

## Conséquences de l'interaction entre préférences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera : Scarabaeoidea)

Nassera Kadiri, Jorge M. Lobo et Jean-Pierre Lumaret

Laboratoire de Zoogéographie, Université Montpellier 3, 34199 Montpellier Cedex 5, France.  
E-mail: lumaret@bred.univ-montp3.fr

Reçu : 28.8.96

Accepté : 2.12.96

### Résumé

Entre 1988 et 1995, cinq communautés d'insectes coprophages ont été étudiées dans des sites qui différaient entre eux par leur structure d'habitat (forêt, pelouse) et la quantité de ressources trophiques disponibles (pâturage ou non). Les travaux ont été conduits à la ferme expérimentale de La Viale, sur le Causse Méjean. Des pièges d'un modèle standard ont été disposés simultanément dans chaque site. Dans la plupart des cas, le couvert arboré joue un rôle de filtre, en ne laissant seulement passer en sous-bois qu'un petit nombre d'individus appartenant à quelques espèces ubiquistes mais vivant fondamentalement en milieu ouvert. Des différences significatives ont été observées entre les sites ouverts et fermés, les sites ouverts et pâturés présentant les plus hauts niveaux de richesse, d'abondance et de biomasse en insectes. A la fois pour les sites ouverts et fermés, une augmentation significative des ressources trophiques entraîne une augmentation de la diversité et de l'équitabilité. Cependant, dans les sites ouverts, lorsque les ressources sont trop abondantes, quelques espèces se trouvent favorisées, ce qui conduit à une chute de la diversité et de l'équitabilité. Sous forêt, un pâturage continu pendant plusieurs années (augmentation des ressources trophiques pour les insectes coprophages) a modifié la structure des communautés de coprophages, avec une augmentation importante du nombre d'insectes et de leur biomasse, alors que la richesse spécifique n'augmentait que très légèrement pendant le même temps. Comme dans les milieux pâturés ouverts, les communautés de forêt sont donc capables d'ajuster leurs effectifs au niveau des ressources trophiques disponibles, l'ajustement dans les milieux forestiers correspondant sensiblement à celui observé dans les habitats ouverts pour le même niveau de ressources. Dans ce cas, le niveau des ressources trophiques apparaît comme une variable environnementale plus active sur les communautés d'insectes coprophages que la structure spatiale de leur habitat. Un apport régulier de ressources trophiques en sous-bois peut donc contrecarrer l'effet de filtre joué par le couvert forestier qui normalement prévaut pour empêcher la pénétration en forêt des espèces des milieux ouverts. Les changements sont lents (plusieurs années) et les communautés forestières demeurent fragiles, à la merci des moindres écarts de niveau des ressources.

En Europe occidentale, la rareté des espèces typiquement coprophages en sous-bois est probablement due à l'action humaine qui a tendu depuis longtemps à une réduction importante des habitats forestiers au profit des milieux ouverts (agriculture et pâturage), favorisant ainsi les espèces coprophages généralistes et de milieux ouverts. Les communautés actuelles de coprophages dans les milieux

---

Correspondance : J.-P. Lumaret, même adresse.

ouverts d'Europe sont beaucoup plus riches que leurs homologues d'Amérique du Nord. A l'inverse, en Amérique du Nord où l'impact humain est beaucoup plus récent, les communautés d'espèces coprophages typiquement forestières sont bien diversifiées et présentent une richesse bien supérieure à celles des milieux ouverts, ces dernières étant d'ailleurs constituées en grande partie d'espèces européennes introduites.

**Mots-clés :** Ressources trophiques, ouverture du milieu, abondance, richesse, diversité, communautés, ajustement, Coléoptères, coprophagie.

### Abstract

Between the years 1988 and 1995, five dung beetle communities were studied in combined conditions of habitat and trophic resources. Investigations were conducted on La Viale experimental farm, in the Causse Méjean, southern France. At each site, dung beetle traps of standard design were set up simultaneously. In most situations, the vegetation cover acted like a filter that allowed the penetration of several ubiquitous but fundamentally open-habitat dung beetle species into forest, at the same time drastically limiting their numbers. Open and close sites differed significantly, open and grazed sites showing the highest richness, abundance and biomass in beetles. Both in open and close sites, a significant increase in trophic resources led to an increase of the diversity and evenness. However in open-habitat, when resources were too abundant, few species were favoured and the diversity and evenness decreased. In forest-habitat, a continuous grazing during several years (increase in resources) modified the dung beetle community, with a high increase in the numbers and biomass of beetles but a smaller increase in richness. Numbers in forest habitat readjusted to the level observed in open habitat with equivalent trophic resources. Similarly to what was observed in open pastures, the forest communities were able to adjust their numbers to the level of available trophic resources. Resources were a more active variable than the structure of habitat on the dung beetle communities. Important resources go against the filter effect which allows the penetration under cover of open-habitat species. Changes were slow (several years), and forest communities remained weak.

The poverty of forest habitats is discussed: This scarcity in species is probably due to long time human activities in Europe which drastically reduced forest habitats and developed grazing, favouring generalist and heliophilous open-habitat dung beetle species. Actual grassland communities in Europe are richer than their homologous communities in North America. Conversely, in North America where human activities are recent, the true forest dung beetle communities are still diverse and richer than grassland communities.

**Keywords:** Trophic resources, opening of sites, abundance, richness, diversity, dung beetle communities, adjustment, Coleoptera.

