme VULCANO et al. (1960) l'avaient proposé.

SIYAZOV (1913) indique que la femelle de *Synaspis tmolus* (Fischer) meurt dans la chambre de nidification.

Lorsque donc il y a existence d'une phase de disparition de la surface des femelles, cette disparition se traduit par une augmentation subite de la valeur du sex-ratio parmi les insectes observés en activité épigée, Ainsi peut-on localiser plus particulièrement les époques de l'année consacrées à la nidification et, par voie de conséquence, préciser le caractère uni- ou bivoltin du cycle. Pour *Catharsius dux* par exemple, c'est en novembre (mois le plus pluvieux de la grande saison des pluies) ⁽¹⁾ et en avril (mois le plus pluvieux de la petite saison des pluies) que le nombre relatif de femelles est le plus élevé : or, pour les Coprophages afro-tropicaux, les saisons des pluies sont reconnues comme étant les périodes de densité maximum des populations en surface, périodes qui sont donc favorables à la rencontre des sexes en vue des activités de reproduction. En janvier-février (petite saison sèche) et juin-juillet (début de grande saison sèche) la valeur du sex-ratio augmente, traduisant une baisse relative du nombre des femelles en surface, celles-ci étant justement occupées par la nidification.

3.1.2. Intervention de facteurs externes

On sait d'une façon générale que pour certaines espèces, et surtout lorsque les individus sont arrivés à maturité sexuelle, un facteur donné (température, hygrométrie, luminosité,...) peut déterminer des réactions différentes chez le mâle et chez la femelle. Ceci parce que les limites de tolérance à l'égard du facteur considéré, ou la valeur optimale de ce facteur, peuvent ne pas être identiques pour les deux sexes. C'est pendant la période de transition saison sèche/saison des pluies qu'un tel phénomène est susceptible de se manifester.

Ainsi, l'activité de surface d'un des deux sexes pourra être modifiée (voire suspendue) momentanément par rapport à l'autre sexe, et une variation subite du sex-ratio sera enregistrée.

(1) Ou décembre si la saison des pluies est particulièrement longue comme ce fut le cas en 1974.

3.2. Causes liées au développement

Des différences dans la durée du développement des deux sexes peut entraîner une émergence retardée d'un sexe par rapport à l'autre. Ce phénomène se rencontre par exemple chez certains hyménoptères solitaires et il s'explique par la position des oeufs au sein de la ponte, ainsi qu'éventuellement par le laps de temps qui s'écoule entre le premier et le dernier oeuf pondus ⁽¹⁾. Certes, la fécondité des *Scarabaeidae* est faible comparée à celle des Hyménoptères et ce phénomène, s'il existe bien, se montre nécessairement plus discret à l'échelle d'une seule ponte, mais considéré à l'échelle de la population toute entière il peut prendre plus d'ampleur.

4. Conclusions

Si telles peuvent être les causes possibles des variations du sex-ratio, il n'en demeure pas moins qu'une difficulté subsiste pour que, devant un cas précis, la variation puisse être attribuée avec certitude à l'une seulement de ces causes. L'incertitude ne pourra être levée que si la phase de reproduction, le mode de développement (sa durée notamment) et le type de comportement ont pu être observés en même temps qu'était enregistrée cette variation du sex-ratio.

Quant à la valeur brute du sex-ratio des sept espèces que nous avons considérées, elle apparaît très variable d'une espèce à l'autre, comme pour les espèces reprises aux tableaux I et II. Calculée sur l'ensemble de l'étude elle est inférieure à 1 (plus de femelles que de mâles) pour *Onthophagus xanthochlorus* (valeur 0,80), *O. crantor* (0,80), *Pachylomera femoralis* (0,66) et *Catharsius luluensis* (0,56); elle est nettement supérieure à 1 (plus de mâles que de femelles) pour *Catharsius dux* (1,44) et est voisine de 1 pour *Anachalcos cupreus* et *Onthophagus impressicollis* var. *circuitus*. On ne peut donc pas affirmer, comme l'admettent implicitement certains auteurs (CAMBEFORT, comm. pers.), que chez les *Scarabaeidae* la tendance générale soit à une prédominance du nombre de femelles sur celui des mâles.

