



HAL
open science

Etude écologique des Coléoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire

Yves Cambefort

► **To cite this version:**

Yves Cambefort. Etude écologique des Coléoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire. Ecole Normale Supérieure, 3, pp.294+12, 1984, Travaux des chercheurs de la station de Lamto, 2-7288-0099-5. hal-01374057

HAL Id: hal-01374057

<https://hal.science/hal-01374057>

Submitted on 29 Sep 2016

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

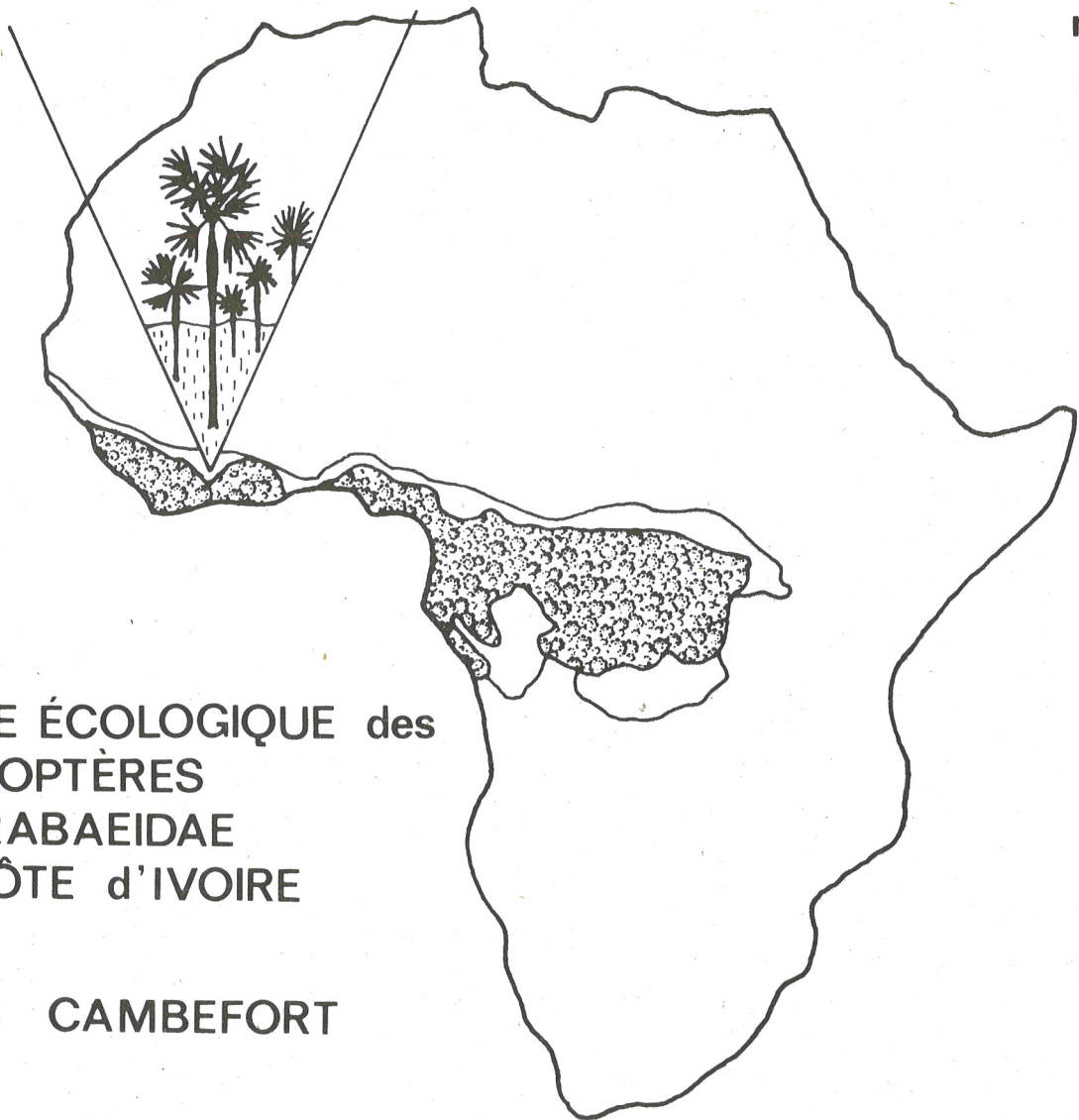
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

TRAVAUX DES CHERCHEURS de la station de LAMTO

(Côte d'Ivoire)

n°3

1984

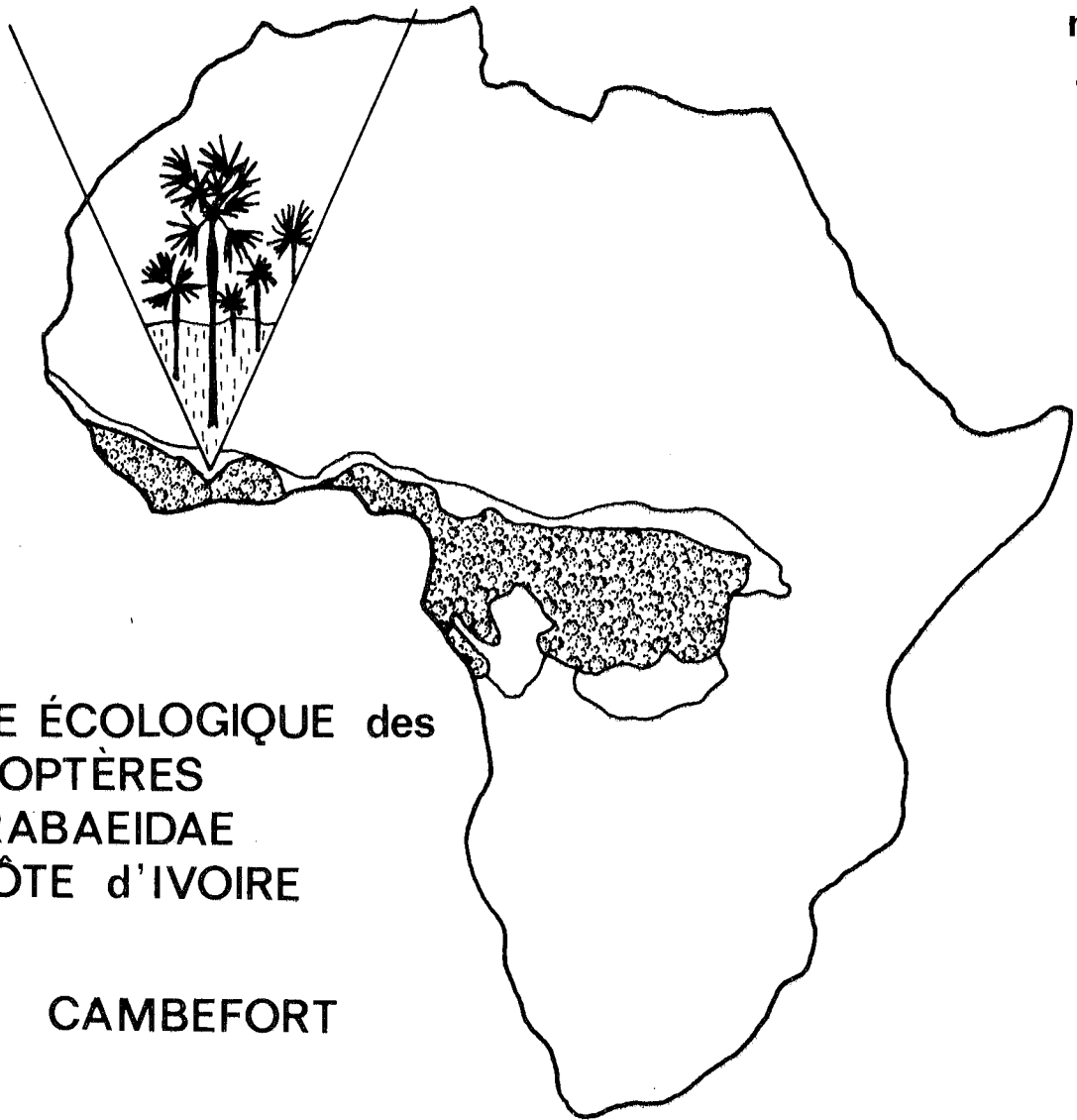


ÉTUDE ÉCOLOGIQUE des
COLÉOPTÈRES
SCARABAEIDAE
de CÔTE d'IVOIRE
par
YVES CAMBEFORT

TRAVAUX DES CHERCHEURS de la station de LAMTO

(Côte d'Ivoire)

n°3
1984



ÉTUDE ÉCOLOGIQUE des
COLÉOPTÈRES
SCARABAEIDAE
de CÔTE d'IVOIRE
par
YVES CAMBEFORT

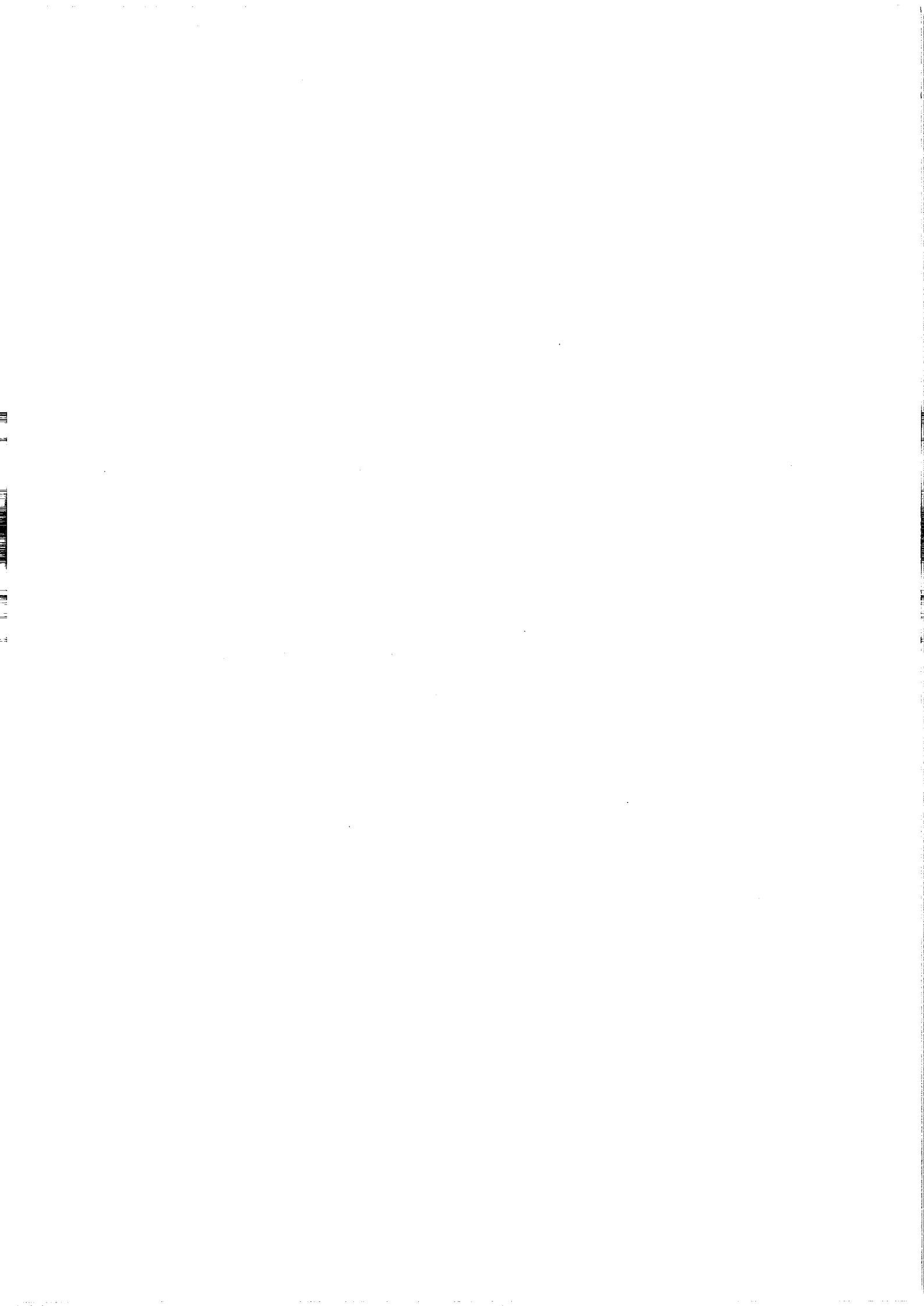
01
02
03
04
05
06
07
08
09
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
97
98
99
100

Etude écologique des Coléoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire

par

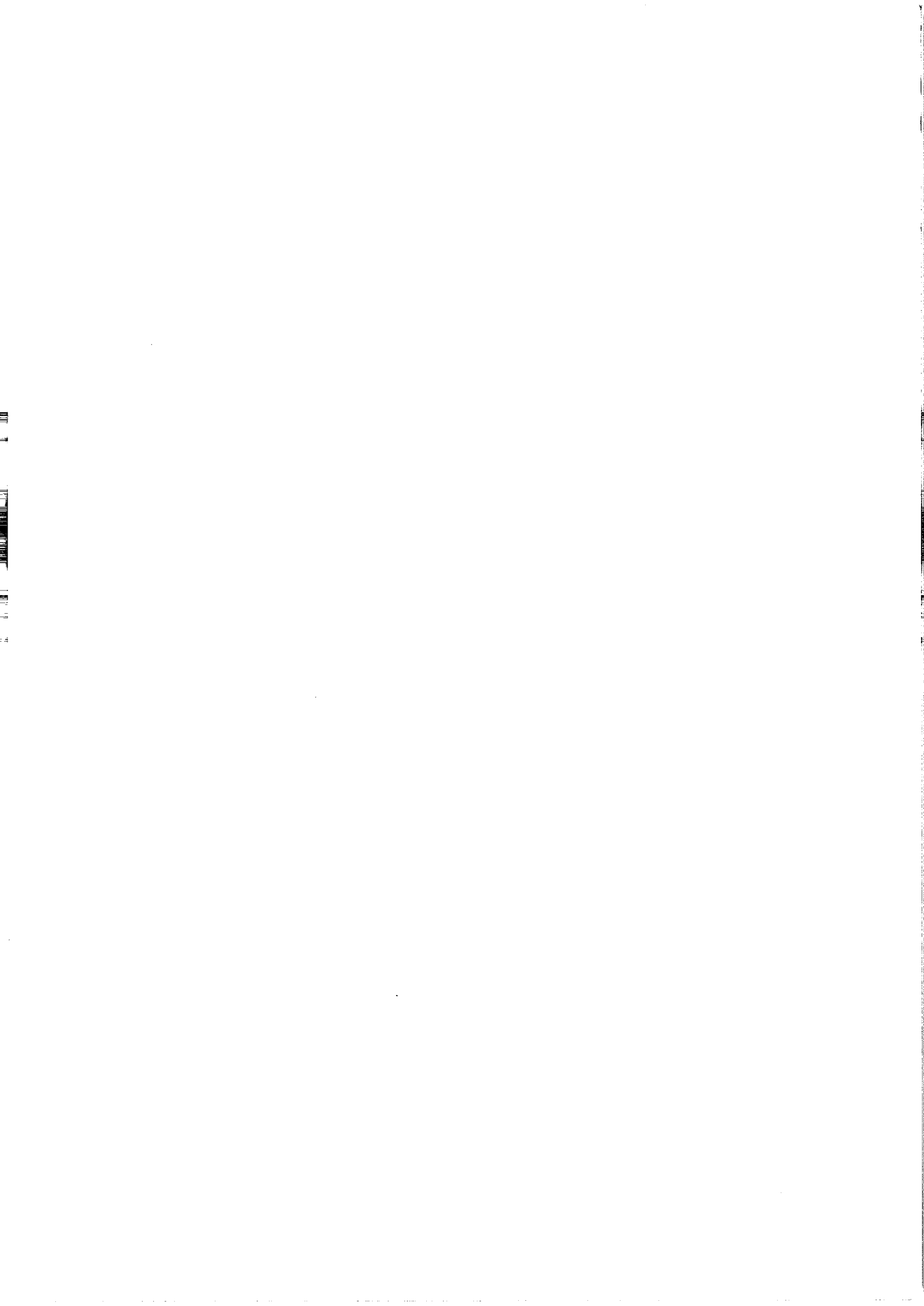
Yves CAMBEFORT

Laboratoire d'Entomologie
Muséum national d'Histoire naturelle
45, rue de Buffon
F-75005 Paris.



Ecce dedi tibi fimum boum pro stercorebus humanis
et facies panem tuum in eo.

Ezechiel, 4 : 15.



Avant-propos

C'est à l'exemple de M. le Recteur Paulian que je me suis intéressé, il y a vingt ans, aux Coléoptères Scarabaeidae. En 1979, il eut l'idée de ce travail et, par la suite, en suivit pas à pas toutes les étapes. Je voudrais lui exprimer ici toute ma gratitude.

C'est M. le Professeur Lamotte qui nous proposa la Côte d'Ivoire et accepta de diriger cette thèse, dont il a contrôlé de bout en bout l'élaboration. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

M. le Professeur Carayon voulut bien m'accueillir dans son laboratoire du Muséum, où ce travail a été réalisé. Il l'a toujours suivi avec bienveillance et je lui exprime, pour tout cela, mes remerciements les plus vifs.

M. le Professeur Lefeuvre s'intéresse à mes travaux depuis un certain temps et a bien voulu se charger, auprès du CNRS, de leur direction. Je l'en remercie très profondément.

M. le Professeur Dreux a accepté de siéger à mon jury de thèse. Qu'il en soit sincèrement remercié.

M. le Professeur Halffter m'a toujours fait bénéficier de ses conseils et de sa connaissance des Scarabaeidae. Je suis heureux qu'aujourd'hui il accepte d'examiner ce travail.

M. Lumaret, avant moi, mit la main à la pâte et me fit profiter de son expérience. C'est en connaissance de cause qu'il juge ce travail et je l'en remercie très sincèrement.

En Côte d'Ivoire, le travail de terrain n'aurait pas été possible sans l'aide que m'ont fournie de nombreuses personnes. Je remercie tout spécialement et très respectueusement M. le Ministre Lorougnon Guede et M. le Ministre Attobra qui prirent mes travaux sous leur haute protection. Ont aussi droit à toute ma gratitude : M. le Recteur Diarrassouba, qui me permit de séjourner à la station de Lamto ; M. le Directeur de Cabinet Leroux, qui m'autorisa à effectuer des recherches dans tout le territoire ivoirien ; M. le Directeur de Cabinet Konan, grâce à qui je pus parcourir les parcs nationaux ivoiriens ; M. le Dr.

Lamizana, qui favorisa mon travail et mon hébergement dans les trois ranches de la SODEPRA ; enfin, MM. les Drs. Roth et Dosso, qui m'ouvrirent les portes des stations de la Mission d'aide technique allemande et de l'Institut d'écologie tropicale au parc national de Taï. Lors de mes déplacements dans le pays, j'ai également reçu l'aide très amicale de M. Renwart, directeur du ranch d'Abokouamékro, de M. Dede, directeur du ranch de Sipilou, du R. P. Fernandez de la Pradilla, professeur au séminaire de Pabré, de M. Merz, chercheur de la Mission d'aide technique allemande : qu'ils soient tous cordialement remerciés. A Lamto, j'ai reçu le meilleur accueil de tout le personnel de la station, et tout particulièrement de son directeur M. Vuattoux à qui j'exprime ici mon amicale gratitude. Enfin, sur le terrain, j'ai reçu l'aide intelligente et dévouée de M. Kouakou Kouassi et je l'en remercie encore.

A Paris, le traitement mathématique des données a beaucoup bénéficié de l'aide de M. Baudoin qui en a supervisé l'analyse multidimensionnelle : toute ma gratitude lui est acquise. M. Mauchamp a bien voulu faire pour moi quelques dessins de Scarabaeidae : je l'en remercie cordialement. Au Laboratoire d'Entomologie du Muséum, enfin, Mlle Bizot et Mme Simon ont assuré la présente dactylographie et M. Hodebert a beaucoup contribué à la réalisation des figures : à tous trois, merci !

Sommaire

Introduction	1
Chapitre 1 : Cadre de l'étude	3
1. 1. Géologie et pédologie	3
1. 2. Climatologie	5
1. 3. Végétation	7
1. 4. Faune	7
1. 5. Rôle de l'homme	8
1. 6. Les stations	9
Chapitre 2 : Matériel et méthodes	17
2. 1. Définition et délimitation du matériel	17
2. 2. Taxonomie des Scarabaeidae afro-tropicaux	17
2. 3. Méthodes	18
Chapitre 3 : Scarabaeinae	25
3. 1. Tribu des Scarabaeini	25
3. 2. Tribu des Gymnopleurini	29
3. 3. Tribu des Canthonini	41
3. 4. Tribu des Sisyphini	45
Chapitre 4 : Coprinae	61
4. 1. Tribu des Coprini	61
4. 2. Tribu des Dichotomiini	81
4. 3. Tribu des Onitini	85
4. 4. Tribu des Oniticellini	93
4. 5. Tribu des Onthophagini	105
Chapitre 5 : Les peuplements de savane	153
5. 1. Sipilou	155
5. 2. Lamto	159
5. 3. Abokouamékro	161
5. 4. Ouango Fitini	169
Chapitre 6 : Les peuplements de forêt	173
6. 1. Taï-MATA	173
6. 2. Sipilou	177
6. 3. Lamto	181
6. 4. Ouango Fitini	183

VIII

Chapitre 7 : Analyse des peuplements locaux	186
7. 1. Les guildes et leur fonctionnement	186
7. 2. Articulation des guildes	192
7. 3. Facteurs du milieu	193
7. 4. Le mimétisme et la prédation	195
7. 5. Analyse théorique de la structure des peuplements	198
Chapitre 8 : Analyse des peuplements régionaux	207
8. 1. Peuplements de forêt	207
8. 2. Peuplements de savane	211
8. 3. Relation entre la taille des Scarabaeidae et leur répartition	225
8. 4. Comparaison forêt-savane	227
Chapitre 9 : Analyse de la répartition continentale	229
9. 1. Répartition des espèces forestières	229
9. 2. Répartition des espèces de savane	233
Chapitre 10 : Cycle saisonnier du peuplement	236
10. 1. Peuplements de savane	236
10. 2. Peuplements de forêt	243
10. 3. Conclusion	246
Chapitre 11 : Relations entre les Scarabaeidae et leurs micro-habitats.	247
11. 1. Différents types de micro-habitats des Scarabaeidae	247
11. 2. Préférences de micro-habitats	250
11. 3. Comparaison avec d'autres régions	256
Chapitre 12 : Rôle des Scarabaeidae dans l'écosystème	258
12. 1. Enfouissement des excréments	258
12. 2. Autres rôles	267
Résumé et conclusions	269
Summary : An ecological study of Scarabaeidae in Ivory Coast	275
Bibliographie	279
Annexe : Descriptions préliminaires d'un nouveau genre et de 36 nouvelles espèces, et nouvelle synonymie.	

Introduction

Connus depuis les anciens Egyptiens, étudiés par Fabre, les Scarabées coprophages ont fasciné les hommes depuis toujours. Il est d'autant plus étonnant que le rôle qu'ils jouent dans leurs milieux en enfouissant les excréments, rôle pourtant reconnu par les sociétés traditionnelles, au moins en Afrique (cf. par exemple Bernardet, 1983), n'ait été signalé qu'à partir de 1930 (notamment par Arrow, 1931) et surtout après 1960 (cf. en particulier Bornemissza, 1960). C'est alors que débutèrent dans plusieurs parties du monde les premières études écologiques consacrées à ces insectes, études parmi lesquelles il faut notamment signaler celle de Lumaret (1978) en Languedoc.

En Afrique, terre où les Scarabaeidae coprophages sont plus nombreux et plus variés que partout ailleurs, ces études ont été encore relativement peu nombreuses. On peut citer celles des écoles de Bornemissza, en Afrique du Sud (Paschalidis, 1974 ; Tribe, 1976 ; Davis, 1977 ; Stickler, 1979 ; Bernon, 1981), de R. Paulian (Walter, 1978 et 1980), d'Oxford (Kingston, 1977 ; Hanski, 1983) et de Liège (Nibaruta, 1982). D'autres travaux intéressants sont également ceux de C. et D. Rougon (1978, 1980) et D. et C. Rougon (1980, 1981), de Hammond (1976), de Dudley (1977 et 1979).

Outre ces études écologiques proprement dites, on observe actuellement une multiplication des travaux consacrés spécialement à l'enfouissement d'excréments par les Scarabaeidae, travaux effectués parfois sur le terrain, plus souvent au laboratoire et parmi lesquels on peut citer ceux de Anderson et Loomis, 1978 ; Bornemissza, 1978 ; Bornemissza et Williams, 1970 ; Bryan, 1976 ; Fincher, 1981 ; Fincher et al., 1981 ; Harris et al., 1980 ; Hughes et al., 1978 ; Lancaster et Hunter, 1978 ; Lee et Peng, 1981 et 1982 ; Ridsdill Smith, 1981 ; Ridsdill Smith et al., 1982 ; Wallace et Tyndale-Biscoe, 1983 ; Waterhouse, 1974, etc.

Ces études commencent à faire entrevoir les problèmes théoriques et pratiques que posent les Scarabaeidae, ainsi que ceux qu'ils pourraient aider à résoudre. C'est en pensant à cela que M. le Recteur Paulian et M. le Professeur Lamotte, connaissant l'intérêt que je porte

à ces insectes depuis près de vingt ans, m'ont proposé le sujet de la présente thèse. Il s'agissait en somme d'étudier, dans une région d'Afrique, par quelles espèces sont représentés les Coléoptères Scarabaeidae, comment s'organisent leurs peuplements dans l'espace et dans le temps, enfin quel est leur rôle dans l'écosystème.

Pour essayer de répondre à ces questions, nous avons choisi la Côte d'Ivoire, pour les avantages pratiques qu'elle présente et la grande variété qu'elle offre de milieux typiques d'Afrique Occidentale.

J'y ai séjourné une vingtaine de mois, répartis sur trois années (1979, 1980, 1981). Afin d'étudier plus au nord l'extension des espèces ivoiriennes, j'ai également fait deux séjours en Haute Volta (en 1981). Divers autres séjours en Afrique, notamment au Sénégal en 1974, en Ethiopie en 1976, en Afrique du Sud en 1977, au Gabon en 1978 et au Malawi en 1982, ont apporté des indications complémentaires.

Après deux chapitres de présentation du milieu, ainsi que du matériel et des méthodes, la présente étude peut être divisée en trois parties. D'abord, les chapitres 3 à 6 passent en revue, par espèce puis par guildes, les peuplements de Scarabaeidae observés en Côte d'Ivoire, en insistant autant que possible sur les aspects quantitatifs, souvent négligés jusqu'ici. Ensuite, les chapitres 7 à 11 tentent de faire la synthèse de ces diverses observations, en essayant de voir comment s'organisent les peuplements, au niveau local et au niveau régional, et de faire ressortir les facteurs qui les structurent. Enfin, le chapitre 12 est une tentative d'estimation du rôle que jouent les Scarabaeidae coprophages dans les différents milieux de Côte d'Ivoire où on les rencontre, notamment en enfouissant les excréments.

En annexe, on trouvera les descriptions préliminaires d'un nouveau genre et de 36 nouvelles espèces, ainsi qu'une nouvelle synonymie.

Chapitre 1 : Cadre de l'étude

Aucune frontière matérielle ne limite la Côte d'Ivoire ni la Haute Volta, en dehors de la façade maritime méridionale de la première. Ces deux pays se distinguent par une extrême absence de singularité : c'est l'Afrique Occidentale "moyenne", non seulement par sa situation géographique, mais aussi par l'absence de toute particularité saillante. Ceci lui confère une valeur exemplaire, archétypique, de cette partie du continent, qui, forte de ses 5 millions de km², représente environ le quart de l'Afrique au sud du tropique du Cancer (Avenard, 1971 ; Gourou, 1970).

Dans cet ensemble, si l'on observe un brusque passage de la forêt à la savane, dans la partie moyenne de la Côte d'Ivoire, les autres facteurs écologiques, qui semblent très nettement liés à la pluviosité, montrent des variations graduelles, progressives. L'orientation des isohyètes ne suit pas le tracé de la côte, mais est en général nord ouest - sud est (fig. 1).

Les neuf stations où a été réalisée cette étude ont été choisies en fonction à la fois de la représentation de la plupart des milieux d'Afrique Occidentale moyenne et de leurs caractéristiques pratiques : accessibilité, possibilités de séjour et de circulation, même en saison des pluies, etc. Ces stations se distribuent à peu près selon un transect perpendiculaire à la direction générale nord ouest-sud est (fig. 1).

1.1. Géologie et pédologie

La quasi-totalité des deux pays qui nous occupent est située sur la vieille plate-forme africaine (Isnard, 1964). Le bloc éburnéo-voltaïque s'est mis pour l'essentiel en place au précambrien moyen, donnant un pays fait de roches migmatitiques ou granitiques, de roches phylliteuses et de roches d'origine volcanique. Les roches cristallines dominent nettement, dans les régions que nous avons parcourues, à l'exception de Ouango Fitini, établi sur chistes, ainsi que des stations de Taï (Vennetier *et al.*, 1978).

Sur un tel socle et dans les conditions présentes et passées du climat, les sols sont essentiellement du type des "sols ferralliti-

Tableau I. Eléments d'analyse pédologique des stations étudiées.

Echantillons	pH	mat. orga. %	C %	N %	<50μ %	>50μ %
Forêt						
Tai-MATA	6,3	2	1,2	0,062	14,2	85,8
Sipilou	5,9	5,3	3,1	0,014	16	84
Lamto	5,6	3,5	2	0,106	31,9	68,1
Ouango Fitini	6,6	6,3	3,6	0,65	29	71
Savane						
Sipilou	5,5	2,9	1,7	0,106	35,3	64,7
Lamto	6,4	1,1	0,6	0,011	10	90
Abokouamékro	5,8	1,8	1	0,066	9,9	90,1
Kakpin	6,7	1,5	0,9	0,028	10	90
Ouango Fitini	5,8	2,5	1,5	0,071	18	82
Pabré	5,5	0,9	0,5	≥ 0	21	79

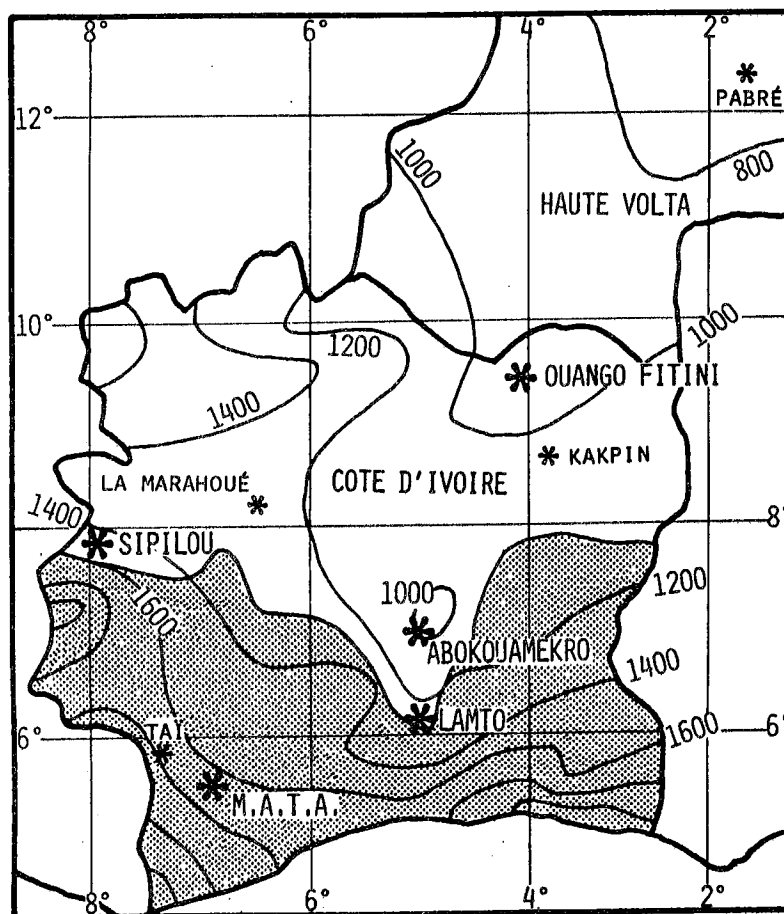


Fig. 1. Carte de la région, indiquant les stations de terrain où a été effectuée cette étude ainsi que les isohyètes moyennes annuelles (cotées en mm) (en grisé : zone de forêt hygrophile prédominante).

ques", sauf encore à Ouango Fitini et à Pabré, où ils sont du type "ferro-rugineux tropical", mais issus de roches ferrallitiques (Perraud, 1971). De tels types de sols donnent facilement naissance à des horizons supérieurs sableux qui conviennent particulièrement à l'activité de fouissement des Scarabaeidae. Ces sols sablonneux caractérisent toutes nos stations de savane, sauf Ouango Fitini où les gravillons sont dominants. C'est aussi le cas dans les stations de Taï. En savane de Sipilou, une importante fraction argileuse s'ajoute au sable (tableau I).

1.2. Climatologie

Dans la région que nous avons étudiée, il est possible d'opposer la zone nord qui subit une longue saison sèche avec harmattan (air sec, forte amplitude journalière de température, pluviométrie très faible), à la zone sud où la saison sèche est morcelée en deux périodes, toutes deux sous l'influence presque continue de la mousson (air humide, faible amplitude de température, pluviométrie ne descendant que pendant un seul mois en dessous de 40 mm).

La zone nord, soumise au climat "soudanien", est donc qualifiée de zone "soudanienne". La zone sud, en climat "guinéen", est la zone "guinéenne". Une limite arbitraire commode entre les deux zones est l'isohyète 1 000 mm (fig. 1).

On observe d'ailleurs des modifications climatiques, depuis une quinzaine d'années, ayant pour résultat une pluviosité déficitaire par rapport à ce qu'elle était auparavant (cf. Eldin, 1971 ; Vennetier et al., 1978 et Péron et al., 1975). Il semble que de telles variations climatiques soient cycliques, en Afrique de l'ouest. Avant la période actuelle, humide, se serait déroulée une période sèche, relativement récente (Bellier et al., 1969), qui aurait été elle-même précédée par une période plus fraîche (de 2 à 3° C) et plus humide terminée il y a environ 8 000 ans (Maley et Livingstone, 1983).

Outre les moyennes climatiques qui définissent les grands traits de ses paramètres biologiques, chacune de nos stations est soumise à des conditions momentanées qui les nuancent. Ce sont notamment les variations de la pluviosité pendant l'année où s'est déroulée cette étude

Tableau II. Pluviométrie bimestrielle et annuelle des stations étudiées, pendant l'année de l'étude (hauteurs de pluie en mm).

	B	I	M	E	S	T	R	E	S	Année
	1	2	3	4	5	6				
Sipilou	78	339	189	627	204	9				1446
Lamto	168	313	255	136	270	1				1143
Abokouamékro	134	236	198	232	146	14				954
Ouango Fitini	67	236	297	525	124	0				1249
Pabré	3	64	240	232	64	0				603

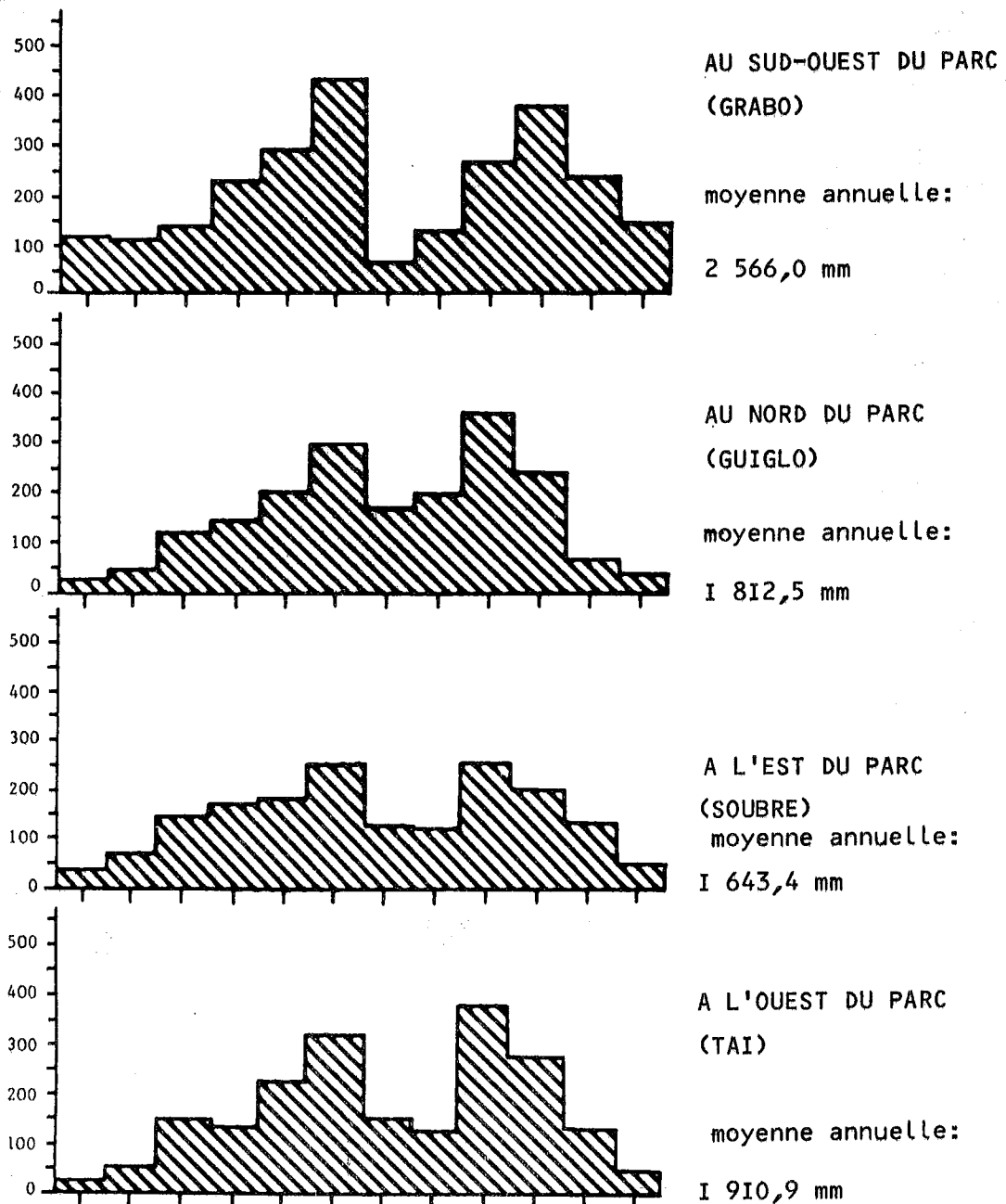


Fig. 2. Hauteurs pluviométriques mensuelles moyennes dans la région du Parc National de Taï (in Anonyme, 1979 b).

(tableau II). Pour des raisons pratiques, nous avons divisé l'année en six bimestres. Le premier commence au lendemain du feu de brousse, en zone guinéenne, soit le 1er février. Ce premier bimestre voit le tout début de la saison des pluies. L'année se termine avec la fin de saison sèche, que nous fixons approximativement au 31 janvier.

1.3. Végétation

On l'a dit, la seule coupure radicale existant dans le pays est celle qui sépare la zone de forêt, au sud, de celle de savane, au nord (fig. 1).

Par définition, la savane est "une formation herbeuse comportant une strate herbacée supérieure continuée d'au moins 80 cm de hauteur, qui influence une strate inférieure ; graminées à feuilles planes, basiliaires et caulinaires, ordinairement brûlées annuellement ; plantes ligneuses ordinairement présentes" (Guillaumet et Adjanohoun, 1971).

La forêt, elle, se définit comme un peuplement fermé, pluristrate, constitué d'arbres, et à tapis graminéen généralement absent. La zone des forêts, au sud du pays, est typiquement constituée par la forêt dense humide, "hygrophile", à grands arbres sempervirents. Plus au nord, apparaît une zone de forêt "mésophile", composée d'arbres semi-décidus. En dehors de la zone de forêt proprement dite, des galeries forestières, en général mésophiles, plus ou moins larges, s'étirent le long des fleuves, et des îlots forestiers isolés parsèment les savanes. Dans la zone soudanienne, la forêt est plus sèche, "xérophile", et les arbres, notamment Anogeissus, sont décidus.

1.4. Faune

Comme les Scarabaeidae sont essentiellement coprophages, leur existence dépend strictement des animaux, le plus souvent mammifères, qui produisent les déjections dont ils se nourrissent. Ces mammifères peuvent être divisés en deux catégories : sauvages et domestiques.

1.4.1. Animaux sauvages

En Côte d'Ivoire et Haute Volta, la faune des mammifères est riche en espèces, mais les 30 dernières années ont vu une diminution dra-

matique de l'effectif, notamment des grands animaux. Ceux-ci ne subsistent plus, en nombres réduits, que dans les parcs nationaux. Ce sont essentiellement l'éléphant et le buffle qui ont, en savane et en forêt, la plus grande importance pour les Scarabaeidae. Il y a aussi de grandes antilopes, notamment l'hippotrague en savane et le bongo en forêt, mais elles sont moins importantes. Les moyennes et petites espèces en revanche, mangoustes, céphalophes, phacochère, etc., existent encore en assez grand nombre, même hors des parcs, et contribuent à maintenir une riche faune de Scarabaeidae. Leur régime est essentiellement omnivore.

1.4.2. Animaux domestiques

Ils comprennent dans la région trois espèces principales. D'abord, diverses races locales de Bovidés, petites, trypano-résistantes (Verly, 1969). Le poids moyen de ces formes est évalué à 250 kg et fournit l'Unité Bovin Tropical (UBT), à laquelle nous nous référerons.

Ensuite, en Haute Volta mais aussi en migration bien plus au sud, se trouvent des zébus.

Ces deux espèces ont des bouses très fortement exploitées par les Scarabaeidae.

Enfin, d'assez nombreux ânes se trouvent en zone soudanienne. Leur crottin fibreux est sans doute, pour beaucoup de Scarabaeidae, un substitut satisfaisant du crottin d'éléphant.

1.5. Rôle de l'homme

L'homme intervient dans le secteur d'abord par production de matière fécale. Un individu humain produit, chaque jour, environ 200 g d'excrément. On peut considérer que, pour au moins quatre millions de personnes en Côte d'Ivoire, ces excréments sont rejetés directement sur le sol. La quantité ainsi produite se monte donc à environ 800 tonnes par jour, soit 300 000 tonnes par an, ou encore près de 10 kg/ha/an.

L'homme intervient ensuite par la mise à feu de la savane, tous les ans ("feu de brousse"). Ce feu a des effets très importants sur la flore et la faune (Gillon, 1970 ; Gillon et Pernes, 1968 ; Monnier, 1966). Le plus important d'entre eux est le maintien de la sa-

vane (et de sa faune) dans des zones que la forêt aurait tendance à envahir.

Enfin, et par ses diverses activités, l'homme dégrade le milieu naturel.

Cette dégradation s'exerce de deux façons : directe et indirecte.

L'influence directe est le produit de toutes les perturbations que l'homme exerce lui-même sur l'écosystème. Ce sont notamment la destructions de la végétation naturelle pour implanter ses cultures ou pour établir ses campements, villages et villes, ainsi que les voies qui les relient, ou encore dans un but de profit (exploitations forestières par exemple). Ce sont aussi les destructions de faune, dans un but d'alimentation ou de lutte contre d'éventuels "nuisibles", ou encore, ici aussi, dans un but de profit (chasse des éléphants pour l'ivoire notamment).

La dégradation indirecte s'exerce par l'intermédiaire des animaux domestiques, en général mal adaptés aux biotopes tropicaux, qu'ils dégradent plus qu'ils ne les exploitent. Le cas est assez rare en Côte d'Ivoire, où l'élevage est une activité peu fréquente, mais les savanes herbeuses guinéennes pâturées par le bétail domestique ont une production primaire inférieure à ce qu'elle est dans les savanes non pâturées (César, comm. pers.). En Haute Volta, cette dégradation est plus fréquente et plus évidente.

Il peut paraître regrettable que, au lieu de la détruire inconsidérément, on n'ait fait encore que peu de tentatives pour domestiquer la faune sauvage africaine, en équilibre, elle, avec son milieu naturel (cf. Lauginie, 1977).

Cet ensemble de dégradations d'origine humaine, directe ou indirecte, sera évoqué dans le présent travail sous le nom général d'"anthropisation".

1.6. Les stations

Le terme "station" est utilisé ici pour désigner un ensemble de biotopes situés au voisinage immédiat les uns des autres et occupant

un même lieu géographique et topographique : la "localité". C'est pourquoi, en pratique, on confondra parfois ces deux termes. Par exemple, la localité de Lamto est située par 5°02' de longitude ouest et 6°13' de latitude nord. Elle correspond à la station de Lamto, ensemble de savanes et lambeaux forestiers guinéens.

Huit de nos stations fournissent la base de notre travail et sont localisées à la Côte d'Ivoire. Il nous a paru utile de compléter leur analyse en étudiant une neuvième station située en Haute Volta et nous permettant d'étudier l'extension vers le nord des espèces ivoiriennes, mais sans nous arrêter aux espèces voltaïques absentes de Côte d'Ivoire.

1.6.1. Taï et MATA

Le parc national de Taï est situé dans le sud-ouest de la Côte d'Ivoire, en pleine zone de forêt hygrophile sempervirente. Plusieurs descriptions détaillées en ont été données (cf. en particulier Anonyme, 1979 b).

Le climat y est du type guinéen à deux saisons des pluies (fig. 2). La végétation est une forêt close sempervirente de plaine d'un type répandu de la Guinée au Ghana. Cinq variantes s'y rencontrent, dont les principales sont, dans la moitié nord, la formation à Eremospatha macrocarpa et Diospyros manni et, dans la moitié sud, celle à Diospyros spp. et Mapania spp. (Guillaumet et Adjanooum, 1971).

La faune est encore très riche (Monfort et Monfort, 1973). Les éléphants, notamment, sont encore abondants (Alexandre, 1978 ; Merz, 1981). C'est dans leur crottin que nous avons trouvé les Scarabaeidae les plus remarquables, notamment Drepanoplatynus gilleti (Simonis et Cambefort, sous presse). Les bouses de buffle sont moins riches. Ces animaux semblent fuir le vrai couvert forestier et se tenir de préférence sur les pistes et dans les clairières, où existe un tapis graminéen véritable, comme en savane. Les céphalophes sont également importants pour nos insectes. En revanche, les déjections de bongo et d'hippopotame nain, pourtant trouvées fréquemment, nous ont paru très pauvres.

Nous avons visité deux stations dans le Parc de Taï (fig. 1).

La première, près de Taï même, est celle de l'Institut d'Ecologie Tropicale d'Abidjan. La forêt y est très bien conservée et on y voit même des zones de forêt primaire, mais les grands animaux, en particulier les éléphants, y sont disséminés et rares. La seconde station est celle de la Mission d'Aide Technique Allemande (MATA). Située en bordure de forêt primaire, ses alentours immédiats sont plus dégradés et nettement secondaires. C'est toutefois ce milieu que semblent préférer notamment les éléphants, les hippopotames nains, etc. La faune y est d'une extrême richesse et c'est donc surtout cette station que nous avons prospectée.

1.6.2. Sipilou

Le "ranch" de Sipilou est l'une des trois fermes établies par le gouvernement ivoirien pour l'élevage du bétail domestique. D'une superficie d'environ 10 000 ha, il est situé dans l'extrême ouest du pays (fig. 1), à une altitude de près de 600 m. La pluviosité est de l'ordre de 1 421 mm (moyenne sur 6 ans) et a été de 1 446 mm pendant l'année de l'étude (tableau II). D'après Boudet (1965), le ranch est établi sur des sols ferrallitiques montagnards reposant sur roches granitiques et généralement profonds. Sa végétation est composée pour moitié de savane et pour moitié de forêt. La savane originale, à Andropogon macrophyllus, atteignant 4-5 m à la fin-octobre, ne résiste pas au surpâturage et beaucoup d'enclos présentent actuellement un aspect dégradé et dénudé, sans valeur pastorale. Pour maintenir le bétail, on a introduit sur près de 1 500 ha des plantes fourragères étrangères, notamment Stylosanthes guyanensis et Brachiaria ruziziensis (A. Dede, comm. pers.). Quant à la forêt, située à la limite du secteur ombrophile du type à Uapaca spp. et Chidlowa sanguinea et du secteur mésophile du type semi-décidu à Aubrevillea kerstingii et Khaya grandifoliola (Guillaumet et Adjanohoun, op. cit.), elle est donc relativement peu différente de la forêt de Taï, et nous verrons en effet que les Scarabaeidae forestiers de Taï se rapprochent de ceux de Sipilou plus que de ceux des deux autres stations forestières.

En dehors de l'homme et des petits mammifères omnivores, l'essentiel de la faune de Sipilou est constitué par le bétail, de race N'Dama. Il s'agit de bovins du groupe "à longues cornes", naturellement trypano-résistant. La charge est d'environ 0,6 U. B. T. par hectare et les bovins ne pénètrent pas en forêt.

Dans l'ensemble, ce ranch a un aspect passablement dégradé, mais il présente encore de beaux exemples de savane originale. Les Scarabaeidae y regroupent donc des espèces profitant d'une certaine dégradation, au détriment d'autres, moins tolérantes, qui subsistent dans les zones originelles et qui représentent une faune guinéenne submontagnarde, avec quelques espèces caractéristiques que nous n'avons trouvées que dans cette station.

1.6.3. Lamto

Située par 5°02' de longitude ouest et 6°13' de latitude nord, la Station d'Ecologie Tropicale de Lamto est sans doute une des localités d'Afrique dont l'écologie est le mieux connue. Un résumé des conditions du milieu a été donné dans une série de travaux concernant les sols (Riou, 1974), le climat (Lecordier, *id.*), la végétation (César et Menaut, *id.*), les invertébrés et en particulier les arthropodes non sociaux (Gillon et Gillon, *id.*), enfin, les vertébrés, en particulier les mammifères (Bellier, *id.* ; Bourlière *et al.*, *id.*). Une synthèse des résultats obtenus en ce qui concerne l'écologie de la station a été donnée par Lamotte *et al.* (1978). Les Scarabaeidae, pour leur part, y ont fait l'objet de deux travaux (Cambefort, 1980 a ; Cambefort, 1982 c).

Située dans le secteur guinéen préforestier, la station est ordinairement assez arrosée (moyenne sur vingt ans : 1 218 mm), mais n'a reçu que 1 143 mm durant l'année de notre étude de terrain (tableau II). Elle présente des biotopes variés, que l'on peut ramener à trois grands types :

- savane herbeuse ou arbustive très ouverte à Brachiaria brachylopha et Loudetia simplex, généralement sur sol sableux hydromorphe, qui recouvre environ 47 % de la surface ;
- savane ligneuse, sur sol bien drainé à horizon gravillonnaire profond, recouvrant environ 21 % de la superficie ;
- forêt, décrite par Devineau (1976), sur sol plus ou moins argileux, occupant environ 22 % de la station.

La faune est relativement riche en petits mammifères mais très pauvre en "gros gibier", chassé à outrance surtout depuis une vingtaine d'années. Seuls une douzaine de buffles subsisteraient sur les 2 700 ha de la station.

1.6.4. Abokouamékro

Il s'agit aussi d'un "ranch" d'élevage des bovins. Il est situé dans la région de Boli, îlot remarquable de faible pluviosité en zone et climat guinéens (fig. 1). De fait, la pluviosité de la station est faible : 1 070 mm par an en moyenne, sur 18 ans. L'année de l'étude a été légèrement déficitaire, avec 954 mm (tableau II).

Sur la superficie de 11 555 ha, seuls 8 165 sont pâturables. La végétation s'y compose surtout de savanes du groupement à Loudetia arundinacea, établies sur un sol argilo-sableux (César, 1977).

La partie la plus notable de la faune est constituée par les bovins. Comme à Sipilou, ils sont essentiellement de race N'Dama, encore que, par souci de rendement, on ait tenté divers croisements avec des races européennes. La charge de la partie sud, où nous avons travaillé est de 0,6 U. B. T./ha (Cl. Renwart, comm. pers.).

D'une façon générale, ce ranch est peu dégradé et en bon état. Les peuplements de Scarabaeidae doivent y être relativement proches de ce qu'ils seraient, au même endroit, dans des conditions naturelles.

1.6.5. La Marahoué

Il s'agit du ranch et non du Parc National. C'est le plus grand des trois ranches nationaux ivoiriens (environ 50 000 ha). Encore en voie d'établissement, il ne compte que 6 000 têtes de bétail). Une étude détaillée lui a été consacrée (Anonyme, 1971).

Disons seulement que les savanes y font typiquement partie du groupement sub-soudanais à Panicum phragmitoides, sur sols ferralliques issus de granites.

1.6.6. Kakpin

Située au sud du Parc National de la Comoé, cette station a été décrite en détail (Anonyme, 1979 b). Elle est située en limite de zones guinéenne et sub-soudanienne et les savanes y sont également du type à Panicum phragmitoides.

La faune sauvage est très riche et les grands mammifères (éléphant, buffle) représentent à eux seuls une biomasse d'environ 50 kg/ha. Quant aux moyennes et petites espèces, elle paraissent très abondantes.

1.6.7. Ouango Fitini

Cette station est située en limite nord du même Parc National de la Comoé, dans la partie la moins arrosée de Côte d'Ivoire. La carte la plus récente (Anonyme, 1979 a) la place à l'intérieur de l'isohyète 900 mm. L'année de l'étude a été, contrairement aux stations guinéennes, extrêmement pluvieuse avec 1 249 mm (tableau II).

