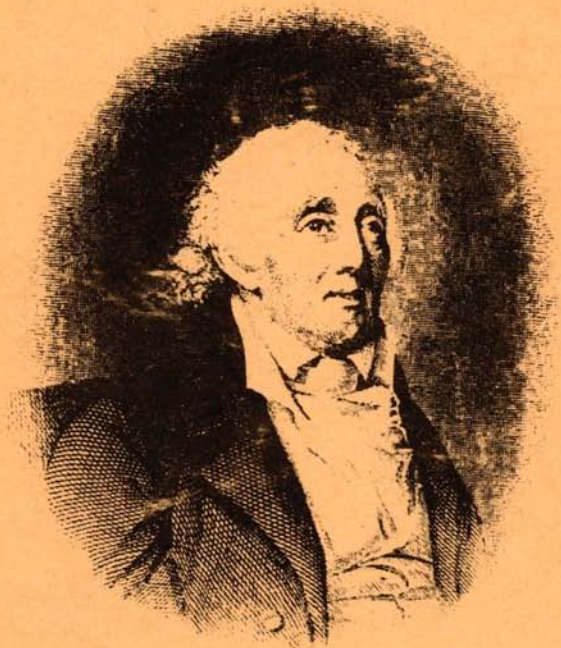


# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux  
Section française

VOL.6 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,  
LE BRASSUS 19-23 Sept. 1989



(Photo Muséum d'Histoire Naturelle de Paris)

**RECHERCHES SUR LES PASSALIDES AFRICAINS**  
**IV - NOUVELLES OBSERVATIONS SUR LA NUTRITION DU PREMIER**  
**STADE LARVAIRE DE *Pentalobus barbatus* F.**  
**(Coléoptères, Passalidae).**

**Daniel LARROCHE**

Centre de Biologie des Ecosystèmes d'Altitude, C.U.R.S., Université de Pau,  
 Avenue de l'Université, 64000 PAU-FRANCE

**Résumé.** Le comportement social des Passalides, admis par de nombreux auteurs, repose pour une part importante sur le mode d'alimentation des larves dépendant des adultes. Des trois stades larvaires de l'espèce africaine *Pentalobus barbatus* seul le premier ne pouvait pas être maintenu en vie dans les élevages au laboratoire. Cet échec, le mode d'émergence de la larve néonate, la structure simple du tube digestif semblaient confirmer la dépendance larvaire. Une étude expérimentale sur le nourrissage de larves néonates avec un aliment variable selon les lots et hors de la présence des adultes a permis d'obtenir des larves de stade supérieur. Le développement larvaire de *Pentalobus barbatus* n'est pas subordonné à une action directe des adultes parentaux mais à celle de leur environnement trophique obligatoirement pulvéulent pour le premier stade larvaire et support de micro-organismes de la biocénose du cortège des décomposeurs du bois.

**Mots clés :** Passalidae, *Pentalobus barbatus*, larve, nutrition, comportement social, Afrique.

**Summary :** Research on African Passalid beetles. IV - New comments on the nutrition of the first instar larvae of *Pentalobus barbatus* (Coleoptera, Passalidae).

The literature on the Passalid's social behaviour with various points is voluminous. Many of authors believe that the larvae require food which has been triturated and perhaps mixed with secretions produced by the parents. In african species *Pentalobus barbatus*, newly-hatched larvae couldn't survive in laboratory. This lack of success, the larvae opening the eggs without eating parts of the shell and the elementary structure of the larval gut seem to substantiate the author's belief. But an experimental study on newly-hatched larvae keeping in boxes without adult and feeding with types of food well known, gets favorable results. This appears to indicate that diet necessary for the development of first instar larvae of *Pentalobus barbatus* doesn't need a obligatory preparation by adults. However it is stickly connected with the crumbling of the wood into sawdust (by Passalid's adults or another xylophagous insect living under bark) and the presence of micro-organisms who decay the wood.

