

Précisions sur la biogéographie du genre *Copris* Geoffroy, 1762, dans le sud-est de la France (Coleoptera, Scarabaeidae, Coprini)

par Nicolas MAUGHAN* & Alain PAULIAN**

* Université de Provence, case 18, LAMP, UMR-CNRS 6632, Équipe "Évolution Biologique et Modélisation", Centre Saint-Charles, 3 place Victor-Hugo, F – 13331 Marseille cedex 3
<nicolas.maughan@etu.univ-provence.fr>

** 528 avenue Joseph-Louis-Ortolan, F – 83100 Toulon

Résumé. – Cette note apporte des précisions relatives à la biogéographie du genre *Copris* Geoffroy, 1762, dans deux départements du sud-est de la France, suite à de récentes observations de terrain ainsi qu'à une analyse critique des rares données bibliographiques disponibles pour l'une des trois espèces présentes, *Copris umbilicatus* Abeille de Perrin, 1901. Des éléments concernant l'écologie des espèces et les méthodes de capture sont également donnés.

Summary. – **Precisions about the biogeography of the genus *Copris* Geoffroy, 1762, in southeastern France (Coleoptera, Scarabaeidae, Coprini).** This note provides some precisions about the biogeography of the genus *Copris* Geoffroy, 1762, in two departments of southeastern France through direct field observations and critical revision of the scarce literature data for one of the three species, *Copris umbilicatus* Abeille de Perrin, 1901. Data about species ecology and sampling methods are given.

Keywords. – *Copris*, dung beetle, southeastern France, historical records, conservation.

Suite à la publication dans *l'Entomologiste*, en 2006, de nouvelles données sur la biogéographie du Coléoptère Scarabaeidae *Copris umbilicatus* Abeille de Perrin, 1901, au niveau du massif de la Sainte-Victoire (MAUGHAN, 2006), plusieurs remarques pertinentes ont été faites à l'auteur, d'une part, en ce qui concerne la validité de certaines données bibliographiques anciennes et, d'autre part, sur l'absence de citation de données biogéographiques plus ou moins récentes disponibles pour des localités du sud-est de la France. C'est dans ce cadre que nous apportons des précisions sur la chorologie et l'écologie des espèces du genre *Copris* Geoffroy, 1762, dans les Bouches-du-Rhône et dans le Var, plus particulièrement sur celle de *C. umbilicatus*, ainsi que des informations sur l'efficacité des différentes méthodes d'échantillonnage. L'importance de l'utilisation des données historiques bibliographiques et muséales pour le suivi et la conservation des populations de coléoptères coprophages est également soulignée.

1. DISTRIBUTION DU GENRE *COPRIS* DANS LE SUD-EST DE LA FRANCE

Sur les six espèces qui appartiennent au genre *Copris* (paracoprède¹, guildes des coprophages fouisseurs) et présentes dans la zone paléarctique (CAMBEFORT, 1991), seules trois (non endémiques) peuvent être observées en France métropolitaine et en Corse. Il s'agit de *Copris lunaris* (Linné, 1758), *Copris hispanus* (Linné, 1764) et *Copris umbilicatus* Abeille de Perrin, 1901 (PAULIAN, 1959 ; PAULIAN & BARAUD, 1982 ; BARAUD, 1992). Si l'aire de répartition de *C. lunaris*, espèce médio-européenne, couvre la presque totalité du territoire national, *C. hispanus* et *C. umbilicatus* ne se rencontrent que dans les régions méridionales ; *C. hispanus* uniquement dans les départements du littoral méditerranéen (et sur l'ensemble

¹ Définition : qui nidifie sous les masses stercoraires (ou juste à côté) à l'inverse des espèces "endocopridentes" qui réalisent leur cycle de reproduction à l'intérieur. Celles qui confectionnent des boules pour l'alimentation et/ou la reproduction puis qui les transportent (rouleurs) avant de les enterrer sont qualifiées de "télécoprides".

du pourtour de la Méditerranée) et *C. umbilicatus*, espèce sténoèce, de manière sporadique en petites populations dans les massifs montagneux à moyenne altitude (LUMARET, 1990 ; INPN, 2010 [Inventaire National du Patrimoine Naturel]). Hormis les Hautes-Alpes, où le genre est totalement absent, l'abondance des trois espèces est nettement différente dans les six autres départements de la partie sud-est de la France (Drôme, Alpes-de-Haute-Provence, Var, Alpes-Maritimes, Vaucluse et Bouches-du-Rhône). En effet, si *C. lunaris* est toujours le *Copris* le plus commun (euryèce), très tolérant aux basses températures mais peu à la sécheresse (LUMARET & KIRK, 1991), les deux autres taxons ne se rencontrent que dans des biotopes spécifiques du fait de leurs exigences écologiques particulières. *Copris hispanus*, qui est une espèce thermophile adaptée aux sols secs et à des périodes plus ou moins longues de sécheresse estivale, n'occupe que les zones de garrigues en secteurs calcaires et les premiers stades d'évolution du maquis, les plus chauds et les plus ouverts, en secteurs cristallins (LUMARET, 1979). Néanmoins, on peut aussi l'observer dans les secteurs littoraux d'une zone comme la Camargue, où l'on trouve d'importantes concentrations de bétail, et qui offre une grande variété d'habitats et de conditions édaphiques (THÉRON & BIGOT, 1971 ; LUMARET & KIRK, 1991). Dans les secteurs méditerranéens d'altitude, plus froids et plus humides, *C. lunaris* peut être présent ; il cohabite parfois avec *C. umbilicatus* en formant des peuplements mixtes. Cependant s'il lui arrive de descendre en plaine à la faveur d'un couvert forestier plus dense (stades d'évolution du maquis plus fermés par exemple), il ne chevauche jamais le biotope de *C. hispanus* (LUMARET, 1980). La phénologie et l'éthologie des espèces sont aujourd'hui relativement bien connues, et c'est FABRE (1897), dont une grande partie de l'œuvre a été dédiée à l'étude des scarabées (LUMARET, 2002), qui fut le premier à décrire avec précision dans ses « *Souvenirs entomologiques* » le mode de nidification de *Copris hispanus*, point de départ des connaissances éthologiques chez ce genre. Par la suite, le comportement nidificateur des *Copris* a fait l'objet de nombreux travaux (HALFFTER & EDMONDS, 1982 ; KLEMPERER, 1982, 1986). En effet, les espèces de ce genre font partie des 67 espèces de Scarabaeidae connues pour présenter un comportement parental et procurer des soins à leur descendance (stade qualifié de subsocial) (EDMONDS, 1983). Lors du processus de nidification, le mâle et la femelle creusent une galerie, juste sous la masse stercoraire, qui débouche dans une chambre assez vaste préparée par la femelle. Cette cavité est remplie par le mâle de fèces que la femelle va compacter et façonner de manière à produire une masse ovoïde ou sphérique de base plane. Cette masse est par la suite divisée par la femelle en plusieurs "boules-nids" nutritives (5 en moyenne chez *Copris*), qui contiennent chacune un œuf déposé au sein d'une chambre interne ; ces boules peuvent être enduites d'une fine couche externe de terre afin d'augmenter l'isolement et la protection de l'œuf (HALFFTER, 1997). La femelle, restant seule dans le nid, aura un rôle très actif dans la surveillance et l'entretien des "boules" et dans la protection de sa descendance jusqu'à la nymphose des larves ou la sortie des jeunes.

2. CAS DE *COPRIS UMBILICATUS* ABEILLE DE PERRIN, 1901

D'un point de vue taxonomique, *Copris umbilicatus* semble faire partie d'un groupe monophylétique avec *C. armeniacus* Falderman, 1835 (syn. *C. felschei* Reitter, 1893) d'Asie mineure et *C. pueli* Mollandin de Boissy, 1905, d'Afrique du Nord, à protibias tridentés, aux reliefs du pronotum atténués, et sans tubercules à la base de la corne céphalique du mâle (PAULIAN, 1959 ; BARAUD, 1992²). *Copris umbilicatus* n'est présent que dans l'extrémité occidentale de la région paléarctique et la distribution actuelle des populations peut être

² Un de critères systématiques qui permet de différencier *C. umbilicatus* est erroné (inversion des couplets de la clef) dans l'ouvrage publié par BARAUD (1992 : 326). En effet, l'espèce possède bien des protibias tridentés au bord externe et non quadridentés comme c'est le cas chez *C. lunaris*.

considérée comme relictuelle, vestige d'une aire de répartition beaucoup plus vaste ayant probablement existé lors des dernières périodes glaciaires du Quaternaire (LUMARET, 1979). La disjonction de cette aire de répartition n'est que le résultat d'un réchauffement climatique survenu à la fin des périodes froides. En Europe de l'Ouest, cette espèce n'occupe que quelques zones montagneuses soumises à un climat méditerranéo-montagnard de la France méridionale et de l'Italie, mais elle est totalement absente de la péninsule Ibérique, où seuls *C. lunaris* et *C. hispanus* cohabitent. Les populations européennes les plus occidentales se trouvent confinées aux Grands Causses et au massif de l'Espinouse (département de l'Hérault). Quelques populations existent par ailleurs à moyenne altitude dans les massifs montagneux du nord de l'Italie (Ligurie, Emilie et Piémont), et d'autres sont dispersées dans l'ensemble des Apennins jusqu'au sud de la péninsule (Calabre, Basilicate et Pouilles). Notons que *C. umbilicatus* est absent de Corse, de Sardaigne et de Sicile (CARPANETO *et al.*, 1994, 2005 ; BELLUCCI *et al.*, 2008) où seuls *C. lunaris* et *C. hispanus* sont présents. En Europe de l'Est et dans les Balkans, il existe un certain nombre de populations par places dans plusieurs pays (LÖBL *et al.*, 2006 ; FAUNA EUROPEA, 2010). C'est le cas en Bulgarie dans les monts Rhodopes (ZACHARIEVA, 1965 ; BUNALSKI, 2001), en Albanie, en Slovaquie et en République Tchèque (KRÁL, 1993 ; JUŘENA & TÝR, 2008 ; JUŘENA *et al.*, 2008), ainsi que dans le nord de la Hongrie, dans le Parc National d'Aggtelek (NÁDAI & MERKL, 1999). L'espèce est citée de Grèce et est apparemment aussi connue de Turquie (I. Rozner, comm. pers.). Toutefois, pour ces deux pays, des confusions sont possibles avec *Copris armeniacus* (BARAUD, 1992 ; KRAJCIK, 2006) et des questions se posent quant à l'identité taxonomique des populations balkaniques qui nécessiteraient une étude approfondie (G. M. Carpaneto, comm. pers.).