## INTRODUCTION

Les Scarabéides coprophages constituent un groupe de Coléoptères bien adaptés aux écosystèmes pâturés, tirant l'essentiel de leurs ressources alimentaires des excréments des grands mammifères (HALFFTER & MATTHEWS, 1966). Ils participent ainsi activement au recyclage de cette matière et le brassage mécanique qui résulte de leur action contribue à améliorer la productivité du milieu. En Europe, la plupart des espèces sont capables de coloniser différents types d'habitats et très peu peuvent être considérées comme sténotopes (LANDIN, 1961). On note cependant une certaine préférence des insectes pour un type déterminé de couvert végétal (HANSKI & KOSKELA, 1977 ; HANSKI, 1980 ; GALANTE *et al.*, 1991), le degré d'ouverture du milieu agissant

comme un filtre plus ou moins sélectif qui ne laisserait passer que les espèces les plus ubiquistes tout en limitant leurs effectifs. Cela a pour effet principal de modifier la composition faunistique et l'organisation des communautés de Scarabéides coprophages (LUMARET, 1983). De cette façon, très peu d'espèces sont véritablement caractéristiques des forêts européennes et on peut considérer que les communautés forestières sont essentiellement des communautés de pâturages appauvries par cet effet de filtre (HANSKI & KOSKELA, 1977 ; LUMARET, 1980, 1983 ; CARPANETO, 1986 ; LUMARET & KIRK, 1987, 1991 ; BAZ, 1988 ; HANSKI & CAMBEFORT, 1991 ; GALANTE *et al.*, 1991 ; MARTIN-PIERA *et al.*, 1992 ; LOBO & MARTIN-PIERA, 1993). Dans la région ouest-paléarctique, on n'a ainsi pas de partage vraiment exclusif entre une faune de forêts et une faune de milieux ouverts, contrairement aux milieux tropicaux (HOWDEN & NEALIS, 1975 ; WALTER, 1978 ; PECK & FORSYTH, 1982 ; JANZEN, 1983 ; KIRK, 1992) où la faune de forêt pluviale peut d'ailleurs être plus riche en espèces que celle des forêts ouvertes, comme dans le N. E. de l'Australie (HILL, 1996). Une étude comparative entre différents travaux (LUMARET & KIRK, 1987 ; MARTIN-PIERA *et al.*, 1992 ; LOBO & MARTIN-PIERA, 1993) montre que dans le cas des communautés forestières méditerranéennes, on retrouve entre 13 % et 50 % des espèces présentes dans les pâturages adjacents, mais leur abondance est moindre, entre 10 % et 25 % de celle des pâturages. Des travaux récents menés dans les garrigues du Sud de la France ont également montré qu'aussi bien la quantité des ressources disponibles dans un site que son passé pastoral n'affectaient que très modérément le nombre total d'espèces présentes en ce site (richesse régionale). Par contre ces facteurs sont déterminants pour modifier la richesse moyenne, l'abondance et la biomasse des insectes utilisant les excréments (LUMARET *et al.*, 1992).

Si la quantité de ressources est l'une des forces principales qui agissent sur la structuration et la variation spatiale des communautés de Scarabéides coprophages, plusieurs questions se posent alors :

- Une augmentation de la disponibilité en ressources dans les milieux fermés peut-elle se traduire à terme par un enrichissement des communautés forestières ?
- Quel est le laps de temps qui serait nécessaire pour que s'enclenche une telle dynamique ?
- La pauvreté des communautés de coprophages dans les écosystèmes forestiers européens est-elle vraiment due à la rareté des ressources trophiques en forêt ?

La présente étude, menée entre 1988 et 1995 dans des milieux pâturés et non pâturés, ouverts et fermés, se propose de répondre à ces questions.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### 1) Collecte des insectes

La collecte des insectes coprophages nécessite l'utilisation de techniques fiables pour évaluer leurs effectifs et comparer objectivement des relevés effectués dans des sites différents. Le piège standard utilisé pour collecter les insectes coprophages sans affecter la fréquence relative des espèces est celui proposé par VEIGA *et al.* (1989) (type CSR). Le dispositif est le suivant : les excréments qui servent d'appât sont disposés sur une grille plastifiée de 340 mm de côté, à larges mailles (40 × 40 mm), fixée au sol au-dessus d'un récipient collecteur de 210 mm de diamètre et 100 mm de profondeur. Ce

récepteur est rempli aux trois quarts avec un liquide conservateur auquel on ajoute un mouillant. Les insectes attirés par l'appât passent à travers les mailles de la grille. Les pièges sont relevés après une semaine, délai au-delà duquel la bouse desséchée n'est plus attractive.

En 1988 et 1991, trois pièges distants de 25 m l'un de l'autre ont été utilisés ; en 1995, 14 ou 15 pièges par site ont été utilisés. Les prélèvements ont été effectués à chaque fois de fin mai à début juin, période de l'année qui coïncide avec le maximum d'activité des insectes de manière à effectuer valablement des comparaisons inter-annuelles.