**Key words :** Passalidae, *Pentalobus barbatus*, larvae, nutrition, social behaviour, Africa.

### INTRODUCTION

Depuis les observations de OHAUS (1899, 1909) sur des Passalides du Brésil, cette famille de coléoptères, inféodée aux forêts tropicales humides, est considérée comme un exemple de société primitive. Si dans des articles consacrés à la biologie de ces insectes ou des travaux de synthèse sur le fait social, ARROW (1904), SCHULZE (1912), WHEELER (1925, 1928), HANDLIRSCH (1929), BURGEON (1936), PEARSE et al. (1936),

GRAY (1946), ALEXANDER et al. (1963), MULLEN et HUNTER (1973), HALFFTER (1982), REYES-CASTILLO et HALFFTER (1983 et 1984), VALENZUELA-GONZALEZ et CASTILLO (1983), SCHUSTER (1985), VALENZUELA-GONZALEZ (1986), ont soit repris soit confirmé cette interprétation, toutefois d'autres auteurs (GRAVELY 1915, HEYMONS 1929, PAULIAN 1943 et 1964, WILSON 1971, BAKER 1971a) la mettent en doute.

Parmi les partisans de la structure subsociale nombreux sont ceux qui ne retiennent comme critère de vie sociale que la dépendance des stades de développement vis-à-vis des adultes parentaux et tout particulièrement les larves pour leur alimentation. Après les travaux de PEARSE et al. (1936) et de VALENZUELA-GONZALEZ (1983), la question de savoir si l'aide des adultes se limite à une fragmentation mécanique du substrat nutritionnel ou bien se traduit par une relation plus étroite avec les larves, comme par exemple la prédigestion de leur aliment, demeure posée. Toute étude biologique d'un Passalide ne peut que conduire à se situer par rapport à la controverse citée ; c'est ce que nous nous proposons de faire avec celle que nous avons réalisée sur *Pentalobus barbatus*, espèce africaine de la sous famille des Passalinae, observée au Cameroun.

### I. REMARQUES LIMINAIRES

Les larves de *Pentalobus barbatus* sont rencontrées se déplaçant par petits groupes dans le réseau de galeries subcortical façonné par les adultes sans dégradation de l'aubier des arbres gisants hôtes. Issues d'œufs rassemblés dans les débris ligneux pulvérulents constituant les parois latérales des galeries, elles passent par trois stades larvaires avant de se nymphoser (BAKER, 1971b).

Nous avons constaté que si le maintien en vie et la poursuite du développement des deux derniers stades larvaires n'étaient pas affectés par leur élevage au laboratoire sans les adultes dans des boîtes contenant de la sciure délimitant les galeries de l'espace subcortical des troncs d'arbres, il n'en était pas de même pour les larves néonates. Cet échec permettait de supposer que l'hypothèse de la dépendance nutritionnelle des larves, bien que limitée dans notre cas au premier stade, était vraisemblable. Le fait que nous ayons trouvé ces larves toujours groupées pouvait faire penser à un rassemblement de type "cuvée" mais cette dénomination n'a pas été confortée par l'observation, aucun adulte n'ayant été trouvé dans les galeries au contact des stades juvéniles ou à proximité immédiate de ceux-ci.

Nous avons toujours trouvé la ponte de *Pentalobus barbatus* incluse dans l'amas des débris résultant du creusement et de l'aménagement de l'espace subcortical. Or les œufs, bien que situés à proximité d'une galerie, étaient bloqués par des particules de bois et ne pouvaient être manipulés par les adultes pour un nettoyage éventuel comme cela est observé chez les Forficules.

