

Structure des communautés de Scarabéides coprophages du Maroc nord-occidental (Coleoptera, Scarabaeoidea)

Said HALOTI¹, Abdellatif JANATI-IDRISSI², Hassan CHERGUI² & Jean-Pierre LUMARET³

1. Université Sidi Mohamed Ben Abdellah, Faculté des Sciences et Techniques, Département de Biologie, route d'Imouzzer, B.P. 2202, Fès, Maroc. e-mail : saidhaloti@yahoo.fr
2. Université Sidi Mohamed Ben Abdellah, Faculté des Sciences Dhar el Mehraz, Département de Biologie, B.P. 2202, Fès, Maroc. e-mail : nermine2002@yahoo.fr
3. Université Paul Valéry-Montpellier III, Laboratoire de Zoogéographie, UMR5175 CEFE, Route de Mende, F-34199 Montpellier Cedex 5, France. e-mail: jean.pierre-lumaret@univ-montp3.fr

Résumé. Une étude comparée des communautés de Scarabéides coprophages a été réalisée entre 1999 et 2000 dans le Nord-Ouest du Maroc, entre l'Atlantique (Moulay Bouselham) et le Rif (Bab Taza) en passant par le bassin du Gharb (Souk El Arbaa, Sidi Kacem et Ouezzane). Des piégeages mensuels effectués dans cinq stations selon un protocole standardisé, ont permis la capture de 57 espèces. La richesse spécifique varie peu d'un site à l'autre (entre 32 et 40 espèces). L'abondance de chaque guild (rouleurs, fousseurs et résidents) dépend de l'étage bioclimatique des sites. Ainsi, la guild des rouleurs domine à Souk El Arbaa, les fousseurs dominant à Sidi Kacem alors que les résidents, bien que plus fréquents, jouent partout un rôle mineur dans le processus de recyclage des bouses.

Mots clés: Maroc nord-occidental, Scarabéides coprophages, structure, guildes, biogéographie.

Structure of dung beetle communities in north-western Morocco (Coleoptera, Scarabaeoidea).

Abstract. A comparative study of dung beetle communities was undertaken during the period 1999-2000 in the north-west of Morocco, between the Atlantic ocean (Moulay Bouselham) and the Rif chain (Bab Taza) across the Gharb basin (Souk El Arbaa, Sidi Kacem and Ouezzane). Fifty seven species were captured in five stations using monthly standard method (dung baited pitfall traps). Only a few changes in the specific diversity were found (between 32 and 40 species). The abundance of every guild (rollers, tunnellers and dwellers) depends on the bioclimatic levels of the stations. Thus, the guild of the rollers dominates at Souk El Arbaa, tunnellers dominate at Sidi Kacem, whereas dwellers are more frequent but have a minor role in the recycling process of dung.

Mots clés: North-western Morocco, Scarabaeoidea, dung beetles, guilds, biogeography.

INTRODUCTION

La productivité d'un milieu pâturé dépend étroitement de la dynamique de recyclage des déjections des animaux, processus auquel participent activement les insectes coprophages. De nombreuses recherches ont été conduites dans les régions tempérées et tropicales, ainsi qu'en témoignent les travaux de plusieurs auteurs (Walter 1980, C. Rougon & D. Rougon 1980, 1983, Cambefort 1982, Desiere 1983, Davis 1989, Lumaret *et al.* 1992, Lumaret & Kadiri 1995) du rôle fondamental joué par les scarabéides coprophages dans la dégradation des déjections animales. Si les communautés de coprophages sont maintenant bien connues en France méditerranéenne (Lumaret 1983, 1989, Kadiri *et al.* 1997, Errouissi 2003) et en Espagne (Verdu Faraco 1998, Lumbreras Vicente 1998), peu de travaux leur ont été consacrés au Maroc où plusieurs sites ont été prospectés, avec la mise en évidence d'espèces-clés qui jouent un rôle majeur à certaines périodes de l'année (Janati *et al.* 1999, Janati 2000, Errouissi *et al.* 2004).

L'intérêt de poursuivre au Maroc des recherches sur ces insectes repose sur le fait qu'il s'agit d'un groupe d'espèces dont le rôle agronomique n'est pas négligeable et qui sont de surcroît bien connues sur le plan taxonomique, grâce surtout aux travaux de Kocher (1953, 1958, 1969) et de Baraud (1985, 1987), auxquels s'ajoutent les contributions d'Aguesse & Bigot (1979), Dewhurst (1979), Aouinty (1986), Tauzin (1990), Chavanon (1990) ou Chavanon & Bouraada (1995).

Au Maroc, les épisodes de sécheresse, plus longs et plus intenses qu'en région méditerranéenne française (Sauvage

1963), ont des répercussions importantes sur l'activité des insectes et la structure de leurs communautés. La vitesse de dessiccation des déjections des animaux augmente durant les périodes sèches, ce qui conduit à la formation rapide d'une croûte épaisse à la surface des bouses qui diminue leur pouvoir attractif et, par conséquent, le nombre d'insectes coprophages susceptibles d'utiliser cette matière (Lumaret 1975, 1989, Lumaret & Kirk 1987). La prise en compte du paramètre sécheresse est essentielle pour comprendre l'organisation et l'évolution spatio-temporelle de ces communautés de coléoptères au Maroc.

L'objectif de notre travail est de montrer comment, au cours d'une même année, se structurent les communautés de coléoptères coprophages dans plusieurs stations du Maroc, qui diffèrent par leurs caractéristiques bioclimatiques, réparties le long d'un gradient allant d'un bioclimat humide à un bioclimat semi-aride (Emberger 1939, Martin 1964).

MATERIEL ET METHODES

Stations étudiées

Les cinq sites retenus (Fig. 1) diffèrent par leur bioclimat, leur substrat, la nature du couvert végétal et leur altitude.