Les savanes de la station ont été décrites en détail par César (1978) et par Fournier (1982). Dans le groupement à Panicum phragmitoides qu'on rencontre depuis la zone guinéenne, elles se caractérisent souvent par la présence d'Andropogon ascinodis, sur sol ferrugineux tropical à fraction gravillonnaire importante. Ces savanes offrent souvent un certain recouvrement ligneux.

La station présente aussi un biotope forestier à Anogeissus leiocarpus, décrit par Devineau (1982). Cet arbre est typique des forêts denses sèches (Guillaumet et Adjanohoum, 1971) mais, à Ouango Fitini, le groupement qu'il caractérise représenterait plutôt une transition entre forêt et savane, et probablement une phase de reconquête de la première sur la seconde (Devineau, op. cit.).

La faune sauvage de la station est assez riche. Sa situation en bordure de parc national limite la chasse et les moyens et petits mammifères y sont nombreux. Les éléphants sont des visiteurs occasionnels. Toutefois, la masse des grands mammifères est constituée par le bétail domestique. Il s'agit de petits bovins de race Lobi, du nom de l'ethnie à laquelle ils appartiennent (Verly, 1969). Cette race fait partie du

grand groupe des "bovins à cornes courtes d'Afrique Occidentale", naturellement trypano-résistants.

1.6.8. Pabré

C'est la seule de nos stations qui soit située en Haute Volta.

A une vingtaine de km au nord de Ouagadougou, par environ 12° 30' de latitude nord et 1° 30' de longitude ouest, elle est au coeur de la zone soudanienne. La pluviosité moyenne y était autrefois d'environ 850 mm par an mais, pour les derniers 18 ans, elle est tombée à 766 mm en moyenne. L'année 1981 a été exceptionnellement déficitaire, avec 603 mm seulement (Fernandez de la Pradilla, comm. pers.) (tableau II).

Comme l'ensemble du plateau Mossi, la région est très anthropisée, puisque tous les sols cultivables sont exploités et que presque toute la végétation ligneuse est utilisée pour cuire les aliments. Enfin, une dernière perturbation, plus récente, s'ajoute à ce tableau : avec la présence des pasteurs Peuls, naguère nomades, maintenant plus ou moins fixés, les troupeaux de zébus achèvent de dégrader, par piétinement et surpâturage, les restes de végétation originelle.

La région tout entière est ainsi en voie de dégradation, tous ces phénomènes s'ajoutant à la diminution de pluviosité qu'on vient d'évoquer.

La végétation naturelle, pseudo-steppe ou steppe à Loudetia togoensis et Cymbopogon schoenanthus (Duranton, 1976), est donc vestigiale et le bétail subsiste avec peine. Il est paradoxalement assez nombreux car aux troupeaux de zébus des Peuls s'ajoutent quelques bovins et de nombreux ânes appartenant aux cultivateurs Mossis.

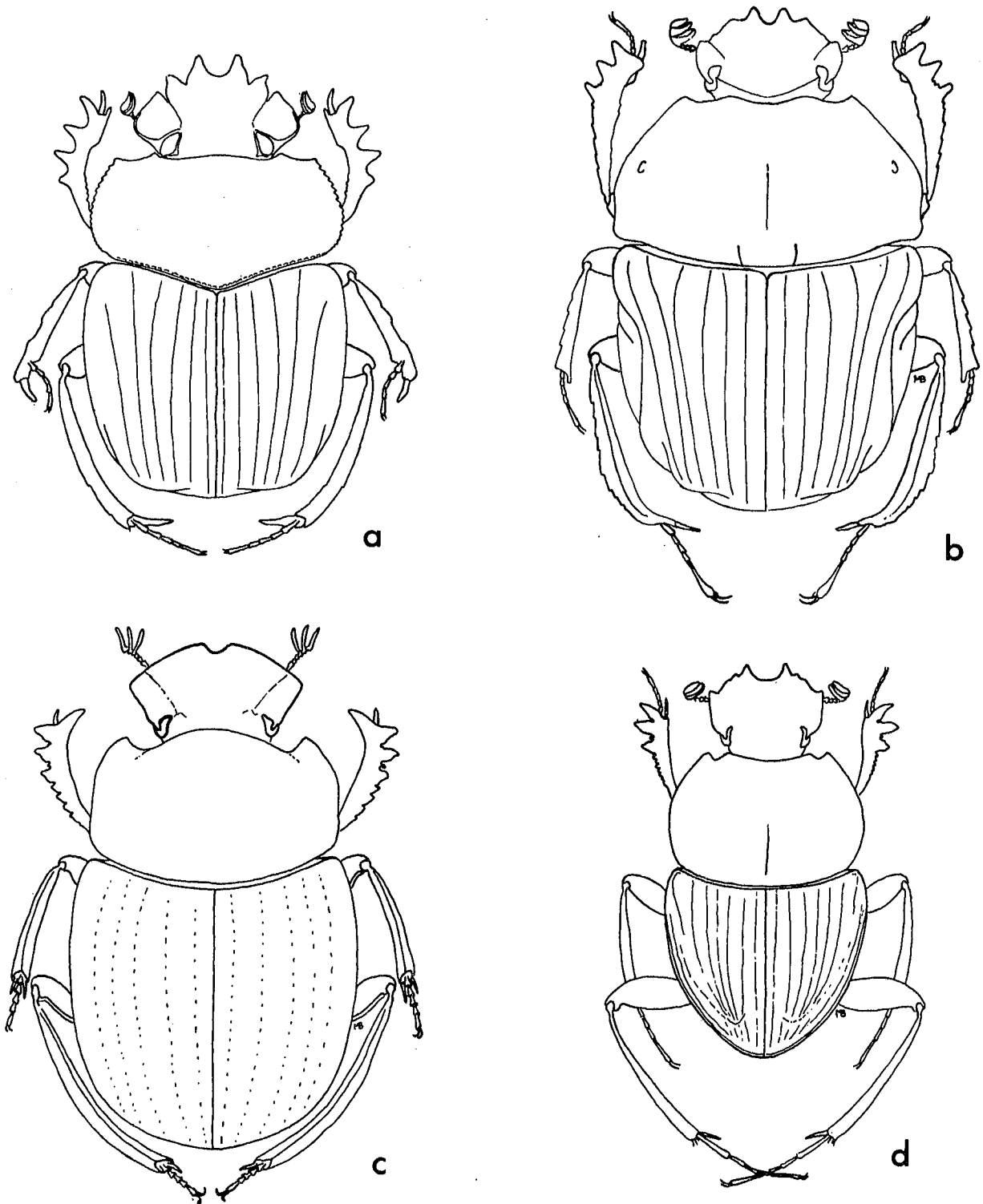


Fig. 2 bis. Habitus de quelques Coléoptères Scarabaeidae. a : Scarabaeus goryi ; b : Garreta nitens ; c : Anachalcos aurescens ; d : Sisyphus goryi (dessins de B. Mauchamp).

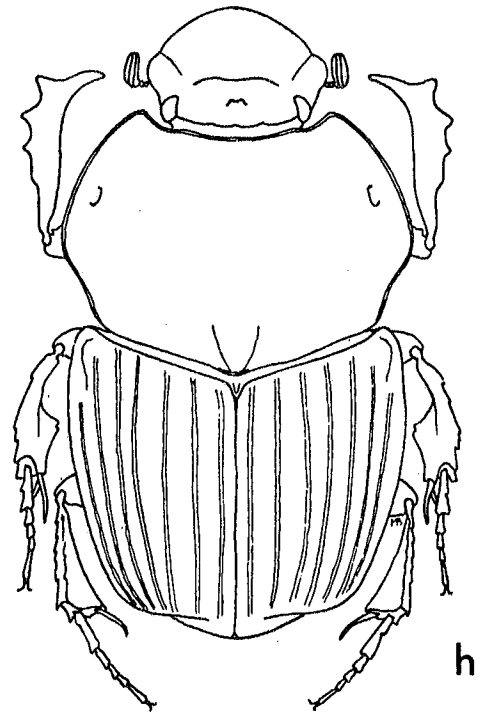
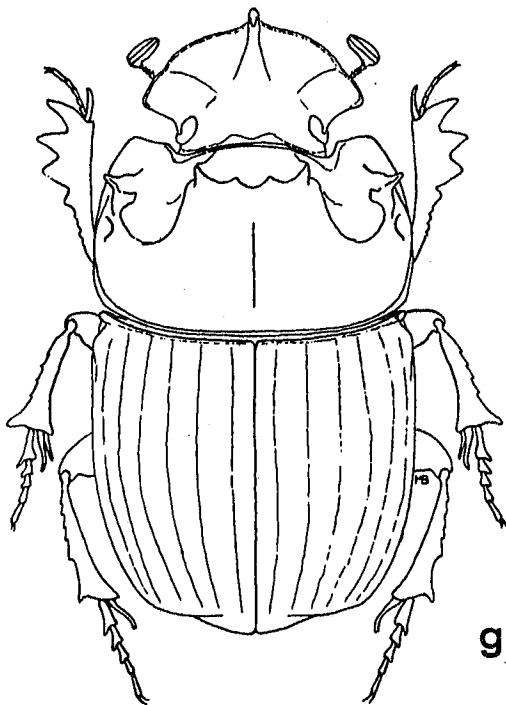
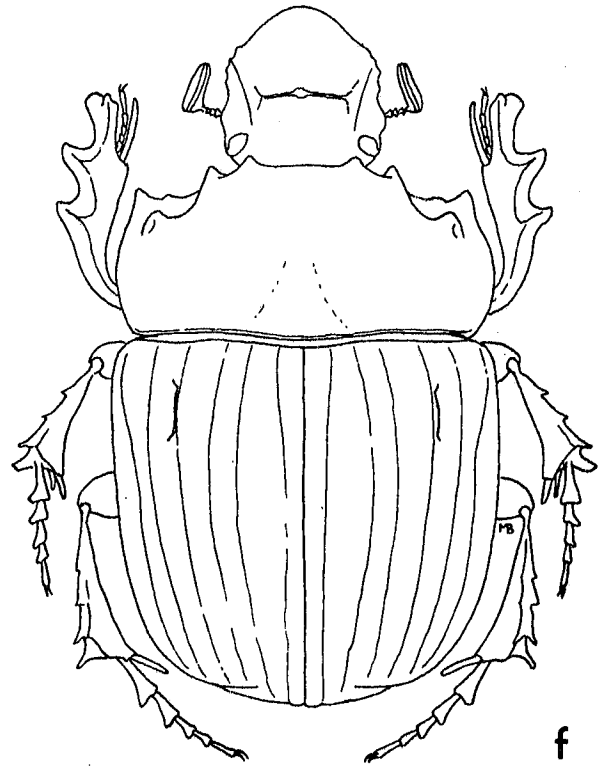
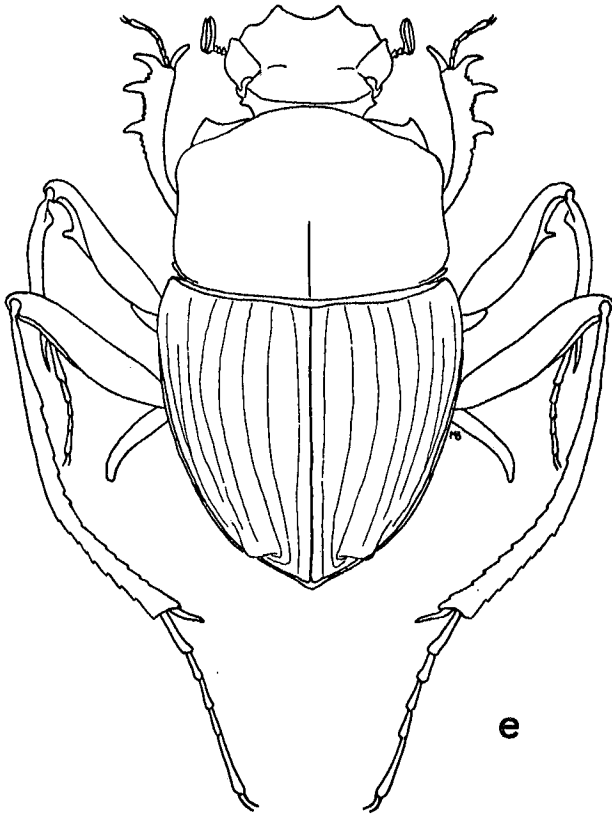
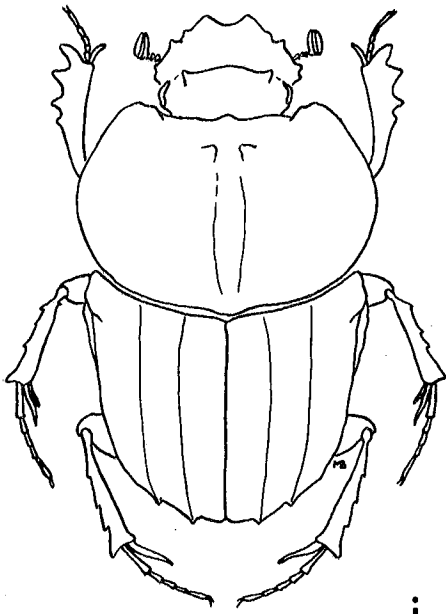
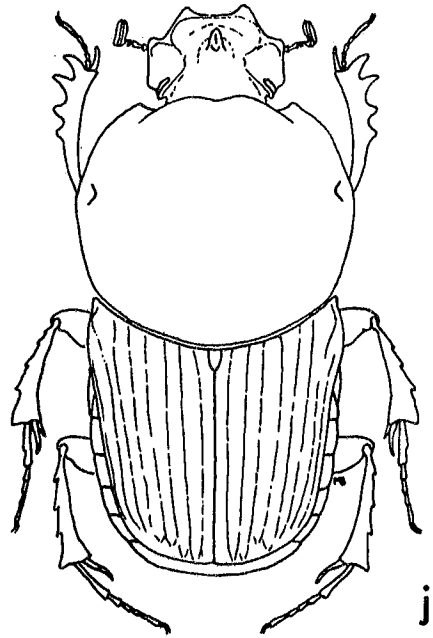


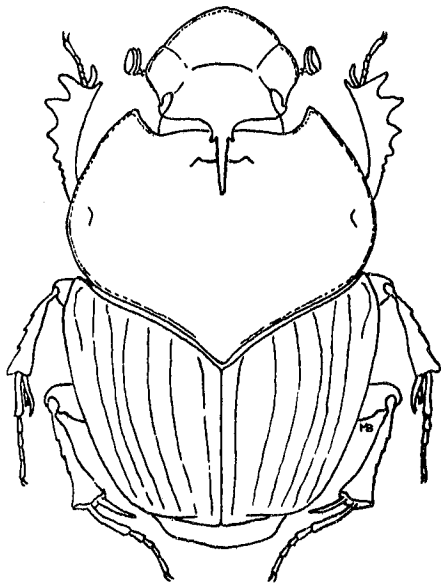
Fig. 2 bis (suite). e : Neosisyphus paschalidisae ; f : Heliocopris antenor ; g : Copris interioris ; h : Onitis cupreus (dessins de B. Mauchamp).



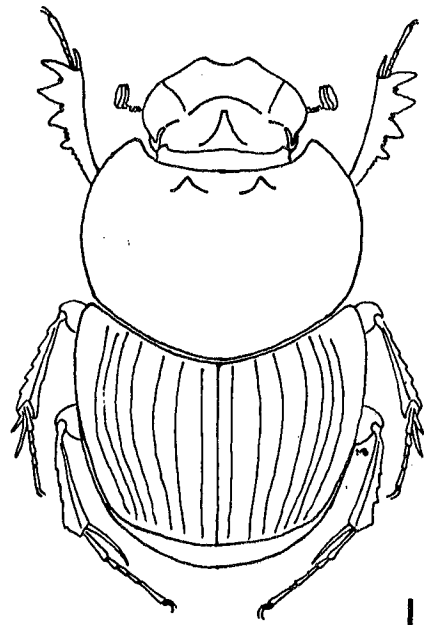
i



j



k



l

Fig. 2 bis (fin). i : Drepanocerus laticollis ; j : Euoniticellus intermedius ; k : Proagoderus auratus ; l : Onthophagus rufonotatus (dessins de B. Mauchamp).

Chapitre 2 : Matériel et méthodes

2.1. Définition et délimitation du matériel

Le groupe taxonomique (1) étudié est la famille des Scarabaeidae, au sens de Balthasar (1963) et de Baraud (1977). Il correspond à la sous-famille des Scarabaeinae de Halffter et Matthews (1966) et de la plupart des auteurs. En accord avec M. le Recteur Paulian (comm. verb.), nous pensons qu'il vaut mieux utiliser le taxon au niveau de la famille, ce qui rend mieux compte de ses relations avec les autres taxons regroupés dans la superfamille des Scarabaeoidea.

Ainsi comprise, la famille des Scarabaeidae regroupe, en Afrique, environ 85 genres et 1 800 espèces. La plupart d'entre elles sont coprophages, et, inversement, la plupart des coprophages d'Afrique en font partie. A la vérité, une autre famille de coprophages, voisine des Scarabaeidae, existe aussi en Afrique, les Aphodiidae, mais ils ne regroupent pas plus de 600 espèces afro-tropicales (2). En outre, celles-ci ne jouent qu'un rôle minime dans les biotopes de la dition, où elles sont rarement abondantes. Elles n'enfouissent pas de réserves, sauf les Colobopterus et genres voisins, qui peuvent parfois entrer faiblement en compétition avec les Scarabaeidae. En outre, de petites espèces sont parfois cleptoparasites des Scarabaeidae que l'on désignera plus loin comme "grands fouisseurs". Une liste des Aphodiidae de Côte d'Ivoire, établie en grande partie d'après nos récoltes, a été donnée par Bordat (1983). Nous ne traiterons pas davantage de cette famille dans le présent travail.

2.2. Taxonomie des Scarabaeidae afro-tropicaux

La famille est assez bien connue en Afrique, grâce aux travaux d'un certain nombre d'entomologistes, au premier rang desquels il convient de citer Henri d'Orbigny (1845-1915) et André Janssens (1906-

(1) Pour la graphie "taxonomie, taxonomique", de préférence à "taxinomie, taxinomique", de même que pour le pluriel "taxons" plutôt que "taxa", les arguments de Abbayes (1967) paraissent déterminants (voir aussi Mayr, 1966 et Pasteur, 1976).

(2) Le terme "afro-tropical" (en anglais "afrotropical") doit être préféré à "éthiopien" (Crosskey et White, 1977).

1954). Le premier se consacra exclusivement à l'étude des Onthophagini d'Afrique pendant les derniers 25 ans de sa vie. Son "Synopsis des Onthophagides d'Afrique" constitue encore, 70 ans après sa parution, la base de l'étude de ces insectes. Quant au second, ses travaux sur les Scarabaeini, Gymnopleurini, Onitini et Oniticellini font regretter qu'une vie trop brève ne lui ait pas permis de mener à leur terme ses autres projets.

C'est à l'élève de ce dernier que l'on doit l'unique monographie consacrée aux Scarabaeidae d'Afrique (Ferreira, 1972), mais l'élève est loin de valoir le maître et nous avons signalé certains défauts de son travail (Cambefort, 1975b). En dépit de ceux-ci, il faut y renvoyer le lecteur, qui y trouvera citées la quasi-totalité des espèces dont nous allons parler, ainsi que la bibliographie qui s'y rapporte. A cette dernière, on ajoutera les références suivantes : Cambefort, 1971a, 1975a, 1979, 1980b, 1981b, 1982a, 1983 ; Endrödi, 1973 ; Haaf, 1959 ; Kolbe, 1914 ; Paschalidis, 1974 ; Simonis et Zunino, 1980 ; Walter et Cambefort, 1977. Enfin, un certain nombre d'espèces nouvelles sont décrites en annexe du présent travail.

2.3. Méthodes

2.3.1. Capture

Pour la capture des petits animaux, on utilise souvent des pièges enfoncés dans le sol, avec ou sans appât, où ils tombent ("pitfall traps" des auteurs anglo-saxons). Il s'agit d'une méthode déjà ancienne, utilisée autrefois pour capturer des exemplaires de collection. Paulian (1946) a été l'un des premiers à l'employer dans un essai d'écologie quantitative portant sur des coléoptères. Récemment, elle a été très utilisée pour les Scarabaeidae (voir par exemple Howden et Nealis, 1975 ; Lumaret, 1979 ; Newton et Peck, 1975).

Tout au long de notre travail de terrain en Côte d'Ivoire, nous avons utilisé un piège très simple, dérivé des modèles décrits. Une boîte de conserve de 1 litre, ouverte à une extrémité, est enterrée de telle sorte que son ouverture affleure. Au rebord de celle-ci est attachée une nacelle de grillage métallique à mailles de 1 cm, qui supporte elle-même un cylindre de toile plastique à garde-manger, d'un volume d'environ 60 cc, destiné à contenir l'appât. Le fond de la boîte

reçoit environ 150 cc d'eau additionnée de détergent. Les insectes, attirés par l'appât, finissent par tomber dans le liquide, au fond de la boîte, où ils ne tardent pas à se noyer. Ils sont récupérés à l'aide d'une passoire et conservés en liquide avant leur étude.

Pour ce qui est de l'appât, on a utilisé essentiellement l'excrément humain. Il a été observé à plusieurs reprises (par exemple Halfpter et Matthews, 1966) combien cet appât est attractif pour les Scarabaeidae. C'est avec lui qu'on a effectué plus de la moitié des récoltes en Côte d'Ivoire et Haute Volta. Plusieurs séries de piégeages étaient effectuées chaque bimestre. Chaque piège était laissé en place une douzaine d'heures, soit le jour soit la nuit, de manière à séparer les espèces selon leurs préférences nyctémérales.

Toutefois, un certain nombre d'espèces de Scarabaeidae sont nécrophages. Des pièges ont donc été appâtés avec des cadavres d'invertébrés, en particulier de grands Myriapodes Diplopodes Spirostreptides ou Spirobolides, ou des morceaux de Vertébrés.

Egalement, les déjections de grands mammifères herbivores attirent tout un cortège d'espèces qui ne viennent pas, ou peu, à l'excrément humain, et qui, en outre, sont mal attirées par les pièges précédents appâtés avec ces déjections (probablement à cause de la quantité d'appât insuffisante : ces déjections, pour les espèces qui en sont spécialistes, sont attractives non seulement par leur nature mais aussi par leur volume). Il faut, pour ces espèces, des techniques de récolte spéciales. On a surtout utilisé le lavage : l'excrément et le sol sous-jacent sont lavés en cuvette et les insectes qu'ils contenaient sont récoltés par flottation. Une certaine habitude est nécessaire pour ne pas perdre une partie des exemplaires, dont certains flottent mal, ou peu de temps. De toute façon, cette technique ne permet pas de récolter une partie de la faune, notamment les rouleurs de boulettes, qui peuvent être repartis de l'excrément. Pour eux spécialement, on a utilisé aussi d'autres pièges, constitués par des seaux de 10 l, enterrés comme les petits pièges de telle sorte que leur ouverture affleure. Ces seaux contenaient une certaine épaisseur (10-15 cm) de terre de la station, tassée, sur laquelle était déposé tout un grand excrément : bouse de bovin ou tas de crottins

d'éléphant, de telle sorte que le sommet de celui-ci ne soit pas au-dessous du niveau du sol. Il est connu en effet que les appâts disposés au fond des pièges ne sont pas aussi attractifs que ceux placés au niveau du sol, mais ceci vaut surtout pour les petits appâts et moins pour ceux, plus volumineux, qu'on prend soin de ne pas placer trop bas. Finalement, ces seaux étaient fermés par un fin grillage de plastique muni d'une ouverture centrale aménagée pour laisser entrer les insectes mais pour les empêcher de sortir.

Outre ces piégeages et lavages, on a récolté tous les Scarabaeidae rencontrés sur le terrain ou venus à la lumière.

2.3.2. Etablissement des données quantitatives

Un certain nombre d'exemplaires de plusieurs espèces ont été pesés vivants. Pour celles dont on n'a pu obtenir aucun exemplaire vivant, des calculs de régression ont permis d'évaluer le poids frais en fonction de certaines dimensions. On a ainsi trouvé une bonne corrélation entre la largeur de la tête et le poids frais chez les Coprini. Pour les Onthophagini, c'est la longueur de la suture élytrale qui a donné les meilleurs résultats.

En général, dans tout le texte qui suit, on a utilisé le terme de "biomasse" pour toute valeur représentant la somme des poids frais d'un certain nombre d'individus récoltés en une station ou en une période de temps, qu'ils soient de la même espèce (population) ou d'espèces différentes (guilde, peuplement).

L'enfouissement des excréments, qui correspond à l'une des activités essentielles des Scarabaeidae, a été estimé grâce à des pesées de boulettes roulées et de réserves enfouies.

Quant à la détermination du nombre d'individus se trouvant sur une aire donnée, plusieurs méthodes existent. Pour les coprophages, dans le cas exceptionnel d'une aire nettement circonscrite (îlot forestier isolé), on a utilisé la capture totale (Wille et al., 1974). Dans un milieu non limité, peu de tentatives ont été effectuées. On peut citer celles de Desière (1970) et de Walter (1978), qui ne portaient toutefois chacune que sur une seule espèce.

Pour le présent travail, on a utilisé deux méthodes.

L'une a été mise en oeuvre à Lamto (Cambefort, 1982c). On a disposé 49 pièges à excrément humain, en 7 rangées de 7, espacés les uns des autres de 10 m dans les sens horizontal et vertical, le tout formant un carré de 60 m de côté. De la sorte, une couronne externe de 24 pièges sépare du milieu extérieur les 25 pièges centraux. Ceux-ci, dont la zone d'attraction recouvre 2 500 m², sont supposés attirer tous les coprophages adultes actifs se trouvant sur cette surface. Une observation préalable, à l'aide de captures et recaptures après marquage, a montré en effet que l'attraction d'un piège est forte à 20 m de distance et encore non négligeable à 50 m.

La seconde méthode n'est valable que pour les stations où le nombre de grands animaux est connu. C'est le cas des ranches d'élevage du bétail. Connaissant en effet d'une part le nombre de bouses de vache qui y sont produites par unité de surface et d'autre part la quantité de Scarabaeidae présents en moyenne dans une bouse, on peut évaluer le nombre de ces insectes par unité de surface.

Il faut noter ici que les nombres obtenus pour les insectes attirés par les pièges à excrément humain sont en général bien supérieurs à ceux obtenus en lavant des bouses et crottins de grands mammifères. Un lavage, en effet, procure les individus qui étaient réellement en train d'exploiter l'excrément. Les chiffres qu'il donne (nombre d'espèces et d'individus, poids frais de ceux-ci) sont à l'image de la réalité. En revanche, un piège à excrément humain reste attractif pendant les 24 heures où on le laisse en place et attire donc une quantité d'insectes bien supérieure à celle qu'auraient attirée les 60 cc d'excrément utilisés comme appât, si on les avait disposés librement sur le sol. Dans ce cas, en effet, ils auraient disparu rapidement, dans l'heure qui aurait suivi leur dépôt en saison des pluies. Les valeurs obtenues par ces piégeages ne peuvent donc représenter ce qui se passe pour un excrément réel. On peut toutefois les utiliser à titre de comparaison, dans le temps et l'espace, tous les piégeages à l'excrément humain étant supposés également attractifs.

Dans les tableaux des chapitres 5 et 6, on a additionné les nombres fournis par les bouses (et excréments d'éléphant) à ceux fournis

par les piégeages à l'excrément humain. Ceci est une convention. Les totaux obtenus n'ont pas de valeur réelle. Ils sont pourtant comparables, de la même façon que les seuls piégeages.

2.3.3. Etude du matériel récolté

Le travail de terrain se déroulait par périodes de 2 semaines. Au cours de la première, une station était visitée et échantillonnée par les méthodes qu'on vient de décrire. Au cours de la seconde semaine, le matériel, rapporté au laboratoire, était trié et compté par espèces. Les plus communes étaient déterminées sur place et les exemplaires détruits pour la plupart. Quelques uns étaient pourtant conservés, de même que la totalité de ceux qui n'avaient pu être déterminés. L'ensemble du matériel conservé a été rapporté au Laboratoire d'Entomologie du Muséum National d'Histoire Naturelle et son étude effectuée en grande partie grâce aux collections de cet établissement. Des exemplaires typiques d'espèces qui n'y sont pas représentées ont en outre été empruntés à une douzaine d'autres musées européens. De la sorte, dans la quasi-totalité des cas, les espèces déterminées l'ont été par comparaison avec des exemplaires typiques identifiés par l'auteur de l'espèce. Nous pensons être ainsi parvenu à des identifications exactes de notre matériel, condition à notre avis indispensable à toute étude écologique.

2.3.4. Mathématique et Informatique

Pour toutes les techniques de récolte se pose le problème de la valeur statistique des résultats. On se heurte ici à plusieurs difficultés. Pour le piégeage par exemple, il faut d'abord avoir des échantillons assez grands pour pouvoir leur appliquer le raisonnement statistique. On considère comme échantillon une série de piégeages effectués au même moment en un même lieu. Pour qu'ils soient indépendants, condition nécessaire aux statistiques paramétriques, il faut que les pièges soient assez éloignés (au moins 20m). En revanche, pour que l'échantillon soit homogène, c'est à dire prélevé dans le même biotope, il ne faut pas que le dernier piège soit trop éloigné du premier, ce qui impose en pratique de petites séries de pièges : 6 à 12 ont été les effectifs courants.

Une deuxième difficulté est l'influence des conditions atmosphériques du moment du piégeage. Une troisième est le fait que, le plus

souvent, la répartition des êtres vivants, et en particulier des insectes, n'est pas normale mais agrégative. On tente de pallier ces deux difficultés en regroupant plusieurs échantillonnages effectués durant le même séjour dans la station, si possible en des lieux différents mais écologiquement semblables.

Enfin, une dernière difficulté semble insurmontable : c'est le fait qu'avec des pièges à appâts attractifs, l'attractivité n'est pas mesurable. Elle introduit, d'un piégeage à l'autre, une cause d'erreur impossible à évaluer.

Malgré ces réserves, on a utilisé dans ce travail les méthodes et tests statistiques classiques. On a fait souvent usage de la régression linéaire. Pour le calcul de celle-ci, on a utilisé dans tous les cas la méthode des moindres carrés. Bien qu'en toute rigueur il eût mieux valu utiliser dans beaucoup de cas la méthode des moindres rectangles (cf. Edwards, 1976), les résultats et les conclusions qu'on trouvera dans le présent travail n'en auraient pas été très différents. L'erreur est certainement négligeable par rapport à celles de l'échantillonnage.

Pour effectuer l'analyse multidimensionnelle du chapitre 8, nous avons utilisé l'ordinateur "Mini-6" du Muséum, relié par téléphone au Centre Inter-régional du Calcul Electronique. Le fichier des données a été établi grâce au programme LECDON écrit par M. Baudoin, du Laboratoire de Cryptogamie du Muséum. Les autres programmes utilisés sont ceux du C. I. R. C. E.

Tableau III. Récapitulation des Scarabaeidae trouvés en Côte d'Ivoire au cours de ce travail. Pour chaque taxon ou groupe de taxons, le tableau indique le numéro du tableau de détail de celui-ci, ainsi que le nombre d'espèces, dans la dition et dans chacune des stations étudiées. "Nb" : nombre total d'espèces dans la dition. "FOR." : stations de forêt ("T" : Taï-MATA ; "S" : Sipilou ; "L" : Lamto ; "O" : Ouango Fiti-ni). "SAVANE" : stations de savane ("T" : Sipilou ; "L" : Lamto ; "O" : Ouango Fiti-ni). "A" : Abokouamékro ; "M" : ranch de la Marahoué ; "K" : Kakpin ; "O" : Ouango Fiti-ni ; "p" : Pabré).

Tableaux	Taxons	Nb	F O R			S A V A N E			E					
			T	S	L	O	T	S	L	A	M	K	O	P
IV	Scarabaeus à Odontoloma	18	1	2		3	1	4	7	10	1	14	10	9
VII	Sisyphini	15	4	4	6	3	1	7	8	9	9	7	7	4
XI	Copris à Pseudopedaria	17	6	2		1	1	4	6	6	4	8	8	2
XVI	Catharsius à Heliocopris	14	3	1		2		3	4	7	1	10	8	6
XVII	Dichotomiini	14	3				4	4	4	6	3	6	7	3
XVIII	Onitini	17	5	1		1		3	3	3	3	7	10	5
XIX	Oniticeellini	24	7	2	3	2	2	9	9	10	10	14	12	7
XXI	Onthophagini 1	21	6	1	1	5		9	8	12	6	12	11	14
XXII	Onthophagini 2	23	9	3	1	3	1	4	3	8	5	10	9	5
XXIII														
XXIV														
XXV														
XXVI														
XXVII	Onthophagus	123	34	17	30	22	2	36	45	49	19	39	55	28
XXVIII	TOTAUX	286	78	33	41	42	8	83	97	120	61	127	137	83

Chapitre 3 : Scarabaeinae

La sous-famille des Scarabaeinae comprend tous les Scarabaeidae rouleurs de pilules, ou "télécoprides" (Bornemissza, 1969). Elle s'oppose ainsi aux Coprinae, qui sont presque tous fouisseurs, ou "paracoprides" (Bornemissza, op. cit.).

3.1. Tribu des Scarabaeini

Neuf genres de Scarabaeini sont connus en Afrique intertropicale dont sept sont localisés à l'Afrique australe. Deux genres ont été rencontrés lors de cette étude (tableau IV).

Genre Scarabaeus Linné 1758

Environ 75 espèces sont connues d'Afrique et 15 des régions paléarctique et orientale.

Parmi les essais de division du genre, l'une, où les données morphologiques et éthologiques concordent, et qui sépare les espèces diurnes, assez petites, des espèces nocturnes, plus grandes, mérite sans doute d'être retenue.

Scarabaeus (Scarabaeolus) palemo Olivier 1789

Espèce diurne, du début des pluies, rencontrée en zones guinéenne (Lamto, Abokouamékro) et soudanienne (Pabré), dans les pièges à excrément humain, et dans les zones à sol sablonneux. Son absence de Ouango Fitini s'explique sans doute par le sol non sablonneux de cette station. Les Scarabaeus, en effet, notamment les espèces diurnes, sont bien connus comme nettement psammophiles (Tribe, 1976). En fait, S. palemo est assez xérophile. Il est bien plus abondant à Abokouamékro qu'à Lamto. Dans cette station, il est très fugace. Les premiers sujets apparus peu après le feu de brousse, avant même les premières pluies, sont des individus âgés. Les sujets de l'année apparaissent un peu plus tard, après les premières pluies. A Abokouamékro, la période d'activité de l'espèce est un peu plus tardive car la station est plus sèche que Lamto et l'espèce y dépend plus étroitement des pluies pour son apparition.

S. palemo profite de la faible compétition existant à l'extrême fin de la saison sèche et au début de la saison humide. Il est, avec Metacatharsius abortivus, une des espèces dont la période d'apparition est la plus courte et

Tableau IV. Scarabaeini, Gymnopleurini et Canthonini de la dition. Pour chaque espèce, le tableau indique son poids frais individuel moyen en mg ("mg"), sa période quotidienne d'activité ("R" ; D : diurne ; N : nocturne), l'appât ou les appâts qui l'attire(nt), dans l'ordre de sa préférence ("App." ; B : bouse de bovins ; Bu : bouse de buffle ; C : cadavres ; D : excréments divers ; E : crottin d'éléphant ; H : excrément humain ; V : végétaux), et les stations où on la rencontre (mêmes abréviations que pour le tableau III), avec un indice d'abondance (1 : <2,8 individus, en moyenne, par bimestre et par prélèvement ; 2 : 2,8 à 10,5 ; 3 : 10,6 à 31,5 ; 4 : 31,6 à 88,4 ; 5 : >88,5).

Espèces	mg	R	App.	F O R .				S A V A N E								
				T	S	L	O	T	S	L	A	M	K	O	P	
Scarabaeus goryi (Laporte de Castelnau 1840)	1675	N	HB								1			1	1	1
Scarabaeus paleo Olivier 1789	135	D	H							1	1			1		1
Kheper festivus (Harold 1868)	1311	D	HM											1		
Kheper subaeneus (Harold 1869)	1500	D	E											1		
Garreta azureus (Fabricius 1801)	344	D	H											1		
Garreta diffinis (Waterhouse 1890)	350	D	H		1											
Garreta nitens (Olivier 1789)	310	D	HBE						3		1			4	1	1
Allogymnopleurus umbrinus (Gerstaecker 1871)	140	D	BH						1	1	2			1	1	
Allogymnopleurus youngai Endrödi 1973	175	D	EB											1	1	
Gymnopleurus coerulescens (Olivier 1789)	62	D	HB						3	4	3			3	1	
Gymnopleurus fulgidus (Olivier 1789)	62	D	H								1					3
Gymnopleurus profanus (Fabricius 1792)	115	N	H				1		1	2	2			2	1	1
Gymnopleurus puncticolis Gillet 1909	130	D	HBE								3			5		1
Anachalcos aurescens Bates 1888	1738	N	HB							1	1				1	1
Anachalcos convexus Boheman 1857	1165	N	HBC											1	1	3
Anachalcos cupreus (Fabricius 1775)	1600	N	HE	1	1			1					1	1		
Anachalcos suturalis Janssens 1938	517	N	HC							1	1			1	1	
Odontoloma relictata Cambefort 1983	3	D	H				1				1				1	

caractéristique des premiers bimestres. Il est certainement univoltin, les adultes passant 8 à 10 mois enfouis dans le sol, plus s'ils vivent plus de deux saisons.

L'importance pratique de l'espèce dans l'enfouissement des excréments est assez faible dans la dition : elle n'occupe que le 44e rang parmi les espèces de savane. Cet enfouissement n'intéresse que les petits excréments diurnes ; singes, mangoustes, civette, etc., outre l'homme.

L'espèce a une répartition occidentale, du Sénégal au Niger, à tendance xérophile.

Scarabaeus (s. str.) goryi (Laporte de Castelnau 1840)

Espèce nocturne, de grande taille. Bien que préférant les excréments de petits mammifères et venant aux pièges à excrément humain, elle est également attirée par la bouse de vache et semble dépendre de celle-ci pour sa reproduction. Elle est moins liée aux substrats sablonneux que S. palemo et se rencontre à Ouango Fitini, où elle est beaucoup plus rare qu'à Abokouamékro. Sa période d'apparition n'est pas limitée aux premiers bimestres, bien qu'elle y soit plus abondante (fig. 3). En fait, elle est peut-être liée également aux premières pluies, mais semble les "prévoir" dans des stations relativement humides (guinéennes) comme Abokouamékro.

S. goryi est un des plus grand rouleurs de la dition, celui qui fait les pilules les plus grosses (3 cm de diamètre et 18 g de poids frais). Il vole activement dès le crépuscule, à 1,5-2,5 m de haut, et est ainsi pris au filet à chauves-souris jusque vers minuit (D. Thomas, comm. pers.).

Cette espèce occupe le 16e rang des espèces de savane et son rôle est donc assez important dans l'enfouissement des excréments.

Hors de la dition, sa répartition s'étend à toutes les savanes herbues et ligneuses d'Afrique intertropicale.

Genre Kheper Janssens 1940

Créé aux dépens de Scarabaeus, ce genre regroupe 18 espèces d'Afrique et 3 d'Asie.

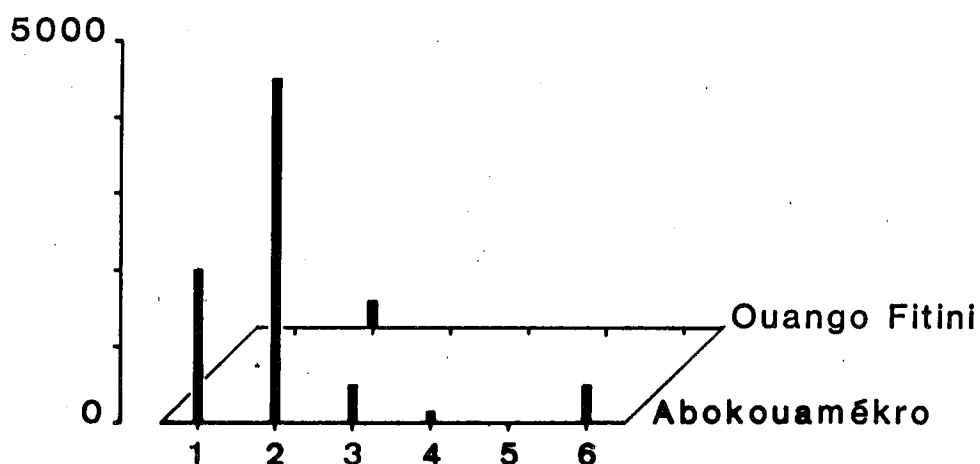


Fig. 3. Scarabaeus goryi : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle⁽¹⁾ dans deux stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

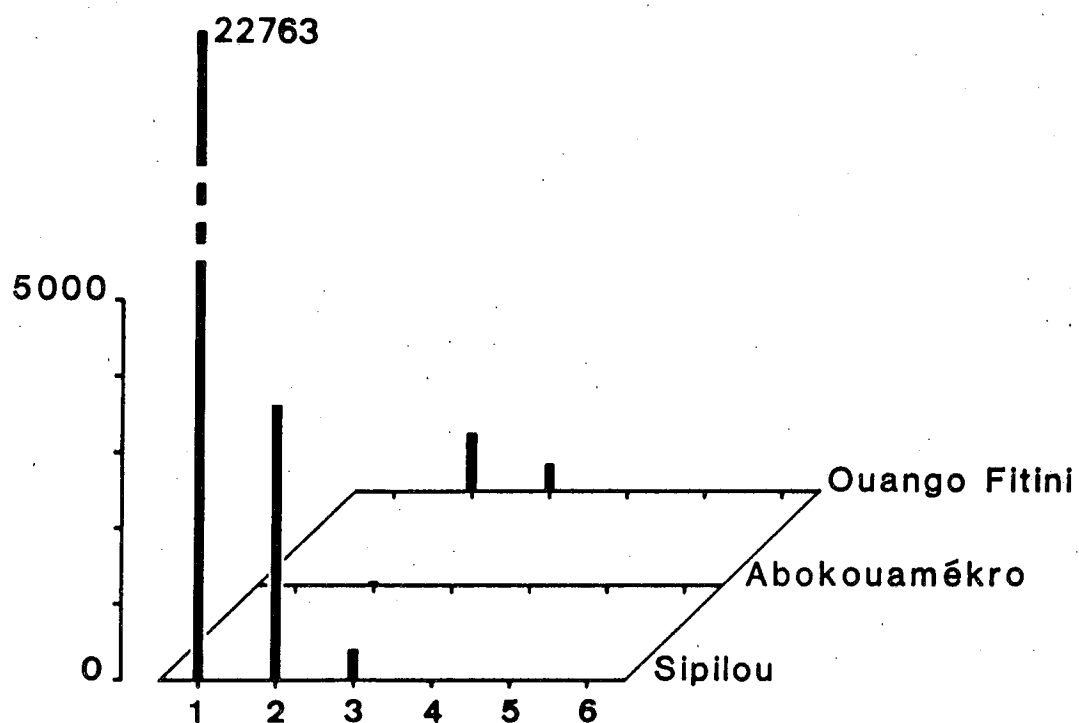


Fig. 4. Garreta nitens : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

(1) : la biomasse moyenne bimestrielle est définie p. 153.

Tribe (1976) a montré qu'en Afrique du Sud, il est nettement lié aux grands herbivores sauvages. Quand ceux-ci ont disparu, il peut se maintenir mais ses espèces ne sont jamais aussi abondantes que là où ils subsistent. C'est le cas, semble-t-il, pour les deux espèces de Côte d'Ivoire, que nous n'avons trouvées qu'à Kakpin. Tribe ajoute que les grands Scarabaeus nocturnes sont liés également aux grands herbivores, mais moins que les Kheper. Quant aux petits Scarabaeus diurnes, leur répartition est indépendante de celle de ces mammifères. Ceci semble bien vérifié en Côte d'Ivoire.

Kheper festivus (Harold 1868)

Ce "grand rouleur" diurne n'a donc été trouvé qu'à Kakpin, où il est attiré au piège à excrément humain. On l'observe aussi roulant des crottins de mouton, mais nous ne l'avons pas trouvé exploitant le crottin d'éléphant ni la bouse de buffle. Son absence du ranch d'Abokouamékro semblerait confirmer le peu d'intérêt qu'il porte aux bouses des Bovinae. Toutefois, dans d'autres localités, comme Bingerville, il roule activement des boulettes de bouse de vache (J.-M. Maldès, comm. pers.). Il serait donc absent d'Abokouamékro pour des raisons climatiques : la station serait trop sèche.

En effet, hors de la dition, où son importance est minime, sa répartition est de type guinéen : Guinée, Bénin et savanes de l'est et du sud de Zaïre.

Kheper subaeneus (Harold 1869)

Comme la précédente, cette espèce n'a été trouvée qu'à Kakpin, où elle semble attirée seulement par le crottin d'éléphant. Plus au nord, à Pabré, elle exploite le crottin d'âne, qui semble un substitut satisfaisant de celui d'éléphant.

Sa répartition hors de la dition est du même type que la précédente : savanes herbeuses et ligneuses de climat guinéen, au nord, à l'est et au sud de la forêt.

3.2. Tribu des Gymnopleurini

En dehors des Paragymnopleurus, exclusivement asiatiques, la tribu compte 3 genres, essentiellement afro-tropicaux, représentés dans la di-

tion. Il s'agit d'espèces essentiellement diurnes, surtout abondantes en début d'année et n'ayant qu'une génération annuelle, mais les adultes vivent plus d'un an.

Genre Garreta Janssens 1940

Il compte 12 espèces afro-tropicales et 9 orientales.

Garreta azureus (Fabricius 1801)

Grande espèce diurne qui elle aussi n'a été trouvée qu'à Kakpin. Elle n'y est pas spécialement commune et est attirée par l'excrément humain.

Elle est répandue dans une grande partie de l'Afrique intertropicale, en savane arborée mais aussi dans les clairières ou les défrichements, en forêt.

Garreta diffinis (Waterhouse 1890)

Espèce peu connue, décrite de "Sénégal". Elle semble caractéristique de la forêt mésophile de moyenne altitude de Sipilou, où elle vient à l'excrément humain durant les deux premiers bimestres. On ne l'a rencontrée ni en forêt hygrophile (Taï) ni en forêt mésophile de plaine (Lamto).

Hors de la région, où elle occupe le 29e rang des espèces de forêt, elle n'est connue que d'un très petit nombre de localités : Mont Nimba, montagnes du Cameroun.

Garreta nitens (Olivier 1789)

Cet insecte est un des coprophages les plus importants de la région. Il occupe en effet le 7e rang des espèces de savane, mais sa distribution n'est pas du tout régulière (fig. 4). Il est extrêmement abondant à Sipilou au 1er bimestre, puis décroît aux 2e et 3e pour disparaître ensuite. Il est tout juste présent à Abokouamékro. A Kakpin, au moins au 2e bimestre, son abondance est également extrême. A Ouango Fitini, elle est modérée, aux 2e et 3e bimestres, mais elle est de nouveau plus grande à Pabré, aux 3e et 4e bimestres.

Deux facteurs peuvent expliquer cette répartition. Tout d'abord, si l'espèce est représentée à Pabré par sa forme nominale, qui occupe l'ouest de la zone sahélienne, c'est la forme janthinus Laporte de Castelnau 1840 qui est seule présente dans les autres stations, y compris Ouango Fitini. Elle peuple d'ailleurs une région immense, comparable à celle de G. azureus mais encore plus vaste, entourant au nord, à l'est et au sud la forêt africaine. Si ces formes ont une valeur taxonomique, on peut penser que leur répartition est commandée par la pluviosité. Celle-ci, nettement déficitaire à Abokouamékro, notamment pendant l'année d'étude, pourrait empêcher cette espèce de s'y reproduire convenablement. Les facteurs édaphiques semblent indifférents : à Sipilou, le sol est argileux et à Kakpin, sablonneux.

D'autre part, l'espèce semble liée à la présence de grands mammifères. A Lamto, où la pluviosité relativement élevée serait favorable, il n'y a pratiquement plus de grands mammifères. On voit alors apparaître ici la différence entre l'attractivité du piège à excrément humain pour une espèce et les préférences réelles de celle-ci pour son alimentation ou la confection des réserves destinées à sa progéniture. Il est possible que cet insecte, comme plusieurs autres, consomme à l'état adulte les excréments humains et les déjections du même type, car ils sont plus riches en substances azotées, mais n'utilise que les excréments des grands herbivores, plus riches en glucides, pour la confection des boulettes de ponte. Le fait que les G. nitens, très communs pendant leur courte période d'apparition sur les excréments humains, ou de singes, etc., n'y fabriquent pas de boulette, alors qu'ils en entreprennent la fabrication dès leur contact avec des bouses de vache, viendrait confirmer cette hypothèse. Elle est appuyée par les observations de Prasse (1957) sur une espèce de la même tribu, Gymnopleurus geoffroyi, qui ne façonne de boulettes que pour sa progéniture et se nourrit directement à même l'amas stercoral.

Les boulettes de G. nitens contiennent divers cleptoparasites. On a ainsi pu compter, en mars à Sipilou, dans 10 boulettes : 9 Cleptocaccobius convexifrons, 2 C. uniseries, 2 Onthophagus lutaticollis et 1 O. mucronatus.

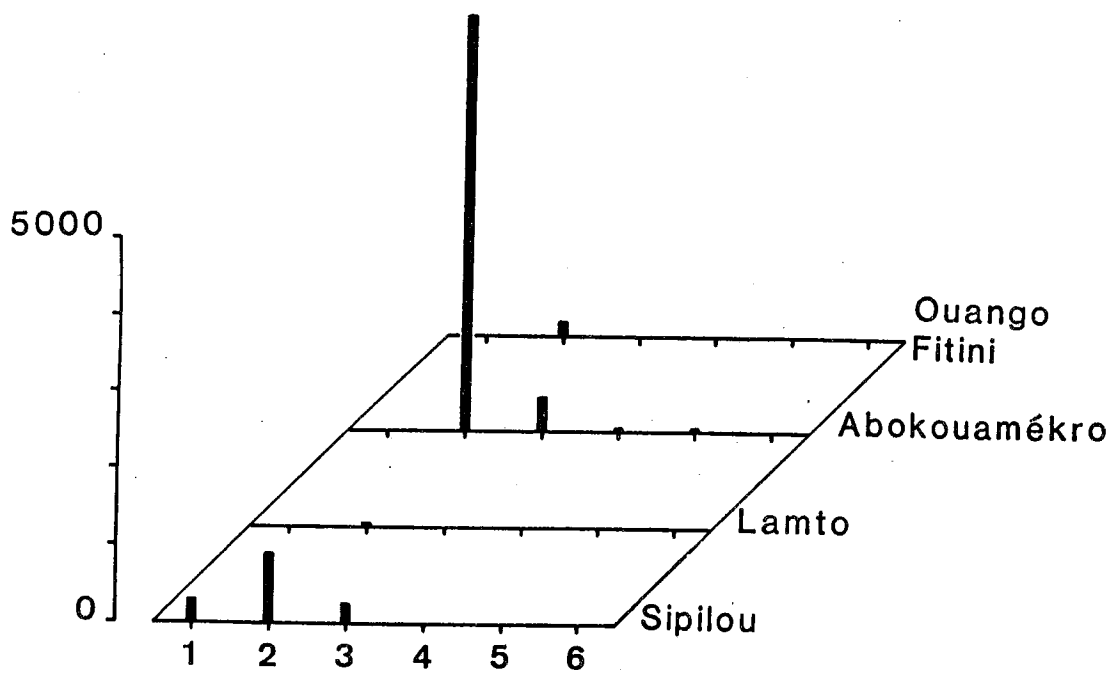


Fig. 5. *Allogymnopleurus umbrinus* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

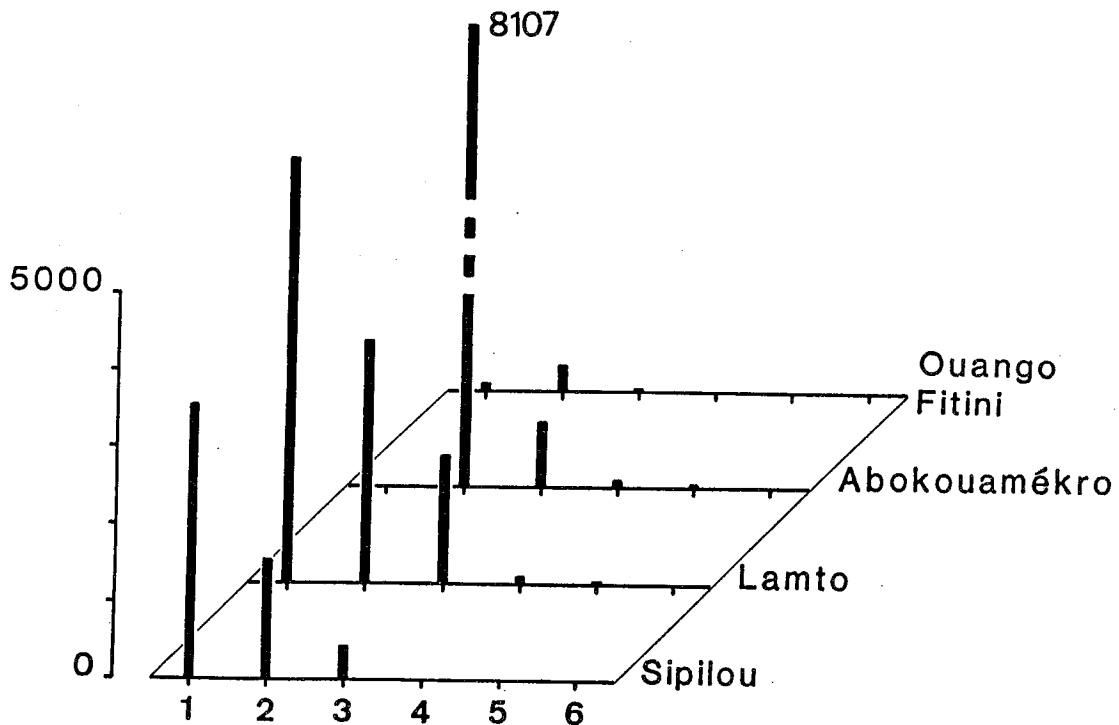


Fig. 6. *Gymnopleurus coerulescens* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Genre Allogymnopleurus Janssens 1940

Ce genre regroupe 14 espèces afro-tropicales et 2 orientales.