Si l'on s'intéresse aux possibilités de relations liées à la nutrition elle-même, on peut écarter la possibilité d'un ensemencement du tube digestif larvaire par l'intermédiaire du chorion contaminé par la femelle lors de la ponte comme cela est signalé chez *Stegobium paniceum* (BUCHNER 1930). La rupture du chorion se présente sous forme d'une fissure longitudinale résultant de la pression exercée par les soies larvaires regroupées en bandes transversales et l'émergence des larves néonates se réalise sans trituration ni ingestion de débris membranaires. Par contre l'argument anatomique, mettant en évidence la différence très marquée entre les appareils digestifs des larves et des adultes (BAKER 1968), rend plausible l'hypothèse de la nécessité pour les larves d'un aliment préparé par les adultes. Ceci est renforcé par le fait que la brièveté de l'intestin postérieur des larves de Passalide tranche avec la chambre de fermentation rectale des larves d'autres insectes saproxylophages comme les Coléoptères Scarabéides ou les Diptères Tipulides (DAJOZ 1980 ; HALFFTER et MATTHEWS 1966 et 1971).

Malgré la réussite des élevages des deux derniers stades larvaires aux causes mal définies (nous ne pouvons pas faire abstraction de l'intervention possible des adultes sur la sciure du biotope utilisée comme aliment larvaire et qu'ils ont très bien pu ingérer de manière itérative pour leur propre nutrition comme MASON et ODUN 1969 en ont démontré la nécessité vitale pour les imagos), nous n'aborderons expérimentalement que la

recherche de la raison de l'échec connu avec l'élevage des larves du premier stade larvaire.

## II. METHODE D'ETUDE

Notre objectif était de supprimer toute intervention directe des adultes parentaux sur les stades de développement et de rechercher quelle pouvait être leur intervention indirecte par le biais d'une éventuelle préparation de la nourriture larvaire.

Un certain nombre de pontes, trouvées en avril-mai soit sur le même tronc soit sur des troncs et des lieux différents mais peu éloignés de la région de Yaoundé (Nsimalen et Zamakoé), sont ramenées au laboratoire où les œufs sont isolés des débris de leur environnement naturel et déposés sur de l'agar constituant le fond des boîtes en plastique utilisées comme éclosiers.

Sitôt après l'éclosion les larves néonates sont réparties en lots, en général de 5 individus, dans des boîtes en plastique (60x90x50 mm) où règne une hygrométrie proche de la saturation. Nous mettons à la disposition de chaque groupe larvaire un aliment différent mais ayant cependant un rapport avec leur environnement abiotique ou biotique naturel. Tous les cas de figure sont cités en légende de la figure 1. Les boîtes, rangées à l'obscurité et à température ambiante, sont contrôlées chaque jour. L'évolution larvaire, suivie ainsi quotidiennement, nous a conduit à considérer comme résultat positif la mue du passage au deuxième stade larvaire et comme résultat négatif la mort de la larve.

## III. RESULTATS

Les résultats obtenus correspondent donc à des durées d'élevage qui se sont soldées par l'obtention du stade larvaire deux ou la mort de la larve. Avec les sept types d'aliments différents, proposés pour certains à deux voire trois lots de larves, nous avons expérimenté 64 larves néonates. Nous avons réparti les données recueillies en deux groupes qui correspondent, l'un à la présence d'au moins un résultat positif dans l'élevage et l'autre à l'échec total au sein du lot considéré. La figure 1 représente graphiquement le résultat détaillé de notre étude avec en abscisse le nombre de jours d'élevage, en ordonnée positive l'effectif des réussites et en ordonnée inverse l'effectif des échecs (donnée présente dans les deux groupes).