## 2) Sites d'étude

Les expérimentations ont été conduites sur la Causse Méjean, à l'extrême bordure sud-est du plateau au lieu-dit : « La Viale » (commune de Saint-Pierre-des-Tripiers, en Lozère ; coordonnées : 1,05 gr. E/49,13 gr. N). Cette partie du Causse, d'une altitude comprise entre 900 et 1000 m, se trouve au contact de la zone méditerranéenne et en limite de l'influence océanique. Le climat est de type continental à nuance montagnarde, avec un nombre élevé de jours de gelées (120 à 130 jours en moyenne par an) et 7 mois où la température moyenne mensuelle est inférieure à + 10°C. Les précipitations sont importantes (950 mm en moyenne par an), avec un maximum en octobre. Les pluies de la saison froide (de novembre à avril) sont abondantes et régulières (THIAULT, 1968). La Viale se classe dans l'étage bioclimatique méso-méditerranéen supérieur, au niveau de la série mixte du Chêne pubescent (*Quercus pubescens*) et du Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Les sols de tous les sites étaient de type rendzine dolomitique sur dolomie, avec une texture sablo-argileuse. Moyennement pierreux, l'horizon organique de surface était presque inexistant, même sous couvert forestier. Les caractéristiques édaphiques des sites peuvent conduire à des différences dans la composition faunistique des communautés de coprophages (NEALIS, 1977 ; LUMARET, 1978-79, 1983 ; LUMARET & KIRK, 1991). La grande homogénéité édaphique entre tous les sites, malgré quelques nuances, a permis ici d'éliminer d'emblée l'influence de ce facteur.

Les sites ont été choisis dans le périmètre de l'exploitation agricole expérimentale de La Viale où l'élevage ovin est prédominant (440 brebis mères et plus de 50 agnelles de reproduction). Certaines parcelles sont utilisées comme parcours sans aménagements particuliers, d'autres parcs ont reçu depuis 1974 des amendements minéraux (N, P, K) et des essais de pâturage en sous-bois ont été menés en continu depuis 1986, selon les disponibilités en herbe. Enfin, à proximité des parcelles pâturées, on trouve de larges espaces forestiers non pâturés ainsi que d'anciens parcours abandonnés depuis plusieurs dizaines d'années. La combinaison entre le niveau de charge pastorale (se traduisant pour les insectes coprophages par des ressources trophiques différentes) et l'ouverture du milieu (ouvert - fermé) a permis de sélectionner cinq sites expérimentaux :

a) Viale 1 : il s'agit d'un parc très ouvert d'environ 6 hectares, avec une strate herbacée dominante (recouvrement > 90 %) et quelques genévriers et buis épars. Le sol filtrant, de texture sablo-argileuse sur rendzine dolomitique, est superficiel. Le pâturage y est très régulier toute l'année (parc proche de la bergerie).

b) Viale 2 : il s'agit d'un parc clôturé de 2 hectares, avec une strate herbacée dominante et quelques chênes pubescents. Ce parc, régulièrement fertilisé depuis 1974 (100 N ; 50 P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> ; 150 K<sub>2</sub>O par hectare et par an), est utilisé en complément des zones de parcours, avec de fortes charges instantanées (100 à 150 animaux/ha/jour) (ARBUS, 1984).

c) Viale 3 : il s'agit d'un site ouvert de plusieurs hectares, avec quelques ligneux hauts (principalement des pins noirs) et une fraction importante de sol sans végétation (30 %). Le substrat consiste en une dolomie donnant naissance à des sables fins emballant des pierrailles de tailles diverses. Le site, parcouru d'une manière sporadique par quelques animaux sauvages apportant des excréments rares et dispersés, n'a plus été pâturé par des brebis depuis une cinquantaine d'années.

d) Viale 4 : ce parc de 2 hectares, clôturé et boisé (mélange de pins et de chênes), se trouve à proximité immédiate de Viale 1. Le recouvrement arboré y est important (63 %), avec de petites zones clairiérées. Le parc est assez régulièrement pâturé par les brebis, selon ses disponibilités en herbe.

e) Viale 5 : ce site de plusieurs hectares est entièrement boisé par des pins (80 % environ). Fréquenté sporadiquement par des renards et quelques chevreuils, il n'est jamais pâturé par les brebis. Le substrat dolomitique donne naissance à un sol où le sable domine très largement.

### 3) Analyse des données

Les différences inter-sites concernant la richesse, l'abondance et la biomasse des Coléoptères Scarabéides collectés par piégeage ont été mesurées par une analyse de variance à une voie. L'examen de toutes les différences entre les moyennes prises deux à deux a été réalisé à l'aide du test de Tukey (ZAR, 1984). Le test C de Cochran a été utilisé pour tester l'homogénéité des variances. La normalité des distributions a été vérifiée avec un test du  $\chi^2$ . Dans le cas d'une absence de normalité (cas rencontrés pour l'abondance et la biomasse par piège), et lorsque les variances n'étaient pas homogènes, on a réalisé une transformation logarithmique des données. Une analyse de variance à deux voies a servi à mettre en évidence les différences liées aux variables « niveau de charge pastorale » et « structure de l'habitat » et les interactions entre ces variables.

La diversité a été calculée à l'aide de l'indice  $H'$  de Shannon & Weaver. L'équitabilité  $E$  correspond au rapport  $H'/H'_{MAX}$ , où  $H'_{MAX} = \log_2 n$  ( $n$  = nombre total des espèces du site). Une classification hiérarchique entre les sites a été réalisée ; les ressemblances faunistiques ont été mesurées à l'aide de l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis (PD), comme cela a été préconisé par BEALS (1984), avec l'association moyenne (UPGMA) (SOKAL & ROHLF, 1981) comme stratégie du groupement.

## RÉSULTATS

Les analyses portent sur un ensemble de 37857 individus capturés au cours de trois campagnes de terrain effectuées en juin 1988, fin mai 1991 et juin 1995.