La première station (station A) du transect, Moulay Bouselham (34° 52' N ; 6° 14' W), est située sur le littoral atlantique à 7 km à l'ouest de la localité de Moulay Bouselham, à 13 m d'altitude. Soumise aux influences océaniques directes et classée dans la catégorie des stations

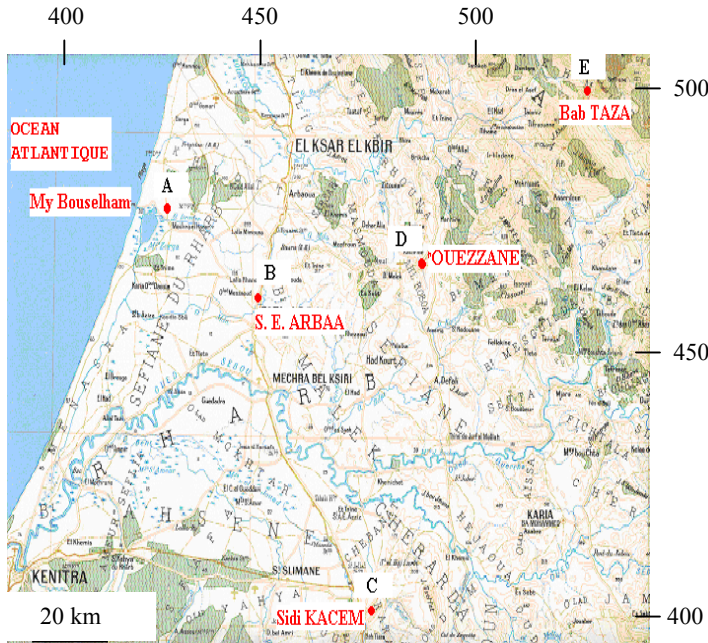


Figure 1. Localisation des cinq stations d'étude: A, Moulay Bouselham, B, Souk El Arbaa, C, Sidi Kacem, D, Ouezzane, E, Bab Taza.

sub-humides à hiver tempéré (Fig. 2), cette station est pâturée par des bovins et des ovins.

Les trois stations suivantes sont situées entre le littoral atlantique et le Rif :

– Souk El Arbaa (34° 25' N ; 6° W), dans la plaine de Gharb, à 6 km à l'est de la localité de Souk El Arbaa, à 58 m d'altitude (station B) ; classée dans le groupe des stations semi-arides à hiver tempéré (Fig. 2), la station est pâturée toute l'année par des ovins et des bovins ;

– Sidi Kacem (34° 03' N ; 04° 90' W), au sud-est de l'entrée de la ville de Sidi Kacem, à 142 m d'altitude ; cette station (C) appartient à l'étage bioclimatique semi-aride à hiver tempéré (Fig. 2) ; il s'agit d'une pelouse de parcours à végétation rase pâturée par des ovins et quelques bovins ;

– Ouezzane (34° 32' N, 04° 73' W), à 286 m d'altitude, à 2 km au sud-ouest de la localité de Ouezzane (Fig. 1, D) ; protégée de l'influence maritime par les montagnes environnantes qui font office d'écran naturel, cette station se positionne dans l'étage bioclimatique sub-humide à hiver tempéré (Fig. 2) ; elle est pâturée majoritairement par des bovins et de quelques ovins.

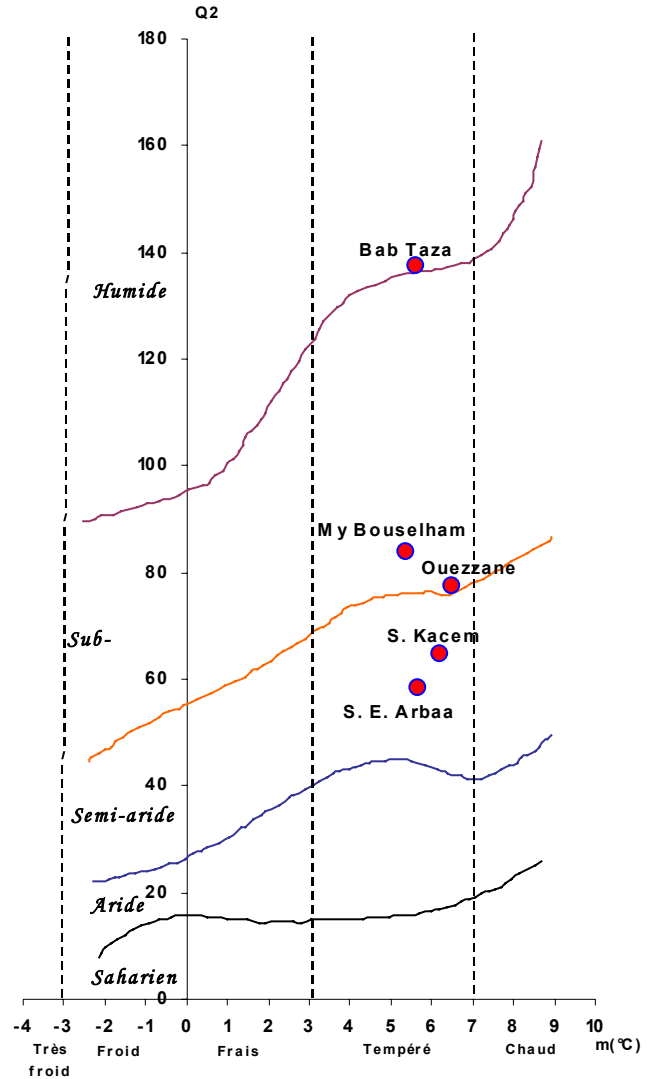


Figure 2. Position sur un climagramme des cinq stations dans les différents étages bioclimatiques en fonction des valeurs annuelles du quotient pluviométrique (Q2) d'Emberger (1939).

La dernière station (Fig. 1, E), Bab Taza (34° 41' N ; 04° 58' W) est située à l'extrémité ouest de l'arc rifain, à 26 km au sud-est de la localité de Chefchaouene (altitude 940 m). Classée dans l'étage bioclimatique humide à hiver tempéré (Fig. 2), avec des précipitations annuelles dépassant souvent 1000 mm, la station est pâturée par des caprins.

Tableau I. Caractéristiques géographiques et climatiques des cinq stations étudiées.

Stations	Latitude N	Longitude W	Alt. (m)	Etage bioclimatique
Moulay Bouselham	34°52'	6°14'	13	Sub-humide à hiver tempéré
Souk El Arbaa	34°25'	6°00'	58	Semi aride à hiver tempéré
Sidi Kacem	34°03'	4°90'	142	Semi aride à hiver tempéré
Ouezzane	34°32'	4°73'	286	Sub-humide à hiver tempéré
Bab Taza	34°41'	4°58'	940	Humide à hiver tempéré