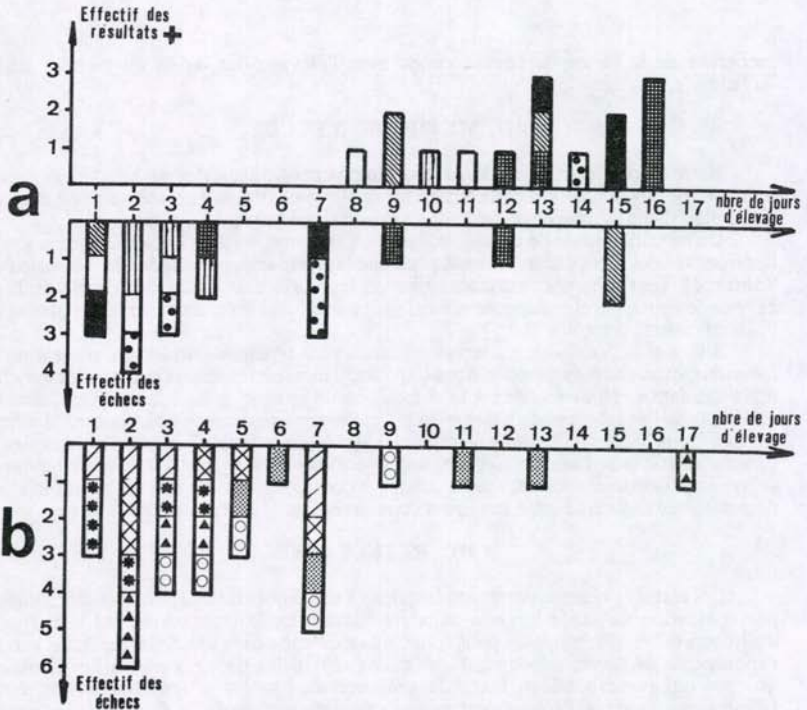
## IV. DISCUSSION

Nous remarquons que l'origine de la ponte dont sont issues les larves ne joue pas de rôle puisque les larves provenant des pontes 1 et 2, seules larves utilisées dans les lots expérimentaux en situation d'échec, ont des consœurs présentes dans les élevages à résultats positifs.

Si nous examinons les résultats concernant les échecs de manière globale dans les deux groupes d'élevages sans tenir compte de la différence alimentaire, nous constatons qu'ils peuvent être scindés en 3 parties :

- Entre 1 et 4 jours nous notons une forte mortalité (60 % des larves mortes au cours de l'expérience). PEARSE et al. (1936) ont déjà démontré pour les larves néonates d'une espèce nord-américaine de *Passalides* que cette période de temps correspondait à la répartition de la mortalité suite à une non alimentation. Dans notre cas deux explications peuvent être proposées à la justification de cette mortalité : la non appétence de la nourriture offerte ou un problème de malformation ou inadaptation anatomique. Ce dernier point semble non négligeable car si nous regardons l'effectif des échecs pour cette période dans les élevages à résultats positifs, c'est-à-dire des élevages ayant une source alimentaire favorable, le taux de mortalité atteint 35 % de la population larvaire expérimentée.

- Entre 5 et 7 jours nous pouvons délimiter une deuxième période d'échec correspondant à 25 % des larves mortes. La cause de cette mortalité pourrait être expliquée par une alimentation ne couvrant pas le minimum métabolique vital mais la

Figure 1 : Résultats de l'élevage des larves néonates de *Pentalobus barbatus*.

## a) Nourriture ayant permis la réussite de l'élevage

Débris localisés autour d'une ponte de <i>P. Barbatus</i>	Larves de Ponte 1	■ Expérience 1a
Débris localisés autour d'une ponte de <i>P. Barbatus</i>	Larves de Ponte 2 + 3	▨ .. 1b
Débris localisés autour d'une ponte de <i>P. Barbatus</i>	Larves de Ponte 2 + 4	▩ .. 1c
Débris localisés autour d'une ponte de <i>P. palinii</i>	Larves de Ponte 2	□ .. 2
Fèces de larve de longicorne (origine ancienne : brunes)	Larves de Ponte 2 + 3 + 4	■ .. 7a
Fèces de larve de longicorne (origine ancienne : brunes)	Larves de Ponte 1 + 2	◼ .. 7b

## b) Nourriture ayant entraîné l'échec de l'élevage

Morceau d'écorce constituant le toit de l'habitat naturel	Larves de Ponte 2	▣ Expérience 3a
Morceau d'écorce constituant le toit de l'habitat naturel	Larves de Ponte 2 + 1	⊠ .. 3b
Fèces récentes d'adultes <i>P. barbatus</i>	Larves de Ponte 2	⊛ .. 4a
Fèces récentes d'adultes <i>P. barbatus</i>	Larves de Ponte 2	▴ .. 4b
Fèces de larves stades 2 et 3 de <i>P. barbatus</i>	Larves de Ponte 2	▤ .. 5
Fèces de larve de longicorne (origine récente : blanches)	Larves de Ponte 1 + 2	◻ .. 6

raison la plus vraisemblable doit être recherchée dans une survie momentanée due à un apport énergétique par cannibalisme. En effet 16 des 29 larves mortes entre 0 et 4 jours ont été dévorées.