Allogymnopleurus umbrinus (Gerstaecker 1871)

Espèce diurne, qui semble préférer les savanes guinéennes sèches. C'est en effet à Abokouamékro qu'elle est la plus abondante. Comme bien des rouleurs, elle se trouve surtout aux premiers bimestres, avec une préférence pour le 2e dans l'ensemble de la dition, mais persiste pourtant aux 4e et 5e (fig. 5). Elle semble liée aux grands herbivores, même pour l'alimentation de l'adulte, puisqu'elle ne vient que peu ou pas du tout aux pièges à excrément humain. Occupant le 26e rang des espèces de savane, ce n'est qu'à Abokouamékro qu'elle doit jouer un rôle appréciable dans le recyclage des matières organiques.

Sa répartition géographique suit le patron de répartition déjà observé plusieurs fois : la ceinture de savanes entourant, au nord, à l'est et au sud, le massif forestier africain.

Allogymnopleurus youngai Endrödi 1973

Cet intéressant rouleur diurne ne se rencontre, dans la dition, qu'à Kakpin et Oúango Fitini. On ne le trouve ni en savane guinéenne ni à Pabré, en savane soudano-sahélienne, où il est remplacé par une espèce étrangère à la Côte d'Ivoire, A. olivieri (Laporte de Castelnau 1840). Ces deux taxons paraissent homologues des deux "sous-espèces" de Garreta nitens.

A. youngai est actif à l'état adulte au 2e bimestre, moins au 3e. Il est attiré exclusivement par les excréments de grands herbivores, sept fois plus par ceux d'éléphant que par ceux de buffle, à Kakpin. A Oúango Fitini, où il n'y a que peu d'éléphants, il recherche les bouses de vache du matin, petites et un peu sèches (cf. p. 249). On ne le trouve pas dans les grosses bouses du soir. Les individus roulent activement le matin (poids moyen de la boulette : 1,9 g env.). Plus la température augmente, moins ils sont actifs. Dès 11 h et jusqu'au soir, on ne les trouve plus qu'abrités sous les bouses. Cette sensibilité apparente aux températures élevées et à la sécheresse est intéressante à mettre en relation

avec le fait que l'espèce ne se trouve pas à Pabré, où un vicariant sahélo-soudanien la remplace.

Elle joue un faible rôle, mais sa signification biogéographique est importante du fait de son aire limitée.

Décrite récemment du Ghana, elle semble donc caractéristique des savanes soudaniennes de l'Afrique occidentale centrale.

Genre Gymnopleurus Illiger 1803

Cet important taxon regroupe 35 espèces afro-tropicales, 11 orientales et 5 paléarctiques. Leur apparition est très liée aux premières pluies de l'année et elles apparaissent parfois en nombres immenses. Leur coloration souvent métallique, très voyante, et le fait que, dans une même localité, on rencontre des espèces du même genre, ou de genres voisins (Garreta, Allogymnopleurus), accompagnées de plusieurs autres de groupes différents qui semblent leurs "mimes", évoquent la possibilité d'une coloration protectrice (à l'égard des babouins ?) et de l'intervention d'un mimétisme des types Müllérien et Batésien. Toutefois, aucune étude détaillée de ces phénomènes, pourtant anciennement connus (Arrow, 1931), n'a encore été effectuée. On les discutera ci-après (§ 7.4).

Ces espèces semblent très importantes en savane, car elles sont abondantes et très actives à une période où peu de coprophages ont émergé. Elles jouent donc un grand rôle pendant 2 à 4 mois de l'année. Comme pour celles des deux genres précédents, diverses espèces de cleptoparasites recherchent leurs boulettes.

Gymnopleurus coerulescens (Olivier 1789)

Rouleur diurne, se trouvant dans presque toutes nos stations. Il semble très abondant en zone guinéenne, moins en zone soudanienne et absent en zone soudano-sahélienne. Comme les espèces précédentes, celle-ci est caractéristique des tout premiers bimestres, surtout dans les stations les plus arrosées (Sipilou, Lamto), où elle apparaît brusquement en grand nombre au premier bimestre, dès le feu de brousse et avant même les pluies, pour diminuer graduellement ensuite, tout en restant présente presque jusqu'à la fin de l'année (fig. 6). A Abokouamékro, station plus sèche que les précédentes, son abondance est maximale au 2^e bimestre. Il en

est de même à Ouango Fitini, où elle n'est pas très commune.

A Lamto, dès le mois de février, cette espèce abonde, en particulier dans les savanes de plateau à Loudetia. Comme on l'a noté pour Scarabaeus palemo, apparaissent d'abord des individus éclos l'année précédente, les jeunes imagos effectuant leur première sortie n'apparaissant qu'une à deux semaines plus tard, quand il a plu davantage. Les individus sortent de leur cachette (au pied des touffes d'herbe) vers 8 h et marchent, assez lentement, sur le sol encore humide. Vers 9 h, ils s'envolent. Le vol est lent (2-3 m/s), proche du sol (25-35 cm). A partir de ce moment, un excrément humain frais attire les individus de cette espèce, régulièrement, toute la journée jusque vers 18 h, avec toutefois un ralentissement aux heures les plus chaudes du jour. A peine arrivés, ils commencent à faire une boulette. Celle-ci pèse en moyenne 886 ± 131 mg. Quand elle est finie, ils quittent l'excrément et emmènent la boulette avec eux en la faisant rouler. Le plus souvent, ils sont alors rejoints par un partenaire. D'après Prasse (1957), c'est le σ qui fabrique la boulette et la ϕ le rejoint ensuite. Quand les insectes sont nombreux et aux heures où ils sont le plus actifs (10-11 h), diverses interactions ont lieu avec des individus de la même espèce, ou d'espèces voire de genres différents. A Lamto, en février, on observe parfois ainsi des litiges avec Sisyphus biarmatus. Les insectes luttent à coups de pattes et de clypéus, brièvement mais assez violemment. Ils peuvent utiliser leurs ailes pour se donner de l'élan. Pendant ce temps, volant au ras du sol (2-3 cm), les cleptoparasites du groupe de Cleptocaccobius uniseriis semblent suivre les boulettes à la trace, attirés peut-être par une substance chimique émise par les Gymnopleurus au contact de celles-ci. Dès qu'un Cleptocaccobius atteint une boulette, il se pose dessus et est vite enfoncé dedans, du fait aussi du tassement dû au roulage que continuent les Gymnopleurus. Ceux-ci, une fois établi le couple original, semblent lui être fidèles. Les partenaires se reconnaissent en se touchant mutuellement les pièces buccales (reconnaissance chimique). La vision pourrait jouer un rôle car les Gymnopleurus semblent y voir assez bien jusqu'à une distance d'environ 10 cm.

Cette espèce occupe le 5e rang par biomasse des espèces de savane de la dition. Son importance est donc considérable. Mais il est difficile d'évaluer son rôle réel dans l'enfouissement des excréments. D'après Tribe

Tableau V. Enfouissement d'excrément par Gymnopleurus coerulescens à Lamto, en g par ha, par bimestre et par an.

<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>Année</u>
2520	1444	747	6	3		4720

Tableau VI. Enfouissement d'excrément par Gymnopleurus profanus à Lamto, en g par ha, par bimestre et par an.

<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>Année</u>
405	325	9				739

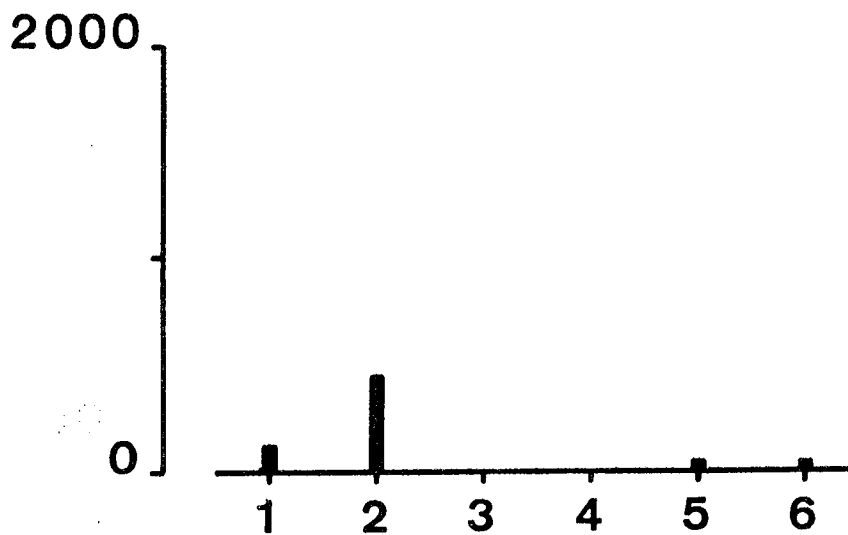


Fig. 7. Gymnopleurus fulgidus : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Abokouamékro (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

(1976), un couple de ce genre pourrait enfouir une boulette par semaine. L'enfouissement potentiel, à Lamto, serait donc d'environ 5 kg par ha et par an (tableau V). Mais il est douteux que cette espèce, et que chacune des espèces de rouleurs, puisse réellement enfouir les quantités théoriques calculées.

G. coerulescens a une large répartition depuis le tropique du Cancer jusqu'un peu au sud de l'équateur (Janssens, 1940). Dans cette zone, il est probable qu'il n'occupe que les savanes de type guinéen.

Gymnopleurus fulgidus (Olivier 1789)

Cette espèce diurne se rencontre à Abokouamékro et à Pabré et est attirée essentiellement par l'excrément humain. Elle est beaucoup plus abondante dans la seconde station et paraît caractéristique des savanes plus ou moins steppiques sahélo-soudaniennes. Sa présence à Abokouamékro ne peut s'expliquer que par la faiblesse des précipitations de cette station, liées à un sol sablonneux. Comme cette station est tout de même en zone guinéenne et que l'humidité relative y est importante, G. fulgidus y présente un rythme saisonnier aberrant (fig. 7) : il y apparaît en effet dès le 5e bimestre et augmente régulièrement jusqu'au 2e pour diminuer au 3e et disparaître au 4e. C'est une situation analogue à celle de Scarabaeus goryi et, hors de la dition, de certaines plantes méditerranéennes dont la végétation débute à l'automne au lieu de ne le faire qu'au printemps, comme les espèces plus boréales. On peut alors s'interroger sur le déterminisme de cette répartition temporelle.

À Ouango Fitini, l'espèce est absente, probablement à cause de la nature du sol.

Plus au nord, G. fulgidus est nettement lié aux premières pluies mais devient abondant. Il s'avère donc nettement xérophile. Dans la zone sahélienne et sahélo-soudanienne, au moins jusqu'à Pabré vers le sud, l'aspect xérique ou "ultra-xérique" est lié à la dégradation anthropique (destruction de toute végétation ligneuse, utilisée comme combustible, et maintien sur place des troupeaux, notamment de zébus, naguère migrants). G. fulgidus est favorisé par cette dégradation et s'avère un bon indicateur de cette dernière dans cette zone (cf. p.217). Il peut y jouer un rôle appréciable dans le recyclage des éléments minéraux, d'autant plus

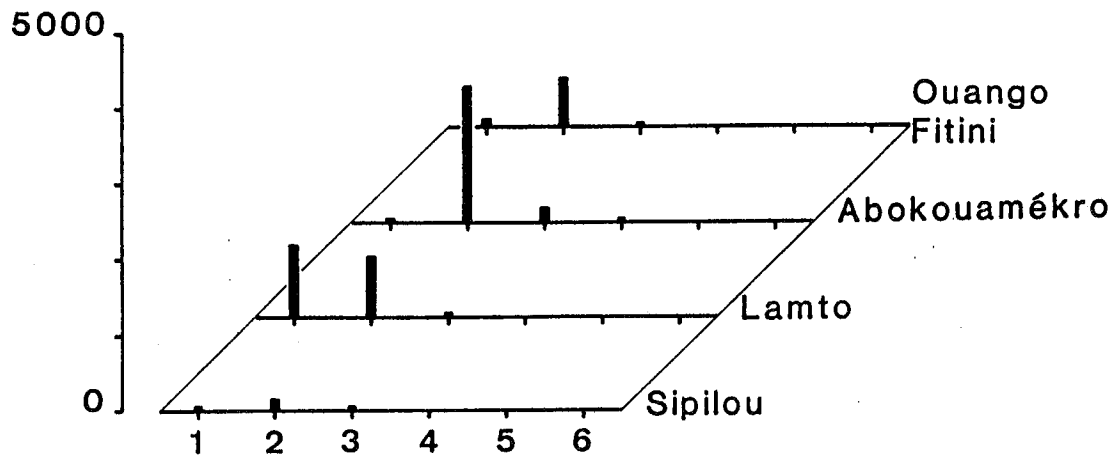


Fig. 8. *Gymnopleurus profanus* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

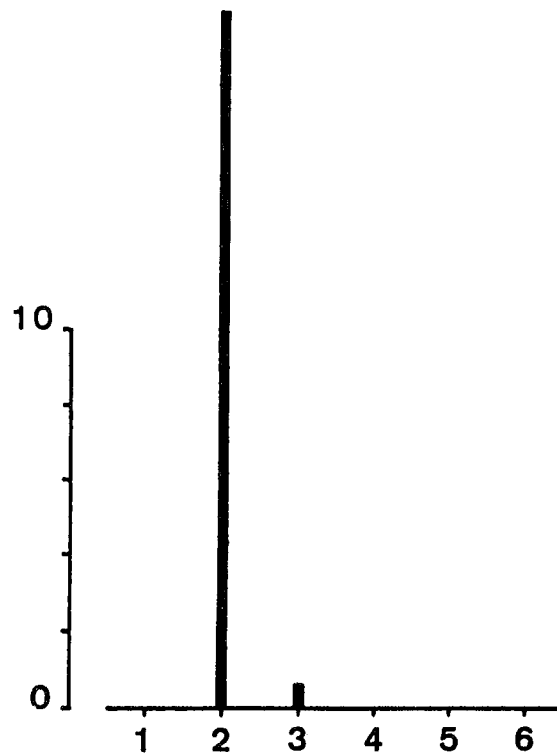


Fig. 9. *Gymnopleurus puncticollis* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Abokouamékro (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

utile que le sol est plus pauvre.

Comme l'espèce précédente, celle-ci est connue de "toute la zone comprise entre le tropique du Cancer et l'équateur" (Janssens, op. cit.), où elle ne doit se trouver toutefois que dans les stations à climat de type sahélien.

Gymnopleurus profanus (Fabricius 1792)

Il s'agit cette fois d'une espèce nocturne, la seule de sa tribu dans la dition, où elle se trouve dans la quasi-totalité des savanes.

Ce mot "nocturne" désigne des périodes différentes. Pour les Scarabaeidae, les principales semblent être celle du début de la nuit (20-24 h, parfois plus tard) et celle "du crépuscule et de l'aube" (Tribe, 1976). G. profanus appartient à cette dernière catégorie. Il apparaît dès le coucher du soleil, parfois même avant par temps très humide et reste actif jusque vers 20 h. Il réapparaît ensuite vers 5 h et est actif jusque vers 7 h. Comme ses congénères, il roule des boulettes uniquement pour sa reproduction. Il est bien moins abondant que G. coerulescens mais semble avoir les mêmes exigences écologiques et être en somme son vicariant nocturne. Sa saisonnalité est très semblable (fig. 8).

L'activité potentielle d'enfouissement de matière organique à Lamto peut être évaluée à 700 g par ha et par an, à partir du poids unitaire moyen de 1 480 mg par boulette (tableau VI).

L'espèce, décrite de "Guinée", ne semble connue que sur une aire réduite, allant de la Guinée à la République Centrafricaine, où elle ne doit se trouver que dans les savanes de types guinéen ou guinéo-soudanien.

Gymnopleurus puncticollis Gillet 1909

Espèce diurne, rencontrée à Abokouamékro, Kakpin et Pabré, à l'excrément humain, la bouse de vache, les crottins d'éléphant et d'âne. Elle apparaît au 2e bimestre en grande abondance (fig. 9).

Son absence de Lamto et Ouango Fitini pose un problème. Elle pourrait être due à deux causes différentes : l'absence des grands mammifères de Lamto et la structure du sol à Ouango Fitini. Sa rareté à Pabré montre

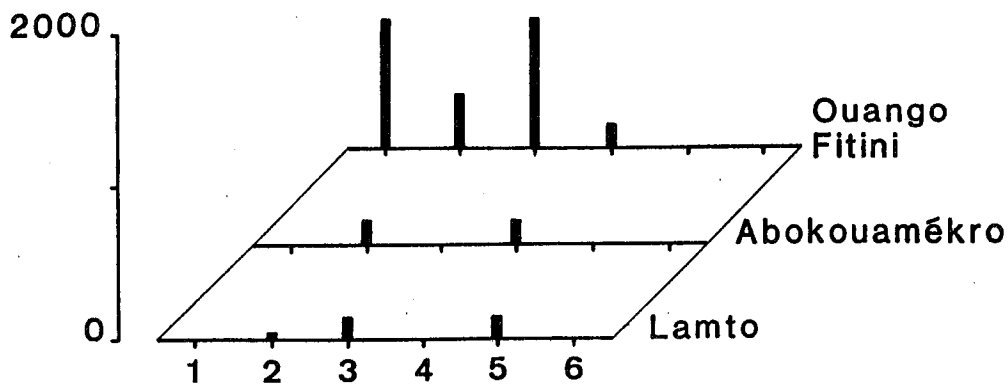


Fig. 10. *Anachalcos aurescens* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

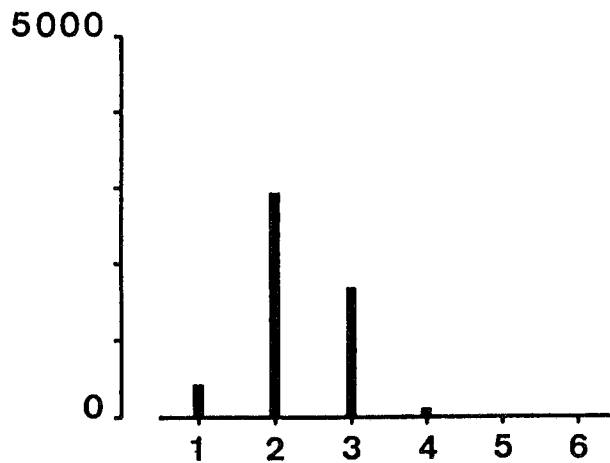


Fig. 11. *Anachalcos convexus* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Ouango Fitini (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

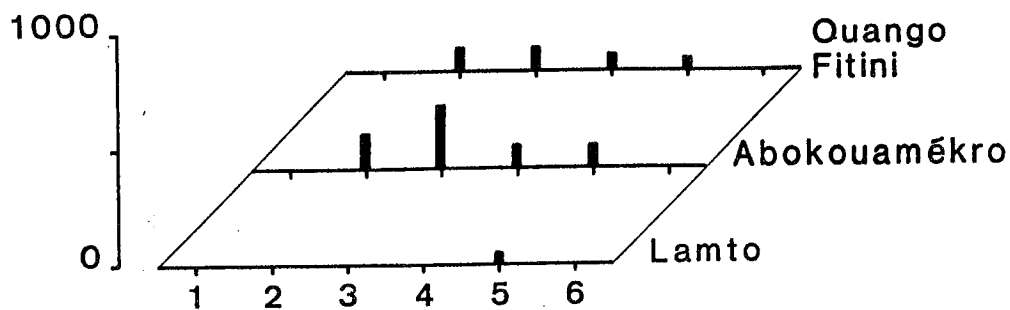


Fig. 12. *Anachalcos suturalis* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

que le centre de sa répartition doit être guinéo-soudanien.

L'abondance extrême de l'espèce à Abokouamékro et surtout Kakpin la porte au 3e rang de nos espèces de savane.

Comme pour Garreta nitens, les adultes de cette espèce doivent se nourrir d'excréments du type humain et utiliser les déjections des grands herbivores pour alimenter leur progéniture.

L'enfouissement potentiel que pourrait effectuer cette espèce est d'environ 7 kg par ha et par an à Abokouamékro et 13 à Kakpin. On voit que son rôle est sans doute considérable dans les stations où elle est abondante.

Elle est connue d'une aire géographique limitée : du Sénégal à la Nubie.

3.3. Tribu des Canthonini

Important taxon (95 genres et plus de 700 espèces), de répartition gondwanienne signant sa haute antiquité, bien représenté à Madagascar (13 genres et 155 espèces) mais assez pauvrement en Afrique continentale : 15 genres et 47 espèces (Cambefort, 1978). Sur le continent africain, d'ailleurs, le centre de gravité de la répartition est austral et il n'y a qu'un genre bien distribué. Il se trouve communément dans la dition, accompagné d'un autre, infiniment plus discret (tableau IV).

Genre Anachalcos Hope 1837

Avec 8 espèces, il est donc largement répandu en Afrique intertropicale et australe. Quatre espèces dans la dition.

Anachalcos aurescens Bates 1888

Espèce de grande taille, dont le faible nombre d'individus capturés ne permet pas une représentation statistiquement valable de l'abondance dans les stations. Les données disponibles montrent toutefois qu'elle est de préférence nocturne et assez répandue dans les savanes guinéennes et soudanaises pendant une grande partie de l'année (fig. 10). Elle est attirée surtout par les pièges à excrément humain mais, quand elle est très abondante

comme à Pabré, elle est aussi attirée par les bouses de vache.

Il s'agit d'un rouleur de boulettes. Celles-ci sont petites relativement à l'insecte (5-10 g). Il y aurait des boulettes alimentaires (Walter, 1980), que l'insecte n'enfouirait pas mais irait consommer à quelque distance de l'amas stercoral. Toutefois, nous avons observé l'insecte se nourrissant directement sur celui-ci, et la boulette alors ne serait destinée qu'à la progéniture. Du reste, la biologie du genre est mal connue. Tribe (op. cit.), par exemple, n'en dit rien. Elle semble assez variable. Ainsi, A. aurescens est parfois actif pendant la journée, en particulier s'il pleut ou a plu récemment.

Bien que cette espèce occupe le 9e rang par biomasse des espèces de savane, son importance est difficile à estimer. Elle semble n'enfouir que des quantités faibles d'excréments, juste ce qui est nécessaire à ses larves et non le grand excès que nous montreront les "grands fouisseurs".

Elle semble répandue dans une grande partie des savanes des types guinéen et soudanien d'Afrique.

Anachalcus convexus (Boheman 1857)

Grâce à sa taille relativement grande et à son abondance extrême à Pabré, cette espèce occupe le premier rang, par biomasse, de nos espèces de savane. De fait, dans les stations soudaniennes et soudano-sahélienne, elle apparaît très opportuniste et abondante.

Normalement nocturne, ou plutôt crépusculaire, elle se montre pendant le jour si un appât très attractif (excrément humain surtout) se trouve à proximité. De même, normalement savanicole, elle n'hésite pas à pénétrer en forêt dense sèche, à Ouango Fitini, surtout au 2e bimestre, où elle est le plus abondante. Absente de nos stations guinéennes, elle est environ deux fois plus abondante à Kakpin qu'à Ouango Fitini, au 2e bimestre, aux pièges à excrément humain (5 individus et 2,5 par piège, respectivement), mais son abondance est énorme à Pabré, au 3e bimestre (jusqu'à 60 individus par piège). Dans les conditions naturelles, elle doit exploiter tous les excréments de petits mammifères omnivores (civettes, babouins, etc.), outre l'humain, mais est également attirée par la bouse de vache et même les cadavres, notamment de Myriapodes Diplopodes.

D'après les données de Ouango Fitini, il semble qu'à A. convexus soit présent au début de l'année seulement, au 2e bimestre surtout, moins au 3e (fig. 11). A Pabré, où les premières pluies sont plus tardives, son pic d'abondance est au 3e bimestre.

Comme l'espèce précédente, son importance est difficile à apprécier. Ses boulettes sont du même ordre de grandeur (5-10 g) et la quantité de matières organiques enfouies ne doit pas correspondre au premier rang que l'espèce occupe par biomasse.

Cette espèce peuple toutes les savanes de type soudanien ou sahélien d'Afrique.

Anachalcos cupreus (Fabricius 1775)

Cette espèce est très semblable aux deux précédentes par son aspect, sa biologie, son rôle. Il semble y avoir une sorte de remplacement entre les trois. A. convexus est abondant en zone soudano-sahélienne, puis diminue vers le sud et disparaît en zone soudanienne. Il se trouve dans des savanes plus ou moins arborées, voire des forêts sèches. A. aurescens, moins abondant au nord, diminue aussi vers le sud mais est encore assez nombreux dans les savanes herbeuses guinéennes. Enfin, A. cupreus préfère les savanes boisées et pénètre en forêt guinéenne, à la faveur des pistes et des clairières. On le trouve ainsi de la zone guinéo-soudanienne (Kakpin, la Marahoué) au sud jusqu'à la forêt hygrophile (Taï-MATA). A Sipilou, il est présent seulement en forêt ou taillis, pas en savane. Il est attiré par des excréments divers : humain, de civette, d'éléphant. Il est moins nettement nocturne que ses congénères et s'observe fréquemment en plein jour, en train de rouler sa boulette, notamment en forêt. Nous verrons d'ailleurs que les préférences quant au rythme nyctéméral sont en général moins marquées chez les espèces de forêt que chez celles de savane.

A. cupreus se rencontre de la Guinée à l'Ethiopie et à l'Angola. C'est sans doute la seule espèce du genre présente dans la cuvette congolaise.

Anachalcos suturalis Janssens 1938

Cette espèce, la plus petite du genre, est aussi une des plus

Tableau VII. Sisyphini de la dition (mêmes conventions que pour le tableau IV).

Espèces	mg	R	App.	F O R .				S A V A N E							
				T	S	L	O	T	S	L	A	M	K	O	P
<i>Sisyphus biarmatus</i> Felsche 1909	46	D	HB							4	1	2	1		
<i>Sisyphus costatus</i> Thunberg 1818	14	D	H			1	1		2	4	1	1	1	3	
<i>Sisyphus desaegeri</i> Haaf 1959	8	D	H			1				1	1	1			
<i>Sisyphus gazanus</i> Arrow 1909	25	D	H		1	1		1		1		1			
<i>Sisyphus goryi</i> Harold 1859	17	D	HBE			1	1		4	4	5	3	5	4	4
<i>Sisyphus lobi</i> nov. sp.	17	D	H											2	
<i>Sisyphus seminulum</i> Gerstaecker 1871	8	D	HBC			1	3		5	5	5	4	4	4	4
<i>Sisyphus eburneus</i> nov. sp.	10	D	H	2	1	4									
<i>Sisyphus latus</i> Boucomont 1928	15	D	H	1	1										
<i>Neosisyphus armatus</i> (Gory 1833)	49	D	BH					1	1	2	1	1	2		
<i>Neosisyphus baoule</i> nov. sp.	80	D	BH					1	1	1					
<i>Neosisyphus paschalidisae</i> nov. sp.	104	D	B					1		2	2	1	2	1	
<i>Neosisyphus gladiator</i> (Arrow 1927)	155	D	B					1		1	1	1	1	1	
<i>Neosisyphus angulicollis</i> (Felsche 1909)	50	D	HE	1	1										
<i>Neosisyphus tai</i> nov. sp.	76	D	E	1											

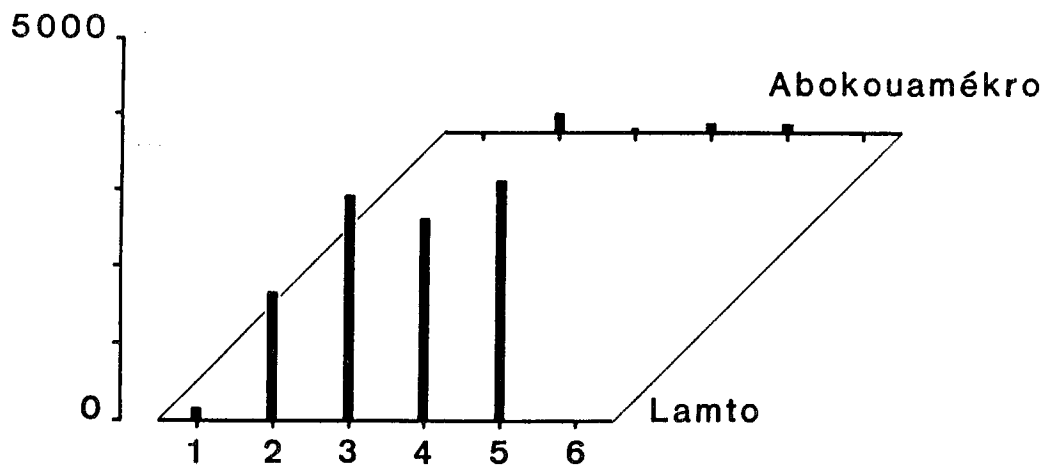


Fig. 13. *Sisyphus biarmatus* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans deux stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

localisées et des plus récemment connues. Dans la dition, on la rencontre dans les savanes guinéennes et guinéo-soudaniennes, en général plus ou moins arborées. Elle est "nocturne", mais surtout active au petit matin, parfois jusque vers 8 h. Elle semble moins rare en début qu'en fin d'année (fig. 12) et est attirée par l'excrément humain et les déjections du même type, ainsi que, plus rarement, par les cadavres, de millipèdes en particulier.

Son importance paraît faible. Elle n'était connue que du Nigéria (types) et du Ghana (Endrödi, 1973).

Genre Odontoloma Boheman 1857

Jusqu'en 1976, le genre comptait 6 espèces du sud de l'Afrique, dont une signalée aussi d'Ethiopie. Walter (1976) a montré que celle-ci était probablement nouvelle et en a décrit une autre, de l'ouest du Zaïre.

Odontoloma relictata Cambefort 1983

Espèce rencontrée en tout petit nombre à Ouango Fitini (en savane arborée et forêt dense sèche) ainsi qu'à Lamto (en lisière savane - forêt-galerie). En outre, trois exemplaires du nord et de l'est du Zaïre pourraient également lui être rattachés. Cette répartition est de type relictuel, comme aussi celle du genre, dont le centre est l'Afrique australe.

O. relictata semble diurne, mais sa biologie est inconnue. Il a été capturé aux pièges à excrément humain et pourrait rechercher les tout petits excréments (de rongeurs, d'insectivores). Une espèce d'un genre voisin, Panelus tonkinensis, a été ainsi capturée en Asie dans des fientes de rat (Paulian, 1945). Néanmoins, nous avons capturé naguère un autre Odontoloma dans des bouses d'éléphant en Afrique du Sud.

3.4. Tribu des Sisyphini

Des trois genres qu'elle regroupe, l'un est endémique de l'île Maurice et les deux autres largement répandus dans l'Ancien Monde, surtout l'Afrique tropicale, avec aussi deux espèces en Amérique, venues avant le Miocène (Halffter, 1974).

En Afrique, les représentants de cette tribu sont parmi les Scarabaeidae les plus remarquables par leur grand nombre et le fait qu'ils

Tableau VIII. Enfouissement d'excrément par Sisyphus biarmatus à Lamto, en g par ha, par bimestre et par an.

<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>Année</u>
150	2008	3028	2692	3230		11108

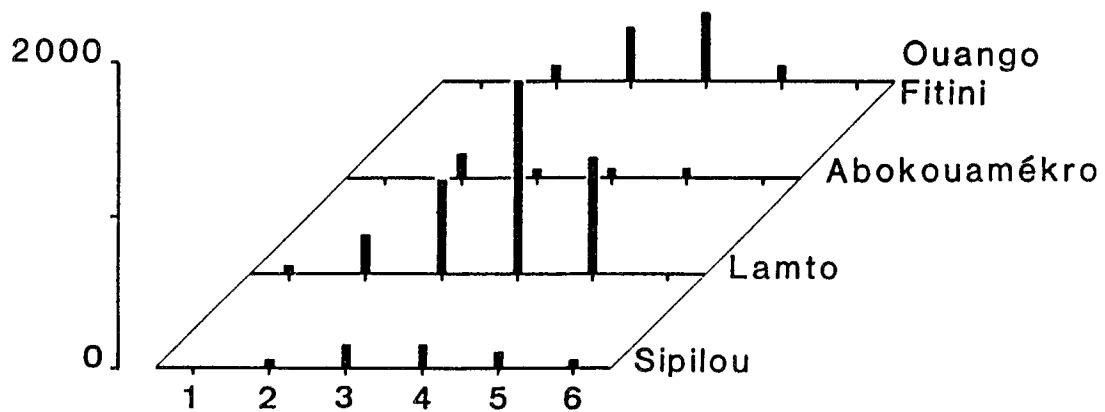


Fig. 14. Sisyphus costatus : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

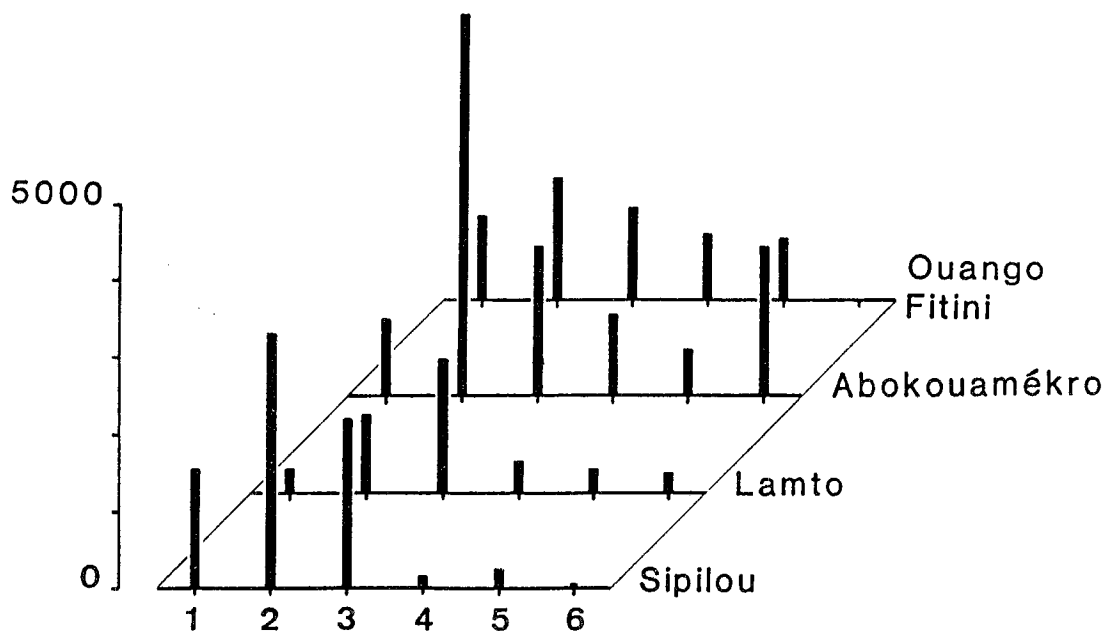


Fig. 15. Sisyphus goryi : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

sont diurnes, ainsi que les plus importants par leur biomasse, notamment en savane. Dans la dition (tableau VII), leurs 12 espèces représentent environ la moitié des individus des 205 espèces de savane et environ 15 % de leur biomasse totale. En forêt, comme pour tous les rouleurs, leur rôle est moindre par rapport aux fousseurs.

Genre Sisyphus Latreille 1807

Une certaine confusion règne encore dans la taxonomie de ce genre où l'on compte environ 30 espèces, dont 18 afro-tropicales et 9 dans la dition. Nous examinerons d'abord les 7 de savane, puis les 2 de forêt.

Sisyphus biarmatus Felsche 1909

Cette espèce a été trouvée dans les zones guinéenne et guinéo-soudanienne de la dition. Elle est attirée essentiellement par le piège à excrément humain mais peut aussi venir à la bouse de vache, voire au crotin d'éléphant. C'est dans les savanes herbeuses de Lamto qu'elle est la plus abondante. Dans la même localité, elle est absente en savane arborée. Ceci indique qu'elle est très héliophile. Dans les autres stations, où les savanes sont toujours plus ou moins arborées, elle est plus rare.

Contrairement aux Gymnopleurini, les Sisyphini ne sont pas abondants qu'au début de l'année. En particulier, au moins à Lamto, où il est suffisamment abondant pour que nos résultats soient significatifs, S. biarmatus se trouve pendant presque toute l'année (fig. 13) et son abondance bimestrielle paraît corrélée à la pluviosité ($r = 0,941$; $P < 0,005$ avec 4 ddl). De ce fait, cette espèce présente, comme sans doute la plupart des Sisyphus, plus d'une génération annuelle, jusqu'à 5 d'après Paschalidis (1974), et l'on trouve en permanence, aux pièges, des exemplaires de l'année précédente, tout usés et épilés, d'autres matures et en bon état, enfin des adultes ténéraux encore clairs et incomplètement sclérifiés.

Si l'on admet que les Sisyphus fabriquent environ une boulette par couple tous les trois jours (Paschalidis, op. cit.), et sachant que celles de S. biarmatus pèsent en moyenne $605,4 \pm 130,1$ mg, on peut estimer l'enfouissement de matière organique que pourrait réaliser à Lamto cette espèce à environ 11 kg par ha. et par an (tableau VIII). Il est possible

que l'enfouissement réel soit inférieur à ce chiffre.

On voit que le rôle, au moins potentiel, de cette espèce est considérable. A Lamto, c'est sans doute elle qui enfouit le plus d'excrément en savane herbeuse. Dans la dition, elle occupe le 11e rang par biomasse.

Hors de celle-ci, l'espèce est assez mal connue. Signalée de Tanzanie, du Cameroun et de Centrafrique, elle semble se trouver surtout dans des biotopes semblables à celui qu'elle occupe à Lamto : la savane herbeuse à rôniers (Borassus aethiopum). C'est le cas notamment en Centrafrique. La spontanéité de cette formation végétale a été mise en question dans ce dernier pays (Sillans, 1954). A Lamto, il est sûr qu'elle doit son maintien à l'action humaine, par l'intermédiaire des feux de brousse (Devineau, 1976). S. biarmatus apparaît donc comme favorisé par l'action humaine, au détriment possible d'autres espèces.

Sisyphus costatus (Thunberg 1818) sensu Paschalidis 1974 nec Haaf 1955

Espèce des zones guinéenne et soudanienne. Comme la précédente, elle est attirée surtout par le piège à excrément humain et semble de fait exploiter essentiellement les petits excréments. Dans les stations où elle est abondante (Ouango Fitini et surtout Lamto : fig. 14), on observe qu'elle l'est en corrélation avec la pluviosité ($r = 0,810$; $P < 0,05$ avec 4 ddl à Ouango Fitini ; $r = 0,764$; P id. à Lamto). La corrélation est moins nette, encore qu'également significative, à Lamto, station plus humide, où les pluies ou leur absence n'ont pas une action aussi immédiate.

Contrairement à S. biarmatus, S. costatus se trouve en savane herbeuse mais évite les heures les plus chaudes du jour et préfère les expositions ombragées. Il pénètre en savane arborée et même en forêt dense sèche, à Ouango Fitini, où il est plus abondant qu'en savane pendant les 1er et 2e bimestres.

C'est une espèce importante dans la dition, où elle occupe le 18e rang par biomasse.

Sa répartition géographique est mal connue, par suite de confusions avec d'autres espèces, mais semble vaste et similaire à celle déjà vue plusieurs fois : les savanes afrotropicales des types guinéen et (sub) soudanien.

Sisyphus desaegeri Haaf 1959

C'est une espèce rare, trouvée en zone guinéenne et guinéo-soudanienne de la région, en savane herbeuse et ligneuse. Elle pénètre accidentellement en forêt mésophile, à Lamto.

Elle est toujours très peu abondante et son rôle est minime. Décrite du nord-est du Zaïre et jamais signalée depuis, elle est nouvelle pour l'Afrique occidentale.

Sisyphus gazanus Arrow 1909

Espèce peu abondante, la seule du genre qui soit caractéristique de la savane arborée guinéenne ou guinéo-soudanienne. A Lamto par exemple, elle est environ 7 fois plus nombreuse en savane ligneuse qu'en savane herbeuse. Dans la même station, elle pénètre aussi en forêt, où elle est aussi nombreuse qu'en savane herbeuse. On la trouve également en forêt et sous taillis à Sipilou. Enfin, elle pénètre dans la zone forestière du sud de la Côte d'Ivoire, à la faveur des pistes, et se trouve ainsi dans les clairières, à Taï. Toutefois, elle ne pénètre pas du tout sous le couvert forestier, dans cette zone.

Sa rareté rend son importance faible. Sa répartition géographique est mal connue, mais semble vaste, puisqu'elle a été décrite de la "Chirinda forest", au "Gazaland" (Zimbabwe), ce qui semble indiquer en même temps une écologie assez semblable sur toute son aire de répartition.

Sisyphus goryi Harold 1859

Espèce abondante, répandue sur l'ensemble des savanes de la région, tant herbeuses que ligneuses, et pénétrant même en galerie ou flot forestiers. Elle est très attirée par l'excrément humain mais exploite aussi activement les excréments des grands herbivores. Elle est ainsi plus abondante à Ouango Fitini aux bouses de vache qu'à l'excrément humain. Elle semble passer par un maximum, au 2^e bimestre, surtout net à Abokouamékro (fig. 15). C'est seulement à Lamto que son maximum se situe au 3^e bimestre. Mais il est possible que ceci ne corresponde pas à la réalité, par suite d'un échantillonnage insuffisant dû à l'absence des grands herbivores.

Tableau IX. Enfouissement d'excrément par Sisyphus seminulum dans quatre stations, en g par ha, par bimestre et par an.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>Année</u>
Sipilou	99	115	1624	4875	2165	730	9608
Lamto	161	1355	3750	3296	2571	286	11419
Abokouamékro	198	1708	2046	1543	1478	641	7614
Ouango Fitini	30	290	365	422	289	37	1433

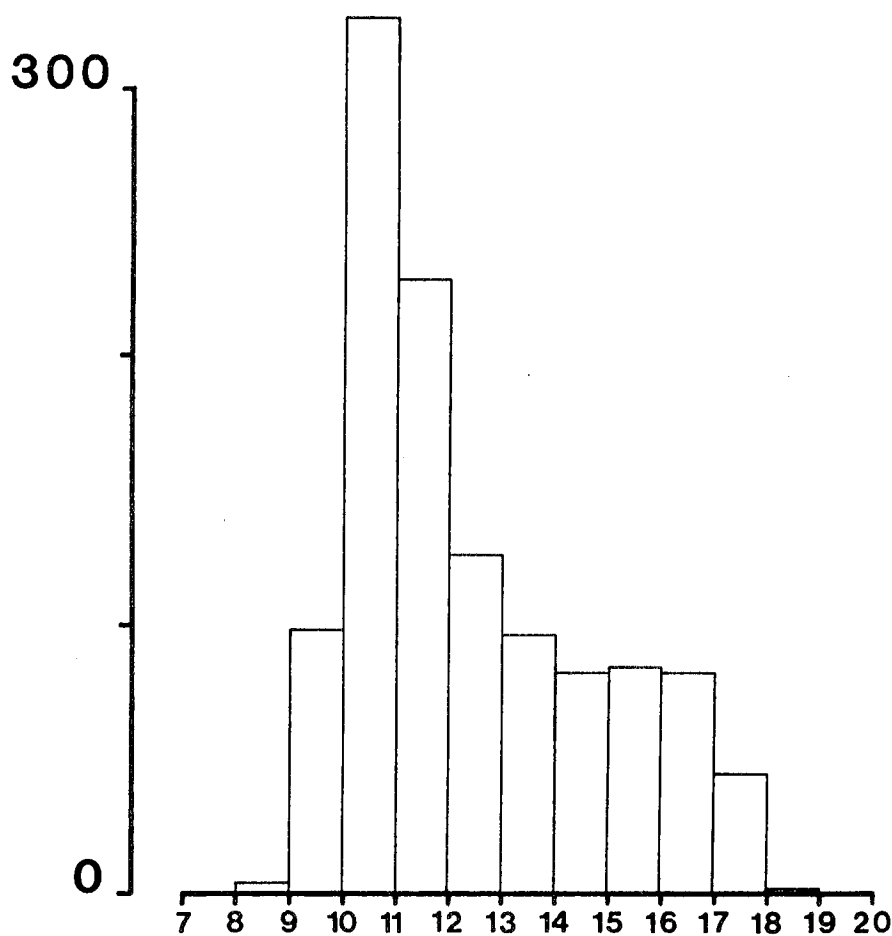


Fig. 16. Sisyphus seminulum : évolution journalière du nombre d'exemplaires capturés par heure dans un piège à excrément humain (Lamto, 1er août 1979) (abscisses : heures ; ordonnées : nombre d'exemplaires).

Cette espèce joue un rôle important dans la dition, où son rang par biomasse est le 6e.

Son aire géographique comprend pratiquement toutes les savanes de l'Afrique tropicale et australe.

Sisyphus lobi Cambefort n. sp.

Il s'agit d'une espèce très localisée, capturée seulement à Ouango Fitini, dans les pièges à excrément humain, du 1er au 4e bimestre. Elle est aussi faiblement attirée par la bouse de vache. Elle ne représente que 5 % environ (en biomasse) des Sisyphus de la localité. Son rôle est donc très faible.

Sisyphus seminulum Gerstaecker 1871

Très répandue dans toutes les savanes de la dition, cette espèce y est une des plus abondantes, en biomasse, où elle occupe le 2e rang, mais surtout en nombre d'individus, où elle occupe le 1er. Elle est attirée par tous les excréments observés : excrément humain et bouse de vache, qui servaient à nos relevés quantitatifs, mais aussi déjections de buffle, d'éléphant, de céphalophe (et sylvicapre), de guib, de civette, de crossar-che, de mangoustes et mangue, de primates, en bref, de tous les mammifères. Elle exploite aussi les gros excréments d'oiseaux (pintades, francolins) et même ceux de crapaud, qui pourtant ne sont guère constitués que de débris d'insectes (y compris de cette espèce). Toutefois, on ne l'a pas observée dans les déjections de pythons. Outre les excréments, elle est attirée par les cadavres (de vertébrés : mammifères, oiseaux, reptiles, batraciens, poissons et d'invertébrés : achatines, iules).

Il s'agit d'une espèce diurne, comme tous ses congénères. Une expérience de captures horaires (fig. 16) montre que son pic d'abondance est entre 10 et 11 h. Elle évite donc les heures les plus chaudes de jour. Ceci s'oppose à ce qu'on a constaté pour S. biarmatus et S. goryi, dont le pic se situe vers 12 h. De même, S. seminulum se trouve communément en savane arborée (à Lamto, elle y est environ moitié moins abondante qu'en savane herbeuse) et même pénètre en forêt (où elle est toutefois bien moins abondante qu'en savane herbeuse, environ 100 fois moins à Lamto). Ceci rejoint le fait qu'elle semble plus abondante en savanes guinéennes que soudaniennes (fig. 17).

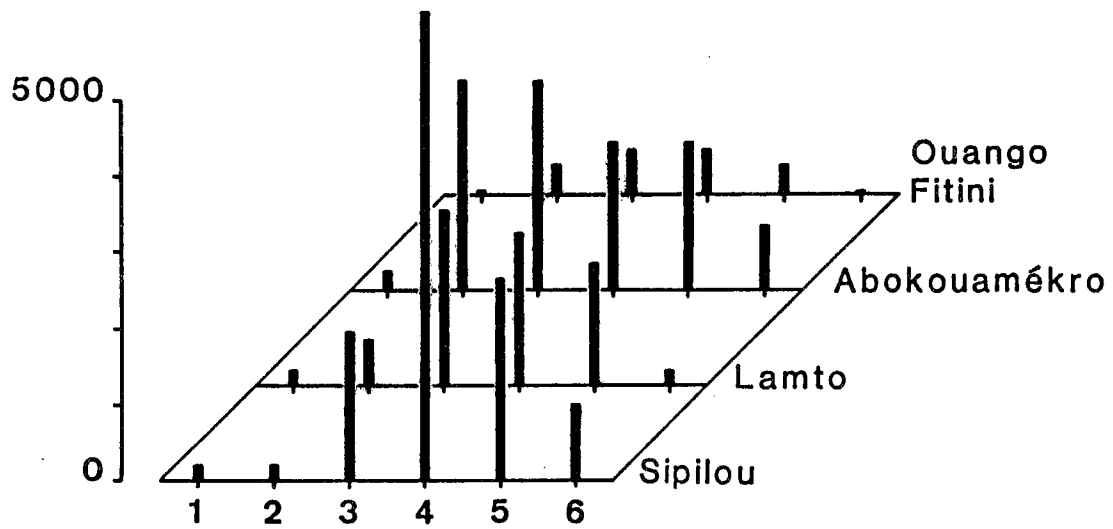


Fig. 17. *Sisyphus seminulum* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

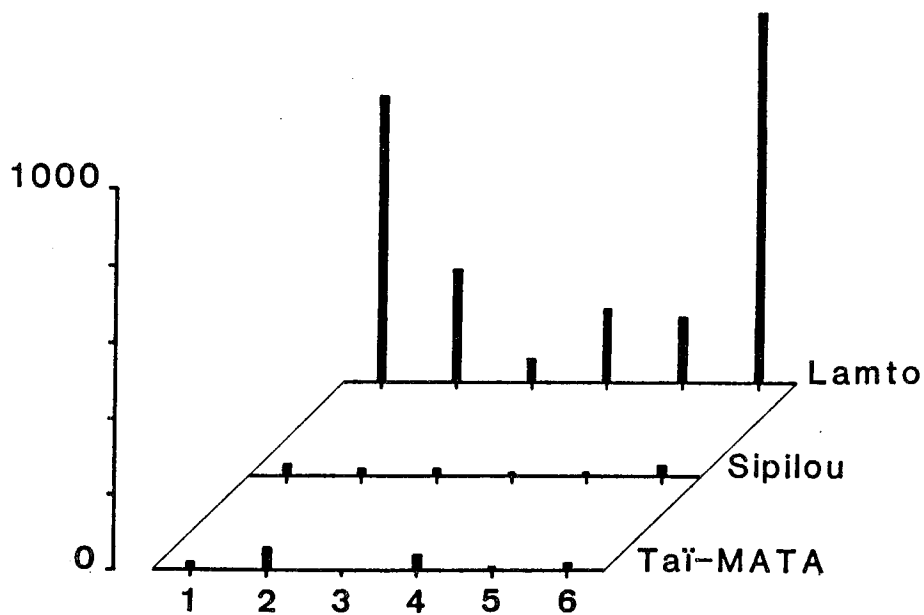


Fig. 18. *Sisyphus eburneus* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de forêt (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

D'après Paschalidis (op. cit.), le ♂ de Sisyphus serait fertile à l'émergence tandis que la ♀ passerait par une phase d'alimentation ("feeding period", ou "Reifungsfrassperiode" des auteurs allemands) qui durerait une à trois semaines, au cours de laquelle elle ne ferait pas de boulettes. D'après des observations à Lamto, tant le ♂ que la ♀ ténéraux semblent fabriquer des boulettes d'alimentation, roulées par un individu isolé, chez S. seminulum. Durant cette période, le poids moyen d'un individu de cette espèce est de $4,89 \pm 1,27$ mg ($P = 0,05$; valeurs extrêmes : 3,53-7,79 mg) et celui d'une boulette est de $28,82 \pm 8,67$ mg ($P = 0,05$; valeurs extrêmes : 17,67-41,32 mg). Après cette période, le poids moyen individuel passe à $8,36 \pm 0,51$ mg ($P = 0,05$; valeurs extrêmes : 5,24-12,77 mg ; pas de différence significative entre le ♂ et la ♀) et les boulettes, roulées par deux individus de sexe opposé, sont destinées à la reproduction. Leur poids moyen est alors de $83,40 \pm 8,98$ mg ($P : 0,05$; valeurs extrêmes : 58,95-131,75 mg). On voit que le poids moyen des adultes ténéraux est significativement différent (pour $P : 0,05$) de celui des adultes matures, de même pour leurs boulettes. On a recherché sur 22 couples et leurs boulettes des corrélations entre les poids du ♂ et de la ♀ et entre ces valeurs et le poids de la boulette. Il n'y en a aucune pour $P < 0,05$ ni même pour $P < 0,1$. On trouve une relation sub-significative ($r = 0,304$; $P < 0,2$ avec 20 ddl) entre le poids du ♂ et celui de la ♀. Il est donc possible que les partenaires ne se choisissent pas absolument au hasard. En revanche, bien que Paschalidis (op. cit.) indique que c'est la ♀ qui joue un rôle majeur dans la fabrication et donc la dimension de la boulette, une telle relation n'apparaît pas ici, pas plus d'ailleurs qu'avec le ♂. Il semblerait donc que ces insectes font leurs boulettes indépendamment de leur propre poids, à l'intérieur des limites du possible. C'est ainsi que la plus lourde boulette observée (131,75 mg) avait été faite par un couple dont les deux membres avaient un poids inférieur à la moyenne.

S. seminulum a très certainement plusieurs générations par an et semble fort prolifique. Il est présent quasiment toute l'année, dans toutes nos stations de savane (fig. 17). Il joue un rôle important en savane (tableau IV). Du fait de sa petite taille et de son abondance, il est la proie de nombreux prédateurs (pintades, corbeaux, lézards, crapauds, Diptères Asilidae, Coléoptères Histeridae et Staphylinidae, etc). Il tombe souvent dans l'entonnoir des fourmilions ou se fait prendre dans les toiles d'araignées. En revanche, ses boulettes, sans doute trop petites, ne paraissent

jamais héberger de cleptoparasites.

Sa répartition géographique est immense : toutes les savanes herbues et ligneuses afro-tropicales. C'est un des Scarabaeidae les plus abondants partout.

