

LE PEUPLEMENT DE LA CORSE PAR LES SCARABEIDES COPROPHAGES EST-IL LE RESULTAT D'UNE COMPETITION INTERSPECIFIQUE ?

Pierre JAY-ROBERT (*), Jorge Miguel LOBO (**) & Jean-Pierre LUMARET (*)

(*) Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul Valéry, route de Mende, F - 34199 Montpellier cedex 5, France

(**) Museo Nacional de Ciencias Naturales - C.S.I.C., Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, c/ José Gutiérrez Abascal, 2, E - 28006 Madrid, Espagne

Mots-clés : bousiers, biogéographie, écologie, île, endémisme

Résumé. – Les bousiers, qui rassemblent les Scarabaeidae, les Aphodiinae et les Geotrupinae (Coleoptera : Scarabaeoidea), forment des communautés structurées par une étroite compétition. A partir des informations issues de la base de données de l'*Atlas des Coléoptères Scarabéides Laparosticti de France*, on a comparé le peuplement de la Corse et celui de la France continentale. On montre que la faune corse est moins riche que celle du continent et qu'elle présente un taux d'endémisme faible, limité aux espèces aptères. En outre, la plupart des espèces présentes en Corse sont euryèques et/ou très compétitives.

Abstract. – Does the populating of Corsica by dung beetles result from interspecific competition? – The dung beetles include Scarabaeidae, Aphodiinae and Geotrupinae (Coleoptera : Scarabaeoidea). These beetles constitute very well structured communities, under the control of a strong competition. Using the French dung beetle database, the faunas of Corsica and of the southern continental France were compared. The Corsican fauna is poorer than the continental one, with a low endemism rate, limited to the apterous species. Moreover, most of the species found in Corsica are generalist and/or very competitive.

Les peuplements insulaires ont une composition et une structure propres qui les différencient sensiblement des communautés continentales (BLONDEL, 1995). On observe en particulier que les espèces euryèques et/ou largement distribuées sont souvent les plus aptes à coloniser les îles. Cela a été montré de manière claire pour l'avifaune méditerranéenne par BLONDEL (1982). En outre, et bien que cela demeure difficile à vérifier expérimentalement, il semble que la compétition interspécifique soit plus intense dans les îles, qui présentent une moindre diversité d'habitats, que sur le continent. Parallèlement, les espèces les plus compétitives, et en particulier les stratégies de type K, apparaissent favorisées dans les peuplements insulaires (BLONDEL, 1995). Cette importance accrue de la compétition est l'un des fondements de la théorie dite des "cycles de taxons" (WILSON, 1961) qui stipule que les formes biologiques issues d'une différenciation insulaire sont extrêmement sensibles à l'arrivée de nouvelles espèces. En effet, comme la spécialisation des organismes insulaires s'accompagne d'une perte de leur résistance vis-à-vis des compétiteurs, des prédateurs ou des parasites, ces organismes se trouvent dans une impasse évolutive dont la dynamique dépend

directement de deux paramètres : d'une part de la fréquence des phénomènes migratoires, elle-même fonction de la distance île-continent et des capacités de dispersion des espèces considérées, et d'autre part de l'importance de la compétition écologique au sein du groupe étudié.

Les Coléoptères coprophages (Coleoptera : Scarabaeoidea) sont soumis à une très forte compétition trophique et forment des communautés extrêmement structurées (HANSKI, 1991a ; HANSKI & CAMBEFORT, 1991). Par ailleurs, la plupart des bousiers possèdent de grandes capacités de dispersion. Dans ces conditions, on peut penser — conformément aux principes rappelés précédemment — que l'endémisme insulaire doit être faible chez ces insectes. C'est ce que semble montrer une étude réalisée récemment par LUMARET et LOBO (1996). D'après ces auteurs, les espèces insulaires ne représentent que 6 des 213 Scarabaeoidea coprophages endémiques de la région paléarctique occidentale (2,8 %). A titre de comparaison, BLONDEL (1995) a recensé 6 espèces d'oiseaux endémiques insulaires pour 25 espèces endémiques continentales sur le pourtour méditerranéen (24 %).