- Après le septième jour qui semble être un cap décisif dans la conduite de l'élevage des larves néonates nous avons les 15 % restants de la mortalité totale. Cet échec, relativement faible, pourrait indiquer une alimentation incomplète avec des éléments nutritifs absents ou en quantité insuffisante. Cela pourrait être le cas de l'élevage 5 avec utilisation d'excreta de larves comme nourriture. Ces excreta larvaires sont le résultat du transit digestif d'une sciure alimentaire favorable à l'alimentation des stades larvaires ultérieurs et donc on peut supposer sans risque d'erreur qu'à cette nourriture convenable manque la partie antérieurement assimilée. Comme dans l'échelle des temps d'élevage nous sommes situés dans la période de mue pour le passage au deuxième stade larvaire, l'incertitude demeure de savoir si la mort est causée par une insuffisance en apports de substances assimilables ou à des difficultés de muer qui existent normalement en conditions naturelles.

Le fait d'avoir obtenu des résultats positifs dans la conduite des élevages larvaires, sans la présence des adultes parentaux et sans soins de l'expérimentateur à chaque larve, exclue l'existence d'un rôle direct de leur part sur les stades juvéniles. Cependant la réussite de l'élevage de certaines larves néonates des lots expérimentés, nourris avec de la sciure dans laquelle la ponte était incrustée (expérience 1a, 1b, 1c), peut confirmer un rôle indirect par l'intermédiaire de la préparation d'un aliment particulier compacté ensuite autour de la ponte. La localisation des œufs implique qu'après la rupture du chorion les larves néonates doivent manipuler ces débris pulvérulents pour accéder à l'espace libre offert par la galerie. Cette opération peut favoriser ou provoquer l'ingestion de petites particules.

Mais des résultats favorables observés dans d'autres lots larvaires alimentés différemment permettent de contester l'existence de ce rôle indirect des adultes. L'expérience 2, où le substrat alimentaire est constitué de débris trouvés autour d'une ponte de *Pentalobus palinii*, prouve la non spécificité des adultes dont les larves néonates seraient alimentaires dépendantes. D'autre part, dans les expériences 7a et 7b, l'utilisation bénéfique d'un substrat alimentaire constitué par la sciure compactée, de couleur brune, prélevée dans un cheminon cortical ancien d'une larve de longicorne localisé dans un tronc inoccupé par les Passalides, apporte la preuve que chez notre espèce les adultes parentaux n'assurent pas de soins indirects comme par exemple la production de sécrétions mélangées au bois nutritionnel des larves ou une prédigestion de ce bois. Les enseignements apportés par les expériences 4a et 4b vont dans le même sens. Ces expériences ont permis de tester une alimentation larvaire correspondant à des fèces récentes provenant d'adultes de *Pentalobus barbatus* maintenus au laboratoire en élevages séparés selon le sexe et avec un support nutritif prélevé dans leur micro-habitat d'origine. Sur les 8 larves soumises à ce régime alimentaire, 7 sont mortes en moins de quatre jours et une seule a survécu 17 jours, sans pour autant muer, ce que normalement elle aurait dû faire compte tenu de la durée maximale du stade 1 qui dans nos élevages n'a pas dépassé 16 jours. PEARSE et ses collaborateurs (1936) ont montré que pour leur espèce une alimentation extraite de l'intestin moyen des adultes, bien que appétente et mangée par les larves, avait un effet rapidement néfaste. Dans le cas de notre expérience la matière alimentaire a effectué un transit digestif complet et son utilisation a eu lieu 2 ou 3 jours après la défécation. Exception faite d'une larve, nous notons une survie brève quelle que soit l'origine des fèces au point de vue sexe des adultes producteurs. L'hypothèse d'un enrichissement nutritif de ces fèces après une fermentation dans les cæca, suscitée par la structure de l'intestin postérieur des adultes, n'est donc pas confirmée ici. Toutefois certains auteurs (ODUM 1971, LESEL et al. 1988) ont signalé le rôle dans la digestion des matériaux cellulotiques d'un "rumen externe" créé par les adultes qui associent leurs excréments à des fragments de bois, l'ensemble servant de milieu de développement à des micro-organismes. Donc, par l'utilisation presque immédiate des fèces, nous avons obvié ou réduit l'activité de ces micro-organismes et peut-être qu'une conservation dans des conditions de température et d'hygrométrie semblables à celles du biotope pendant 2 ou 3