En 1988 et 1991, le nombre moyen d'espèces par piège, le nombre moyen d'insectes et leur biomasse différaient entre les 5 sites (Tab. I et fig. 1). Les sites ouverts et pâturés (V1 et V2) présentaient la plus grande richesse, la plus grande abondance et la biomasse la plus élevée. En 1988, l'abondance et la biomasse moyennes en V4 (fermé et pâturé) se situaient à des valeurs intermédiaires entre celles mesurées en V1 et V2 d'une part, et V3 (ouvert non pâturé) et V5 (fermé non pâturé) d'autre part. Par contre en 1991, les valeurs pour V4 pour l'abondance et la biomasse ne différaient pas significativement de celles de V3 et V5 (Tab. I). Deux mêmes ensembles de sites ont pu être individualisés pour les années 1988 et 1991 selon leur composition faunistique : les sites ouverts et pâturés (V1 et V2) d'une part et tous les autres sites, ouverts mais non pâturés (V3 et V5) et fermé et pâturé (V4) (fig. 2).

Pour les prélèvements réalisés 4 ans plus tard, en 1995, on retrouve des différences en richesse, abondance et biomasse entre les sites (Tab. II, fig. 3). La richesse moyenne par piège est, comme pour les années antérieures, significativement supérieure dans les sites ouverts et pâturés (V1 et V2) par rapport aux trois autres sites. Cependant V4 (fermé et pâturé) se différencie cette fois-ci de V3 et V5 par sa richesse significativement plus élevée, même si les valeurs enregistrées n'atteignent pas celles de V1 et V2. Par contre, pour l'abondance et la biomasse, aucune différence significative n'a été enregistrée entre les deux sites de même charge pastorale V1 (ouvert) et V4 (fermé). Le site V2, fertilisé avec des charges instantanées importantes, présen-

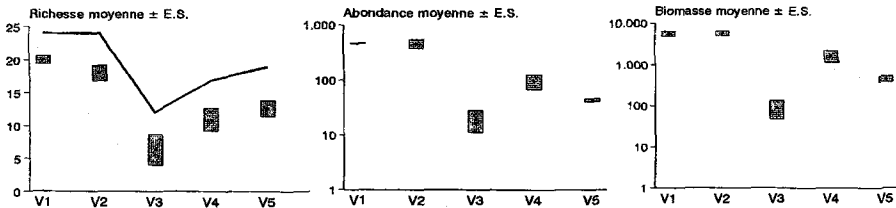
TABLEAU I. – Valeurs de  $F_{4,10}$  dans l'analyse de variance à une voie pour détecter les différences de richesse (S), d'abondance (N) et de biomasse (B) des insectes entre les cinq sites V1 à V5 pour les années 1988 et 1991. La comparaison des moyennes a été réalisée en utilisant le test de Tukey. Les lignes verticales regroupent pour chaque variable les sites pour lesquels les valeurs moyennes ne sont pas significativement différentes ( $p > 0,05$ ).

Sites	Structure de l'habitat	Pâturage	1988			1991		
			S	N	B	S	N	B
V1	ouvert	oui	13,06**	17,61**	24,83***	21,29***	74,08***	62,30***
V2	ouvert	oui						
V4	fermé	oui						
V5	fermé	non						
V3	ouvert	non						

\*\*\* :  $p < 0,0001$  ; \*\* :  $p < 0,001$ . Les données de N et B ont été log (x+1) transformées.

taient une abondance et une biomasse significativement supérieures à V1 et V4. A l'inverse, indépendamment de l'ouverture du milieu, l'abondance et la biomasse moyenne restaient peu élevées dans les deux sites non pâturés (V3 et V5, respectivement ouvert et fermé) (fig. 3 et Tab. II).

1988



1991

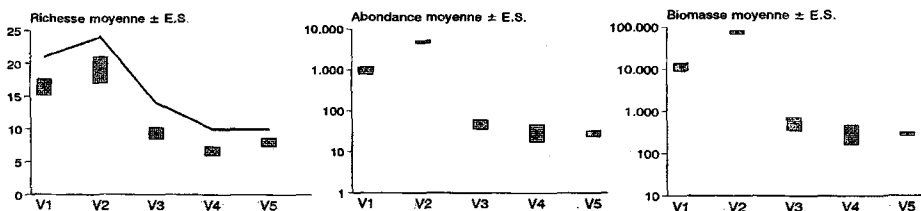


FIG. 1. – Variations de la richesse moyenne par piège, de l'abondance moyenne et de la biomasse des Scarabéides coprophages entre les sites de La Viale V1 à V5, pour les années 1988 et 1991. Le trait continu correspond à la richesse totale de chaque site. E. S. = erreur standard.

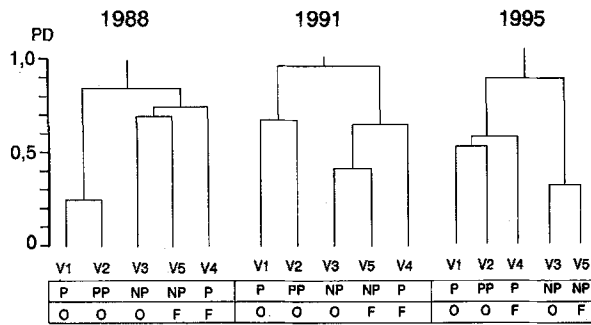


FIG. 2. – Variations de l’affinité faunistique entre les sites V1 à V5 pour les années 1988, 1991 et 1995. La classification hiérarchique entre les sites a été réalisée en utilisant l’indice de dissimilarité de Bray-Curtis (PD) comme mesure de ressemblance, avec l’association moyenne comme stratégie de groupement. P : pâturé, charge pastorale moyenne (1 brebis/ha) ; PP : pâturé, forte charge pastorale (5 brebis/ha) ; NP : non pâturé ; O : milieu ouvert (pelouse) ; F : milieu fermé (forêt).