Sisyphus eburneus Cambefort n. sp.

Il s'agit de la première des deux espèces forestières du genre, dans la dition. Elle y a été trouvée dans les forêts hygrophiles et mésophiles, pas en forêt xérophile. La station où elle est le plus abondante est Lamto, en forêt galerie particulièrement aux 1er et 6e bimestres (fig. 18). On l'y trouve parfois sur les feuilles des plantes basses, trait caractéristique des espèces de forêt, déjà signalé par Paulian (1947) et étudié par Howden et Nealis (1978) qui ont montré que la hauteur du perchage était proportionnelle à la taille des insectes. Ainsi perché à 20-30 cm du sol, l'insecte est aux aguets, les feuillets antennaires écartés et s'envole très facilement.

Cette espèce est attirée par les petits excréments, d'omnivores comme d'herbivores, mais aussi par le crottin d'éléphant et même les déjections de panthère, à Taï-MATA. Quoique nous ne l'ayons pas observée dans les cadavres, elle semble presque aussi ubiquiste que S. seminulum.

Sa boulette pèse environ 110 mg pour un poids moyen frais de l'adulte de $9,68 \pm 1,23$ mg ($P = 0,05$; valeurs extrêmes : 7,01-14,29 mg).

Parmi les espèces de forêt de la dition, le rang par biomasse de S. eburneus est le 9e. Les Sisyphini apparaissent assez peu importants en forêt. Ce sont surtout des insectes de savane.

Cette espèce a été jusqu'à maintenant confondue avec S. ocellatus Reiche. De ce fait, sa répartition est inconnue.

Sisyphus latus Boucomont 1928

Cette espèce discrète fréquente les forêts guinéennes hygrophiles de la dition. Elle est attirée par l'excrément humain. Comme la précédente, elle est souvent "perchée" sur les feuilles des plantes basses, à 30-40 cm du sol.

Son importance est faible.

Elle a été décrite du Cameroun et méconnue par la suite.

Genre Neosisyphus Müller 1942

Comme le précédent, il est dans une situation taxonomique confuse. On y compte environ 23 espèces afro-tropicales et 2 orientales. Il y en a 6 dans la dition, 4 de savane et 2 de forêt. Ces insectes présentent un trait de comportement particulier. Dans les déjections, où ils restent 24 à 48 h pour se nourrir, et à la faveur des soies recourbées en crochet qui les hérissent, ils se recouvrent de particules excrémentielles et finissent par ressembler à un petit morceau d'excrément. Ils peuvent se débarrasser de ce revêtement à l'aide des peignes que constituent leurs tibias postérieurs. Ce trait éthologique est caractéristique du genre et permet de lui attribuer certaines espèces pour lesquelles les critères morphologiques étaient peu sûrs, comme N. angulicollis.

Neosisyphus armatus (Gory 1833)

Cette espèce a été trouvée dans toutes les savanes guinéennes et guinéo-soudaniennes de la dition pendant une grande partie de l'année (fig. 19). Comme ses congénères, elle est nettement plus attirée par les bouses de vache et de buffle que par les excréments humains (tableau X). A Kakpin, en mai, elle est présente dans les bouses de buffle mais absente des crottins d'éléphant.

Ses boulettes pèsent environ 700 mg et son rang par biomasse est le 43e.

L'espèce est connue d'une grande partie des savanes africaines. Sa limite orientale est encore incertaine, par suite de la confusion faite par les auteurs avec une espèce très voisine, de l'Est africain.

Neosisyphus baoule Cambefort n. sp.

Rare espèce, dont seulement quelques individus ont été trouvés, à Sipilou, Lamto et Abokouamékro, dans les pièges à excrément humain et dans les bouse de vache, en savane.

Tableau X. Rapports de la biomasse de Neosisyphus armatus attirée par les pièges à excrément humain et par la bouse de vache dans des stations de savane.

stations	$\frac{\text{biomasse BV}}{\text{biomasse EH}}$
Sipilou	5,3
Abokouamékro	3,8
Ouango Fitini	22,1

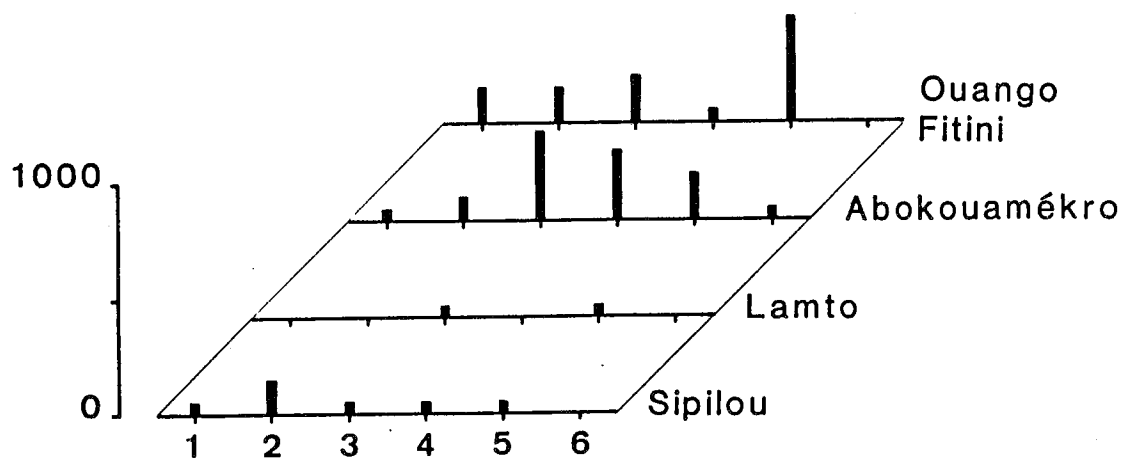


Fig. 19. Neosisyphus armatus : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

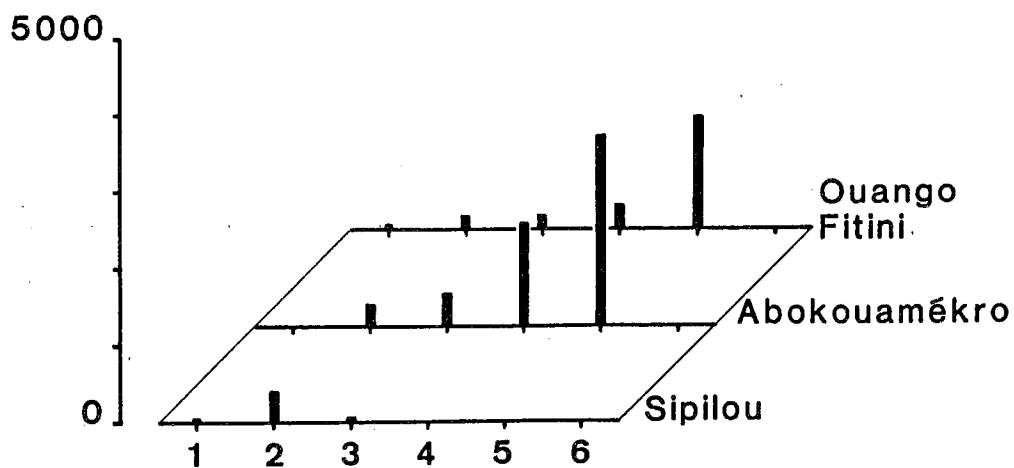


Fig. 20. Neosisyphus paschalidisae : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Elle se rencontrerait, vers l'est, jusqu'au Nigéria (Paschalidis, comm. pers.).

Neosisyphus gladiator (Arrow 1927)

Cette espèce se rencontre dans presque toutes les savanes de la région, où elle est peu abondante (57e rang par biomasse), à condition que s'y trouvent des bovins. Dans les stations où elle est le moins rare, elle est attirée par d'autres appâts : crottin d'éléphant, excrément humain et même cadavre de veau (ranch de la Marahoué, octobre 1980).

Son faible nombre ne lui permet pas, malgré sa grande taille et celle de ses boulettes, de jouer un rôle important.

Elle est signalée de la "Guinée" au nord du Zaïre.

Neosisyphus paschalidisae Cambefort n. sp.

Cette espèce peuple également toutes les savanes à bovins de la région. Elle semble plus rare en zone guinéenne qu'en zone guinéo-soudanienne, et, dans cette dernière, semble préférer la fin de la saison humide (5e bimestre à Abokouamékro et Ouango Fitini, ainsi qu'à la Marahoué) (fig. 20). On ne la trouve pas à Lamto, où les bovins sont sans doute trop rares. A Kakpin, elle fréquente les bouses de buffle, mais pas les crottins d'éléphant.

N. paschalidisae est attiré par les grosses bouses "de nuit" (cf. p. 249), qu'il colonise donc au moins 12 h après leur dépôt. Il s'y tient pendant environ 24 h, se nourrissant et l'émettant, tout recouvert de particules qui le rendent invisible. C'est là aussi qu'a lieu l'accouplement, fort long (2 heures ou plus), au cours duquel la femelle façonne la boulette où elle va pondre, à laquelle elle reste en permanence accrochée. Après la ponte, un peu de bouse est rajoutée à la boulette, qui pèse alors en moyenne $4 \pm 0,6$ g ($P = 0,05$; valeurs extrêmes : 2-6,5 g). Elle est alors roulée par le couple, pendant le milieu de la matinée ou l'après-midi, jusqu'à une certaine distance. Là, elle est façonnée en forme de poire et abandonnée sous une faible couche de terre ou directement à la surface. Avec la saison sèche, qui survient peu après, la poire acquiert l'aspect et la dureté d'une pierre. A l'intérieur, la larve, toute recroquevillée, va survivre jusqu'aux premiè-

res pluies. Elle reprendra alors son développement et l'adulte éclora au bout de quelques semaines. Cette aptitude remarquable (préadaptation ?) à résister à la sécheresse doit être un des facteurs qui ont permis le succès de cette espèce dans les zones sèches et explique qu'elle soit en revanche peu abondante dans les savanes humides (Sipilou).

Divers cleptoparasites, en particulier du genre Cleptocaccobius, recherchent les boulettes de cette espèce (voir p. 106 et 107).

Dans la dition, N. paschalidisae occupe le 35e rang par biomasse des espèces de savane. Mais, si l'on considère seulement celles exploitant la bouse de vache, son classement est bien meilleur : 5e rang à Abokouamékro et 3e à Ouango Fitini. Son importance tient à la quantité de bouse enfouie, mais aussi à l'émiettement réalisé.

Cette espèce a été confondue avec N. fortuitus (Péringuey) d'Afrique du Sud. Paschalidis (op. cit.) a montré la première que les exemplaires d'Afrique Occidentale signalés sous ce nom appartenaient en fait à une espèce différente, qu'elle n'a pas nommée, et qui se trouve au moins de la Guinée au Nigéria.

Neosisyphus angulicollis (Felsche 1909)

Il a été rencontré dans les forêts de Taï et de Sipilou, où il est attiré par les pièges à excrément humain, et, plus rarement, par le crottin d'éléphant et la crotte de panthère. Si l'on considère sa biomasse bimestrielle au piège à excrément humain, à la station Taï-MATA, on constate qu'elle est en relation étroite avec la pluviosité ($r = 0,903$, $P < 0,01$ avec 4 ddl). Ainsi apparaît pour la première fois l'importance de la pluviosité pour les Scarabaeidae de forêt.

Cette espèce joue un rôle assez faible dans la dition, où elle occupe le 27e rang des espèces de forêt.

Elle est connue de la Guinée au Congo.

Neosisyphus tai Cambefort n. sp.

Espèce décrite de la station MATA, à l'est du Parc National de Taï, où elle a été rencontrée en vieille forêt secondaire. Elle recherche

exclusivement le crottin d'éléphant, en sous-bois obscur à sol dégagé. Elle paraît strictement liée à ces deux exigences et n'a été rencontrée ni dans d'autres excréments en sous-bois, ni dans les crottins d'éléphant, pourtant nombreux dans les clairières ou sur les pistes forestières.

Son importance pratique est sans doute minime.

Chapitre 4 : Coprinae

4.1. Tribu des Coprini

Dans la région afro-tropicale, elle compte 8 genres, dont 6 dans la dition (tableau XI). Il s'agit d'espèces de taille grande à très grande, toutes nocturnes et toutes paracoprides, c'est à dire creusant un puits sous l'excrément et l'emplissant avec celui-ci, pour leur propre alimentation ou celle de leur progéniture. Ce sont ces insectes, ainsi que les Onitini, qu'on désignera ici comme "grands fouisseurs".

Genre Copris Müller 1776

Genre regroupant environ 180 espèces : 82 afro-tropicales, 75 asiatiques et 23 américaines. On en a rencontré 14 : 9 de savane et 5 de forêt, qui seront examinées successivement.

Copris carmelita Fabricius 1801

Cette espèce, trouvée dans toute la zone guinéenne et soudanienne de la dition, constitue une double exception parmi ses congénères. En effet, elle est attirée de préférence par l'excrément humain. On ne l'a jamais rencontrée à la bouse de vache, mais, rarement toutefois, dans le crottin d'éléphant (Ouango Fitini, Kakpin). En outre, elle se trouve uniquement sous un certain couvert ligneux, sans être pour autant forestière. C'est ainsi qu'à Taï, elle se rencontre en clairière ou en brousse secondaire. En revanche, à Ouango Fitini, elle pénètre profondément en forêt dense sèche. Dans les stations intermédiaires, elle se rencontre en savane ligneuse. Elle préfère par exemple exclusivement ce milieu à Lamto. Ces préférences rappellent celles que nous avons vues chez Sisyphus gazanus. Toutefois, C. carmelita est aussi nettement anthropophile, ce qui explique qu'il soit si anciennement connu.

Son importance est assez faible dans la dition, où il occupe le 50^e rang par biomasse des espèces de savane.

Il est signalé du Sénégal au Congo, ainsi que de l'Ouganda.

Tableau XII. Enfouissement de bouse de bovins par Copris dracunculus dans deux stations, en kg par ha, par bimestre et par an.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>Année</u>
Abokouamékro	1,5	13,7	1,5	5,3	3		25
Ouango Fitini		0,8	0,8	0,8			2,4

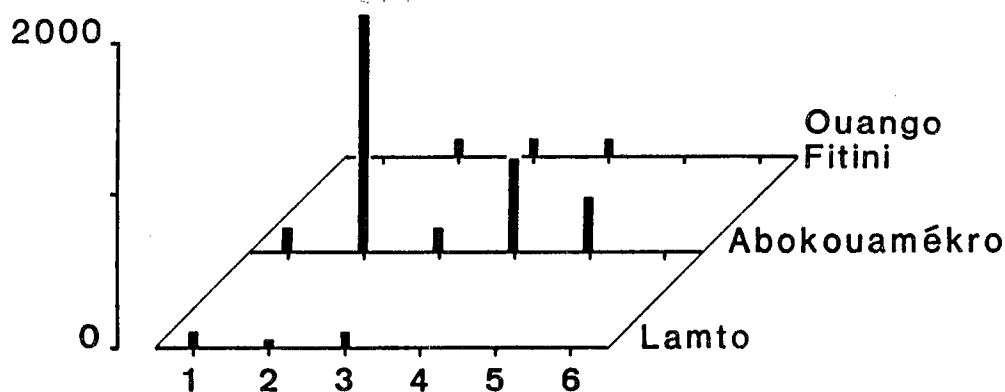


Fig. 21. Copris dracunculus : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

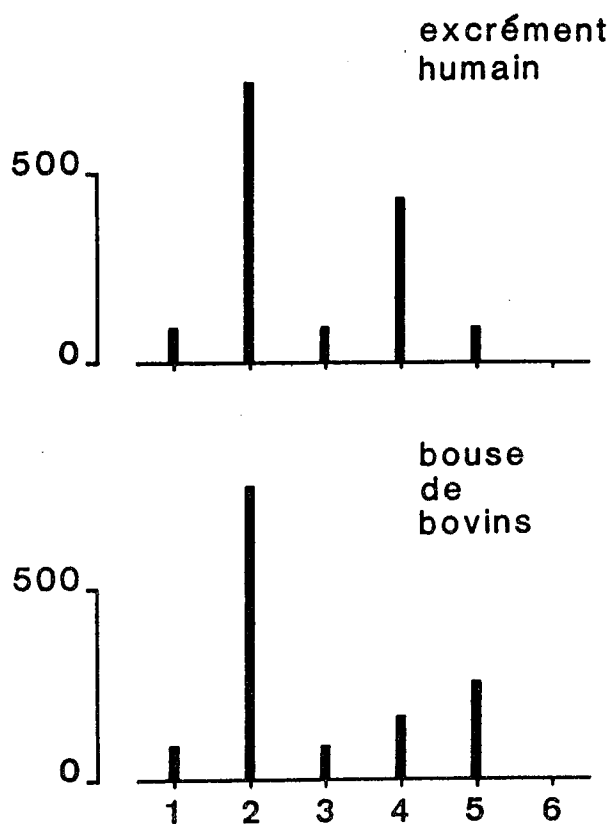


Fig. 22. Copris dracunculus : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Abokouamékro, dans les pièges à excréments humain et la bouse de bovins (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Copris coriarius Gillet 1907

Cette espèce est également attirée par l'excrément humain, au moins autant que par la bouse de vache ou de buffle, voire le crottin d'éléphant. Elle se rencontre en savane herbeuse, dans les zones guinéenne et guinéo-soudanienne de la dition. Son rôle est aussi assez faible, puisqu'elle n'occupe que le 49e rang des espèces de savane.

Elle se trouve du Sénégal à l'Ethiopie.

Copris dracunculus Ferreira 1959

Cette espèce des zones guinéenne et soudanienne de la dition est surtout abondante à Abokouamékro. Elle se rencontre également à Lamto, dans les bouses de buffle. Mais ces derniers sont trop rares pour lui permettre de se multiplier. A Ouango Fitini, en zone soudanienne, elle doit atteindre sa limite climatique, puisqu'elle a disparu à Pabré, où d'autres Copris remplacent leurs congénères non xérophiles.

A Abokouamékro, on constate que sa courbe d'abondance bimestrielle a la même allure que celle de la pluviosité (fig. 21). En fait, ces deux variables sont très étroitement liées ($r = 0,975$: $P < 0,005$ avec 4 ddl). La courbe d'abondance de la fig. 21 est le cumul des abondances de cette espèce aux pièges à excrément humain et aux bouses de vache. Sur la fig. 22, on a dissocié ces deux appâts. On voit qu'au 2e bimestre, l'espèce, à son pic d'abondance, exploite également les petits excréments et la bouse de vache. Beaucoup d'individus sont en phase de régénération. Ils enfouissent, comme réserves alimentaires, de 30 à 50 fois leur poids de bouse. D'autres commencent à nidifier et tous le feront bientôt. Au 3e bimestre, l'espèce est à un niveau bas dans les prélèvements : la plupart des individus sont dans le sol, nidifiant, quiescents ou morts. Les réserves enfouies par cette espèce pour sa nidification sont de l'ordre de 100 à 150 g. Au 4e bimestre, l'espace des excréments est moins saturé. La plupart des exemplaires de C. dracunculus sont fraîchement éclos, issus de ceux qui abondaient quatre mois plus tôt. Ils sont en phase de régénération et recherchent, pour ceci, plutôt des excréments humains ou du même type, peut-être plus riches en protéines. Au 5e bimestre enfin, l'espèce est plus fréquente dans la bouse de vache : la phase de régénération des adultes ténéraux se termine et tous vont nidifier ou commencent à le faire.

Tableau XIII. Enfouissement de bouse de bovins par Copris interioris dans trois stations, en kg par ha, par bimestre et par an.

	1	2	3	4	5	6	Année
Sipilou	10,3	39,7	15	7,4	18,5	2,6	93,5
Abokouamékro	0,9	31,5	8,5	7,1	15	0,3	63,3
Ouango Fitini	0,6	3,2	9,5	7,8	0,6		21,7

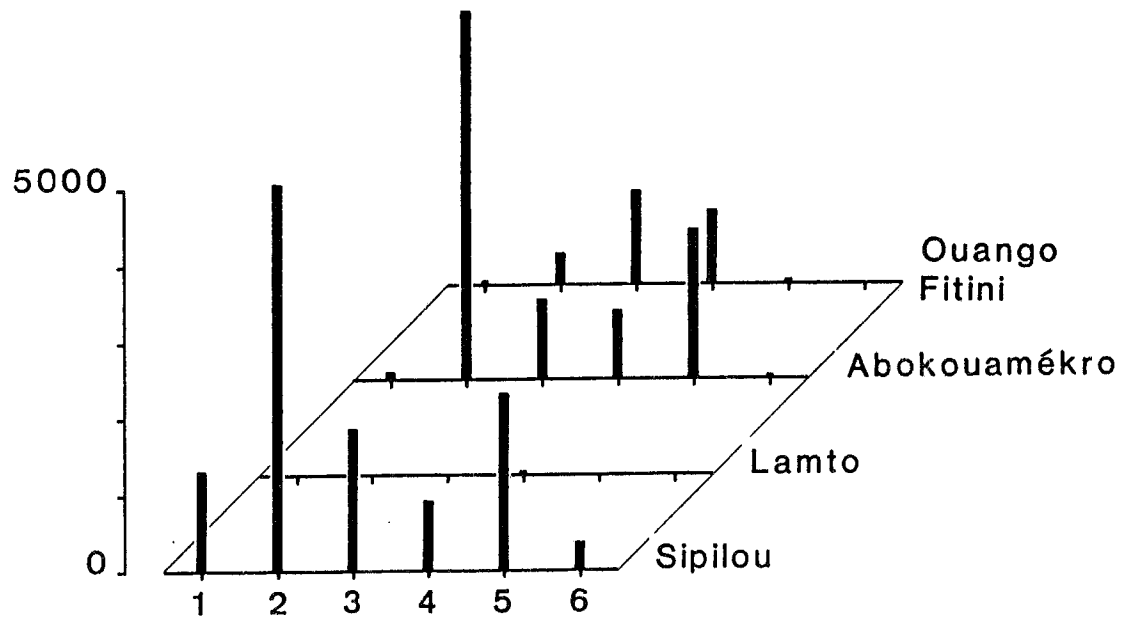


Fig. 23. Copris interioris : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

On déduit donc de ce schéma que l'espèce aurait deux générations par an à Abokouamékro, en relation avec la pluviosité.

On peut estimer la quantité d'excrément qu'elle y enfouit (tableau XII) à environ 25 kg par ha et par an.

Son importance dans la dition est moyenne, car irrégulière : grande ici et faible ailleurs, et l'espèce occupe le 28^e rang par biomasse des espèces de savane.

On l'a signalée du Sénégal jusqu'au nord-est, à l'est et au sud du Zaïre.

Copris gazellarum Gillet 1918

C'est une espèce peu commune des savanes soudaniennes et soudano-sahéliennes de la dition. A Ouango Fitini, on la trouve dans les pièges à excrément humain, ou dans des excréments de civette, plus rarement dans la bouse de vache, mais son appât préféré est le crottin de mouton. Des exemplaires en phase de régénération peuvent ainsi enfouir une dizaine de crottins, à très faible profondeur.

Son rôle est minime dans la dition. Hors de celle-ci, on la rencontre du Mali au nord de l'Ouganda.

Copris interioris Kolbe 1897

Cette espèce, qui peuple la quasi-totalité des savanes de la dition, y est un des fousseurs les plus importants, notamment à Sipilou et à Abokouamékro. On la trouve surtout dans la bouse de vache. En phase de régénération, les adultes peuvent être attirés par les petits excréments, ou par les excréments humains. Il est remarquable qu'on n'ait pas trouvé cette espèce à Kakpin, où l'on n'a pas exploré de bouse de vache. Elle n'exploite apparemment pas la bouse de buffle, ni le crottin d'éléphant. A Lamto, on ne la trouve virtuellement jamais dans la bouse de buffle, où l'on trouve presque à coup sûr Copris coriarius et souvent C. dracunculus.

C. interioris apparaît donc comme une espèce qui, sans être anthropophile, fait pourtant nettement partie de celles que favorise l'homme, ici par l'intermédiaire de ses animaux domestiques.

Le graphique de la répartition bimestrielle de cette espèce (fig. 23) montre qu'il y a probablement, à Sipilou et à Abokouamékro, deux générations annuelles, en liaison avec la pluviosité, encore qu'on ne puisse mettre en évidence une corrélation significative avec celle-ci. A Ouango Fitini, en zone soudanienne, le graphique prend une allure unimodale, tout comme la pluviosité. Ici, ces deux variables sont en nette corrélation : $r = 0,731$ ($P < 0,05$ avec 4 ddl). Dans cette dernière station, il semblerait n'y avoir qu'une génération par an et la biomasse annuelle par piège est inférieure à celle des deux stations précédentes. Ceci indiquerait une meilleure adaptation de l'espèce au milieu guinéen. Elle est d'ailleurs très rare à Pabré, en zone soudano-sahélienne.

Klemperer (1982 a et b) a montré, au moins chez l'espèce européenne C. lunaris, que la femelle n'avait besoin de s'accoupler qu'une fois dans sa vie. Elle ne nidifie qu'une fois par an au plus. Les adultes vivent souvent plus d'un an, mais toujours moins de trois.

Chez C. interioris, les premières pluies doivent provoquer la sortie des adultes éclos l'année précédente qui passaient la saison sèche dans le sol, en quiescence. Par une nuit favorable (ciel couvert ; pas de lune ; pas de vent), ils se mettent à voler, entre 19 et 21 h, à la recherche des bouses "du soir" (cf p. 249). Quand ils en atteignent une, les mâles et les femelles vierges recherchent un partenaire, tandis que les femelles fécondées enfouissent des provisions pour nidifier. Les quantités enfouies dépendent, toute l'année, de la nature et de la dureté du sol, ainsi que de l'intensité de la compétition. Peut-être aussi de la coopération avec le mâle. Si la quantité enfouie est insuffisante pour nidifier, l'insecte doit en consommer un peu et repartir, après 48-72 h, en laissant la quasi-totalité intouchée. Les mâles isolés enfouissent des quantités moindres que les femelles et plus superficiellement.

Pendant ce temps, l'humidité du sol augmente avec les pluies et permet la sortie des adultes ténéraux, qui se mettent aussi à voler le soir. Eux enfouissent de la bouse également, mais pour s'alimenter, car ils sont en phase de régénération. Ils consomment alors de grandes quantités d'excréments, n'absorbant toutefois que la fraction liquide de ceux-ci (voir infra à Catharsius crassicornis). Mais, assez vite, ils commencent à ne pas consommer tout ce qu'ils ont enfoui. Bientôt, toutes les ♀♀ présentes cherchent

à nidifier, et la compétition augmente de plus belle, intra- et inter-spécifique. Le déterminisme de la nidification pourrait être la quantité de bouse enfouie, avec un seuil critique de l'ordre de 100 fois le poids d'un adulte (env. 40 g). En attendant, tous les 48 à 72 heures, les femelles enfouiraient 5-30 g de bouse, les mâles moins.

La quantité enfouie pour nidifier est d'environ 54 g en moyenne, divisée en 4-8 boulettes dont le poids est en moyenne $9,6 \pm 0,6$ g. Le développement dure 4-5 semaines au cours desquelles la larve consomme environ 20 % de sa boulette.

Sur le tableau XIII, on a tenté d'évaluer la quantité de bouse de vache enfouie par cette espèce dans trois de nos stations. On voit par là qu'elle joue un rôle important dans les localités où elle se rencontre. Elle occupe dans la dition le 19^e rang par biomasse des espèces de savane.

Hors de la dition, elle est connue de la Guinée à l'Ouganda.

Copris megaceratoides Waterhouse 1891

Copris moffartsi Gillet 1907

On regroupe ici deux espèces qui, quoique grandes, jouent un faible rôle dans la dition, où elles n'ont été rencontrées que très rarement. La première l'a été à Kakpin, dans les crottins d'éléphant et à Ouango Fitini, aux bouses de vache. L'autre, uniquement à Kakpin, dans la bouse de buffle. Ces deux espèces se retrouvent au Fouta Djalon (Cambefort, 1971b), où elles semblent assez communes. Vers l'est et le sud, elles semblent occuper de préférence des stations de moyenne altitude, la première jusqu'au Cameroun, la seconde au Burundi.

Copris orion Klug 1835

Copris orphanus Guérin-Méneville 1849

Ces espèces discrètes se rencontrent dans les savanes guinéennes et guinéo-soudaniennes de la dition, dans les bouses de vache, de buffle et le crottin d'éléphant. Elles vivent comme leurs congénères, en enfouissant de grandes quantités de bouse dont elles n'utilisent qu'une petite partie. C. orion, par exemple, enfouit des réserves alimentaires pesant environ 7,5 g (près de 35 fois son poids) et des réserves de reproduction

de 35 g (160 fois celui-ci). Ces chiffres sont du même ordre que ceux relevés pour ses congénères.

Ces deux espèces sont trop peu abondantes pour jouer un rôle important. Leurs répartitions sont mal connues, par suite de confusions avec d'autres espèces.

Copris amabilis Kolbe 1914

Espèce de forêt, l'une des cinq de la diton. Elle a été trouvée à Taï-MATA et dans la forêt de Sipilou. Elle est attirée par le piège à excrément humain, ainsi que le crottin de céphalophe, mais très rare dans le crottin d'éléphant.

Petite et discrète, elle joue un rôle minime.

Décrite du piémont du Ruwenzori, et donc nouvelle pour l'Afrique occidentale, sa répartition géographique paraît bien disjointe. Nous verrons plus loin des cas de disjonction semblable, qui nous semblent pouvoir être en partie expliquée, dans beaucoup de cas, par la faible connaissance de la faune afro-tropicales, notamment de l'ouest de la cuvette congolaise.

Copris camerunus Felsche 1904

Copris phylax Gillet 1908

Copris tridens Felsche 1901

Copris truncatus Felsche 1910

Nous avons seulement trouvé ces quatre espèces en forêt de Taï, dans les stations de Taï ou de MATA. Elles sont attirées essentiellement par le crottin d'éléphant. Seul, C. truncatus vient parfois à la bouse de buffle. Ces quatre espèces sont trop rares pour que les chiffres de biomasses obtenus soient significatifs. On remarque pourtant que leur rang dans le classement des espèces de forêt est inversement proportionnel à leur poids frais individuel.

On a observé la nidification de deux de ces espèces. C. tridens enfouit environ 55 g. Ses boulettes pèsent en moyenne $11,1 \pm 1,4$ g. C. phylax enfouit environ 125 g.

Le rôle de ces espèces est sans doute faible, même pour C. tri-
dens et camerunus, respectivement 5e et 13e au classement par biomasse de
nos espèces de forêt. C'est que, dans ce milieu, les Scarabaeidae copro-
phages sont beaucoup moins abondants qu'en savane et leur rôle bien moins
important.

Aucun de ces quatre Copris n'avait été signalé de Côte d'Ivoire.
C. truncatus était connu du Ghana et les trois autres du Congo, du Cameroun
et du Zaïre.

Genre Litocopris Waterhouse 1891

Il regroupe quatre espèces afro-tropicales, dont deux se rencontrent
dans la dition.

Litocopris muticus (Boheman 1857)

Litocopris punctiventris Waterhouse 1891

Ces deux espèces mènent une existence discrète dans les savanes
guinéennes et guinéo-soudaniennes. La première n'a été trouvée que dans le
crottin d'éléphant, à Kakpin ; la seconde, que dans la bouse de vache. C'est
à Sipilou qu'elle est le moins rare. On y a observé sa nidification. La
femelle, seule, enterre environ 25 g de bouse qu'elle divise en boulettes
pesant en moyenne $3,6 \pm 0,3$ g.

Le rôle de ces deux espèces est minime. La première est connue du
Zaïre (et donc nouvelle pour l'Afrique Occidentale) ; la seconde, du Sénégal
jusqu'au nord du Zaïre.

Genre Pseudopedaria Felsche 1904

Il regroupe une espèce anciennement connue, rencontrée dans la
dition, et une autre, inédite, du Gabon (Walter, comm. pers.).

Pseudopedaria grossa (Thomson 1858)

Cette espèce de forêt a été trouvée à Taï, à MATA, ainsi qu'à Si-
pilou. Son activité est nocturne, comme celle de tous les Coprini. Certains
individus passent leur torpeur diurne sur les plantes basses, en sous-bois
(Paulian, 1947). Nous en avons ainsi observé à l'aisselle des feuilles de

Tableau XIV. Enfouissement de bouse de bovins par Catharsius crassicornis à Abokouamékro, en kg par ha, par bimestre et par an.

	1	2	3	4	5	6	Année
Abokouamékro	9,4	7	1,6	4,7	2,3	16,4	41,4

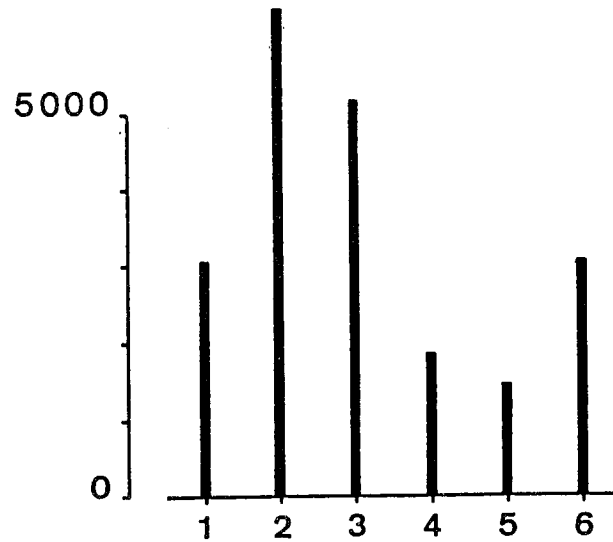


Fig. 24. Catharsius crassicornis : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Abokouamékro (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

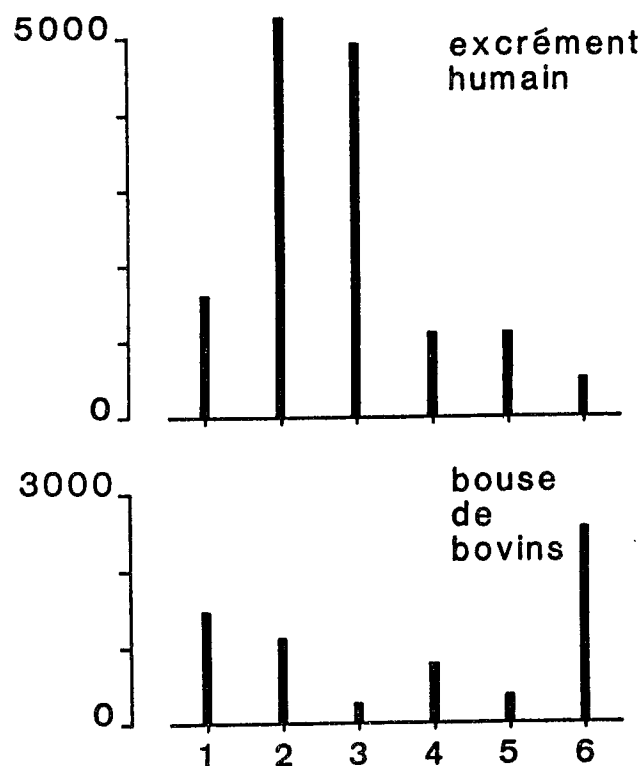


Fig. 25. Catharsius crassicornis : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Abokouamékro, dans les pièges à excrément humain et la bouse de bovins (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Cephaelis yapoensis (Schnell) Schnell (H. Téhé det.), le matin, presque complètement immergés dans la rosée qui s'y était accumulée.

P. grossa n'a été capturé qu'aux pièges à excrément humain. L'espèce a été signalée des deux massifs de forêt afro-tropicale, l'occidental et le central.

Genre Catharsius Hope 1837

Il regroupe 77 espèces afro-tropicales et 10 orientales. La dition en compte 6, dont 5 de savane.

Catharsius crassicornis Gillet 1911

Ce grand fouisseur est important, à cause de son abondance à Abokouamékro. Il est rare ou absent dans les autres stations (fig. 24).

A Lamto, cette espèce est quasiment absente. En revanche, elle se trouve assez abondamment de l'autre côté du Bandama, au ranch Yacé. Ceci montre qu'elle dépend essentiellement de la bouse de Bovinae, et sans doute aussi du crottin d'éléphant quand elle en trouve (comme à Kakpin) pour sa nidification.

On a représenté sur la fig. 25 les variations bimestrielles d'abondance de cette espèce à Abokouamékro, à l'excrément humain et à la bouse de vache. On voit d'abord que l'adulte est actif toute l'année. Il n'y a pas un bimestre où il disparaisse complètement, contrairement aux Copris dracunculus et interioris. Il est même possible que le 6e bimestre, où disparaissent ces derniers, constitue le pic de la période de nidification de C. crassicornis, qui, nidifiant profondément, tirerait avantage de l'humidité constante du sol à une certaine profondeur, même durant ce bimestre sec, en profitant de la faible concurrence de tous les autres fouisseurs. Rougon et Rougon (1982 b) notent qu'une autre espèce de ce genre peut nidifier en saison sèche, au Niger.

On voit aussi que C. crassicornis n'aurait qu'une génération annuelle dans cette station.

Enfin, on voit qu'il est très attiré par l'excrément humain, de façon variable suivant le bimestre. On a déjà vu que ceci serait à mettre

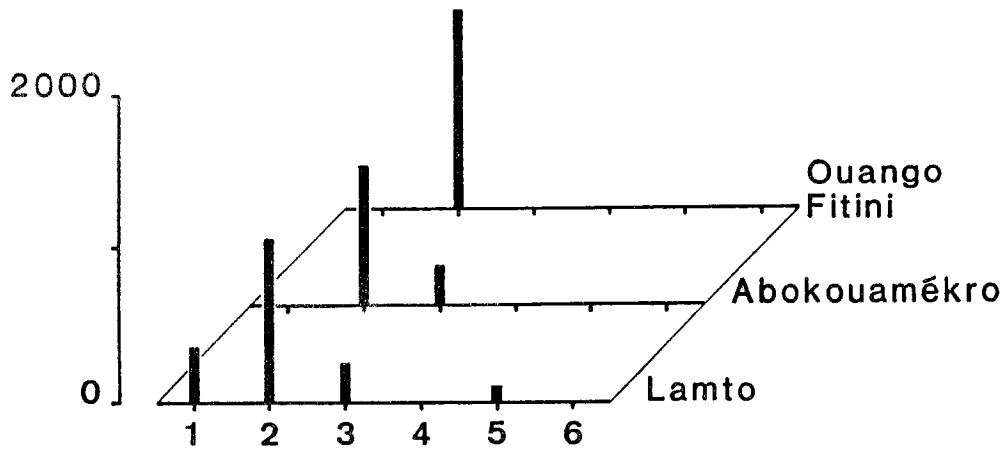


Fig. 26. *Catharsius eteocles* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

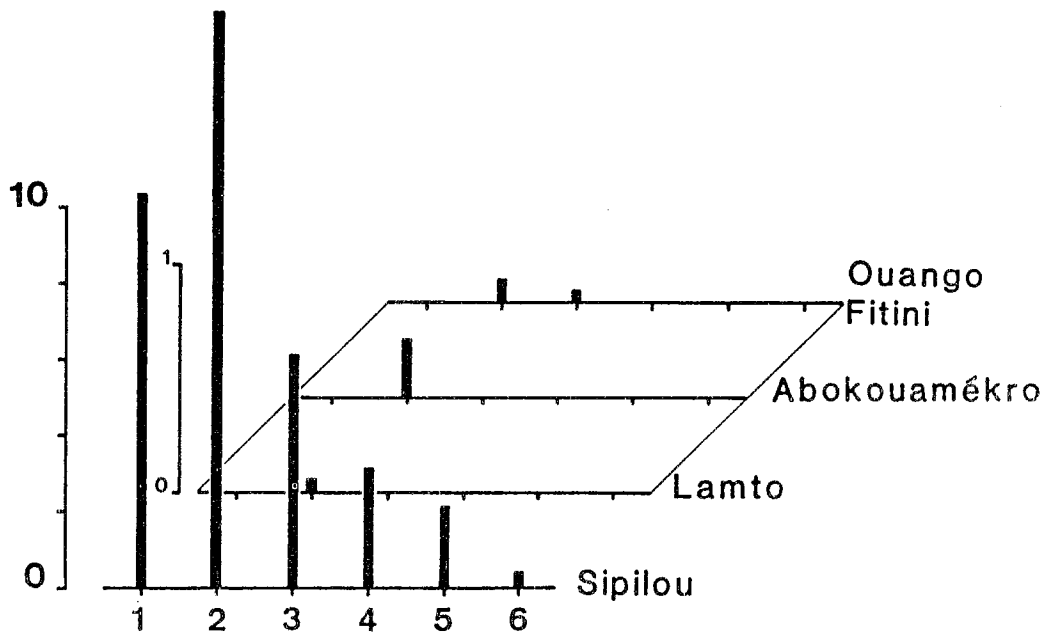


Fig. 27. *Catharsius sesostris* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg, avec une échelle différente pour Sipilou et pour les trois autres stations).

en relation avec la période de régénération. En outre, on note que les mâles sont plus nombreux à l'excrément humain que les femelles : ce genre d'excrément serait préféré pour son alimentation par l'adulte.

Cette espèce enfouit, comme les Copris, de grandes quantités de bouse, 20-50 g avant la nidification, 100-200 g et plus pour celle-ci. On a pu comparer la bouse de vache enfouie et non consommée par l'insecte à celle ayant servi à l'alimenter et rejetée après digestion. Pour un volume et un poids équivalents, la différence porte surtout sur l'azote : son pourcentage dans les réserves non consommées est de 0,73 % de matière sèche. Il chute à 0,26 % dans les réserves consommées (Abbadie, comm. pers.). Ce que recherchent les adultes de cette espèce, et sans doute de tous les Scarabaeidae, est surtout l'azote. C'est la raison pour laquelle ils semblent préférer, pour leur propre alimentation, les déjections du type humain.

On peut tenter d'évaluer la quantité de bouse enfouie par cette espèce à Abokouamékro (tableau XIV). On voit qu'elle est d'environ 40 kg par ha et par an.

Grâce à son abondance dans cette station, cette espèce occupe le 12e rang par biomasse des espèces de savane.

Elle est signalée de plusieurs pays d'Afrique Occidentale.

Catharsius eteocles (Laporte de Castelnau 1840)

Cette espèce, assez abondante dans les savanes guinéennes et soudaniennes (fig. 26), présente la particularité de ne pas être du tout attirée par les excréments de grands herbivores. On ne l'a capturée qu'aux pièges à excrément humain. On l'a également observée en train d'enfouir le cadavre d'un petit crapaud. Cette nécrophilie, remarquable pour un Coprini, pourrait être mise en relation avec la morphologie de cette espèce, qui possède deux dents aiguës et tranchantes à l'avant du clypéus. Ce caractère est analogue à celui des Coprophanæus et Megaphanæus américains, dont beaucoup d'espèces sont nécrophages (Edmonds, 1972).

C. eteocles est actif surtout au 2e bimestre. Il est difficile de le quantifier, car les exemplaires récoltés sont peu nombreux. On peut toutefois penser que, par sa grande taille et sa relative abondance, il

joue un rôle assez important dans la dition, où il occupe le 15e rang par biomasse des espèces de savane.

Il est connu du Sénégal et de Guinée. Il appartient à un groupe d'espèces, caractérisées par les deux dents signalées plus haut, répandues dans toute l'Afrique, au moins en savane, et paraissant assez opportunistes pour leur alimentation (et celle de leur progéniture ?). On en a trouvé une se nourrissant tantôt d'excréments de babouins, tantôt de champignons (Dudley et Cambefort, observations inédites au Malawi).

Catharsius fastidiosus Thomson 1858

Rare espèce, rencontrée seulement à Ouango Fitini et Pabré, dans les bouses de vache.

Elle est signalée de "Guinée".

Catharsius pseudolycaon Ferreira 1960

Espèce également rare, des savanes arborées guinéo-soudaniennes et soudaniennes de la dition, pouvant pénétrer en forêt sèche. Elle est attirée par l'excrément humain.

Décrite du Nigéria.

Catharsius sesostris Waterhouse 1888

Cette espèce a été trouvée abondamment à Sipilou, beaucoup moins dans les autres stations (fig. 27), aux pièges à excrément humain. Ceci pourrait être expliqué par les observations faites à Lamto. Dans cette station, l'espèce est plutôt rare en savane herbeuse. Mais elle devient abondante au voisinage immédiat du "campement", en savane ligneuse. Elle y bénéficie d'un important apport d'excrément humain. Or, les piégeages à Sipilou ont été faits à proximité d'un village, le long d'une piste très fréquentée. Ceci pourrait être l'explication de cette abondance anormale. En effet, C. sesostris paraît être une espèce très anthropophile. On la rencontre couramment dans les villages et même les villes, de préférence sur sol sablonneux. Ce dernier point expliquerait qu'elle n'abonde pas à Ouango Fitini. Elle pénètre couramment en forêt sèche, et même sous couvert plus

dense quand elle est excessivement nombreuse, comme à Sipilou. Dans cette dernière station, elle est peu commune dans les bouses de vache. De même dans les bouses de buffle à Kakpin, où elle est en revanche assez fortement attirée par le crottin d'éléphant.

Il s'agit d'une espèce très importante dans tous les lieux anthropisés de la ditton, et même de toute l'Afrique, où elle est répandue du Sénégal et de l'Egypte au Transvaal et à l'Angola. Partout, elle doit jouer un rôle considérable en enfouissant une grande proportion des déjections humaines.

Catharsius ninus Gillet 1918

Espèce rare, trouvée seulement à Taï-MATA, aux pièges à excrément humain.

Elle est signalée du Zaïre.

Genre Metacatharsius Paulian 1939

Il comprend 60 espèces afro-tropicales, dont l'une s'étend jusqu'au Pakistan. Ce sont des insectes peuplant surtout les régions sèches, voire désertiques. Trois espèces nous intéressent ici.

Metacatharsius abortivus (Fairmaire 1891)

Cette petite espèce a été trouvée dans toutes les stations guinéennes et soudaniennes de la ditton (fig. 28), aux pièges à excrément humain. C'est à Lamto qu'elle paraît le plus abondante. Elle s'y rencontre surtout en savane herbeuse de plateau sur sol sablonneux, milieu très sec, en climat guinéen toutefois. Elle est aussi rare à Sipilou, station trop arrosée, qu'à Ouango Fitini, dont le sol lui convient peu.

Elle occupe le 46e rang par biomasse des espèces de savane de la ditton. Son importance y est donc appréciable, surtout aux premiers bimestres.

Sa répartition géographique est vaste ; du Sénégal à la Somalie et au Mozambique.

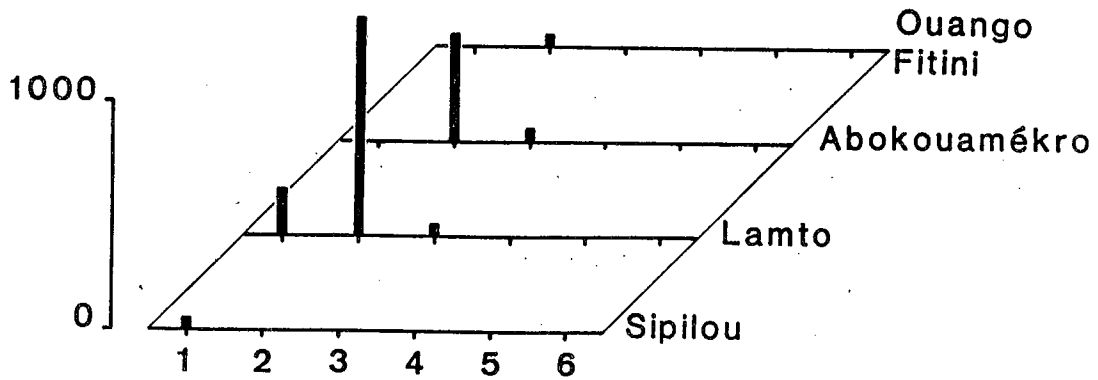


Fig. 28. *Metacatharsius abortivus* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Tableau XV. Enfouissement de bouse de bovins par *Heliocopris anterior* à Abokouamékro, en kg par ha, par bimestre et par an.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>Année</u>
Abokouamékro		5,5	2,8				8,3

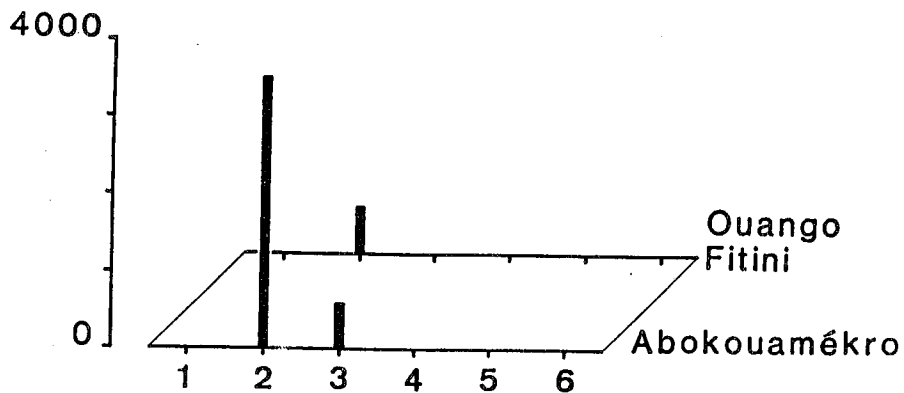


Fig. 29. *Heliocopris anterior* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans deux stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Metacatharsius inermis (Laporte de Castelnau 1840)

Metacatharsius tchadensis Balthasar 1961

Ces deux espèces sont peu abondantes. On les a trouvées dans les pièges à excrément humain et la bouse de vache. Le cas de la seconde est curieux, car elle a été trouvée uniquement à Abokouamékro, où elle est loin d'être l'espèce la plus rare. Décrite assez récemment du Tchad, il est possible qu'elle n'existe qu'en populations étroitement localisées aux endroits où ses exigences écologiques, sans doute strictes, sont réalisées.

A l'inverse, la première est en limite méridionale de son aire, qui est immense : du Sénégal à l'Inde, dans toutes les savanes des types soudanien et sahélien.

Genre Heliocopris Hope 1837

Il regroupe 51 espèces, dont 47 afro-tropicales et 4 orientales. Elles comptent parmi les plus grands Scarabaeidae et ont donc besoin, pour leur alimentation et surtout l'approvisionnement de leur progéniture, d'importantes quantités d'excréments que seuls peuvent fournir les grands mammifères herbivores.

Cinq espèces se rencontrent dans la région.

Heliocopris antenor (Olivier 1789)

Cette espèce a été trouvée dans les savanes guinéennes et soudanaises de la région (fig. 29), où elle exploite les bouses de vache et de buffle, ainsi que les crottins d'éléphant. Elle est également très attirée par l'excrément humain, surtout les mâles. Comme on l'a déjà noté plusieurs fois, cet appât est très attractif pour les grands Coprinae en phase de régénération, ou les mâles en tout temps. Mais ces derniers dépendent des grands herbivores pour leur nidification.

Pendant sa période de régénération, H. antenor enfouit déjà de fortes quantités d'excrément (100-300 g). Mais, pour approvisionner sa progéniture, la femelle, qui semble toujours travailler seule, enfouit littéralement toute une bouse "du soir" (cf. p. 249), c'est à dire 900-1 200 g. Pour cela, elle doit atteindre une de ces bouses avant tous

ses concurrents potentiels. Elle creuse alors sous celle-ci, très vite, en la recouvrant du sable extrait. La bouse perd alors toute attractivité pour les autres coprophages (sauf sans doute les cleptoparasites) et sera enfouie par cette femelle, en une suite complexe d'opérations (Klemperer et Boulton, 1976).

Malgré toutes les précautions prises, diverses espèces de Scarabaeidae et d'Aphodiidae se trouvent dans les réserves ainsi enfouies, les unes accidentellement, les autres de façon constante. Ces derniers, les cleptoparasites (Hammond, 1976 ; Rougon et Rougon, 1980), semblent ne se développer que de cette façon, à la manière des coucous, en profitant des efforts des autres.

Dans des réserves destinées à la nidification d'H. antenor et pesant environ 1 100 g, on a observé, à Abokouamékro :

- non cleptoparasites

Aphodiidae : 1 Notocaulus nigropiceus Quedenfeldt

Scarabaeidae : 1 Drepanocerus abyssinicus

1 D. laticollis

3 Caccobius auberti

- cleptoparasites

Aphodiidae : 15 Trichonotulus kindianus Petrowitz

Scarabaeidae : 72 Pedaria coprinarum

27 P. dedei

2 P. durandi

1 P. renwarti

7 Onthophagus juvenicus

Particulièrement nombreux sont les Pedaria (cf. infra). Comme chez tous les grands fousseurs, les larves d'H. antenor ne doivent pas utiliser plus de 20 % des réserves enfouies par la mère. Un certain cleptoparasitisme ne doit donc leur porter nul ombrage.

On peut évaluer la quantité de bouse de vache enfouie par cette espèce à Abokouamékro (tableau XV) à environ 8 kg par ha et par an. Son rôle semble donc plus faible que celui d'espèces vues précédemment. Ceci est dû à sa rareté et à la fugacité de son apparition.

L'espèce occupe pourtant le 17e rang par biomasse des espèces de savane de la diton.

Hors de celle-ci, elle est connue du Sénégal à l'Ethiopie et au sud du Zaïre.

Heliocopris colossus Bates 1868

Cette espèce n'a été trouvée par nous qu'à Kakpin, dans le crottin d'éléphant. Il semble qu'elle recherche exclusivement cet excrément, sans lequel elle ne pourrait pas vivre. C'est un des plus grands Scarabaeidae. Certains individus atteignent ou même dépassent 10 g. Malgré cela, son importance est faible dans la diton, où elle est en voie de disparition comme son hôte. Une capture à Lamto, en 1962 (R. Vuattoux leg.), montre qu'elle atteignait la savane préforestière quand les éléphants s'y rencontraient (les derniers semblent avoir disparu de la région à la fin des années 60 : Bourlière et al., 1974). Elle ne semble pas pénétrer en forêt.