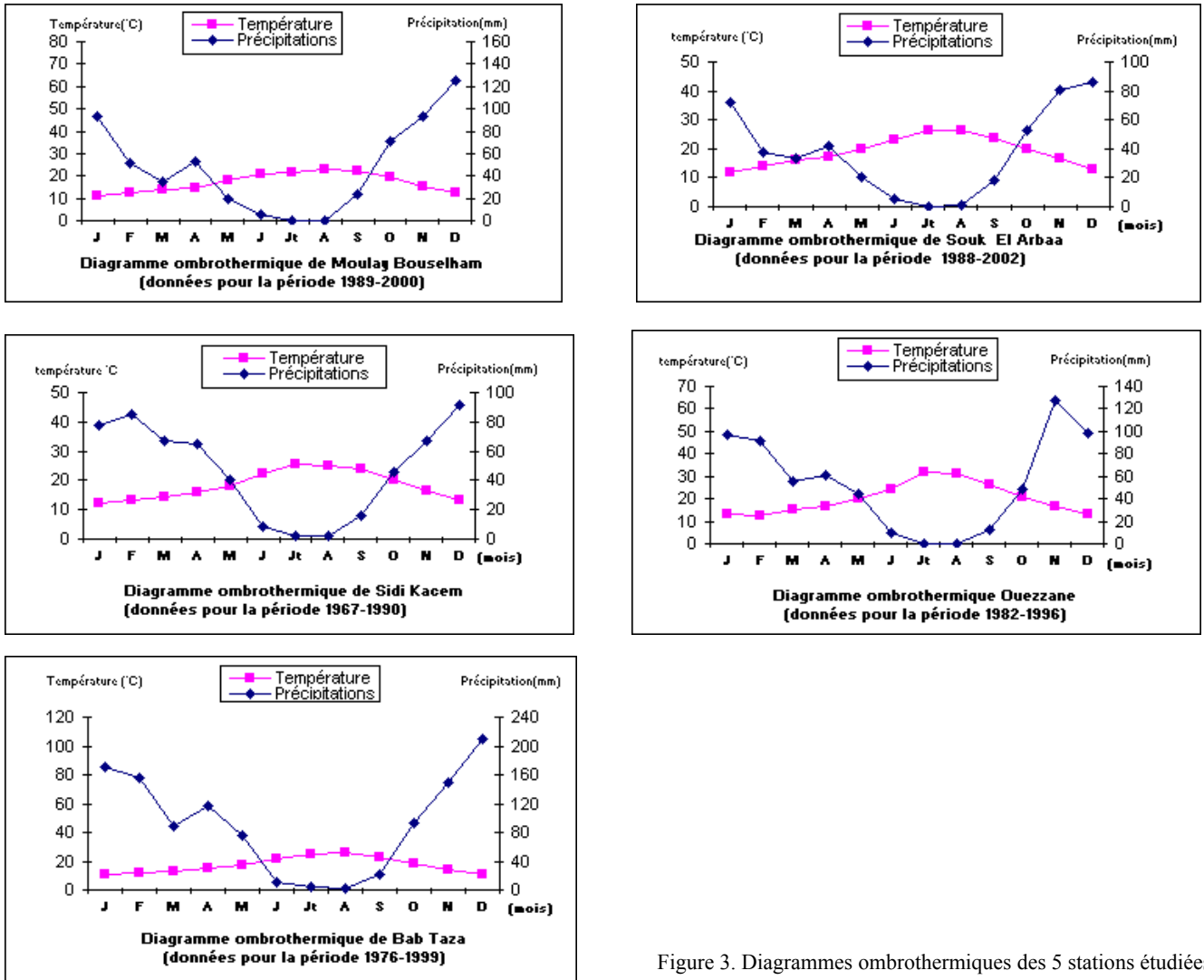


Figure 3. Diagrammes ombrothermiques des 5 stations étudiées.

Le tableau I et la figure 3 rassemblent respectivement les caractéristiques de ces stations et leurs diagrammes ombrothermiques. Le choix des stations entre l'Atlantique et le Rif, en passant par le bassin du Gharb, permet de comparer au cours d'un même cycle annuel les variations de densité, de biomasse et de composition faunistique des communautés de coprophages.

Collecte des insectes

Les coléoptères coprophages ont été piégés mensuellement entre juin 1999 et mai 2000. Les piégeages ont été réalisés selon le même protocole standard que celui pratiqué par la plupart des auteurs, avec trois pièges à coprophages de type CSR (Lobo *et al.* 1988) disposés le même jour dans chacune des stations. Placés à une distance de 25 m l'un de l'autre, les pièges consistent en un récipient collecteur de 25 cm de profondeur (cuvette) enterré au ras du sol et recouvert d'une grille métallique à larges mailles supportant l'appât (environ 500 g de bouse de vache). Les insectes attirés tombent dans le récipient préalablement rempli aux trois-quarts avec un liquide conservateur (eau légèrement savonneuse additionnée d'alcool à 95%). Les pièges sont relevés une semaine après leur mise en place. Pour pallier l'inconvénient de l'hétérogénéité des appâts, de

la bouse fraîche a été collectée auparavant en grande quantité, au même moment (printemps), puis homogénéisée et conditionnée en sacs plastiques avant d'être congelée (-18°C). Au fur et à mesure des besoins, les bouses sont décongelées et utilisées comme appât, retrouvant à la fois leur texture, leur fluidité et leur attraction initiale. L'utilisation d'un appât identique toute l'année et de même origine atténue considérablement les différences qui pourraient résulter de l'utilisation de déjections d'animaux ayant consommé une nourriture différente selon les saisons et de teneur en eau différente (Bernal *et al.* 1994). Doube & Giller (1990) ont démontré que les pièges CSR donnaient la meilleure représentation possible d'une communauté d'insectes coprophages actifs dans un site donné, 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 (moins de 72 h) présents dans le pâturage, avant qu'interviennent les processus d'émigration (Hanski 1980, Veiga *et al.* 1989). Un tel protocole permet de la sorte de comparer objectivement les stations entre elles selon leurs effectifs ou leur composition faunistique, et les relevés entre eux pour une même station.

Tableau II. Effectifs moyens annuel des différentes espèces dans les cinq stations.

