ASSOCIATION DES AMIS DE LA MASSANE

RÉSERVE NATURELLE DE LA MASSANE

TRAVAUX

57

ÉTUDE SUR LA SUCCESSION DES COLÉOPTÈRES COPROPHAGES DANS LA RÉSERVE NATURELLE DE LA MASSANE

par

I. MEIERHOFER

2001

Laboratoire Arago, BP 44 – 66650 BANYULS-SUR-MER Cedex

SOMMAIRE

INTRODUCTION..... 1

MÉTHODE 2

RÉSULTAT 6
1. Les espèces trouvées dans les bouses 6
2. Les espèces trouvées dans le sol..... 11
3. Distribution des Coléoptères dans les différents biotopes 13

CONCLUSION ET DISCUSSION 15

REMERCIEMENTS 17

BIBLIOGRAPHIE 18

INTRODUCTION

La succession écologique peut être considérée comme un gradient dans le temps. Au cours de la succession, la composition et la structure des biocœnoses vont se modifier selon une dynamique précise. Cette dynamique se caractérise par l'apparition et la disparition d'espèces, donc par des changements continus dans la structure des peuplements.

Le complexe écologique formé par l'excrément lui-même et le sol sous-jacent présente un microbiotope où règnent des conditions de température, d'humidité et d'oxygénation très particulières. Parallèlement à la maturation de la bouse et à son évolution physico-chimique, on assiste à une évolution qualitative et quantitative de la faune qui lui est associée. Certaines espèces arrivent dès le dépôt de la bouse, et d'autres n'entrent que beaucoup plus tard dans la composition de sa biocœnose (Lumaret, 1975).

Un excrément déposé à la surface du sol, est sujet à ne prompte dessiccation qui le rend vite inapte à la consommation par les coprophages. Les imagos utilisent partiellement cette ressource pour leur propre usage, mais surtout pour la nourriture de leurs larves. Compte tenu de la diversité des situations climatiques dans lesquelles les excréments peuvent être émis, on peut donc s'attendre à ce que les Scarabéides aient développé des adaptations à la fois biologiques et comportementales très diverses pour faire face à ces contraintes, la matière fécale devant rester consommable durant un laps de temps suffisamment long pour permettre le développement larvaire (Lumaret, 1989).

En outre, une bouse attire aussi bien de nombreux coléoptères que d'innombrables mouches. Ainsi s'institue une sévère concurrence trophique pour cette fugace source de nourriture. La préférence de certaines espèces pour les bouses très fraîches (espèces pionnières) ou très sèches contribuent donc à l'installation d'un cycle autoentretenu et à une compétition intraspécifique limitée. Selon Doube et al. (1988) la préférence pour les bouses fraîches ou sèches peut aussi limiter la concurrence interspécifique.

La présente étude est dévolue à la succession des bousiers rencontrés dans la réserve naturelle de la Massane dans les bouses de vache et le sol sous-jacent. Le territoire est connu comme un endroit de grande richesse faunistique, probablement due à une grande diversité des variables écologiques (altitude, hétérogénéité du milieu) et historiques.

De juillet 1994 à juin 1995 nous avons effectué une étude phénologique dans environ un tiers de la surface totale de la réserve naturelle de la Massane, qui couvre 330 ha. Dans cette petite zone 40 espèces de Coléoptères Scarabéides ont pu être répertoriées, ce qui semble unique pour la diversité faunistique en Europe (Meierhofer, 1995).

Une description détaillée du site et de sa météorologie est donnée dans Meierhofer & Athias-Binche (1997). L'évolution des peuplements coprophages en fonction du vieillissement des bouses était suivie dans les stations en milieu ouvert et en milieu fermé.

MÉTHODES

Le site d'étude appartient au massif de l'Albère et représente une moyenne montagne (altitude de 600 à 1158 m) entaillée de vallées étroites. La réserve couvre 336 ha et se situe dans les climats méditerranéens perhumides frais dans la classification d'Emberger (Athias-Binche, 1982). Ce climat relativement froid et humide explique la présence du Hêtre (Fagus sylvatica) et deux espèces de chênes caducifoliés (*Quercus petraea, Quercus humilis*) dans le creux de vallée. La partie exposée au sud comporte des éléments méditerranéens, comme le Chêne vert (*Quercus ilex*). Les sommets sont couverts de pelouses qui résultent du pâturage. Environ 150 vaches sont en pâturage libre dans la réserve.

Les relevés ont été effectués pendant trois semaines du 26.8.1996 au 16.9.1996.

La fabrication et l'installation des pièges ont été effectuées le 25.8.1996. Dans les sites de séjour préférés du bétail nous avons attendu jusqu'à avoir une quinzaine de bouses récemment déféquées sur place. Un bovin dépose en moyenne 12 bouses par jour, soit 20 kg de fécès frais (Lumaret, 1989). Cette masse stercorale sans aucun insecte coprophile à l'intérieur a été recueillie et minutieusement mélangée dans un seau pour homogénéiser les excréments. De cette masse pâteuse une série de bouses d'un litre (36 en tout) a été formée à l'aide de boîtes de lait.

En tout, 9 jours de prélèvements ont été fixés pour l'étude sur la succession : 5 jours continus, du 26.8 au 30.8 inclus, ensuite le 3.9, 7.9, 11.9 et 16.9, ce qui correspond à des âges de bouses de 9, 13, 17 et 22 jours. Donc 36 pièges étaient installés le 25 août, groupés en 2 séries de 9 pièges en forêt et 2 séries de 9 pièges en milieu ouvert.

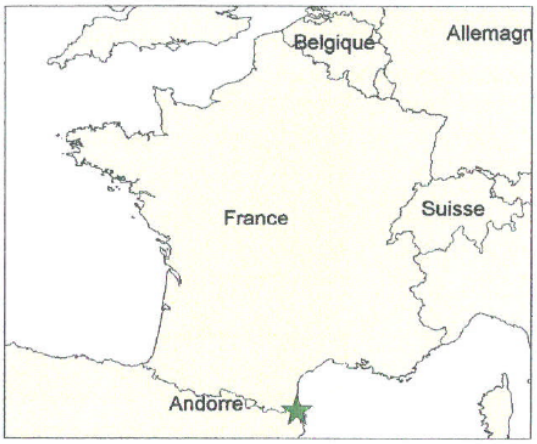
Pour l'installation de ces bouses artificielles, deux stations ont été choisies en milieu ouvert (pelouse xérophile) et deux stations en milieu fermé (futaie de Hêtre).