Elle est (ou était) répandue du Sénégal à la Rhodésie, sans doute dans les savanes de type guinéen ou soudanien ; elle est en effet absente du Parc National Tsavo, au Kenya, où la pluviosité n'est que de 550 mm par an (Kingston, 1977).

Heliocopris myrmidon Kolbe 1893

Espèce peu commune : nous ne l'avons rencontrée que par individus isolés. Elle exploite la bouse de vache et le crottin d'éléphant, au 2e bimestre. Ses réserves alimentaires sont de 50-60 g.

Elle est connue au Ghana, Cameroun, Centrafrique, Burundi et Tanzanie.

Heliocopris haroldi Kolbe 1893

Il a été rencontré à Tai-MATA et à Kakpin, dans le crottin d'éléphant. Il fait partie d'un petit groupe d'espèces dont l'exigence primordiale est le crottin d'éléphant, qu'il se trouve en forêt ou en savane, plus ou moins arborée toutefois, semble-t-il. A ce groupe appartiennent

aussi Onitis sphinx, ainsi que, à un moindre degré, Strandius tigrinus et Caccobius cribrarius.

Les réserves alimentaires d'H. haroldi sont d'environ 65 g. On a observé une fois son nid, à la station MATA. Celui-ci contenait une femelle, ainsi qu'une seule boule, pesant 440 g avec la larve. La masse de crottin d'éléphant sus-jacente était très peu exploitée et l'insecte aurait pu en enfouir trois à quatre fois plus.

Cette espèce joue un faible rôle dans la dition. Elle est connue de la Guinée, du Cameroun et de tout le bassin du Congo.

Heliocopris diana Hope 1842

Cette espèce n'a été trouvée qu'en forêt de Taï, où elle est attirée par les pièges à excrément humain, ainsi que, plus rarement, par le crottin d'éléphant (fig. 30). Elle enfouit environ 60 g comme réserves alimentaires.

Malgré son abondance relative (2e rang par biomasse des espèces de forêt de la dition), son importance est faible.

4. 2. Tribu des Dichotomiini

Ensemble disparate, comprenant surtout un certain nombre de genres sud-américains. En Afrique, elle compte 15 genres et environ 110 espèces. Dans la dition, on ne considérera pas les espèces dont l'écologie est totalement inconnue (prises en général à la lumière). On traitera donc de 4 genres, avec 14 espèces (tableau XVI).

Genre Coptorhina Hope 1830

Il regroupe moins de 20 espèces afro-tropicales, surtout nombreuses au sud du continent. Tribe (1976) a signalé qu'elles sont diurnes et vivent aux dépens de champignons. Une espèce dans la dition.

Coptorhina subaenea Janssens 1939

Cette espèce a été rencontrée à Lamto et Abokouamékro, dans des champignons du genre Termitomyces et probablement Lepiota, aux 4e et 5e bimestres. Elle est diurne et semble n'apparaître que de façon fugace.

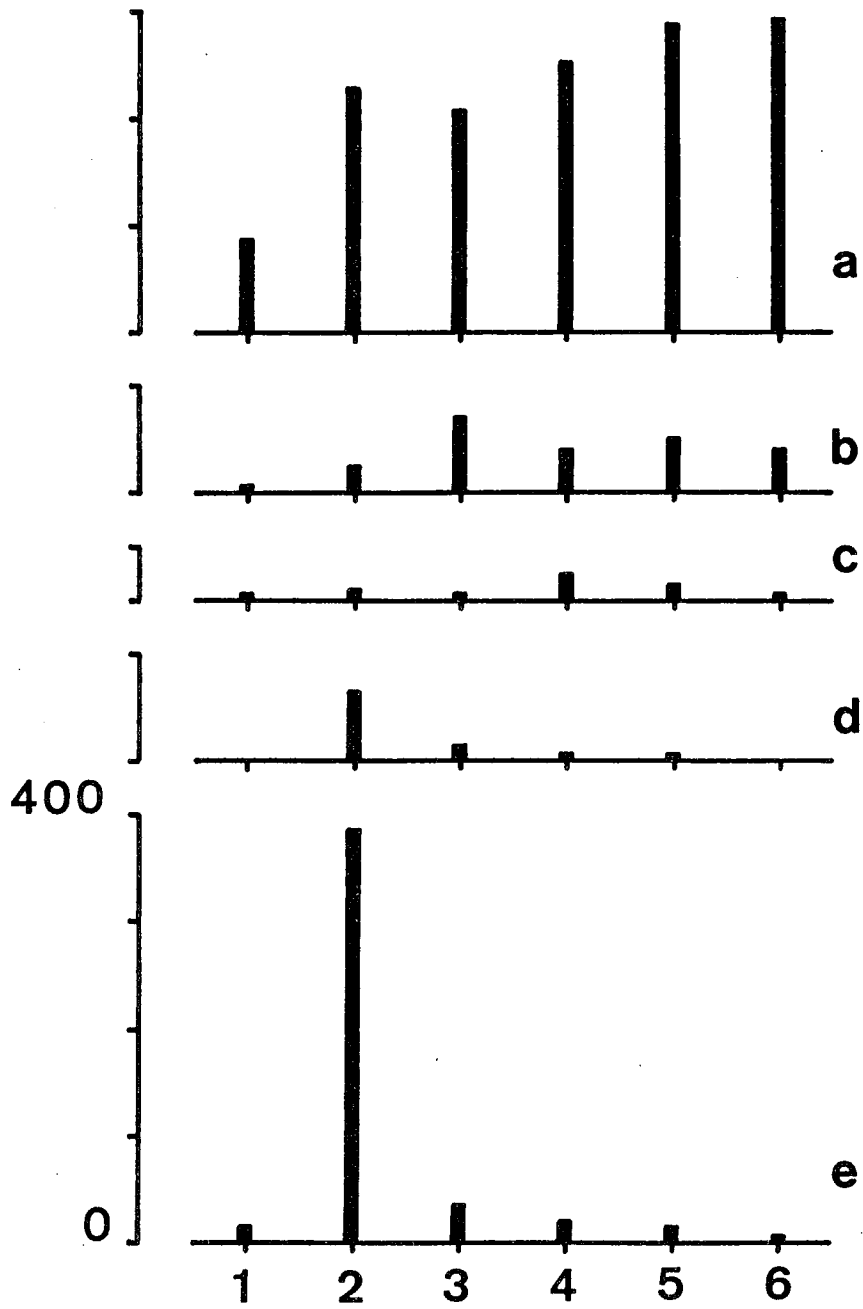


Fig. 31. *Pedaria* (a : *P. coprinarum* ; b : *P. dedei* ; c : *P. durandi* ; d : *P. humana* ; e : *P. renwarti*) : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Abokouamékro (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg, avec la même échelle pour les cinq fig.).

L'espèce décrite par Tribe (op. cit.) fait des boulettes de nidification pesant environ 20 g.

L'importance pratique de C. subaenea est minime. Elle est connue de Centrafrique et du Zaïre.

Genre Delopleurus Erichson 1847

Regroupe 6 espèces, dont 3 afro-tropicales et 3 orientales.

Delopleurus gilleti Janssens 1939

Il a été trouvé seulement à Lamto, avec l'espèce précédente, dans les mêmes champignons mais beaucoup plus rare, ainsi que par hasard, à Ouango Fitini, dans le sol.

Walter (1978) signale l'avoir attiré aux cadavres de poisson. Nous-mêmes (Dudley et Cambefort, observations inédites) avons capturé au Malawi une autre espèce du même genre, dans des champignons.

D. gilleti est signalé d'un petit nombre de localités du Togo au Zaïre.

Genre Pedaria Laporte de Castelnau 1832

Petit genre afro-tropical, assez peu connu, comprenant sans doute encore beaucoup d'espèces inédites, dont nous avons décrit 7 nouvelles sur les 9 capturées dans la dition (Paulian et al., 1982 ; Cambefort, 1982).

Pedaria coprinarum Cambefort 1982

Pedaria criberrima Waterhouse 1890

Pedaria decorsei Boucomont 1922

Pedaria dedei Cambefort 1982

Pedaria durandi Paulian, Cambefort et Mauchamp 1982

Pedaria fernandezii Cambefort 1982

Pedaria humana Cambefort 1982

Pedaria ouangoensis Cambefort 1982

Pedaria renwartii Cambefort 1982

Il semble que ces espèces vivent, et en particulier se développent, en cleptoparasites, aux dépens des réserves alimentaires ou dans les nids

des Coprini. C'est particulièrement notable pour P. coprinarum qu'on trouve presque constamment dans les réserves de Copris interioris à Abokouamékro et Sipilou, et dans celles d'Heliocopris antenor (cf. supra, p. 78) à Abokouamékro.

Les courbes d'abondances bimestrielles des cinq espèces présentes à Abokouamékro, localité où le genre est le plus abondant (fig. 31), montrent qu'elles suivent les variations numériques des Coprini, certaines (P. renwarti, P. humana) semblant ne se rencontrer qu'au moment du pic principal d'abondance du 2e bimestre que montrent la plupart des espèces. P. dedei paraît plus abondant au 3e et P. durandi au 4e bimestres. Enfin, P. coprinarum est fréquent toute l'année, se concentre moins sur le pic principal du 2e bimestre mais n'a presque pas de concurrence dans l'exploitation des pics secondaires d'abondance des 4e et 5e bimestres que présentent Copris dracunculus et C. interioris et de celui de Catharsius crassicornis, au 6e bimestre.

L'importance de ces espèces est difficile à évaluer. Peut-être jouent-elles un certain rôle en fractionnant les réserves des grands fouis-seurs.

L'insuffisance de nos connaissances taxonomiques oblige à revoir la répartition de toutes les espèces du genre.

Genre Paraphytus Harold 1877

Petit taxon regroupant une dizaine d'espèces qui se rencontrent seulement dans les forêts ombrophiles de l'Ancien Monde, Afrique et Asie. Elles paraissent vivre exclusivement dans les vieux troncs pourris. Trois espèces dans la région.

Paraphytus bechynei (Balthasar 1958)

Paraphytus sancyi Paulian 1949

Paraphytus tai Cambefort n. sp.

Elles ont été trouvées exclusivement en forêt de Taï. P. sancyi est la plus fréquente, tant en sous-bois que dans les vieux troncs laissés en clairières. Elle se rencontre sous les écorces, parfois avec des Passalides du genre Didimus (Reyes-Castillo, comm. pers.). Les deux autres espèces

sont bien plus rares et se trouvent dans les troncs plus humides, exclusivement sous le couvert forestier, profondément enfoncées dans le bois pourri.

4. 3. Tribu des Onitini

Vingt genres, regroupant près de 200 espèces, sont connus des régions paléarctique, orientale et surtout afro-tropicale. Quatre genres avec 17 espèces se rencontrent dans la dition (tableau XVII). Ces insectes volent la nuit et font partie de ce que nous appelons les "grands fouisseurs".

Genre Onitis Fabricius 1798

Environ 120 espèces afro-tropicales sont connues, ainsi que 21 orientales et 5 paléarctiques. Des 14 que compte la dition, on examinera d'abord les 12 savaniques, puis les 2 forestières.

Onitis aeneus Van Lansberge 1875

Espèce peu commune et peu importante dans la dition. On la rencontre à Ouango Fitini et à Pabré, au 4^e bimestre, dans les bouses de vache ou le crottin d'éléphant.

Sa répartition est soudano-sahélienne.

Onitis alexis Klug 1835

Cette espèce, qui ne se rencontre que dans les bouses de vache, est assez rare et peu importante dans la dition, où elle n'occupe que le 58^e rang des espèces de savane. Ceci demande à être expliqué. En effet, il s'agit ici d'une espèce xérophile que C. et D. Rougon (1978) et D. et C. Rougon (1982a) indiquent comme commune en pleine saison sèche, au Niger, dans les bouses de Zébus. De fait, à Abokouamékro, elle se rencontre presque exclusivement dans les endroits les plus fréquentés par le bétail (autour des abreuvoirs, dans les enclos, etc.), dans le sol très piétiné et dénudé, sec, poussiéreux, au soleil, en somme les plus dégradés. On observe la même chose au ranch de la Marahoué. C'est aussi particulièrement net à Ouango Fitini, dans les champs de mil après la moisson, où, comme cela se pratique au Niger (D. et C. Rougon, 1981), on fait paître le bétail.

O. alexis est alors l'espèce largement dominante dans les bouses. Enfin, il domine aussi dans les terrains vagues autour des villes où l'on parque les bovins.

Tableau XVII. Onitini de la dition (mêmes conventions que pour le tableau IV).

Espèces	mg	R	App.	F O R .				S A V A N E									
				T	S	L	O	T	S	L	A	M	K	O	P		
<i>Onitis aeneus</i> Lansberge 1875	477	N	BE													1	1
<i>Onitis alexis</i> Klug 1835	375	N	B						1	1	1	1				1	1
<i>Onitis cupreus</i> Laporte de Castelnau 1840	463	N	HEC				1		1	1	1	1	1			1	
<i>Onitis lobi</i> nov. sp.	547	N	B													1	
<i>Onitis multidentatus</i> Gillet 1918	490	N	E												1		
<i>Onitis nigriensis</i> Ferreira 1977	503	N	BHE													1	1
<i>Onitis occidentalis</i> Gillet 1933	507	N	E													1	
<i>Onitis reichei</i> Lansberge 1875	411	N	BE						1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Onitis robustus</i> Boheman 1857	551	N	B													1	
<i>Onitis sicutensis</i> Janssens 1943	427	N	HB													1	
<i>Onitis sphinx</i> (Fabricius 1775)	464	N	E	1			1								1	1	
<i>Onitis violaceus</i> Lansberge 1875	469	N	B													1	1
<i>Onitis nemoralis</i> Gillet 1932	441	N	E	1													
<i>Onitis subcrenatus</i> Kolbe 1897	506	N	BE	1													
<i>Lophodonitis carinatus</i> (Felsche 1907)	370	N	HE	1	1												
<i>Heteronitis pauliani</i> Janssens 1942	2200	N	E													1	
<i>Allonitis nasutus</i> (Felsche 1907)	514	N	E	1													

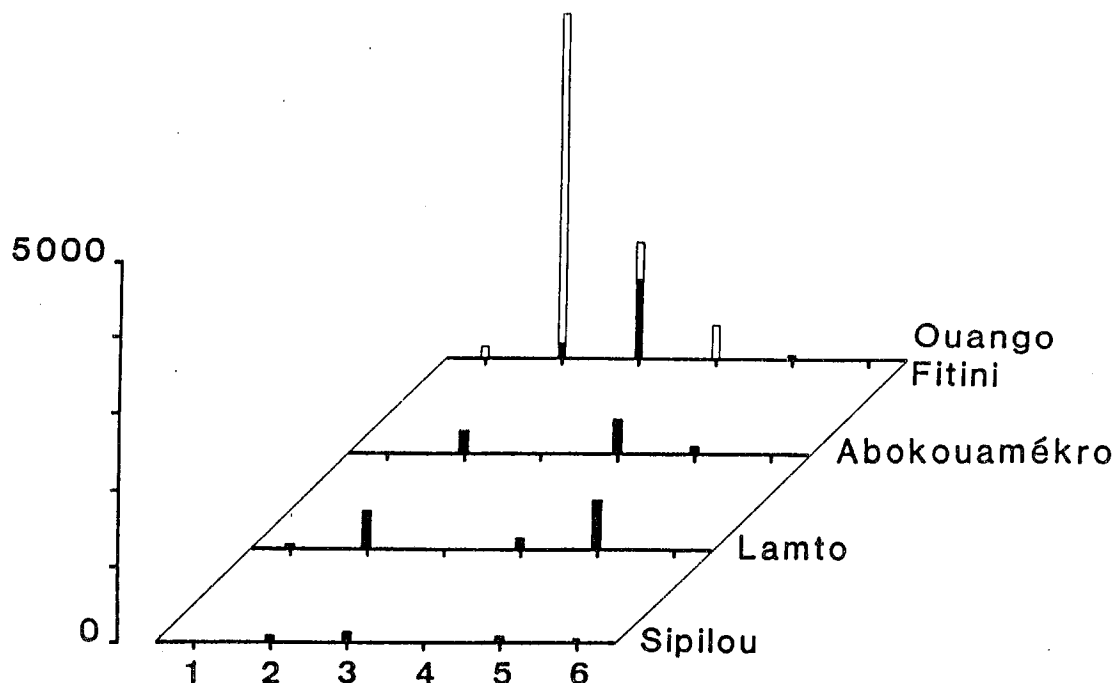


Fig. 32. *Onitis cupreus* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane et à Ouango Fitini, où la biomasse de savane est représentée en noir et celle de forêt en blanc (abscisses : bimestres : ordonnées : biomasse en mg).

Il apparaît donc que cette espèce est un spécialiste des bouses se trouvant dans les endroits dégradés, donc plus ou moins secs et en voie de désertification. C'est une espèce opportuniste, se maintenant à un faible niveau d'abondance dans toutes les savanes de la dition (sauf à Kakpin, où nous n'avons pas exploré de bouses de vache : point commun avec Copris interioris) et susceptible de se multiplier dès que les conditions du milieu contribueront à écarter toutes les espèces concurrentes. Elle peut alors enfouir d'importantes quantités de bouse (D. et C. Rougon, 1982a).

O. alexis est répandu dans toute l'Afrique intertropicale et australe, essentiellement dans les zones dégradées pour ou par le bétail, comme les défrichements de forêt, ou les zones de savane où sont implantés des élevages qui ne tiennent pas compte de la capacité de charge (Walter, 1978). Une sous-espèce particulière, septentrionalis Balthasar 1942, occupe le sud-ouest de la région paléarctique. Il est intéressant de noter qu'elle se rencontre en zone méditerranéenne, toujours dans les bouses de vache, en plein mois d'août, saison sèche où presque toute la faune est quiescente (Cambefort, observations inédites en Thessalie ; Nicolas, 1980).

Onitis cupreus Laporte de Castelnau 1840

Cette espèce se rencontre dans toutes les savanes guinéennes et soudaniennes de la dition. Elle pénètre en forêt sèche à Ouango Fitini, où elle est même plus abondante qu'en savane (fig. 32). Dans cette station, elle présente un net pic d'abondance au 2e (en forêt) ou 3e (en savane) bimestre. Dans les stations guinéennes, elle semble présenter deux pics annuels, le second (2e saison des pluies) plus accusé à Lamto et Abokouamékro.

Cette espèce est surtout attirée par les pièges à excrément humain, rarement par le crottin d'éléphant. Elle occupe le 13e rang des espèces de savane de la dition.

Elle est signalée comme assez rare, de plusieurs pays d'Afrique Occidentale.

Onitis lobi Cambefort n. sp.

Espèce trouvée une fois à Ouango Fitini, dans la bouse de vache, au 2e bimestre.

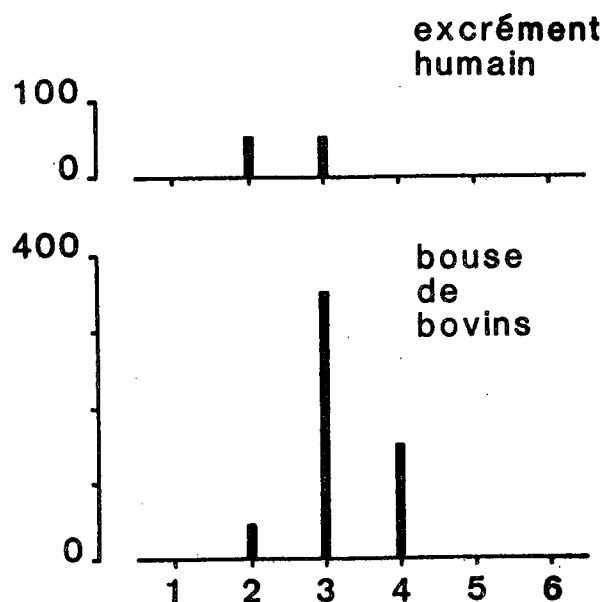


Fig. 33. Onitis nigeriensis : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Ouango Fitini, en savane, dans les pièges à excrément humain et la bouse de bovins (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Tableau XVIII. Enfouissement de bouse de bovins par Onitis nigeriensis à Ouango Fitini, en kg par ha, par bimestre et par an.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>Année</u>
Ouango Fitini		0,4	2,9	1,2			4,5

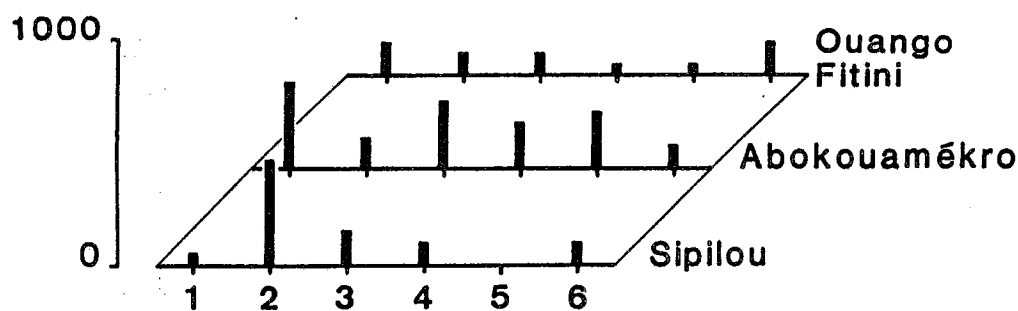


Fig. 34. Onitis reicheni : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Onitis multidentatus Gillet 1918

Espèce également trouvée une seule fois, à Kakpin, dans le crottin d'éléphant. Décrite de l'ouest de la République Centrafricaine.

Onitis nigeriensis Ferreira 1977

Cette espèce a été rencontrée à Kakpin, Ouango Fitini et Pabré. A Ouango Fitini, où elle est la plus abondante, elle est attirée surtout par la bouse de vache, moins par l'excrément humain (fig. 33). On l'a également trouvée dans le crottin d'éléphant. Son pic d'abondance est au 3e bimestre.

Encore que Stickler (1979) indique que les Onitis de sa dition n'enfouissent des provisions que pour la nidification, nous avons cru observer deux sortes de réserves chez cette espèce : l'une, d'environ 20 g, serait "alimentaire", l'autre, pesant environ 60 g, serait destinée à la nidification.

On pourrait donc estimer (tableau XVIII) à environ 4,5 kg par ha et par an l'enfouissement de bouse de vache par cette espèce à Ouango Fitini. C'est plus que Copris dracunculus mais beaucoup moins que C. interioris (tableaux XII et XIII).

L'espèce n'était connue que du Nigéria.

Onitis occidentalis Gillet 1933

Capturé uniquement à Kakpin et dans le crottin d'éléphant, mais relativement abondant dans cette station et ce milieu, au 2e bimestre.

Espèce connue du Sénégal au Cameroun.

Onitis reichei Van Lansberge 1875

C'est le plus répandu du genre dans la dition, où il a été trouvé dans toutes les stations de savane, dans la bouse de vache ou de buffle et le crottin d'éléphant (fig. 34). Il est plus fréquent dans la dition qu'O. alexis, mais semble, comme lui, être favorisé par une certaine dégradation des biotopes.

Il occupe le 45e rang par biomasse des espèces de savane, et son rôle est donc faible dans la dition.

Hors de celle-ci, il semble répandu dans la plus grande partie des savanes afro-tropicales.

Onitis robustus Boheman 1857

Trouvé une fois à Ouango Fitini, dans la bouse de vache, au 2e bimestre.

Espèce pas rare dans les savanes du sud et de l'est de l'Afrique, nouvelle pour l'ouest du continent.

Onitis sicutensis Janssens 1943

Il se rencontre à Ouango Fitini, dans les pièges à excrément humain ainsi que les bouses de vache, en petit nombre, aux 2e et 3e bimestres.

Signalé auparavant de l'ouest de la République Centrafricaine.

Onitis sphinx (Fabricius 1775)

Comme indiqué supra (p. 81), cette espèce appartient à un petit groupe de formes dont l'exigence primordiale est le crottin d'éléphant, en forêt ou en savane. Elle a été rencontrée à Ouango Fitini, en savane. Elle a été rencontrée à Ouango Fitini, en savane arborée et forêt sèche ; à Kakpin également en savane et en forêt ; enfin, à Taï-MATA, où toutefois elle ne semble pas pénétrer profondément en sous-bois et se tient plutôt en clairière ou sur le bord des pistes.

Pour nidifier, la femelle enfouit un "boudin", comme la plupart des Onitis (Klemperer, 1982c ; D. et C. Rougon, 1982a), d'environ 80 g, horizontal, très superficiel.

Cette espèce peu abondante joue un rôle mineur dans la dition. Elle est connue de la Guinée à l'Ethiopie et à la Zambie.

Onitis violaceus Van Lansberge 1875

Espèce des savanes septentrionales de la dition. On la trouve, assez rarement, dans les bouses de vache, sous lesquelles elle nidifie très

profondément. Elle paraît ainsi plus rare qu'elle ne l'est réellement à Fabré par exemple, où elle vient communément aux lumières aux 3e et 4e bimestres.

Signalée du Sénégal au Zaïre.

Onitis nemoralis Gillet 1932

Onitis subcrenatus Kolbe 1897

Ces deux espèces n'ont été trouvées qu'en forêt de Taï, dans les crottins d'éléphant, ainsi que les bouses de buffle pour la seconde. Elles ne semblent pas pénétrer profondément sous le couvert forestier mais se tiennent plutôt le long des pistes ou dans les clairières, partout où existe une véritable strate herbacée. Ceci est particulièrement net pour la seconde espèce, car les buffles pénètrent sous le couvert moins volontiers, semble-t-il, que les éléphants, et leurs bouses sont nettement plus nombreuses dans les milieux de lisière.

L'importance de ces deux espèces est relativement grande en forêt, où elles occupent respectivement les 14e et 10e rangs par biomasse. Mais elle est malgré tout minime dans la dition.

Ces espèces sont signalées surtout du Zaïre, et nouvelles pour l'Afrique occidentale.

Genre Lophodonitis Janssens 1938

Ne comprend qu'une espèce connue.

Lophodonitis carinatus (Felsche 1907)

Trouvé seulement en forêt hygrophile, à Taï-MATA et en forêt mésophile de moyenne altitude, à Sipilou, surtout dans les pièges à excrément humain, mais aussi le crottin d'éléphant.

Espèce rare et de faible importance, elle est connue du Togo au Congo.

Genre Heteronitis Gillet 1911

Cinq espèces afro-tropicales sont connues.

Heteronitis pauliani Janssens 1942

Seulement trouvé à Kakpin, du 2e au 4e bimestre, dans le crottin d'éléphant.

Décrit du sud du Tchad.

On rencontre à Pabré une autre espèce un peu plus petite, H. tridens (Laporte de Castelnau 1840), uniquement dans le crottin d'âne. Il semble que ces deux espèces, en Afrique occidentale, se succèdent du sud au nord. H. pauliani serait guinéo-soudanienne et H. tridens soudano-sahélienne. Elles exploiteraient de préférence le crottin d'éléphant, pouvant se rabattre, à son défaut, sur celui de cheval ou d'âne.

Genre Allonitis Janssens 1936

Une seule espèce connue.

Allonitis nasutus (Flesche 1907)

Trouvée une fois à la station Tai-MATA, dans le crottin d'éléphant.

Espèce signalée seulement du Zaïre et du Cameroun, "dans une crotte de gorille" (Paulian, 1940), nouvelle pour l'Afrique occidentale.

4.4. Tribu des Oniticellini

Elle comprend une douzaine de genres regroupant environ 155 espèces, dont une soixantaine en Afrique continentale et 24 dans la dition (tableau XIX). Elles sont paracoprides ou endocoprides (Bornemissza, 1969) et volent le jour.

Genre Drepanocerus Kirby 1828

Il regroupe une trentaine d'espèces, dont une vingtaine afro-tropicales et huit dans la dition. Elles étaient naguère tenues pour rares et des informations fantaisistes couraient sur leur compte, comme celle qu'elles seraient "trouvées en abondance dans les fientes d'oiseaux, sur les arbres" (Janssens, 1953). Ce n'est que récemment qu'on a montré qu'elles se trouvent essentiellement dans les excréments des grands herbivores, où elles peuvent être abondantes. C'est ainsi que D. laticollis est

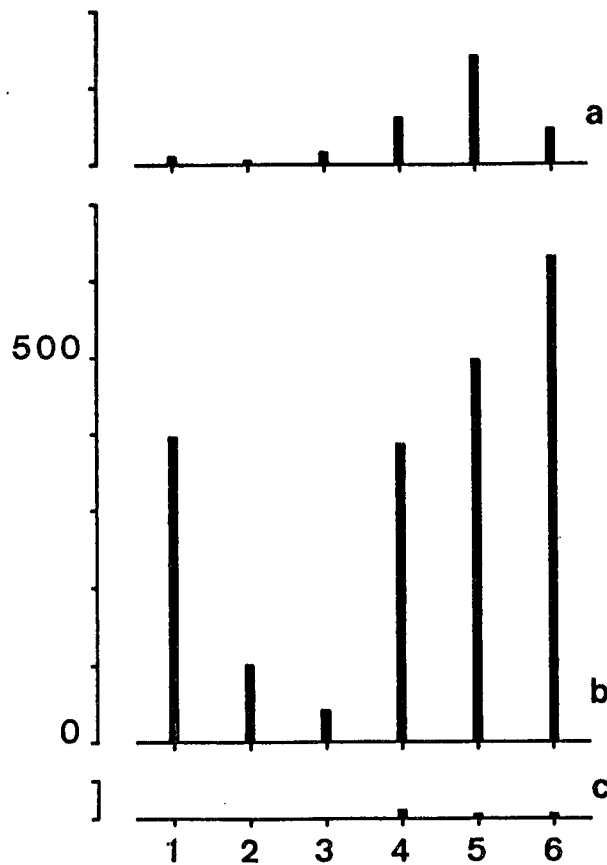


Fig. 35. Drepanocerus (a : D. abyssinicus ; b : D. laticollis ; c : D. sulcicollis) : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Abokouamékro (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg, avec la même échelle pour les trois figures).

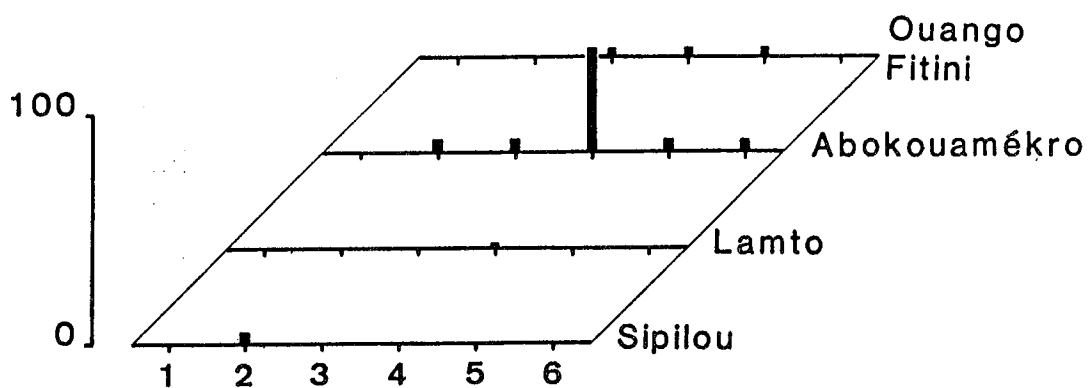


Fig. 36. Cyptochirus distinctus : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

l'espèce la plus nombreuse dans les prairies du Haut Veld (Afrique du Sud), dans la bouse de vache, avec près de 25 % des exemplaires de scarabéides coprophages recensés (Stickler, 1979). Nous avons le premier élevé des espèces de ce genre, et décrit les larves en collaboration (Lumaret et Cambefort, 1980).

Drepanocerus abyssinicus (Roth 1851)

Drepanocerus bechynei Janssens 1953

Drepanocerus laticollis Fähræus 1857

Drepanocerus marshalli Boucomont 1921

Drepanocerus saegeri Balthasar 1963

Drepanocerus sulcicollis (Laporte de Castelnau 1840)

Ces six espèces ont une biologie et une écologie très comparables. Elles fréquentent surtout la bouse de vache ou de buffle, moins l'excrément humain (sauf pour D. marshalli qui semble le préférer) ou le crottin d'é-léphant. Elles exploitent les bouses datant de 48 h ou plus et leur action a plutôt pour résultat de les émietter, ce qui les rend semblables à des tas de sciure, plus faciles à disperser, que de les enfouir. Elles enfouissent quand même de petites quantités d'excrément, à faible profondeur.

C'est au ranch d'Abokouamékro que ces espèces sont le plus abondantes, bien qu'elles soient plus nombreuses à Ouango Fitini (tableau XIX). Les courbes de leurs biomasses bimestrielles (fig. 35) montrent que leurs pics se situent dans la 2e moitié de l'année, au 4e bimestre pour D. sulcicollis, dont l'importance est faible, au 5e pour abyssinicus et surtout au 6e pour laticollis. Ce dernier préfère donc nettement la saison sèche.

L'importance de ces espèces dans la dition est difficile à évaluer, mais relativement faible. Elles sont pourtant assez abondantes en nombre d'exemplaires (D. laticollis occupe le 18e rang des espèces de savane), mais peu en biomasse (il n'occupe plus que le 59e rang).

En dehors de D. saegeri, connu seulement du nord du Zaïre (nouveau pour l'Afrique occidentale), ces espèces sont très répandues sur la quasi-totalité des savanes afro-tropicales, mais souvent méconnues.

Drepanocerus caelatus (Gerstaecker 1871)

Cette espèce particulière préfère nettement l'excrément humain.

En outre, elle pénètre en forêt, xérophile et mésophile, et atteint les clairières de Taï.

Peu abondante, elle est pourtant connue de presque toute l'Afrique intertropicale.

Drepanocerus strigatus Janssens 1953

Espèce de forêt trouvée seulement à Taï-MATA, dans les bouses de buffle et le crottin d'éléphant.

Signalée du Dahomey et du Zaïre.

Genre Cyptochirus Lesne 1900

Quatre espèces afro-tropicales, dont une dans la dition.

Cyptochirus distinctus (Janssens 1953)

Rencontré dans toutes les savanes guinéennes et soudaniennes de la dition, il est rarement abondant. C'est seulement à Abokouamékro, où il l'est le plus, qu'il présente un pic net au 4e bimestre (fig. 36). Il semble ne fréquenter que les bouses de vache ou de buffle.

Nous avons élevé cette espèce, alors que la biologie du genre était inconnue. La femelle enfouit, pour la nidification, une masse unique de bouse de vache (poids observés : 22,9 et 39,0 g), où elle dépose plusieurs oeufs (Cambefort, 1981a).

Dans la dition, son rang par biomasse est le 55e. Elle est connue de la Guinée au Zaïre.

Genre Drepanoplatynus Boucomont 1921

Une seule espèce connue.

Drepanoplatynus gilleti Boucomont 1921

Rencontré en forêt de Taï-MATA, aux 1er et 2e bimestres, dans les bouses de buffle en lisière et le crottin d'éléphant en sous-bois.

On a observé la nidification de cette espèce (Cambefort, 1982d ; Cambefort et Lumaret, 1983). Elle enfouit très superficiellement des bou-

lettes pesant 1 à 1,5 g, destinées à contenir chacune un oeuf. Comme pour les Drepanocerus, il semble s'écouler un certain temps entre les pontes de chacun des oeufs. La fécondité des femelles semble réduite.

Le rôle de cette espèce discrète est sans doute faible. On la connaît de l'est du Zaïre. Elle est donc nouvelle pour l'Afrique Occidentale. Je la signale aussi, pour la première fois, de l'ouest du Congo (coll. V. Balthasar, au Musée National de Prague). Ceci montre combien la répartition des Scarabaeidae africains est mal connue. Il s'agit ici d'une espèce parfaitement homogène : on ne peut mettre en évidence aucune différence, même subsppécifique, entre les exemplaires de l'est du Zaïre et ceux de Côte d'Ivoire (Simonis et Cambefort, en prép.).

Genre Euoniticellus Janssens 1953

Il compte 17 espèces, dont 14 afro-tropicales (7 dans la dition).

Euoniticellus fumigatus (Boucomont 1923)

Comme Heliocopris haroldi et Onitis sphinx (cf. supra), cette espèce recherche surtout le crottin d'éléphant, en savane comme en forêt. Toutefois, elle fréquente aussi d'autres excréments, comme la bouse de Bovinae. Elle a été capturée, mais très rarement, dans des pièges à excrément humain. Il pourrait s'agir là d'un artefact.

Connue de Centrafrique et du Zaïre, elle est nouvelle pour l'Afrique occidentale.

Euoniticellus intermedius (Reiche 1849)

Cette espèce se trouve presque exclusivement dans la bouse de vache, dans toutes les savanes de la dition (fig. 37). Elle est attirée par les bouses très fraîches, contrairement aux Drepanocerus (cf. supra) et aux Liatongus (cf. infra). Elle enfouit pour sa progéniture un certain nombre (8-12) de boulettes, dans une même séance, à raison de 4 par 24 h environ (Paschalidis, 1974). Celles-ci pèsent environ 0,6 g et sont assez superficielles (1-5 cm de profondeur). Toutefois, D. et C. Rougon (1982c) indiquent que les modalités de nidification sont différentes en zone sahélienne. Dans la dition, l'espèce semble se reproduire toute l'année, et

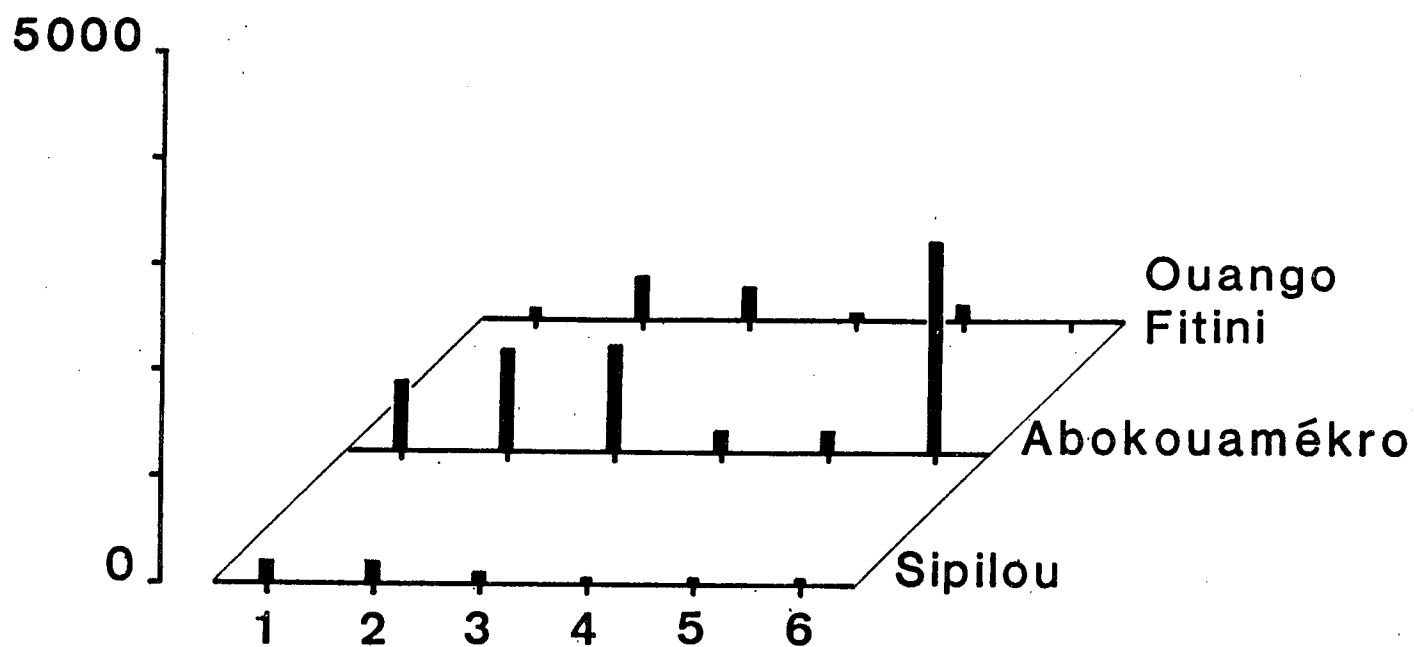


Fig. 37. *Euoniticellus intermedius* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Tableau XX. Enfouissement de bouse de bovins par *Euoniticellus intermedius* dans trois stations, en g par ha, par bimestre et par an.

	1	2	3	4	5	6	Année
Sipilou	44	50	18	12	11	14	149
Abokouamékro	136	230	235	48	50	482	1181
Ouango Fitini	21	100	68	16	37	2	244

de nouveaux adultes émergent continuellement. Ceux-ci jouent un rôle important dans la disparition par enfouissement ou émiettement des bouses de jour, les seules qu'ils exploitent.

On peut tenter de quantifier l'enfouissement de bouse de vache que pourrait réaliser cette espèce (tableau XX). On voit que, comparé à celui des grands fouisseurs, le rôle de cette espèce est assez peu important.

Elle occupe le 31^e rang par biomasse (et le 26^e par nombre d'exemplaires) de nos espèces de savane. Elle est signalée des savanes afro-tropicales, du Sénégal à l'Ethiopie et au Cap, ainsi que de l'Arabie. Dans le Haut Veld (Afrique du Sud), en ne considérant que les bouses de vache, elle occupe le 3^e rang par nombre d'exemplaires et le 8^e par biomasse (Stickler, 1979).

Euoniticellus parvus (Kraatz 1895)

Cette espèce accompagne la précédente, dans les mêmes stations. Mais, son poids individuel étant environ 8 fois moindre, elle y joue un rôle moins important. C'est seulement quand elle est très abondante, comme à Abokouamékro, qu'elle doit avoir une certaine importance. Dans cette station, son pic se situe au 5^e bimestre (fig. 38) et elle vient donc se joindre aux Drepanocerus (cf. supra fig. 35) pour compléter le cortège de petites espèces diurnes dont l'importance ne tient pas tant à la quantité de bouse enfouie qu'à l'émiettement réalisé, notamment en saison sèche. E. parvus fréquente les bouses du jour, ainsi que, plus rarement, les excréments humains.

Il est signalé de la Guinée à la Tanzanie.

Euoniticellus kwanus (Janssens 1939)

Euoniticellus nasicornis (Reiche 1849)

Euoniticellus tibatensis (Kolbe 1904)

Ces trois espèces n'ont été trouvées par nous qu'à Kakpin, la première et la troisième dans le crottin d'éléphant et la deuxième dans la bouse de buffle.

Leur importance pratique est minime. Elles sont connues essentiellement de Centrafrique et du Zaïre. A l'exception de nasicornis, déjà

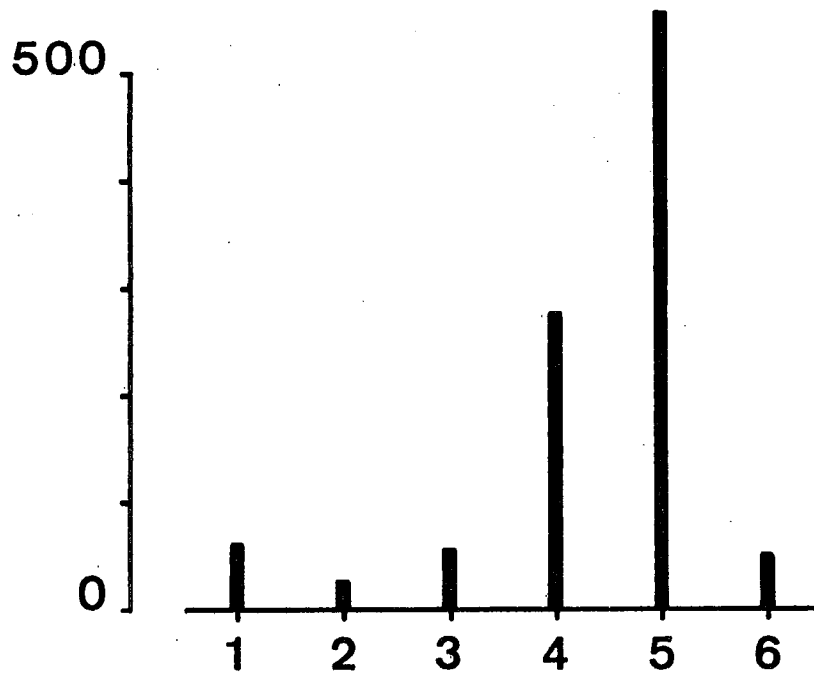


Fig. 38. Euoniticellus parvus : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Abokouamékro (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

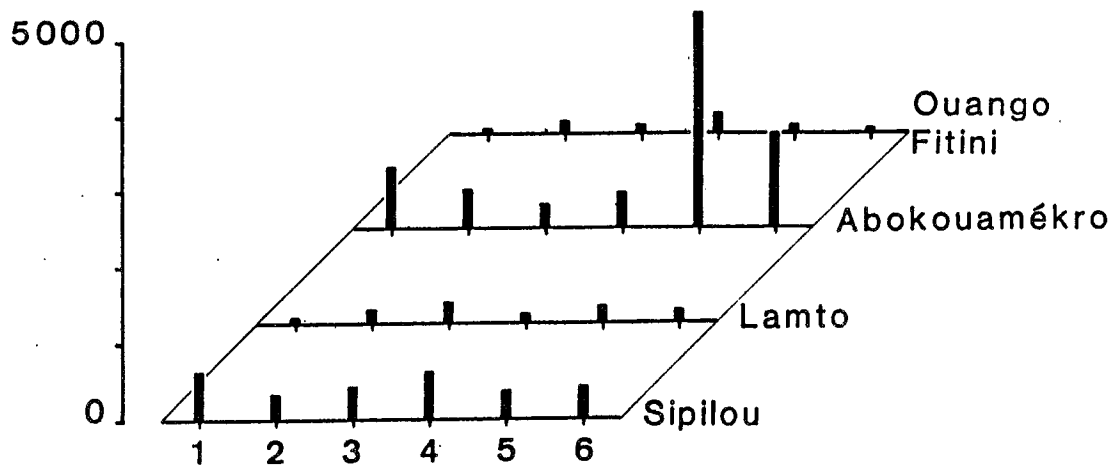


Fig. 39. Tiniocellus spinipes : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

signalé de Guinée (Cambefort, 1971b), elles sont nouvelles pour l'Afrique occidentale.

Euoniticellus tai Cambefort 1983

N'a été trouvé qu'à la station MATA, dans le crottin d'éléphant, en compagnie d'E. fumigatus, mais plus fréquent que lui.

Genre Tiniocellus Péringuey 1901

Compte de 3 à 5 espèces, dont 3 ou 4 en Afrique et 2 dans la dition.

Tiniocellus panthera (Boucomont 1921)

N'a été également trouvé qu'à la station MATA, dans le crottin d'éléphant.

Etait connu seulement du Zaïre : nouveau pour l'Afrique occidentale.

Tiniocellus spinipes (Roth 1851)

Cette espèce très ubiquiste se rencontre dans toute la dition, en savane comme en forêt, sauf en forêt sempervirente hygrophile (fig. 39). Elle est plus abondante en savane et plus attirée par l'excrément humain que par la bouse de vache mais semble préférer le crottin d'éléphant.

Curieusement, on n'a pas réussi à l'élever en Côte d'Ivoire, et Lumaret (comm. pers.) n'a pu obtenir qu'une fois une larve des exemplaires envoyés de Lamto.

Nous n'avons aucune idée de la quantité d'excrément enfouie par cette espèce. Mais, comme elle occupe le 14e rang par biomasse des espèces de savane de la dition, son rôle doit y être important.

Cette espèce a la répartition la plus vaste de toutes celles que nous passons en revue : toute l'Afrique intertropicale et presque toute la Région Orientale. Certains auteurs toutefois séparent les populations asiatiques, qui constitueraient une espèce propre, des afri-

caines, et ces dernières sont même divisées en deux espèces par certains autres.

Genre Liatongus Reitter 1893

Ce genre hétéroclite compte une quarantaine d'espèces afro-tropicales, orientales et nord-américaines, dont 2 dans la dition.

Liatongus fulvostriatus d'Orbigny 1916

Trouvé seulement à Sipilou, dans les bouses de vache en savane. Il recherche de préférence les vieilles bouses. Nous avons pu en faire l'élevage sur des bouses âgées de 15 à 19 jours. En ceci, il s'oppose nettement à Euoniticellus intermedius. Une autre différence tient à la durée du développement larvaire : une dizaine de jours chez Euoniticellus, un à deux mois chez Liatongus. Halffter et Matthews (1971) supposent que, dans des cas semblables, l'insecte se nourrissant de bouse fraîche tire son alimentation surtout des micro-organismes et des substances diverses (protéines, lipides, glucides) en suspension dans le liquide stercoral (alimentation "coprobiontique", qui serait celle de la quasi-totalité des adultes de Scarabaeidae et peut-être des larves d'Euoniticellus). En revanche, celui qui se nourrit de vieilles bouses possède une chambre de fermentation contenant des micro-organismes symbiotiques capables de digérer la cellulose (alimentation "cellulosobiontique", qui serait celle de la quasi-totalité des larves).

Quoi qu'il en soit, les femelles de L. fulvostriatus enterrent jusqu'à une dizaine de boulettes, pesant environ 3 g, dans chacune desquelles se développera une larve.

L'importance de cette espèce est faible dans la dition. Elle est connue de Guinée, des montagnes du Cameroun, et de celles de l'est du Zaïre et du Ruanda-Burundi.

Liatongus sjostedti (Felsche 1904)

Elle n'a été trouvée qu'à Tai-MATA, dans le crottin d'éléphant et la bouse de buffle, mais elle y est relativement abondante, puisqu'elle occupe le 26e rang par biomasse des espèces forestières de la dition. Comme sa congénère, elle exploite les déjections datant de quelques jours.

Connue de tout le bloc forestier centre-africain, du Cameroun à l'Ouganda, elle est nouvelle pour l'Afrique occidentale.

Genre Oniticellus Audinet-Serville 1825

Il comprend 8 espèces, dont trois dans la dition. C'est pour l'une d'elles qu'a été créé le terme "endocoprïde" (Bornemissza, 1969), parce qu'elles nidifient à l'intérieur même des grandes masses stercorales. Davis (1977) a étudié la biologie des Oniticellini endocoprïdes de l'Afrique du Sud, où sont représentées toutes les espèces de la dition.

Oniticellus formosus Chevrolat 1830

Cette espèce a été trouvée dans presque toutes les savanes de la dition, à l'exception des plus arrosées. Elle se rencontre dans les bouses de vache. Sa nidification a lieu dans les plus grosses, où la femelle creuse une cavité entourée de toute part par la masse stercorale. Elle y établit des boulettes (5-10) dont chacune contient un oeuf. Ce comportement a été décrit à plusieurs reprises (Davis, op. cit. ; D. et C. Rougon, 1982c ; Cambefort 1982d ; Cambefort et Lumaret, 1983). Cette espèce nidifie surtout en saison sèche et, bien qu'elle n'enfouisse aucun excrément, pourrait jouer un rôle dans la dégradation des bouses à une saison où elles sont peu attaquées (Bernon, 1981).

Le bénéfice énergétique réalisé en économisant le fouissement pourrait être en partie contrebalancé par l'accessibilité plus grande des boulettes de nidification qui peuvent être plus facilement atteintes. C'est ainsi que Davis (op. cit.) indique qu'un Hyménoptère Pteromalidae d'un genre spécial : Oniticellobia parasite cette espèce (cf. Bouček, 1976) ; que D. et C. Rougon (op. cit.) signalent qu'elle sert de nourriture à un Histeridae prédateur ; que nous-même enfin avons trouvé dans ses boulettes un Bombylius du groupe ornatus (Cambefort, 1982b).

L'espèce est connue de la plupart des savanes afro-tropicales.

Oniticellus planatus Laporte de Castelnau 1840

Cette espèce va moins loin vers le nord que la précédente, mais atteint au sud la savane guinéenne très arrosée de Sipilou. Son comportement est très semblable. Toutefois, la cavité établie par la femelle à

Tableau XXI. Onthophagini de la dition (1) (mêmes conventions que pour le tableau IV).

