



HAL
open science

BIOGÉOGRAPHIE ET ÉCOLOGIE DES SCARABÉIDES COPROPHAGES DU SUD DE LA FRANCE I. - MÉTHODOLOGIE ET MODÈLES DE RÉPARTITION

Jean-Pierre Lumaret

► **To cite this version:**

Jean-Pierre Lumaret. BIOGÉOGRAPHIE ET ÉCOLOGIE DES SCARABÉIDES COPROPHAGES DU SUD DE LA FRANCE I. - MÉTHODOLOGIE ET MODÈLES DE RÉPARTITION. *Vie et Milieu*, 1978, pp.1 - 34. hal-02998352

HAL Id: hal-02998352

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02998352v1>

Submitted on 10 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**BIOGÉOGRAPHIE ET ÉCOLOGIE
DES SCARABÉIDES COPROPHAGES
DU SUD DE LA FRANCE**

I. — MÉTHODOLOGIE ET MODÈLES DE RÉPARTITION

par Jean-Pierre LUMARET

*Université Paul Valéry, Laboratoire de Zoogéographie,
B.P. 5043, 34032 Montpellier Cedex (France)*

ABSTRACT

The biogeographic study of the distribution of 103 species of dung beetles has been carried out on two complementary aspects : ecology and history.

This study has been realized in the French Mediterranean region, *sensu lato*, situated to the West of the Rhone river, on 74,600 km²

An analysis of physical and biological variables, accomplished with the method of mutual information, allowed to extract determining factors which govern the distribution. According to the species, the most conclusive ones are: temperature, humidity, soil texture, as well as the duration of summer dryness. This study shows that it is possible to fit the distribution to 10 original patterns, eight being of edaphic or climatic nature, the two other ones being explained with paleogeographic considerations.

INTRODUCTION

La répartition des organismes est très inégale à la surface de la Terre et l'étude de leur distribution fait l'objet de la Biogéographie. Cette étude porte sur les limites des aires de répartition, sur leurs origines et sur les mécanismes qui conduisent à leur constitution et à leur maintien.

Les distributions passées et actuelles ont souvent été expliquées par les tenants de la biogéographie historique comme étant une conséquence des modifications tectoniques considérables qui se sont produites au cours des âges géologiques et des mécanismes évolutifs propres à chaque espèce, sans qu'entre vraiment en ligne de compte l'écologie réelle des espèces. Les facteurs historiques permettent effectivement d'expliquer les répartitions d'un certain nombre d'espèces, à la lueur de tel ou tel fait paléogéographique ou paléoclimatique. Cependant, le plus souvent, cette distribution dépend d'abord de l'écologie précise de chaque espèce, de son potentiel propre d'expansion et de sa place dans une niche écologique et ce n'est qu'ensuite que doivent être considérés les facteurs aléatoires de la dispersion (PAULIAN, 1961). Les véritables limites de distribution de chaque espèce rejoignent par ce biais le concept de la niche écologique multidimensionnelle (ROTRAMEL, 1973), tel qu'il a été conçu par HUTCHINSON (1958) et complété et modifié par MAC ARTHUR (1958) et WHITTAKER *et al.* (1973).

Cette approche écologique des répartitions, qui s'est développée sous l'impulsion de DAHL (1921, 1923) et de HESSE (1924) ne se contente plus de présenter le tableau des migrations et des peuplements d'un phylum, mais elle se propose d'éclairer les mécanismes de la constitution des écosystèmes (PAULIAN, *loc. cit.*).

Si on arrive à définir pour chaque espèce les limites exactes de sa niche écologique, prise selon une conception à n dimensions, on s'aperçoit alors que la compétition interspécifique empêche les espèces de niches confluentes de coexister indéfiniment; ainsi la superposition exacte d'espèces de mêmes exigences n'est conceptuellement possible qu'en équilibre métastable, et la moindre modification d'une de ses composantes entraînera une rupture de cet équilibre. L'aire biogéographique d'une espèce, considérée sous son aspect écologique, apparaît donc devoir être maintenue par les interactions continues entre de nombreuses variables écologiques et c'est dans ce sens qu'il faut, à notre avis, interpréter les travaux de HESSE, ALLEE et SCHMIDT (1937) et ceux de DANSEREAU (1957) pour lesquels l'aire de distribution d'une espèce constitue sa réponse momentanée aux contraintes du milieu.

Jusqu'à présent l'analyse de ces contraintes a surtout été envisagée dans des régions aux gradients écologiques très brutaux (îles, hautes montagnes...) dont certains seuils ne peuvent être dépassés par les espèces étudiées (HENNIG, 1966; MAC ARTHUR et WILSON, 1967) et ceci parce que peu de relevés sont nécessaires pour définir les limites atteintes par les organismes. Des études de ce genre effectuées sur un vaste territoire où l'intensité des facteurs écologiques varie insensiblement sont plus rares car il est alors nécessaire

de disposer d'un très grand nombre de stations de référence. Cette approche est toutefois fort possible à condition de bien choisir la zone d'étude et le groupe taxonomique qui servira de réactif biologique aux modifications du milieu.

La région méditerranéenne française *sensu lato* située à l'ouest du Rhône constitue à cet égard une zone d'étude privilégiée car elle est formée d'un ensemble d'éléments contrastés, aussi bien du point de vue climatique que géologique ou structural. Il est en effet absolument nécessaire d'étudier une région suffisamment diversifiée pour pouvoir établir avec précision, grâce à un nombre raisonnable de stations de prélèvements, les limites de distribution de chaque espèce le long des plus subtils gradients écologiques. En travaillant ensuite très finement aux limites des aires de répartition, on peut définir pour chaque espèce un ou plusieurs facteurs limitants qui peuvent ensuite être replacés dans un contexte plus général.

L'originalité de cette région réside également dans le fait qu'elle représente un carrefour où se retrouvent des espèces d'origines très diverses, ibériques, italiennes, méditerranéennes, médio-européennes et nordiques.

Le groupe des Coléoptères Scarabéides coprophages a été choisi comme support biologique d'une étude écologique des répartitions pour plusieurs raisons. Tout d'abord il s'agit d'un groupe dont la taxonomie est relativement bien connue et dont les dimensions sont assez limitées (une centaine d'espèces). Il présente en outre une unité dans la biologie des espèces, la coprophagie, ce qui amène à unifier les méthodes de prospection et permet une comparaison utile des résultats. Enfin des travaux préliminaires nous avaient montré que ces insectes semblaient réagir de façon significative à différentes intensités des variables du milieu.

Dans cet exposé nous développerons uniquement les problèmes méthodologiques et certains aspects du traitement des données amenant à définir des modèles cartographiques des répartitions. Dans un travail ultérieur, nous analyserons l'aspect synécologique des répartitions et proposerons un découpage biogéographique régional du sud de la France (LUMARET, à paraître).

I. — RÉGION ÉTUDIÉE

1) *Délimitation de la région*

Au carrefour des influences méditerranéennes, continentales et montagnardes, la région prospectée représente une surface

approximative de 74 600 km². Très hétérogène, elle recouvre partiellement les bassins hydrographiques de la Loire au nord-est, de la Garonne à l'ouest, du Sègre au sud-ouest (versant espagnol des Pyrénées), et totalement ceux de plusieurs petits fleuves côtiers au sud-est. Ces fleuves arrosent de grandes régions naturelles, pour la plupart entièrement incluses dans les limites de notre étude et qui sont (Fig. 1) :

— au nord, le 45° parallèle;

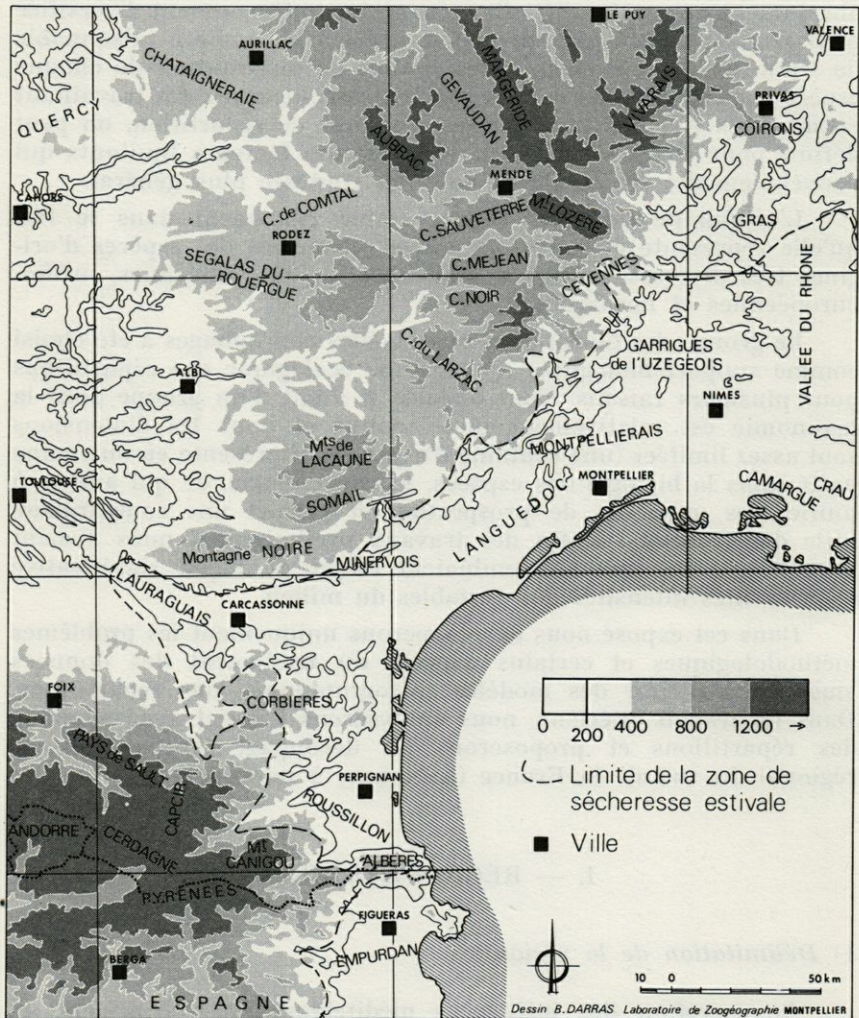


FIG. 1. — Région étudiée.

- à l'est, la vallée du Rhône;
- à l'ouest, un axe qui passe par Cahors, Toulouse et l'Andorre;
- au sud, les contreforts espagnols des Pyrénées orientales, c'est-à-dire l'extrême nord de la Catalogne espagnole.