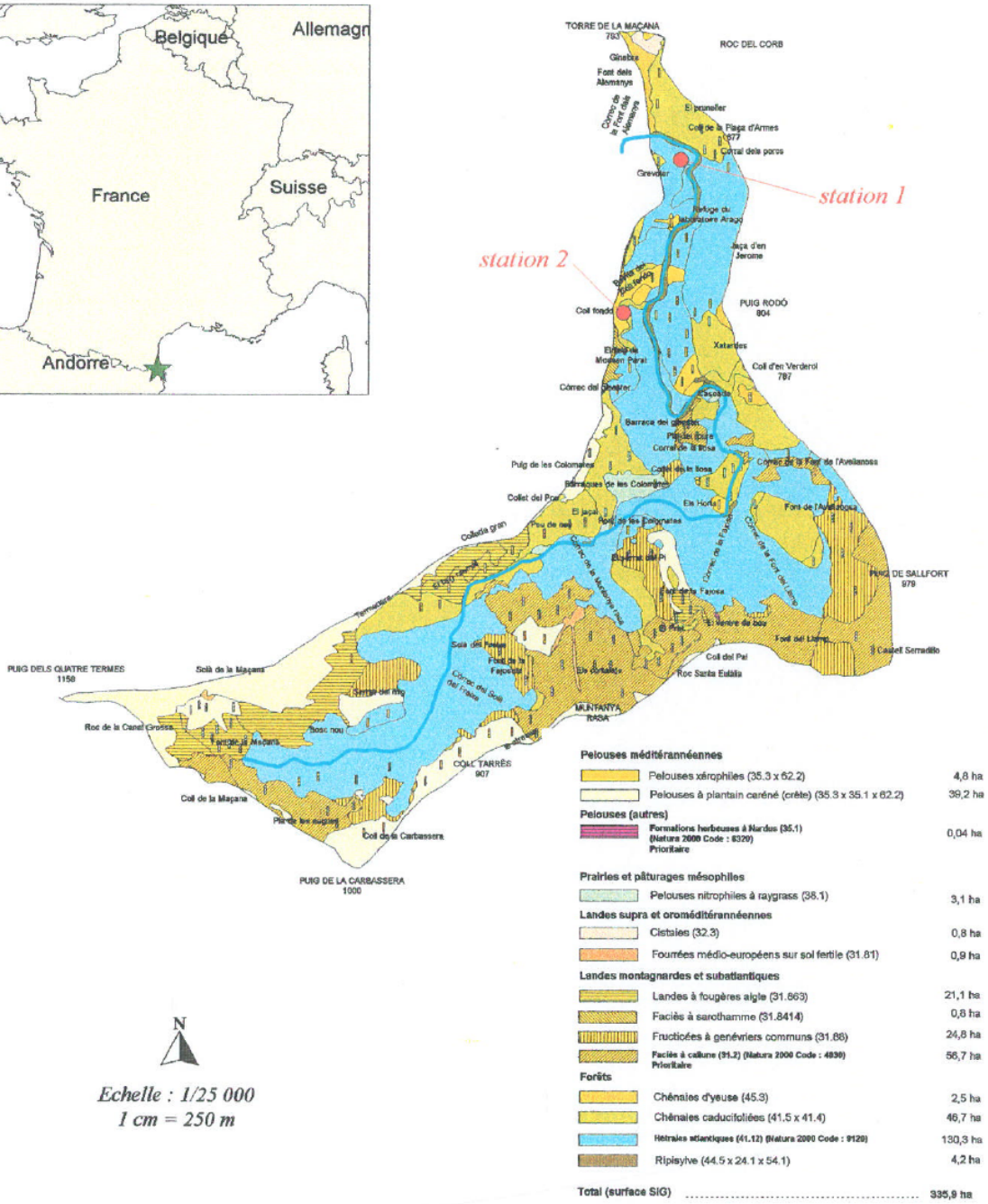
Les stations d'étude sont indiquées sur la figure 1 (le chiffre 1 correspond au milieu fermé, le chiffre 2 au milieu ouvert). Étant connus comme de bons voiliers, les bousiers étaient donc capables de se déplacer facilement dans tout le site d'étude. La distance entre les deux sites de prélèvements dans la forêt et en pelouse xérophile était d'environ 50 m. Les bouses (18 en forêt, 18 en milieu ouvert) étaient disposées tous les 2 m.

Chaque piège consistait en un petit trou dans le sol d'une profondeur d'environ 20 cm, avec un diamètre un peu plus large que la bouse. Cette dépression était doublée avec un filet à mailles fines pour capturer aussi les espèces paracoprides[1] dans la sol. Le trou était rempli avec de la terre et la bouse artificielle placée au centre du piège.

[1] Type de nidification des espèces tunnelières ou fouineuses, en grande majorité de la famille de Geotrupidae et Scarabaeidae, qui creusent sous l'excrément un nid parfois profond ou confectionnent une boule de la masse stercorale qui est ensuite roulée à distance avant d'être enfouie dans une chambre souterraine.
Par contre, la plupart des Aphodiidae n'apportent pas des soins particuliers à leur progéniture, les oeufs sont simplement déposés dans des petites cavités au sein de la masse stercorale. Ce type de nidification est dénommé endocopride.

figure 1 : Localisation et stations d'étude





Réserve Naturelle
Forêt de la Massane

Source : Carte de la végétation, J.-N. Puig et C. Novoa, 19
Réalisation en collaboration avec la Confédération des Réserves Naturelles Catalanes, 19.

Chaque jour de prélèvement, quatre bouses (deux dans la forêt, deux en pelouse) ont été enlevées, et les coléoptères dans les bouses et dans le sol sous-jacent ont été récoltés. Les Coléoptères ont été triés manuellement ou extraits par flottage dans l'eau dans un seau (Moore, 1954). La bouse est submergée dans l'eau, les Coléoptères montent vite à la surface et sont facilement recueillis. Les Coléoptères enfouis dans la terre au-dessous de la masse stercorale ont été pris en tamisant la terre entre la bouse et le filet à mailles.

Piège en place. Cliché I. Meierhofer

Les prélèvements effectués se limitent aux adultes des trois familles principales de Bousiers (Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae) ; les immatures n'ont pas été pris en compte.