Afin d'estimer l'importance du rôle que peut jouer la compétition sur le peuplement des îles par les Coléoptères coprophages, on se propose donc, dans le présent travail, d'étudier comparativement la faune corse et celle du continent voisin. L'analyse sera en particulier axée sur la nature des relations existant entre les espèces appartenant à une même unité systématique (Scarabaeidae, Aphodiinae et Geotrupinae), étant entendu que c'est entre ces espèces affines que la compétition est la plus forte.

Matériel et méthode

La présente étude repose sur l'analyse des informations contenues dans la base de données de l'*Atlas des Coléoptères Scarabéides Laparosticti de France* (LUMARET, 1990). Des travaux récents (LOBO *et al.*, 1997 ; JAY-ROBERT, 1997) ont montré que 30 secteurs géographiques situés dans le quart sud-est la France (26 sur le continent, 4 en Corse) ont été suffisamment prospectés pour que l'on ait une bonne estimation de la composition de leur faune (fig. 1). Chacun de ces secteurs couvre environ 2350 km² (0,8 gr en longitude par 0,4 gr en latitude). On a dressé la liste taxonomique des Coléoptères coprophages présents dans chaque secteur, puis on a comparé la richesse et la composition spécifique des secteurs continentaux et insulaires en considérant séparément les Aphodiinae, les Geotrupinae et les Scarabaeidae. Les données étudiées n'étant pas normales, les comparaisons statistiques ont été effectuées à l'aide du test non paramétrique de Wilcoxon-Mann-Whitney.

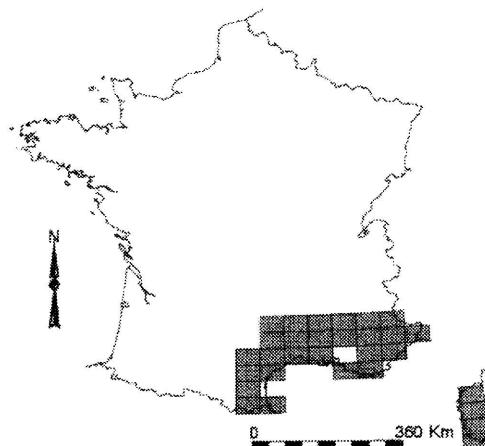


Fig. 1, répartition des secteurs géographiques ayant servi de base à la comparaison entre la faune continentale et la faune corse.

RESULTATS

Aphodiinae

Alors qu'ils représentent 60,7 % des espèces de Coléoptères coprophages dans le sud-est de la France continentale (82 espèces sur 135), les Aphodiens ne constituent plus que 49,3 % des bousiers en Corse (33 espèces sur 67) (tableau 1). Parallèlement, le nombre d'espèces par secteur géographique diminue de plus de 50 % lorsque l'on passe du continent à l'île (tableau 1).

Tableau 1. – Comparaison des caractéristiques faunistiques du sud-est de la France (26 secteurs) et de la Corse (4 secteurs).

* : différence significative au seuil de 0,05 ; ** : différence significative au seuil de 0,01.

| | | Continent | Corse |
|--|-------------------|----------------|-------------------|
| Scarabaeidae | total espèces | 42 | 28 |
| | espèces / secteur | $26,8 \pm 5,2$ | $20,0 \pm 1,6$ ** |
| Aphodiinae | total espèces | 82 | 33 |
| | espèces / secteur | $36,5 \pm 7,9$ | $17,5 \pm 7,2$ ** |
| Geotrupinae (y compris <i>Thorectes</i>) | total espèces | 11 | 6 |
| | espèces / secteur | $6,7 \pm 1,4$ | $5,0 \pm 1,8$ * |
| Total espèces | | 135 | 67 |

La faune corse ne compte aucun Aphodiinae endémique (annexe). Seul *Aphodius (Melinopterus) stolzi* Reitt. (1906) n'a jamais été observé en France continentale alors qu'il semble être présent en Corse. Il s'agit toutefois d'une observation unique et relativement ancienne qui mériterait d'être confirmée (LUMARET, 1990).