	My Bouselham	S. El Arbaa	S. Kacem	Ouezzane	Bab Taza
ROULEURS					
1. <i>Scarabaeus sacer</i> L.	17,34	0	1,00	0	0
2. <i>Scarabaeus cicatricosus</i> Lucas	71,33	0	0,33	0	0
3. <i>Scarabaeus laticollis</i> L.	0	0	13,33	0	0,33
4. <i>Gymnopleurus flagellatus</i> (Fabr.)	0,33	2,67	6,33	0	7,33
5. <i>Gymnopleurus sturmi</i> McLeay	2,67	3431,67	449,00	3295,00	855,00
6. <i>Sisyphus schaefferi</i> (L.)	0	0	0	0	1,00
FOUISSEURS					
7. <i>Typhoeus typhoeus</i> (L.)	11,00	0	0	1,00	0
8. <i>Thorectes trituberculatus</i> Reitt.	0	0	26,33	0	0
9. <i>Copris hispanus</i> (L.)	7,67	5,33	8,00	10,33	0
10. <i>Chironitis furcifer</i> (Rossi)	0	0	4,33	0	10,33
11. <i>Chironitis irroratus</i> (Rossi)	1,33	12,67	37,33	3,33	0,33
12. <i>Bubas bison</i> (L.)	11,67	59,66	18,00	47,33	12,33
13. <i>Onitis alexis</i> Klug.	16,00	0,67	0,33	0	0
14. <i>Onitis numida</i> Cast.	0	0	0,67	0	0
15. <i>Onitis belial</i> Fabr.	9,00	0,67	0	1,67	1,67
16. <i>Onitis ion</i> (Oliv.)	0	1,67	1,00	2,00	47,00
17. <i>Euoniticellus fulvus</i> (Goeze)	148,00	42,67	0,33	229,33	69,67
18. <i>Euoniticellus pallens</i> (Oliv.)	47,33	3,33	0,67	214,33	1,67
19. <i>Euoniticellus pallipes</i> (Fabr.)	21,33	2,67	0	17,67	0
20. <i>Histeridium schreberi</i> (L.)	1,33	1,67	0	81,33	107,00
21. <i>Onthophagus taurus</i> (Schreb.)	789,67	31,00	10,67	328,00	135,33
22. <i>Onthophagus nigellus</i> (Ill.)	0	57,00	313,00	9,67	4,67
23. <i>Onthophagus hirtus</i> (Ill.)	1,00	261,00	109,00	18,00	0
24. <i>Onthophagus maki</i> (Ill.)	262,00	0	7,33	23,67	47,00
25. <i>Onthophagus vacca</i> (L.)	0	10,33	0	28,34	58,00
26. <i>Onthophagus similis</i> (Scriba)	0	13,67	0	1,00	108,33
27. <i>Onthophagus opacicollis</i> D'Orb.	8,67	0	0	0	212,33
28. <i>Onthophagus andalusicus</i> Waltl.	5,00	0	4,00	0,33	0
29. <i>Onthophagus melitaeus</i> (Fabr.)	0	224,67	462,00	5,00	44,67
30. <i>Euonthophagus crocatus</i> (Muls.)	0,67	6,00	21,33	21,34	357,00
RESIDENTS					
31. <i>Aphodius (Colobopterus) erraticus</i> (L.)	1,66	11,00	0,67	7,00	2,33
32. <i>Aphodius (Otophorus) haemorrhoidalis</i> (L.)	3,33	0,33	0	33,33	25,67
33. <i>Aphodius (Ammoecius) dentatus</i> Schm.	5,00	0	0	0	0
34. <i>Aphodius (Alocoderus) hydrochaeris</i> (Fabr.)	2,67	0,67	0	0	0
35. <i>Aphodius (Alocoderus) carinifrons</i> Reitt.	14,00	0,67	0	0	0
36. <i>Aphodius (Erytus) cognatus</i> (Fairm. Et Coq)	6,67	0	0	0	0
37. <i>Aphodius (Plagiogonus) esymoides</i> Reitt.	0	0	1,33	0	0
38. <i>Aphodius (Biralus) satellitius</i> (Herbst)	0	0	0	0	4,33
39. <i>Aphodius (Phalacrotonotus) quadriguttatus</i> (Herbst)	0	3,33	4,67	2,00	0
40. <i>Aphodius (Phalacrotonothus) diecki</i> Har.	0	1,00	18,67	16,67	0
41. <i>Aphodius (Euorodalus) tersus</i> Erich.	48,00	1,00	0,67	3,00	0
42. <i>Aphodius (Esymus) sicardi</i> Reitt.	0	0	0	0	1,67
43. <i>Aphodius (Volinus) lineolatus</i> Ill.	159,33	110,67	69,00	23,67	1,33
44. <i>Aphodius (Melinopterus) villarreali</i> Bar.	3,67	7,00	0	0	0
45. <i>Aphodius (Melinopterus) consputus</i> (Creutz)	82,33	3,67	0	225,33	14,67
46. <i>Aphodius (Amidorus) sharpi</i> Har.	0	0	10,33	0	0
47. <i>Aphodius (Anomius) castaneus</i> Ill.	15,00	94,33	24,67	1,00	2,67
48. <i>Aphodius (Mecynodes) striatulus</i> Waltl.	21,00	0,33	0	0	0
49. <i>Aphodius (s.str) fimetarius</i> (L.)	23,00	3,67	1,67	1,67	24,00
50. <i>Aphodius (s.str) foetidus</i> (Herbst)	2,67	18,67	73,00	7,33	63,00
51. <i>Aphodius (Bodilus) ghardimaouensis</i> Balth.	1,33	23,67	14,33	1,67	0
52. <i>Aphodius (Bodilus) lugens</i> (Cr.)	16,00	274,00	179,67	36,67	2,67
53. <i>Aphodius (Subrinus) vitellinus</i> Klug.	393,33	6,67	0	0	0
54. <i>Aphodius (Labarrus) lividus</i> (Oliv.)	46,00	82,00	65,33	5,67	0
55. <i>Aphodius (Calamosternus) granarius</i> (L.)	2,00	18,33	9,67	54,00	0
56. <i>Aphodius (Calamosternus) mayeri</i> Pill.	0	10,33	25,00	0	0,33
57. <i>Pleurophorus caesus</i> (Cr.)	2,00	13,33	1,00	1,67	1,33
nombre total d'espèces	40	40	38	35	32

Tableau III. Nombre de genres et d'espèces capturés sur le transect et comparaison à la faune totale du Maroc (nomenclature d'après Baraud 1985).

Familles	Nombre de genres		Nombre d'espèces		Nombre d'espèces capturées sur le transect par rapport à l'ensemble du Maroc (%)
	transect	Maroc	transect	Maroc	
Scarabaeidae	11	18	28	73	38,4
Aphodiidae	2	8	27	124	21,8
Geotrupidae	2	6	2	20	10,0
Total	15	32	57	217	26,3

Tableau IV : Variations saisonnières de la richesse spécifique dans chaque station.

Stations	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Total des espèces capturées par station
Moulay Bouselham (A)	28	22	20	20	40
Souk El Arbaa (B)	26	25	14	21	40
Sidi Kacem (C)	28	15	15	16	38
Ouezzane (D)	27	20	18	9	35
Bab Taza (E)	26	20	15	9	32
Total des espèces capturées le long du transect	51	36	24	32	57

RESULTATS

Richesse spécifique

Au total, 57 espèces ont été capturées appartenant à 11 genres (Tab. II) et trois familles. La famille des Scarabaeidae, qui comprend à la fois des insectes rouleurs (Scarabaeinae) et des insectes fouisseurs (Coprinae), est représentée ici par les Scarabaeini (3 espèces), les Gymnopleurini (2 espèces) et les Sisyphini (1 espèce) pour la guildes des rouleurs, et les Coprini (1 espèce), Onitini (7 espèces), Oniticellini (3 espèces) et Onthophagini (11 espèces) pour la guildes des fouisseurs. La famille des Geotrupidae (espèces également fouisseuses) n'est représentée dans le transect que par deux espèces. Les Aphodiidae sont bien représentés en nombre (27 espèces résidentes, toutes de la tribu des Aphodiini).