(1) HALFFTER (1977) rapporte le cas de *Canthon cyanellus cyanellus* LE CONTE chez lequel six pilules de ponte peuvent être confectionnées, chacune à un jour d'intervalle.

BIBLIOGRAPHIE

- BALTHASAR, V., 1963. Monographie der Scarabaeidae und Aphodidae der palaearktischen und orientalischen Region. *Coleoptera : Lamellicornia. Tschechoslowakischen Akademie des Wissenschaften, Prague. I. Scarabaeinae. Coprinae (Pinotini, Coprini)*, 391 p. 137 fig., 24 pl.
- FERREIRA, M.C., 1959. *Scarabaeini, Gymmopleurini, Canthonini and Coprini (Coleoptera Lamellicornia). Explor. Parc Natn. Upemba Miss. G.F. de Witte* 58, 3-33, 29 fig.
- FERREIRA, M.C., 1962. *Coprinae (Coleoptera Lamellicornia) Fam. Scarabaeidae. Explor. Parc Natn. Garamba Miss. H. de Saeger*, 30, 123 p., 54 fig., 3 pl., 3 cartes.
- FERREIRA, M.C., 1964. Contribuição para o estudo do subgênero *Metacatharsius* PAULIAN. Descrição de espécies novas. *Novos Taxa ent.*, 34, 32 p., 47 fig.
- HALFFTER, G., 1977. Evolution of nidification in the *Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae)*. *Quaest. Ent.*, 13, 3, 231-253, 14 fig.
- HALFFTER, G. & EDMONDS, W.D., The Nesting behavior of Dung Beetles (*Scarabaeinae*). An ecological and evolutive approach. *Publnes Inst. Ecol. Mexico*, 10, 176 p., 143 fig., 3 tabl.
- HALFFTER, G. & MATTHEWS, E.G., 1966. The Natural History of Dung beetles of the Subfamily *Scarabaeinae (Coleoptera Scarabaeidae)*. *Folia ent. mex.*, 12-14, 1-312, 56 fig.
- JANSSENS, A., 1938. *Scarabaeini. Coleoptera Lamellicornia Fam. Scarabaeidae. Explor. Parc Natn. Albert Miss. G.F. de Witte*, 21, 76 p., 25 fig., 3 pl.
- JANSSENS, A., 1939. *Oniticellini. Coleoptera Lamellicornia Fam. Scarabaeidae. Explor. Parc Natn. Albert Miss. G.F. de Witte*, 29, 104 p., 88 fig., 4 pl.
- JANSSENS, A., 1951. *Onitini (Coleoptera Lamellicornia) Fam. Scarabaeidae. Explor. Parc Natn. Upemba Miss. G.F. de Witte*, 3, 41 p., 57 fig.
- KRIKKEN, J., 1974. A new species of *Platyonitis* JANSSENS from Kenya, with notes on the genus (*Coleoptera : Scarabaeidae*). *Zool. Meded. Leiden*, 51,9, 141-170, 62 fig., 4 pl.
- SIYAZOV, M.M., 1913. K biologii zhukov navoznikov (*Coleoptera, Scarabaeidae*). *Russk. ent. Obozr.*, 13,1, 113-131, 14 fig.
- VULCANO, M.A., MARTINEZ, A. & PEREIRA, F.S., 1960. *Eurysternini, nueva tribu de Scarabaeinae (Col. Scarabaeidae)*. *Actos Trab. 1r Congr. Sudam. Biol.*, 3, 367-271.
- WALTER, Ph., 1978. Recherches écologiques et biologiques sur les Scarabéides coprophages d'une savane du Zaïre. *Thèse Doctorat d'Etat, Montpellier*, 336 p. + ann., 256 fig., 38 tabl., 1 carte.