L'habitat de l'espèce est presque uniquement constitué par des pelouses calcaires ouvertes (et de manière plus marginale sur des sols acides sur granit), de moyenne altitude, entre 550 et 1000 m, mais parfois jusqu'à 1200 à 1300 m (ZACHARIEVA, 1965 ; LUMARET, 1990). Les individus nidifient à faible profondeur (10 cm) en utilisant la plupart du temps du crottin de mouton, et plus rarement des bouses de vaches ou des fèces humaines; en Slovénie, JUŘENA *et al.* (2008) citent aussi la capture d'un spécimen mâle sur des excréments de cerf élaphe (*Cervus elaphus* Linné, 1758). La niche écologique spécifique et les habitats localisés de ce gros *Copris* rendent son observation relativement difficile et expliquent en partie le faible nombre des données disponibles. Par exemple, l'analyse bibliographique rapide de 52 travaux relatifs à la systématique à l'écologie et à la conservation des coléoptères Scarabaeidae dans le sud de l'Europe, publiés entre 1990 (date de parution de l'*Atlas des Coléoptères Scarabéidés Laparosticti de France*) et 2010 (disponibles auprès de NM), ne révèle que deux citations pour l'espèce en France et en Italie! L'étude menée en France par ERROUSSI *et al.* (2004) sur les Coléoptères coprophages dans les Alpes du Sud montre bien le caractère extrêmement localisé des populations. Dans ce travail, conduit entre juillet et octobre 1995 à proximité des gorges du Verdon, entre le village de Castellane et le Val d'Allos (département du Var), la pose de pièges attractifs au niveau de pelouses d'altitudes (entre 1000 et 2000 m) n'a pas permis la capture de *C. umbilicatus*, ni d'aucun autre Coprini, alors que plusieurs populations ne se trouvent qu'à quelques kilomètres de distance à la même altitude (900 m), légèrement plus à l'ouest à proximité du col Saint-Barnabé (LUMARET, 1990 ; O. Montreuil, comm. pers.).

L'*Atlas des Coléoptères Scarabéidés Laparosticti de France*, informatisé par l'INPN, contient 72 données dont 60 proviennent de ZNIEFF³ et, pour les six départements du sud-est où l'espèce est présente, 18 localités sont figurées avec des observations qui s'étalent sur une période allant de 1901 à 1981 (Var). C'est dans le Haut-Var (gorges du Verdon) et dans

³ Zone Naturelle d'Intérêt Écologique, Faunistique et Floristique.

les Alpes-de-Haute-Provence (montagne de Lure et plateau de Valensole), que l'espèce est aujourd'hui la plus présente (COACHE, 2007). Par contre, si elle est présente à l'ouest des Alpes-Maritimes, elle n'a pas encore été observée dans le périmètre du Parc National du Mercantour. Le nombre des localités citées a très peu évolué depuis la publication du catalogue en 1990 ; les observations les plus récentes datent du début des années 1980 et un certain flou existe au niveau des données bibliographiques éparses disponibles et souvent très vagues ; des précisions peuvent donc être apportées et des mises à jour se révèlent nécessaires (fig. 1). Celles-ci portent principalement sur des localités des Bouches-du-Rhône et du Var. Un secteur de l'est de ce département attire particulièrement l'attention ; il s'agit du triangle formé par trois communes de moyenne altitude (entre 650 et 1700 m) : Comps-sur-Artuby, Trigance et La Roque-Escalpon, au niveau desquelles un grand nombre d'individus avaient été capturés dans les pâturages au cours des années 1970 à 1980 par plusieurs entomologistes varois (MORETTO, 1977). Mais de nouvelles prospections réalisées en 1995 (A. Paulian) dans cette zone d'environ 27 km de long ont révélé une très forte diminution du nombre de spécimens observés, phénomène attribué principalement aux effets écologiques liés à la réduction du nombre de troupeaux d'ovins et à l'utilisation généralisée de produits vétérinaires anthelminthiques. Certains groupes de ces composés éliminés en quantités importantes et de manière progressive dans les fèces des animaux traités s'avèrent hautement toxiques pour la mésofaune édaphique non-cible des pâturages (LUMARET & ERROUSSI, 2002 ; HEMPEL *et al.*, 2006). Dans le sud du Var, deux citations anciennes de *C. umbilicatus* pour les communes de Pignans (CAILLOL, 1913) et de Collobrières (1 adulte, ? *leg.*, 10.XI.1957, coll. O. Montreuil), situées en limite nord du massif cristallin des Maures, doivent être considérées avec beaucoup de précautions car plusieurs éléments troublants interpellent sur leur fiabilité. Le principal argument nous est fourni par la position géographique de ces localités de plaine, proches du littoral, à proximité desquelles le type d'habitat spécifique habituellement occupé par l'espèce est totalement absent et qui sont éloignées de l'aire potentielle de distribution de celle-ci. De plus, des imprécisions dans les informations concernant les circonstances d'observation et de capture des spécimens viennent renforcer ce constat. En effet, dans le cas de Collobrières, la capture du *Copris*, datée du 10 novembre, ne correspond absolument pas à la phénologie de l'espèce dont la période normale d'activité s'étend de mai à juillet (avec une courte reprise à la fin de l'été), de plus, aucun collecteur n'est mentionné... Ces constatations peuvent donc jeter le doute sur l'origine exacte de ce spécimen. Par contre, dans le cas de la citation de Pignans, c'est plutôt une erreur de détermination qui doit être privilégiée et on peut émettre l'hypothèse que l'observation se rapporte en fait à *C. lunaris*, observé ponctuellement dans ce secteur (MORETTO, 1977). Ces incohérences rendent donc très délicate l'utilisation de ces données. Soulignons que PONEL (1993) dans son essai de synthèse sur les Coléoptères du massif des Maures ne mentionne pas non plus cette espèce.

Pour le massif calcaire de la Sainte-Baume (d'une superficie de 45 000 ha, situé entre les Bouches-du-Rhône pour 10 % et le Var pour 90 %), localité historique d'où l'espèce a été décrite en 1901 par Abeille de Perrin, la situation doit aussi être précisée. En effet, la disparition de *C. umbilicatus* de ce massif est aujourd'hui fort probable ; les dernières citations connues sont souvent imprécises, datent du tout début du XX^e siècle (BÉTIS, 1908 ; CAILLOL, 1913) et il apparaît qu'aucune observation n'a été faite ces 40 dernières années malgré les nombreuses prospections et inventaires réalisés (par l'un des auteurs A. Paulian ; OPIE, 2001). Déjà, en 1977, MORETTO puis PAULIAN & BARAUD (1982) évoquaient cette éventualité. Dans ce cas, nous pouvons émettre l'hypothèse que la réduction constante des activités pastorales, initiée à l'aube du XX^e siècle (tendance générale dans tous les pays du nord de la Méditerranée), qui provoque l'embroussaillage, la fermeture des milieux et la réduction

des habitats spécifiques (PONEL, 1995), a provoqué une diminution progressive des effectifs conduisant à l'extinction de la ou des populations qui étaient présentes au sein du massif. Par exemple, pour le Var, la population ovine est passée de 121 107 têtes en 1885 à seulement 55 060 en l'an 2000 (enquêtes agricoles de 1885 ; FABRE & VERNET, 2006 ; FABRE, 2010). Et, si le nombre de moutons a légèrement progressé en Provence-Alpes-Côte d'Azur entre 1988 et 2000 (exploitations de taille plus importante), on note que, pour l'ensemble de la région, ce sont près de 1339 exploitations ovines qui ont disparu durant cette période (AGRESTE, Recensement agricole 1988 et 2000). Dans le massif de la Sainte-Baume, les troupeaux qui