Le tableau III compare les captures effectuées le long du transect par rapport à la faune des coprophages du Maroc. Onze genres de Scarabaeidae (sur les 18 présents au Maroc) ont été rencontrés, représentant 38,4 % de la totalité des espèces de cette famille au Maroc. Les Aphodiidae, avec seulement 21,8 % des espèces présentes au Maroc réparties en deux genres, sont moins bien représentés ; 96,3 % des individus capturés appartiennent au genre *Aphodius*. Les Geotrupidae sont encore moins bien représentés, avec seulement deux espèces sur les 20 que compte cette famille au Maroc (soit 10% des espèces). Au total, les captures le long du transect représentent 26,3 % de la faune marocaine.

Le tableau IV rassemble les indications sur la richesse spécifique annuelle et saisonnière des stations. Pour la richesse annuelle les différences entre elles sont faibles, la richesse totale étant comprise entre 32 espèces (station de Bab Taza) et 40 espèces (stations de Moulay Bouselham et Souk el Arbaa).

Pour tous les sites, la richesse spécifique est maximale au printemps (entre 26 et 28 espèces) ; elle est minimale en

automne pour les stations les plus arides (Souk el Arbaa et Sidi Kacem) ou en hiver pour les stations les plus humides ou les plus élevées (Ouezzane et Bab Taza).

Comparaison des guildes de coprophages selon les stations

La guildes des rouleurs

Dans ce cas, les imagos détachent une parcelle d'excrément et l'emportent par roulage à une distance plus ou moins grande du dépôt avant de l'enterrer dans un endroit convenable pour leur propre consommation ou pour l'édification de nids pédotrophiques servant à la réception de la ponte. Ce sont des espèces diurnes ou crépusculaires pour la plupart.

La guildes des rouleurs n'est bien représentée en nombre d'individus (Tab. II) qu'à Souk El Arbaa (B) et à Ouezzane (D) à bioclimats semi-aride et sub-humide, respectivement, alors que la richesse spécifique en rouleurs est faible dans ces stations en comparaison avec les autres sites (Tab. II). Sur l'ensemble de l'année, cette guildes domine à Souk El Arbaa, à la fois en effectifs (70% du total des coprophages capturés) et en biomasse (93%) (Tab. V.2), du fait surtout de la très grande abondance de *Gymnopleurus sturmi* qui, en été, représente à lui seul 95% de l'ensemble des captures des rouleurs. Il en est de même à Ouezzane où les rouleurs représentent 69% du total annuel des captures de coprophages et 90% de leur biomasse (Tab. V.4). A Ouezzane, *G. sturmi* est l'unique représentant de la guildes des rouleurs.

La situation est différente à Moulay Bouselham (station A ; 4 espèces) où les rouleurs sont essentiellement représentés par *Scarabaeus cicatricosus* et *S. sacer* (Tab. II). Ces deux espèces représentent ensemble 97% des captures de rouleurs et 99% de leur biomasse. L'activité de ces deux espèces est à la fois printanière et estivale : avril à

juin pour *S. cicatricosus*, mai et juin pour *S. sacer*. Cependant, les rouleurs sont peu nombreux dans cette station du littoral atlantique (4% du total annuel des captures), mais leur grande taille (44,8% de la biomasse totale annuelle) et leur activité surtout printanière, au moment où les déjections des animaux sont particulièrement nombreuses, leur confèrent un rôle écologique déterminant, la quantité de matière stercorale enfouie dépendant de la taille des individus.

Dans les deux autres stations, la part représentée par les rouleurs est moins importante par rapport aux fousseurs, surtout du point de vue de leurs effectifs (23,6% à Sidi Kacem, 38,8 % à Bab Taza) (Tab. V.3, 5). A Sidi Kacem, où l'on compte 5 représentants de cette guildes, c'est *G. sturmi* qui domine d'avril à août, avec 95,5% des captures et 90,2% de la biomasse des rouleurs. A Bab Taza (4 espèces), *G. sturmi* domine la guildes à la fois en effectifs (99%) et en biomasse (99%). On peut noter que *Sisyphus schaefferi* a été capturé uniquement à Bab Taza (Tab. II).

La guildes des fousseurs

Il s'agit d'espèces qui enfouissent leurs réserves alimentaires dans les terriers creusés le plus souvent directement à l'aplomb des déjections. Un tel comportement, hautement adaptatif, permet aux larves de disposer de suffisamment de réserves pour accomplir tout leur développement, la compétition n'intervenant qu'entre les adultes pour accumuler les réserves. De plus, dans les régions arides ou semi-arides, l'enfouissement a l'avantage de soustraire une ressource fragile et fugace des effets très rapides de la dessiccation, un nid en profondeur conservant l'humidité initiale (Lumaret 1989).

Dans nos relevés, cette guildes compte à la fois des représentants des Geotrupidae et des Coprinae. La richesse en fousseurs est sensiblement la même entre les stations (entre 16 et 19 espèces), avec plusieurs espèces présentes partout. Il s'agit de *Chironitis irroratus*, *Bubas bison*, *Euoniticellus fulvus*, *Euon. pallens*, *Onthophagus taurus* et *Euonthophagus crocatus*. Par contre, *Onitis belial* est remplacé par *Onitis ion* à Sidi Kacem, tandis qu'*Onitis alexis*, espèce d'Afrique tropicale représentée en Afrique du Nord par la ssp. *Septentrionalis*, manque en altitude dans les stations à bioclimat humide à sub-humide (Ouezzane et Bab Taza). Quant à *Typhoeus typhoeus*, sa présence à Moulay Bouselham et Ouezzane paraît beaucoup plus liée aux caractéristiques stationnelles qu'à des considérations d'ordre bioclimatique, l'espèce ayant des préférences pour des sols profonds et bien drainés.

A Sidi Kacem, où la guildes des fousseurs représente 51,4% du total des captures annuelles toutes guildes confondues (Tab. V.3), *Onthophagus melitaeus* domine entre décembre et mai (45,1% des fousseurs). Sur la côte atlantique et en montagne, les fousseurs sont également dominants (58,8% du total annuel à Moulay Bouselham ; 54,7% à Bab Taza) (Tab. V.1, 5). A Moulay Bouselham, *Onthophagus taurus* domine à la fois par son nombre (58,9% des fousseurs) et la biomasse cumulée de ses représentants (45% du total), tandis qu'à Ouezzane *Onthophagus taurus* est le fousseur le plus abondant (31,4%) mais *Bubas bison* domine par sa biomasse (23,5%

du total annuel des fousseurs). A Bab Taza, *Euonthophagus crocatus* est le fousseur dominant, aussi bien par ses effectifs que la biomasse qu'il représente, avec une activité très marquée entre avril et juin.