Toute la partie sud-est de la zone prospectée est bordée par la mer Méditerranée.

On distingue, dans les limites définies précédemment, plusieurs grandes entités géographiques disposées d'une manière concentrique et qui correspondent, en allant de la mer vers l'intérieur, aux plaines littorales, aux régions des garrigues, aux piémonts et enfin aux montagnes. Vers le nord-ouest, par gradins successifs, on repasse des montagnes à la plaine.

2) *Géologie*

D'un point de vue géologique la diversité est extrême. Au nord, au centre et au sud prédominent des formations cristallines et métamorphiques qui constituent les prolongements méridionaux du Massif Central, de la Montagne Noire et d'une partie des Pyrénées. En bordure de ces massifs des formations calcaires (causses et garrigues) contribuent à donner à la façade méditerranéenne sa physionomie très particulière, tandis qu'on rencontre en de nombreux endroits des formations tertiaires (surtout dans l'Ouest) et quaternaires souvent densément occupées par des cultures (plaines de remblaiement du Roussillon, du Languedoc et de la basse vallée du Rhône).

3) *Climat*

La situation, l'étendue et la diversité morphologique de l'ensemble de cette région impliquent l'intrication de plusieurs types de climats, avec des zones de transition plus ou moins larges. Le climat méditerranéen typique, tel que l'a défini EMBERGER (1942), « caractérisé par des saisons thermiques nettement tranchées et à pluviosité concentrée sur la saison froide », avec une période plus ou moins longue de sécheresse estivale, est difficile à mettre vraiment en évidence. En effet, les bords de la Méditerranée ne sont pas soumis à un climat unique, mais à plusieurs climats dont certains constituent des formes de transition vers les climats océaniques et continentaux voisins (THIEBAUT, 1974).

L'influence méditerranéenne s'exerce essentiellement sur la façade sud et remonte facilement vers le nord, à travers la vallée

du Rhône, et vers l'ouest en direction du Lauraguais. A l'opposé, la façade ouest subit directement les influences atlantiques qui se font sentir jusqu'en Margeride au nord, à 400 kilomètres de l'océan, favorisées par la dominance des vents d'Ouest (CARLES, 1957).

La présence de massifs montagneux importants au centre et au nord d'une part, au sud d'autre part, entraîne du fait de l'altitude une modification du climat qui devient plus ou moins continental ou montagnard selon les cas. Toutes les transitions sont possibles entre ces diverses influences.

Il convient de souligner ici l'existence d'une zone de sécheresse estivale qui affecte toute la façade méditerranéenne, mais qu'il est difficile de cerner, aussi bien en intensité qu'en étendue, compte-tenu de la multiplicité des méthodes qui peuvent être utilisées pour la définir et de la densité très irrégulière des stations météorologiques.

Toutefois si la réalisation de diagrammes ombrothermiques de BAGNOULS et GAUSSEN (1953) peut en donner une idée approchée (ANDRÉ, 1975), la relation $P < 2 T$, critiquée par GIACOBBE (1959), est insuffisante car l'évaporation n'augmente pas tant avec la température moyenne qu'avec la température maximale. THIEBAUT (1974) souligne à ce propos que l'augmentation de la température peut s'accompagner d'une élévation de l'humidité de l'air, en particulier sur la frange littorale à proximité des étangs de bord de mer, et qu'elle a pour conséquence un ralentissement de l'évaporation. Toutefois, malgré les imperfections de cette méthode et les réserves qu'on peut y apporter, la réalisation d'une carte de durée de sécheresse montre que celle-ci affecte particulièrement le littoral, et qu'elle diminue en intensité et en durée dans l'arrière-pays. Vers l'ouest, au-delà du seuil de Naurouze, elle disparaît (Fig. 1). Les limites de cette zone de sécheresse correspondent globalement à celles tracées par J.-L. VERNET et Ph. VERNET (1966) à partir du calcul de l'indice bioclimatique I^* proposé par J.-L. VERNET (1965).

$$* \quad I = 100 \times \frac{H - h}{P} \times \frac{Me}{Pe}$$

où H = hauteur d'eau de la saison la plus pluvieuse, en mm ;

h = hauteur d'eau de la saison la moins pluvieuse, en mm ;

P = précipitations totales annuelles, en mm ;

Pe = précipitations estivales, en mm ;

Me = moyenne des températures maximales de l'été, en degrés centigrades. Le climat méditerranéen est caractérisé par $I < -3$; dans le cas du climat océanique $0 > I > -2$.

4) *Végétation*

L'analyse des cartes de la végétation montre qu'une flore riche et variée s'est mise en place sur ce territoire, favorisée par la diversité des climats et des sols. Les groupements dégradés ou à forte influence anthropique dominant surtout en plaine; ils ont pour conséquence une ouverture souvent importante des biotopes qui est favorable à l'implantation des Scarabéides coprophages.

II. — LES SCARABÉIDES COPROPHAGES DU SUD DE LA FRANCE

A. ECHANTILLONNAGE ET RÉSULTATS

1) *Introduction*

L'extrême hétérogénéité du territoire choisi pour cette étude biogéographique amène plusieurs commentaires. La multiplicité des combinaisons entre les facteurs écologiques entraîne un tri dans la distribution des espèces et de ce fait il est relativement aisé de sélectionner des facteurs limitants; la diversité des paysages implique nécessairement l'établissement d'un réseau très serré de stations de relevés de façon à cerner avec précision les distributions; enfin la coprophagie des Insectes recherchés amène des contraintes méthodologiques particulières à l'étude de ce groupe de Scarabéides.

2) *Biologie sommaire des Scarabéides coprophages et contraintes méthodologiques*

L'éthologie des Scarabaeoidea diffère considérablement selon les familles. Les espèces coprophages constituent du point de vue biologique et taxonomique un groupe relativement homogène, bien que quelques espèces se situent à la limite entre la coprophagie et la saprophagie: elles vivent le plus souvent dans les fumiers et les matériaux en décomposition et ne sont qu'occasionnellement attirées par les excréments. Toutefois, si elles doivent être prises en compte dans une étude sur les coprophages, les données qui seront recueillies à leur sujet resteront fragmentaires.

Les principales contraintes d'une telle étude biogéographique sont les suivantes:

— nécessité de trouver des excréments;

- âge et nature des excréments;
- comportement des bousiers;
- saison des relevés.

La nécessité de trouver des excréments dans une station au moment exact où s'effectue le relevé ne pose pas de problème particulier dans les zones densément pâturées. Par contre il s'agit d'un problème majeur dès que l'on prospecte des régions à forte dominance agricole (surtout des zones de vignobles) ou au contraire très peu exploitées par l'homme ou même abandonnées. La découverte d'un excrément attractif s'avère alors très aléatoire et on devra y suppléer en piégeant intensément par dépôt de crottin frais (cheval, mouton...), ceci de façon à conserver une densité de stations satisfaisante.

Une deuxième contrainte qu'il faut lever a trait aux excréments eux-mêmes qui évoluent rapidement (LUMARET, 1975) et qui souvent ne sont attractifs que dans les quelques heures ou jours qui suivent leur dépôt (FINNÉ et DESIÈRE, 1971). Cela contribue ainsi à augmenter au niveau de chaque station le temps de prospection nécessaire pour trouver des excréments d'âge requis. Par ailleurs, selon leur origine, leur attractivité est assez sélective et on doit en conséquence rechercher simultanément des excréments différents (principalement cheval, vache, mouton et homme) de façon à obtenir un spectre faunistique satisfaisant pour la station retenue.

Le comportement différentiel des Bousiers face à l'excrément complique légèrement le problème. Les uns se nourrissent sur place et se capturent soit dans l'excrément, soit dans les terriers creusés immédiatement au-dessous. Par contre certains (Sisyphini, Scarabaeini, Gymnopleurini...) détachent une parcelle d'excrément et l'emportent par roulage pour l'enfouir à une distance plus ou moins grande. Ces espèces diurnes sont beaucoup plus difficiles à échantillonner car on doit les surprendre en pleine activité à proximité immédiate des excréments et lors de conditions météorologiques favorables.

Enfin la saison importe également (cas des espèces à sorties uniquement estivale ou hivernale), d'où l'utilité d'effectuer à des moments différents de l'année plusieurs relevés consécutifs dans les mêmes stations de façon à en récolter toute la faune.

3) *Echantillonnage des stations*

Le choix de la maille sur laquelle doit être établi l'échantillonnage des stations est fondamental car il doit tenir compte à la

fois de la diversité de la région à prospecter et des contraintes biologiques imposées par le groupe étudié.

Un prééchantillonnage s'est révélé nécessaire et a été établi sur la base du découpage du Languedoc et du Roussillon en secteurs et régions écologiques dont les limites ont été définies par des phytécologues (*in* Atlas du Languedoc-Roussillon, 1965) selon la méthode préconisée par GODRON (1963). Ces limites résultent de la confrontation de 4 types de documents cartographiques : géologiques, hypsométriques, pluviométriques et botaniques (cartes des étages et des séries de végétation). Lorsque la superposition des 4 documents de base fait apparaître la coïncidence des limites entre 3 ou 4 thèmes, celles-ci isolent des régions écologiques subdivisées ensuite en secteurs écologiques.

Il s'avère à l'usage que la taille des régions écologiques, leurs intrications et les axes de pénétration utilisables obligent à retenir une station de relevé chaque 10 km, selon un quadrillage à définir. Nous avons été ainsi conduit à adopter le quadrillage myriamétrique U.T.M. (Mercator Transverse Universal) qui est surimposé aux éditions dites militaires des cartes géographiques françaises au 1 / 50 000 et 1 / 100 000 utilisées sur le terrain (Fig. 2). Nous ne reviendrons pas sur l'utilisation d'un tel quadrillage, très pratique dans une région dénuée de zones de compensation, et dont les caractéristiques ont été détaillées par GASPARD (1971).

Toutefois, lorsque les unités cartographiques sont d'une taille comparable, ou presque, à celle de la maille utilisée (une forêt, un massif montagneux, un bassin versant...), il devient nécessaire d'augmenter la densité des stations pour tenir compte des gradients très forts des principales variables écologiques échantillonnées.

A partir des résultats du prééchantillonnage et des premières indications sur la répartition et la phénologie des espèces, on procède au tracé définitif des transects d'échantillonnage dont l'orientation, la longueur et la fréquence des passages sont choisis en conséquence.