TABLEAU II. – Valeurs de  $F_{4,68}$  dans l’analyse de variance à une voie pour détecter les différences de richesse (S), d’abondance (N) et de biomasse (B) des insectes entre les cinq sites V1 à V5 pour l’année 1995. La comparaison des moyennes a été réalisée en utilisant le test de Tukey. Les lignes horizontales regroupent pour chaque variable les sites pour lesquels les valeurs moyennes ne sont pas significativement différentes ( $p > 0,05$ ).

		Homogénéité des groupes par le test de Tukey				
Sites		V2	V1	V4	V3	V5
Structure de l’habitat		ouvert	ouvert	fermé	ouvert	fermé
Pâturage		oui	oui	oui	non	non
$F_{4,68}$						
S	145,24***	_____	_____	_____	_____	_____
N	128,43***	_____	_____	_____	_____	_____
B	118,78***	_____	_____	_____	_____	_____

\*\*\* :  $p < 0,0001$ . Les données de N et B ont été  $\log(x+1)$  transformées.

Les communautés de Scarabéides coprophages dans les sites ayant le plus de ressources trophiques sont ainsi caractérisées par une richesse, une abondance en individus et une biomasse significativement supérieures à tous les autres sites. Une augmentation des ressources se traduit normalement par une augmentation de la diversité  $H'$  et de l’équitabilité E (fig. 4). Cependant un excès de ressources (cas du site V2 fertilisé et pâturé avec de fortes charges), même s’il entraîne une augmentation de la richesse spécifique, peut réduire la diversité et l’équitabilité, en privilégiant une ou quelques espèces dont l’augmentation en nombre peut être considérable (Tab. III).

Une analyse de variance à deux voies effectuée sur les données de 1995 montre que les facteurs « niveau de charge pastorale » et « structure de l’habitat » ont une influence significative sur les différences de richesse spécifique, d’abondance et de

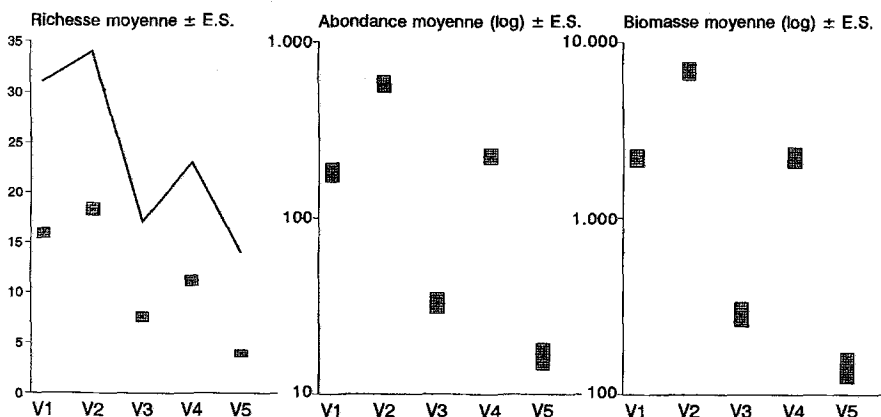


FIG. 3. – Variations de la richesse moyenne par piège, de l'abondance moyenne et de la biomasse des Scarabéides coprophages entre les sites de La Viale V1 à V5, pour les années 1988 et 1991. Le trait continu correspond à la richesse totale de chaque site. E. S. = erreur standard.

biomasse moyenne par piège entre les sites (Tab. IV). Cependant, la présence de bétail est plus déterminante que la structure de l'habitat sur la faune des Scarabéides coprophages. Cette importance de la qualité de ressources se retrouve dans les résultats du regroupement des sites en fonction de leur composition taxonomique. La composition taxonomique du site fermé (V4) se rapproche en 1995 de celle des sites pâturés ouverts V1 et V2, contrairement à ce qui était observé au début de l'expérimentation (1988 et 1991) (fig. 2). L'interaction entre pâturage et couvert végétal n'est significative que pour les différences de richesse entre les sites.

TABLEAU III. – Variations de la fréquence relative (en %) des principales espèces, de la richesse, de l'abondance, de la diversité ( $H'$ ) et de l'équitabilité ( $E$ ) entre les trois sites ouverts V1, V2 et V3 en fonction de leur charge pastorale.

Espèces	Sites et niveau de charge pastorale		
	V3 non pâturé	V1 charge moyenne	V2 forte charge
<i>Onthophagus verticicornis</i> (Laich)	12,5	14,0	25,0
<i>O. joannae</i> Golj.	50,3	25,9	33,6
<i>O. grossepunctatus</i> Reit.	6,7	7,5	5,6
<i>Aphodius luridus</i> (F.)	1,4	27,5	18,8
Autres espèces (%)	29,1	25,1	17,0
Nombre total d'espèces	17	31	34
Total individus (15 pièges)	505	3038	8678
$H'$	2,468	3,072	2,726
$E$	0,604	0,620	0,536



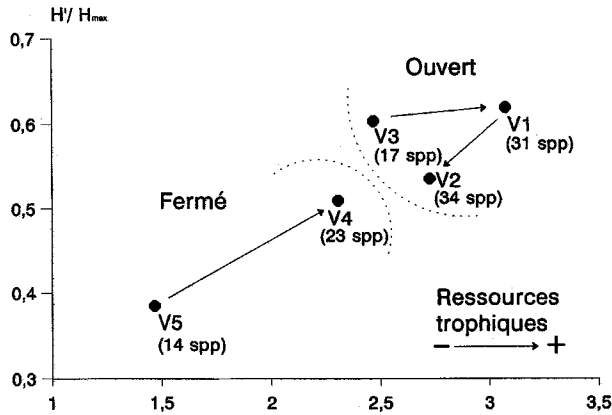


FIG. 4. – Variations de la diversité  $H'$  et de l'équitabilité  $H'/H'_{max}$  entre les sites de La Viale V1 à V5 (année 1995) en fonction de leur charge pastorale et du degré d'ouverture du milieu.