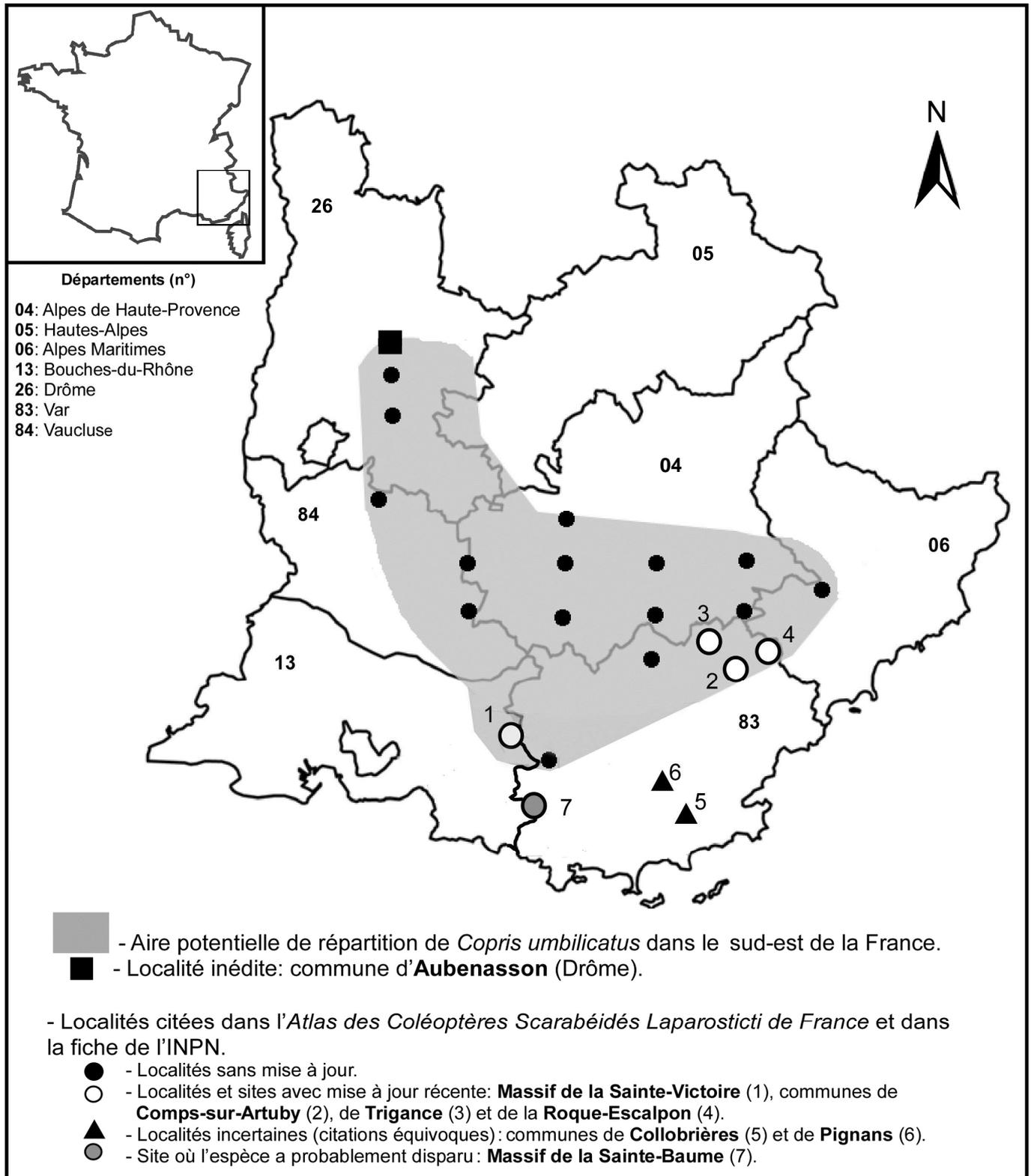


Fig. 1. – Aire potentielle de répartition de *Copris umbilicatus* Abeille de Perrin, 1901, dans le sud-est de la France avec l'ensemble des localités et des sites connus depuis la description de l'espèce (établis d'après LUMARET (1990) et la "fiche espèce" de l'Inventaire national du Patrimoine naturel, INPN).

persistent ne pâturent que sur quelques secteurs très localisés du flanc sud (J.-M. Thenoux, comm. pers. ; <http://www.ecomusee-saintebaume.u-3mrs.fr/> ; S. Guerin comm. pers.). Soulignons que la dynamique d'autres espèces comme celle du Lépidoptère *Parnassius mnemosyne cassiensis* Siépi, 1909, également en voie d'extinction sur ce site, est liée à des phénomènes identiques (OPIE, 2001, 2009). A l'inverse, dans le nord des Bouches-du-Rhône, sur certains secteurs de la montagne Sainte-Victoire, la présence du *C. umbilicatus*, attestée en 2003 (confirmée en 2010, cf. partie 3), a été attribuée en partie au maintien d'une légère activité pastorale sur le site, au niveau des habitats favorables à l'espèce. Dans beaucoup de cas, le maintien de ces territoires pastoraux dans le sud de la Provence est lié à la problématique de prévention des incendies. Enfin, pour conclure cette synthèse de la chorologie, nous pouvons ajouter que légèrement plus au nord, dans la Drôme, sur la commune d'Aubenasson, trois individus de *C. umbilicatus* ont été observés en 2007 à proximité directe d'un élevage caprin et ovin ; cette nouvelle localité, la plus septentrionale pour le sud-est de la France, s'ajoute aux deux déjà connues pour ce département (J. Schleicher, comm. pers.).

3. COPRIS ET AUTRES SCARABAEIDAE DU GRAND SITE SAINTE-VICTOIRE (BOUCHES-DU-RHÔNE)

Situé au nord-est du département des Bouches-du-Rhône, le Grand Site Sainte-Victoire (<http://www.grandsitesainte-victoire.com>), d'une superficie de 35 000 ha, abrite l'un des plus vastes sites du réseau NATURA 2000 en Europe (29 366 ha) et offre une très grande variété d'habitats naturels, tant terrestres que dulçaquicoles (fig. 2). Cependant, hormis quelques espèces emblématiques d'Orthoptères, tels que *Prionotropis hystrix azami* Uvarov, 1923 (LEMONNIER-DARCEMONT, 2004) ou *Saga pedo* (Pallas, 1771) (VOISIN, 2003), la biodiversité entomologique de ce site est encore très mal connue. En plus des inventaires réalisés dans le cadre du programme NATURA 2000 (MAUGHAN, 2004 ; BRAUD & CHAULIAC, 2006), on ne compte que trois études réellement détaillées portant sur différents habitats et secteurs spécifiques. On doit à BIGOT (1975), puis à BIGOT & PONEL (1985) deux travaux sur l'entomofaune de cette zone. Le premier ne se compose que d'un inventaire succinct des communautés d'invertébrés des zones sud du massif (pinèdes et garrigues) et le second ne concerne que la chênaie mixte de la forêt domaniale de la Gardiole-de-Rians, située au nord-est,

Tableau I. – Liste des espèces de Coléoptères Scarabaeidae observées au niveau du Grand Site Sainte-Victoire lors des inventaires réalisés en 1975 (BIGOT), 2004 (MAUGHAN) et 2008 (CHAPELIN-VISCARDI *et al.*).

Taxa	Méthodes de capture
<p>Coprini</p> <p><i>Copris lunaris</i> (Linné, 1758)</p> <p><i>Copris umbilicatus</i> Abeille de Perrin, 1901</p>	<p>Pièges avec crottin de mouton</p> <p>Pièges avec crottin de mouton, chasse à vue et examen manuel des nids</p>
<p>Onthophagini</p> <p><i>Onthophagus (Palaeonthophagus) joannae</i> Goljan, 1953</p> <p><i>O. (P.) lemur</i> (Fabricius, 1781)</p> <p><i>O. (P.) "complexe vacca"</i> (Linné, 1767)</p> <p><i>O. (P.) verticicornis</i> (Laicharting, 1781)</p> <p><i>O. (P.) coenobita</i> (Herbst, 1783)</p> <p><i>O. (P.) fracticornis</i> (Preyssler, 1790)</p> <p><i>O. (P.) grossepunctatus</i> Reitter, 1905</p> <p><i>O. (P.) taurus</i> (Schreber, 1759)</p>	<p>Sur le sol, crotte ?</p> <p>Crottin de cheval et crotte de chien</p> <p>Crottin de cheval</p> <p>Crottin de cheval</p> <p>Crotte de chien, cadavres de crapaud et de lapin, pièges avec crevettes</p> <p>Crotte de chien et cadavre de crapaud</p> <p>Crottin de cheval</p> <p>Crotte de chien</p>
<p>Scarabaeini</p> <p><i>Sisyphus schaefferi</i> (Linné, 1758)</p> <p><i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i> Linné, 1767</p>	<p>Crottin de moutons</p> <p>Non précisé</p>

à cheval entre les Bouches-du-Rhône et le Var. Dernièrement, une étude très localisée menée par CHAPELIN-VISCARDI *et al.* (2008) a permis de mieux connaître les peuplements de certaines zones humides du sud-est du site.

En ce qui concerne les Coléoptères Scarabaeidae, 12 espèces appartenant à quatre genres et à trois tribus ont été observées (tableau I). Parmi elles, 8 sont rattachées au sous-genre *Onthophagus* (*Palaeonthophagus*) Zunino, 1979, deux au genre *Copris*, et les deux dernières aux *Sisyphus* Latreille, 1807, et *Scarabaeus* (*Ateuchetus*) Bedel, 1892. Précisons que suite à l'élévation au rang d'espèce d'*Onthophagus* (*Palaeonthophagus*) *medius* (Kugelann, 1792) par RÖSSNER *et al.* (2010), nous préférons parler ici de "complexe d'espèces" pour *Onthophagus vacca* (Linné, 1767) car il n'est pas possible de faire la distinction entre les deux espèces dans le cadre de ce travail.