Espèces	mg	R	App.	F O R .				S A V A N E									
				T	S	L	O	T	S	L	A	M	K	O	P		
<i>Arietina eburnea</i> Cambefort 1981	4	D	HC	1	1	1											
<i>Cleptocaccobius balthasarianus</i> (Cambefort 1979)	4	D	BH					1	1	1					1	1	
<i>Cleptocaccobius convexifrons</i> (Raffray 1877)	4	D	HBE					2		1				3		1	
<i>Cleptocaccobius dorbignyi</i> nov. sp.	4	D	HB				1			1	2	3	3	3			
<i>Cleptocaccobius signaticollis</i> (d'Orbigny 1902)	4	D	HBE				1	1	1	3			2	1	2		
<i>Cleptocaccobius uniseries</i> (d'Orbigny 1905)	4	D	HBE				1	3	3	4	2	4	3	2			
<i>Caccobius auberti</i> d'Orbigny 1902	5	D	BH				2	4	2	5	2	3	1	1			
<i>Caccobius inops</i> Péringuey 1901	5	D	H						1		1	2					
<i>Caccobius ivorensis</i> nov. sp.	7	D	HBE				1	1	3	3	2	3	1	2			
<i>Caccobius lamottei</i> Cambefort 1983		D	H						1				1	1			
<i>Caccobius mirabilepunctatus</i> Cambefort 1971	12	D	HEB					1	1	1			3		1		
<i>Caccobius anthracites</i> d'Orbigny 1904	119	N	HBE										2	1	1		
<i>Caccobius cavatus</i> d'Orbigny 1908	5	N	HBE					1		1	1	2	1	1			
<i>Caccobius ferrugineus</i> Fåhraeus 1857	8	N	H							1		1	1	1			
<i>Caccobius pentagonus</i> d'Orbigny 1908	4	N	BH						1								1
<i>Caccobius punctatissimus</i> Harold 1867	13	N	HE							1	1		2	1	2		
<i>Caccobius cribrarius</i> Boucomont 1928	10	D	E	1													
<i>Caccobius elephantinus</i> Balthasar 1967	6	D	E	2													
<i>Caccobius crassus</i> d'Orbigny 1902	35	N	E	1													
<i>Caccobius loxodontae</i> nov. sp.	9	N	E	1													
<i>Caccobius tai</i> nov. sp.	5	N	E	1													

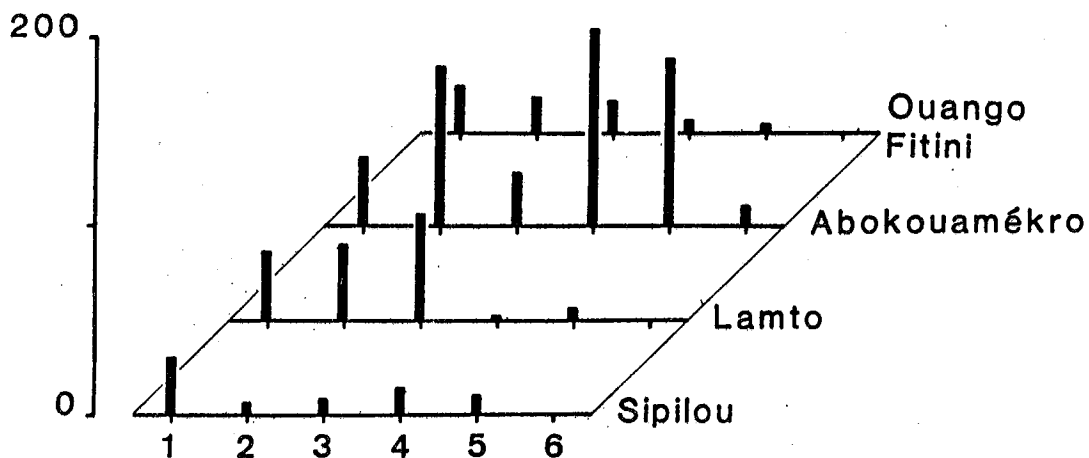


Fig. 40. *Cleptocaccobius uniseries* : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : nombre d'exemplaires).

l'intérieur des grosses bouses a souvent le sol pour plancher.

Elle doit peupler toutes les savanes afro-tropicales, et non toute l'Afrique tropicale, comme on le croyait à tort naguère quand on la confondait avec la suivante.

Oniticellus pseudoplanatus Balthasar 1964

Trouvée une fois en forêt galerie de Lamto, dans une bouse de vache placée comme piège, elle est à Tai-MATA l'une des espèces les plus abondantes dans tous les excréments d'herbivores : éléphant, buffle, mais aussi bongo et hippopotame nain. En forêt hygrophile, les excréments sont peu attaqués par les coprophages qui, presque tous, ne recherchent que les plus frais. Le crottin d'éléphant est ainsi attractif pendant 24 heures tout au plus. Passé 36 h, presque tous les coprophages sont repartis, sauf Liatongus fulvostriatus et O. pseudoplanatus, qui restera le dernier. Il nidifie comme O. planatus en utilisant le sol pour plancher de ses cavités.

Il occupe le 9e rang des espèces forestières de la dition.

Malgré les caractères morphologiques clairs signalés par Balthasar, Davis (op. cit.) a contesté la validité de cette espèce et tenté de démontrer sa synonymie avec la précédente. Pourtant, leurs imagos sont toujours aisément séparables. En outre, leur écologie est bien différente, l'une étant exclusivement savanicole et l'autre exclusivement forestière. Enfin, nous avons aussi mis en évidence des différences morphologiques entre les larves de ces deux espèces, que nous avons élevées en Côte d'Ivoire (Cambefort et Lumaret, 1984).

Hors de la dition, la répartition d'O. pseudoplanatus est encore mal connue. Elle doit occuper une grande partie des forêts sempervirentes afro-tropicales, partout où les grands mammifères y existent.

4.5. Tribu des Onthophagini

Cet important taxon regroupe les deux tiers des Scarabaeidae s. str. Les genres qu'on y place ne sont pas encore tous bien définis et la plus grande partie des espèces sont encore classées dans le genre éponyme Onthophagus. Dix autres se rencontrent en Afrique, tous représen-

tés dans la dition (tableau XXI, XXII, XXVII et XXVIII).

Genre Amietina Cambefort 1981

Un espèce est connue du Cameroun, une autre de la dition.

Amietina eburnea Cambefort 1981

Cette rare espèce a été trouvée dans les forêts guinéennes de Taï, Sipilou et Lamto. Elle est attirée par l'excrément humain et les cadavres d'iuules. Un exemplaire a été trouvé perché sur une plante basse, à Taï.

Son importance pratique est sans doute minime. Elle n'est connue que de Côte d'Ivoire.

Genre Cleptocaccobius Cambefort nov.

Environ 20 espèces connues, dont 18 afro-tropicales et 5 dans la dition. Comme leur nom l'indique, les espèces de ce genre sont cleptoparasites. Elles exploitent les rouleurs des tribus Gymnopleurini et Sisyphini peut-être aussi Scarabaeini. Les adultes sont attirés sélectivement par les boulettes que roulent ceux-ci plutôt que par les excréments eux-mêmes. Ils les suivent, en volant en zig-zag, très près du sol (2-3 cm) et finissent par les atteindre. Ils s'y enfoncent aussitôt.

Cleptocaccobius balthasarianus (Cambefort 1979)

Cleptocaccobius convexifrons (Raffray 1877)

Cleptocaccobius dorbignyi Cambefort n. sp.

Cleptocaccobius signaticollis (d'Orbigny 1902)

Cleptocaccobius uniseriis (d'Orbigny 1905)

Toutes ces espèces ont la même biologie. C. uniseriis est le plus commun. On le trouve dans plus de la moitié des boulettes des Gymnopleurus coerulescens et puncticollis et nous en avons compté jusqu'à 28 dans une seule boulette de bouse de buffle de Neosisyphus gladiator, à Kakpin. Sa courbe d'abondance bimestrielle (fig. 40) montre deux pics à Abokouamékro, qui coïncident, le premier (au 2^e bimestre) avec celui de G. coerulescens et puncticollis, le second (aux 4^e et 5^e bimestres) avec celui de Neosisyphus paschalidisae.

C. signaticollis présente également, toujours à Abokouamékro, un pic au 2^e bimestre. Le coefficient de corrélation de cette dernière espèce avec G. puncticollis seul est excellent ($r = 0,975$; $P < 0,005$ avec 4 ddl), indiquant une spécialisation étroite de ce cleptoparasite à cet hôte, alors que C. uniseries serait plus opportuniste, plus "euryxène". C. signaticollis est toutefois présent à Lamto, d'où G. puncticollis est absent. C. convexifrons préférerait les boulettes de bouse de vache faites par Garreta nitens, à Sipilou. C. balthasarianus est toujours rare. Quant à C. dorbignyi, il semble se comporter comme C. uniseries mais il préfère peut-être la bouse de vache plus que ce dernier (19 individus contre 4 dans quatre boulettes de N. paschalidisae à la Marahoué). Il semble devenir plus abondant vers le nord de la dition. D'ailleurs, les espèces de ce genre semblent préférer les stations sèches, à sol sablonneux.

Souvent assez abondantes en nombre d'exemplaires, elles jouent un rôle minime. Les cinq espèces qui nous occupent sont connues d'Afrique occidentale. Seul C. convexifrons occupe une aire beaucoup plus vaste, recouvrant les savanes afro-tropicales.

Genre Caccobius Thomson 1863

Il constitue un ensemble hétérogène (Cambefort, 1979), regroupant une centaine d'espèces, dont environ la moitié sont afro-tropicales et 15 s'observent dans la dition. Ce sont des fouisseurs, le plus souvent de petite taille. Ils sont diurnes ou nocturnes, savanicoles ou forestiers. On examinera d'abord les espèces de savane, puis celles de forêt et, dans chaque groupe, les diurnes puis les nocturnes.

Caccobius auberti d'Orbigny 1902

Caccobius inops Péringuey 1901

Caccobius ivorensis Cambefort n. sp.

Caccobius lamottei Cambefort 1983

Caccobius mirabilepunctatus Cambefort 1971

Toutes ces espèces sont diurnes et se rencontrent dans les savanes de la dition (tableau XXI). Elles y sont surtout attirées par les pièges à excrément humain. Toutefois, la plus abondante en nombre d'exemplaires (8^e rang dans la dition ; 41^e rang par biomasse), C. auberti,

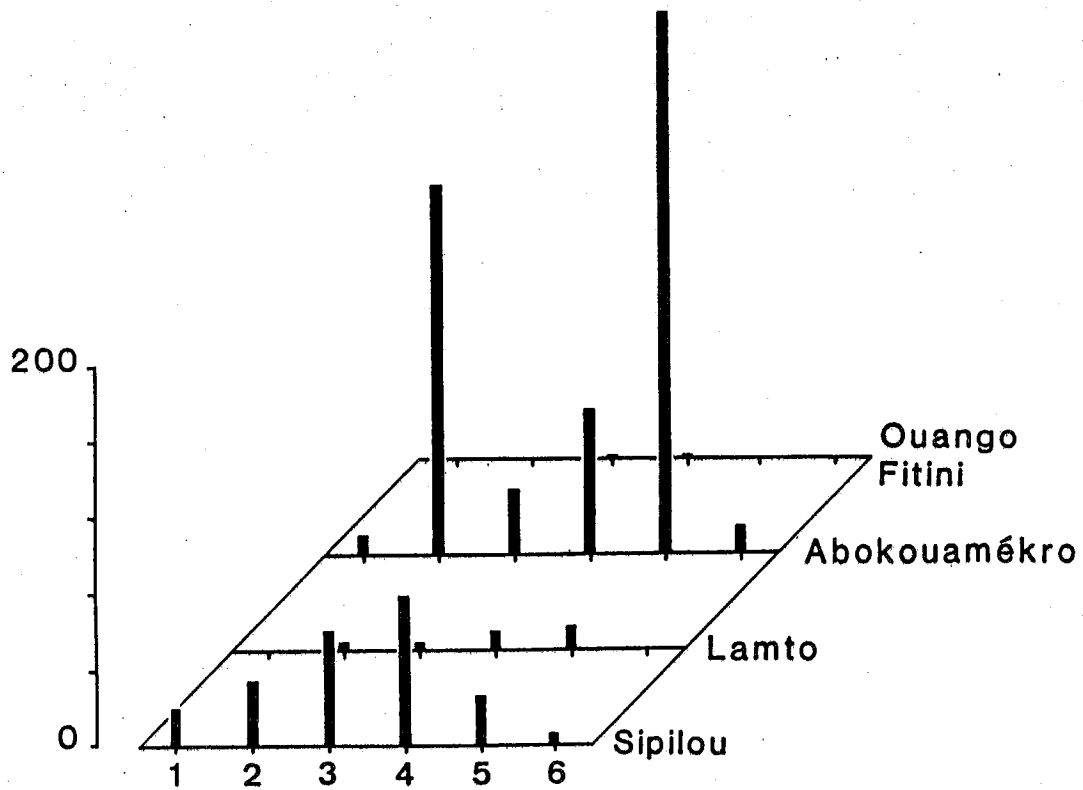


Fig. 41. Caccobius auberti : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : nombre d'exemplaires).

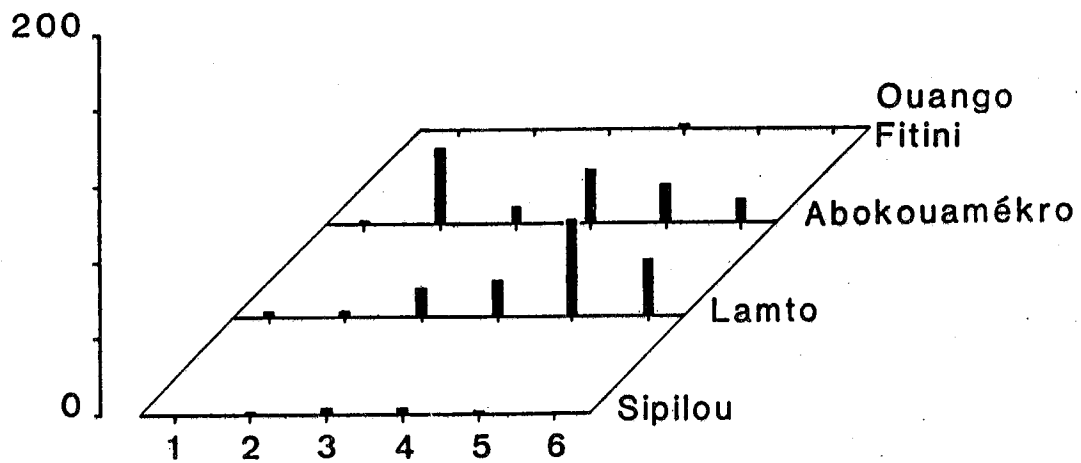


Fig. 42. Caccobius ivorensis : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : nombre d'exemplaires).

est plus rare à Lamto qu'à Sipilou et Abokouamékro, ce qui indiquerait une certaine dépendance à l'égard de la bouse de vache. L'autre espèce importante de ce groupe de cinq, C. ivorensis (11e rang par nombre et 37e par biomasse), ne semble pas montrer une telle dépendance. Ces deux espèces ont des courbes d'abondances bimestrielles montrant parfois plusieurs pics (fig. 41 et 42). Elles présentent sans doute plusieurs générations annuelles.

Leur rôle semble double. Elles enfouissent une certaine quantité, en particulier de petits excréments du type humain, et à la fois enfouissent et émettent les excréments de plus grande taille, du type bouse de vache.

Les trois autres espèces sont beaucoup plus rares et leur rôle plus discret.

En dehors de C. inops, signalé du Zimbabwe et du Natal, nouveau pour l'Afrique occidentale, ces espèces sont plus ou moins limitées à l'ouest de la région afro-tropicale.

Caccobius anthracites (d'Orbigny 1904)

Caccobius cavatus d'Orbigny 1908

Caccobius ferrugineus Fähræus 1857

Caccobius pentagonus d'Orbigny 1908

Caccobius punctatissimus Harold 1867

Le point commun de ces espèces disparates est qu'elles sont toutes nocturnes. Elles sont assez peu répandues et sans doute assez peu importantes dans les savanes de la région, où les observations les concernant sont regroupées dans le tableau XXI.

Elles ne sont connues que d'Afrique occidentale, ou jusqu'au Zimbabwe (cavatus) et à l'Afrique du Sud (ferrugineus).

Caccobius cribrarius Boucomont 1928

Caccobius elephantinus Balthasar 1967

Ces deux espèces sont diurnes, forestières et recherchent exclusivement les déjections d'éléphant. La première, décrite du Zaïre, a sans doute, ou avait naguère, une assez vaste répartition en Afrique

Tableau XXII. Onthophagini de la dition (2) (mêmes conventions que pour le tableau IV).

Espèces	mg	R	App.	F O R .				S A V A N E								
				T	S	L	O	T	S	L	A	M	K	O	P	
<i>Milichus apicalis</i> (Fähræus 1857)	31	N	BEH				1		2	1	1			1	1	
<i>Milichus inaequalis</i> Boucomont 1928	25	N	E	1												
<i>Milichus merzi</i> Cambefort 1983	57	N	E	1												
<i>Milichus serratus</i> d'Orbigny 1907	32	N	BEH				1	1		1	1		1	1		
<i>Strandius obliquus</i> (Olivier 1789)	204	N	EB							1	1		2			
<i>Strandius tigrinus</i> (d'Orbigny 1908)	171	N	E	1										2		
<i>Mimonthophagus apicehirtus</i> (d'Orbigny 1915)	110	N	E	1												
<i>Phalops barbicornis</i> Lansberge 1883	34	D	H												1	1
<i>Phalops batesi</i> Harold 1867	80	D	B												1	1
<i>Phalops iphis</i> (Olivier 1789)	124	D	HB							1					1	
<i>Phalops vanellus</i> Lansberge 1883	68	D	HB							1				2	1	1
<i>Proagoderus auratus</i> (Fabricius 1801)	213	D	HB					2		1	1		2	1	1	
<i>Proagoderus colmanti</i> d'Orbigny 1908	182	D	HB						1	1	1					
<i>Proagoderus nigroviolaceus</i> d'Orbigny 1902	25	D	BE											1	1	
<i>Proagoderus pseudoalcyon</i> d'Orbigny 1913	62	D	BEH											1		
<i>Proagoderus ritsemai</i> Lansberge 1883	159	D	HE	1	1			1								
<i>Proagoderus subextensus</i> Kolbe 1895	182	D	HB										1			
<i>Diastellopalpus conradti</i> d'Orbigny 1902	277	N		1												
<i>Diastellopalpus laevibasis</i> d'Orbigny 1902	447	N	EH	1												
<i>Diastellopalpus lamellicollis</i> (Quedenfeldt 1884)	500	N	HB					1								
<i>Diastellopalpus noctis</i> (Thomson 1858)	256	D	HE	1	1											
<i>Diastellopalpus tridens</i> (Fabricius 1781)	380	N	HE	1	2	1	2									
<i>Euonthophagus carbonarius</i> (Klug 1855)	45	N	HB						1	2			1	1	3	

occidentale, d'où pourtant elle n'avait encore jamais été signalée, puisque nous l'avons trouvée en forêt hygrophile de Taï et en forêt mésophile de Kakpin.

La seconde, décrite du Congo et également nouvelle pour l'Afrique occidentale, n'a été trouvée qu'à Taï-MATA.

Le rôle de ces insectes est sans doute fort minime.

Caccobius crassus d'Orbigny 1902

Caccobius cyclotis Cambefort n. sp.

Caccobius tai Cambefort n. sp.

Ces trois espèces sont nocturnes. On ne les a trouvées qu'en forêt de Taï-MATA, dans le crottin d'éléphant, ainsi que dans les bouses de buffle et les excréments humains pour la troisième.

C. crassus était connu de plusieurs localités du Cameroun, Congo, Zaïre, mais est nouveau pour l'Afrique occidentale.

Le rôle de ces espèces doit être minime.

Genre Milichus Péringuey 1901

Huit espèces afro-tropicales sont connues, dont 4 dans la dition, 2 de savane et 2 de forêt (tableau XXII).

Milichus apicalis (Fähræus 1857)

Milichus serratus d'Orbigny 1907

Ces deux espèces sont nocturnes. Elles ont été trouvées dans les savanes guinéennes et guinéo-soudaniennes de la dition, dans les bouses de vache, rarement dans les excréments d'éléphant ou humain. A Ouango Fitini, elles pénètrent sous le couvert forestier.

On les rencontre souvent ensemble, notamment à Abokouamékro, où toutefois elles n'ont pas la même saisonnalité (fig. 43). En effet, M. apicalis est plutôt une espèce de saison sèche, dont le pic d'abondance se situe au 6e bimestre. En revanche, M. serratus est plus abondant du 2e au 5e bimestres. La biomasse annuelle moyenne de ces deux espèces, dans cette station, est à peu près la même.

Leur rôle est sans doute assez faible. La première est signalée de toutes les savanes afro-tropicales. La seconde, de la Guinée à la République Centrafricaine.

Milichus inaequalis Boucomont 1928

Milichus merzi Cambefort 1983

Ces deux espèces nocturnes ont été trouvées exclusivement à Taï-MATA, dans les crottins d'éléphant, la première plus rarement encore que l'autre.

Décrit du Zaïre, M. inaequalis est nouveau pour l'Afrique occidentale. M. merzi n'est connu que de Taï.

Genre Strandius Balthasar 1935

Il compte une quinzaine d'espèces dont 5 ou 6 afro-tropicales et 2 dans la diton.

Strandius obliquus (Olivier 1789)

Espèce à répartition limitée aux savanes guinéennes sèches et guinéo-soudaniennes. Elle est surtout attirée par le crottin d'éléphant, moins par la bouse de vache.

Connue du Sénégal au Nil Blanc, elle est représentée par une sous-espèce particulière au Kenya (Cambefort, 1980 c).

Strandius tigrinus (d'Orbigny 1908)

Comme Heliocopris haroldi et Onitis sphinx, cette espèce recherche avant tout l'excrément d'éléphant et semble peu exigeante sur les autres caractéristiques du milieu. Elle a été trouvée à Taï-MATA et à Kakpin.

Décrite de Centrafrique, elle est nouvelle pour l'Afrique occidentale.

Genre Mimonthophagus Balthasar 1963

Deux espèces afro-tropicales. En fait, d'autres espèces connues font partie de ce genre. Mais elles sont encore rangées dans les Onthophagus.

Mimonthophagus apicehirtus (d'Orbigny 1915)

Espèce rare, trouvée seulement à Taï-MATA, dans le crottin d'éléphant.

Connue seulement du Zaïre, elle est nouvelle pour l'Afrique occidentale.

Genre Phalops Erichson 1848

Une quarantaine d'espèces sont connues, dont 4 orientales et les autres afro-tropicales (4 dans la dition). Elles sont diurnes et souvent remarquables par leur polychromie, chaque espèce existant sous plusieurs variétés de couleurs, semblant comme associées à des espèces d'autres genres mais de mêmes couleurs, notamment des *Gymnopleurini* (cf. p. 197).

Phalops barbicornis Van Lansberge 1883Phalops batesi Harold 1867Phalops iphis (Olivier 1789)Phalops vanellus Van Lansberge 1883

Espèces peu abondantes, plutôt septentrionales, rencontrées dans les savanes sèches, où elles jouent un rôle assez peu important dans l'enfouissement et l'émiettement des excréments diurnes.

P. batesi et iphis sont les plus remarquables par leur polychromie, ces espèces existant sous deux formes nettes, l'une rouge et l'autre bleue, auxquelles s'ajoute une troisième, peut-être intermédiaire, verdâtre.

Ces quatre espèces sont essentiellement connues d'Afrique occidentale.

Genre Proagoderus Van Lansberge 1883

Environ 115 espèces, dont 10 orientales et les autres afro-tropicales. Ce genre semble hétérogène et pourrait être démembré dans l'avenir. La biologie de la plupart des espèces est inconnue. Pour d'autres, Bernon (1981) a signalé un comportement de cleptoparasites. Des 6 espèces de la dition, 2 font partie de ce dernier groupe et seront examinées en dernier.

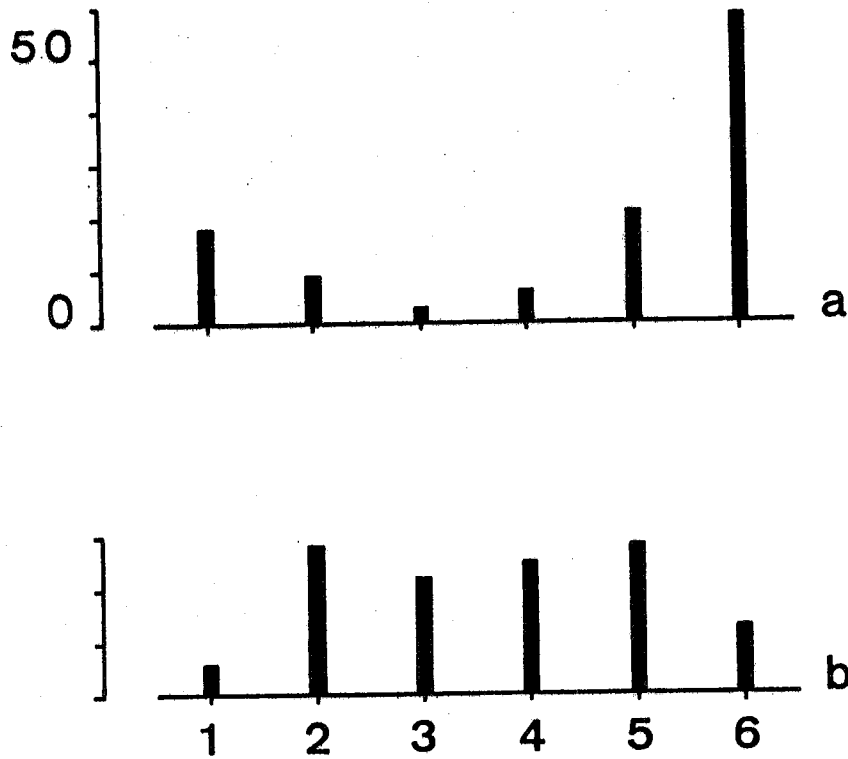


Fig. 43. *Milichus* (a : *M. apicalis* ; b : *M. serratus*) : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Abokouamékro (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg, avec la même échelle pour les deux figures).

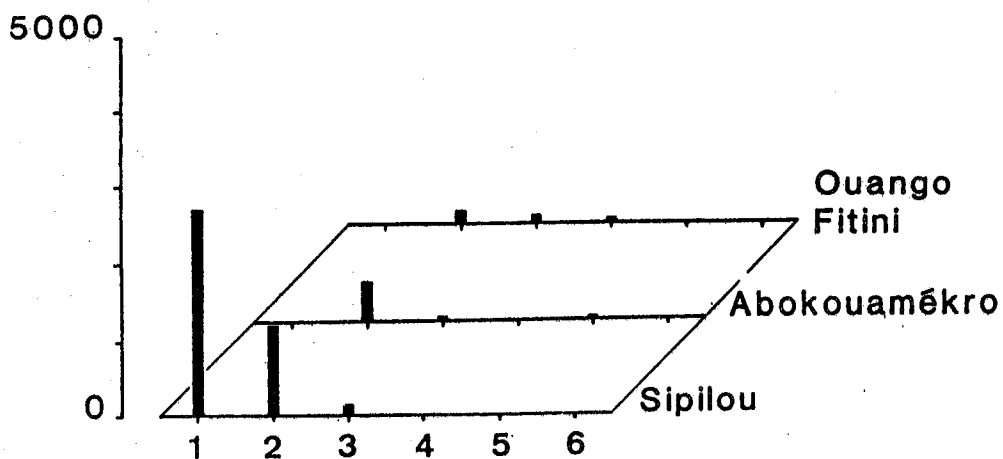


Fig. 44. *Proagoderus auratus* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Proagoderus auratus (Fabricius 1801)

Cette espèce a été rencontrée assez abondamment à Sipilou et Kakpin, moins dans les autres savanes guinéennes et soudaniennes de la dition (fig. 44). Sa distribution apparaît donc comme centrée sur la zone guinéenne. Elle pourrait être liée de quelque façon à Garreta nitens, qui offre le même patron de répartition dans la dition (cf. p. 31). P. auratus est bien plus abondant dans les pièges à excrément humain que dans la bouse de vache. Toutefois, son absence de Lamto indique que, comme plusieurs espèces déjà examinées, il dépend probablement de la bouse de vache pour sa nidification. Mais sa biologie et sa larve sont inconnues. Par la biomasse, il occupe le 22e rang de nos Scarabaeidae savanicôles.

Il se rencontre surtout sous sa forme bleue, la forme dorée-cuivreuse (typique) étant plus rare. Le déterminisme de ces phases serait intéressant à étudier. Leur association avec divers Gymnopleurini est probable (cf. infra, p. 195 et suivantes).

P. auratus est connu du Sénégal à l'Ouganda, mais deux espèces au moins sont sans doute confondues sous ce nom.

Proagoderus colmanti d'Orbigny 1908Proagoderus subextensus Kolbe 1895

Ces deux espèces peu communes ont été rencontrées en zone guinéenne. Elles sont attirées par l'excrément humain, ainsi que par la bouse de vache, et semblent n'apparaître qu'après la petite période sèche qui partage en deux la saison des pluies.

Leur rareté rend sans doute leur rôle minime. Leur biologie est inconnue, mais il est probable qu'il s'agit de fousseurs.

Connues la première de Centrafrique et du Zaïre, l'autre d'Afrique orientale méridionale et d'Angola, elles sont nouvelles pour l'Afrique occidentale.

Proagoderus ritsemai Van Lansberge 1883

Espèce de forêt hygrophile, rencontrée à Taï et Sipilou. Elle sort parfois du couvert et se rencontre aussi dans les clairières, à Taï.

Elle est attirée par l'excrément humain et celui d'éléphant.

Décrite du Libéria.

Proagoderus nigroviolaceus d'Orbigny 1902

Proagoderus pseudoalcyon d'Orbigny 1913

Ces deux espèces font partie du groupe (sous-genre ?) dont Bernon (op. cit.) a signalé le cleptoparasitisme. Nous ne l'avons vérifié que pour la première, rencontrée dans des boulettes de Neosisyphus gladiator (bouse de buffle), à Kakpin. La seconde, qui est plus grande, pourrait se trouver dans les boules de Kheper.

Leur utilisation des excréments serait donc, en quelque sorte, au second degré : elles diviserait et enfouiraient plus finement les grosses boulettes et boules de certains rouleurs.

Elles ne sont connues que d'Afrique occidentale.

Genre Diastellopalpus Van Lansberge 1886

Il est exclusivement afro-tropical et regroupe 23 espèces, dont cinq dans la dition, une de savane et quatre de forêt. Elles sont hygrophiles, se trouvant seulement en forêt et en savane humide.

Diastellopalpus lamellicollis (Quedenfeldt 1884)

Espèce nocturne, de savane guinéenne humide, rencontrée seulement à Sipilou. On la capture dans les pièges à excrément humain et dans la bouse de vache, mais rarement, et son importance est donc faible.

Elle est connue de toutes les zones de plateaux afro-tropicales : Guinée, Cameroun, Afrique orientale, Angola.

Diastellopalpus conradti d'Orbigny 1902

Diastellopalpus laevibasis d'Orbigny 1902

Diastellopalpus noctis (Thomson 1858)

Trois espèces peu fréquentes, de forêt. La première n'a été trouvée que dans des petits excréments (chevrotain ?), à Taï. Elle est sans doute nocturne. La deuxième, nocturne également, fréquente surtout

le crottin d'éléphant, à Taï-MATA, moins les pièges à excrément humain et le crottin de céphalophe. La troisième est diurne (malgré son nom..). On l'a trouvée à Taï-MATA, mais aussi en forêt de Sipilou, dans les pièges à excrément humain et le crottin d'éléphant.

L'importance de ces trois espèces est minime. Elles sont connues de quelques localités du bloc forestier congolais, à l'ouest jusqu'au Cameroun, ou au Nigéria pour D. noctis. Elles sont donc nouvelles pour le bloc forestier occidental.

Diastellopalpus tridens (Fabricius 1781)

Cette espèce se rencontre dans toutes les forêts de la dition. Elle occupe dans ce type de milieu le 1er rang en biomasse. Son activité est surtout nocturne, mais elle vole parfois de jour et, bien que strictement forestière, pénètre parfois en savane jusqu'à plusieurs dizaines de mètres de la lisière. Elle est surtout attirée par les pièges à excrément humain, rarement par le crottin d'éléphant.

Son rôle dans la dition, où elle occupe toutes les surfaces forestées, même peu étendues (ainsi à Abokouamékro et Kakpin), doit être important. Elle est signalée du Sénégal au Zaïre.

Genre Euonthophagus Balthasar 1959

Taxon mal connu, regroupant au moins une vingtaine d'espèces, dont un certain nombre sont méconnues, particulièrement dans la région afro-tropicale. Une seule dans la zone étudiée.

Euonthophagus carbonarius Klug 1855 sens. lat.

On confond encore sous ce nom un certain nombre d'espèces afro-tropicales (Zunino, 1979a). Celle de la dition a été rencontrée en savane guinéenne et surtout soudanienne, essentiellement dans les pièges à excrément humain mais aussi dans la bouse de vache. Elle est nocturne et son abondance à Pabré lui fait occuper le 40e rang en biomasse parmi les espèces de savane de la dition où, en dehors de cette station de Pabré, elle n'a qu'une faible importance.

Sa répartition est impossible à préciser pour le moment.

Tableau XXIII. *Onthophagus* diurnes de savane de la dition (mêmes conventions que pour le tableau IV).

Espèces	mg	R	App.	F O R .				S A V A N E							
				T	S	L	O	T	S	L	A	M	K	O	P
<i>Onthophagus atridorsis</i> d'Orbigny 1902	3	D	HC		1	1	3		1	2	1	2	2	2	1
<i>Onthophagus baoule</i> nov. sp.	8	D	H						1	1			1	1	1
<i>Onthophagus basakata</i> Walter & Cambefort 1977	4	D	H						1	1				1	
<i>Onthophagus bidens</i> (Olivier 1789)	35	D	HBC				1		3	1	3	1	2	1	3
<i>Onthophagus bidentifrons</i> d'Orbigny 1902	16	D	H						1	1					
<i>Onthophagus bidentiger</i> d'Orbigny 1905	20	D	H						1						
<i>Onthophagus borassi</i> nov. sp.	7	D	H			1	1		1	1	1	1		1	1
<i>Onthophagus clementianus</i> Cambefort 1971	45	D	HBEC				1							2	2
<i>Onthophagus cribellum</i> d'Orbigny 1902	18	D	H						1	1	1				1
<i>Onthophagus cupreus</i> Harold 1880	105	D	HC						1	1	2			2	1
<i>Onthophagus cyanochlorus</i> d'Orbigny 1902	12	D	HC				3			1	1			1	1
<i>Onthophagus fitiniensis</i> nov. sp.	7	D	HBC						2						1
<i>Onthophagus flaviclava</i> d'Orbigny 1902	14	D	HBECV			1	1		3	2	2	1	2	2	4
<i>Onthophagus fumatus</i> d'Orbigny 1913	84	D	B						1						
<i>Onthophagus grandifrons</i> d'Orbigny 1907	24	D	HC						1						
<i>Onthophagus imbellis</i> d'Orbigny 1905	14	D	C				1			1					1
<i>Onthophagus iulicola</i> nov. sp.	7	D	C						1						1
<i>Onthophagus lamottellus</i> Cambefort 1980	4	D	HC							1	1	1			
<i>Onthophagus longipilis</i> d'Orbigny 1905	35	D	HEC				1		1		1			1	1
<i>Onthophagus loudetiae</i> nov. sp.	5	D	H							1	1				1
<i>Onthophagus loveni</i> Gillet 1928	60	D	BuH											1	
<i>Onthophagus loxodontae</i> nov. sp.	10	D	EH											1	
<i>Onthophagus lutaticollis</i> d'Orbigny 1907	17	D	BEH						1					1	2
<i>Onthophagus marahouensis</i> nov. sp.	4	D	HB								1	1	1		
<i>Onthophagus marginifer</i> Frey 1953	16	D	BH						1		1				
<i>Onthophagus micros</i> d'Orbigny 1902	3	D	H											1	
<i>Onthophagus mucronatus</i> Thomson 1858	11	D	HBC			1	1	1	2	3	4	1	3	1	3
<i>Onthophagus pullus</i> Roth 1851	3	D	HB				2			1	1			1	1
<i>Onthophagus rufonotatus</i> d'Orbigny 1902	48	D	HBECV			1	1		4	3	4	2	4	1	
<i>Onthophagus rugosipennis</i> Frey 1973	13	D	B												1
<i>Onthophagus sanguineus</i> d'Orbigny 1902	3	D	H								1			1	
<i>Onthophagus savanicola</i> nov. sp.	38	D	HC							1	1				1
<i>Onthophagus sinuosus</i> d'Orbigny 1913	7	D	H								1			1	1
<i>Onthophagus subsulcatus</i> d'Orbigny 1908	13	D	H			1					1	1			1
<i>Onthophagus triacanthus</i> Laporte de Castelnau 1840	40	D	EBuH											3	
<i>Onthophagus vuattouxi</i> nov. sp.	31	D	HC							1	1	1			
<i>Onthophagus lioides</i> d'Orbigny 1902	6	D	HB								2			3	1
<i>Onthophagus tersipennis</i> d'Orbigny 1902	3	D	HB							1	1			2	1

Genre Onthophagus Latreille 1802

Cet énorme ensemble regroupe environ 1 500 espèces répandues sur tout le globe, à l'exception des régions froides. Elles sont surtout abondantes dans les régions intertropicales de l'Ancien Monde : l'Afrique en compte ainsi environ 800. Plusieurs tentatives de découpage en sous-genres ont été faites (Balthasar, 1963 ; Zunino, 1979b) mais ne pourront sans doute aboutir que quand on considérera le taxon dans son ensemble.

On a trouvé 124 espèces dans la dition, 78 en savane et 46 en forêt. Ce qui frappe dans ce groupe est son opportunisme. Il constitue son originalité par rapport à tous les précédents, sauf les Sisyphus. Mais l'opportunisme des Onthophagus se manifeste à deux niveaux. Il y a d'abord un petit nombre d'espèces répandues et abondantes dans plusieurs stations et dans les appâts les plus divers. Il y a ensuite un bien plus grand nombre d'espèces, plus localisées que les précédentes et présentes en populations d'effectifs réduits, mais également opportunistes. Hanski (1982) a élaboré un modèle mathématique prédisant cette structure ("core species" et "satellite species", qu'on traduira par espèces "principales" et espèces "satellites", les espèces intermédiaires étant rares).

Par cette double ubiquité, l'espace est "rempli" et l'on peut dire, en exagérant à peine, que les Onthophagus sont partout dans la dition, qu'il n'y a pas d'excrément, si petit soit-il, pas de cadavre, voire de champignon ou de fruit pourri qui n'en contienne au moins un.

1°) Onthophagus diurnes de savane

Il y en a 38 espèces dans la dition (tableau XXIII). La plupart sont des paracoprides. Deux espèces sont cleptoparasites.

Onthophagus atridorsis d'Orbigny 1902

Espèce très répandue, une des plus ubiquistes et opportunistes, rencontrée le plus souvent toute l'année dans ses stations (fig. 45).

Elle est surtout diurne, mais très souvent active jusque vers minuit, surtout si le temps est humide. Elle est savanicole, mais pénètre en forêt, peu à Sipilou et à Lamto, fortement à Ouango Fitini, où elle est même plus abondante qu'en savane.

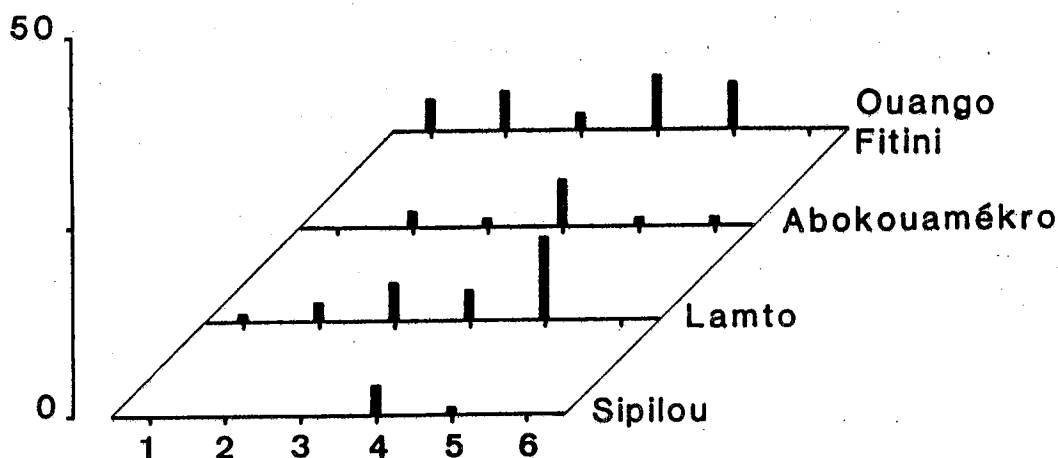


Fig. 45. *Onthophagus atridorsis* : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel dans quatre stations de savane (bimestres en abscisses ; nombre d'exemplaires en ordonnées).

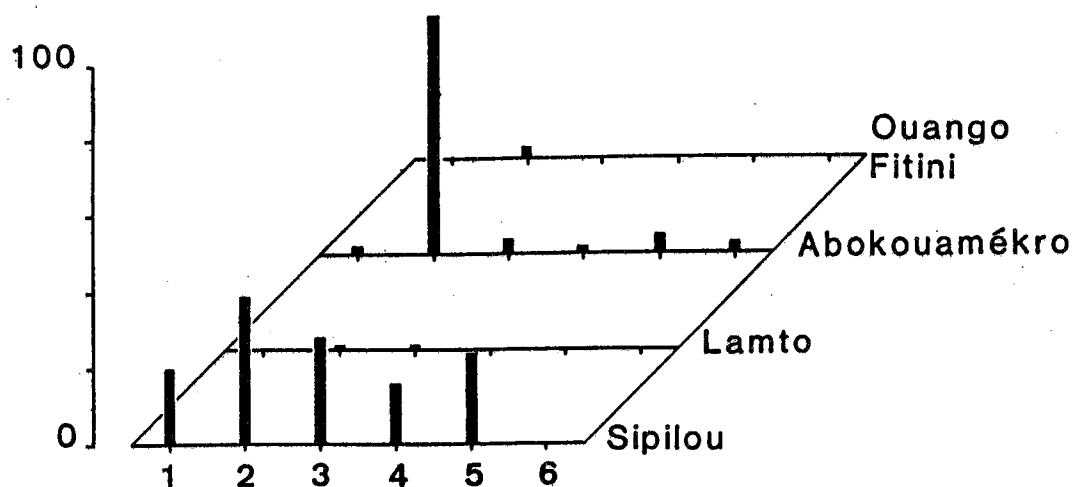


Fig. 46. *Onthophagus bidens* : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées ; nombre d'exemplaires).

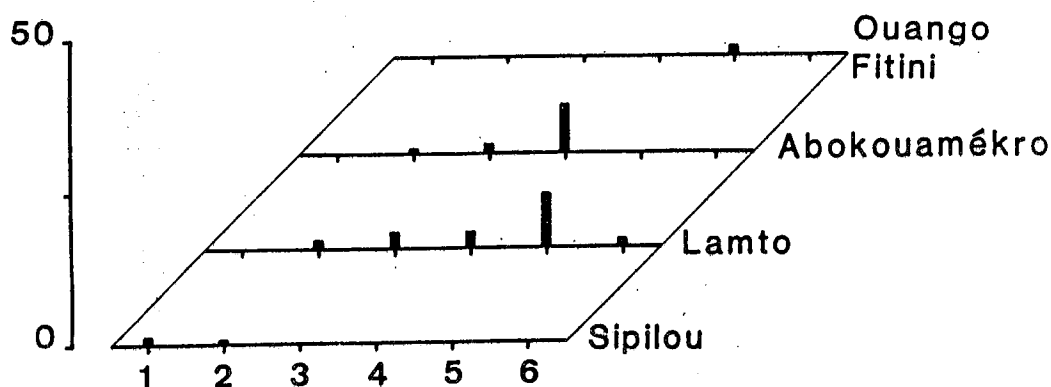


Fig. 47. *Onthophagus borassi* : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : nombre d'exemplaires).

Elle est attirée par les pièges à excréments humains, rarement par les cadavres de vertébrés. Son rôle est peu important, à cause de sa faible taille. Par le nombre d'individus, elle occupe cependant le 15e rang des Scarabaeidae de savane de la dition.

Elle est citée seulement de Guinée, Sierra Leone et Malawi.

Onthophagus baoule Cambefort n. sp.

Onthophagus basakata Walter et Cambefort 1977

Onthophagus bidentifrons d'Orbigny 1902

Onthophagus bidentiger d'Orbigny 1905

Onthophagus cribellum d'Orbigny 1902

Ces espèces "satellites" ont une répartition plus ou moins vaste dans la dition, où on ne les a capturées que dans les pièges à excrément humain.

O. basakata et O. bidentifrons, signalés du Congo et du Zaïre, sont nouveaux pour l'Afrique occidentale ; O. bidentiger est connu de Guinée ; O. cribellum, de Guinée, Sierra Leone et Ethiopie.

Onthophagus bidens (Olivier 1789)

Cette espèce est assez abondante à Sipilou et Abokouamékro (fig. 46), ainsi qu'à Pabré. Sa répartition irrégulière est sans doute à mettre en relation avec la présence des bovins et un certain faciès de dégradation des biotopes par ces derniers, dégradation dont elle serait assez caractéristique, depuis la zone guinéenne (Sipilou) jusqu'à la soudano-sahélienne (Pabré).

Elle occupe le 20e rang par la biomasse et le 14e par le nombre des espèces de savane de la dition. Elle est connue de toutes les savanes afro-tropicales.

Onthophagus borassi Cambefort n. sp.

Petite espèce opportuniste, jamais abondante mais répandue sur presque toute la dition en savane (fig. 47) et pénétrant facilement en forêt, par "effet de lisière", à Ouango Fitini et à Lamto.

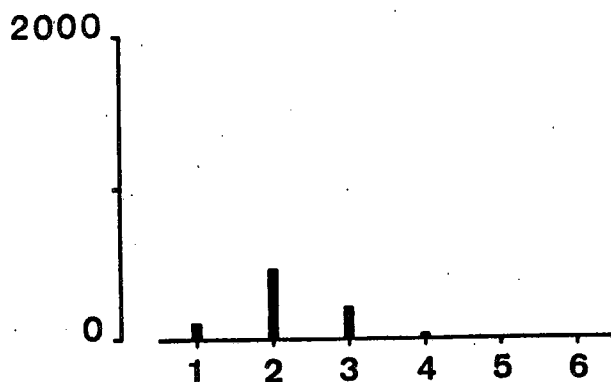


Fig. 48. *Onthophagus clementianus* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Ouango Fitini (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

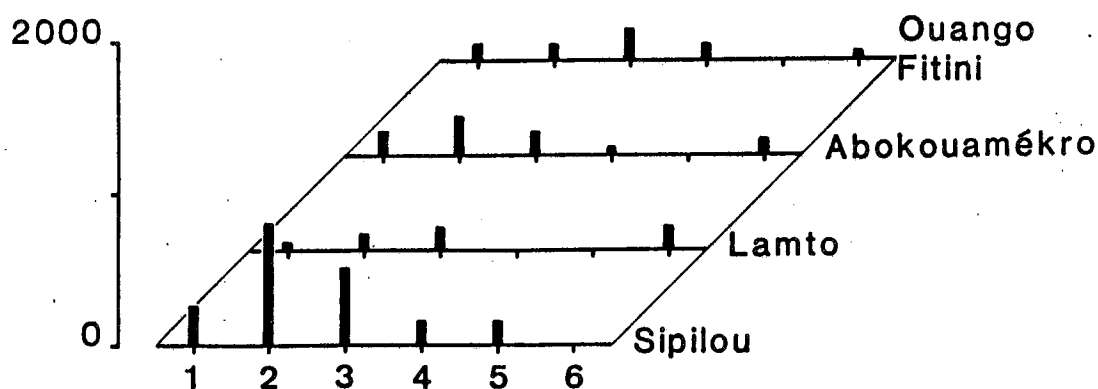


Fig. 49. *Onthophagus flaviclava* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

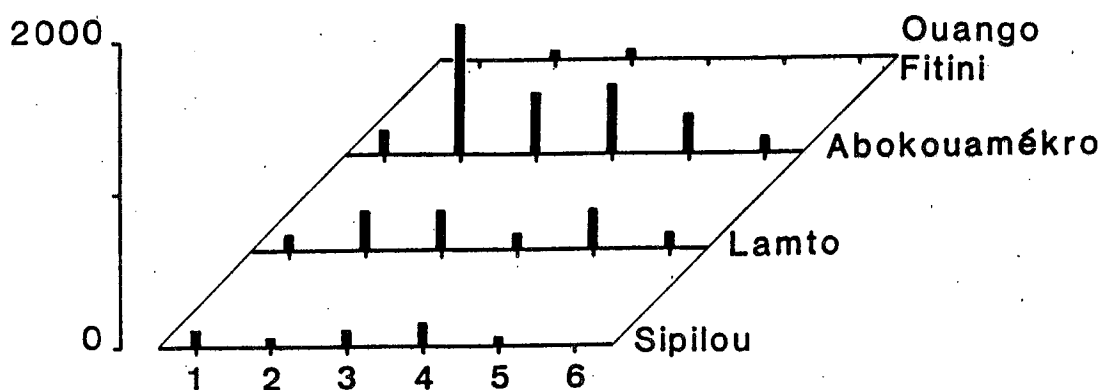


Fig. 50. *Onthophagus mucronatus* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Son rang par le nombre est le 35e.

Onthophagus clementianus Cambefort 1971

Espèce des savanes soudaniennes, rencontrée notamment à Ouango Fitini où elle est la plus commune pendant la première moitié de l'année (fig. 48). Elle est surtout attirée par les pièges à excrément humain, ainsi que par la bouse de vache et le crottin d'éléphant. Elle pénètre en forêt sèche. Son rang par le nombre est le 40e, et le 52e par la biomasse.

Elle a été décrite de Guinée.

Onthophagus cupreus Harold 1880

Cette espèce, assez répandue dans nos savanes, en particulier au 2e bimestre, est surtout intéressante parce qu'elle présente deux phases de coloration, l'une cuivreuse et l'autre bleue, analogues à celles des Phalops batesi et iphis et de Proagoderus auratus (cf. supra). Elle est d'ailleurs parfois associée à ces espèces, à Kakpin par exemple.

Elle est signalée du Sénégal au nord du Zaïre.

Onthophagus cyanochlorus d'Orbigny 1902

Cette espèce peu répandue se rencontre surtout au début de l'année. Elle semble préférer les savanes ligneuses, particulièrement en climat (sahélo)-soudanien et pénètre ainsi en forêt sèche à Ouango Fitini.

Elle occupe, dans la région, le 31e rang par le nombre. Elle est connue du Sénégal au Gabon.

Onthophagus fitiniensis Cambefort n. sp.

Petite espèce trouvée à Sipilou et Ouango Fitini, et manquante apparemment dans les stations de Lamto et d'Abokouamékro (ce n'est pas le seul exemple de cette répartition). Quoique plutôt rare, elle semble opportuniste et a été trouvée dans les pièges à excrément humain, dans la bouse de vache et les cadavres d'iuules.

Onthophagus flaviclava d'Orbigny 1902

On a rencontré cette espèce dans toutes nos stations de savane. Elle est la plus abondante à Sipilou, particulièrement au 2e bimestre (fig. 49). Elle peut pénétrer en forêt, à Lamto et Ouango Fitini. Très ubiquiste, on la rencontre dans tous les excréments et tous les cadavres et même dans des champignons. Elle occupe le 26e rang par la biomasse de nos Scarabaeidae de savane et le 12e rang par le nombre.

Elle est connue du Sénégal à la Centrafrique.

Onthophagus fumatus d'Orbigny 1913

Cette espèce rare, trouvée uniquement dans la bouse de vache à Sipilou, a été seulement signalée de Guinée, Sierra Leone et Malawi. Ce patron de répartition est le même que celui d'O. atridorsis et Caccobius inops.

Onthophagus imbellis d'Orbigny 1905Onthophagus iulicola Cambefort n. sp.

Ces deux espèces sont peu communes mais paraissent répandues. Elles sont attirées exclusivement par les cadavres d'iules. La première est signalée de Guinée et d'Ethiopie.

Onthophagus grandifrons d'Orbigny 1907Onthophagus lamottellus Cambefort 1980Onthophagus longipilis d'Orbigny 1905Onthophagus loudetiae Cambefort n. sp.

Ces quatre espèces "satellites" sont plus ou moins répandues dans la diton. Elles sont attirées par les pièges à excrément humain, par les cadavres, notamment d'iules (sauf lamottellus), voire par le crottin d'éléphant (longipilis).

A l'exception de ce dernier, signalé également d'"Afrique centrale" (type de d'Orbigny), elles ne sont connues que de l'ouest du continent.

Onthophagus loveni Gillet 1928Onthophagus loxodontae Cambefort n. sp.

Onthophagus triacanthus Laporte de Castelnau 1840

Ces trois espèces peu abondantes ont la particularité de n'avoir été trouvées qu'à Kakpin, la première surtout dans les bouses de buffle, les deux autres surtout dans le crottin d'éléphant.

O. loveni n'était signalé que du Kénya. O. loxodontae n'est connu que de la dition et du sud du Niger (D. Rougon leg.). Quant à O. triacanthus, c'est une espèce anciennement connue mais rare, d'Afrique occidentale.

Onthophagus lutaticollis d'Orbigny 1907

Espèce préférant nettement les déjections d'herbivores : bouses de vache et de buffle, crottin d'éléphant, rare dans les pièges à excrément humain. A Ouango Fitini, où elle est le plus commune, on la rencontre presque uniquement aux trois premiers bimestres.

Des exemplaires ont été trouvés dans des boulettes de bouse de buffle roulées par Neosisyphus gladiator à Kakpin, ainsi que dans des boulettes de Garreta nitens à Sipilou, et l'espèce pourrait bien être cleptoparasite.

Signalée de Guinée, du Togo et d'Ethiopie.

Onthophagus marahouensis Cambefort n. sp.Onthophagus marginifer Frey 1953Onthophagus micros d'Orbigny 1902

Espèces "satellites", plus ou moins répandues et attirées par divers excréments. Elles ne sont connues que d'Afrique occidentale.