semaines avant de les donner en nourriture aurait diminué la mortalité précoce et conduit certaines larves au deuxième stade larvaire. Les résultats de l'expérience 6 utilisant une sciure de longicorne de même provenance que celle de l'expérience 7, mais de couleur différente (cette dernière blanche indique une origine récente), apportent des précisions complémentaires sur la provenance probable des micro-organismes. Dans cet élevage la mortalité est répartie du troisième au neuvième jour et semble assez comparable à celle qui a été observée pour la nutrition avec les fèces de larves mais avec un léger décalage vers une moindre durée de survie. Les mêmes commentaires sur le rôle insuffisamment nutritif de cet aliment peut être repris. La différence de réussite selon la couleur de la "sciure excrète" de larve de longicorne doit être recherchée dans la différence du temps d'exposition aux paramètres biotiques du biotope. Nous savons que l'action d'organismes, pionniers de la décomposition du bois (surtout des champignons) conduisant à la formation de composés humiques ou préhumiques (MANGENOT, 1975), entraîne une modification de la coloration et dans le cas des larves de Cerambycidae leur association avec des Basidiomycètes a déjà été signalée (SOPEL et OLSON 1963). On peut supposer que le complexe enzymatique de ces champignons transforme une partie du substrat qui deviendrait soit assimilable par les larves soit le support de champignons saprophytes glucophiles comme les Mucorales. C'est ainsi que nous avons isolé après ensemencement d'un milieu O.G.A. avec des excréments d'adultes de *Didimus* sp., autre genre de la faune africaine provenant de Côte d'Ivoire, un représentant très commun de ce groupe : *Rhizopus stolonifer*. Une culture en boîte de Pétri de ce champignon a été donnée comme aliment à une larve âgée d'*Erionomus platypleura* (autre représentant des Passalides africains). Cette nourriture s'est montrée très appétente, a été consommée avec avidité mais n'a pas permis la survie de la larve.

L'aliment sous forme de lambeaux compacts d'écorce subérophellodermique constituant le toit du microhabitat naturel d'un groupe de Passalides s'est avéré inapte à favoriser le développement du premier stade larvaire alors que c'est une nourriture bien tolérée par les adultes. La survie du quart des larves jusqu'au septième jour semble due au cannibalisme très marqué dans les élevages expérimentaux 3a et 3b. L'échec de ce type d'alimentation correspond à la difficulté que rencontrent les larves de Passalides, surtout celle du premier stade, vu la faiblesse de leur force mandibulaire à extraire des particules alimentaires d'un morceau de bois compact (REYES-CASTILLO et JARMAN 1981, JARMAN et REYES-CASTILLO 1985).