LUMARET & LOBO (1996) ont réparti les Coléoptères coprophages de la région paléarctique occidentale entre six classes selon l'amplitude de leur répartition (limites de classes : 0,1 %, 0,5 %, 1 %, 5 % et 10 % de la région paléarctique occidentale). Selon cette échelle, l'amplitude moyenne de la distribution des 33 Aphodiinae présents en Corse vaut $5,97 \pm 0,17$, toutes ces espèces, à l'exception d'*Aphodius stolzi*, se trouvant dans la classe d'amplitude maximale. Par comparaison, l'amplitude de répartition des 62 Aphodiinae présents dans quatre secteurs des Pyrénées orientales (latitude, surface et variété de milieux comparables à celles des quatre secteurs corses) est de $5,87 \pm 0,42$. Même si cette valeur n'est pas significativement inférieure à la précédente (test de Wilcoxon-Mann-Whitney : $P = 0,12$), force est de constater que les espèces présentes en Corse ont toutes une très large distribution géographique.

Geotrupinae

Parmi les Géotrupes coprophages présents en Europe, il convient de distinguer deux groupes : celui des espèces ailées et celui des espèces aptères, ce dernier groupe étant constitué exclusivement par le genre *Thorectes*. La dynamique de distribution des espèces aptères est bien entendu fondamentalement différente de celle des espèces ailées. Franchissant avec difficulté les différentes barrières biogéographiques, ces espèces sont soumises à un intense mécanisme de spéciation (PALMER & CAMBEFORT, 1997). On dénombre en particulier deux espèces endémiques corso-sardes : *Thorectes geminatus* (GENE, 1839) et *T. sardous* (ERICHSON, 1847). Les *Thorectes* se soustraient largement à la compétition trophique qui caractérise les communautés de Coléoptères coprophages dans la mesure où, contrairement aux autres bousiers présents en Europe, ils affectionnent les milieux xériques et recherchent d'abord des excréments secs (LUMARET *et al.*, 1996). D'après PALMER et CAMBEFORT (1997), c'est d'ailleurs cette spécialisation ancienne (plus de 35 millions d'années) qui serait à l'origine de la disparition des ailes : alors que les autres bousiers doivent pouvoir se déplacer rapidement pour avoir accès à des excréments "frais",

les *Thorectes* vont consommer des pelotes fécales "naturellement" sèches (comme celles des Lapins par exemple) dont les propriétés ne s'altèrent pas avec le temps. Ils peuvent donc se contenter de capacités de déplacement restreintes. En outre, contrairement aux autres Géotrupes qui creusent leur nid à l'aplomb de l'excrément, les *Thorectes* creusent leur nid à une certaine distance de la source de nourriture. Ils l'approvisionnent ensuite au prix de nombreux voyages effectués à reculons en tirant les particules d'excrément. Toutes ces caractéristiques, et plus particulièrement le régime alimentaire, nous conduisent à ne pas prendre en compte les *Thorectes* dans le présent travail, mais à nous intéresser exclusivement aux Géotrupes ailés et fouisseurs.

A surface égale, la faune corse est significativement plus pauvre que celle du continent (tableau 1). Seuls trois Geotrupinae ailés sont présents sur l'île : *Geotrupes spiniger*, *G. stercorarius* et *Sericotrupes niger*. Ces trois espèces, dont les aires de distribution sont très vastes (BARAUD, 1992), présentent des exigences écologiques largement complémentaires : *G. stercorarius* est une espèce de montagne tandis que *G. spiniger* et *S. niger* sont deux espèces de plaine ; en outre, ces deux dernières espèces se côtoient très peu, puisque *G. spiniger* est crépusculaire ou nocturne, tandis que *S. niger* est diurne.

Ces trois espèces possèdent par ailleurs des caractéristiques propres à leur offrir une forte valeur adaptative. LUMARET (1978) décrit *S. niger* comme une espèce très ubiquiste dans le Languedoc où on la trouve fréquemment du niveau de la mer jusqu'à 1000 mètres d'altitude, aussi bien en milieu ouvert qu'en milieu fermé, tant sur sol sec que sur sol frais. Elle est également capable d'exploiter une ressource variée, puisqu'on la trouve très fréquemment dans les excréments humains en Languedoc, tandis qu'elle se rencontre essentiellement dans les bouses de vache en Corse (LUMARET, obs. pers.). De leur côté, *G. spiniger* et *G. stercorarius* sont, avec *G. ibericus* (espèce présente dans la péninsule ibérique), les plus gros Géotrupes de la faune européenne (BARAUD, 1992). Ces deux espèces mesurent en effet jusqu'à 27 mm de long et pèsent respectivement 386,9 mg et 380,3 mg (masses sèches, LUMARET & KIRK, 1987 ; LUMARET, non publ.). Par comparaison, *Typhaeus typhoeus*, dont la taille est comprise entre 15 et 22 mm, ne pèse que 156 mg (masse sèche, LUMARET & KIRK, 1987).