La capture par piégeage, au printemps 2003, de plusieurs spécimens de *Copris umbilicatus* (et de *C. lunaris*) (fig. 3-6) au niveau de pelouses calcaires situées sur l'ubac du massif [fig. 2, secteur S1, GPS WGS 84 : 43°32'37,1"N – 5°36'53,4"E (Ouest) ; 43°32'54,7"N – 5°39'18,0"E (Est)] avait permis d'attester de la présence de cette espèce sur ce site dont les

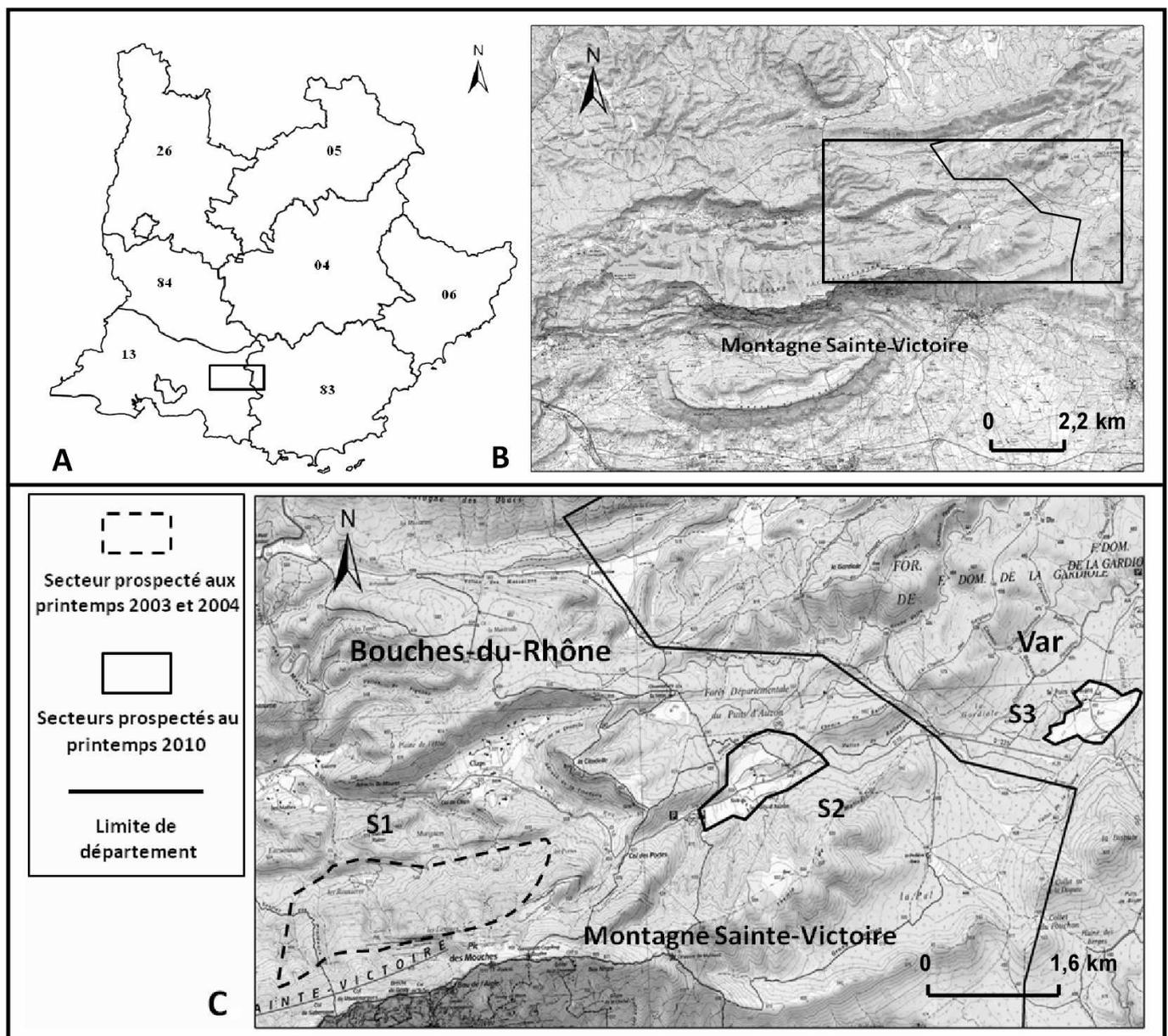


Fig. 2. – A et B, Localisation du Grand Site Sainte-Victoire dans le département des Bouches-du-Rhône et du Var. – C, Trois secteurs prospectés au nord-est de la montagne Sainte-Victoire, S1 (~ 300 ha), S2 (~ 40 ha) et S3 (~ 36 ha) (IGN SCAN 25® V. 2006, CRIGE-PACA, protocole n° 8410, © IGN PFAR 2000, logiciel ArcGis 9.2).

seules citations dataient du début du XX^e siècle (MAUGHAN, 2006). Mais, malgré la répétition de ce protocole en 2004, aucune nouvelle capture n'avait été faite, amenant à la conclusion quelque peu hâtive que "l'implantation" (*sic*) de l'espèce n'avait pas été possible sur cette zone de la Sainte-Victoire... En effet, de nouvelles prospections ciblées, menées au mois de juin 2010 sur deux secteurs proches du premier site d'observation, soumis aux mêmes facteurs climatiques et édaphiques (sol argilo-calcaire), en limite du Var, ont conduit à la capture d'un nouveau spécimen de *C. umbilicatus* le 2.VI.2010. C'est en périphérie de la forêt départementale du Puits-d'Auzon (fig. 2, secteur S2, entre 550 et 600 m d'altitude, GPS WGS 84 : 43°33'7,2"N – 5°40'52,8"E), à proximité de la RD 10, que l'observation a été faite en tout début de matinée, après avoir exploré plusieurs parcelles de terrain régulièrement pâturées par un troupeau de brebis résidant sur le site (fig. 7). Grâce à un examen manuel attentif du petit cône, ou "taupinière", qui couronne l'entrée de la galerie menant au nid pédotrophique de l'insecte, en bordure d'un amas de crottin de mouton, un spécimen femelle a pu être capturé, identifié puis relâché. Cependant, les recherches menées à la même période dans des habitats similaires situés à environ 5 km à l'est au lieu-dit Le Puits-de-Rians (fig. 2, secteur S3, 375 m d'altitude, GPS WGS 84 : 43°33'29,9"N ; 5°43'41,1"E) n'ont pas permis de faire d'autres observations. Ces captures confirment la présence et la persistance de cette espèce sur une zone bien plus étendue que ne le laissaient penser les premières prospections, et il est fort probable que d'autres zones pâturées, situées dans le même périmètre et occupées régulièrement par les troupeaux, puissent aussi abriter des populations.

4. PERTINENCE DES MÉTHODES D'ÉCHANTILLONNAGE POUR LES COPROPHAGES

Au-delà de la simple confirmation d'informations sur la biogéographie d'une espèce ou d'un genre, les observations précédentes se révèlent intéressantes car elles mettent en évidence, d'une part, le rôle prépondérant des activités pastorales dans la dynamique de certains habitats écologiques en région méditerranéenne et, d'autre part, l'importance des méthodes employées pour l'échantillonnage des coléoptères coprophages lors d'études écologiques ou biogéographiques. Si le premier aspect avait été longuement évoqué par MAUGHAN (2006), le second n'avait pas été développé bien que certaines remarques eussent été nécessaires. Les pièges de type barber (*pitfall trap* en anglais) utilisés en 2003, puis en 2004, sous la forme d'un grand nombre de cannettes de boisson emplies de crottin de mouton et enfoncées dans le sol au niveau de pelouses d'altitude sur l'ubac de la montagne Sainte-Victoire avaient donné de piètres résultats au regard de l'importance de la logistique mise en œuvre. On peut affirmer que la capture de *C. lunaris* et de *C. umbilicatus* avait tenu en quelque sorte du coup de chance, dans une simple zone de passage des troupeaux ! Si le très faible nombre d'individus de *C. umbilicatus* capturés (seulement 2 en 2003) peut s'expliquer en partie par la faible abondance des populations, ainsi que par des conditions climatiques défavorables au printemps 2004 (sécheresse édaphique), c'est surtout vers la pertinence du mode de piégeage employé, et dans la préparation des pièges, que la réponse doit être cherchée. Tout d'abord, plusieurs facteurs techniques sont à mettre en cause. D'une part, le stockage du crottin de mouton pendant plusieurs jours dans des sacs plastiques avant utilisation avait entraîné un début de dessiccation et n'avait probablement pas permis de maintenir tout le pouvoir attractif de celui-ci [HALOTI *et al.* (2006) suggèrent la congélation comme moyen efficace de conservation] et, d'autre part, le faible volume utilisé dans des récipients trop petits pour empêcher une fuite rapide des insectes... Le second aspect concerne les caractéristiques intrinsèques des pièges barbers "simples", uniquement constitués d'un récipient enfoncé dans le sol et garnis d'un composé attractif, ici des fèces. Ceux-ci permettent la capture d'un certain nombre d'espèces de coprophages présentes sur un site, mais c'est la version modifiée de type CSR

(*Cebo-Superficie-Rejilla* ; Appât-Surface-Grille), testée et validée à la fin des années 1980 par les Espagnols LOBO *et al.* (1988), qui donne les meilleurs résultats. Dans ce système, les fèces utilisées ne sont plus contenues dans le récipient, mais posées sur une grille au-dessus de celui-ci (ou suspendues dans un filet à mailles fines); le piège est alors rempli d'un