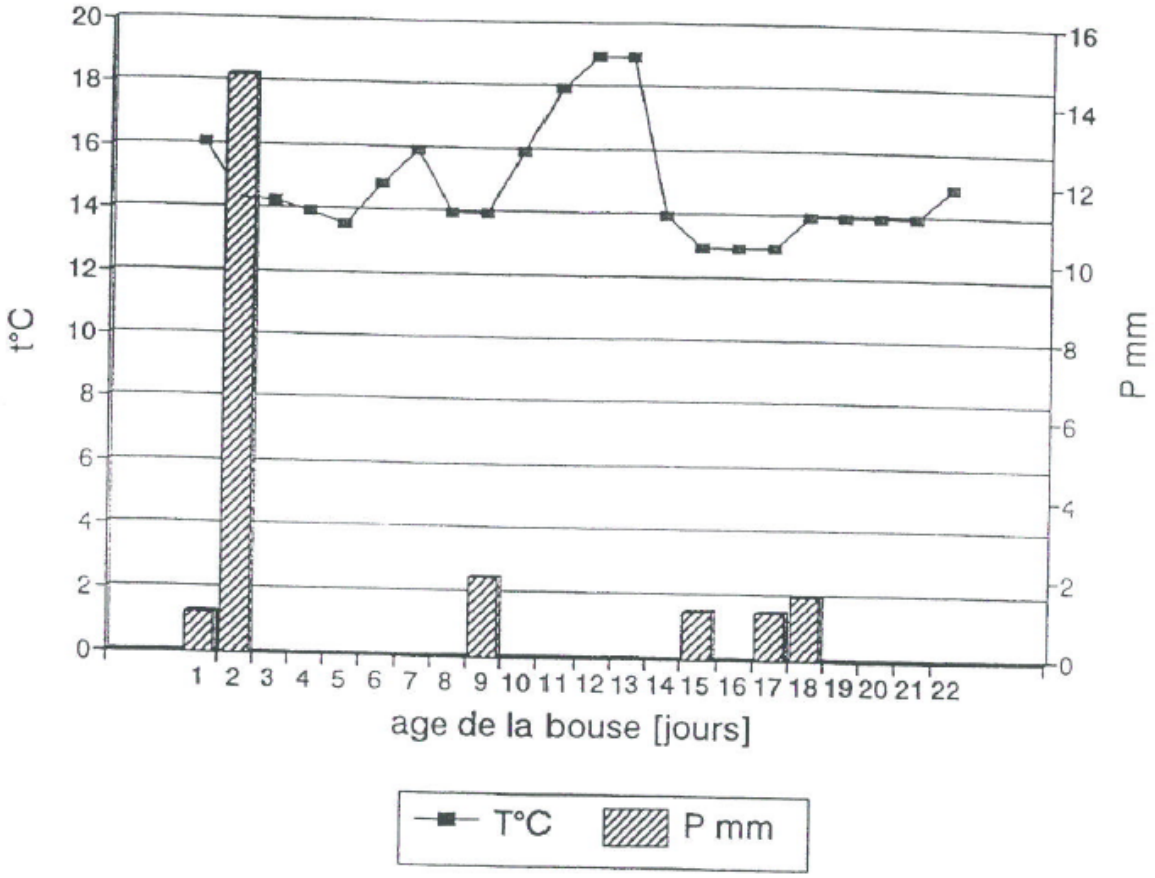
La plupart des espèces pouvaient être identifiées sur place (classification selon Baraud, 1992) et étaient libérées tout de suite après la détermination. Pour les cas difficiles, quelques spécimens ont été apportés au laboratoire pour examen.

Tri manuel : *Aphodius fimetarius*. Cliché I. Meierhofer

Les résultats doivent être interprétés avec prudence, parce que les Scarabéides sont très affectés par les facteurs climatiques, et cet effet peut être différent selon les espèces (Rainio, 1966).

Bien que la bouse constitue un micro-écosystème tampon atténuant les caractéristiques climatiques qui sévissent dans le milieu environnant, une comparaison des résultats avec les observations climatiques pour la période d'étude montre des changements d'apparition des Coléoptères initiés par la météo inhabituelle. Pendant les jours de précipitations beaucoup d'espèces délaissent les bouses ou s'installent dans le sol en dessous en attendant des conditions plus appropriées pour le vol.

Dans notre étude c'était le cas pour le deuxième jour après le dépôt des bouses, initié par un brusque déclin de la température combiné avec de la pluie (figure 2).



<u>Figure 2</u> : Diagramme ombrothermique de la réserve naturelle de la Massane pour la période d'étude.

RÉSULTATS

1. Les espèces trouvées dans les bouses pendant la succession

Pour toute la période de prélèvements nous avons récolté 536 individus appartenant à 20 espèces. Les effectifs de ces espèces sont différenciés selon le biotope et présentés dans le tableau 1.

Tableau 1 : Distribution des espèces dans les différents habitats (forêt, prairie). N : nombre d'individus

Espèces	N Forêt	N Prairies	Espèces	N Forêt	N Prairies
Aphodius borealis	3	1	*Caccobius schreberi*	0	1
A. elevatus	7	90	*Copris lunaris*	1	0
A. erraticus	0	23	*Euonitis fulvus*	0	4
A. fimetarius	8	6	*Onthophagus opacicollis*	0	3
A. fossor	6	0	*O. ovatus*	0	2
A. haemorrhoidalis	0	22	*O. taurus*	2	0
A. lugens	129	73	*O.vacca*	2	2
A. rufipes	26	8	*Geotrupes mutator*	2	1
A. scrutator	0	6	*G. niger*	4	2
A. sticticus	86	12	*G. spiniger*	3	1

Les Aphodiidae dominent très nettement la communauté des individus récoltés. Ils représentent 94% des individus et 50 % des espèces. Sept espèces appartiennent à la famille des Scarabaeidae et trois espèces à la famille des Geotrupidae.