Scarabaeidae

Que l'on considère le nombre total d'espèces ou le nombre moyen d'espèces par secteur géographique, on constate que la faune corse des Scarabaeidae est nettement plus pauvre que celle du continent (tableau 1). A surface comparable, la richesse spécifique est réduite d'environ un quart ($20,0 \pm 1,6$ espèces par secteur en Corse contre $26,8 \pm 5,2$ espèces par secteur sur le continent).

La faune corse ne compte aucun Scarabaeidae endémique (annexe). Seules quatre des 28 espèces présentes sur l'île n'ont jamais été observées en France continentale. Il s'agit de : *Scarabaeus bannuensis* Janss., 1940, espèce saharo-sindique dont les captures corses apparaissent accidentnelles (PAULIAN & BARAUD, 1982) ; *Chironitis irroratus* (Rossi, 1790), espèce méditerranéenne présente par ailleurs au sud de la Péninsule Ibérique, ainsi qu'au centre et au sud de l'Italie ; *Onitis alexis* Klug, 1835, espèce afro-tropicale dont la présence en Europe se limite à l'Andalousie et à la Grèce, et qui n'a fait l'objet que d'une seule observation en Corse (NICOLAS, 1980) ; *Euoniticellus pallens* (Ol., 1789), espèce turanico-méditerranéenne dont la répartition européenne est limitée à l'Andalousie.

La famille des Scarabaeidae comprend des insectes de tailles très différentes (entre 3,5 mm et 40,0 mm pour les espèces françaises) (LUMARET, 1990). Par ailleurs, on distingue au sein de cette famille la guilde des insectes rouleurs (Scarabaeinae) et celle des insectes fouisseurs (Coprinae) (DOUBE, 1990). En combinant la taille moyenne des différents genres et leur comportement alimentaire, CAMBEFORT (1991) a défini quatre catégories d'insectes : les gros rouleurs (*Scarabaeus*), les petits rouleurs (*Gymnopleurus* et *Sisyphus*), les gros fouisseurs (*Copris*, *Chironitis*, *Onitis* et *Bubas*) et les petits fouisseurs (*Caccobius*,

Euoniticellus, *Euonthophagus* et *Onthophagus*). L'importance relative de ces différentes catégories au sein des faunes continentale et insulaire est à peu près identique ($\chi^2 = 0,21$; ddl = 3 ; P > 0,9 ; ns) (tableau 2). Néanmoins, les petites espèces fouisseuses apparaissent singulièrement sous-représentées (15 espèces contre 24 sur le continent). Ainsi le genre *Onthophagus*, qui rassemble 19 espèces dans les 26 secteurs continentaux (45,2 % du nombre total de Scarabaeidae), ne compte plus que 10 espèces en Corse (35,7 % des Scarabaeidae insulaires) (annexe). Parmi ces 10 espèces, 4 seulement sont de "petits Onthophages" (longueur ≤ 8 mm) (tableau 3). Alors que les petites espèces constituent 63,2 % des Onthophages continentaux, elles ne représentent plus que 40 % des espèces insulaires. En outre, la plupart des petites espèces absentes de l'île sont par ailleurs très communes sur le continent (*Onthophagus emarginatus*, *O. grossepunctatus*, *O. ovatus*, *O. joannae* et *O. lemur*).

Tableau 2. – Caractéristiques morphométriques et éthologiques des Scarabaeidae présents dans le sud-est de la France (26 secteurs) et en Corse (4 secteurs). La taille moyenne des espèces est calculée d'après BARAUD (1992). La distinction entre grosses et petites espèces est celle établie par CAMBEFORT (1991). ns : différence non significative (P = 0,2).

| | Continent | Corse |
|---------------------------------|-------------|---------------|
| Taille moyenne des espèces (mm) | 11,7 ± 6,9 | 13,2 ± 7,9 ns |
| Total espèces rouleuses | 11 (26,2 %) | 8 (28,6 %) |
| dont : | | |
| grosses espèces | 6 (14,3 %) | 5 (17,9 %) |
| petites espèces | 5 (11,9 %) | 3 (10,7 %) |
| Total espèces fouisseuses | 31 (73,8 %) | 20 (71,5 %) |
| dont : | | |
| grosses espèces | 7 (16,7 %) | 5 (17,9 %) |
| petites espèces | 24 (57,1 %) | 15 (53,6 %) |
| Total espèces | 42 (100 %) | 28 (100 %) |