4) *Prospection et relevé des variables écologiques*

Chacune des stations retenues correspond à une zone homogène bien délimitée appartenant à une formation végétale, un stade d'évolution ou un faciès caractéristiques du secteur écologique traversé.

Il est fondamental au niveau de la prospection de recueillir le maximum d'informations sur toutes les variables écologiques susceptibles d'agir sur la répartition spatiale des Scarabéides. Celles-ci sont transcrites sur des feuilles standard de relevés dont

Le nombre de variables que l'on peut relever sur le terrain est quasiment illimité, et c'est en fait la connaissance du groupe taxonomique étudié qui guide le choix de celles que l'on va retenir, sans qu'à ce niveau de perception ne soient faites d'hypothèses sur l'importance de leur action. Les principales variables retenues sont d'ordre hypsométrique, climatique (température, pluviosité, sécheresse...), édaphique (nature de la roche, tassement, humidité...), topographique (pente...), botanique (principales essences, étages de végétation...) et physionomique (ouverture de la station...). Sont notées également la date du relevé, les conditions climatiques du moment, la nature de l'excrément...

1 026 relevés ont été ainsi réalisés dans 731 stations.

5) *Espèces récoltées*

La détermination de plus de 50 000 Scarabées a permis de recenser 103 espèces coprophages, chiffre à rapprocher des 112 espèces dénombrées en faisant la synthèse des divers catalogues de Coléoptères du sud de la France (CAILLOL, 1908; MAYET, 1904-1908; GAVOY, 1905; DAJOZ, 1965; THEROND, 1975).

Ces espèces sont les suivantes :

Famille des TROGIDAE

Gen. *Trox* Fabricius, 1775

Trox perlatus (Geoff.), 1762

Trox hispidus (Pontopp.), 1763

Famille des GEOTRUPIDAE

Gen. *Typhoeus* Leach, 1815

Typhoeus typhoeus (L.), 1758

Gen. *Geotrupes* Latreille, 1796

G. (Geotrupes) mutator Marsh., 1802

G. (Geotrupes) niger Marsh., 1802

G. (Geotrupes) spiniger Marsh., 1802

G. (Geotrupes) stercorarius (L.), 1758

G. (Anoplotrupes) stercorosus (Scriba), 1791

G. (Trypocopris) vernalis (L.), 1758

G. (Trypocopris) pyrenaicus Charp., 1925

Gen. *Thorectes* Mulsant, 1842

Thorectes albarracinus Wagner, 1928

Famille des SCARABAEIDAE

- Gen. *Scarabaeus* Linné, 1758
Scarabaeus typhon Fischer, 1823
Scarabaeus semipunctatus L., 1792
Scarabaeus laticollis L., 1767
- Gen. *Gymnopleurus* Illiger, 1803
Gymnopleurus sturmi M'L, 1821
Gymnopleurus coriarius (Herbst), 1789
- Gen. *Sisyphus* Latreille, 1807
Sisyphus schaefferi (L.), 1758
- Gen. *Copris* Geoffroy, 1762
Copris lunaris (L.), 1758
Copris umbilicatus Ab. de P., 1901
Copris hispanus (L.), 1764
- Gen. *Bubas* Mulsant, 1842
Bubas bison (L.), 1767
Bubas bubalus (Ol.), 1811
- Gen. *Euoniticellus* Janssens, 1953
Euoniticellus fulvus (Goeze), 1777
Euoniticellus pallipes (F.), 1781
- Gen. *Caccobius* C.G. Thomson, 1863
Caccobius (s.str.) schreberi (L.), 1767
- Gen. *Onthophagus* Latreille, 1802
Onthophagus (Euonthophagus) amyntas (Oliv.), 1789
Onthophagus (Euonthophagus) gibbosus (Scriba), 1790
Onthophagus (s.str.) punctatus Ill., 1803
Onthophagus (s.str.) illyricus (Scop.), 1763
Onthophagus (s.str.) taurus (Schreb.), 1759
Onthophagus (s.str.) nutans Fabricius, 1787
Onthophagus (s.str.) ruficapillus Brullé, 1832
Onthophagus (s.str.) grossepunctatus Reitter, 1906
Onthophagus (s.str.) ovatus (L.), 1767
Onthophagus (s.str.) joannae Goljan, 1953
Onthophagus (s.str.) furcatus (F.), 1781
Onthophagus (s.str.) semicornis (Panz.), 1789
Onthophagus (s.str.) maki (Ill.), 1803
Onthophagus (s.str.) lemur (F.), 1781
Onthophagus (s.str.) vacca (L.), 1767
Onthophagus (s.str.) nuchicornis (L.), 1758
Onthophagus (s.str.) coenobita (Herbst), 1783
Onthophagus (s.str.) fracticornis (Preysl.), 1790
Onthophagus (s.str.) similis (Scriba), 1790
Onthophagus (s.str.) opacicollis Orb., 1897

Famille des APHODIIDAE

- Gen. *Aphodius* Illiger, 1798
Aphodius (*Colobopterus*) *erraticus* (L.), 1758
Aphodius (*Colobopterus*) *subterraneus* (L.), 1758
Aphodius (*Colobopterus*) *scrutator* (Herbst), 1789
Aphodius (*Otophorus*) *fossor* (L.), 1758
Aphodius (*Otophorus*) *haemorrhoidalis* (L.), 1758
Aphodius (*Ammoecius*) *brevis* Er., 1948
Aphodius (*Ammoecius*) *elevatus* Ol. 1789
Aphodius (*Ammoecius*) *frigidus* Bris., 1866
Aphodius (*Plagiogonus*) *putridus* (Fourcr.), 1785
Aphodius (*Acrossus*) *luridus* (F.), 1775
Aphodius (*Acrossus*) *depressus* (Kug.), 1792
Aphodius (*Acrossus*) *rufipes* (L.), 1758
Aphodius (*Agolius*) *mixtus* Villa, 1833
Aphodius (*Biralus*) *satellitius* (Herbst), 1789
Aphodius (*Emadus*) *quadriguttatus* (Herbst), 1783
Aphodius (*Emadus*) *quadrinaculatus* (L.), 1761
Aphodius (*Emadus*) *biguttatus* Germ., 1824
Aphodius (*Volinus*) *equestris* Panzer, 1798
Aphodius (*Volinus*) *tessulatus* (Payk), 1798
Aphodius (*Volinus*) *distinctus* (Müll.), 1776
Aphodius (*Nimbus*) *obliteratus* Panz., 1823
Aphodius (*Nimbus*) *affinis* Panz., 1823
Aphodius (*Nimbus*) *contaminatus* (Herbst), 1783
Aphodius (*Melinopterus*) *prodromus* (Brahm), 1790
Aphodius (*Melinopterus*) *sphacelatus* (Panz.), 1798
Aphodius (*Melinopterus*) *reysi* Reitter, 1892
Aphodius (*Melinopterus*) *tingens* Reitter, 1892
Aphodius (*Melinopterus*) *consputus* Creutz., 1799
Aphodius (*Nobius*) *bonnairei* Reitter, 1892
Aphodius (*Amidorus*) *obscurus* (F.), 1792
Aphodius (*Amidorus*) *thermicola* Sturm, 1800
Aphodius (*Amidorus*) *porcus* (F.), 1792
Aphodius (*Trichonotulus*) *scrofa* (F.), 1787
Aphodius (*Mecynodes*) *striatulus* Waltl., 1835
Aphodius (*Esymus*) *merdarius* (F.), 1775
Aphodius (*Orodalus*) *pusillus* (Herbst), 1789
Aphodius (*Orodalus*) *coenosus* (Panz.), 1798
Aphodius (*Orodalus*) *paracoenosus* Balth. et Hrub., 1960
Aphodius (*s.str.*) *fimetarius* (L.), 1758
Aphodius (*s.str.*) *vaccinarius* Herbst, 1789
Aphodius (*s.str.*) *scybalarius* (F.), 1781

- Aphodius (Agrilinus) ater* (De Geer), 1774
Aphodius (Agrilinus) borealis Gyll., 1827
Aphodius (Agrilinus) constans Duft., 1805
Aphodius (Agrilinus) tenellus Say, 1823
Aphodius (Bodilus) lugens Creutz., 1799
Aphodius (Bodilus) rufescens Fabricius, 1801
Aphodius (Bodilus) immundus Creutz, 1799
Aphodius (Bodilus) ictericus (Laich.), 1781
Aphodius (Bodilus) ghardimaouensis Balth., 1929
Aphodius (Oromus) alpinus (Scop.), 1763
Aphodius (Oromus) corvinus Er., 1848
Aphodius (Nialus) varians Duft., 1805
Aphodius (Nialus) sturmi Har., 1870
Aphodius (Nialus) lividus (Ol.), 1789
Aphodius (Calamosternus) granarius (L.), 1767
- Gen. *Pleurophorus* Mulsant, 1842
 Pleurophorus caesus (Creutzer), 1796
- Gen. *Oxyomus* Stephens, 1839
 Oxyomus silvestris (Scop.), 1763

B. ANALYSE DES FACTEURS DE RÉPARTITION

1) Introduction

Le problème à résoudre consiste, dans le cadre d'une étude d'écologie causale, à déceler les variables physiques actives qui contribuent à définir les limites des aires de répartition potentielle des espèces.

Chaque excrément constitue en lui-même une unité écologique remarquable (MOHR, 1943) caractérisée par des conditions micro-climatiques et biochimiques particulières (LANDIN B.O., 1961; LANDIN J., 1967; LUMARET, 1975) et par une faune spécifique, riche, variée et particulièrement dynamique (HANSKI et KOSKELA, 1977). Les communautés qui s'installent dans les excréments sont très instables car les excréments évoluent vite (LUMARET, 1975); les espèces s'y succèdent avec rapidité, leur renouvellement s'effectuant de proche en proche à partir d'excréments dont le degré de maturation est différent. D'un jour à l'autre, dans un excrément donné, le nombre d'espèces, et même d'individus pour une espèce, pourra varier du simple au décuple. Aussi n'est-il pas envisageable dans le cadre d'un travail de prospection tel que celui-ci de retenir de façon satisfaisante les données quantitatives relatives au nombre d'individus capturés pour chaque espèce dans une station donnée.

On ne peut donc utiliser, en ce qui concerne les espèces, que des données d'ordre qualitatif (présence-absence), ce qui limite le choix d'une méthode d'analyse.