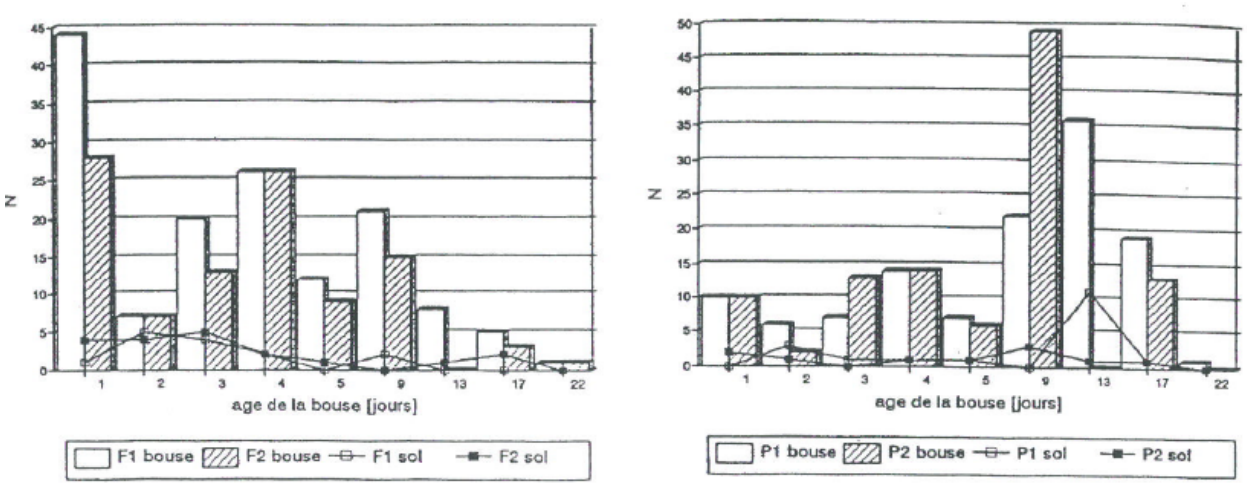
Les effectifs de coléoptères récoltés au cours de la succession sont donnés dans le tableau 2. L'immigration dans les bouses a commencé dès la première journée et la plupart des individus (59,7%) ont été trouvés pendant les cinq premiers jours de la succession.

Tableau 2 : Succession dans les différents habitats. Abondance des coléoptères (N)

Age de la bouse (jour)	N Forêt	N Prairie	Total
1	77	22	99
2	23	12	35
3	42	21	63
4	56	30	86
5	22	15	37
9	38	74	112
13	9	48	57
17	10	34	44
22	2	1	3

Les effectifs très bas au deuxième jour sont probablement dus à des précipitations importantes et au brusque déclin de la température (fig. 2). Le grand nombre d'individus à la neuvième journée était surtout provoqué par une colonisation très élevée dans une seule bouse de l'habitat ouvert. Ce jour-là 49 individus ont été comptés dans le deuxième site de la pelouse xérophile (fig. 3). La pluie modérée, donc la réhydratation des bouses, peut jouer un rôle sur ce phénomène, dans le sens que les excréments regagnent leur attractivité initiale.

En dépit de cette valeur élevée les effectifs déclinent rapidement pendant les jours suivants et après 17 jours de succession, seuls quelques Coléoptères étaient encore présents.



<u>Fig. 3</u> : Succession dans les deux sites en forêt (F) et dans les deux sites de pelouse xérophile (P). Abondance des Coléoptères dans les bouses et le sol sous-jacent.

Comme pour les individus, la plupart des espèces sont arrivées aux bouses pendant les cinq premiers jours de l'étude. Cette tendance est surtout marquée pour les espèces du genre *Onthophagus*. 82 % de ces Coléoptères ont colonisé les bouses dans les cinq premiers jours et disparaissent après le neuvième jour. Par contre pour les *Aphodius* il y a certaines espèces qui peuvent utiliser les bouses plus tard dans la succession et certaines d'entre elles sont même spécialisées dans une colonisation tardive. C'est la cas pour *A. fimetarius* et *A. elevatus*, qui préfèrent les bouses âgées de plus de neuf jours. Pour les espèces pionnières qui colonisent les bouses fraîches, on peut nommer *A. rufipes, A. scrutator* et *A. borealis*.

En dehors de ces spécialistes il existe aussi des espèces qui montrent très peu de préférence pour l'âge de la source et se trouvent dans les bouses de 1 à 13 jours. Dans notre étude c'était le cas pour *A. lugens* et *A. sticticus*.

Les différents types de colonisation, c'est à dire la composition des peuplements, pendant toute la période de la succession est montrée dans la fig. 4.

Quelques espèces ont une préférence prononcée pour les bouses fraîches, qui deviennent indisponibles pour elles, s'il n'y a pas une colonisation immédiate. D'autres espèces préfèrent des excréments plus âgés, déjà abandonnés par d'autres espèces. Parmi les espèces d'Aphodius, *A. elevatus* a montré la plus nette préférence pour les bouses plus vieilles. Ce Coléoptère était trouvé exclusivement, et en nombre élevé, dans les bouses déjà très sèches.

Peu d'autres espèces ont la même stratégie pour l'utilisation de l'habitat, ce qui réduit fortement la composition pour cette espèce (Meierhofer, 1995).

Mais la sélection pour les bouses fraîches ou sèches est souvent moins prononcée, et la plupart des espèces coïncident en partie pendant leur utilisation de la bouse.

Parmi les espèces paracoprides nous avons constaté une différence entre les espèces de Scarabaeides et les espèces de Geotrupides. Les Geotrupidae étaient présents pendant presque toute la période de la succession (jours 1 à 17), alors que les Scarabaeidae ont disparu des bouses après le neuvième jour.