Tableau 3. – Caractéristiques morphométriques des *Onthophagus* présents dans le sud-est de la France continentale et en Corse. Nom souligné : espèce largement distribuée dans le sud-est de la France continentale. Données d'après LUMARET (1990) et BARAUD (1992).

| | Continent | Corse |
|--|---|--|
| longueur moyenne du corps ≤ 8 mm | <i>O. emarginatus</i> <i>O. furcatus</i> <i>O. maki</i> <i>O. semicornis</i> <i>O. grossepunctatus</i> <i>O. ruficapillus</i> | <i>O. ovatus</i> <i>O. joannae</i> <i>O. baraudi</i> <i>O. opacicollis</i> <i>O. similis</i> <i>O. lemur</i> |
| longueur moyenne du corps > 8 mm | <i>O. taurus</i> <i>O. illyricus</i> <i>O. verticicornis</i> <i>O. coenobita</i> <i>O. fracticornis</i> <i>O. vacca</i> <i>O. nuchicornis</i> | <i>O. taurus</i> <i>O. illyricus</i> <i>O. coenobita</i> <i>O. fracticornis</i> <i>O. vacca</i> <i>O. nuchicornis</i> |

Pour les genres *Copris*, *Chironitis*, *Bubas* et *Euonthophagus*, on constate pareillement que les plus grosses espèces sont présentes en Corse (*C. hispanus*, *Ch. irroratus*, *B. bison*, *E. amyntas*), tandis que les plus petites en sont absentes (*C. umbilicatus*, *Ch. hungaricus*, *B. bubalus*, *E. gibbosus*) (d'après les biomasses mesurées par LUMARET & KIRK, 1987 ; ou d'après la longueur du corps, in BARAUD, 1992).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Quel que soit le groupe taxonomique considéré, la faune corse est toujours nettement plus pauvre que celle du continent. Cette baisse de diversité, qui est conforme aux principes de la biogéographie insulaire (BLONDEL, 1995), n'est pas identique pour les trois groupes étudiés. Le nombre d'espèces par secteur géographique diminue d'un quart environ chez les Scarabaeidae et les Geotrupinae, tandis qu'il diminue de moitié chez les Aphodiinae. Par ailleurs, la Corse ne compte aucune espèce endémique (exception faite du genre aptère *Thorectes* dont nous avons parlé plus haut). Ces observations conduisent à penser que le peuplement de la Corse par les Coléoptères coprophages n'est pas le fruit du hasard. Vraisemblablement, certaines espèces présentent des aptitudes particulières à la colonisation, tandis que la dynamique de spéciation par isolement est inhibée.

Trois caractéristiques biologiques non exclusives favorisent l'installation d'une espèce sur une île : une capacité de dispersion importante, une grande euryécie, une forte compétitivité.

Les premiers témoignages du peuplement de la Corse par l'homme remontent à 9000 ans B.P. (CHEYLAN, 1991). Depuis cette période, et plus particulièrement durant les trois derniers millénaires, le trafic maritime a permis la multiplication des échanges entre l'île et le continent européen. C'est à l'aide de bateaux que l'homme a apporté ses cultures, son bétail, son gibier, et ses commensaux, rats et souris en particulier. Associés aux mammifères, et surtout au bétail, il est très vraisemblable que les bousiers ont été du voyage. Depuis au moins trois mille ans, il n'est donc plus nécessaire à ces insectes d'avoir de bonnes capacités de dispersion pour atteindre la Corse. Ce paramètre, qui a certainement eu une grande importance avant l'intervention de l'homme, ne peut donc plus guère être évoqué aujourd'hui pour expliquer le peuplement actuel de l'île.