La guildes des résidents

Il s'agit d'espèces dont le développement larvaire se déroule en totalité, ou pour une large part, à l'intérieur même des déjections (cas des *Aphodius*), ce qui nécessite que l'activité des insectes et surtout leur reproduction intervienne pendant les périodes fraîches et humides de l'année lorsque les déjections exploitées sont de petite taille sinon, il y a un problème de dessiccation trop rapide (Lumaret 1975, Lumaret & Kirk 1987). Une autre stratégie consiste à exploiter des excréments plus gros, mais avec le risque de rentrer en concurrence avec les rouleurs et fousseurs qui confisquent très rapidement une très large part de la ressource trophique en l'enfouissant dans des terriers profonds (Lumaret 1989), à moins de pratiquer le cleptoparasitisme et de parasiter les ressources accumulées par les fousseurs, comme cela est fréquent en zone sahélienne (Rougon & Rougon 1980, 1983).

Cette guildes n'est représentée que par les Aphodiidae qui comptent autant d'espèces que les Scarabaeidae le long du transect, respectivement 27 et 28 espèces (Tab. III). Certaines espèces sont présentes dans toutes les stations ; c'est le cas d'*Aphodius erraticus*, *A. lineolatus*, *A. castaneus*, *A. foetidus*, *A. lugens* et *Pleurophorus caesus*. Au contraire, d'autres espèces ont une distribution plus restreinte. Ainsi, *Aphodius dentatus* est limité au littoral atlantique et il en est de même pour *A. cognatus* et pour deux *Aphodius* du sous-genre *Alocoderus* (*A. hydrochaeris* et *A. carinifrons*). Signalons ici la capture d'*A. sharpi* à Sidi Kacem car cette espèce, toujours rare et localisée, se rencontre plutôt dans le Moyen et le Haut Atlas (Baraud 1985).

Les résidents sont bien représentés toute l'année à Moulay Bouselham. Cette forte présence des Aphodiidae (en nombre) est très vraisemblablement liée à des conditions bioclimatiques favorables (sub-humide à hiver tempéré) par rapport aux autres stations du transect, plus arides ou plus froides. Cette guildes constitue ici 37,2% de l'ensemble des captures annuelles de coprophages, mais du fait de la faible taille des individus, leur biomasse annuelle ne représente que 4,9% du total annuel (Tab. V.1).

A Sidi Kacem, les résidents représentent annuellement 25,1% du total des captures pour seulement 3,9% de la biomasse totale des Scarabéidés et il sont encore moins représentés à Souk El Arbaa (14,1% et 1,07% respectivement), Ouezzane (8,8% et 0,5%) et Bab Taza (6,5% et 1,1% en biomasse) (Tab. V.2, 4, 5). Dans cette localité, la faible représentation des Aphodiidae est un peu surprenante car en altitude on pourrait penser que les conditions thermiques et hydriques sont *a priori* plus favorables pour ces insectes (dessiccation moins rapide des déjections).

A Moulay Bouselham, la guildes des résidents est dominée par deux espèces dont l'activité est décalée au cours de l'année, *Aphodius vitellinus* à activité estivale (juin à septembre), et *A. lineolatus* à activité hivernale (décembre

Tableau V. Répartition annuelle des Scarabéidés coprophages en guildes dans les 5 stations du transect.

	Effectifs		Biomasse	
	total	%	Total (mg)	%
Rouleurs	91,67	4,02	31527,33	44,75
Fouisseurs	1341,66	58,78	35466,81	50,34
Résidents	849	37,2	3455	4,9
Total	2282,33	100	70449,14	100

V.1. Station de Moulay Bouselham

	Effectifs		Biomasse	
	total	%	total (mg)	%
Rouleurs	3434,33	70,76	290230	92,56
Fouisseurs	734,66	15,14	19946,22	6,36
Résidents	684,66	14,1	3371,72	1,08
Total	4853,65	100	313548	100

V.2. Station de Souk El Arbaa

	Effectifs		Biomasse	
	total	%	total (mg)	%
Rouleurs	470	23,57	42039,6	64,07
Fouisseurs	1024,33	51,37	21032,82	32,06
Résidents	499,67	25,06	2538,88	3,87
Total	1994	100	65611,3	100

V.3. Station de Sidi Kacem

	Effectifs		Biomasse	
	total	%	total (mg)	%
Rouleurs	3295	69,23	278427,5	89,64
Fouisseurs	1043,67	21,93	30728,14	9,89
Résidents	420,67	8,84	1439,26	0,47
Total	4759,34	100	310594,9	100

V.4. Station de Ouezzane

	Effectifs		Biomasse	
	total	%	total (mg)	%
Rouleurs	863,66	38,82	73046,74	70,98
Fouisseurs	1217,34	54,71	28761,57	27,95
Résidents	144	6,47	1107,69	1,08
Total	2225	100	102916	100

V.5. Station de Bab Taza

Tableau VI. Valeurs globales de la diversité H' et de l'équitabilité E pour les stations étudiées.

Stations	Diversité (H')	Équitabilité (E)	Nombre total d'espèces
Moulay Bouselham (A)	2,60	0,50	40
Souk El Arbaa (B)	2,06	0,39	40
Sidi Kacem (C)	3,39	0,65	38
Ouezzane (D)	2,00	0,39	35
Bab Taza (E)	3,32	0,66	32

à février). A Sidi Kacem, l'espèce dominante est *Aphodius lugens*, active en particulier en octobre après les premières pluies, suivie par *A. foetidus*, dont l'activité est principalement hivernale (décembre). *Aphodius lugens* domine également à Souk El Arbaa, suivie avec des effectifs moindres par *A. lineolatus*, dont l'activité est hivernale. A Ouezzane et Bab Taza, un seul représentant de cette guilda est dominant; il s'agit de *A. consputus* à Ouezzane et de *A. foetidus* à Bab Taza; ces deux espèces étant surtout actives en hiver. On voit bien ici que les *Aphodius*, qui sur un plan biogéographique voient leurs représentants d'autant plus nombreux par rapport aux fousseurs ou aux rouleurs que l'on remonte vers les hautes latitudes ou en altitude (Lumaret & Stiernet 1991), trouvent leur place dans les communautés de coprophages du Maroc en décalant leur activité vers les périodes les plus fraîches et humides de l'année.