Figure 4 : Composition des peuplements pendant la succession

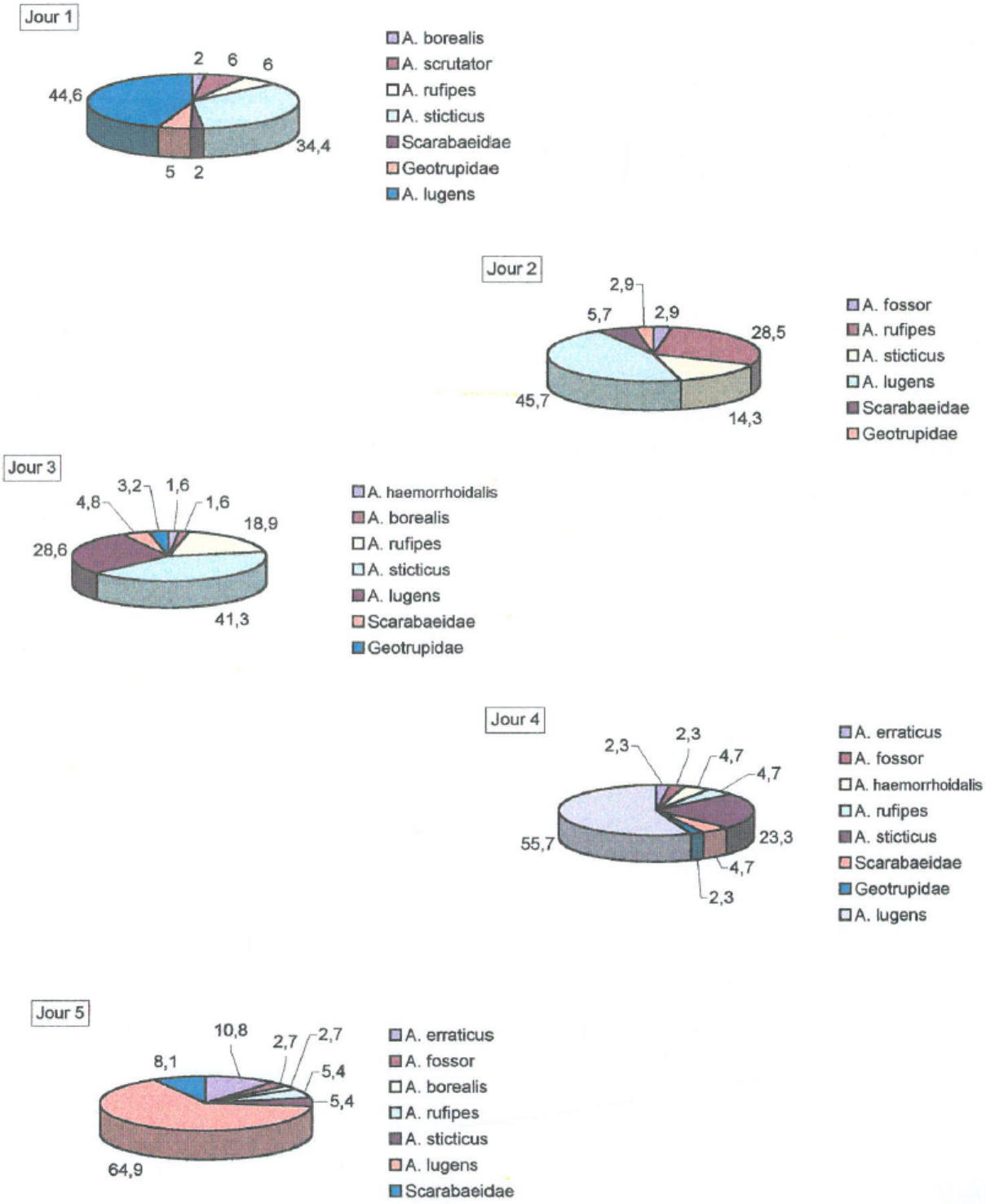
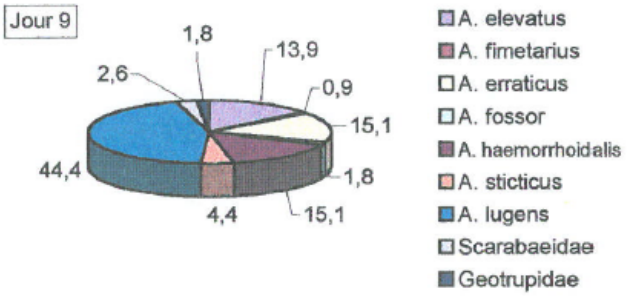
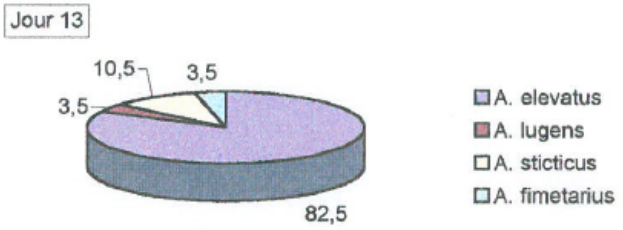
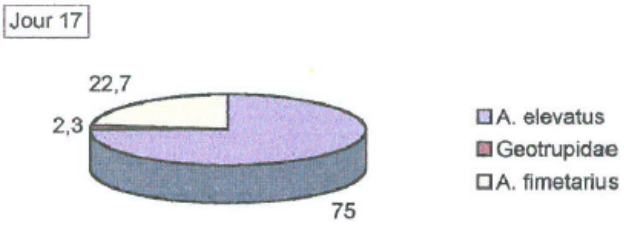
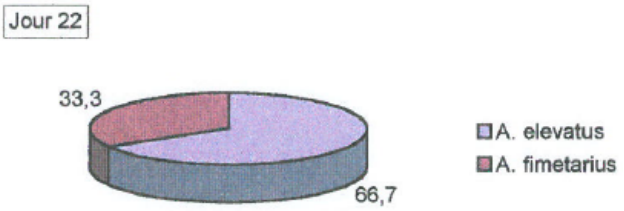


Figure 4 (suite) : Composition des peuplements pendant la succession









2. Les Coléoptères trouvés dans le sol pendant la succession.

En comparaison des valeurs moyennes de l'abondance dans les bouses, le nombre des Coléoptères dans le sol sous-jacent était pendant toute la période de la succession assez bas. En fait, de tous les individus récoltés dans notre étude seulement 12,5 % ont été trouvés dans le sol. Ce fait se manifeste aussi en calculant les mayennes de la densité des populations, qui était de 13 individus par bouse (dans les sites ouverts et fermés) et de 1,9 individus dans le sol, respectivement.

Dans le tableau 3 (p.11) les abondances moyennes et leurs erreurs standards de chaque espèce sont calculées pour les deux prélèvements dans les bouses (ligne en haut) et dans le sol (ligne en bas).

Le tableau 4 montre les effectifs pour chaque espèce trouvée dans les bouses et le sol sous-jacent. 5 espèces ont été trouvées exclusivement dans le sol. Il s'agit des espèces tunnelières ou fouineuses (Scarabaeidae et Geotrupidae). Parmi les espèces paracoprides la seule exception est *G. Mutator*, qui est plus abondant dans la bouse que dans le sol. Mais l'effectif est trop faible pour en déduire des résultats significatifs.

Tableau 4 : Effectif des Coléoptères dans la bouse et dans le sol.

Espèces	Bouse	Sol	Espèces	Bouse	Sol
A. eraticus	23	0	*A. lugens*	200	2
A. haemorrhoidalis	22	0	*A. sticticus*	97	1
A. scrutator	6	0	*A. elevatus*	83	14
A. borealis	4	0	*A. fimetarius*	11	3
Caccobius	1	0	*G. mutator*	2	1
G. niger	0	6	*A. rufipes*	21	13
G. spiniger	0	4	*O. ovatus*	1	1
Copris	0	1	*O. vacca*	2	2
O. opacicollis	0	3	*Euonitis*	1	3
O. taurus	0	2	*A. fossor*	1	5

Parmi les 5 espèces trouvées exclusivement dans la bouse on constate 4 espèces d'*Aphodius* et le seul exemplaire trouvé de *Caccobius*. Pour les 6 autres espèces d'*Aphodius* seulement *Aphodius fossor*, connue comme espèce avec un comportement plutôt paracopride, était plus abondant dans le sol. On pourrait aussi inclure dans cette catégorie *A. lugens* et *A. sticticus*. 99 % des individus de ces espèces étaient pris dans la bouse, les exemplaires dans le sol pouvant être considérés comme négligeables.