La valence écologique d'une espèce est toujours très difficile à estimer car elle intègre de multiples paramètres. Pour les Coléoptères coprophages, le régime alimentaire est sans doute l'un des indicateurs les plus faciles à apprécier. Malheureusement, comme MARTIN-PIERA et LOBO (1996) l'ont montré, la polyphagie est pratiquement la règle chez les espèces méditerranéennes. En l'état actuel de nos connaissances, et à l'exception de *Sericotrupes niger* dont les observations de terrain semblent suggérer une certaine plasticité, il semble difficile de dire si les espèces qui se sont installées en Corse sont plus euryèques que les espèces ne présentant pas de population insulaire. Une approche indirecte permet toutefois d'apporter un élément de réponse. Selon BROWN (1984), l'amplitude de la distribution des espèces est directement liée à leur valence écologique : les espèces euryèques pouvant exploiter une grande variété de milieux, elles sont par conséquent capables de se développer dans un grand nombre de sites. Or on a montré que les Aphodiinae présents en Corse ont tous une vaste aire de répartition géographique. Il en est de même pour les Géotrupes ailés. Aucune de ces espèces ne serait donc sténoèce.

Les Coléoptères coprophages forment des communautés structurées par une intense compétition alimentaire (HANSKI, 1991a ; HANSKI & CAMBEFORT, 1991). Cette compétition engendre une hiérarchie caractéristique. En premier lieu, la compétitivité est proportionnelle à la taille. CAMBEFORT (1994) a ainsi montré que, dans la région afro-tropicale, les espèces de grande taille utilisent la plus grande partie de la ressource disponible. De la même façon, pour une même espèce, les individus les plus grands s'emparent d'une plus grande quantité de nourriture que les individus plus petits (LEE & PENG, 1981). En second lieu, on considère que les Aphodiinae, qui se nourrissent et pondent à l'intérieur même de l'excrément (guilde des résidents : DOUBE, 1990), sont à la merci des Scarabaeidae et des Geotrupinae qui enfouissent leur nourriture et donc l'accaparent. Les représentants de ces deux dernières familles ont en outre une taille généralement bien supérieure à celle des Aphodiinae.

Dans ces conditions, la faible abondance des Aphodiinae sur l'île est donc un résultat attendu (33 espèces soit 49,3 % des bousiers en Corse, contre 60,7% sur le continent). Il faut savoir par ailleurs que cinq des 33 espèces présentes en Corse (une espèce sur six) ont récemment été introduites en Amérique du Nord (introductions accidentnelles d'origine

anthropique). Là où elles sont présentes, ces espèces (*Aphodius (Colobopterus) erraticus*, *A. (Otophorus) haemorrhoidalis*, *A. (Melinopterus) prodromus*, *A. (Aphodius) fimetarius* et *A. (Calamosternus) granarius*) dominent généralement les communautés d'*Aphodius* du nouveau continent (HANSKI, 1991b). Le dynamisme des populations de ces cinq espèces témoigne certainement de leur compétitivité.

La grande taille de deux des trois Géotrupes ailés présents en Corse (*Geotrupes spiniger* et *G. stercorarius*) est également un signe de compétitivité élevée. L'étroite juxtaposition des niches écologiques des trois espèces leur permet en outre de réduire fortement l'incidence de la compétition trophique inter-spécifique.

Chez les Scarabaeidae, le fait le plus marquant est l'absence, en Corse, d'un certain nombre d'espèces de petite taille qui sont pour la plupart (5 espèces sur 8) extrêmement communes sur le continent. Il est difficile d'expliquer ces absences par des capacités de dispersion insuffisantes, compte tenu de ce qui a été dit précédemment concernant l'impact de l'homme sur le peuplement de l'île. En revanche, on peut légitimement se demander si ces absences, qui concernent les espèces les moins compétitives parmi les Scarabaeidae, ne sont pas le fruit d'un accroissement de la compétition interspécifique.

L'analyse de la faune corse semble donc indiquer que la compétition, qui est connue pour être importante au sein des communautés de bousiers, serait l'un des principaux moteurs du peuplement de la Corse. Cette hypothèse permettrait d'expliquer du même coup l'absence d'endémisme insulaire. Deux points restent à vérifier : la niche écologique des espèces est-elle plus large en Corse que sur le continent ? La densité des populations est-elle accrue en milieu insulaire ? Des travaux ultérieurs devront permettre d'apporter une réponse.

Remerciements. — Nous tenons à remercier J.-F. Brulard (Institut d'Etude & de Gestion de la Biodiversité, M.N.H.N., Paris) pour nous avoir fourni les données nécessaires à ce travail.