Onthophagus mucronatus Thomson 1858

Il s'agit encore d'une espèce rencontrée dans toutes nos stations de savane. Elle pénètre aussi en forêt à Lamto et Ouango Fitini et atteint les clairières de Taï. Elle est très comparable à O. flaviclavata et au moins aussi ubiquiste. Ces deux espèces semblent se remplacer l'une l'autre dans les savanes guinéennes, O. mucronatus étant plus abondante à Abokouamékro (station plus sèche) qu'à Sipilou (fig. 50). Toutes

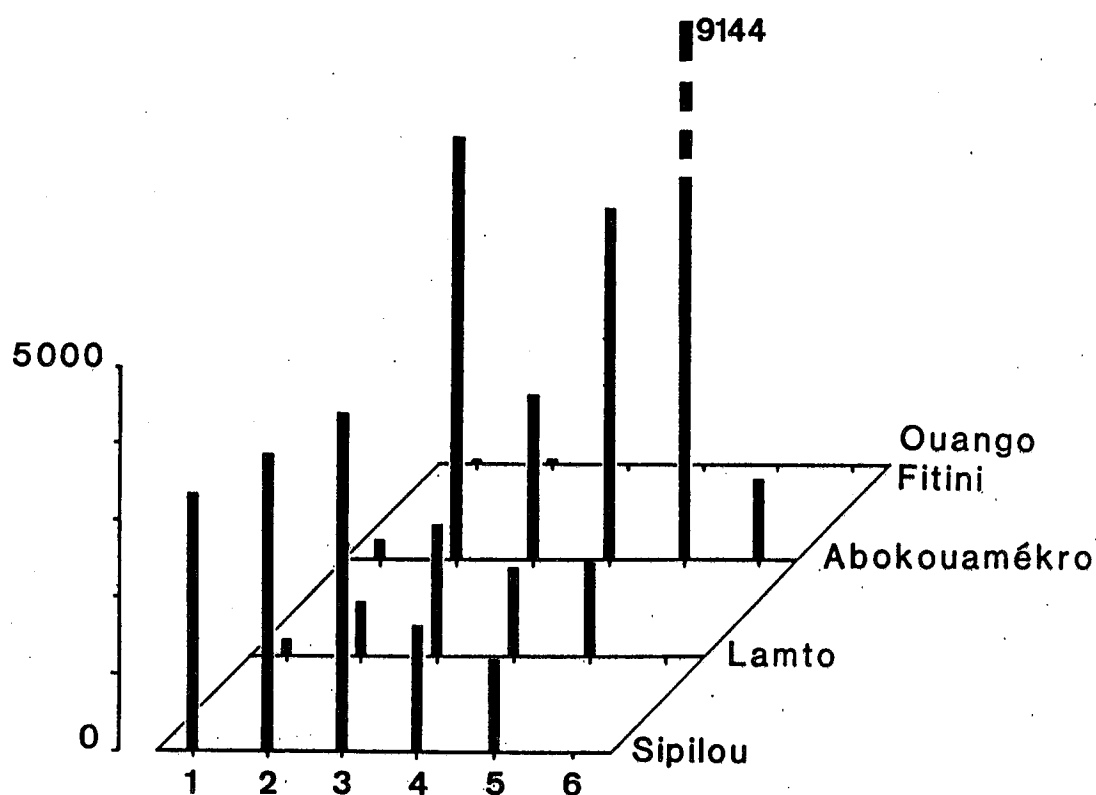


Fig. 51. *Onthophagus rufonotatus* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Tableau XXIV. Enfouissement d'excrément par *Onthophagus rufonotatus* dans quatre stations, en g par ha, par bimestre et par an.

	1	2	3	4	5	6	Année
Sipilou	18	21	24	9	6	0,1	78
Lamto	1	4	9	6	7	0,1	27
Abokouamékro	1	30	12	25	49	6	123
Ouango Fitini	0,1	0,2	0,4	0,1	0,1	0,03	1

deux cèdent la place à O. clementianus, à Ouango Fitini.

O. mucronatus occupe le 21e rang par biomasse et le 5e par nombre dans la dition. Hors de celle-ci, elle est signalée de la Casamance au Zaïre.

Onthophagus pullus Roth 1851

Cette petite espèce est assez répandue dans les savanes de la dition et pénètre en forêt à Ouango Fitini, où elle est même plus abondante qu'en savane, au 2e bimestre. Elle est attirée par l'excrément humain et la bouse de vache.

Hors de la dition, où elle occupe le 29e rang numérique, elle est signalée de presque toute l'Afrique intertropicale.

Onthophagus rufonotatus d'Orbigny 1902

Il s'agit d'une espèce importante dans la dition, particulièrement dans les savanes guinéennes (Sipilou, Lamto et surtout Abokouamékro), où elle est le fousseur diurne le plus abondant, précédant de loin Tinio-cellus spinipes. On la rencontre surtout dans les pièges à excrément humain, mais aussi dans la bouse de vache et le crottin d'éléphant, ainsi que dans la plupart des cadavres et dans des champignons. Elle est rare à Ouango Fitini et n'a pas été trouvée à Pabré.

Dans nos stations guinéennes, elle peut être abondante surtout au début de l'année, comme à Sipilou et, de façon moins nette, à Lamto ; à Abokouamékro au contraire, elle passe par son maximum d'abondance au 5e bimestre, comme plusieurs autres espèces (fig. 51).

O. rufonotatus doit avoir un rôle important. Il est toutefois difficile de l'évaluer. En effet, des études récentes effectuées sur une espèce africaine introduite en Australie, O. binodis Thunberg 1818 (Ridsdill Smith et al. 1982), montrent que l'enfouissement d'excrément réalisé par celle-ci dépend de sa densité. C'est ainsi que, dans 1 l de bouse de vache, l'enfouissement atteint un optimum de 450 ml par semaine pour 20-30 insectes. Si leur nombre augmente, l'enfouissement diminue et, par exemple, 100 insectes n'enfouissent plus que 100 ml. La bouse est alors toutefois davantage émettée.

En prenant une valeur moyenne, et compte tenu de ce que O. rufonotus, trois fois plus petit qu'O. binodis, doit enfouir environ trois fois moins que ce dernier, on peut utiliser, comme ordre de grandeur de l'enfouissement qu'il réaliserait, le chiffre de 4 g par individu et par semaine, ce qui est d'ailleurs conforme à des observations faites à Lamto. On en déduit les valeurs du tableau XXIV et l'on voit que si, en effet, le rôle de cette espèce est important, il paraît l'être relativement moins que celui de certains Coprini, pourtant moins abondants (en biomasse).

O. rufonotatus occupe, pour la biomasse, le 4e rang de nos Scarabaeidae savanicoles.

L'espèce est répandue du Sénégal au Zaïre.

Onthophagus rugosipennis Frey 1973

Cette espèce n'a été trouvée qu'à Ouango Fitini et Pabré, dans des bouses de vache et des crottes de chèvre. Elle est signalée de Guinée, du Ghana et du nord du Zaïre.

Onthophagus sanguineus d'Orbigny 1902

Onthophagus savanicola Cambefort n. sp.

Onthophagus sinuosus d'Orbigny 1913

Onthophagus subsulcatus d'Orbigny 1908

Onthophagus vuattouxi Cambefort n. sp.

En dehors de subsulcatus, qui pénètre en forêt à Lamto, ces espèces "satellites" sont plus ou moins répandues dans les savanes guinéennes ou guinéo-soudaniennes. Elles sont attirées par les pièges à excrément humain, ainsi que par les cadavres de Vertébrés pour vuattouxi et ceux d'iules pour savanicola.

Elles ne sont connues que d'Afrique occidentale. En effet, Walter et Cambefort (1977) ont fait remarquer que les citations d'O. sanguineus d'Afrique centrale se rapportaient en réalité à une autre espèce, O. pseudosanguineus Walter et Cambefort 1977.

Onthophagus lioides d'Orbigny 1902

Onthophagus tersipennis d'Orbigny 1902

Tableau XXV. *Onthophagus* nocturnes de savane de la dition (mêmes conventions que pour le tableau IV).

Espèces	mg	R	App.	F O R .				S A V A N E								
				T	S	L	O	T	S	L	A	M	K	O	P	
<i>Onthophagus altidorsis</i> d'Orbigny 1905	24	N	HBCV				1		1	2	1	1	1	1	2	1
<i>Onthophagus antennalis</i> Frey 1961	35	N	H												1	
<i>Onthophagus bimarginatus</i> d'Orbigny 1902	104	N	C							1						1
<i>Onthophagus bituberculatus</i> (Olivier 1789)	61	N	H							1	1	1				
<i>Onthophagus callosipennis</i> Boucomont 1930	21	N	VC							1	1				1	
<i>Onthophagus chrysoderus</i> d'Orbigny 1905	23	N	H												1	
<i>Onthophagus civettae</i> nov. sp.	7	N	HD												1	
<i>Onthophagus cornifrons</i> Thomson 1858	21	N	HBC				1		4	1	1			1	1	2
<i>Onthophagus cupreovirens</i> d'Orbigny 1904	15	N	HD							1						
<i>Onthophagus depressipennis</i> Cambefort 1975	17	N	H											1	1	
<i>Onthophagus fimetarius</i> Roth 1851	27	N	HB							1	2	1	2	1		
<i>Onthophagus flexicornis</i> d'Orbigny 1902	31	N	HC						1	1	1	1	1	1		
<i>Onthophagus gazella</i> (Fabricius 1787)	129	N	BEH						3	1	3	1	3	1	3	
<i>Onthophagus ghanensis</i> Balthasar 1966	22	N	C				1			1					1	
<i>Onthophagus juvenicus</i> Klug 1835	25	N	BHE						1	1	3	1	1	1		
<i>Onthophagus lamizanai</i> Cambefort 1983	50	N	HC						1		1				1	
<i>Onthophagus lamtoensis</i> nov. sp.	44	N	HBC						1	2	2		1	1		
<i>Onthophagus latigibber</i> d'Orbigny 1902	50	N	CH					1	2	1	1	1		1	1	
<i>Onthophagus lemagneni</i> d'Orbigny 1902	35	N	B												1	
<i>Onthophagus lobi</i> nov. sp.	33	N	BH						1					1	1	
<i>Onthophagus mankonoensis</i> Balthasar 1966	81	N	H						1							
<i>Onthophagus mediofuscatus</i> d'Orbigny 1908	50	N	EH											2		
<i>Onthophagus mocquersyi</i> d'Orbigny 1902	62	N	HC				1		1	1	1				1	1
<i>Onthophagus mucronifer</i> d'Orbigny 1905	10	N	EBH							1	1		2	1		
<i>Onthophagus naevius</i> d'Orbigny 1913	19	N	HD							1	1	1			1	
<i>Onthophagus picatus</i> d'Orbigny 1902	27	N	H						1	1	1	1				
<i>Onthophagus reticulatus</i> d'Orbigny 1902	44	N	HC						3	1	1			1	1	
<i>Onthophagus rougonorum</i> nov. sp.	35	N	HC				1								1	
<i>Onthophagus rubricatus</i> d'Orbigny 1902	55	N	HCV						1						1	
<i>Onthophagus rufostillans</i> d'Orbigny 1907	77	N	HC				1		1	2	1	1			1	
<i>Onthophagus sanguinolentus</i> d'Orbigny 1908	11	N	H							1	1				1	1
<i>Onthophagus sellatulus</i> d'Orbigny 1902	14	N	HB				3								1	
<i>Onthophagus semivirescens</i> d'Orbigny 1902	18	N	HC				1		1	1	1				1	
<i>Onthophagus subulifer</i> d'Orbigny 1908	84	N	BE						1					1		
<i>Onthophagus trinominatus</i> Goidanich 1926	45	N	C						1						1	1
<i>Onthophagus tripartitus</i> d'Orbigny 1902	17	N	HC						1	1	1			1	1	1
<i>Onthophagus ulula</i> Balthasar 1966	15	N	BEH				1		2		1		2	2	1	
<i>Onthophagus variegatus</i> (Fabricius 1798)	14	N	H							1	1			1		1
<i>Onthophagus vinctus</i> Erichson 1843	19	N	HBE				1			1	2			1		3
<i>Onthophagus vultuosus</i> d'Orbigny 1902	18	N	HC							1	1			1	1	1

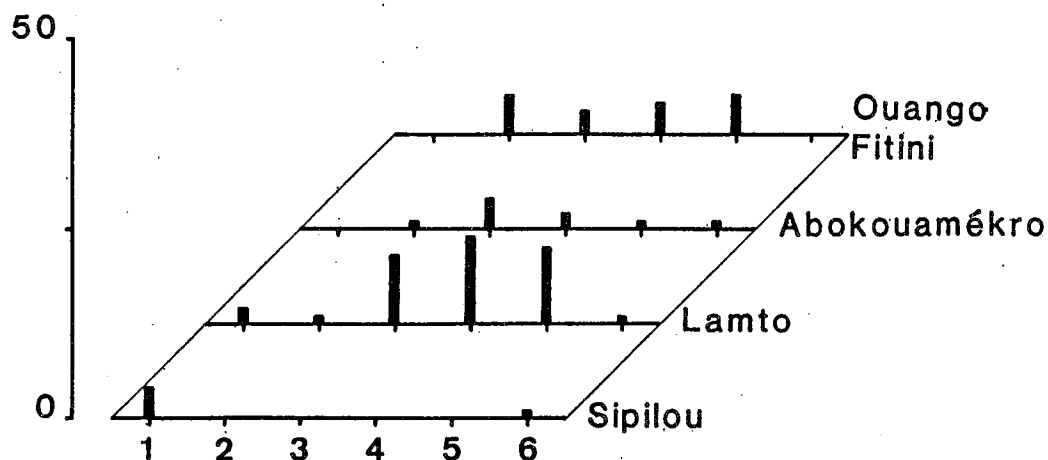


Fig. 52. Onthophagus altidorsis : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : nombre d'exemplaires).

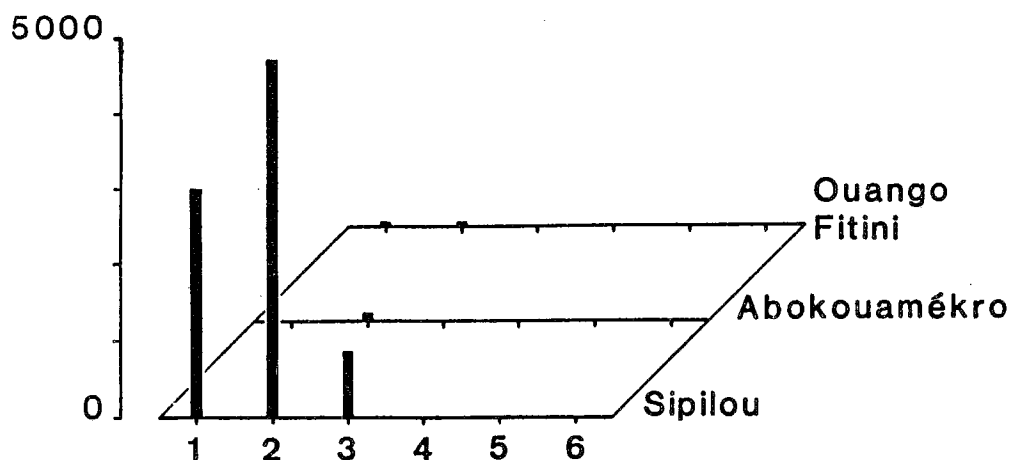


Fig. 53. Onthophagus cornifrons : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

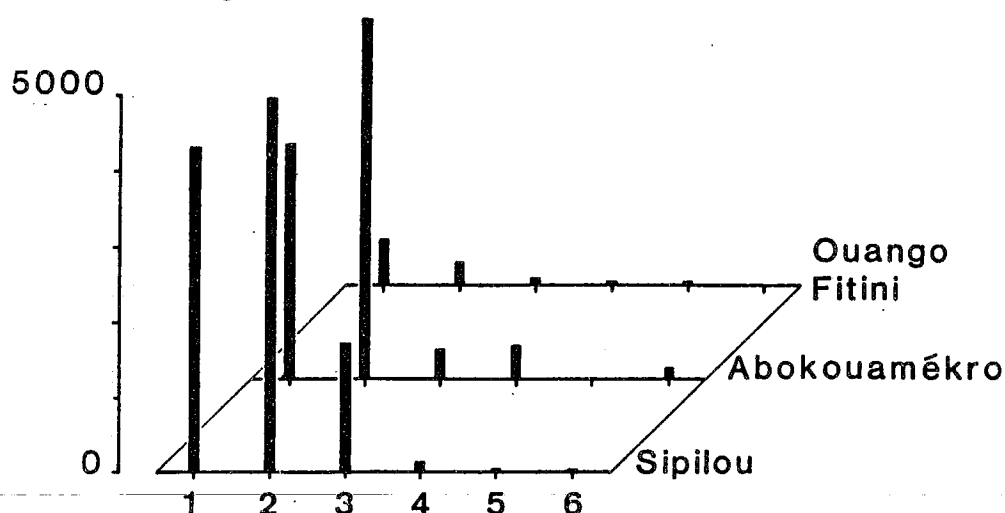


Fig. 54. Onthophagus gazella : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Ces deux espèces sont cleptoparasites des rouleurs diurnes, Gymnopleurini et Scarabaeini surtout. Elles appartiennent à un groupe d'espèces particulier chez lequel ce trait de comportement est connu depuis longtemps (Kolbe, 1905) mais décrit récemment plus en détail (Hammond, 1976). Ce groupe a des caractères morphologiques qui, à eux seuls, permettraient son élévation au rang de genre (Zunino, 1981).

Ces deux espèces sont connues d'Afrique occidentale.

2°) Onthophagus nocturnes de savane

Il y en a 40 espèces dans la dition (tableau XXV).

Onthophagus altidorsis d'Orbigny 1905

Cette espèce est très ubiquiste. Attirée par l'excrément humain et d'autres (civette, mangouste, etc.) ainsi que par tous les cadavres : iule, crapaud, lézard, elle n'a été trouvée que très rarement dans la bouse de vache, ainsi que dans des champignons.

Elle est surtout abondante à Lamto (fig. 52), ce qui pourrait être en relation avec l'absence des bovins qui, dans les trois autres stations, favoriseraient des espèces concurrentes.

Elle occupe dans la dition le 23e rang numérique et le 44e par la biomasse, et son rôle ne doit donc pas être négligeable.

Elle n'est connue que d'Afrique occidentale.

Onthophagus antennalis Frey 1961

Onthophagus bituberculatus (Olivier 1789)

Onthophagus chrysoderus d'Orbigny

Onthophagus civettae Cambefort n. sp.

A l'exception de la 2e, ces espèces n'ont été trouvées qu'à Ouango Fitini, dans les pièges à excrément humain et dans divers petits excréments, notamment ceux de civette pour civettae. O. bituberculatus est attiré par les mêmes appâts, dans des stations plus guinéennes.

Leur rôle est mineur : ce sont des espèces "satellites". Hors de la dition, antennalis a été décrit du nord est du Zaïre. O. bituber-

culatus est signalé de tout le nord de l'Afrique tropicale, du Sénégal à la Nubie, au sud jusqu'au Gabon et à l'est jusqu'au Zaïre. Dans beaucoup de localités, cette espèce recherche des biotopes relativement dégradés, mais ce n'est pas très net dans nos stations. O. chrysoderus est connu du Sénégal.

Onthophagus bimarginatus d'Orbigny 1902

Onthophagus callosipennis Boucomont 1930

Onthophagus ghanensis Balthasar 1966

Ces trois espèces ne sont apparemment pas coprophages. Elles ont été trouvées dans divers cadavres : Bitis et Naja pour les deux premières ; poissons et surtout iules pour la troisième. La seconde a également été trouvée dans des végétaux : fruits pourrissants de Nauclea latifolia Sm. (Rubiaceae) et champignons appartenant probablement à l'espèce Termitomyces Schimperi (Patouillard) Heim (Amanitaceae).

Elles sont rares et leur rôle est sans doute minime. La première est connue de la Guinée à l'Ouganda, la deuxième, du Zaïre et la troisième, du Ghana. On voit donc que callosipennis est nouveau pour l'Afrique occidentale.

Onthophagus cornifrons Thomson 1858

Espèce des savanes guinéennes et soudaniennes de la dition, très abondante à Sipilou, moins à Pabré et plutôt rare dans les stations intermédiaires. Cette répartition hétérogène doit être commandée au moins en partie par la recherche de faciès relativement dégradés. Sipilou et Pabré sont des stations plus dégradées que les intermédiaires, surtout Pabré. O. cornifrons est plus abondant à Sipilou car il n'est pas nettement xérophile. Il présente, dans cette station, un pic très net au 2^e bimestre (fig. 53).

Signalé du Sénégal à l'Angola, il semble partout plus fréquent dans les milieux dégradés mais assez arrosés, notamment les défrichements, en Afrique centrale.

Onthophagus cupreovirens d'Orbigny 1904

Espèce rare, attirée par les pièges à excrément humain, à Lamto.

En fait, elle paraît préférer les crottes d'aulacode (Thryonomys swinderianus) : chacune en contient au moins un individu, aux 3e et 4e bimestres. C'est la seule espèce de Scarabaeidae trouvée dans ce type d'excrément.

Décrite du Zaïre, elle est nouvelle pour l'Afrique occidentale.

Onthophagus depressipennis Cambefort 1975

Onthophagus fimetarius Roth 1851

Onthophagus flexicornis d'Orbigny 1902

Onthophagus lamizanaï Cambefort 1983

Espèces peu fréquentes, plus ou moins répandues dans les savanes, où elles viennent à divers excréments et cadavres. O. fimetarius est connu d'une grande partie de l'Afrique mais apparemment nouveau pour la partie occidentale du continent, de laquelle seule sont signalés les autres.

Onthophagus gazella (Fabricius 1787)

Cet important taxon est répandu dans toutes les savanes vraies de la dition, mais très rare à Lamto. Son pic d'abondance se situe au 2e bimestre dans la plupart des cas (fig. 54). Il ne pénètre jamais en forêt, même pas dans les clairières. Sa distribution est liée à la présence des bovins et il est aussi abondant à Sipilou qu'à Pabré, aux deux extrémités du gradient de notre dition. Il est bien plus rare à Ouango Fïtini : ici encore, le sol non sablonneux doit jouer un rôle limitant, comme pour bien des espèces déjà examinées.

Quoiqu'il soit surtout présent dans les bouses de vache, on peut l'attirer dans les pièges à excrément humain. La fig. 55 représente ses abondances bimestrielles dans ces deux types d'appâts et dans les deux stations où il est le plus abondant. Ces quatre courbes sont d'une interprétation difficile. On y voit seulement combien l'espèce paraît opportuniste, et qu'elle préfère les 2 (ou 3) premiers bimestres.

Elle a fait l'objet de nombreuses études, de deux sortes : dans la nature et au laboratoire. Des premières, les moins fréquentes, celle de C. et D. Rougon (1980), au Niger, montre qu'O. gazella enfouit en moyenne $13,43 \pm 4,94$ cellules pédotrophiques par nid, pesant chacune en

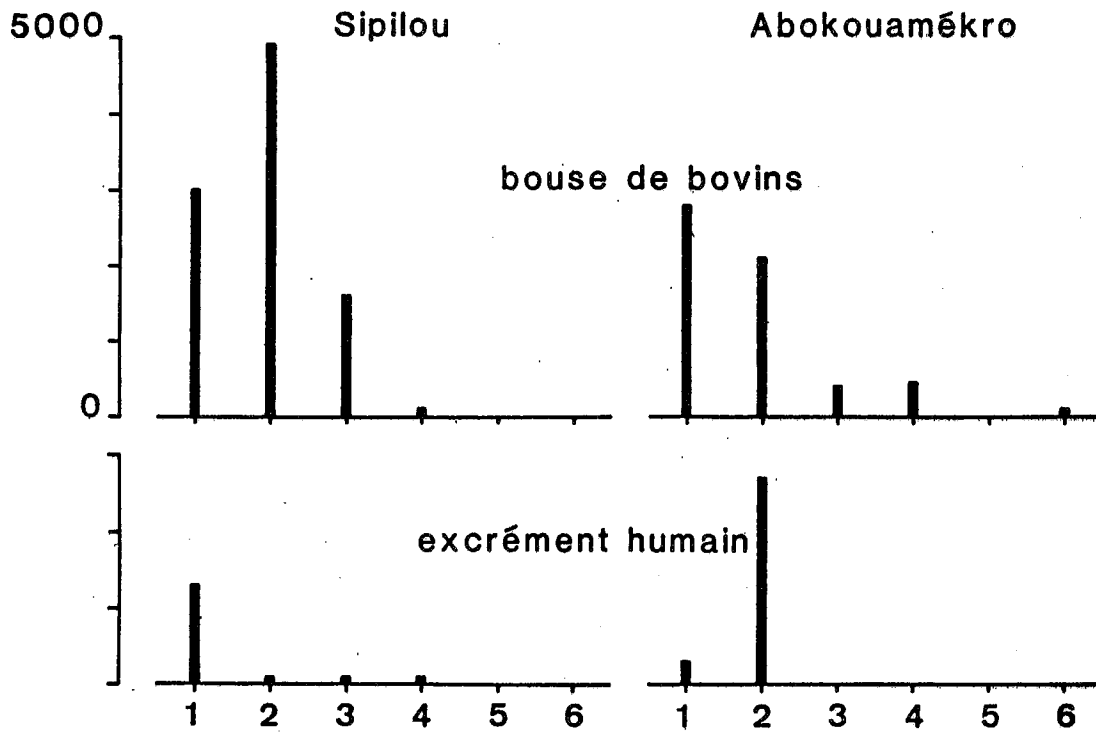


Fig. 55. *Onthophagus gazella* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle à Sipilou et à Abokouamékro, dans la bouse de bovins et dans les pièges à excrément humain (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

Tableau XXVI. Enfouissement de bouse de bovins par *Onthophagus gazella* dans trois stations, en kg par ha, par bimestre et par an.

	1	2	3	4	5	6	Année
Sipilou	28	45,5	15,2	1	0,1	0,1	90
Abokouamékro	26	20	3,5	4,2		1	55
Ouango Fitini	3	2,5	1	0,5	0,1		7

moyenne 2,5 g. L'enfouissement de bouse réalisé par cette espèce serait donc, dans les conditions naturelles du Niger, de 33,6 g par nid.

Des études réalisées en captivité, qui sont nombreuses, les plus récentes sont celles de Lee et Peng (1981, 1982). On peut en retenir les éléments suivants. La fécondité potentielle des ♀♀ est de 40-45 oeufs. L'enfouissement potentiel de bouse par l'espèce est de 33-87 g par couple par jour, suivant la taille des adultes. Les parents les plus grands font les plus grandes cellules pédotrophiques, d'où sortiront les plus grands descendants (mais la taille de ces derniers n'est pas génétiquement liée à celle des parents). La taille des descendants dépend aussi de la densité des parents, dont l'optimum est de l'ordre de 4 couples pour une bouse. Elle dépend enfin de l'âge et de la teneur en protéines de cette dernière.

La comparaison de ces deux études fait surtout ressortir la différence entre les potentialités de l'espèce et ce qu'elle réalise, limitée par la concurrence intra- et inter-spécifique. Cette énorme potentialité, qui lui permettrait de jouer un rôle bien supérieur à celui qu'elle joue réellement en Afrique, a fait choisir cette espèce pour être introduite dans les pays pauvres en insectes coprophages. Dès 1906, elle a été introduite aux îles Hawaii. Mais c'est l'introduction dans le nord du Queensland, à partir du 30 janvier 1968, qui a surtout montré son efficacité. Plus de 200 000 individus ont été introduits en quelques années. L'espèce a progressé de 50 à 80 km par an, ses populations étant parfois décrites comme explosives (Seymour, 1980). Dans un milieu quasiment vide de concurrence autre qu'Euoniticellus intermedius, introduit lui aussi, O. gazella pouvait agir sans être limité, comme il l'est en Afrique, par toutes les autres espèces exploitant comme lui la bouse de vache.

Quant aux rôles qu'il joue dans nos stations de savane, on peut utiliser la valeur donnée par C. et D. Rougon (op. cit.) comme ordre de grandeur de l'enfouissement hebdomadaire, et en tirer le tableau XXVI. On voit que cette espèce est probablement, avec Copris interioris, une de celles dont le rôle dans les ranches étudiés est le plus important.

O. gazella est considéré comme répandu dans toute l'Afrique et l'Asie tropicales. En fait, nous avons remarqué que le taxon est

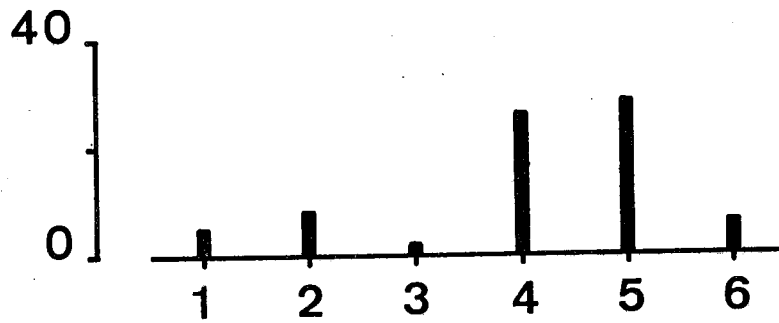


Fig. 56. *Onthophagus juvencus* : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel à Abokouamékro (abscisses : bimestres ; ordonnées : nombre d'exemplaires).

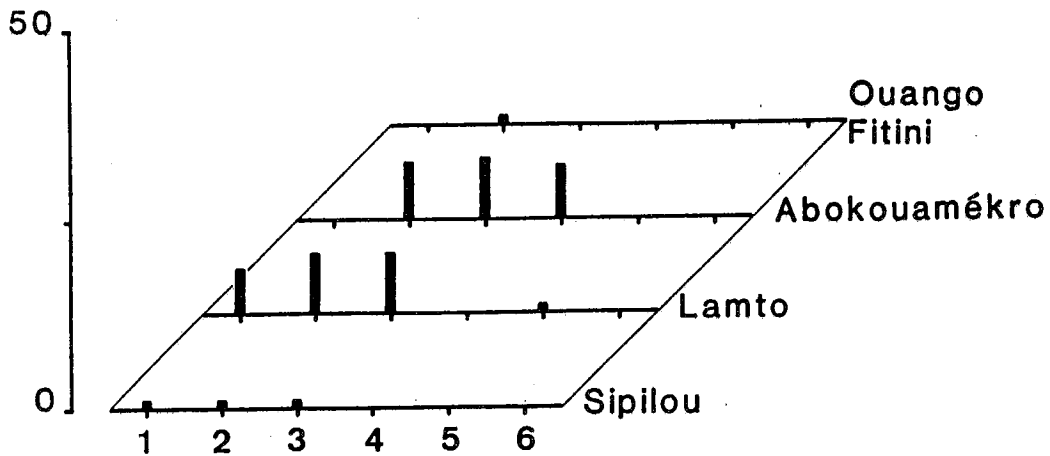


Fig. 57. *Onthophagus lamtoensis* : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel dans quatre stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : nombre d'exemplaires).

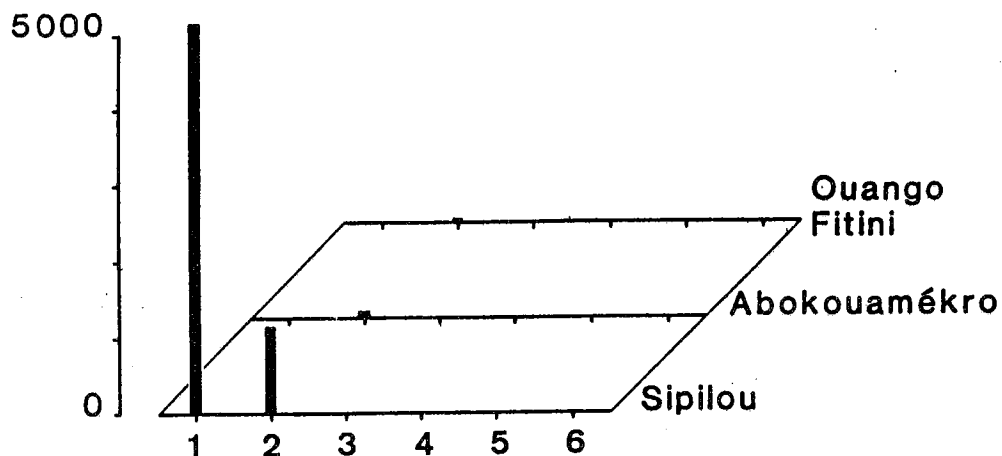


Fig. 58. *Onthophagus reticulatus* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans trois stations de savane (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

constitué d'un assemblage d'espèces différentes, dont la taxonomie et la répartition sont encore à étudier. Ceci nous a été confirmé par notre collègue M. Zunino (comm. pers.). Il n'y a toutefois, semble-t-il, qu'une seule de ces espèces dans la dition.

Onthophagus juvencus Klug 1835

Cette espèce des savanes guinéennes est surtout abondante à Abokouamékro. Elle se trouve de préférence dans la bouse de vache, et on la rencontre souvent dans les réserves des grands Coprini, notamment de Copris interioris. Il s'agirait donc d'un cleptoparasite. Sa courbe d'abondance bimestrielle (fig. 56) montre un pic net aux 4e-5e bimestres. Il correspond au second pic de Copris interioris (fig. 23). A Abokouamékro, il est donc possible que la première nidification (au 2e bimestre) de ce Copris soit exploitée par les Pedaria, notamment P. renwarti (fig. 31) et la seconde (au 5e bimestre), par O. juvencus.

L'espèce est signalée du Sénégal au Gabon et à la Tanzanie.

Onthophagus lamtoensis Cambefort n. sp.

Cette espèce, qui semble caractéristique des savanes guinéennes de basse altitude de la dition, a été capturée dans les pièges à excrément humain, ainsi que dans divers cadavres (lézards, serpents, iules). Elle est très rare à la bouse de vache. Dans les deux stations où elle est le plus abondante, Lamto et Abokouamékro, sa période d'apparition est de longueur équivalente, mais décalée d'environ un bimestre, sans doute en rapport avec la pluviosité (fig. 57). Elle est nettement plus rare à Sipilou, station probablement trop humide, et à Ouango Fitini, où le sol et le climat pourraient tous deux lui déplaire.

Cette espèce doit à des exigences écologiques sans doute assez strictes une aire de répartition étroite, dans les savanes guinéennes. Malgré son abondance relative (30e rang numérique et 35e par la biomasse de nos Scarabaeidae savaniques), elle était restée inédite jusqu'à ce jour.

Onthophagus latigibber d'Orbigny 1902

Onthophagus trinominatus Gpidanich 1926

Ces deux espèces ne sont pas coprophages, même si la première est parfois attirée dans les pièges à excrément humain. Elles sont spécialisées dans l'exploitation des cadavres d'iules, comme O. imbellis et iulicola vus précédemment. Mais elles sont plus grandes, et, notamment latigibber, beaucoup plus abondantes. Cette dernière est répandue dans toutes les savanes de la région et pénètre même dans les clairières, en forêt de Taï. On ne la rencontre toutefois jamais en sous-bois, où une espèce voisine la remplace (O. bartosi : cf. infra). Un gros iule, fraîchement mort, peut attirer jusqu'à une douzaine d'individus de O. latigibber, qui le découpent, le vident et l'enfouissent en une nuit, notamment aux 2^e et 3^e bimestres, où l'espèce est la plus abondante.

On a rencontré avec elle O. trinominatus, qui a la même biologie, à Sipilou, Ouango Fitini et Pabré (il s'agit là d'un autre exemple de répartition sautant de Sipilou à Ouango Fitini). Ces espèces, ainsi que O. bartosi, font partie d'un groupe bien distinct, au moins de rang subgénérique, dont toutes les espèces semblent avoir la même biologie, en Afrique tropicale.

O. latigibber et O. trinominatus sont répandues en Afrique occidentale.

Onthophagus lemagneni d'Orbigny 1902

Onthophagus lobi Cambefort n. sp.

Ces deux espèces peu communes semblent préférer la bouse de vache, notamment la première. Elles ne sont connues que de Côte d'Ivoire.

Onthophagus mankonoensis Balthasar 1966

Onthophagus mocquerysi d'Orbigny 1902

Onthophagus naevius d'Orbigny 1913

Onthophagus picatus d'Orbigny 1902

Ces quatre espèces "satellites" sont attirées par les pièges à excrément humain mais semblent en fait, comme beaucoup d'autres, exploiter les petits excréments les plus divers.

— Les deux premières sont connues d'Afrique occidentale. O. naevius est connu du Ghana et du Zaïre. O. picatus a une vaste répartition, du Sénégal au Kenya.

Onthophagus mediofuscatus d'Orbigny 1908

Onthophagus mucronifer d'Orbigny 1905

Contrairement aux quatre précédentes, ces deux espèces paraissent préférer les excréments d'herbivores. La première n'a été trouvée qu'à Kakpin, et sa répartition pourrait dépendre de celle de l'éléphant. La seconde exploite en outre les bouses de vache et de buffle.

Toutes deux sont connues de la Guinée au Centrafrique.

Onthophagus reticulatus d'Orbigny 1902

Cette espèce a une répartition assez semblable à celle d'O. cornifrons. Très abondante, comme ce dernier, à Sipilou, au début de l'année (fig. 58), elle est plus ou moins rare dans nos autres stations. Toutefois, elle ne se trouve pas à Pabré. Du fait de son abondance à Sipilou, cette espèce occupe le 28e rang numérique et le 29e par la biomasse des Scarabaeidae savaniques. En dehors de cette station, son rôle doit toutefois être faible.

Elle est connue du Sénégal au Zaïre.

Onthophagus rougonorum Cambefort n. sp.

Onthophagus rubricatus d'Orbigny 1902

Deux espèces "satellites", la première trouvée seulement à Ouango Fitini, en savane et en forêt sèche ; la seconde, à Sipilou et à Ouango Fitini (autre exemple de cette répartition singulière). Elles ont été capturées dans des pièges à excrément humain ainsi que des cadavres (iules, lézards). La seconde a été trouvée aussi dans des champignons.

En dehors de la dition, O. rougonorum est décrit du Niger et O. rubricatus connu d'Ethiopie (déjà signalé de Côte d'Ivoire par Balthasar, 1969).

Onthophagus rufostillans d'Orbigny 1907

Cette espèce est assez répandue dans nos savanes guinéennes et guinéo-soudaniennes. Elle y est attirée par les pièges à excrément humain et par divers cadavres, notamment de Bitis. Comme pour O. altidor-

sis (cf. supra), cette espèce est plus commune à Lamto (fig. 59), station presque dépourvue de grands mammifères, qui pourraient donc favoriser ailleurs les espèces qui lui font concurrence.

O. rufostillans occupe le 33e rang en biomasse et le 44e numérique de nos espèces de savane. Elle est connue du Togo et du nord du Zaïre.

Onthophagus sanguinolentus d'Orbigny 1908

Onthophagus semivirescens d'Orbigny 1902

Onthophagus tripartitus d'Orbigny 1902

Onthophagus variegatus (Fabricius 1798)

Onthophagus vultuosus d'Orbigny 1902

Ces cinq espèces sont plus ou moins répandues. Elles sont attirées par les pièges à excrément humain, ainsi que divers cadavres pour les 2e, 3e et 5e. O. variegatus est connu de presque toute l'Afrique, mais, comme O. bituberculatus, également très répandu (cf. supra), peu remarquable dans la dition. Les autres sont signalés d'Afrique occidentale.

Onthophagus sellatulus d'Orbigny 1902

Cette espèce n'a été trouvée qu'à Ouango Fitini, en savane mais surtout en forêt dense sèche. On la traite pourtant avec celles de savane. En effet, il nous paraît que les espèces réellement forestières ne sortent virtuellement jamais de ce milieu. Au contraire, O. sellatulus n'est pas rare en savane, dans les pièges à excrément humain mais surtout la bouse de vache. C'est une espèce qui préfère en somme la savane très arborée.

Elle est signalée seulement d'Afrique occidentale.

Onthophagus subulifer d'Orbigny 1908

Onthophagus ulula Balthasar 1966

Ces deux espèces fréquentent de préférence les bouses de bovins et le crottin d'éléphant. En outre, la seconde a été rencontrée, quelquefois, dans des pièges à excrément humain. O. subulifer n'a été trouvé qu'à Sipilou et à Kakpin. O. ulula est surtout commun dans ces deux stations, ainsi qu'à Ouango Fitini.

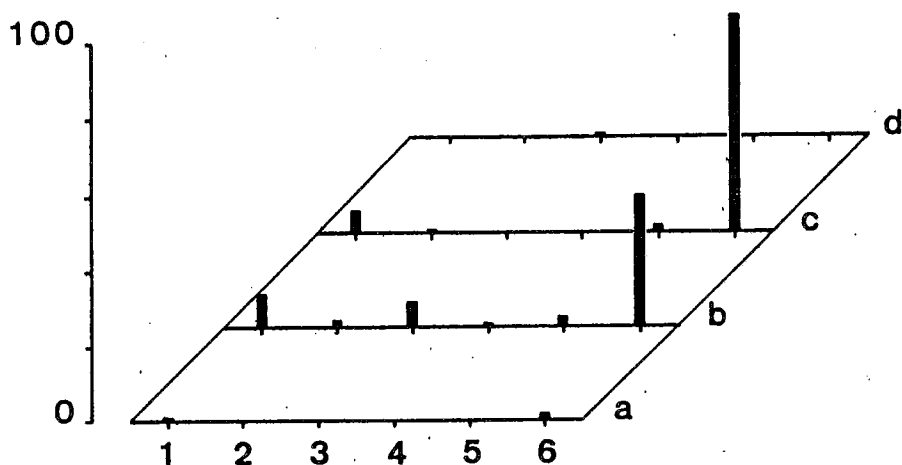


Fig. 60. *Onthophagus* de forêt (a : *O. ahenomicans* ; b : *O. kouassii* ; c : *O. lamtoi* ; d : *O. raffrayi*) : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel à Lamto (abscisses : bimestres ; ordonnées : nombre d'exemplaires).

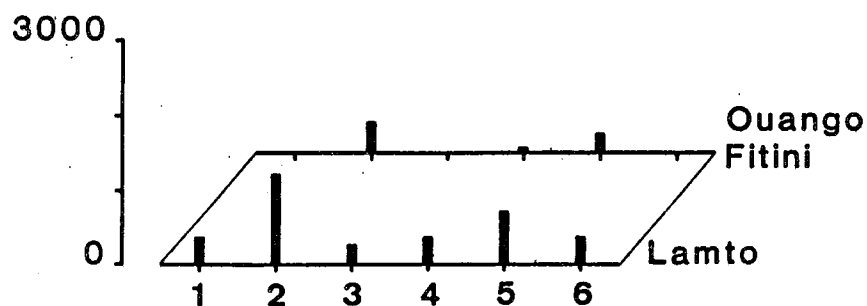


Fig. 61. *Onthophagus bandamai* : évolution annuelle de la biomasse moyenne bimestrielle dans deux stations de forêt (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse en mg).

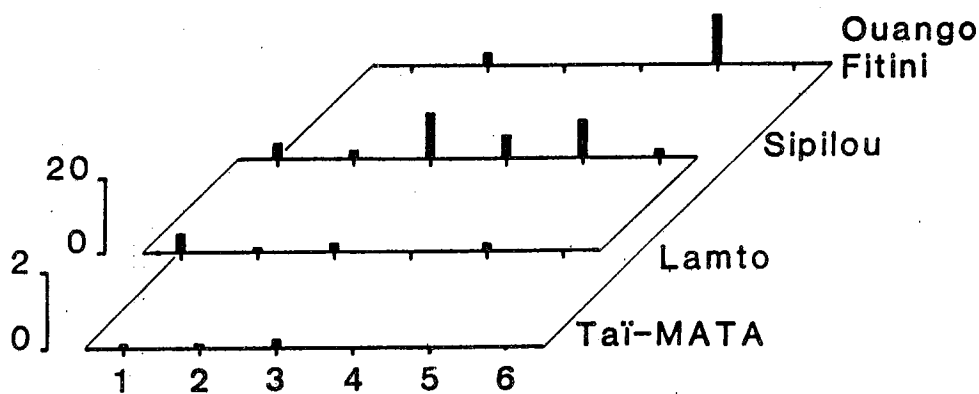


Fig. 62. *Onthophagus feai* : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel dans quatre stations de forêt (abscisses : bimestres ; ordonnées : nombre d'exemplaires, avec une échelle commune aux stations extrêmes et une autre, commune aux stations moyennes).

Le rôle de ces deux espèces est sans doute faible, même si ulula occupe le 39e rang numérique de nos Scarabaeidae savanicoles.

Elles ne sont connues que d'Afrique occidentale.

Onthophagus vinctus Erichson 1843

Cette espèce assez répandue est attirée par les pièges à excrément humain, les bouses de bovins et le crottin d'éléphant. Son absence de Sipilou et son abondance maximum à Pabré indiquent des tendances xérophiles. En outre, on peut observer, à Abokouamékro par exemple, qu'elle préfère, comme Onitis alexis (cf. supra), les endroits dégradés. Comme ce dernier, elle fait partie du contingent d'espèces caractéristiques de ce genre de biotopes.

Son rôle n'est pas très important. Elle occupe toutefois le 27e rang numérique et le 57e rang en biomasse de nos Scarabaeidae savanicoles.

On l'a signalée de toute l'Afrique, du Sénégal au Cap.

3°) Onthophagus diurnes de forêt

On en a trouvé 21 espèces dans la dition (tableau XXVII)

Onthophagus ahenomicans d'Orbigny 1902

Onthophagus kouassii Cambefort n. sp.

Onthophagus lamtoi Cambefort 1980

Onthophagus raffrayi Harold 1886

Ces quatre espèces n'ont été rencontrées qu'à Lamto, la 2e et la 3e n'étant même connues que de cette localité, où elle ne sont pourtant pas rares, surtout au 6e bimestre (fig. 60). On les y a capturées dans des pièges à excrément humain. O. lamtoi se trouve parfois sur les feuilles des plantes basses.

O. ahenomicans est signalé de Guinée, Côte d'Ivoire et Cameroun ; O. raffrayi, du centre et de l'est de l'Afrique, et semble nouveau pour l'ouest du continent.

Onthophagus androgynus d'Orbigny 1905

Onthophagus hilaridis Cambefort n. sp.

Onthophagus infaustus Cambefort n. sp.

Onthophagus taiensis Cambefort n. sp.

Onthophagus vesanus Balthasar 1967

Cinq espèces rencontrées seulement à Taï-MATA. La première n'a été trouvée que dans le crottin de céphalophe. La dernière est très caractéristique du crottin d'éléphant, où on la trouve presque à coup sûr. Elle se rencontre plus rarement dans celui de céphalophe. Les autres espèces ont été capturées dans des pièges à excrément humain, où elles sont rares. O. infaustus se tient parfois sur les feuilles des plantes basses.

O. androgynus était connu de Guinée ; O. vesanus, du Congo, est nouveau pour l'Afrique occidentale.

Onthophagus atronitidus d'Orbigny 1902

Cette espèce a été trouvée à Taï-MATA et à Sipilou, surtout dans les pièges à excrément humain, mais aussi le crottin d'éléphant et celui de céphalophe.

Elle était signalée du Libéria et du Cameroun.

Onthophagus bandamai Cambefort n. sp.

Cette espèce n'a été trouvée qu'à Lamto et Ouango Fitini. Elle est donc caractéristique de nos stations de forêt mésophile et xérophile. Elle semble y jouer un rôle assez important. En effet, elle occupe le 2e rang numérique et le 4e par la biomasse des Scarabaeidae forestiers. Dans ses deux stations, elle est attirée par les pièges à excrément humain et divers cadavres (serpents, poissons, iules). Ses courbes d'abondance bimestrielle (fig. 61) sont remarquablement parallèles, malgré les différences de pluviosité, l'espèce présentant un pic principal au 2e bimestre et un secondaire au 5e.

Onthophagus densipilis d'Orbigny 1902

Onthophagus denticulatus d'Orbigny 1902

Ces deux espèces ont été trouvées à Taï-MATA, Sipilou et Lamto, dans les pièges à excrément humain et le crottin de céphalophe.

La première était signalée de la Côte d'Ivoire au Zaïre ; la seconde, du Cameroun au Kénya. Elle est donc nouvelle pour l'Afrique occidentale.

Onthophagus feai d'Orbigny 1905

Cette espèce est la seule du genre à avoir été trouvée dans nos quatre stations de forêt. On l'a également rencontrée, à Lamto et Abokouamékro, en savane ligneuse. Elle est attirée par les pièges à excrément humain, ainsi que divers cadavres (serpents, poissons). C'est en forêt de Lamto qu'elle est la plus abondante, puis à Sipilou, alors qu'elle est rare aux deux stations extrêmes, Ouango Fitini et surtout Taï-MATA (fig. 62). Elle préférerait donc les forêts mésophiles, comme O. bandamai, mais son amplitude (sa "valence") écologique lui permettrait de se trouver dans toutes les forêts de la diton, où elle occupe le 19e rang par la biomasse et le 12e rang numérique des Scarabaeidae.

Elle est signalée de la Guinée à la Centrafrique.

Onthophagus gravoti d'Orbigny 1908

Onthophagus hilaris d'Orbigny 1905

Onthophagus laeviceps d'Orbigny 1902

Onthophagus misellus d'Orbigny 1907

Ces quatre espèces sont inégalement réparties. On les capture dans les pièges à excrément humain, ainsi que le crottin d'éléphant, celui de céphalophe et divers autres déjections pour la 2e et la 3e. Ces deux dernières espèces se rencontrent aussi parfois sur les feuilles des plantes basses. O. laeviceps est le plus abondant, occupant le 16e rang par biomasse et le 5e numérique des espèces de forêt.

Cette dernière espèce est connue de la Guinée à l'Ouganda et à l'Angola. O. hilaris et misellus ne le sont que d'Afrique occidentale. Quant à O. gravoti, signalé du Congo et du Gabon, il est nouveau pour cette partie du continent.

Onthophagus miles d'Orbigny 1905

Cette espèce est la seule qui ait été trouvée seulement en forêt xérophile de Ouango Fitini. On l'a capturée aux 2e et 6e bimestres,

dans des pièges à excrément humain.

Elle n'est connue que d'Afrique occidentale.

Onthophagus rectorispauliani Cambefort 1980

Seule espèce diurne et forestière du genre qui ait une préférence marquée pour les cadavres, de vertébrés (poissons, reptiles) et d'invertébrés (iules, gros insectes). En outre, on l'a, très rarement, capturée aux pièges à excrément humain. Elle occupe apparemment les forêts hygrophiles et mésophiles de la diton.

Onthophagus semiviridis d'Orbigny 1904

Espèce ubiquiste, la plus grosse des espèces forestières diurnes, dans le genre. On l'a capturée dans les forêts hygrophiles et mésophiles, dans les pièges à excrément humain, le crottin d'éléphant et divers cadavres (poissons, iules). Elle occupe le 19e rang numérique et le 23e par la biomasse des Scarabaeidae forestiers.

Elle n'est connue que d'Afrique occidentale.

4°) Onthophagus nocturnes de forêt

On en a trouvé 24 espèces (tableau XXVIII).

Onthophagus anogeissi Cambefort n. sp.

Cette espèce n'a été rencontrée qu'en forêt xérophile de Ouango Fitini, au 2e bimestre, dans des pièges à excrément humain.

Onthophagus bartosi Balthasar 1966

On a rencontré cette espèce en forêts hygrophile et mésophile, exclusivement dans des cadavres d'iules. Sans être très abondante, elle y est très constante et manque rarement. Elle fait partie du même groupe taxonomique qu'O. latigibber et trinominatus (cf. supra).

Elle n'est connue que d'Afrique occidentale.

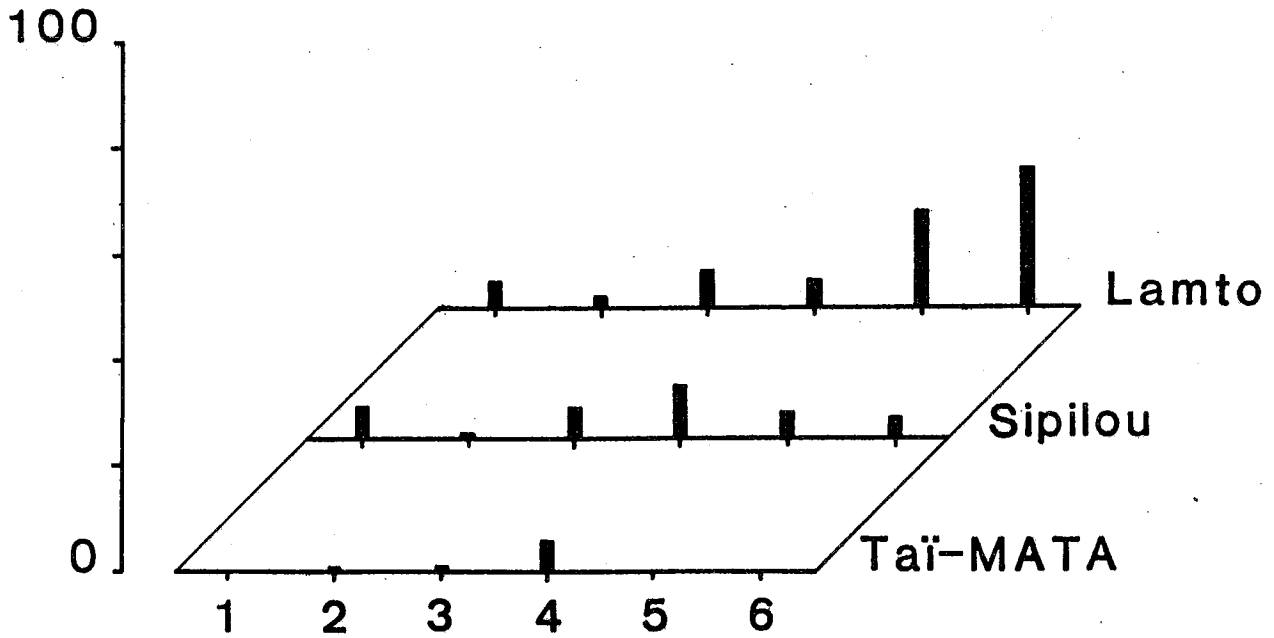


Fig. 63. *Onthophagus denudatus* : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel dans trois stations de forêt (abscisses : bimestres ; ordonnées : nombre d'exemplaires).