<u>Tableau 3</u> : Abondance moyenne et erreur standard (en parenthèse) des 2 prélèvements reliques dans la bouse (ligne en haut) et dans le sol (ligne en bas) au cours de la succession.

Jour	1	2	3	4	5	9	13	17	22
A. borealis	1 (1) -	- -	0,5 (0,5) -	- -	0,5 (0,5) -	- -	- -	- -	- -
A. elevatus	- -	- -	- -	- -	- -	7,5 (4,5) -	18 (18) 5,5 (5,5)	15 (13) 1,5 (0,5)	0 (0) -
A. erraticus	- -	- -	- -	1 (1) -	2 (2) -	8,5 (8,5) -	- -	- -	- -
A. fimetarius	- -	- -	- -	- -	- -	- 0,5 (0,5)	- 1 (0)	5 (1) -	0,5 (0,5) -
A. fossor	- -	- 0,5 (0,5)	- -	- 1 (1)	0,5 (0,5) -	- 1 (1)	- -	- -	- -
A. haem.	- -	- -	0,5 (0,5) -	0 (2) -	- -	8,5 (8,5) -	- -	- -	- -
A. lugens	22 (8) -	7 (2) 1 (1)	9 (1) -	24 (6) -	12 (6) -	25 (3) -	1 (1) -	- -	- -
A. rufipes	3(3) -	1,5 (0,5) 3,5 (0,5)	3 (3) 3 (3)	2 (0) -	1 (1) -	- -	- -	- -	- -
A. scrutator	3 (3) -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
A. sticticus	17 (17) -	2,5 (0,5) -	12,5 (3,5) 0,5 (0,5)	10 (10) -	1 (1) -	2,5 (1,5) -	3 (3) -	- -	- -
Caccobius	- -	- -	0,5 (0,5) -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
Copris	- -	- -	- 0,5 (0,5)	- -	- -	- -	- -	- -	- -
Euonitis	- -	- -	- -	- -	- 1 (1)	0,5 (0,5) 0,5 (0,5)	- -	- -	- -
O.opacicollis	- 1 (1)	- -	- -	- -	- -	- 0,5 (0,5)	- -	- -	- -
O.ovatus	- -	- 0,5 (0,5)	0,5 (0,5) -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
O. taurus	- -	- 0,5 (0,5)	- -	- -	- 0,5 (0,5)	- -	- -	- -	- -
O. vacca	- -	- -	- -	1 (1) 1 (1)	- -	- -	- -	- -	- -
G. mutator	- -	- -	- 0,5 (0,5)	- -	- -	1 (0) -	- -	- -	- -
G. niger	- 1,5 (1,5)	- -	- -	- 1 (1)	- -	- -	- -	- 0,5 (0,5)	- -
G. spiniger	- 1 (1)	- 0,5 (0,5)	- 0,5 (0,5)	- -	- -	- -	- -	- -	- -

3. Distribution des Coléoptères dans les différents biotopes.

Les abondances de Coléoptères récoltés en milieu ouvert et dans la futaie au cours de la succession sont données dans le tableau 2. Les totaux des Coléoptères trouvés dans ces deux habitats étaient presque identiques : 279 individus dans la forêt et 257 individus dans le biotope ouvert.

Au niveau des espèces, 13 espèces ont été trouvées dans la forêt et 17 espèces dans la prairie. Trois espèces d'*Aphodius, A. scrutator, A. haemorrhoidalis et A. erraticus*, se rencontrent exclusivement dans l'habitat ouvert, alors que *A. fossor* n'est trouvé que dans la forêt.

L'espèce la plus abondante dans la forêt parmi les Aphodiidae était *A. lugens*, suivi par *A. sticticus* et *A. rufipes*. Sur les pelouses xérophiles *A. elevatus* était l'espèce la plus fréquente, suivie par *A. lugens* et *A. erraticus* (voir tableau 1).

Pour les Scarabaeidae l'effectif total est trop faible pour en conclure une spécificité significative pour un des deux biotopes, mais ils semblent avoir une préférence pour le milieu ouvert : 12 individus de cinq espèces contre 5 individus de trois espèces dans la forêt.
Les trois espèces de Geotrupes étaient présentes dans la forêt et dans la prairie, mais leur abondance était plus marquée dans le milieu fermé.

Dans le tableau 5 les abondances moyennes et leurs erreurs standard sont calculées pour les 2 prélèvements de chaque espèce dans les différents habitats. Si la valeur d'erreur standard est 0, cela veut dire que les individus étaient régulièrement distribués dans les 2 prélèvements.

Nous pouvons également constater des modes différents de la succession selon les biotopes. La colonisation a eu lieu plus tôt dans la forêt que dans le biotope ouvert. Pendant les 5 premiers jours, 78 % de tous les individus étaient trouvés dans les bouses et même 85 % dans le sol sous les bouses. Pour le milieu ouvert, seulement 39 % des individus sont arrivés les 5 premiers jours dans les bouses, et 39 % dans le sol.
Cette tendance d'une succession plus rapide dans le milieu fermé se démontre aussi par les moyennes de densités calculées. La moyenne pour les 5 premiers jours est de 19 individus par bouse dans la forêt, tandis que pendant les jours suivants de la succession (jour 9, 13, 17 et 22) la moyenne n'était que de 7 individus par bouse et sol.

Les résultats pour les milieux ouverts donnent presque l'inverse : en moyenne 9 individus au début de la succession (jour 1-5) contre 18 individus pour les jours suivants.

<u>Tableau 5</u> : Abondance moyenne et erreur standard (en parenthèse) des 2 prélèvements reliques dans la forêt (ligne en haut) et en prairie (ligne en bas) au cours de la succession.