DISCUSSION

Dans les milieux ouverts, en particulier les milieux pâturés où les ressources trophiques sont abondantes, les Scarabéides coprophages sont représentés à la fois par de nombreuses espèces et de nombreux individus. Aussi bien en milieu ouvert qu'en milieu fermé, une augmentation significative des ressources s'est traduite par une augmentation de la diversité et de l'équitabilité, jusqu'à un certain seuil où des ressources trop abondantes, en favorisant quelques espèces au détriment des autres, conduit à un processus inverse de chute de la diversité et de l'équitabilité (cas de V2). Ces résultats sont conformes à ce que prévoit la théorie dite de la compétition pour les ressources en environnement hétérogène (TILMAN, 1982, 1988) et les relations entre la diversité et la productivité (ROSENZWEIG & ABRAMSKY, 1993). Dans ce modèle, la théorie prédit que les peuplements associés à des zones d'habitats pauvres en ressources devraient avoir beaucoup d'espèces codominantes (ce qui entraîne une équitabilité élevée), tandis que les peuplements disposant de ressources

TABLEAU IV. – Valeurs de  $F_{1,69}$  dans l'analyse de variance à deux voies pour détecter les différences de richesse (S), d'abondance (N) et de biomasse (B) des insectes, dues à la structure de l'habitat (ouvert-fermé), à la présence d'animaux (pâturé-non pâturé) et à l'interaction entre ces facteurs (données de l'année 1995).

	S	N	B
Structure de l'habitat	94,72****	11,64**	14,27***
Pâturage	289,038****	264,05****	269,04****
Interaction habitat-pâturage	5,33*	1,40 NS	0,23 NS

\* :  $p \leq 0, 05$  ; \*\* :  $p \leq 0, 01$  ; \*\*\* :  $p \leq 0, 001$  ; \*\*\*\* :  $p \leq 0, 0001$ . NS : non significatif.

plus abondantes devraient être dominés par un petit nombre d'espèces, la plupart des autres étant rares (équitabilité décroissant lorsqu'on se rapproche des zones à valeurs élevées de ressources).

Si l'on examine la dynamique de l'évolution des communautés de coprophages entre 1988 et 1995 pour les deux sites ouverts et pâturés (V1 et V2), on constate qu'au début (en 1988) la richesse spécifique, l'abondance en individus et leur biomasse ne différaient pas significativement (fig. 1). Dès 1991, un décalage se produit en faveur du site dont les ressources trophiques étaient les plus élevées (V2), modifiant d'abord l'abondance et la biomasse des insectes, sans que le nombre d'espèces varie significativement. Quatre ans plus tard (1995), la richesse, l'abondance et la biomasse étaient significativement plus élevées en V2 par rapport à V1.

Un tel processus se retrouve-t-il dans les milieux fermés ? Au cours des premières années (1988 et 1991) qui ont suivi la mise en pâturage du site de sous-bois V4, sa richesse spécifique n'a pas varié par rapport à la richesse du site homologue fermé mais non pâturé V5, même si quelques fluctuations d'abondance et de biomasse étaient enregistrées. Quatre ans plus tard (1995), la richesse spécifique moyenne par piège avait augmenté considérablement en V4, à mi-distance entre la richesse du site fermé non pâturé V5 et celle du site ouvert V1 supportant la même charge en bétail que V4. Par contre pour V4 la biomasse des individus et leur abondance se stabilisaient au même niveau que celui de V1. Ainsi neuf années de pâturage régulier en sous-bois (début du pâturage en 1987) ont conduit à des changements significatifs dans les communautés de Scarabéides coprophages : augmentation de la diversité et de la richesse spécifique, mais surtout augmentation de l'abondance en insectes et de leur biomasse, atteignant un niveau comparable à celui du milieu ouvert V1 ayant des apports trophiques équivalents (même charge en bétail) (fig. 3). Ce phénomène d'ajustement rigoureux des effectifs à la quantité de ressources trophiques disponibles avait déjà été mis en évidence chez les coprophages pour les milieux ouverts. Dans les pâturages ouverts, l'ajustement est simplement plus rapide, de l'ordre de 4 ans environ (LUMARET *et al.*, 1992). La figure 2 montre bien la progressivité de ces changements au cours du temps, avec un glissement de V4 qui passe du groupe des sites avec très peu de ressources (V3 et V5) (années 1988 et 1991) vers le groupe de sites aux ressources abondantes (V1 et V2) (année 1995), indépendamment de l'ouverture du milieu.