2) *Choix d'une méthode d'analyse*

Les données peuvent être schématiquement réparties en trois ensembles non indépendants : espèces observées, relevés et variables écologiques. On peut chercher à établir des relations entre ces trois ensembles en tenant compte de la valeur relative de chacune des données analysées et de la fiabilité des observations.

La méthode d'analyse que nous avons utilisée répond à ces critères et tolère l'utilisation de données qualitatives (présence-absence). Il s'agit de la méthode de l'information mutuelle et des profils écologiques, adaptée et mise au point par les phytoécologues (GODRON, 1968) pour définir les profils écologiques des espèces végétales et pour former des groupes écologiques, mais elle est également applicable aux espèces animales (ANDRÉ, 1975). C'est une méthode analytique non métrique qui fait appel aux probabilités ainsi qu'à des éléments simples de la théorie de l'information. Dans ses possibilités d'analyse elle rejoint par certains points la méthode de l'analyse factorielle des correspondances (ROMANE, 1972).

3) *Analyse des données par la méthode de l'information mutuelle et des profils écologiques*

a) *Variables du milieu et qualité de l'échantillonnage*

Une vingtaine de variables ont été relevées dans chaque station retenue lors de l'échantillonnage. Chacune de ces variables a été scindée en un certain nombre de classes K. Le profil écologique d'ensemble pour une variable L donne le nombre de relevés effectués dans chaque classe de cette variable (GODRON, 1965) :

$$NR = \sum_1^{NR} R(K)$$

où NR est le nombre total de relevés; R(K) est le nombre de relevés effectués dans la classe K; NK est le nombre de classes de la variable.

Les profils d'ensemble sont des distributions de fréquences absolues. En divisant celles-ci par le nombre total de relevés on obtient des fréquences relatives qui peuvent être assimilées aux probabilités de présence d'un relevé dans les classes des variables

étudiées. Si une variable a été bien échantillonnée les relevés sont équitablement répartis entre ses diverses classes; ces états sont alors équiprobables et l'indétermination est proportionnelle au logarithme du nombre d'états possibles du système considéré. Dans le cas de logarithmes de base 2 l'unité d'indétermination, le binon, correspond au cas de deux états équiprobables (alternative simple).

L'indétermination relative à une variable est exprimée par son entropie $\hat{H}(L)$ dont la valeur maximale $\hat{H}(L)_{\max}$ est atteinte lorsque cette variable a été échantillonnée au mieux, c'est-à-dire lorsqu'on a un nombre égal de relevés dans chaque classe.

$$H(L) = \sum_1^{NR} \frac{R(K)}{NR} \cdot \log_2 \frac{NR}{R(K)}$$

$$\text{et } \hat{H}(L)_{\max} = \log_2 NK$$

On peut ainsi, en calculant l'entropie relative à chaque variable et l'entropie maximale correspondante, connaître la valeur de l'échantillonnage réalisé et le corriger si nécessaire. Une valeur élevée du rapport $Q(L) = \hat{H}(L)/\hat{H}(L)_{\max}$ correspond à une bonne équitabilité de l'échantillonnage de la variable écologique considérée, tandis qu'une valeur faible correspond à une moins bonne équitabilité.

Le calcul réalisé a permis ainsi de sélectionner 14 facteurs écologiques relativement bien échantillonnés parmi la vingtaine qui ont été relevés (Tabl. I).

b) Relations entre les espèces et les variables du milieu

La distribution d'une espèce E dans les diverses classes d'une variable L est souvent fluctuante d'une classe à l'autre. Elle constitue son profil écologique. On peut calculer un indice de fréquence corrigée* FC qui tient compte à la fois de la distribution de l'espèce dans les diverses classes de la variable et de la fréquence de chacun des états possibles de la variable. Le calcul du profil écologique des fréquences corrigées permet, par un phénomène de compensation des valeurs qui pallie les défauts de l'échantillonnage, de déceler la similitude des réactions de plusieurs espèces à un même facteur, facilitant ainsi la constitution de groupes écologiques.

$$*FC(K) = \frac{U(K)}{R(K)} \bigg/ \frac{U(E)}{NR}$$

TABLEAU I

Entropies-variables observées et maximales des diverses variables retenues et qualité de l'échantillonnage.

VARIABLES DU MILIEU (L)	NOMBRE DE CLASSES NK	ENTROPIE-VARIABLE		QUALITÉ DE L'ECHANTILLONNAGE Q(L) = $\hat{H}(L)/\hat{H}(L)_{max}$.
		observée $\hat{H}(L)$	maximale $\hat{H}(L)_{max}$	
Altitude	18	3,7923	4,2479	0,8927
T° moyenne annuelle	11	3,2385	3,4594	0,9361
T° moyenne de janvier	9	2,9787	3,1699	0,9396
T° moyenne de juillet	7	2,5140	2,8073	0,8955
Précipitations	9	2,8436	3,1699	0,8970
Sécheresse annuelle	6	1,8097	2,5849	0,7001
Texture du sol	5	1,8384	2,3219	0,7917
Humidité du sol	8	2,7467	3,0000	0,9155
Tassement du sol	7	2,4534	2,8073	0,8739
Nature de la roche	10	2,9122	3,3219	0,8766
Pente de la station	7	2,0200	2,8073	0,7195
Ouverture de la station	7	2,4842	2,8073	0,8849
Mois du relevé	12	3,2068	3,5849	0,8945
Nature de l'excrément	14	2,5515	3,8073	0,6701

La quantité d'information, au sens proposé par ABRAMSON (1963), apportée par une espèce E relativement à une variable écologique L peut être estimée à partir de son profil écologique. Cette information mutuelle* I(L; E) mesure la corrélation entre L

$$I(L; E) = \sum_1^{NK} \frac{U(K)}{NR} \log_2 \frac{U(K)}{R(K)} \cdot \frac{NR}{U(E)} + \sum_1^{NK} \frac{V(K)}{NR} \log_2 \frac{V(K)}{R(K)} \cdot \frac{NR}{V(E)}$$

où

FC(K) est la fréquence corrigée de l'espèce E dans la classe K de la variable L ;

U(K) est le nombre de relevés dans l'état K de la variable L où l'espèce E est présente ;

$U(E) = \sum_1^{NK} U(K)$ est le nombre de relevés de la variable L où l'espèce E est présente ;

$V(E) = \sum_1^{NK} V(K)$ est le nombre de relevés de la variable L où l'espèce E est absente ;

$R(K) = \sum_1^{NK} U(K) + V(K)$ est le nombre total de relevés dans l'état K de la variable L ;

$NR = \sum_1^{NK} R(K)$ est le nombre total de relevés ;

NK est le nombre des états de la variable L.

et E puisqu'elle augmente d'autant plus que la présence ou l'absence de l'espèce E est corrélée aux états pris par la variable L.

On peut de la sorte classer pour chaque espèce les facteurs écologiques selon un ordre qui tient compte des valeurs décroissantes de l'information mutuelle.

Par exemple, dans le cas d'*Onthophagus coenobita* (Herbst) (Tab. II), la nature de l'excrément et l'ouverture de la station sont des facteurs beaucoup plus importants pour expliquer la présence de cette espèce dans un relevé que la texture du sol ou son humidité.

TABLEAU II

Information mutuelle entre *Onthophagus coenobita* (espèce Oc) et les facteurs L étudiés.

FACTEURS ÉCOLOGIQUES (L)	INFORMATION MUTUELLE \hat{I} (Oc ; L) POUR L'ESPECE Oc
Nature de l'excrément	0,1383
Ouverture de la station	0,0869
T° moyenne de janvier	0,0793
T° moyenne annuelle	0,0758
T° moyenne de juillet	0,0748
Altitude	0,0663
Sécheresse du climat	0,0651
Mois du relevé	0,0520
Nature de la roche	0,0379
Précipitations annuelles	0,0168
Tassement du sol	0,0148
Texture du sol	0,0064
Pente de la station	0,0052
Humidité du sol	0,0035

A l'opposé, pour une espèce comme *Scarabaeus semipunctatus* (F.), c'est la texture du sol ($\hat{I} = 0,1574$) et sa nature ($\hat{I} = 0,1066$) qui importent davantage que d'autres facteurs comme la pente ou l'humidité (respectivement $\hat{I} = 0,0072$ et $\hat{I} = 0,0290$).

Inversement, pour chaque facteur, les valeurs de l'information mutuelle permettent de classer l'ensemble des espèces selon leur réactivité décroissante. Ainsi, pour le sud de la France, les espèces

qui réagissent le mieux aux variations de l'altitude sont *Geotrupes stercorarius* (L.), *Onthophagus joannae* Goljan et *Onthophagus fracticornis* (Preysl.) (Tab. III).

TABLEAU III
Valeurs de l'information mutuelle \hat{I} (E; ALT)
entre les espèces E et l'altitude ALT.

ESPECES E	\hat{I} (E ; ALT)
<i>Geotrupes stercorarius</i>	0,1919
<i>Onthophagus joannae</i>	0,1804
<i>Onthophagus fracticornis</i>	0,1573
<i>Aphodius</i> (s. str.) <i>fimetarius</i>	0,1518
<i>Geotrupes stercorosus</i>	0,1260
<i>Onthophagus grossepunctatus</i>	0,1121
<i>Scarabaeus semipunctatus</i>	0,1038
<i>Onthophagus punctatus</i>	0,0985
<i>Aphodius</i> (<i>Orodalus</i>) <i>pusillus</i>	0,0849
<i>Aphodius</i> (<i>Acrossus</i>) <i>depressus</i>	0,0787

c) Activité comparée des diverses variables écologiques

Les valeurs de l'information mutuelle espèce-variable permettent de déterminer quels sont, parmi l'ensemble des facteurs analysés, ceux qui jouent un rôle important sur la distribution des espèces.

Le calcul effectué pour tous les facteurs et toutes les espèces montre que certaines sont peu sensibles à certains facteurs alors que d'autres en sont de bonnes indicatrices. C'est pourquoi nous avons retenu les 30 espèces ($N = 30$) qui apportent le plus d'information et comparé graphiquement cette information mutuelle moyenne \hat{H} moy. (N; L) à l'entropie-variable \hat{H} (L); on obtient une hiérarchisation de l'activité générale des facteurs et on peut de la sorte choisir ceux pour lesquels il serait souhaitable d'améliorer l'échantillonnage.