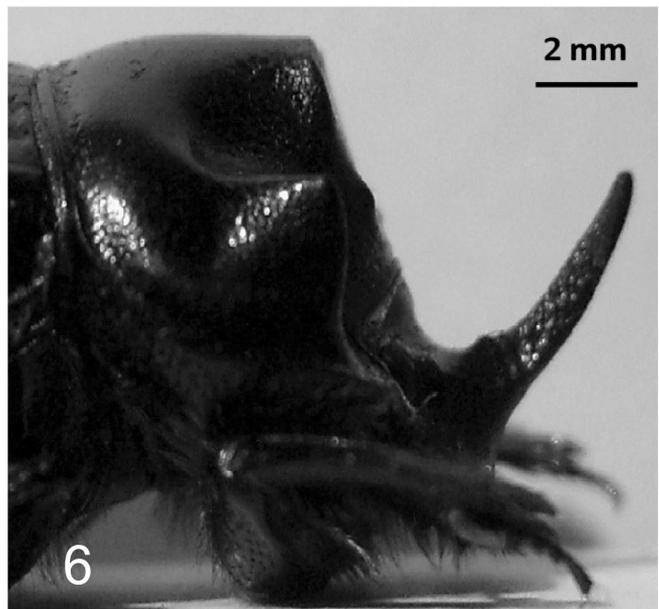
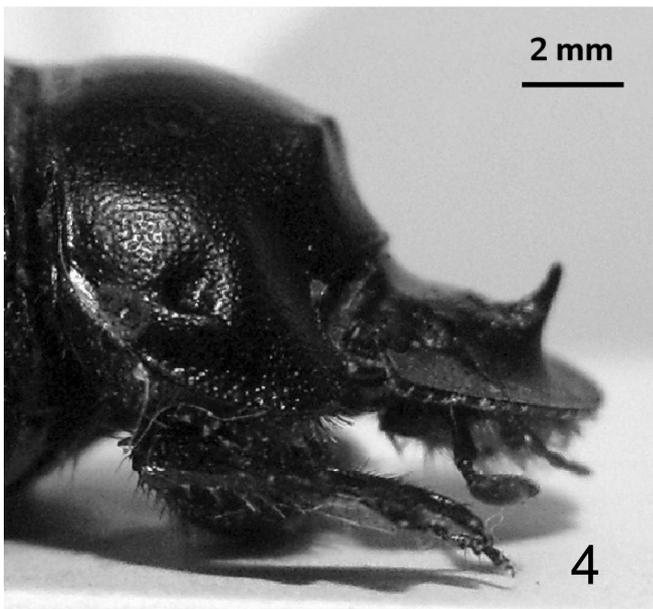


Fig. 3-6. – *Copris* spp. – 3-4, *C. umbilicatus* Abeille de Perrin, 1901, ♂, habitus en vue dorsale et tête en vue de profil. – 5-6, *C. lunaris* (Linné, 1758), ♂, habitus en vue dorsale et tête en vue de profil. (Collection et photographies N. Maughan).

liquide conservateur (eau savonneuse par exemple) pour préserver les insectes qui viennent à y tomber (RAHAGALALA *et al.*, 2009 ; VILJANEN, 2009). Ces mêmes auteurs ont montré que la quantité et l'emplacement de l'appât possédaient une grande influence et agissaient de manière synergique, la ventilation de celui-ci influençant fortement l'attractivité du piège. En Afrique du Sud, DOUBE & GILLER (1990) ont démontré que ces pièges de type CSR donnaient la meilleure représentation possible d'une communauté d'insectes coprophages actifs dans un site, à un moment donné. Dans la majorité des cas, le spectre faunistique (qualitatif et quantitatif) recueilli dans ces pièges ne diffère pas de la communauté des espèces trouvées dans les autres excréments frais présents (depuis moins de 72 h) dans un pâturage, avant qu'interviennent les processus d'émigration. En ce qui concerne le nombre de pièges à utiliser au niveau d'un site, LOBO *et al.*, (1998) ont déterminé qu'une seule campagne de captures, avec seulement 5 pièges au sol, pouvait capturer de 75 à 80 % des espèces locales mais jusqu'à 95 % de l'abondance et de la biomasse en région méditerranéenne, et donner ainsi un échantillon représentatif de la structure de la communauté des coprophages. Inversement, si l'on veut réaliser un inventaire exhaustif qui comprend les espèces les plus rares pour des études de biogéographie, l'utilisation d'un plus grand nombre de pièges sera nécessaire. Un tel protocole permet de comparer objectivement les stations entre elles selon leurs effectifs ou leur composition faunistique, et les relevés entre eux pour une même station.

Cependant, la pose de pièges se révèle particulièrement chronophage, nécessite une logistique importante, et peut être très difficile dans des secteurs accidentés d'altitude. Ce type de système doit plutôt être réservé à des études écologiques de plus grande envergure menées sur plusieurs sites, nécessitant un protocole d'échantillonnage standardisé (LARSEN & FORSYTH, 2005), plutôt qu'à de simples prospections entomologiques destinées uniquement à établir ou non la présence sur un site de telle ou telle espèce rare de coprophage et à en préciser la répartition géographique.

Finalement, nous suggérons pour des espèces rares tel que *Copris umbilicatus* de réaliser des prospections méthodiques dans les zones précises qui offrent les conditions écologiques



Fig. 7. – Pâturages situés à proximité de la forêt départementale du Puits d'Auzon (secteur S2, nord-est de la montagne Sainte-Victoire, entre 550 et 600 m d'altitude) ; quelques parcelles restent cultivées, une bergerie est visible en arrière-plan (Photographie N. Maughan).

requis et qui sont très régulièrement parcourues par des troupeaux d'ovins dont les zones de repos sont proches. C'est d'ailleurs cette méthode simple qui avait permis la capture par l'un des auteurs (A. Paulian) de nombreux individus dans le Haut-Var et ce en un minimum de temps. Ajoutons que si la prospection manuelle des nids et le piégeage sont les techniques d'échantillonnages les plus couramment utilisées pour les coléoptères coprophages, certaines observations suggèrent que les chasses nocturnes avec pièges lumineux peuvent être utiles. En effet, les espèces du genre *Copris* sont nocturnes ; *C. lunaris* et *C. hispanus* ont une activité aérienne qui ne débute qu'après l'établissement d'une complète obscurité, maximale jusqu'aux alentours de minuit, puis qui décroît progressivement (MENA *et al.*, 1989). Et, même si pour *C. umbilicatus* la période exacte d'activité (crépusculaire et/ou exclusivement nocturne) n'est pas encore déterminée avec précision, au moyen d'un luxmètre par exemple (MENA *et al.*, 1989), deux cas récents de captures nocturnes sous des lampadaires en septembre 2008 et octobre 2010 dans la commune de Saint-Privat (600 m d'altitude, Hérault) (P. Martin, comm. pers.) et en 2007 dans la commune d'Aubenasson (*cf.* partie 3) laissent à penser que les chasses de nuit ne doivent pas être totalement écartées.

5. REMARQUES SUR LA CONSERVATION DES SCARABAEOIDEA COPROPHAGES EN EUROPE OCCIDENTALE

La régression des pâturages exploités de manière extensive influence de manière fondamentale les communautés de coprophages, et la survie de beaucoup d'espèces est liée au maintien des milieux ouverts et au renforcement des pratiques pastorales (la reforestation entraîne la mise en place de communautés de coprophages moins diversifiées). L'hétérogénéité spatiale de l'habitat d'une pelouse pâturée permet la coexistence d'un grand nombre d'espèces, et si les excréments des ongulés sauvages peuvent être utilisés, ils ne sont pas suffisants pour permettre la conservation d'un pool régional d'espèces de coprophages (JAY-ROBERT *et al.*, 2008). On peut donc attendre que la conservation de la faune européenne des coprophages, principalement les Scarabaeidae mais aussi les Aphodiidae et les Geotrupidae, puisse être favorisée par le maintien d'un pastoralisme extensif et une politique de gestion durable qui préserve les usages humains traditionnels, aussi bien dans les secteurs de plaine qu'en zone alpine (BARBERO *et al.*, 1999 ; MACAGNO & PALESTRINI, 2009). Cependant, l'usage généralisé de traitements vétérinaires, même s'il tend à être pris en compte par beaucoup d'éleveurs et a diminué (élevages "bio"), peut mettre en péril cette biodiversité et avoir une influence négative sur la conservation de l'ensemble des communautés d'insectes coprophages.

Si les influences de l'évolution des paysages et des différents facteurs socio-économiques sur les paramètres écologiques sont prépondérantes et peuvent être évaluées (comme la progression du couvert forestier ou l'utilisation des produits anthelminthiques) d'autres phénomènes, plus difficiles à mesurer, doivent également être considérés. C'est le cas de la compétition inter- et intra-spécifique ou du rôle de certains prédateurs qui ont un impact sur la structure et la dynamique des communautés de Coléoptères coprophages (FINN & GITTINGS, 2003). Les insectes sont des acteurs prépondérants du fonctionnement des écosystèmes et des chaînes trophiques (CAMBEFORT, 1994 ; CAPINERA, 2010). Un ordre comme celui des Coléoptères compte pour une part importante dans le régime alimentaire de beaucoup de micro-mammifères, de reptiles, d'amphibiens ou d'oiseaux. Par exemple, la Taupe à queue glabre [*Scalopus aquaticus* (Linné, 1758)], d'Amérique du Nord, possède un régime alimentaire composé à plus de 70 % de larves de Scarabaeidae (CAPINERA, 2010). Les coprophages sont aussi très consommés par les oiseaux. C'est le cas de la Chevêche des terriers [*Athene cunicularia* (Molina, 1782)], qui vit dans les prairies d'Amérique du Nord et du Sud, et qui accumule des excréments de mammifères devant son terrier afin d'attirer les