## CONCLUSION

Les résultats de notre expérimentation nous permettent de dire que pour l'espèce *Pentalobus barbatus* :

- l'intervention directe des adultes sous la forme de soins aux œufs ou aux larves n'est pas nécessaire et n'a vraisemblablement pas lieu,

- la prise de nourriture des larves néonates est dépendante d'une forme particulière de l'aliment. *In situ* cette structure de la nourriture résulte d'une action mécanique des adultes, mais les débris de creusement disposés autour de la ponte et futur aliment larvaire, ne sont pas le résultat d'un comportement parental. Nous avons toujours remarqué la propreté constante de la partie superficielle de l'aubier constituant le plancher des galeries et nous pensons que les imagos assurent un déblayage permanent de cette zone repoussant sur les parois fèces, fragments de bois, œufs, avec la partie antérieure de la capsule céphalique et les tibias de la première paire de pattes (zones morphologiques toujours usées chez les insectes âgés),

- les débris résultant d'une activité des adultes parentaux ne sont pas indispensables à la réussite de l'élevage du premier stade larvaire mais l'action ou la présence de micro-organismes liés à la dégradation naturelle du bois semblent l'être.

Pour terminer nous dirons que si les relations parentales sont assimilées à un comportement social, *Pentalobus barbatus*, d'après ce que nous venons de mettre en évidence, ne serait pas une espèce subsociale. Cependant nous éviterons de conclure dans

ce sens car, comme GRASSET (1952) et LE MASNE (1985) l'ont précisé, la famille et la société sont deux groupes distincts non obligatoirement liés l'un à l'autre.

#### Remerciements

Nous tenons à remercier Mme ROQUEBERT, sous-directeur du laboratoire de cryptogamie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris qui a eu l'aimable obligeance de déterminer la souche fongique expérimentée.

#### RÉFÉRENCES

- ALEXANDER R.D., MOORE T.E., WOODRUFF R.E., 1963.- The evolutionary differentiation of stridulatory signals in beetles (Insecta : Coleoptera). *Animal behaviour*, 11, 1, 111-115.
- BAKER W.V., 1968.- The gross structure and histology of the adult and larval gut of *Pentalobus barbatus* (Coleoptera : Passalidae). *Canadian Entomol.*, 100, 10, 1080-1090.
- BAKER W.V., 1971a.- Stridulation and behaviour in three species of *Pentalobus* (Coleoptera, Passalidae). *Entomologist's Mon. Mag.*, 107, 53-55.
- BAKER W.V., 1971b.- The larvae and pupae of three species of *Pentalobus*. *American Midland Naturalist*, 85, 1, 253-260.
- BUCHNER P., 1930.- Tier und Pflanze in Symbiose. Verlag Gebrüder Bornträger, Berlin. 900 p.
- BURGEON L., 1936.- Les mœurs des Passalides. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 29, 26-29.
- DAJOZ R., 1980.- Ecologie des insectes forestiers. Ed. Gauthier-Villars, Paris, 489 p.
- GRASSE P.P., 1952.- Le fait social : ses critères biologiques, ses limites. [in] *Coll. CNRS, XXXIV Structure et Physiologie des sociétés animales*. 7-17.
- GRAVELY F.H., 1915.- Notes on the habits of Indian insects, myriapods and arachnids. *Rec. Indian Mus.*, 11, 494-497.
- GRAY I.E., 1946.- Observations on the life history of the horned *Passalus*. *Amer. Midl. Nat.*, 35, 3, 728-746.
- HALFFTER G. et MATTHEWS E.G., 1966.- The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Ent. Mex.*, 12-14, 1-31.
- HALFFTER G. et MATTHEWS E.G., 1971.- The natural history of dung beetles. A supplement on associated Biot. *Rev. lat. amer. Microbiol.*, 13, 147-164.
- HALFFTER G., 1982.- Evolved relations between reproductive and subsocial behaviors in Coleoptera : 164-170 [in] BREED M.D., MICHENER C.D. et EVANS H.E. éd., *The Biology of Social Insects*. Westview Press, Boulder, Colorado.
- HANDLIRSCH A., 1929.- Biologie (Ökologie, Ethologie) der Insekten. [in] SCHRÖDER in *Handbuch der Entomologie*, III, Jena, 696-697.
- HEYMONS R., 1929.- Über die Biologie der Passaluskäfer. *Zeitschr. Morph. Oekol. Tiere.*, 16, 74-100.
- JARMAN M. et REYES-CASTILLO P., 1985.- Mandibular force of adult and larval Passalidae in Family groups. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 12, 13-22.
- LE MASNE G., 1985.- Sociétés animales. *Encyclopaedia universalis*, XVI, 1058-1071.
- LESEL M., LESEL R., CHARARAS C. et LARROCHE D., 1987.- Quelques caractéristiques du métabolisme de la flore bactérienne digestive de divers Passalidae xylophages. *Bull. Sci. Techn., Inst. Nat. Rech. Agr.*, 22, 7, 102-106.
- MANGENOT F., 1975.- Propos liminaires sur l'humification. *Rapport 1er Colloque Intern. Biodégradation et Humification*, Nancy, 1-14.
- MASON W.H. et ODUM E.P., 1969.- The effect of coprophagy on retention and bioelimination of radionuclides by detritus-feeding animals. Radioecology. *Proc. Second National Symposium on Radioecology*. 721-724.
- MULLEN V.T. et HUNTER P.E., 1973.- Social behavior in confined populations of the horned *passalus* beetle (Coleoptera : Passalidae). *J. Georgia Ent. Soc.*, 8, 2: 115-123.
- ODUM E.P., 1971.- Fundamentals of Ecology. 3rd Edition, W.B. Saunders and Co., XIV, 574 p.
- OHAUS F., 1899.- Bericht über eine entomologische Reise nach Centralbrasilien. *Entomol. Ztschr. Stettin*. 60, 204-245, 61, 149-161, 193-274.
- OHAUS F., 1909.- Bericht über eine entomologische Studienreise in Südamerika. *Entomol. Ztschr. Stettin*, 70, 1-139.
- PAULIAN R., 1943.- Les Coléoptères : Formes, mœurs, rôle. Payot Ed., Paris.
- PAULIAN R., 1965.- Ordre des Coléoptères. Partie systématique, [in] GRASSE P.P., *Traité de Zoologie*, vol. 9, Masson et Cie Ed., Paris, 1010-1011.
- PEARSE A.S., PATTERSON M.T., RANKIN J.S. et WHARTON G.H., 1936.- The ecology of *Passalus cornutus* Fabricius, a beetle which lives in rotting logs. *Ecol. Monogr.*, 6, 4, 455-490.