Jour	1	2	3	4	5	9	13	17	22
A. borealis	1 (0) -	- -	0,5 (0,5) -	- -	- 0,5 (0,5)	- -	- -	- -	- -
A. elevatus	- -	- -	- -	- -	- -	1,5 (0,5) 6 (4)	- 23,5 (23,5)	1,5 (0,5) 15 (3)	0,5 (0,5) 0,5 (0,5)
A. erraticus	- -	- -	- -	- 1 (0)	- 2 (0)	- 8,5 (4,5)	- -	- -	- -
A. fimetarius	- -	- -	- -	- -	- -	- 0,5 (0,5)	0,5 (0,5) 0,5 (0,5)	3 (1) 2 (0)	0,5 (0,5) -
A. fossor	- -	0,5 (0,5) -	- -	1 (0) -	0,5 (0,5) -	1 (1) -	- -	- -	- -
A. haem.	- -	- -	- 0,5 (0,5)	- 2 (0)	- -	- 8,5 (1,5)	- -	- -	- -
A. lugens	15 (5) 7 (1)	5,5 (0,5) 2,5 (1,5)	5 (1) 4 (1)	15 (0) 9 (1)	9 (1) 3 (1)	14 (4) 11 (2)	1 (1) -	- -	- -
A. rufipes	3 (2) -	3 (2) 2 (1)	6 (1) -	1 (0) 1 (1)	- 1 (0)	- -	- -	- -	- -
A. scrutator	- 3 (1)	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
A. sticticus	17 (15) -	1,5 (0,5) 1 (0)	8,5 (1,5) 4,5 (0,5)	10 (1) -	1 (0) -	2 (0) 0,5 (0,5)	3 (3) -	- -	- -
Caccobius	- -	- -	- 0,5 (0,5)	- -	- -	- -	- -	- -	- -
Copris	- -	- -	0,5 (0,5) -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
Euonitis	- -	- -	- -	- -	- 1 (0)	- 1 (1)	- -	- -	- -
O.opacicollis	- 1 (1)	- -	- -	- -	- -	- 0,5 (0,5)	- -	- -	- -
O.ovatus	- -	- 0,5 (0,5)	- 0,5 (0,5)	- -	- -	- -	- -	- -	- -
O. taurus	- -	0,5 (0,5) -	- -	- -	0,5 (0,5) -	- -	- -	- -	- -
O. vacca	- -	- -	- -	1 (1) 1 (0)	- -	- -	- -	- -	- -
G. mutator	- -	- -	0,5 (0,5) -	- -	- -	- 0,5 (0,5)	- -	- -	- -
G. niger	1,5 (1,5) -	- -	- -	- 1 (0)	- -	- -	- -	0,5 (0,5) -	- -
G. spiniger	1 (0) -	0,5 (0,5) -	- 0,5 (0,5)	- -	- -	- -	- -	- -	- -

CONCLUSION ET DISCUSSION

Pour mieux comprendre comment la succession progresse dans les habitats fugaces comme les bouses, trois variables temporelles jouent un rôle important : la phénologie selon l'espèce, les changements successionnels dans le micromilieu, et les changements à court terme des conditions abiotiques, qui jouent un rôle dans la mobilité des individus.

Une comparaison des espèces trouvées pendant notre étude sur la succession avec celles de la phénologie, qui était effectuée de juillet 1994 à juin 1995, montre que des 40 espèces rencontrées au cours de toute l'année, 20 ont été retrouvées pendant cette expérimentation : des 18 espèces d'*Aphodius*10, des 15 espèces de Scarabaeidae 7, et des 7 espèces des Geotrupidae 3. Pour trois espèces d'*Aphodius* on ne pouvait s'attendre à les trouver dans cette étude, car elles ont une saisonnalité hivernale. C'est le cas pour *Aphodius bonnairei*, qui est d'ailleurs une espèce très rare à la Massane, *Aphodius consputus* et *Aphodius constans*.
Toutes les autres espèces auraient pu théoriquement être sur place en août/septembre, mais vu les conditions climatiques pendant la succession et le bref délai des prélèvements il n'est pas surprenant que seulement la moitié des espèces ait pu être récensée.

En ce qui concerne le micromilieu, Mohr (1943) confirme aussi qu'un facteur très important pour le déroulement de la succession est l'environnement de la source. La préférence pour un certain macrohabitat est essentielle. Normalement la succession se passe plus vite dans les milieux ouverts, où le dégré d'évaporation est plus élevé que dans la forêt.
D'un autre côté, la préférence de coléoptères coprophages pour un certain macrohabitat est d'abord une sélection des conditions appropriées dans un micromilieu (Hanski, 1980 b). Dans notre étude cet effet se manifeste par exemple pour *A. elevatus*, qui a une préférence pour les bouses desséchées et était nettement plus abondant en milieu ouvert.
Pour les deux macrohabitats il existe des différences en ce qui concerne la température, l'humidité, la qualité du sol et la quantité de lumière. En outre, la sélection du milieu se distingue largement pour les différentes espèces, en ce qui concerne leurs optimums de température, humidité, sécheresse, etc... (Landin, 1961). Ainsi la forêt modifie l'influence du vent et de la pluie.
Compte tenu de la diversité de situation entre les deux habitats, il semble évident que la structure de peuplements pendant la succession est bien différente en forêt et en milieu ouvert, comme dans notre étude.

Parmi les espèces trouvées dans notre étude, on peut citer *A. sticticus* et *A. rufipes* comme des espèces typiques des forêts et des montagnes, tandis que *A. elevatus, A. erraticus* et *A. haemorrhoidalis* sont des espèces des milieux ouverts. L'étude phénologique a montré que seules deux espèces des 14 espèces d'*Aphodius* prises en compte n'ont pas de préférence pour les différents biotopes. Toutes les autres espèces ont été trouvées significativement plus souvent en forêt ou dans la prairie (test du X^2 à 99 et 95 %, Meierhofer & Athias-Binche, 1997).

Parmi les changements à court terme des conditions abiotiques il y a de nombreux facteurs qui influent sur le comportement des bousiers. La température, l'humidité atmosphérique et l'intensité lumineuse jouent un rôle essentiel. Le froid et les intempéries interrompent d'ordinaire leur activité : ils restent enfouis dans le sol ou dans la bouse durant toute cette période défavorable, parce que la bouse conserve une température interne élevée et constitue un micro(écosystème tampon atténuant les caractéristiques climatiques qui sévissent dans le milieu environnant.

Dans notre étude le résultat le plus remarquable est la différence constatée au niveau du type de succession entre les stations en milieu ouvert et en milieu fermé. Dans la forêt la plupart des Coléoptères sont arrivés pendant les cinq premiers jours de la maturation de la bouse, tandis que sur les pelouses xérophiles la succession a eu lieu plus tard.

Selon Koskela et Hanski (1977) la succession est en général moins rapide dans la forêt que dans les habitats ouverts. Notre résultat assez inhabituel s'explique probablement par les conditions climatiques très rudes au début de notre étude, qui ont fait que les Coléoptères ont préféré les stations fermées en forêt, mieux protégées contre les précipitations et le vent fort. En général les extrêmes météorologiques sont beaucoup plus prononcées dans les habitats exposés que dans les habitats ombragés, où les variations sont moindres.