coprophages dont elle se nourrit préférentiellement (LEVEY *et al.*, 2004). En 2003, TIDMARSH a identifié des restes de spécimens de *Copris umbilicatus* non digérés dans des nichoirs utilisés dans la vallée des Baux-de-Provence par des Rolliers d'Europe (*Coracias garrulus* Linné, 1758), espèce migratrice. Un prédateur comme la Corneille noire (*Corvus corone* Linné, 1758), dont les populations ont fortement augmenté en Europe de l'Ouest ces dernières décennies, est souvent cité comme menace potentielle pour les scarabéidés coprophages (CARPANETO *et al.*, 2007). Cependant, ce corvidé omnivore, qui fréquente les milieux ouverts et les prairies, et dont le régime trophique inclut les plus grosses espèces d'insectes, ne représente un réel danger que pour les espèces moins mobiles de la guilde des rouleurs (Scarabaeini) (HORGAN & BERROW, 2004). Des mammifères comme les Putois (*Mustela putorius putorius* Linné, 1758) ou les Ratons laveurs (*Procyon lotor* Linné, 1758), principalement nocturnes, n'ont eux aussi aucun mal à trouver des larves de Scarabaeidae qui sont des mets très prisés (CAPINERA, 2010). Aussi, comme nous l'avons dit précédemment, si l'état des habitats écologiques et la disparition des activités pastorales en région méditerranéenne, mais aussi en zone alpine, sont les principaux facteurs impliqués dans la raréfaction et la disparition d'une espèce relictuelle comme *Copris umbilicatus*, l'hypothèse de phénomènes complexes de compétition interspécifique, dans ce cas avec une espèce plus compétitive à la phénologie similaire comme *C. lunaris*, plus habile dans l'exploitation des ressources trophiques (chevauchement des niches écologiques), est évoquée (c'est la phénologie des espèces de coprophages qui apparaît comme étant un des facteurs les plus importants pour la structuration des biocénoses) (LUMARET, 1979 ; G. M. Carpaneto comm. pers.). Ceci impliquerait que la régression des populations de cette espèce ait débuté à une époque antérieure au déclin du pastoralisme. Un phénomène semblable serait à l'origine du peuplement actuel des Scarabaeidae de la Corse, où les plus petites espèces les moins compétitives sont absentes (JAY-ROBERT *et al.*, 1999). Cette hypothèse, qui peut aussi s'appliquer aux populations balkaniques de *Copris armeniacus*, est difficile, voire impossible à tester, surtout si l'on considère l'ensemble de l'aire actuelle de répartition des espèces.

L'état de la biodiversité dans une zone biogéographique peut être évalué en estimant le déclin de la richesse spécifique et de l'abondance, et en mettant en évidence l'extinction de certaines espèces au niveau local ou régional. Dans cette perspective, plusieurs groupes entomologiques sont classiquement utilisés comme bio-indicateurs de l'évolution de la biodiversité, de l'état écologique et du fonctionnement des écosystèmes terrestres ou aquatiques. C'est le cas des Coléoptères coprophages, et plus particulièrement de certaines familles de Scarabaeoidea dont l'intérêt comme bio-indicateurs de transformations des habitats a été souligné à de multiples reprises dans plusieurs régions du monde (SPECTOR, 2006 ; NEW, 2010). Les coprophages sont devenus des éléments importants et populaires pour les investigations des processus écologiques et les interactions entre les espèces et les facteurs qui influencent leur richesse et leur abondance (NEW, 2010). Cependant, une évaluation précise de la dynamique des espèces est nécessaire pour répondre à ces objectifs et nécessite une parfaite connaissance de leur distribution ainsi qu'un suivi des populations sur le long terme. C'est dans ce cadre que les données historiques bibliographiques et muséales se révèlent indispensables. Les Coléoptères coprophages constituent à cet égard un matériel biologique de choix. Il s'agit en effet d'un groupe taxonomiquement bien connu, surtout dans la zone paléarctique, dont les espèces ont été collectées depuis longtemps par de nombreux entomologistes. Un tel suivi dans la collecte des données permet même dans certains cas d'appréhender l'évolution temporelle de la faune quoique les études précises sur le déclin des Coléoptères coprophages soient encore rares. Quelques travaux existent pour des pays de l'Europe du Sud, par exemple, en ce qui concerne l'Espagne et la France, LOBO (2001) et LUMARET (1990) ont montré un

net déclin des populations de la guilda des rouleurs entre la première et la deuxième moitié du XX^e siècle. Pour ce même groupe, *CARPANETO et al.* (2007) ont procédé à une analyse qualifiée de "chrono-géonémique" des données historiques disponibles sur les Scarabaeidae d'Italie, accumulées depuis le XIX^e siècle et classées par décades à la recherche de possibles fluctuations. Ces données incluaient tous les enregistrements disponibles dans la littérature de 1865 à 2004, soit un total de 6870 enregistrements. Cette analyse a fait ressortir trois périodes de déclin : deux espèces qui ont commencé à décliner dans les années 1960, trois autres qui ont chuté à partir des années 1970 et six autres enfin qui ont montré une tendance négative dans les années 1980, soit au total onze espèces de la faune italienne en régression. Certaines apparaissent avoir totalement disparu des régions du nord de l'Italie et six sont considérées comme "en danger" au niveau national. Même en tenant compte d'un effort beaucoup plus intense d'enregistrement des données à une époque récente, cette tendance est réelle. Déjà, en 1999, *BARBERO et al.* considéraient comme "virtuellement" éteintes dans la plaine du Pô au moins une espèce de *Scarabaeus* Linné, 1758, et trois de *Gymnopleurus* Illiger, 1803, qui étaient communes et répandues au début du XX^e siècle.

Les informations tirées de l'analyse des données historiques présentent un grand intérêt, surtout dans une zone comme le Bassin méditerranéen où les espèces endémiques de coprophages sont essentiellement concentrées sur deux principaux foyers d'endémisme situés à chaque extrémité du Bassin. Ces centres d'endémisme et le degré d'endémicité sont très différents selon les familles considérées. Le taux d'endémisme passe de 19,4 % des espèces (sur un total de 134) pour les Scarabaeidae, à 44,0 % pour les Aphodiidae (350 espèces) et 52,4 % pour les Geotrupidae (63 espèces) (*LUMARET & LOBO*, 1995).

La sensibilisation et les préoccupations relatives à la disparition de la biodiversité au niveau mondial ont provoqué un intérêt croissant pour les jeux de données qui peuvent permettre de suivre les changements dans la distribution et les statuts de conservation de l'ensemble des espèces (*MAGURRAN et al.*, 2010). Ces informations peuvent avoir beaucoup d'applications comme le développement des modèles pour suivre l'évolution de la diversité des espèces, pour choisir et développer des actions de conservation et permettre un meilleur suivi de celles-ci. L'utilisation de données historiques aussi bien que celles actuelles sur la distribution des espèces est nécessaire pour suivre les évolutions de la biodiversité. Ces données proviennent d'une multitude de sources mais elles incluent souvent différents biais pour certaines périodes et certains lieux. Ceux-ci affectent leur interprétation, et de ce fait, leur efficacité. Pouvoir suivre les évolutions des populations dépend de données comparables et crédibles dans le temps. Le développement de méthodes pour éliminer ces biais se révèle urgent. Dans ce cadre, *BOAKES et al.* (2010) ont proposé trois pistes de réflexion pour que les données historiques et celles à venir puissent être utilisables.

– Il est indispensable que les données provenant des muséums (ou des collections privées) et de la littérature soient sauvegardées de manière durable.

– Les données qui ne sont pas géo-référencées, datées et intégrées dans une base de données centralisée présentent peu de valeur scientifique. Toutes les démarches pour collecter des données devraient tenir compte de la manière dont celles-ci pourraient contribuer à la création de bases de données.

– La collecte des données doit cibler des espèces et des zones géographiques encore peu considérées en biologie de la conservation aussi bien que les espèces menacées déjà identifiées. Ceci peut être facilité en renforçant la participation des amateurs éclairés (*COUVET et al.*, 2008 ; *DEVICTOR et al.*, 2010 ; exemple : programme SPIPOLL⁴) et en ajustant les méthodologies de collecte.

⁴ Programme SPIPOLL : Suivi photographique des insectes pollinisateurs. <http://www.spipoll.org/>

En outre, afin de compléter ces données, la réalisation d'échantillonnages systématiques devrait être une priorité pour la description précise de l'aire de répartition des espèces à un niveau local ou régional ; ceci dans le but de faire des prédictions robustes à propos des conséquences de la transformation des habitats sous les actions anthropiques et climatiques, pour évaluer la persistance des espèces et mettre en place les mesures de conservation adéquates (LOBO *et al.*, 2007). Une hypothèse comme celle qui suggère une probable remontée des limites altitudinales des espèces sous l'influence des changements climatiques dans les Alpes du Sud pourrait aussi être vérifiée (LUMARET *et al.*, 1996).

Si la constitution de bases de données et la réalisation d'inventaires sont les éléments centraux des programmes de suivi de la biodiversité entomologique, il n'est pas sûr que le manque de financement chronique qui touche une grande partie des entomologistes européens (LÖBL & LESCHEN, 2005) et une évolution des thématiques de recherches plus axées sur la phylogénie moléculaire (ou sur des programmes de systématique comme le *DNA Barcoding*) que sur la réalisation de suivis faunistiques (conduisant à la pénurie de spécialistes), permettent de mener à bien de tels travaux dans les années à venir.

REMERCIEMENTS. – Nous tenons à remercier les Pr. Jean-Pierre Lumaret (CEFE, CNRS, Université de Montpellier), Giuseppe Maria Carpaneto (Université de Rome, Département de Biologie), Enrico Barbero (Université de Turin) et Jean-Paul Casanova (LATP, CNRS, Université de Provence) ainsi que les Dr Eric Fabre (Université de Provence, IUT de Digne-les-Bains), Henri-Pierre Aberlenc (CIRAD, Montpellier) et Louis Bigot (MHN, Marseille). Merci au Dr Olivier Montreuil du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) pour ses corrections et ses remarques judicieuses qui ont permis l'élaboration de la version finale de ce manuscrit. Merci aussi à MM. Philippe Moretto (Var), Serge Peslier (association RARE), Jean-Michel Faton, Jörg Schleicher, Alain Coache (ICHAP), László Nádai et István Rozner (Hongrie), David Král (Charles University, République Tchèque), Borislav Guéorguiev et Marek Bunalski (NMNHS, Bulgarie), Philippe Martin, Mme Marie-France Leccia (chargée de mission pour le Parc National du Mercantour), Jean-Marc Thenoux (Écomusée de la Sainte-Baume), Franck Tilotta (Chambre d'Agriculture du Var), Denis Carel (berger à la Sainte-Baume), Serge Guérin (ONF, Var), Jean-Claude Tempier (CEEP) et à Mme Danièle Gonnet (bibliothécaire de la Société Linnéenne de Lyon). Merci également à M. Alain Tonetto du service commun de microscopie de l'Université de Provence (Saint-Charles, Marseille) pour son aide technique lors de la réalisation des clichés de *Copris* présentés dans cet article.