Sur ce graphique (Fig. 3) les facteurs bien échantillonnés sont situés vers la partie droite, tandis que ceux qui le sont moins bien sont dans la partie gauche; les facteurs les plus actifs sont situés dans la partie supérieure tandis que ceux qui jouent un rôle

secondaire sont placés vers la partie inférieure. On note que l'altitude est bien échantillonnée et constitue la variable la plus active; qu'à même qualité d'échantillonnage, le facteur « sécheresse estivale » est beaucoup plus actif que le facteur « texture du sol ».

Il est intéressant de remarquer que les facteurs d'ordre mésologique sont beaucoup plus actifs que les facteurs stationnels; cela montre que globalement, au niveau régional, la répartition des espèces n'est que peu affectée par les conditions locales. Toutefois,

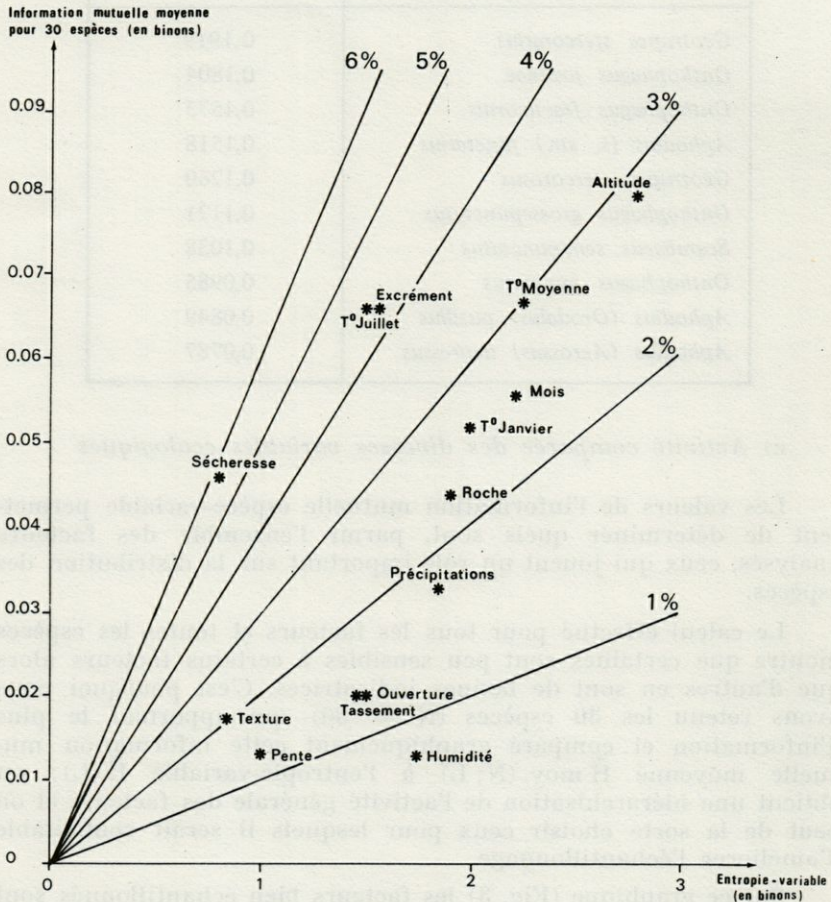


FIG. 3. — Relations entre l'information mutuelle moyenne $H_{\text{moy.}}(N; L)$ et l'entropie-variable $\hat{H}(L)$.

à grande échelle, les conditions édaphiques (par la nature du sol, sa texture, son humidité ou son pouvoir calorifique) modulent ensuite les répartitions individuelles qui, au niveau strictement stationnel, sont encore conditionnées par le degré d'ouverture du milieu.

C. DÉFINITION DE MODÈLES DE RÉPARTITION POUR LES SCARABÉIDES COPROPHAGES DU SUD DE LA FRANCE

L'utilisation de la méthode de l'information mutuelle complétée par les résultats des calculs des fréquences corrigées s'avère riche d'enseignements en biogéographie régionale car il est alors aisé de déceler les variables écologiques actives et leurs valeurs seuils. Il devient possible en particulier de tracer sur une carte les limites de zones potentiellement favorables pour chaque espèce et de définir de la sorte des modèles de distributions régionales (10 au total), regroupés en :

- distributions totales (espèces ubiquistes);
- distributions dues à des facteurs climatiques;
- distributions dues à la fois à des facteurs climatiques et des facteurs édaphiques;
- distributions dues à des facteurs édaphiques;
- distributions dues à des facteurs historiques.

1) *Les espèces ubiquistes* (Fig. 4).

Elles font preuve de peu d'exigences stationnelles et se retrouvent du niveau de la mer jusqu'en moyenne ou haute montagne. La présence dans un relevé d'*Onthophagus coenobita*, par exemple, est plus conditionnée par la présence d'excréments humains dans une station que par l'altitude, le degré d'ouverture ou la nature du substrat. De même *Aphodius (s. str.) fimetarius* (L.), qui est l'espèce la plus commune que l'on puisse recueillir, se trouve quasiment partout et dans tous les types d'excréments.

2) *Les distributions dues à des facteurs climatiques*

a) *Les espèces montagnardes* (Fig. 5)

Ces espèces se rencontrent ordinairement à partir de 800 m d'altitude et remontent souvent au-delà de 2 000 m. Parmi les Géotrupes par exemple, on trouve 3 espèces exclusivement montagnardes, *G. stercorarius* (L.), *G. stercorosus* (Scriba) et *G. pyrenaeus* (Charp.). Leur présence n'est significative qu'à partir de 800 m et

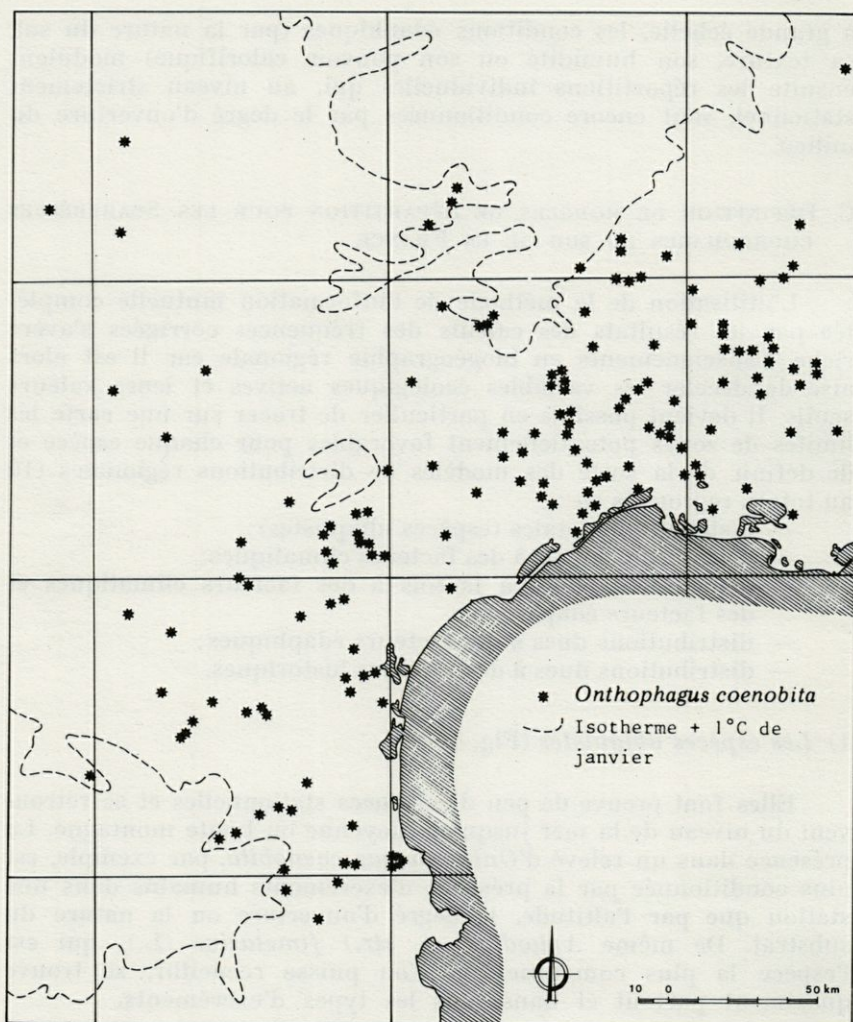


FIG. 4. — Répartition d'une espèce ubiquiste : *Onthophagus coenobita* (Hebst).

c'est cette isohypse que nous avons retenue pour délimiter leur aire de répartition optimale dans le sud de la France. Mais il est évident que l'altitude ne fait que traduire sur le terrain l'activité d'autres facteurs moins directement perceptibles au niveau stationnel, en particulier la température. En effet la plupart des espèces montagnardes de cette région se retrouvent en plaine à des latitudes

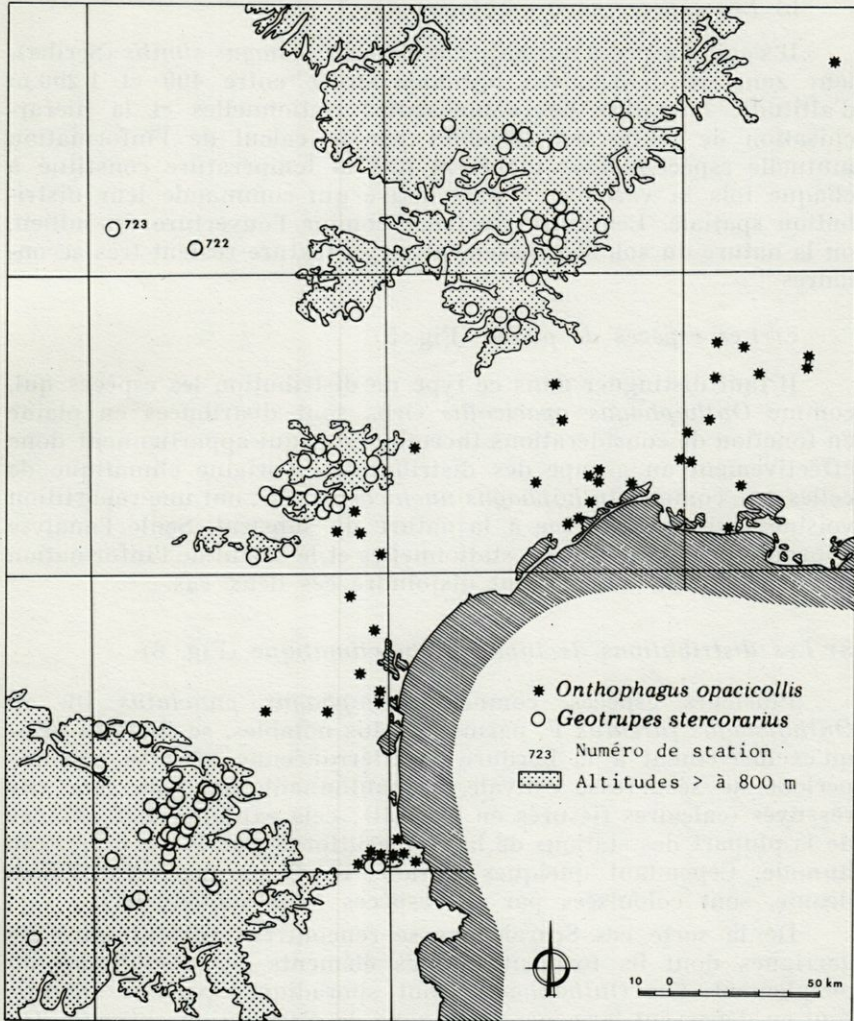


FIG. 5. — Exemples de distributions selon un gradient altitudinal : répartitions de *Geotrupes stercorarius* (L.) et d'*Onthophagus opacicollis* Orb.