Diversité des communautés

Pour chaque station, les valeurs de la diversité H' de Shannon et de l'équitabilité E (valeurs comprises entre 0 et 1) ont été calculées globalement sur un cycle annuel. C'est à Sidi Kacem (station C) et Bab Taza (station E) que la diversité est la plus élevée (H' = 3,39 et 3,32 respectivement), tandis que Ouezzane (station D) et Souk El Arbaa (station B) présentent les diversités les plus faibles (H' = 2 et 2,06 respectivement) (Tab. VI).

Dans les stations C et E, les espèces se partagent de manière relativement équilibrée les ressources trophiques disponibles, sans qu'une espèce ou une guilda soit réellement dominante sur les autres, tout au moins en effectifs (valeurs de E élevées, supérieures à 0,65). Il n'en est pas de même à Ouezzane (D) et Souk El Arbaa (B), où l'on observe une succession de pics d'émergence d'espèces qui sont actives brièvement puis disparaissent, avec à chaque fois un nombre très restreint d'espèces réellement abondantes et capables de s'approprier une part significative des ressources trophiques disponibles. Quatre espèces sont dominantes au cours de l'année à Ouezzane. Il s'agit de *A. consputus* qui représente jusqu'à 89% des effectifs mensuels entre janvier et mars. Par la suite, trois espèces seulement (*G. sturmi*, *E. fulvus* et *O. taurus*), représentant ensemble 80,9% des captures annuelles, dominent très largement la communauté des Scarabéidés coprophages, chacune pendant un à deux mois entre avril et septembre. Cette prévalence à Ouezzane d'un petit nombre d'espèces qui s'accaparent au cours de l'année l'essentiel des ressources trophiques contribue très largement à réduire la valeur de la diversité H' et plus encore celle de

l'équitabilité (E = 0,39). Il en est de même à Souk El Arbaa où les quatre espèces dominantes (*G. sturmi*, *O. hirtus*, *A. lineolatus* et *A. lugens*) représentent ensemble 82,9% des captures annuelles. La station de Moulay Bouselham (station A) occupe une position intermédiaire. Sur les 40 espèces présentes, trois représentent ensemble 63,3% des captures annuelles, de *O. taurus*, *O. maki* et *A. vitellinus*. Cependant, comme il s'agit d'espèces petites à moyenne (28,4% de la biomasse totale annuelle), elles ne peuvent pas à elles seules soustraire à leur profit l'essentiel des ressources trophiques disponibles, ce qui permet à des espèces plus grosses mais représentées par un petit nombre d'individus (cas des rouleurs, avec 4% des effectifs mais 44,8% de la biomasse totale annuelle) et à des espèces très petites et à faibles exigences trophiques, d'occuper une place mineure mais non nulle dans la communauté de Scarabéidés de cette station, conduisant à une diversité assez élevée (H' = 2,6) avec une équitabilité moyenne (E = 0,5) (Tab. VI).

CONCLUSION

L'analyse de la structure des communautés de Scarabéidés coprophages le long du gradient bioclimatique étudié montre qu'avec un fond faunistique relativement semblable, des conditions stationnelles contrastées conduisent à des arrangements d'espèces différents induisant une organisation fonctionnelle différente. A Souk El Arbaa (station B), ce sont les rouleurs qui constituent la guilda dominante, avec *Gymnopleurus sturmi* qui écrase toutes les autres espèces par son abondance. A Sidi Kacem (station C), malgré une richesse en rouleurs plus grande (5 espèces), ce sont par contre les fousseurs qui constituent la guilda dominante par ses effectifs nombreux (51,4% du total). Les résidents (Aphodiidae) jouent partout un rôle mineur, même si localement une espèce peut, pendant une courte période, exercer un certain rôle. Les conditions pédoclimatiques (en particulier sécheresse) ne permettent pas à cette guilda de jouer le même rôle fonctionnel majeur qu'en Europe du Nord ou en montagne (Hanski & Cambefort 1991, Lumaret & Stiernet 1991). Toutefois, les Aphodiidae sont particulièrement intéressants car sur un plan purement faunistique ils représentent le plus grand nombre d'espèces au Maroc et plus généralement au Maghreb si on les compare aux autres familles de coprophages (Tab. III), avec 31,2% d'espèces endémiques *sensu stricto* et 3,9% d'endémiques ibéro-maghrébines (Lumaret & Lobo 1996). L'intérêt de notre travail est d'avoir montré que d'autres recherches de ce type sont nécessaires au Maroc, en particulier dans les régions de

moyenne et haute montagne, afin que l'on puisse mieux y appréhender le fonctionnement des communautés de coprophages. Il ne peut s'agir que de recherches menées sur le long terme, nécessitant un échantillonnage couvrant tous les secteurs bioclimatiques et biogéographiques du Maroc.

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre de la préparation de la thèse d'Etat de l'un de nous (S. H.) à la Faculté des Sciences Dhar el Mehras de Fès. Nous tenons à remercier MM. les Professeurs Mohamed Arahou (Institut Scientifique, Rabat) et Guy Chavanon (Faculté des Sciences, Oujda) pour leurs remarques qui ont permis d'améliorer le manuscrit initial.