AUTEURS CITÉS

- ABEILLE DE PERRIN E., 1901. – Nouvelles espèces de Coléoptères Français. *L'Échange, Revue Linnéenne*, **17** : 68-70.
- AGRESTE. – Recensements agricoles 1988 et 2000. Ministère de l'agriculture, de l'alimentation, de la pêche, de la ruralité et de l'aménagement du territoire. <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/>
- BARAUD J., 1992. – Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe. *Faune de France*, **78**. Société Linnéenne de Lyon, 856 p.
- BARBERO E., PALESTRINI C. & ROLANDO A., 1999. – Dung Beetle Conservation: Effects of habitat and resource selection (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Insect Conservation*, **3** (2) : 75-84.
- BELLUCCI S., BARBERO E., AGOGLITTA R. & ZUNINO M., 2008. – Il popolamento a Scarabeidi degradatori delle Marche. I. Catalogo sistematico e corologico (Coleoptera Scarabaeoidea). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, **87** : 117-155.
- BÉTIS L., 1908-1926. – *Synopsis Des Coléoptères Du Var*. Draguignan, Imprimerie Latil frères, 971 p.
- BIGOT L., 1975. – Les zoocénoses des invertébrés dans la région de la Sainte-Victoire – Plateau du Cengle et leur intérêt biologique pour un programme de conservation des milieux naturels. Rapport DIREN, 11 p.
- BIGOT L. & PONEL P., 1985. – Étude d'un écosystème méditerranéen : la forêt domaniale mixte (chênaie à *Quercus ilex* L. et *Q. pubescens* Wild.) de la Gardiole de Rians. Composition et structure du peuplement des arthropodes frondicoles. *Bulletin d'Écologie*, **16** (4) : 269-272.
- BOAKES E. H., MCGOWAN P. J. K., FULLER R. A., CHANG-QING D., CLARK N. E., O'CONNOR K. & MACE G. M., 2010. – Distorted Views of Biodiversity: Spatial and Temporal Bias in Species Occurrence Data. *PloS Biology*, **8** (6) : 1-11.

- BRAUD Y. & CHAULIAC A., 2006. – Inventaire des insectes des massifs Concors – Vautubière – Sainte-Victoire – Forêt de Peyrolles – Montagne des Ubacs – Montagne d'Artigues. *Faune de Provence*, **23** : 44-50.
- BUNALSKI M., 2001. – Checklist of Bulgarian Scarabaeoidea (Coleoptera) (Fourth contribution to the knowledge of Scarabaeoidea of Bulgaria). *Polish Journal of Entomology*, **70** (3) : 165-172.
- CAILLOL H., 1913. – *Catalogue des coléoptères de Provence, 2^e partie*. Marseille, Société Linnéenne de Provence, 607 p.
- CAMBEFORT Y., 1991. – Biogeography and Evolution, chap. 4, p. 51-67. In : Hanski I. & Cambefort Y. (eds), *Dung beetle Ecology*. Princeton University Press, New Jersey, 520 p.
- 1994. – Diversité des Coléoptères Scarabaeidae. *Bulletin de la Société entomologique de France*, (numéro spécial), **99** : 87-92.
- CAPINERA J. L., 2010. – *Insects and Wildlife: Arthropods and their relationships with wild vertebrate animals*, 1^{er} ed. Wiley-Blackwell, 487 p.
- CARPANETO G. M., MAZZIOTTA A. & VALERIO L., 2007. – Inferring species decline from collection records: roller dung beetles in Italy (Coleoptera, Scarabaeidae). *Diversity and Distributions*, **13** (6) : 903-919.
- CARPANETO G. M., PIATTELLA E. & SABATINELLI G., 1994. – I coleotteri Scarabeoidei dell'Appennino Marchigiano settentrionale (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Biogeographia*, **17** [1993] : 293-320.
- CARPANETO G. M., PIATTELLA E. & VALERIO L., 2005. – Insecta Coleoptera Scarabeoidea. *Memorie del Museo Civico di Storia Naturale di Verona (IIA), Sezione Scienze della Vita*, **16** : 193-197.
- CHAPELIN-VISCARDI J.-D., PONEL P. & VOLANT J., 2008. – Les coléoptères de la retenue du barrage romain de Saint-Antonin-sur-Bayon : contribution à la connaissance de l'entomofaune du Grand Site Sainte-Victoire (Bouches-du-Rhône, France). *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence*, **59** : 97-112.
- COACHE A., 2007. – *Contributions à l'inventaire des Coléoptères des Alpes de Haute Provence, Liste des Espèces, Mise à jour du 20 mars 2007 (4052 sp.)*. La Brillanne, ICAHP, Association Inventaire des Coléoptères des Alpes de Haute Provence, 190 p.
- COUVET D., JIGUET F., JULLIARD R., LEVREL H. & TEYSSEDE A., 2008. – Enhancing citizen contributions to biodiversity science and public policy. *Interdisciplinary Science Reviews*, **33** (1) : 95-103.
- DEVICTOR V., WHITTAKER R. J. & BELTRAME C., 2010. – Beyond scarcity: citizen science programmes as useful tools for conservation biogeography. *Diversity and Distributions*, **16** (3) : 354-362.
- DOUBE B. M. & GILLER P. S., 1990. – A comparison of two types of trap for sampling dung beetle populations (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin of Entomological Research*, **80** (3) : 259-263.
- EDMONDS W. D., 1983. – Intervention des facteurs écologiques dans l'évolution de la nidification chez les Scarabaeinae (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **88** (7-8) : 470-481.
- ERROUSSI F., JAY-ROBERT P., LUMARET J.-P. & PIAU O., 2004. – Composition and Structure of Dung Beetle (Coleoptera: Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae) Assemblages in Mountain Grasslands of the Southern Alps. *Annals of the Entomological Society of America*, **97** (4) : 701-709.
- FABRE E., 2010. – Le loup dans son milieu en Provence au XVII^e siècle. Essai d'interprétation de la nuisance lupine. *Histoire & mesure*, **XXV** (2) : 23-32.
- FABRE E. & VERNET C., 2006. – Évolution de l'occupation du sol dans les Alpes-de-Haute-Provence (début du XIX^e siècle-fin du XX^e siècle). *Méditerranée*, **117** : 35-42.
- FABRE J.-H., 1897. – *Souvenirs entomologiques. Études sur l'instinct et les mœurs des insectes* (cinquième série). Delagrave éd., Paris, in-8°, iv + 357 p.
- FAUNA EUROPEA, 2010. – Version 2.1. <http://www.faunaeur.org/> (site consulté le 29 novembre 2010).
- FINN J. A. & GITTINGS T., 2003. – A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, **28** (1) : 1-13.
- HALFFTER G., 1997. – Subsocial behavior in Scarabaeinae beetles, p. 237-259. In : Choe J. C. & Crespi B. J. (eds), *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, 539 p.
- HALFFTER G. & EDMONDS W. D., 1982. – *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and Evolutionary Approach*. México, Instituto de Ecología, 176 p.