De toute façon il serait souhaitable de répéter une étude sur la succession sur les mêmes lieux pour comparer le rôle des facteurs physiques sur les résultats.

Mis à part ce résultat inhabituel, le mode de succession dans notre étude est conforme avec les tendances générales décrites par Mohr (1943) ; les pionniers des bouses fraîches restent brièvement, tandis que les envahisseurs qui arrivent plus tard dans la ressource restent plus longtemps. Ainsi *A. scrutator* n'était présent que la première journée de l'étude, et *A. rufipes* et *A. borealis* que les 5 premiers jours. Deux autres espèces, *A. fimetarius* et *A. elevatus* n'arrivent pas avant le neuvième jour de la succession et étaient encore sur place jusqu'au 22ème jour. Alors que parmi les espèces d'*Aphodius* il y a des individus qui continuent d'arriver à la bouse pendant toute la période de la succession, les individus d'*Onthophagus* montrent une nette préférence pour les bouses plus fraîches. Cette différence entre les deux familles s'explique par le comportement différent dans la nidification.

Les *Onthophagus*, comme les espèces de Geotrupidae, creusent un nid sous l'excrément, qui limite la dessiccation des réserves destinées aux larves. Ce type de nidification est qualifié de paracopride (Bornemissza, 1969). Le travail de fouissement nécessite un sol suffisamment humide, ce qui explique pourquoi ces Coléoptères doivent arriver tôt à la bouse. La plupart des espèces d'*Aphodius* par contre n'apportent pas de soins particuliers à leur progéniture. Les oeufs sont simplement déposés dans de petites cavités à peine ébauchées au sein de la masse d'excrément ou à l'interface sol-excrément (nidification sub-endocopride/endocopride). Dès son éclosion, la larve creuse elle-même un terrier rudimentaire et l'approvisionne à partir de la surface. Dans ce cas il n'est plus nécessaire que la matière fécale soit très humide (Lumaret, 1983), entre autre, parce que le développement des *Aphodius* est en général très rapide. Néanmoins, il faut voir que chez d'autres *Aphodius* la nidification tend à rejoindre celle des paracoprides (Zunino & Barbero, 1990). Dans notre étude c'est le cas pour *A. fossor, A. erraticus* et *A. scrutator.* La femelle creuse directement sous l'excrément des galeries qu'elle approvisionne à l'intention de ses larves. Ainsi la protection de la ponte contre la dessiccation est mieux assurée (Lumaret, 1989).

Pour résumer, il ressort que ce sont principalement les facteurs climatiques qui gouvernent la dynamique des populations de Coléoptères coprophages inféodés aux bouses de vaches. La mise en oeuvre de stratégies variées permet aux Scarabéides de faire face avec succès à la plupart des situations. Ces espèces ont un rôle capital dans la fertilisation des sols et plus particulièrement dans le recyclage de la matière organique des écosystèmes pâturés. Ainsi les Insectes Scarabaeidae constituent de très précieux auxiliaires pour l'homme.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier M. J. TRAVÉ, gestionnaire de la réserve naturelle de la Massane et M. J. GARRIGUE son conservateur, qui m'ont donné les autorisations de prélèvements et se sont chargés de corriger le manuscrit. Ma sincère gratitude va également au Professeur Dr. J.P. Lumaret, Montpellier, qui a rédigé une première version de ce manuscrit et m'a donné de fructueuses idées pour l'améliorer. Un très grand merci à M.F. Haensel pour son aide technique sur le terrain et pour sa collaboration infatigable dans la détermination des espèces, ainsi qu'à M.F. DURAN pour son soutien fidèle durant mon travail.

BIBLIOGRAPHIE

ATHIAS-BINCHE, F. (1982) – Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 2. Station d'étude, méthodes et techniques, facteurs du milieu. Vie et Milieu 31 (3/4) : 221-241.

BARAUD, J. (1992) – Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe. In Faune de France 78, Société Linnéenne de Lyon : 856 p.

BORNEMISSZA, G.F. (1969) – A new type of brood care observed in the dung beetle *Oniticellus cinctus* (Scarabaeidae). Pedobiologica 9 : 223-225.

DOUBE, N.M., GILLER, P.S. & MOOLA, F. (1988) – Dung burial strategies in some South African coprine and onitine dung beetles (Scarabaeidae, Scarabaeinae). Ecol. Entomol. 13 : 251-261

HANSKI, I. (1980) a. Patterns of beetle succession in droppings. Ann. Zoll. Fennici 17 : 17-25.

HANSKI, I. (1980) b. Migration to and from cow droppings by coprophagous beetles. Ann. Zool. Fennici 17 : 11-16.

KOSKELA, H. & HANSKI, I. (1977). Structure ans succession in a beetle community inhabiting cow dung. Ann. Zool. Fennici 14 : 204-223.

LANDIN, B.-O. (1961) – Ecological studies on dung beetles (Col. Scarabaeidae). Opuscula Entomol. Suppl. 19 : 1-227.

LUMARET, J.P. (1975) – Etude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Duft. (Coléoptère Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. Vie et Milieu 25 (2) C : 267-282.

LUMARET, J.P. (1983) – Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française : Relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces. Bull. Soc. Entomol. Fr. 88 : 481-495.

LUMARET, J.P. (1989) – Sécheresse et stratégie comportementales chez les Scarabéides coprophages (Insecta, Coleoptera). Bull. Ecol. 20 (1) : 51-57.

MEIERHOFER, I. (1995) – Etude phénologique des Coléoptères coprophages de la Réserve Naturelle de la Massane. Travaux Réserve Naturelle de la Massane 42 : 35 p.

MEIERHOFER, I. & ATHIAS-BINCHE, F. (1997) – Biodiversité, phénologie et distribution des coléoptères coprophages ; Etude préliminaire des causes possibles d'isolement de leurs acariens phorétiques. Vie et Milieu 47 (3) : 247-259.

MOHR, C.O. (1943) – Cattle droppings as ecological units. Ecological Monographs 13 (3) : 267-298.

MOORE, I. (1954) – An efficient method of collecting dung beetles. Pan Pacific Entomologist 30 : 208.

RAINIO, M. (1966) – Abundance and phenology of some coprophagous beetles in different kinds of dung. Ann. Zool. Fenn. 3 : 88-98.

ZUNINO, M. & BARBERO, E. (1990) – Food relocation and the reproductive biology of Aphodius fossor (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae : Aphodiinae) Ethol. Ecol. Evol. 2 : 334.