Références

- Aguesse P. & Bigot L. 1979. Contribution à l'étude des Coléoptères coprophages de la région de Casablanca, Maroc. *Bull. Inst. Sci.*, Rabat, 4, 69-80.
- Aouinty B. 1986. *Contribution à l'étude de la communauté coprophile de l'Oued Mellah à Mohammédia*. Certificat d'Etudes Approfondies d'écologie et génétique des populations, Université Mohammed V, Fac. Sciences, Rabat, 52 p.
- Baraud J. 1985. *Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du nord de l'Afrique, du Maroc au Sinaï*. Encyclopédie entomologique, XLVI, Lechevalier éd., Paris, 648p.
- Baraud J. 1987. Coléoptères Scarabaeoidea du Nord de l'Afrique: addenda et corrigenda. *Ann. Soc. entomol. Fr. (N.S.)*, 23, 4, 351-366.
- Bernal J.L., Del Nozal M.J., Salas M., Galante E. & Lumaret J.-P. 1994. HPLC determination of residual ivermectin in cattle following subcutaneous injection. *J. Liquid Chromatography*, 17, 2429-2444.
- Cambefort Y. 1982. Les Coléoptères Scarabaeidae s. str. de Lamto (Côte d'Ivoire): structure des peuplements et rôle dans l'écosystème. *Ann. Soc. entomol. Fr. (N. S.)*, 18, 4, 433-459.
- Chavanon G. 1990. Notes sur les Scarabaeoidea du Maroc oriental. Quelques localités ou espèces nouvelles pour la région. *L'Entomologiste*, 46, 6, 283-286.
- Chavanon G. & Bouraada K. 1995. 2^{ème} note sur les Scarabaeoidea du Maroc oriental, addenda et corrigenda. *L'Entomologiste*, 51, 6, 257-262.
- Davis A.L.V. 1989. Nesting of Afrotropical *Oniticellus* (Coleoptera: Scarabaeidae) and its evolutionary trend from soil to dung. *Ecol. Entomol.*, 14, 11-21.
- Desiere M. 1983. Ecologie des Coléoptères coprophages en prairie permanente pâturée. I. Caractéristiques des populations de Coléoptères adultes coprophiles. Phénologie et dynamique saisonnière. *Bull. Ecol.*, 14, 2, 99-117.
- Dewhurst C.F. 1979. Notes on some dung beetles collected in Morocco (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bull. Inst. Sci.*, Rabat, 4, 53-68.
- Doube B.M. & Giller P.S. 1990. A comparison of two types of traps for sampling dung beetle populations (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bull. Entomol. Res.*, 80, 259-263.
- Emberger L. 1939. Aperçu général sur la végétation du Maroc. Commentaire de la carte phytogéographique du Maroc au 1/1.500.000. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel in Zurich*, 14, 40-159.
- Errouissi F. 2003. *Effets des anthelminthiques sur les Insectes coprophages; conséquences environnementales*. Thèse doctorat, Univ. Montpellier 3, 382 p.
- Errouissi F., Haloti S., Jay-Robert P., Janati-Idrissi A. & Lumaret J.-P. 2004. Effects of the attractiveness for dung beetles of dung part origin and size along a climatic gradient. *Environmental Entomology*, 33, 1, 45-53.
- Hanski I. 1980. Migration to and from cow dropping by coprophagous beetles. *Ann. Zoologica Fennici*, 17, 11-16.
- Hanski I. & Cambefort Y. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton, N.J., Princeton Univ. Press, 418 p.
- Janati I.A. 2000. *Les Scarabéides coprophages des pelouses sèches du Maroc occidental: structure des communautés et rôle écologique (Coleoptera: Scarabaeoidea)*. Thèse de Doctorat es Sciences, Univ. Sidi Mohammed Ben Abadellah, Fac. Sciences Fès, 347 p.
- Janati I.A., Kadiri N. & Lumaret J.-P. 1999. Le partage du temps et de l'espace entre les guildes de Coléoptères coprophages dans le Moyen-Atlas (Maroc). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, 35 (suppl), 213-221.
- Kadiri N., Lobo J.M. & Lumaret J.-P. 1997. Conséquences de l'interaction entre préférences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Oecologica*, 18, 2, 107-119.
- Kocher L. 1953. Localisations Nouvelles ou intéressantes de coléoptères marocains. *Trav. Inst. Sci. Chérif.*, 7.
- Kocher L. 1958. Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc, fasc. VII: Lamellicornes. *Trav. Inst. Sci. Chérif.*, Rabat, sér. Zool., 16, 83 p.
- Kocher L. 1969. Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc, addenda et corrigenda, feuillets rectificatifs 15 à 18. *Trav. Inst. Sci. Chérif.*, Rabat, sér. Zool., 34, 132 p.
- Lobo J.M., Martin-Piera F. & Veiga C.M. 1988. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprofagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 25, 1, 77-100.
- Lumaret J.-P. 1975. Etude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Duft. (Coléoptère Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie & Milieu*, Sér. C, 25, 2, 267-282.
- Lumaret J.-P. 1983. Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française: relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces (Col.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88, 7-8, 481-495.
- Lumaret J.-P. 1989. Sécheresse et stratégies comportementales chez les Scarabéides coprophages (Insecta: Coleoptera). *Bull. Ecol.*, 20, 1, 51-57.
- Lumaret J.-P. & Kirk A. 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zoologica Mexicana*, 5, 24, 1-55.
- Lumaret J.-P. & Kadiri N. 1995. The influence of the first wave of colonizing insects on cattle dung dispersal. *Pedobiologia*, 39, 506-517.
- Lumaret J.-P. & Lobo J.M. 1996. Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palearctic region. *Biodiv. Lett.*, 3, 192-199.
- Lumaret J.-P. & Stiernet N. 1991. Montane dung beetles. In: Hanski I. & Cambefort Y. (eds) - *Dung Beetle Ecology*, Princeton, N. J., Princeton Univ. Press, pp. 242-254.
- Lumaret J.-P., Bertrand M. & Kadiri N. 1992. Changes in resources: consequences for the dynamics of dung beetle communities. *J. Appl. Ecol.*, 29, 349-356.
- Lumbreras Vicente C.J. 1998. *Estudio de la microsucesiones de Coléopteros coprófagos en encinares adherados y evaluación de los efectos derivados del uso de fármacos antiparasitarios (Coleoptera: Scarabaeoidea)*. Thèse doctorat, Univ. Alicante, 398 p.
- Martin J. 1964. Végétation du Moyen-Atlas Central. In: Lecompte M. 1986. Biogéographie de la montagne marocaine: le Moyen-Atlas central. *Mémoire du Centre National de Recherche Scientifique*, Rabat, 1-195.

- Rougon C. & Rougon D. 1980. Le cleptoparasitisme en zone sahélienne: phénomène adaptatif d'insectes Coléoptères Scarabaeidae aux climats arides et semi-arides. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 291D, 417-419.
- Rougon D. & Rougon C. 1983. Nidification des scarabaeidae et cleptoparasitisme des aphodiidae en zone sahélienne (Niger). Leur rôle dans la fertilisation des sols sableux (Col.). *Bull. Soc. entomol. Fr.*, 88, 496-513.
- Sauvage C. 1963. Etages bioclimatiques. Atlas du Maroc, notices explicatives, section II.- *Physique du globe et météorologie*, Rabat, 1-45.
- Tauzin P. 1990. Coléoptères Scarabaeoidea coprophages du Maroc. *L'Entomologiste*, 46, 4, 159-165.
- Veiga C.M., Lobo J.M. & Martin-Piera F. 1989. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprofagas de Scarabaeoidea (Col.). II : Analysis de efectividad. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 26, 1, 91-109.
- Verdu Faraco J.R. 1998. *Biología de los escarabeidos coprófagos en ecosistemas iberolevanticos. Ecología y análisis biogeográfico (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Thèse Doctorat, Univ. Alicante, 392 p.
- Walter P. 1980. Comportement de recherche et d'exploitation d'une masse stercorale chez quelques coprophages afro-tropicaux (Col. Scarabaeoidea). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.)*, 16, 2, 307-323.

Manuscrit reçu le 28 avril 2006

Version modifiée acceptée le 31 juillet 2006