LITTÉRATURE CITÉE

- BARAUD J., 1992. — *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe, Faune de France 78.* — Paris : Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles ; Lyon : Société linnéenne de Lyon, 856 p.
- BLONDEL J., 1982. — Caractérisation et mise en place des avifaunes dans le Bassin Méditerranéen. — *Ecologia Mediterranea*, **8** : 253-272.
— 1995. — *Biogéographie. Approche écologique et évolutive.* — Collection Ecologie, Paris : Masson, 297 p.
- BROWN J.H., 1984. — On the relationship between abundance and distribution of species. — *American Naturalist*, **124** : 255-279.
- CAMBEOFORT Y., 1991. — Biogeography and Evolution. In : Hanski I. & Cambefort Y. (eds), *Dung Beetle Ecology*, p. 51-67. Princeton : Princeton University Press.
— 1994. — Body size, abundance, and geographical distribution of Afrotropical dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae). — *Acta Oecologica*, **15** : 165-179.
- CHEYLAN G., 1991. — Patterns of Pleistocene turnover, current distribution and speciation among Mediterranean mammals. In : Groves R.H. & Di Castri F. (eds), *Biogeography of Mediterranean Invasions*, p. 227-262. Cambridge : Cambridge University Press.
- DOUBE B.M., 1990. — A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. — *Ecological Entomology*, **15** : 371-383.
- HANSKI I., 1991a. — The Dung Insect Community. In : Hanski I. & Cambefort Y. (eds), *Dung Beetle Ecology*, p. 5-21. Princeton : Princeton University Press.
— 1991b. — North Temperate Dung Beetles. In : Hanski I. & Cambefort Y. (eds), *Dung Beetle Ecology*, p. 75-96. Princeton : Princeton University Press.
- HANSKI I. & CAMBEFORT Y., 1991. — Competition in Dung Beetles. In : Hanski I. & Cambefort Y. (eds), *Dung Beetle Ecology*, p. 305-329. Princeton : Princeton University Press.
- JAY-ROBERT P., 1997. — *Dynamique des introgressions réciproques de la faune des Scarabéides coprophages entre la région méditerranéenne et la chaîne alpine. Implications biogéographiques.* — Montpellier : Thèse doctorat, Université Paul Valéry, 431 p.
- LEE J.M. & PENG Y.S., 1981 - Influence of Adult Size of *Onthophagus gazella* on Manure Pat Degradation, Nest Construction, and Progeny Size. — *Environmental Entomology*, **10** : 626-630.
- LOBO J.M., LUMARET J.P. & JAY-ROBERT P., 1997. — Les atlas faunistiques comme outils d'analyse spatiale de la biodiversité. — *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), **33** : 129-138.
- LUMARET J.P., 1978. — *Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France.* — Montpellier : Thèse Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 342 p.

- 1990. — *Atlas des Scarabéides Laparosticti de France*. — Paris : Série des Inventaires de Faune et de Flore, fasc. 1, Secrétariat Faune-Flore / M.N.H.N. 420 p.
- LUMARET J.P. & KIRK A.A., 1987. — Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera : Scarabaeidae). — *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.), **24** : 1-60.
- LUMARET J.P. & LOBO J.M., 1996. — Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera : Scarabaeoidea) in the Western Palearctic region. — *Biodiversity Letters*, **3** : 192-199.
- LUMARET J.P., LOBO J.M. & JAY-ROBERT P., 1996. — *Catalogue et Atlas des Scarabéides Laparosticti endémiques de France*. — Paris : Collection Patrimoines Naturels, vol. 26, Service du Patrimoine Naturel / I.E.G.B. / M.N.H.N. — O.P.I.E. 70 p.
- MARTIN-PIERA F. & LOBO J.M., 1996. — A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. — *Miscel-Lània Zoològica*, **19** : 13-31.
- NICOLAS J.-L., 1980. — Un coprophage nouveau pour la Corse : *Onitis alexis* Klug (Col. : Scarabaeidae). — *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, **49** : 132-133.
- PALMER M. & CAMBEFORT Y., 1997. — Aptérisme et diversité dans le genre *Thorectes* Mulsant, 1842 (Coleoptera : Geotrupidae) : une étude phylogénétique et biogéographique des espèces méditerranéennes. — *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), **33** : 3-18.
- PAULIAN R. & BARAUD J., 1982. — *Faune des Coléoptères de France. II Lucanoidea et Scarabaeoidea*. — Encyclopédie Entomologique, XLIII, Paris : Lechevalier, 478 p.
- WILSON E.O., 1961. — The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. — *American Naturalist*, **95** : 169-193.