- HALOTI S., JANATI-IDRISSI A., CHERGUI H. & LUMARET J.-P., 2006. – Structure des communautés de Scarabéides coprophages du Maroc nord-occidental (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bulletin de l'Institut Scientifique, Section Sciences de la Vie, Rabat*, **28** : 25-34.
- HEMPEL H., SCHEFFCZYK A., SCHALLNAB H.-J., LUMARET J.-P., ALVINERIE M. & RÖMBKE J., 2006. – Toxicity of four veterinary parasiticides on larvae of the dung beetle *Aphodius constans* in the laboratory. *Environmental Toxicology and Chemistry*, **25** (12) : 3155-3163.
- HORGAN F. G. & BERROW S. D., 2004. – Hooded crow foraging from dung pats: implications for the structure of dung beetle assemblages. *Biology and Environment*, **104B** (2) : 119-124.
- INPN, 2010. – Fiches espèces : *Copris umbilicatus*, *Copris lunaris* et *Copris hispanus*. Muséum national d'Histoire naturelle 2003 - 2010. Inventaire National du Patrimoine Naturel, <http://inpn.mnhn.fr>. Documents téléchargés le 29 octobre 2010.
- JAY-ROBERT P., LOBO J. M. & LUMARET J.-P., 1999. – Le peuplement de la Corse par les Scarabéides coprophages est-il le résultat d'une compétition interspécifique ? *Annales de la Société entomologique de France*, **35** (suppl.) : 290-298.
- JAY-ROBERT P., NIOGRET J., ERROUSSI F., LABARUSSIAS M., PAOLETTI E., VAZQUEZ LUIS M. & LUMARET J.-P., 2008. – Relative efficiency of extensive grazing vs. wild ungulates management for dung beetle conservation in a heterogeneous landscape from Southern Europe (Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). *Biological Conservation*, **141** (11) : 2879-2887.
- JUŘENA D. & TÝR V., 2008. – [Checklist of Scarabaeoidea (Coleoptera) of the Czech Republic and Slovakia]. *Klapalekiana*, **44** (suppl.) : 3-15. (En tchèque).
- JUŘENA D., TÝR V. & BEZDEK A., 2008. – [Contribution to the faunistic research on Scarabaeoidea (Coleoptera) in the Czech Republic and Slovakia]. *Klapalekiana*, **44** (suppl.) : 17-176. (En tchèque).
- KLEMPERER H. G., 1982. – Normal and atypical nesting behavior of *Copris lunaris* (L.): Comparison with related species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, **7** (1) : 69-83.
- 1986. – Life history and parental behavior of a dung beetle from neotropical rainforest, *Copris laeviceps* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Zoology*, **209** : 319-326.
- KRAJČÍK M., 2006. – Checklist of Scarabaeoidea of the World. 1. Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Animma.x*, suppl. **3** : 1-189.
- KRÁL D., 1993. – Scarabaeoidea (p. 66-71). In : Jelínek J., Check-list of Czechoslovak Insects IV (Coleoptera). *Folia Heyrovskyana Supplementum*, **1** : 1-172.
- LARSEN T. H. & FORSYTH A., 2005. – Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies. *Biotropica*, **37** (2) : 322-325.
- LEMONNIER-DARCEMONT M., 2004. – Un insecte remarquable de la faune méditerranéenne : Le criquet hérisson : *Prionotropis hystrix azami* (Orthoptera Pamphagidae). *Le Courrier de la Nature*, **215** : 26-31.
- LEVEY D. J., SCOT DUNCAN R. & LEVINS C. F., 2004. – Use of dung as a tool by burrowing owls. *Nature*, **431** (7004) : 39.
- LÖBL I., KRELL F.-T. & KRÁL D., 2006. – Coprini (p. 151-154). In : Löbl I. & Smetana A. (eds), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea and Byrrhoidea*. Apollo Books, Stenstrup, 690 p.
- LÖBL I. & LESCHEN R. A. B., 2005. – Demography of coleopterists and their thoughts on DNA barcoding and the Phylocode, with commentary. *The Coleopterists Bulletin*, **59** (3) : 284-292.
- LOBO J. M., 2001. – Decline of roller dung beetle (Scarabaeinae) populations in the Iberian Peninsula during 20th century. *Biological Conservation*, **97** (1) : 43-50.
- LOBO J. M., BASELGA A., HORTAL J., JIMÉNEZ-VALVERDE A. & GÓMEZ J. F., 2007. – How does the knowledge about the spatial distribution of Iberian dung beetle species accumulate over time? *Diversity and Distributions*, **13** (6) : 772-780.
- LOBO J. M., LUMARET J.-P. & JAY-ROBERT P., 1998. – Sampling dung beetles in Mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices. *Pedobiologia*, **42** (3) : 252-266.
- LOBO J. M., MARTIN-PIERA F. & VEIGA C. M., 1988. – Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, **25** (1) : 77-100.
- LUMARET J.-P., 1979. – Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. II. Analyse synécologique des répartitions. *Vie et Milieu (C)*, **28-29** (2) : 179-201.

- 1980. – Analyse des communautés de scarabéidés coprophages dans le maquis Corse et étude de leur rôle dans l'utilisation des excréments. *Ecologia Mediterranea*, **5** : 51-58.
- 1990. – *Atlas des Coléoptères Scarabeides Laparosticti de France*. Paris, Muséum National d'Histoire naturelle, Secrétariat de la Faune et de la Flore, 439 p.
- 2002. – Les Scarabées et autres bousiers dans l'œuvre de Jean-Henri Fabre (p. 221-232). In : Actes Du Colloque International Sur L'entomologie *Jean-Henri Fabre, un autre regard sur l'insecte*, 18-19 octobre 2002, Saint-Léons-en-Lévézou, 375 p.
- LUMARET J.-P. & ERROUSSI F., 2002. – Use of anthelmintics in herbivores and evaluation of risks for the non-target fauna of pastures. *Veterinary Research*, **33** (5) : 547-562.
- LUMARET J.-P., JAY-ROBERT P. & LOBO J. M., 1996. – *Impact des changements climatiques sur l'extension des scarabéidés coprophages (insectes coléoptères) dans les Alpes du Sud*. Ministère de l'Environnement, Rapport ENV-SRAE - 92219, 102 p.
- LUMARET J.-P. & KIRK A. A., 1991. – South Temperate Dung Beetles (p. 97-115). In : Hanski I. & Cambefort Y. (eds), *Dung beetle Ecology*. Princeton University Press, New Jersey, 520 p.
- LUMARET J.-P. & LOBO J. M., 1995. – Geographic Distribution of Endemic Dung Beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palaearctic Region. *Biodiversity Letters*, **3** (6) : 192-199.
- MACAGNO A. L. M. & PALESTRINI C., 2009. – The maintenance of extensively exploited pastures within the Alpine mountain belt: implications for dung beetle conservation (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Biodiversity and Conservation*, **18** (12) : 3309-3323.
- MAGURRAN A. E., BAILLIE S. R., BUCKLAND S. T., DICK J. M., ELSTON D. A., MARIANSCOTT E., SMITH R. I., SOMERFIELD P. J. & WATT A. D., 2010. – Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology and Evolution*, **25** (10) : 574-582.
- MAUGHAN N., 2004. – Coléoptères (p. 72-84). In : Braud Y. (ed.), *Les insectes du Site Natura 2000 "Montagne Sainte-Victoire, Forêt de Peyrolles, Montagne des Ubacs, Montagne d'Artigues"*. Recueil des Inventaires et Expertise OPIE, Hiérarchisation des Enjeux de Conservation, Orientations de Gestion. Rapport ECOMED, OPIE, Grand Site Sainte-Victoire, 110 p.
- 2006. – Nouvelles données sur la biogéographie de *Copris umbilicatus* dans les Bouches-du-Rhône et réflexion sur l'intérêt du pastoralisme en région méditerranéenne (Coleoptera Scarabaeidae). *L'Entomologiste*, **62** (1-2) : 19-26.
- MENA J., GALANTE E. & LUMBRERAS C. J., 1989. – Daily flight activity of Scarabaeidae and Geotrupidae (Col.) and analysis of the factors determining this activity. *Ecologia Mediterranea*, **15** (1-2) : 69-80.
- MORETTO P., 1977. – Contribution à la connaissance de la faune entomologique du Var. 2^{ème} Partie: Lamellicornia. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et d'Archéologie de Toulon*, **29** : 114-124.
- NÁDAI L. & MERKL O., 1999. – Scarabaeoidea (Coleoptera) from the Aggtelek National Park (p. 215-221). In : Mahunka S. (ed.), *The fauna of the Aggtelek National Park*, **1**, 371 p.
- NATURA 2000. – Montagne Sainte-Victoire - Forêt De Peyrolles - Montagne Des Ubacs - Montagne D'Artigues. <http://natura2000.environnement.gouv.fr/sites/FR9301605.html>
- NEW T. R., 2010. – *Beetles in Conservation*. Wiley-Blackwell, Oxford, 237 p.
- OPIE, 2001. – Provence-Alpes du Sud. *Inventaires de l'entomofaune sur le site n° PR 11, Massif de la Sainte-Baume Mazaugues*, 57 p.
- 2009. – *Papillons de jour: Atlas de Provence-Alpes-Côte d'Azur* (collectif). Naturalia Publications, 192 p.
- PAULIAN R., 1959. – Coléoptères Scarabéides (deuxième édition, revue et augmentée). *Faune de France*, **63**. Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles, Lechevalier, Paris, 298 p.
- PAULIAN R. & BARAUD J., 1982. – Faune des Coléoptères de France. 2. Lucanoidea et Scarabaeoidea. *Encyclopédie Entomologique*, **43** : 1-477.
- PONEL P., 1993. – Coléoptères du massif des Maures et de la dépression permienne périphérique. *Faune de Provence*, **14** : 5-23.
- 1995. – Aspects de la biodiversité entomologiques des contreforts préalpins et des plans de Canjuers (Var) (Coleoptera). *Faune de Provence*, **16** : 39-49.
- RAHAGALALA P., VILJANEN H., HOTTOLA J. & HANSKI I., 2009. – Assemblages of dung beetles using cattle dung in Madagascar. *African Entomology*, **17** (1) : 71-89.

- RÖSSNER E., SCHÖNFELD J. & AHRENS D., 2010. – *Onthophagus (Palaeonthophagus) medius* (Kugelann, 1792) - a good western palaeartic species in the *Onthophagus vacca* complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Onthophagini). *Zootaxa*, **2629** : 1-28.
- SPECTOR S., 2006. – Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *Coleopterists Society Monographs Patricia Vaurie Series*, **5** : 71-83.
- THÉRON J. & BIGOT L., 1971. – Sur les modifications de la communauté des coléoptères Scarabéides coprophages en Camargue. *Bulletin de la Société d'études des Sciences naturelles de Nîmes*, **51** : 62-78.
- TIDMARSH R., 2003. – Nest box contents as an indicator of nestling diet in the European Roller (*Coracias garrulus*). *Synthèse des études et travaux de conservation A Rocha France*, 13 p.
- VILJANEN H., 2009. – *Dung beetle communities in Madagascar*. Thèse, Université d'Helsinki, Finlande, 35 p.
- VOISIN J.-F., 2003. – Atlas des Orthoptères et des Mantides de France. *Patrimoines naturels*, **60**. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 104 p.
- ZACHARIEVA B., 1965. – [Beitrag zur Erforschung der coprophagen Scarabaeidae (Coleoptera) aus den Ostrhodopen]. *Bulletin de l'Institut de Zoologie et Musée*, **19** : 129-134. (En bulgare, résumé en allemand).
-