plus élevées ou bien dans des stations méridionales particulièrement froides (cas des stations 722 et 723, très encaissées et situées respectivement à 680 et 360 m, mais où le microclimat reproduit les conditions thermiques de stations plus méridionales situées à des altitudes nettement supérieures).

b) *Les espèces semi-montagnardes*

Il s'agit d'espèces qui ont, comme *Onthophagus similis* (Scriba), leur zone de distribution optimale située entre 400 et 1 200 m d'altitude. L'analyse des composantes stationnelles et la hiérarchisation de toutes les variables par le calcul de l'information mutuelle espèce-facteur montrent que la température constitue à chaque fois la variable la plus active qui commande leur distribution spatiale. Les autres facteurs comme l'ouverture du milieu, ou la nature du sol, son tassement ou sa texture restent très secondaires.

c) *Les espèces de plaine* (Fig. 5)

Il faut distinguer dans ce type de distribution les espèces qui, comme *Onthophagus opacicollis* Orb., sont distribuées en plaine en fonction de considérations thermiques et qui appartiennent donc effectivement au groupe des distributions d'origine climatique de celles qui, comme *Onthophagus nuchicornis* (L.), ont une répartition voisine mais qui est due à la nature du substrat. Seule l'analyse approfondie des conditions stationnelles et le calcul de l'information mutuelle espèce-facteur peut disjoindre ces deux cas.

3) *Les distributions de type édapho-climatique* (Fig. 6)

Plusieurs espèces, comme *Onthophagus punctatus* Ill. ou *Onthophagus furcatus* F. parmi les plus notables, se limitent presque exclusivement à la bordure méditerranéenne affectée par une période de sécheresse estivale, se cantonnant aux sols secs vite ressuyés (calcaires fissurés en général); cela explique leur absence de la plupart des stations de la plaine littorale car le sol y est trop humide. Cependant quelques stations de Camargue, au sol bien drainé, sont colonisées par ces espèces (sols sablonneux).

De la sorte ces Scarabéides se rencontrent surtout dans les garrigues dont ils forment un des éléments caractéristiques du peuplement. Ces *Onthophagus* sont sporadiques partout ailleurs, tout en dépassant largement leur zone de distribution optimale. On les retrouve en particulier dans le Bassin parisien (cas d'*O. punctatus*) et en Allemagne (cas d'*O. furcatus*) mais dans ces régions ils se limitent presque toujours à des stations au sol sablonneux parce que celles-ci sont sèches et bien drainées. Ce sont ces caractères physiques du substrat, communs aux stations calcaires ou sablonneuses, qui permettent de comprendre la diffusion de ces Onthophages vers le Nord et qui expliquent les divergences apparentes entre nos observations et les données de la littérature (CAILLOL, 1904; PAULIAN, 1959).

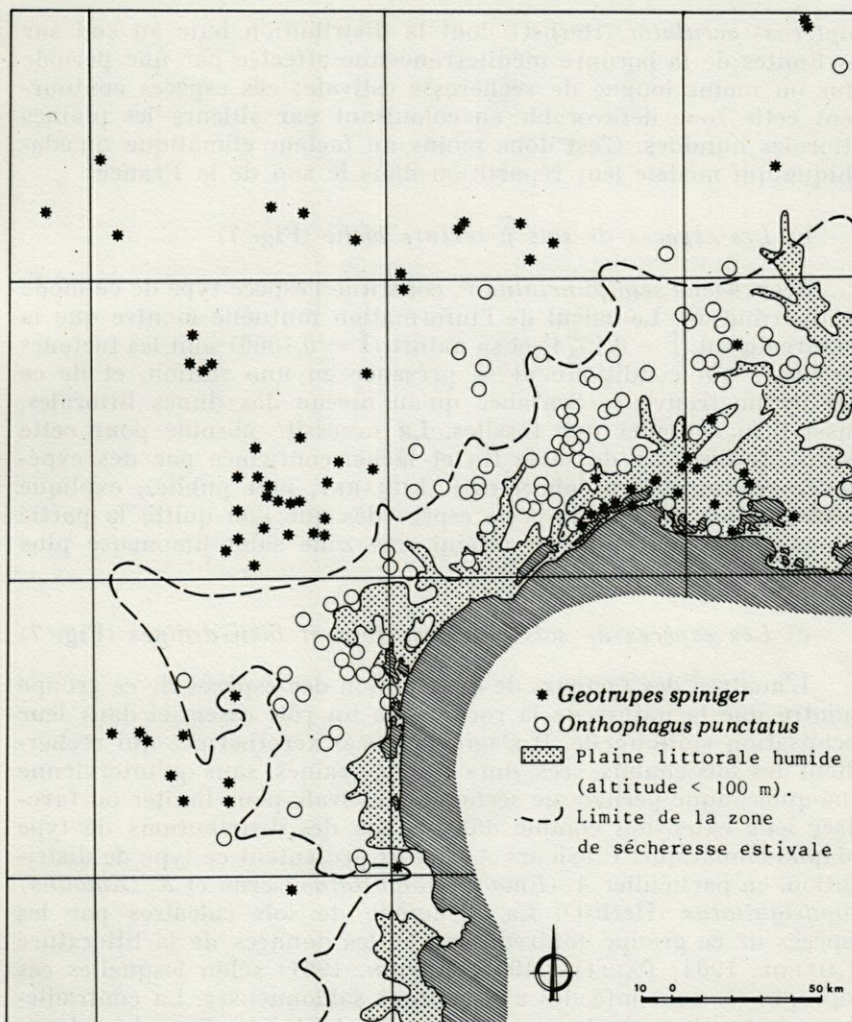


FIG. 6.— Exemples de distributions d'origine édaphique et édapho-climatique : répartitions de *Geotrupes spiniger* Marsh. et d'*Onthophagus punctatus* Ill.

4) Les distributions dues à des facteurs édaphiques

a) Les espèces de sols humides (Fig. 6)

La distribution de ces espèces est complémentaire de celle du groupe précédent. C'est le cas par exemple de *Geotrupes spiniger* Marsh., d'*Onthophagus ruficapillus* Brullé ou d'*Aphodius* (Colo-

bopterus) *scrutator* (Herbst) dont la distribution bute au sud sur les limites de la bordure méditerranéenne affectée par une période plus ou moins longue de sécheresse estivale; ces espèces contournent cette zone défavorable en colonisant par ailleurs les plaines littorales humides. C'est donc moins un facteur climatique qu'édaphique qui modèle leur répartition dans le sud de la France.

b) *Les espèces de sols à texture lâche* (Fig. 7)

Scarabaeus semipunctatus F. constitue l'espèce type de ce mode de distribution. Le calcul de l'information mutuelle montre que la texture du sol ($\hat{I} = 0,1574$) et sa nature ($\hat{I} = 0,1066$) sont les facteurs essentiels qui conditionnent sa présence en une station, et de ce fait on ne trouve ce Scarabée qu'au niveau des dunes littorales, aussi bien actuelles que fossiles. La nécessité absolue pour cette espèce de disposer de sable fin et lâche, confirmée par des expériences effectuées en laboratoire (LUMARET, non publié), explique la disparition brutale de cette espèce dès que l'on quitte la partie sableuse littorale et qu'on atteint une zone sablo-limoneuse plus humide.

c) *Les espèces de sols calcaires secs et bien drainés* (Fig. 7)

L'analyse des facteurs de distribution des espèces de ce groupe montre que la nature de la roche joue un rôle essentiel dans leur localisation stationnelle. Il s'agit d'espèces xérophiles qui recherchent des sols chauds, secs, durs et bien drainés, sans qu'intervienne une quelconque période de sécheresse estivale pour limiter ou favoriser leur extension comme dans le cas des distributions de type édapho-climatique. Plusieurs *Aphodius* présentent ce type de distribution, en particulier *A. (Emadus) biguttatus* Germ. et *A. (Emadus) quadriguttatus* (Herbst). La recherche de sols calcaires par les espèces de ce groupe contredit toutes les données de la littérature (CAILLOL, 1904; PAULIAN, 1959; LANDIN, 1961) selon lesquelles ces coprophages sont inféodés aux stations sablonneuses. La contradiction n'est qu'apparente car ce n'est pas tant la nature du sol qui importe que ses possibilités de drainage et d'échauffement rapides. Dans les régions où les formations calcaires sont absentes elles sont relayées par les sols sablonneux qui leur sont équivalents par le fait qu'ils sont très vite ressuyés après une chute de pluie.