En conséquence, les communautés de coprophages en milieu forestier sont elles aussi capables de réagir en ajustant leurs effectifs au niveau des ressources trophiques disponibles. Les résultats de l'analyse de variance à deux voies (Tab. IV) montrent bien que la présence de ressources régulières et abondantes était plus déterminante que l'ouverture du milieu. On peut considérer de la sorte que la quantité de ressources est l'élément moteur qui s'oppose à l'effet de filtre exercé par la végétation à l'encontre de la pénétration en sous-bois des espèces des milieux ouverts. L'interaction entre ces deux facteurs conduit pour les sites fermés à une chute plus prononcée du nombre moyen d'espèces par piège en absence de bétail par rapport aux sites ouverts, ce qui rend en fait très fragiles ces communautés forestières car elles sont étroitement dépendantes de la quantité de ressources réellement disponibles au fil des ans. Dans la plupart des forêts en effet, les ressources trophiques restent rares (peu de gros mammifères).

La pauvreté des milieux forestiers en espèces coprophages spécialisées a très vraisemblablement une origine anthropique. La région des Grands Causses a été

occupée par l'homme depuis 5000 à 6000 ans, mais c'est depuis l'époque romaine que les paysages ont été le plus modifiés. En effet la déforestation a été intense durant 4 siècles pour alimenter en bois les fours des potiers d'Aemilianum Castrum (actuellement localité de Millau). Cette exploitation très importante des forêts a été suivie par une mise en culture pour les céréales depuis le Moyen-Age (avec les Templiers, en particulier), jusqu'au début du 20<sup>e</sup> siècle (MARRES, 1936). Cultures et élevage ont ainsi contribué à créer et surtout maintenir les milieux ouverts. Les parcelles forestières actuelles sont pour la plupart relativement récentes (reboisements) et les grands mammifères qu'elles abritent (chevreuils, sangliers) sont peu nombreux comparativement aux troupeaux de brebis présents sur les parcours des Causses, ce qui peut largement expliquer la pauvreté chronique des sous-bois en insectes coprophages. Ce phénomène n'est pas propre à la région des Grands Causses. En Europe, la domestication du bétail, qui remonte à environ 8000 à 10000 ans B.P. (LOFTUS *et al.*, 1994), est concomitante au défrichement de la forêt dans tout le Bassin méditerranéen. Cette ouverture du milieu est un peu plus récente (environ 5000 ans) pour l'Ouest et le centre de l'Europe (MÖNKKÖNEN & WELSH, 1994). Les interventions humaines successives (défrichements, puis culture et élevage) ont favorisé les espèces de coprophages les plus héliophiles, au détriment des espèces plus forestières, de même qu'elles ont favorisé les espèces inféodées aux excréments des grands herbivores (MARTIN-PIERA & LOBO, 1996). HANSKI (1991) a ainsi montré que pour le Nord de l'Europe et l'Europe centrale, sur 75 espèces du genre *Aphodius* Ill., 7 % seulement étaient typiquement forestières. A l'inverse dans l'Est de l'Amérique du Nord où l'action anthropique est plus récente, sur les 50 espèces d'*Aphodius* rencontrées, 40 % sont seulement forestières, et parmi les 20 espèces qui sont typiquement de milieux ouverts, 12 ont été introduites d'Europe plus ou moins récemment. D'après BIRKS (1986) et HANSKI (1991), en Europe l'impact de l'homme sur son environnement, avec un développement de l'élevage depuis plusieurs centaines d'années, a été l'un des facteurs essentiels qui ont contribué à sélectionner une faune coprophage de milieu ouvert, déjà présente dès le retrait des glaciers au Quaternaire. Au contraire, dans l'Est de l'Amérique du Nord, les défrichements massifs de la forêt et l'implantation de gros bétail sont encore trop récents (moins de deux siècles) (FINCHER, 1981) pour que les espèces autochtones aient pu faire face aux changements globaux d'ouverture du milieu, probablement à cause d'adaptations strictes d'ordre écophysiologique à des conditions forestières (LANDIN, 1961). Il est significatif que les espèces importées (volontairement ou accidentellement) en Amérique du Nord soient toutes propres aux milieux ouverts. Celles-ci sont d'ailleurs devenues les plus communes au Canada, tant au Québec que dans l'Ontario (LUMARET, observ. pers.).

En conclusion, même si en Europe occidentale les communautés forestières de Scarabéides coprophages sont appauvries en espèces, elles restent capables de réagir et de faire face à une augmentation en quantité des ressources trophiques offertes. Cette quantité doit cependant être significative et les apports se poursuivre dans la durée pour que la barrière créée par la végétation arborée soit franchie.

## REMERCIEMENTS

L'un des auteurs (J.M.L.) a bénéficié d'une bourse post-doctorale du CSIC (Espagne) pour effectuer ses recherches en France.