ANNEXE

Liste des Scarabaeoidea coprophages recensés en Corse.

Données d'après LUMARET (1990) et LUMARET *et al.* (1996).

| Scarabaeidae | |
|--|---|
| <i>Scarabaeus sacer</i> L. | <i>Aphodius satellitus</i> (Herbst) |
| <i>Scarabaeus typhon</i> (Fischer) | <i>Aphodius paracoenosus</i> Balth. Hrub. |
| <i>Scarabaeus semipunctatus</i> Fabricius | <i>Aphodius pusillus</i> (Herbst) |
| <i>Scarabaeus laticollis</i> L. | <i>Aphodius merdarius</i> (Fabr.) |
| <i>Scarabaeus bannuensis</i> Janss. | <i>Aphodius lineolatus</i> Illiger |
| <i>Gymnopleurus sturmi</i> Mac Leay | <i>Aphodius prodromus</i> (Brahm) |
| <i>Gymnopleurus mopsus</i> (Pall.) | <i>Aphodius consputus</i> Creutz. |
| <i>Sisyphus schaefferi</i> (L.) | <i>Aphodius tingens</i> (Reitt.) |
| <i>Copris lunaris</i> (L.) | <i>Aphodius stolzi</i> Reitt. |
| <i>Copris hispanus</i> (L.) | <i>Aphodius porcus</i> (Fabr.) |
| <i>Chironitis irroratus</i> (Rossi) | <i>Aphodius scrofa</i> (Fabr.) |
| <i>Onitis alexis</i> Klug | <i>Aphodius quadriguttatus</i> (Herbst) |
| <i>Bubas bison</i> (L.) | <i>Aphodius foetidus</i> (Herbst) |
| <i>Euoniticellus fulvus</i> (Goeze) | <i>Aphodius fimetarius</i> (L.) |
| <i>Euoniticellus pallens</i> (Ol.) | <i>Aphodius uliginosus</i> (Hardy) |
| <i>Euoniticellus pallipes</i> (Fabr.) | <i>Aphodius borealis</i> Gyll. |
| <i>Caccobius schreberi</i> (L.) | <i>Aphodius constans</i> Duft. |
| <i>Euonthophagus amynatas</i> (Ol.) | <i>Aphodius scybalarius</i> Fabr. |
| <i>Onthophagus taurus</i> (Schreb.) | <i>Aphodius immundus</i> Creutz. |
| <i>Onthophagus illyricus</i> (Scop.) | <i>Aphodius ictericus</i> (Laich.) |
| <i>Onthophagus furcatus</i> (Fabr.) | <i>Aphodius ghardimaouensis</i> Balth. |
| <i>Onthophagus ruficapillus</i> Brull. | <i>Aphodius lugens</i> Creutz. |
| <i>Onthophagus coenobita</i> (Herbst) | <i>Aphodius varians</i> Duft. |
| <i>Onthophagus opacicollis</i> d'Orb. | <i>Aphodius vitellinus</i> Klug |
| <i>Onthophagus similis</i> (Scriba) | <i>Aphodius sturmi</i> Harold |
| <i>Onthophagus fracticornis</i> (Preyssl.) | <i>Aphodius lividus</i> (Oliv.) |
| <i>Onthophagus vacca</i> (L.) | <i>Aphodius granarius</i> (L.) |
| <i>Onthophagus nuchicornis</i> (L.) | <i>Oxyomus silvestris</i> (Scop.) |
| | Geotrupinae |
| Aphodiinae | |
| <i>Aphodius erraticus</i> (L.) | <i>Geotrupes stercorarius</i> (L.) |
| <i>Aphodius haemorrhoidalis</i> (L.) | <i>Geotrupes spiniger</i> Marsh |
| <i>Aphodius hydrochaeris</i> (Fabr.) | <i>Sericotrupes niger</i> Marsh. |
| <i>Aphodius luridus</i> (Fabr.) | <i>Thorectes geminatus</i> (Géné) |
| <i>Aphodius depressus</i> (Kug.) | <i>Thorectes intermedius</i> (Costa) |
| | <i>Thorectes sardous</i> (Erichson) |