5) *Les distributions dues à des facteurs historiques*

Quelques espèces présentent des distributions très précises dont les contours ne peuvent s'expliquer que par l'intervention de

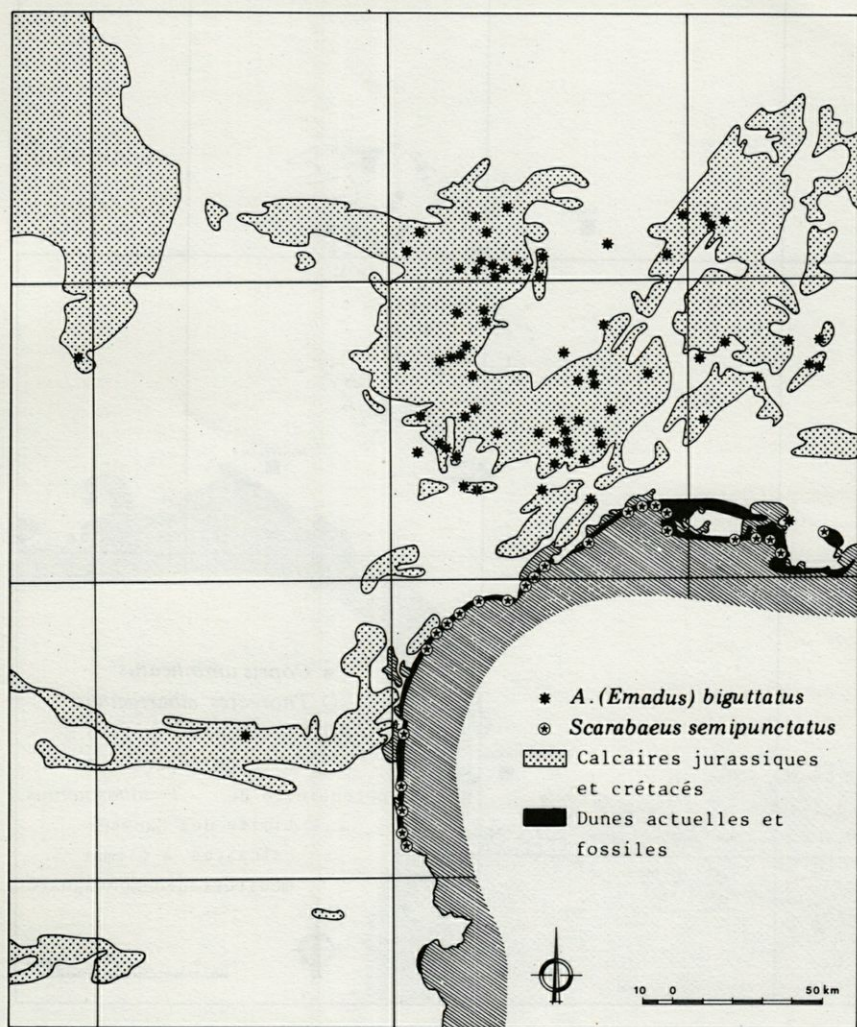


FIG. 7. — Exemples de distributions d'origine édaphique : cas des espèces de sols à texture lâche (*S. semipunctatus* F.) et des espèces de sols calcaires (*A. (Emadus) biguttatus* Germ.).

facteurs paléoclimatiques ou paléogéographiques. Leur extension actuelle ou leur maintien dans le sud de la France sont souvent subordonnés à des conditions édapho-climatiques particulières.

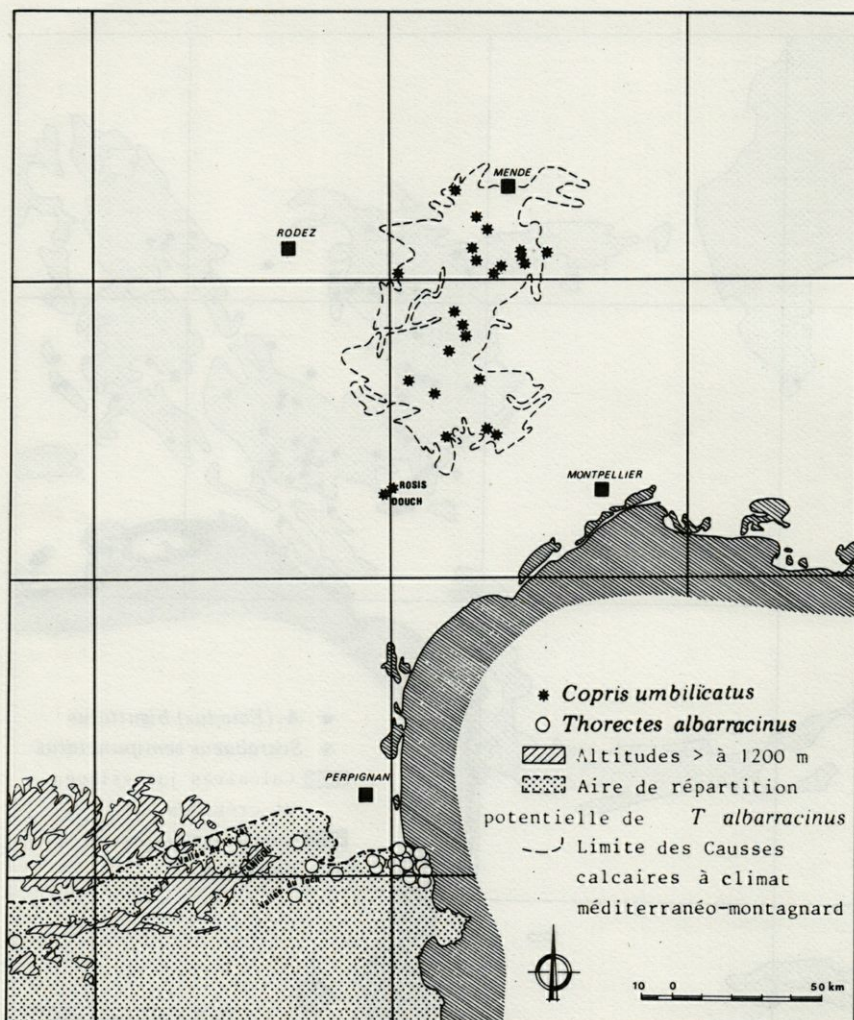


Fig. 8. — Distributions à contours d'origine historique : cas de *Copris umbilicatus* Ab. de P. et de *Thorectes albarracinus* Wagner.

a) Cas de *Copris umbilicatus* Ab. de P. (Fig. 8).

Le contour de la distribution de cette espèce tient compte de la conjonction d'un climat de type méditerranéo-montagnard s'exerçant sur un sol vite ressuyé. De la sorte ce *Copris* se trouve presque exclusivement confiné à la région des Grands Causses; il en déborde

légèrement vers le massif de l'Espinouse (région de Rosis et de Douch) au niveau d'une zone que nous considérons comme résiduelle de la migration est-ouest effectuée vraisemblablement par cette espèce au cours des périodes froides du Quaternaire (LUMARET, 1978).

L'étude des facteurs stationnels montre que la distribution de ce *Copris* est sous la dépendance de facteurs édaphiques (sols calcaires à échauffement rapide) et climatiques (températures hivernales basses, sécheresse estivale).

La disjonction de l'aire globale de répartition de ce *Copris* semble due au réchauffement climatique survenu à l'issue des glaciations quaternaires puisqu'en France on ne le retrouve que dans des stations analogues de la montagne Sainte-Victoire (Bouches-du-Rhône), du massif de la Sainte-Beaume et des plateaux calcaires des Alpes de Haute-Provence. Il est également présent par places de l'Italie à l'Albanie.

b) *Cas de Thorectes albarracinus Wagner* (Fig. 8)

Thorectes albarracinus Wagner est par de nombreux points une espèce originale, aussi bien par son comportement différent de celui des autres Géotrupes que par sa localisation en France (extrême sud des Pyrénées-orientales).

C'est essentiellement une espèce ibérique assez répandue en Espagne dans toutes les provinces orientales, des Pyrénées à la Sierra Nevada (BARAUD, 1965, 1968 et 1977).

Aptère, elle se déplace très peu et occupe des localités aussi diverses que les pelouses arides de la région de Banyuls-sur-Mer et que les hêtraies fraîches et humides de Valbonne et de la Massane. Aucun facteur écologique actuel ne paraît déterminant pour expliquer la concentration de ce *Thorectes* dans les Albères et son absence presque partout ailleurs, alors que beaucoup d'autres stations lui conviendraient. Sa fréquence très élevée dans ce massif et les contours de sa distribution actuelle en France nous amènent à la conclusion que ce ne sont pas tant les facteurs écologiques actuels que les conditions passées qui mènent à la situation observée. Nous pensons que *Thorectes albarracinus* a trouvé refuge dans les Albères lors des glaciations quaternaires et qu'après cette période cette espèce a entrepris une lente reconquête du terrain perdu selon un axe est-ouest, en remontant les vallées du Tech et de la Têt. Ce redéploiement actuel ne peut s'effectuer qu'extrêmement lentement car il s'agit d'une espèce aptère, très sédentaire et à faible fécondité, et cela expliquerait son absence de nombreuses stations potentielles.

Cette hypothèse conduit à admettre l'existence dans les Albères de refuges glaciaires occupés par les Scarabéides coprophages, et elle rejoint en cela les hypothèses d'un certain nombre de paléobotanistes (VAN CAMPO, 1969; JALUT, 1974). Notre hypothèse se fonde aussi sur l'arrangement très particulier de la faune de cette région (LUMARET, en préparation) où se mêlent intimement des espèces de zones montagnardes et méditerranéennes et où s'observent de nombreuses inversions dans leurs distributions altitudinales.

CONCLUSION

L'approche écologique des répartitions permet ainsi de tenir compte de nombreuses variables auxquelles les Scarabéides coprophages sont sensibles. La sélection de ces facteurs par la méthode de l'information mutuelle montre que la variété de leurs réponses tient compte de la diversité de la région étudiée et se traduit par des modèles de distribution très différents. Malgré les contraintes méthodologiques imposées par le choix de ces Insectes, il s'avère que ceux-ci constituent un matériel biologique intéressant dans le cadre d'une étude biogéographique régionale. La diversité de la région méditerranéenne, loin d'être un obstacle, permet au contraire de cerner avec précision les différents paramètres de leurs niches écologiques, à condition toutefois de disposer d'un nombre important de stations disposées selon une grille dont la maille tient compte de cette diversité.

Parmi les facteurs physiques la température, l'humidité du sol et sa texture sont particulièrement importants. La durée de la période de sécheresse estivale constitue pour un certain nombre d'espèces un facteur limitant si celle-ci n'est pas compensée par des conditions édaphiques favorables, rencontrées par exemple au niveau de la plaine littorale (humidité du sol).

L'ouverture de la station, son taux de couverture par la végétation et la hauteur des strates modifient également les distributions stationnelles. Dans certains secteurs la continuité du couvert végétal favorise la descente d'espèces de moyenne montagne vers les confins des garrigues (cas de *Copris lunaris* L. par exemple), tandis qu'au contraire on assiste ailleurs à la remontée de coprophages de basse ou moyenne altitude vers la montagne à l'occasion d'une ouverture des formations végétales, leur permettant ainsi de coloniser tous les endroits bien exposés.