## RÉFÉRENCES

- ARBUS J. R., 1984. – Étude écologique et agro-économique des pratiques d'utilisation de parcours fertilisés sur les Causses lozériens. Mém. ENITA Dijon-Quétigny, CNRS/CEFE Montpellier, 83 p.
- BAZ A., 1988. – Selección de macrohábitat por algunas especies y análisis de una comunidad de Escarabaeidos coprófagos (Coleoptera) del Macizo de Ayllón (Sistema Central, España). *Annls. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, **24** (2), 203-210.
- BEALS E. W., 1984. – Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Advances in Ecological Research*, **14**, 1-55.
- BIRKS H. J. B., 1986. – Late-Quaternary biotic changes in terrestrial and lacustrine environments, with particular reference to North-West Europe. In: BERGLUND B. E., Ed., *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Wiley, New York, 39-56.
- CARPANETO G. M., 1986. – I Coleotteri Scarabeoidei delle zoocenosi coprofaghe del Parco Nazionale del Circeo. *Atti. Conv. Asp. Faun. Probl. Zool. P.N. Circeo* (Sabaudia, 1984), 37-75.
- FINCHER G. T., 1981. – The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. *J. Georgia Entomol. Soc.*, **16**, 316-333.
- GALANTE E., GARCIA-ROMAN M., BARRERA I. & GALINDO P., 1991. – Comparison of spatial distribution patterns of dung-feeding scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae) in wooded and open pastureland in the mediterranean "dehesa" area of the iberian peninsula. *Environ. Entomol.*, **20** (1), 90-97.
- HALFFTER G. & MATTHEWS E. G., 1966. – The natural history of the dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Ent. Mex.*, **12-14**, 1-312.
- HANSKI I., 1980. – The community of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeidae and Hydrophilidae) in northern Europe. *Ann. Ent. Fenn.*, **46** (3), 57-73.
- HANSKI I., 1991. – North temperate dung beetles. In: HANSKI I. & CAMBEFORT Y., Eds., *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, N. J., 75-96.
- HANSKI I. & CAMBEFORT Y., 1991. – Resource partitioning. In: HANSKI I. & CAMBEFORT Y., Eds., *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, N. J., 330-349.
- HANSKI I. & KOSKELA H., 1977. – Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Ecologia (Berlin)*, **28**, 203-231.
- HILL C. J., 1996. – Habitat specificity and food preferences of an assemblage of tropical Australian dung beetles. *J. Trop. Ecol.*, **12**, 449-460.
- HOWDEN H. F. & NEALIS V. G., 1975. – Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica*, **7**, 77-83.
- JANZEN D. H., 1983. – Seasonal changes in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rican deciduous forest and adjacent horse pasture. *Oikos*, **41**, 274-283.
- KIRK A. A., 1992. – Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) active in patchy forest and pasture habitats in Santa Cruz Province, Bolivia, during spring. *Fol. Entomol. Mex.*, **84**, 45-54.
- LANDIN B. O., 1961. – Ecological studies of dung beetles. *Opusc. Entomol. Suppl.*, **19**, 1-228.
- LOBO J. M. & MARTIN-PIERA F., 1993. – Análisis comparado de las comunidades primaverales de Escarabaeidos coprófagos (Col., Scarabaeoidea) del archipiélago balear. *Ecol. Medit.*, **19**, 57-63.
- LOFTUS R. T., MACHUG D. E., BRADLEY D., SHARP P. M. & CUNNINGHAM P., 1994. – Evidence for two independent domestications of cattle. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, **91**, 2757-2761.
- LUMARET J.-P., 1978-79. – Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du Sud de la France. I. Méthodologie et modèles de répartition. *Vie Milieu, sér. C*, **28-29** (1), 1-34.
- LUMARET J.-P., 1980. – Analyse des communautés de Scarabéidés coprophages dans le maquis corse et étude de leur rôle dans l'utilisation des excréments. *Ecol. Medit.*, **5**, 51-57.
- 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. Ent. Fr.*, **88**, 481-495.
- LUMARET J.-P. & KIRK A. A., 1987. – Ecology of dung beetles in the french Mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, **24**, 1-60.
- LUMARET J.-P. & KIRK A. A., 1991. – South temperate dung beetles. In: HANSKI I. & CAMBEFORT Y., Eds., *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, N. J., 116-132.

- LUMARET J.-P., BERTRAND M. & KADIRI N., 1992. – Changes in resources: consequences for the dynamics of dung beetle communities. *J. Appl. Ecol.*, **29**, 349-346.
- MARRES P., 1936. – *Les Grands Causses*. Tomes I et II. Imp. Arrault, Tours, 213 p. et 445 p.
- MARTIN-PIERA F. & LOBO J.-M., 1996. – A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Miscellània Zoològica*, **19** (1), 13-31.
- MARTIN-PIERA F., VEIGA C. M. & LOBO J.-M., 1992. – Ecology and biogeography of dung-beetle communities (Coleoptera, Scarabaeoidea) in an Iberian mountain range. *J. Biog.*, **19**, 677-691.
- MÖNKKÖNEN M. & WELSH D. A., 1994. – A biogeographical hypothesis on the effects of human caused landscape changes on the forest bird communities of Europe and North America. *Ann. Zool. Fennici*, **31**, 61-70.
- NEALIS V. G., 1977. – Habitat associations and community analysis of south Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Can. J. Zool.*, **55**, 138-147.
- PECK S. B. & FORSYTH A., 1982. – Composition, structure and comparative behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Can. J. Zool.*, **60**, 1624-1634.
- ROSENZWEIG M. L. & ABRAMSKY Z., 1993. – How are diversity and productivity related? In: RICKLEFS R. E. & SCHLUTER D., Eds., *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*. Univ. Chicago Press, Chicago, 52-65.
- SOKAL R. R. & ROHLF F. J., 1981. – *Biometry*, 2nd ed. Freeman, San Francisco, CA.
- THIAULT M., 1968. – Reconnaissance phytoécologique des Hautes-terres des Grands Causses lozériens. Doc. n° 37, CNRS/CEPE, Montpellier.
- TILMAN D., 1982. – *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- TILMAN D., 1988. – *Plant strategies and the structure and dynamics of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- VEIGA C., LOBO J. M. & MARTIN-PIERA F., 1989. – Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.); II. Análisis de efectividad. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **26** (1), 91-109.
- WALTER P., 1978. – Recherches écologiques et biologiques sur les Scarabéides coprophages d'une savane du Zaïre. Thèse Etat, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier 2, 1-366.
- ZAR J. H., 1984. – *Biostatistical Analysis*, 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.