- REYES-CASTILLO P. et JARMAN M., 1981.- Estudio comparativo de la fuerza ejercida por las mandíbulas de larva y adulto de Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia). *Fol. Ent. Mex.*, **48**, 97-99.
- REYES-CASTILLO P. et HALFFTER G., 1983.- La structure sociale chez les Passalidae (Col.). *Bull. Soc. ent. France*, **88**, 7-8, 619-635.
- REYES-CASTILLO P. et HALFFTER G., 1984.- La estructura social de Los Passlidae (Coleoptera : Lamellicornia). *Fol. Ent. Mex.*, **61**, 49-72.
- SCHUSTER J.C. et SCHUSTER L.B., 1985.- Social behavior in Passalid beetles (Coleoptera : Passalidae) : Cooperative brood Care. *Florida Entomologist*, **68**, 2, 266-272.
- SOPER R.S. et OLSON R.E., 1963.- Survey of biota associated with *Monochamus* in Maine. *Canadian Entomologist*, **95**, 83-95.
- VALENZUELA-GONZALEZ J. et CASTILLO M.L., 1983.- Contribution à l'étude du comportement chez les Pasalidae (Col.). *Bull. Soc. ent. France*, **88**, 7-8, 607-618.
- VALENZUELA-GONZALEZ J., 1986.- Life cycle of the subsocial beetle *Heliscus tropicus* (Coleoptera: Passalidae) in a tropical locality in southern Mexico. *Fol. Ent. Mex.*, **68**, 41-51.
- WILSON E.O., 1971.- The insect societies. Harvard University Press Ed., 548 p.
- WHEELER W.M., 1925.- A study of some social beetles in British Guiana and of their relations to the ant-plant *Tachigalia*. *Zoologica*, **3**, 3, 35-126.
- WHEELER W.M., 1928.- The social insects, their origin and evolution. New-York, XVIII, 378 p.