L'étude des paramètres stationnels permet de la sorte de définir pour chaque espèce son aire de distribution potentielle que l'on peut ensuite confronter avec la répartition effective.

On peut détecter ainsi les irrégularités dans les distributions qui peuvent être dues soit à des conditions stationnelles particulières (cas de stations littorales sablonneuses pour *Onthophagus punctatus* par exemple) soit à des facteurs paléoclimatiques ou historiques (cas de *Copris umbilicatus* ou de *Thorectes albarracinus*).

Cette confrontation montre également que certaines espèces n'occupent pas toute leur aire potentielle de distribution. Une analyse détaillée permet souvent de constater que dans ces cas c'est parce qu'elles sont concurrencées par des espèces plus compétitives qui tendent à occuper leur niche aux limites de leur aire de distribution (cas de *Copris lunaris* qui élimine parfois *Copris umbilicatus*) ou parce que certaines conditions stationnelles ne sont plus remplies par suite de transformations anthropiques.

L'approche écologique des répartitions est, de ce point de vue, absolument complémentaire des études écologiques classiques, car la non-conformité des répartitions (ou les irrégularités constatées) par rapport aux modèles précis que nous avons définis, met souvent en valeur des situations qui amènent à des développements ultérieurs fructueux (étude des stratégies de compétition, d'adaptations stationnelles, mesure des largeurs de niche...).

RÉSUMÉ

L'étude biogéographique des répartitions des Scarabéides coprophages a été envisagée sous deux aspects complémentaires, écologiques et historiques.

Cette étude a été réalisée dans la région méditerranéenne française *sensu lato* située à l'ouest du Rhône, sur un territoire de 74 600 km² constitué d'éléments très contrastés, aussi bien du point de vue climatique que géologique ou structural. On peut ainsi distinguer trois grands domaines :

- la façade méditerranéenne, chaude et sèche;
- la bordure continentale et montagnarde, présentant un hiver rigoureux et un été chaud et sec;
- la façade atlantique, beaucoup plus humide.

Après un échantillonnage systématique effectué selon une grille de 10 × 10 km, 731 stations de prélèvements ont été retenues, dans lesquelles il a été procédé à 1 026 relevés indépendants.

Une analyse des variables physiques et biologiques a été effectuée par la méthode de l'information mutuelle et des profils écologiques de façon à définir les facteurs déterminants qui régissent la répartition de 103 espèces de Scarabéides coprophages.

Parmi ces facteurs, la température, l'humidité et la texture du sol et la durée de la période de sécheresse estivale permettent d'expliquer la répartition de la plupart des espèces. Nous avons été ainsi amené à définir 10 modèles de distribution régionale, dont 8 sont de nature climatique ou édaphique. Les deux autres modèles proposés concernent des distributions dont les contours ne peuvent être expliqués qu'en faisant appel à des données paléogéographiques ou paléoclimatiques précises.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAMSON, N., 1963. Information theory and coding. Mc Graw Hill éd., New-York, 201 p.
- ANDRÉ, J., 1975. Ecologie du Gastéropode terrestre *Cepaea nemoralis* Linné en Languedoc et en Roussillon. *Vie Milieu*, 25 (C) : 17-47.
- ATLAS DU LANGUEDOC-ROUSSILLON, 1969. Berger Levrault éd., Paris.
- BAGNOULS, F. et H. GAUSSEN, 1953. Saison sèche et indice xéothermique. Doc. cartes de productions végétales, sér. Généralités. Cartographie des limites écologiques. Article 8. E. Privat éd., Toulouse.
- BARAUD, J., 1965. Révision du sous-genre *Thorectes*. 1^{re} note. Les espèces ibériques. *Eos*, 41 : 181-198.
- BARAUD, J., 1968. Révision du sous-genre *Thorectes* (Col. Scarabaeidae). 4^e note. Sur une synonymie d'une espèce franco-espagnole. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 73 (7-8) : 195-196.
- BARAUD, J., 1977. Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe occidentale : Belgique, France, Grande-Bretagne, Italie, Péninsule ibérique. *suppl. Nouv. Rev. Entomol.*, 7 (3) : 1-352.
- CAILLOL, H., 1904 à 1908. Catalogue des Coléoptères de Provence. 2^e partie. *Ann. Soc. Sci. nat. Provence* : 359-456.
- CARLES, J., 1957. Notice détaillée de la feuille 59 : Le Puy de la carte de la végétation de la France au 1/200 000. C.N.R.S. éd., 40 p.
- DAHL, F., 1921 et 1923. Oekologische Tiergeographie. 2 tomes : 1-113 et 1-119. Iena.
- DAJOZ, R., 1965. Catalogue des Coléoptères de la forêt de la Massane. Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales. Suppl. 9, *Vie Milieu*, 15 (4) : 1-207. Masson et Cie éd., Paris.
- DANSEREAU, P., 1957. Biogeography : an ecological perspective. Ronald Press Co., New-York, 394 p.
- EMBERGER, L., 1942. Un projet de classification des climats du point de vue phytogéographique. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 77 (2) : 97-124.
- FINNÉ, D. et M. DESIÈRE, 1971. Etude synécologique des bouses de Bovidés. I. Evolution estivale de la biomasse des Coléoptères en fonction du vieillissement des bouses. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 8 (3) : 409-417.

- GASPAR, C., 1971. Les fourmis de la Famenne. I. Une étude zoogéographique. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **47** (20) : 1-116.
- GAVOY, L., 1905. Catalogue des Coléoptères de l'Aude. *Bull. Soc. Etud. scient. Aude*, suppl. 16.
- GIACOBBE, A., 1959. Nouvelles recherches écologiques sur l'aridité dans les pays de la Méditerranée occidentale. *Nat. monspeliensia.*, sér. Bot., **11** : 7-27.
- GODRON, M., 1963. Esquisse des régions naturelles du Maroc. 1 carte au 1/2 000 000. *Inst. Nat. Rech. Agron.*, Rabat, Maroc.
- GODRON, M., 1965. Les principaux types de profils écologiques. *C.N.R.S., C.E.P.E. Montpellier*, 8 p. ronéo.
- GODRON, M. 1968. Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale (recouvrement, information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques, échantillonnage). *Oecol. Plant.*, **3** : 185-212.
- GODRON, M. *et al.*, 1968. Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Principes et transcription sur cartes perforées. C.N.R.S. éd., Paris, 292 p.
- HANSKI, I et H. KOSKELA, 1977. Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia*, **28** : 203-231.
- HENNIG, N., 1966. The Diptera fauna of New Zealand as a problem in systematics and zoogeography. *Pac. Insects Monogr.*, **9** : 1-81.
- HESSE, R., 1924. Tiergeographie auf oekologischer Grundlage, Berlin.
- HESSE, R., W.C. ALLEE ET K.P. SCHMIDT, 1937. Ecological animal Geography. 2nd ed., 1951, 715 p. John Wiley and sons ed., New-York.
- HUTCHINSON, G.E., 1958. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, **22** : 415-427.
- JALUT, G., 1974. Evolution de la végétation et variations climatiques durant les quinze derniers millénaires dans l'extrémité orientale des Pyrénées. *Thèse doc., Univ. Toulouse*, A.O.C.N.R.S., n° 8190, 181 p. ronéo.
- LANDIN, B.O., 1961. Ecological studies on dung beetles. *Opusc. Entomol.*, suppl. **19** : 1-227.
- LANDIN, J., 1967. On the relationship between the microclimate in cow droppings and some species of *Sphaeridium* (Col. Hydrophilidae). *Opusc. Entomol.*, **32** (3) : 207-212.
- 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 Milieu*, **25** (2 C) : 267-282.
- LUMARET, J.P., 1978. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. *Thèse doc., Univ. Montpellier U.S.T.L.*, 254 p. ronéo.
- LUMARET, J.P. (en préparation). Biogéographie des Scarabéides coprophages du sud de la France. II. Analyse synécologique des répartitions. *Vie Milieu*.

- MAC ARTHUR, R.H., 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, **39** : 599-619.
- MAC ARTHUR, R.H. et E.O. WILSON, 1967. The theory of island biogeography. 1-203, Princeton Univ. Press, Princeton.
- MAYET, V., 1900 à 1904. Contribution à la faune entomologique des Pyrénées-Orientales (Coléoptères). Coléoptères des Albères. *Miscnea ent.*, **8** à **12**.
- MOHR, C.O., 1943. Cattle droppings as ecological units. *Ecol. Monogr.*, **13** : 275-309.
- PAULIAN, R. 1959. Coléoptères Scarabéides. *Faune Fr.*, **63** : 1-298, 2^e édit. P. Lechevalier éd., Paris.
- PAULIAN, R. 1961. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. *Faune Madagascar*, **13** : 1-481. *Publs Inst. Rech. scient.*, Tananarive.
- ROMANE, F., 1972. Applications à la phytoécologie de quelques méthodes d'analyse multivariable. Discussion sur des exemples pris dans les Basses Cévennes et les garrigues occidentales. *Thèse doc. ing., Montpellier*, 124 p. ronéo.
- ROTRAMEL, G.L., 1973. The development and application of the area concept in biogeography. *Syst. Zool.*, **22** (3) : 227-232.
- THÉRON, J., 1975. Catalogue des Coléoptères de la Camargue et du Gard. 1^{re} partie. *Mém. Soc. ét. Sci. nat. Nîmes*, **10** : 1-409.
- THIÉBAUT, B., 1974. Esquisse bioclimatique dans le département de l'Aude et les régions limitrophes. *Bull. Ecol.*, **5** (3) : 239-258.
- VAN CAMPO, M. 1969. Végétation würmienne en France. Données bibliographiques. Hypothèses. in : PONS, A. et al., 1969, Etudes françaises sur le Quaternaire, INQUA, *Bull. Ass. fr. Etude Quater.*, suppl., : 104-111.
- VERNET, J.L., 1965. Recherches géobotaniques sur les colonies de chênes verts (*Quercus ilex* L.) du bassin supérieur du Tarn. *Thèse doc. spéc., Montpellier*, 132 p. ronéo., 1 pl. h.t.
- VERNET, J.L. et P. VERNET, 1966. Sur un indice bioclimatique applicable aux climats de la France. *Nat. monspeliensia.*, sér. Bot., **17** : 253-262.
- WHITTAKER, R.H., S.A. LEVIN et R.B. ROOT, 1973. Niche, habitat and ecotope. *Am. Nat.*, **107** (955) : 321-338.

Reçu le 29 juin 1978