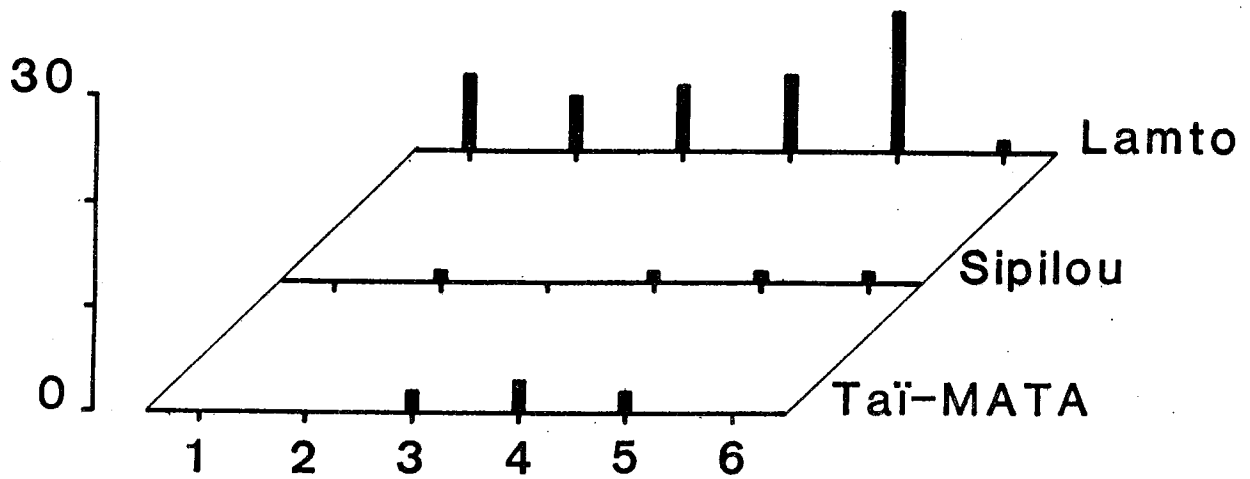


Fig. 63 bis. *Onthophagus liberianus* : évolution annuelle de l'effectif moyen bimestriel dans trois stations de forêt (abscisses : bimestres ; ordonnées : nombre d'exemplaires).

Onthophagus cephalophi Cambefort n. sp.

Onthophagus depilis d'Orbigny 1902

Ces deux espèces n'ont été trouvées qu'en forêt de Taï-MATA. Elles y exploitent principalement le crottin de céphalophe. La seconde est plus éclectique : on l'a trouvée aussi dans des pièges à excrément humain, ainsi que des bouses de buffle et diverses déjections indéterminées (chimpanzé ? ; genette ?).

Cette dernière n'était connue que du Cameroun au Zaïre et est donc nouvelle pour l'Afrique occidentale.

Onthophagus curvifrons d'Orbigny

Onthophagus ieti Cambefort n. sp.

Deux espèces rencontrées également à Taï-MATA, dans le crottin d'éléphant. La première a aussi été capturée dans des pièges à excrément humain.

Elles ne sont connues que d'Afrique occidentale.

Onthophagus denudatus d'Orbigny 1902

Espèce des forêts hygrophiles et mésophiles, capturée dans les pièges à excrément humain et le crottin d'éléphant. Ses courbes de biomasse bimestrielle varient beaucoup suivant ses stations (fig. 63). Elle occupe le 3e rang numérique et le 12e par biomasse de nos Scarabaeidae forestiers. Son rôle n'est donc sans doute pas négligeable.

Signalée de la Guinée au Gabon.

Onthophagus deplanatus Van Lansberge 1883

Onthophagus foulliouxi Cambefort 1971

Espèces rencontrées à Taï-MATA, dans des pièges à excrément humain. La première a aussi été trouvée sur les feuilles de plantes basses ; la seconde, dans des cadavres, d'iules notamment.

O. deplanatus est signalé du Liberia et du Cameroun ;
O. foulliouxi de Guinée.

Onthophagus fuscatus d'Orbigny 1908

Cette espèce a été trouvée à Taï-MATA et à Sipilou. Elle est assez éclectique et est attirée par les pièges à excrément humain, le crottin d'éléphant et les cadavres d'iules.

Nouvelle pour l'Afrique occidentale.

Onthophagus fuscidorsis d'Orbigny 1902

Espèce capturée seulement à Taï-MATA, dans les pièges à excrément humain et le crottin d'éléphant.

Elle est signalée du Cameroun à l'Afrique orientale.

Onthophagus kindianus Frey 1953Onthophagus liberianus Van Lansberge 1883

Espèces des forêts hygrophiles et mésophiles, assez répandues, surtout la seconde (fig. 63 bis). Elles sont attirées par les pièges à excrément humain. On rencontre en outre la seconde dans les cadavres, d'iules notamment, et dans diverses déjections (genette ?). Ces espèces occupent respectivement les 16e et 8e rangs numériques, ainsi que les 21e et 8e par la biomasse des Scarabaeidae forestiers. Elles doivent donc jouer un rôle non négligeable, surtout la seconde.

Elles sont signalées d'Afrique occidentale. En outre, O. liberianus est cité du massif forestier central : Cameroun, Congo, Gabon, mais il pourrait s'agir là d'une autre espèce.

Onthophagus laminosus d'Orbigny 1905Onthophagus pleurogonus d'Orbigny 1913

Ces deux espèces n'ont été trouvées qu'à Taï-MATA et à Lamto, dans des pièges à excrément humain.

Signalées seulement du Cameroun et du Congo, elles sont toutes deux nouvelles pour l'Afrique occidentale.

Onthophagus matae Cambefort n. sp.Onthophagus natronis Cambefort n. sp.

Onthophagus parcepilosus Balthasar 1966

Ces trois espèces ont été trouvées dans des pièges à excrément humain, la première à Taï-MATA, la 2e à Lamto et la 3e à Sipilou et Lamto. Elles sont taxonomiquement très voisines et se retrouveront certainement dans le même sous-genre quand Onthophagus aura été démembré.

O. parcepilosus n'est connu que de Côte d'Ivoire.

Onthophagus orthocerus Thomson 1858Onthophagus rufopygus Frey 1957

Deux espèces trouvées seulement à Taï-MATA, dans des pièges à excrément humain, des déjections diverses (genette ?), ainsi que des cadavres (iules) pour la première. La seconde est plus abondante : elle occupe le 15e rang par le nombre et le 18e par la biomasse de nos Scarabaeidae forestiers.

La première est signalée du Cameroun à l'Ouganda, et donc nouvelle pour l'Afrique occidentale ; la seconde n'était connue que de Guinée.

Onthophagus sipilouensis Cambefort n. sp.

Cette espèce n'a été capturée qu'en forêt mésophile de Sipilou, dans des pièges à excrément humain.

Onthophagus strictestriatus d'Orbigny 1913Onthophagus tenuistriatus d'Orbigny 1905

Ces deux espèces sont très proches taxonomiquement. On a parfois du mal à des distinguer. Elles se rencontrent ensemble, à Taï-MATA, dans les pièges à excrément humain et les crottins d'éléphant. Toutefois, on n'a trouvé que la première dans les crottins de céphalophe et la seconde dans les excréments de genette (?).

O. strictestriatus n'était connu que du Congo et du Gabon et est donc nouveau pour l'Afrique occidentale. O. tenuistriatus n'est connu que de cette partie du continent, à moins qu'il ne soit comme nous pensons, synonyme d'O. escaleraei d'Orbigny 1902, décrit de Guinée espagnole.

Onthophagus synceri Cambefort n. sp.

Espèce rencontrée à Taï-MATA, dans les bouses de buffle, et, plus rarement, les pièges à excrément humain.

Chapitre 5 : Les peuplements de savane

Les 286 espèces qui viennent d'être passées en revue ne se rencontrent pas isolément. Leurs populations sont regroupées en peuplements, avec un groupement intermédiaire : la guilda. Ce concept, précisé récemment, est non seulement commode pour décrire les peuplements, mais aussi correspond à une réalité fonctionnelle (Barbault et Celecia, 1981). Les populations s'articulent dans leurs guildes respectives et ce sont ces dernières qui sont coadaptées dans les peuplements.

Pour les insectes qui nous occupent, et qui seront considérés comme se partageant la même ressource, nous ferons intervenir, dans le même biotope, la préférence nycthémerale et le mode d'acquisition de la ressource. Nous définirons donc les guildes de Scarabaeidae s. str. comme l'ensemble des populations qui, dans une station, se partagent la même ressource (les excréments présents dans la station, les cadavres, etc.), pendant le même demi-nycthémère (le jour ou la nuit), en utilisant des modalités identiques ou similaires (attaque de la masse alimentaire par l'extérieur et fabrication de boulettes, enfouies à une certaine distance ; attaque par l'intérieur et enfouissement sur place ; utilisation des provisions amassées par d'autres). On aura donc, pour chaque demi-nycthémère, trois guildes : celle des "rouleurs" (télécoprides), celle des "fouisseurs" (paracoprides et endocoprides), celle enfin des cleptoparasites.

Dans ce chapitre, nous décrirons les peuplements de Scarabaeidae observés en savane. Dans le suivant, nous décrirons ceux de forêt. L'échantillonnage a été réalisé dans quatre stations de savane pendant toute une année : Sipilou, Lamto, Abokouamékro et Ouango Fitini. C'est à dire qu'on y a effectué des piégeages à l'excrément humain ainsi que des lavages de bouses de vache (sauf à Lamto), à raison d'une série par bimestre durant les six bimestres de l'année. D'après le nombre moyen d'exemplaires capturés par piège, ou par bouse, au cours de chaque bimestre, on peut calculer la biomasse moyenne bimestrielle de chaque espèce par piège et sa biomasse moyenne bimestrielle par bouse. Par convention, nous additionnerons ces deux valeurs pour obtenir la biomasse moyenne bimestrielle de l'espèce. La somme des six valeurs correspondant aux six bimestres représente la biomasse moyenne annuelle de l'espèce. Ce

Tableau XXIX. Guilde des rouleurs diurnes de savane à Sipilou : biomasse moyenne annuelle de chacune des espèces de la guilde (en mg) par piège à excrément humain (EH), par bouse de vache (BV) et somme de ces deux valeurs. La dernière ligne indique les biomasses totales annuelles de la guilde.

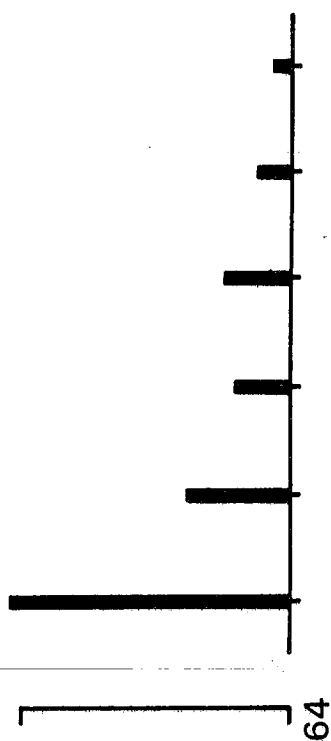
rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<i>Garreta nitens</i>	24032,9	2694,4	26727,3
2	<i>Sisyphus seminulum</i>	11690,7	571,1	12261,8
3	<i>Sisyphus goryi</i>	5716,5	1672,3	7388,8
4	<i>Gymnopleurus coerulescens</i>	5821,1		5821,1
5	<i>Allogymnopleurus umbrinus</i>	434	1008	1442
6	<i>Neosisyphus paschalidisae</i>		489,3	489,3
7	<i>Sisyphus costatus</i>	405,9	13,9	419,8
8	<i>Neosisyphus gladiator</i>		310	310
9	<i>Neosisyphus armatus</i>	34,3	181	215,3
	Σ	48135,4	6940	55075,4

Tableau XXXI. Guilde des cleptoparasites diurnes de savane à Sipilou (même légende que le tableau XXIX).

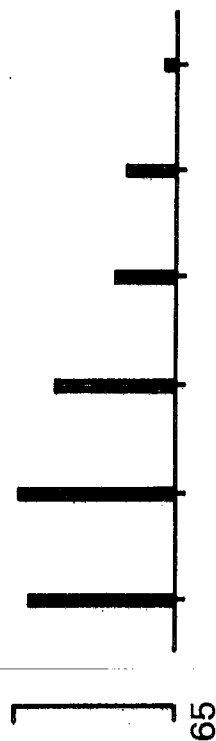
rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<i>Cleptocaccobius uniseriis</i>	216,1	15,9	232
2	<i>Cleptocaccobius convexifrons</i>	44,9	21,8	66,7
3	<i>Cleptocaccobius signaticollis</i>	28,4	1,1	29,5
4	<i>Cleptocaccobius balthasarianus</i>	2,5		2,5
	Σ	291,9	38,8	330,7

Tableau XXXIII. Guilde des cleptoparasites nocturnes à Sipilou (même légende que le tableau XXIX).

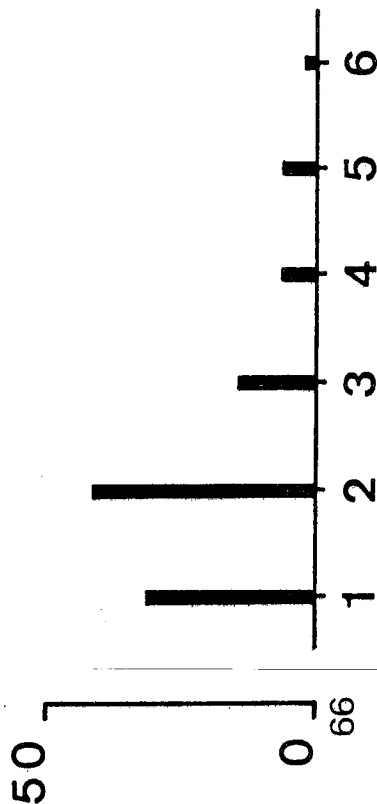
rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<i>Pedaria criberrima</i>	854,7		854,7
2	<i>Onthophagus juvencus</i>	27	107,9	134,9
3	<i>Pedaria fernandezi</i>		72,6	72,6
4	<i>Pedaria decorsei</i>	16,5		16,5
5	<i>Pedaria durandi</i>		3,3	3,3
	Σ	898,2	183,8	1082



64



65



66

Fig. 64. Savane de Sipilou : évolution annuelle de la biomasse bimestrielle de la guilde des rouleurs diurnes (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse moyenne totale en fréquence centésimale).

Fig. 65. Id. : guilde des fouisseurs diurnes (id.).

Fig. 66. Id. : guilde des fouisseurs nocturnes (id.).

sont ces valeurs de biomasses moyennes annuelles, par piège à excrément humain, par bouse (sauf à Lamto), ainsi que la somme des deux, qui figurent sur les tableaux XXIX à LXIV. Enfin, la somme des biomasses de chaque espèce représente la biomasse de la guildes qu'elles constituent et cette biomasse de la guildes peut être également calculée par bimestre et par an. Ce sont ces valeurs qui permettent d'établir les courbes annuelles de variation de la biomasse, pour chacune des guildes étudiées. En fait, pour que toutes ces courbes soient comparables, on utilisera les fréquences centésimales comme échelle des ordonnées sur les figures 64 à 90.

Trois autres stations ont fait l'objet d'échantillonnages partiels : La Marahoué, Kakpin et Pabré. Elles ne seront pas décrites en détail ici mais utilisées au chapitre 8, à titre comparatif.

5.1. Sipilou

Cette localité a été décrite plus haut (p.11). Nous n'en considérons dans ce chapitre que les peuplements de savane.

1°) Sous-peuplement diurne

- Guildes des rouleurs (tableau XXIX).

Elle comprend 9 espèces, dont les 4 plus abondantes (44,4 %) représentent près de 95 % de sa biomasse totale annuelle. Il s'agit de Garreta nitens, un peu plus fréquent dans la bouse de vache que dans les pièges à excrément humain ; de Sisyphus seminulum qui, lui, est 20 fois plus fréquent dans les pièges à excrément humain que dans la bouse ; ensuite de Sisyphus goryi, trois fois plus abondant aux pièges qu'à la bouse ; enfin de Gymnopleurus coerulescens, qui ne se trouve que dans les pièges à excrément humain.

La courbe des fréquences bimestrielles de cette guildes (fig. 64) montre un pic net au 1er bimestre (plus de 50 % de la biomasse annuelle), avec une décroissance régulière tout le reste de l'année.

La biomasse totale annuelle de la guildes est de 55,08 g (87,4 % aux pièges à excrément humain) pour 2 142 individus (poids moyen d'un rouleur diurne : 25,7 mg).

Tableau XXX. Guilde des fouisseurs diurnes de savane à Sipilou
(même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<i>Onthophagus rufonotatus</i>	14351,5	66,8	14418,3
2	<i>Onthophagus bidens</i>	4385,5	52,5	4438
3	<i>Proagoderus auratus</i>	3988,7	42,7	4031,4
4	<i>Tiniocellus spinipes</i>	2330,3	316,7	2647
5	<i>Onthophagus flaviclava</i>	1776,5	11,2	1787,7
6	<i>Liatongus fulvostriatus</i>		1322	1322
7	<i>Caccobius auberti</i>	861,5	442,3	1303,8
8	<i>Euoniticellus intermedius</i>		622	622
9	<i>Onthophagus mucronatus</i>	487,3	1,1	488,4
10	<i>Onthophagus lutaticollis</i>	39,9	176,5	216,4
11	<i>Onthophagus fiiniensis</i>	188,8	0,7	189,5
12	<i>Onthophagus longipilis</i>	184,1		184,1
13	<i>Onthophagus cupreus</i>	178,8		178,8
14	<i>Onthophagus grandifrons</i>	130,1		130,1
15	<i>Onthophagus reticuliger</i>	86,3	1,4	87,7
16	<i>Euoniticellus parvus</i>	1	61,9	62,9
17	<i>Cyptochirus distinctus</i>		29	29
18	<i>Oniticellus planatus</i>		23,4	23,4
19	<i>Drepanocerus abyssinicus</i>		20	20
20	<i>Onthophagus atridorsis</i>	15,9		15,9
21	<i>Drepanocerus marshalli</i>	14,1	1,8	15,9
22	<i>Caccobius mirabilepunctatus</i>	11,9		11,9
23	<i>Onthophagus fumatus</i>		8,4	8,4
24	<i>Onthophagus bidentiger</i>	4		4
25	<i>Onthophagus cribellum</i>	3,6		3,6
26	<i>Onthophagus borassi</i>	3,3		3,3
27	<i>Onthophagus marginifer</i>	3,2		3,2
28	<i>Onthophagus imbellis</i>	2,9		2,9
29	<i>Drepanocerus caelatus</i>	0,8	0,8	1,6
30	<i>Drepanocerus laticollis</i>		0,8	0,8
Σ		29050	3202	32252

Tableau XXXII. Guilde des fouisseurs nocturnes de savane à Sipilou
(même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<i>Catharsius sesostris</i>	36940,2	509,1	37449,3
2	<i>Copris interioris</i>	109,5	11607	11716,5
3	<i>Onthophagus gazella</i>	1597,1	9595,7	11192,8
4	<i>Onthophagus cornifrons</i>	8408,4	121,8	8530,2
5	<i>Onthophagus reticulatus</i>	6301,8		6301,8
6	<i>Helicocpris myrmidon</i>		1077	1077
7	<i>Milichus apicalis</i>	119,3	847,5	966,8
8	<i>Onitis reichei</i>		863,5	863,5
9	<i>Onitis cupreus</i>	370,7		370,7
10	<i>Diastellopalpus lamellicollis</i>	250	100	350
11	<i>Copris carmelita</i>	324,8		324,8
12	<i>Litocopris punctiventris</i>		311,7	311,7
13	<i>Onthophagus ulula</i>	197,1	56,9	254
14	<i>Milichus serratus</i>		218,1	218,1
15	<i>Onitis alexis</i>		150	150
16	<i>Onthophagus lamtoensis</i>	148,9		148,9
17	<i>Onthophagus tripartitus</i>	116,7		116,7
18	<i>Copris orion</i>		108	108
19	<i>Onthophagus altidorsis</i>	105,1		105,1
20	<i>Onthophagus lobi</i>	6,5	36	42,5
21	<i>Onthophagus subulifer</i>		42	42
22	<i>Onthophagus rufostillans</i>	38,7		38,7
23	<i>Onthophagus flexicornis</i>	31,3		31,3
24	<i>Onthophagus mocusyysi</i>	30,8		30,8
25	<i>Onthophagus picatus</i>	18,7		18,7
26	<i>Onthophagus mankoensis</i>	16,1		16,1
27	<i>Onthophagus semivirescens</i>	12,3		12,3
28	<i>Onthophagus lamizanae</i>	10		10
29	<i>Onthophagus latigibber</i>	9,9		9,9
30	<i>Metacatharsius abortivus</i>	4,5		4,5
31	<i>Caccobius pentagonus</i>	1,7	2,5	4,2
32	<i>Caccobius cavatus</i>		1,4	1,4
Σ		55170,1	25648,2	80818,3

- Guilde des fousseurs (tableau XXX).

Elle comprend 30 espèces. Les 7 plus abondantes (22,3 %) représentent près de 93 % de sa biomasse totale annuelle. On trouve d'abord Onthophagus rufonotatus, très dominant puisqu'il représente près de 45 % de la biomasse. Il est suivi d'O. bidens et de Proagoderus auratus qui, comme lui, se trouvent essentiellement dans les pièges à excrément humain. Puis vient Tiniocellus spinipes, relativement un peu plus abondant à la bouse de vache, ensuite, O. flaviclava, puis Liatongus fulvostriatus, qui ne se trouve que dans les bouses de vache, et Caccobius auberti.

La courbe des fréquences bimestrielles de cette guilde (fig. 65) montre un pic assez peu marqué au 2^e bimestre. Sa biomasse totale annuelle est de 32,3 g (90,1 % aux pièges à excrément humain) pour 1 209 individus (poids moyen d'un fousseur diurne : 26,7 mg).

- Guilde des cleptoparasites (tableau XXXI).

Elle comprend 4 espèces, appartenant toutes au genre Cleptocaccobius. La courbe de fréquence bimestrielle de cette guilde suit étroitement celle des rouleurs diurnes. Sa biomasse totale annuelle est de 0,33 g.

2°) Sous-peuplement nocturne

- Guilde des rouleurs.

Elle est réduite au seul Gymnopleurus profanus, qui ne se trouve que dans les pièges à excrément humain, au début de l'année. Sa biomasse annuelle est de 0,17 g.

- Guilde des fousseurs (tableau XXXII).

Elle comprend 32 espèces, dont les 5 dominantes (15,6 %) représentent 93 % de sa biomasse totale. Ce sont Catharsius sesostris, surtout abondant dans les pièges à excrément humain ; puis Copris interioris et Onthophagus gazella, le premier 10 fois et l'autre 6 fois plus abondants à la bouse de vache que dans les pièges à excrément humain ; enfin, O. cornifrons et reticulatus, surtout abondants aux pièges à excrément humain.

Tableau XXXIV. Guilde des rouleurs diurnes de savane à Lamto
(même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH
1	<i>Sisyphus biarmatus</i>	10612,1
2	<i>Gymnopleurus coerulescens</i>	10311,8
3	<i>Sisyphus seminulum</i>	7122,2
4	<i>Sisyphus goryi</i>	3866,3
5	<i>Sisyphus costatus</i>	2807
6	<i>Neosisyphus armatus</i>	137,2
7	<i>Scarabaeus palemo</i>	81
8	<i>Sisyphus desaegeri</i>	20,3
9	<i>Allogymnopleurus umbrinus</i>	4,5
10	<i>Sisyphus gazanus</i>	3,2
	Σ	34965,7

Tableau XXXVI. Guilde des cleptoparasites diurnes de savane à Lamto
(même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH
1	<i>Cleptocaccobius uniseriatus</i>	483
2	<i>Cleptocaccobius signaticollis</i>	55,3
	Σ	538,3

Tableau XXXVII. Guilde des rouleurs nocturnes de savane à Lamto
(même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH
1	<i>Gymnopleurus profanus</i>	1799,2
2	<i>Anachalcos aurescens</i>	399,8
3	<i>Anachalcos suturalis</i>	51,7
	Σ	2250,7

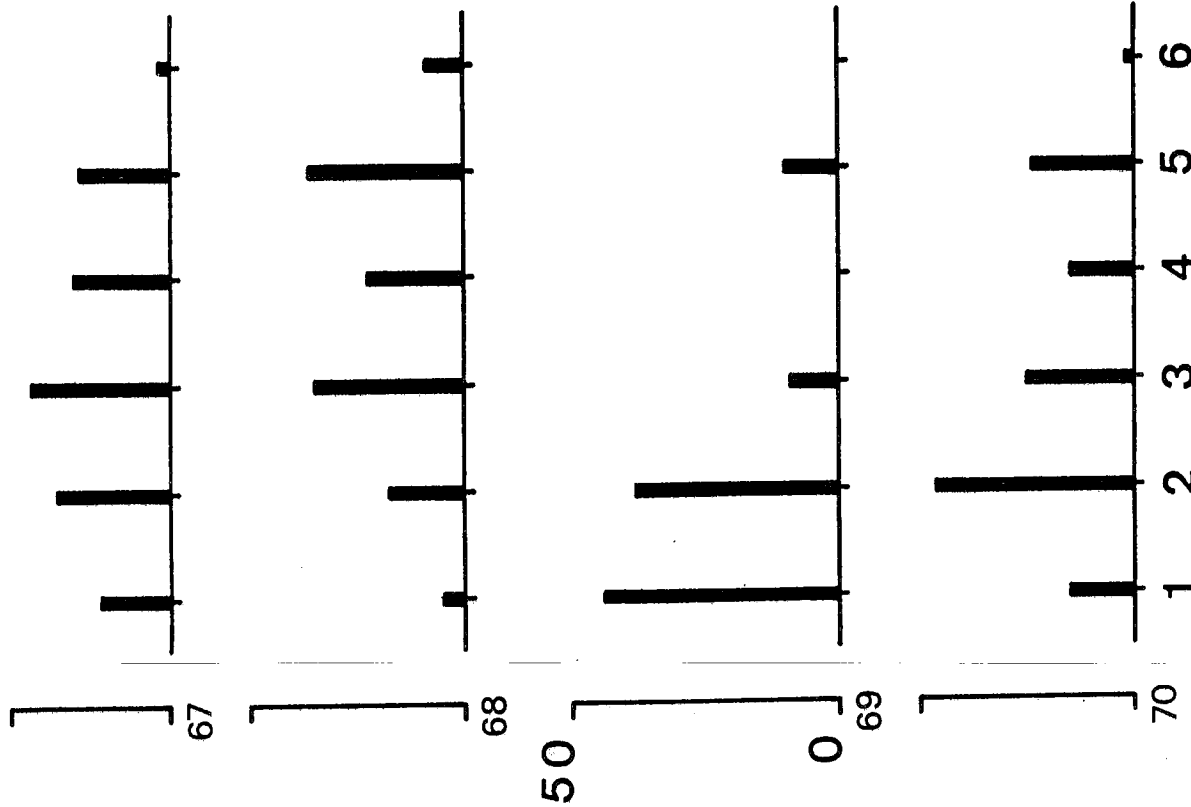


Fig. 67. Savane de Lamto : évolution annuelle de la biomasse bimestrielle de la guilde des rouleurs diurnes (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse moyenne totale en fréquence centésimale).

Fig. 68. Id. : guilde des fouisseurs diurnes (id.).

Fig. 69. Id. : guilde des rouleurs nocturnes (id.).

Fig. 70. Id. : guilde des fouisseurs nocturnes (id.).

La courbe des fréquences bimestrielles de cette guilda montre un pic (plus de 40 % de la biomasse annuelle) au 2e bimestre (fig. 66). Sa biomasse totale annuelle est de 80,8 g (68,3 % aux pièges à excrément humain) pour 820 individus (poids moyen d'un fouisseur nocturne : 98,5 mg).

- Guilda des cleptoparasites (tableau XXXIII)

Elle comprend seulement 5 espèces, dont 4 du genre Pedaria et Onthophagus juvenicus. Sa biomasse totale annuelle est de 1,1 g.

5.2. Lamto

1°) Sous-peuplement diurne

- Guilda des rouleurs (tableau XXXIV).

Elle comprend 10 espèces, dont 4 (40 %), dominantes, représentent 91 % de sa biomasse totale. Ce sont Sisyphus biarmatus et Gymnopleurus coerulescens, presque à égalité de biomasse, suivis de S. seminulum et S. goryi.

La courbe des fréquences bimestrielles montre un pic, assez peu marqué, au 3e bimestre (fig. 67). En somme, la guilda est presque également répartie du 1er au 5e bimestre. Sa biomasse annuelle totale est de 35 g, pour 1 689 individus capturés exclusivement dans des pièges à excrément humain (poids moyen d'un rouleur diurne : 20,7 mg).

- Guilda des fouisseurs (tableau XXXV).

Elle comprend 29 espèces. Les 6 (20,7 %) les plus abondantes représentent 91,7 % de sa biomasse totale annuelle. Il y a d'abord Onthophagus rufonotatus, puis O. mucronatus, suivis de Caccobius ivorensis, Tiniocellus spinipes, Proagoderus colmanti et O. flaviclava.

Sa courbe de fréquences bimestrielles montre deux maximums, aux 3e et 5e bimestres (fig. 68). Sa biomasse totale annuelle est de 9,7 g pour 507 individus (poids moyen d'un fouisseur diurne : 19,2 mg).

- Guilda des cleptoparasites (tableau XXXVI)

Elle ne comprend que 3 espèces : deux Cleptocaccobius et "On-

Tableau XXXV. Guilde des fouisseurs diurnes de savane à Lamto
(même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH
1	<i>Onthophagus rufonotatus</i>	50,2
2	<i>Onthophagus mucronatus</i>	110,2
3	<i>Caccobius ivorensis</i>	90,6
4	<i>Tiniocellus spinipes</i>	84,2
5	<i>Progoderus colmanti</i>	60,6
6	<i>Onthophagus flaviclava</i>	43,3
7	<i>Onthophagus vuattouxi</i>	210,8
8	<i>Caccobius auberti</i>	133,2
9	<i>Onthophagus atridorsis</i>	80,9
10	<i>Onthophagus borassi</i>	74,3
11	<i>Onthophagus bidens</i>	70
12	<i>Drepanocerus laticollis</i>	50,4
13	<i>Onthophagus cupreus</i>	31,5
14	<i>Cytochirus distinctus</i>	29
15	<i>Onthophagus baoule</i>	24,7
16	<i>Onthophagus cribellum</i>	21,7
17	<i>Onthophagus savanicola</i>	14,1
18	<i>Drepanocerus caelatus</i>	11,1
19	<i>Caccobius mirabilepunctatus</i>	9,1
20	<i>Onthophagus cyanochlorus</i>	7,8
21	<i>Euoniticellus intermedius</i>	7,6
22	<i>Onthophagus lamottellus</i>	7,6
23	<i>Euoniticellus parvus</i>	6,3
24	<i>Onthophagus sbsulcatus</i>	4,4
25	<i>Onthophagus tersipennis</i>	3,5
26	<i>Onthophagus bidentifrons</i>	3,2
27	<i>Onthophagus loudetiae</i>	2,5
28	<i>Drepanocerus sulciollis</i>	0,8
29	<i>Onthophagus basakata</i>	0,5
30	<i>Onthophagus pullus</i>	0,3
	Σ	9746,2

Tableau XXXVIII. Guilde des fouisseurs nocturnes de savane à Lamto
(même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH
1	<i>Catharsius eteocles</i>	172,5
2	<i>Onthophagus rufostillans</i>	1561,5
3	<i>Onitis cupreus</i>	1343,8
4	<i>Metacatharsius abortivus</i>	1138,6
5	<i>Onthophagus lamtoensis</i>	989,9
6	<i>Onthophagus altidorsis</i>	829,3
7	<i>Onthophagus naevius</i>	236,2
8	<i>Onthophagus fimetarius</i>	230,1
9	<i>Copris coriarius</i>	201,1
10	<i>Copris dracunculus</i>	194,6
11	<i>Onthophagus tripartitus</i>	150,5
12	<i>Onthophagus flexicornis</i>	140,9
13	<i>Catharsius crassicornis</i>	135,4
14	<i>Onthophagus mucronifer</i>	90,2
15	<i>Copris carmelita</i>	60,3
16	<i>Catharsius sesostris</i>	56,6
17	<i>Onthophagus juvenis</i>	49,8
18	<i>Onthophagus vinctus</i>	48,1
19	<i>Onthophagus mocquersi</i>	30,8
20	<i>Euonithophagus carbonarius</i>	27,2
21	<i>Onthophagus semivirescens</i>	24,6
22	<i>Onthophagus gazella</i>	20,7
23	<i>Onthophagus vultuosus</i>	14,6
24	<i>Onthophagus sanguinolentus</i>	13,2
25	<i>Onthophagus picatus</i>	10,7
26	<i>Onthophagus cupreovirens</i>	9,2
27	<i>Onthophagus latigibber</i>	7,2
28	<i>Onthophagus ulula</i>	3
29	<i>Onthophagus variegatus</i>	1,8
30	<i>Caccobius punctatissimus</i>	1,7
31	<i>Onthophagus reticulatus</i>	1,3
32	<i>Milichus apicalis</i>	0,9
	Σ	9348,8

thophagus" tersipennis. On peut mettre en évidence une corrélation entre les deux premiers et Gymnopleurus coerulescens : $r = 0,955$ ($P < 0,005$ avec 4 ddl). Il est donc probable qu'ils ne parasitent que les boulettes de ce dernier.

La biomasse annuelle totale de cette guilda est de 0,54 g.

2°) Sous-peuplement nocturne

- Guilda des rouleurs (tableau XXXVII).

Elle ne comprend que 3 espèces : Gymnopleurus profanus, suivi des deux Anachalcos aurescens et suturalis.

La courbe des fréquences bimestrielles montre un net maximum au 1er bimestre, avec près de 45 % de la biomasse annuelle (fig. 69). La biomasse totale annuelle est de 2,3 g pour 16 exemplaires (poids moyen d'un rouleur nocturne : 140,4 mg).

- Guilda des fouisseurs (tableau XXXVIII).

Elle comprend 32 espèces. Les 10 (31,3 %) dominantes représentent 90,4 % de sa biomasse totale annuelle. Ce sont Catharsius eteocles, Onthophagus rufostillans, Onitis cupreus, etc.

La courbe des fréquences bimestrielles de cette guilda montre deux pics nets, aux 2e et 5e bimestres (fig. 70). Sa biomasse totale annuelle est de 9,3 g pour 206,8 individus (poids moyen d'un fouisseur nocturne : 42,2 mg).

- Guilda des cleptoparasites

Elle est ici presque inexistante.

5.3. Abokouamékro

1°) Sous-peuplement diurne

- Guilda des rouleurs (tableau XXXIX).

Elle comprend 14 espèces. Six d'entre elles (49,9 %) représentent 93 % de sa biomasse totale annuelle. La plus abondante, Gymnopleurus

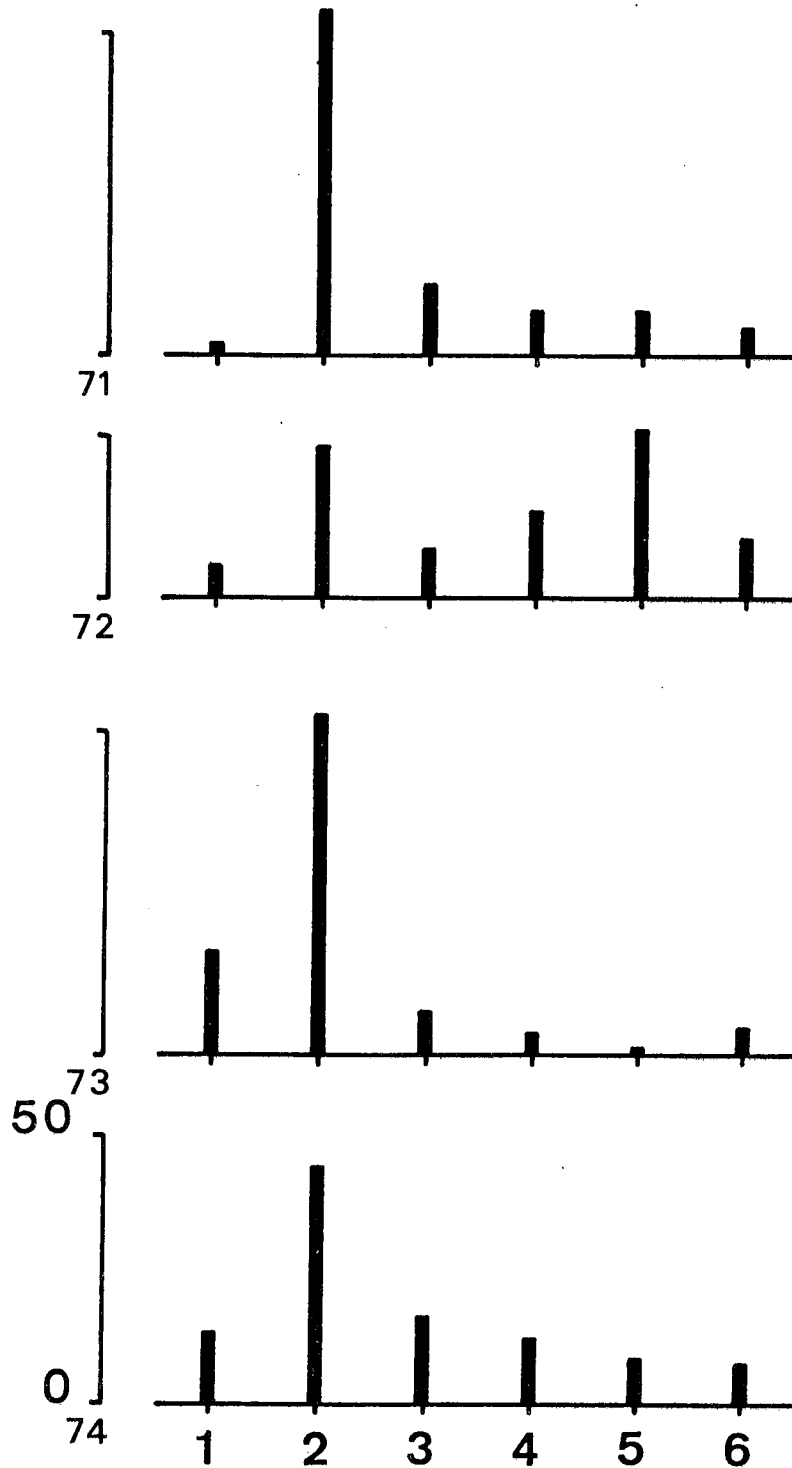


Fig. 71. Savane d'Abokouamékro : évolution annuelle de la biomasse bimestrielle de la guilde des rouleurs diurnes (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse moyenne totale en fréquence centésimale).

Fig. 72. Id. : guilde des fouisseurs diurnes (id.).

Fig. 73. Id. : guilde des rouleurs nocturnes (id.).

Fig. 74. Id. : guilde des fouisseurs nocturnes (id.).

puncticollis, ne se trouvait ni à Sipilou ni à Lamto. La deuxième, Sisyphus goryi, montre ici une attirance pour la bouse de vache qu'elle avait moins à Sipilou. Les 3e et 4e, S. seminulum et G. coerulescens, ont des abondances du même ordre que dans les deux stations précédentes. En revanche, la 5e, Allogymnopleurus umbrinus, presque absente de Lamto, ce qui indique sans doute sa dépendance vis-à-vis de la bouse de vache comme le confirment les chiffres de Sipilou, est ici bien plus abondante dans les pièges à excrément humain. Enfin la 6e espèce, Neosisyphus paschalidisae, est le rouleur le plus fréquent dans les bouses de vache.

La courbe des fréquences bimestrielles de la guilde montre un pic bien marqué (65 % de la biomasse annuelle) au 2e bimestre (fig. 71). Cette biomasse est de 64,6 g (79,6 % aux pièges à excrément humain) pour 2 383 individus (poids moyen d'un rouleur diurne : 27,1 mg).

- Guilde des fousseurs (tableau XL).

Elle comprend 39 espèces, dont les 9 dominantes (23,1 %) représentent 91 % de la biomasse. On trouve d'abord Onthophagus rufonotatus, comme à Sipilou et Lamto. Il domine nettement la guilde, dont il représente 44 % de la biomasse. Le suit Tiniocellus spinipes, relativement plus abondant ici dans les bouses qu'à Sipilou. Puis vient Euoniticellus intermedius, le fousseur diurne le plus abondant aux bouses. Ensuite, Caccobius auberti et deux Onthophagus : bidens et mucronatus. Vient alors Drepanocerus laticollis, qui occupe le 2e rang d'abondance dans les bouses. Puis Onthophagus cupreus, qui ne se trouve que dans les pièges à excrément humain. Enfin, Euoniticellus parvus, bien caractéristique de la bouse de vache.

La courbe des fréquences bimestrielles de cette guilde est nettement bimodale, avec un pic secondaire au 2e bimestre et un principal au 5e (fig. 72). Sa biomasse annuelle totale est de 51,6 g (70,8 % dans les pièges à excrément humain) pour 2 634 individus (poids moyen d'un fousseur diurne : 19,6 mg).

- Guilde des cleptoparasites (tableau XLI).

Elle comprend 7 espèces, appartenant aux genres Cleptocaccobius et Onthophagus (s. lat.). On a discuté plus haut (p. 106-107) les

Tableau XI. Guilde des fouisseurs diurnes à Abokouamékro
(même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<i>Onthophagus rufonotatus</i>	22129,2	609,3	22738,5
2	<i>Tiniocellus spinipes</i>	3527	2882,8	6409,8
3	<i>Euoniticellus intermedius</i>	34	4942,6	4976,6
4	<i>Caccobius auberti</i>	1300,2	1575,4	2875,6
5	<i>Onthophagus bidens</i>	2768,5	3,5	2772
6	<i>Onthophagus mucronatus</i>	2146,3	3,3	2149,6
7	<i>Drepanocerus laticollis</i>	139,3	1908,4	2047,7
8	<i>Onthophagus cupreus</i>	1756,9		1756,9
9	<i>Euoniticellus parvus</i>	20,6	994,5	1015,1
10	<i>Caccobius ivorensis</i>	717,9	69,8	787,7
11	<i>Cyptochirus distinctus</i>		652,5	652,5
12	<i>Proagoderus auratus</i>	618,6	21,3	639,9
13	<i>Oniticellus planatus</i>		639,6	639,6
14	<i>Onthophagus flaviclava</i>	602	32	634
15	<i>Oniticellus formosus</i>		322,1	322,1
16	<i>Phalops vanellus</i>	290,3	20,3	310,6
17	<i>Drepanocerus abyssinicus</i>	4,5	272,5	277
18	<i>Onthophagus marginifer</i>	46,4	64	110,4
19	<i>Onthophagus cyanochlorus</i>	64,8		64,8
20	<i>Onthophagus longipilis</i>	60,2		60,2
21	<i>Onthophagus vuattouxi</i>	56		56
22	<i>Onthophagus baoule</i>	50,9		50,9
23	<i>Onthophagus borassi</i>	50,8		50,8
24	<i>Proagoderus colmanti</i>	36,4		36,4
25	<i>Onthophagus atridorsis</i>	36,1		36,1
26	<i>Caccobius mirabilepunctatus</i>	26	2,4	28,4
27	<i>Drepanocerus sulcicollis</i>		19,3	19,3
28	<i>Onthophagus marabouensis</i>	15,6	0,4	16
29	<i>Onthophagus sinuosus</i>	15,2		15,2
30	<i>Phalops iphis</i>	12,4		12,4
31	<i>Onthophagus savanicola</i>	7,6		7,6
32	<i>Onthophagus cribellum</i>	1,8	3,5	5,3
33	<i>Onthophagus bidentifrons</i>	3,2		3,2
34	<i>Onthophagus basakata</i>	2,5		2,5
35	<i>Onthophagus lamottellus</i>	1,6		1,6
36	<i>Onthophagus loudetiae</i>	1,5		1,5
37	<i>Onthophagus subsulcatus</i>	1,3		1,3
38	<i>Onthophagus pullus</i>	0,3		0,3
39	<i>Onthophagus sanguineus</i>	0,3		0,3
Σ		36546,6	15039,5	51586,1

Tableau XXIX. Guilde des rouleurs diurnes à Abokouamékro
(même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<i>Gymnopleurus puncticollis</i>	18708,3	156,1	18864,4
2	<i>Sisyphus goryi</i>	7438,5	4080,1	11518,6
3	<i>Sisyphus seminulum</i>	7920	2562,3	10482,3
4	<i>Gymnopleurus coerulescens</i>	9006	61,6	9067,6
5	<i>Allogymnopleurus umbrinus</i>	5208	700	5908
6	<i>Neosisyphus pascalidiae</i>	10,4	4341	4351,4
7	<i>Scarabaeus palemo</i>	1782		1782
8	<i>Neosisyphus armatus</i>	220,2	841,2	1061,4
9	<i>Gymnopleurus fulgidus</i>	654,1		654,1
10	<i>Neosisyphus gladiator</i>		387,5	387,5
11	<i>Sisyphus biarmatus</i>	262,2	46	308,2
12	<i>Sisyphus costatus</i>	177,9		177,9
13	<i>Garreta nitens</i>	61,9		61,9
14	<i>Sisyphus desaegeri</i>	18,1		18,1
Σ		51467,2	13175,8	64643

Tableau XLI. Guilde des cleptoparasites diurnes à Abokouamékro
(même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<i>Cleptocaccobius uniseriis</i>	510,4	648,7	1159,1
2	<i>Cleptocaccobius signaticollis</i>	275,8	7,8	283,6
3	<i>Onthophagus lioides</i>	189,8	1,8	191,6
4	<i>Cleptocaccobius convexifrons</i>	38,3	8,9	47,2
5	<i>Onthophagus tersipennis</i>	43,2	1,5	44,7
6	<i>Cleptocaccobius balthasarianus</i>	21,8	3,5	25,3
7	<i>Cleptocaccobius dorbignyi</i>	13	0,4	13,4
Σ		1092,3	672,6	1764,9

Tableau XLIII. Guilde des fousseurs nocturnes de savane à Abokouamékro
(même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<i>Catharsius crassicornis</i>	14407,8	6471,3	20879,1
2	<i>Copris interioris</i>	1022	7847,5	8869,5
3	<i>Onthophagus gazella</i>	3039,7	5821,7	8861,4
4	<i>Helicopris antenor</i>	2320	1740	4060
5	<i>Copris dracunculus</i>	1449,5	1364,2	2813,7
6	<i>Copris orion</i>		1339,9	1339,9
7	<i>Onitis reichei</i>		1233,5	1233,5
8	<i>Catharsius eteocles</i>	1140,3		1140,3
9	<i>Onthophagus lamtoensis</i>	954,9	4,4	959,3
10	<i>Euonthophagus carbonarius</i>	869,7	31,6	901,3
11	<i>Onitis cupreus</i>	834,1		834,1
12	<i>Onthophagus fimetarius</i>	652	16,4	668,4
13	<i>Onthophagus rufostillans</i>	572,1		572,1
14	<i>Onitis alexis</i>		525	525
15	<i>Metacatharsius abortivus</i>	454,5		454,5
16	<i>Copris carmelita</i>	371,2		371,2
17	<i>Onthophagus vinctus</i>	340,1	19	359,1
18	<i>Catharsius sesostris</i>	226,3		226,3
19	<i>Onthophagus atridorsis</i>	200,8		200,8
20	<i>Milichus serratus</i>	44,3	123,1	167,4
21	<i>Milichus apicalis</i>	36,8	116,3	153,1
22	<i>Metacatharsius tchadensis</i>	144	4	148
23	<i>Onthophagus cornifrons</i>	126	2,1	128,1
24	<i>Litocopris punctiventris</i>		108,7	108,7
25	<i>Onthophagus reticulatus</i>	105,8		105,8
26	<i>Onthophagus lamizanai</i>	100		100
27	<i>Onthophagus bituberculatus</i>	73		73
28	<i>Caccobius cavatus</i>	56	13,2	69,2
29	<i>Onthophagus naevius</i>	69,1		69,1
30	<i>Metacatharsius inermis</i>	52	13	65
31	<i>Onthophagus tripartitus</i>	64,2		64,2
32	<i>Onthophagus mocquerysi</i>	61,6		61,6
33	<i>Onthophagus ulula</i>	16	30,7	46,7
34	<i>Onthophagus latigibber</i>	34,8		34,8
35	<i>Onthophagus variegatus</i>	20,7	12,5	33,2
36	<i>Caccobius punctatissimus</i>	26,3	2,6	28,9
37	<i>Caccobius ferrugineus</i>	26,6		26,6
38	<i>Strandius obliquus</i>		20,4	20,4
39	<i>Copris coriarius</i>		19,4	19,4
40	<i>Onthophagus vultuosus</i>	8,9		8,9
41	<i>Onthophagus semivirescens</i>	7,2		7,2
42	<i>Onthophagus flexicornis</i>	6,2		6,2
43	<i>Onthophagus picatus</i>	2,7		2,7
44	<i>Onthophagus sanguinolentus</i>	2,2		2,2
45	<i>Onthophagus mucronifer</i>		1	1
	Σ	29939,4	26881,5	56820,9

Tableau XLII. Guilde des rouleurs nocturnes de savane à Abokouamékro (même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<i>Scarabaeus goryi</i>	7538,9	167,5	7706,4
2	<i>Gymnopleurus profanus</i>	2097,1		2097,1
3	<i>Anachalcos suturalis</i>	361,7		361,7
4	<i>Anachalcos aurescens</i>	347,6		347,6
Σ		10345,3	167,5	10512,8

Tableau XLIV. Guilde des cleptoparasites nocturnes de savane à Abokouamékro (même légende que pour le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<i>Onthophagus juvenicus</i>	257,4	1560,7	1818,1
2	<i>Pedaria coprinarum</i>	89,1	1250,7	1339,8
3	<i>Pedaria renwarti</i>	330	138,6	468,6
4	<i>Pedaria dedei</i>	3,3	224,4	227,7
5	<i>Pedaria humana</i>	75,9	6,6	82,5
6	<i>Pedaria durandi</i>		66	66
Σ		755,7	3247	4002,7

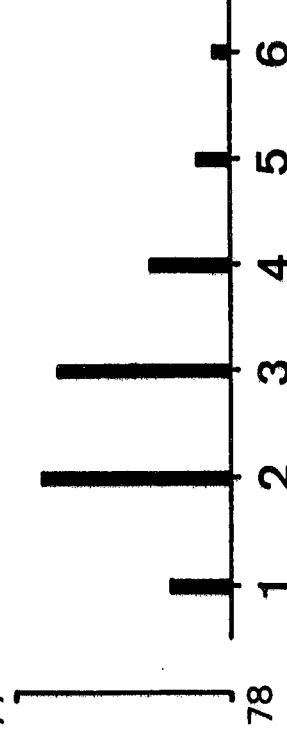
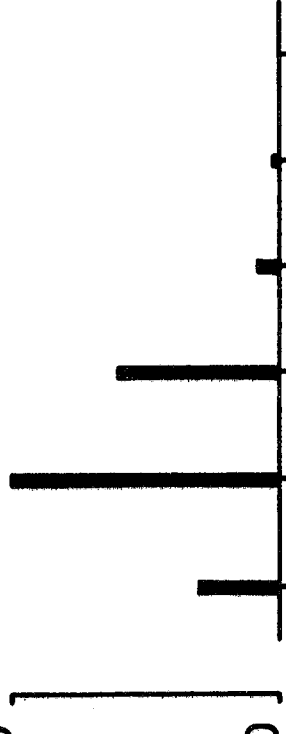
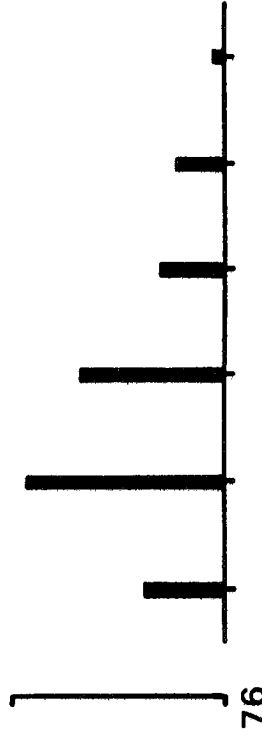
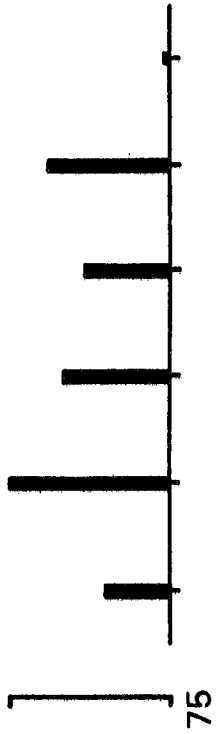


Fig. 75. Savane de Ouango Fitini : évolution annuelle de la biomasse bimestrielle de la guilde des rouleurs diurnes (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse moyenne totale en fréquence centésimale).

Fig. 76. Id. : guilde des fouisseurs diurnes (id.).

Fig. 77. Id. : guilde des rouleurs nocturnes (id.).

Fig. 78. Id. : guilde des fouisseurs nocturnes (id.).

relations des deux espèces les plus abondantes avec les membres de la guilde des rouleurs diurnes, auxquels ils semblent liés.

2°) Sous-peuplement nocturne

- Guilde des rouleurs (tableau XLII).

Elle comprend 4 espèces, dont les deux plus abondantes représentent 93,3 % de la biomasse. Scarabaeus goryi, à lui seul, en représente près de 80 %, tandis que Gymnopleurus profanus a une abondance semblable à ce qu'elle est à Lamto. Du reste, ce dernier ne se trouve pas du tout dans la bouse de vache.

La courbe des fréquences bimestrielles passe par un maximum au 2e bimestre, avec plus de 60 % de la biomasse (fig. 73). Cette dernière est de 10,5 g (98,4 % dans les pièges à excrément humain) pour 24 individus (poids moyen d'un rouleur nocturne : 442 mg).

- Guilde des fouisseurs (tableau XLIII).

Elle compte 45 espèces, dont 11, dominantes, représentent 91,3 % de la biomasse totale. La plus abondante est Catharsius crassicornis. Bien que cette espèce dépende, pour son développement, de la bouse de vache, les adultes semblent préférer pour eux-mêmes l'excrément humain, comme on l'a déjà dit. Les deux espèces suivantes, Copris interioris et Onthophagus gazella, ne se comportent pas de la même façon et sont distinctement plus attirées par la bouse de vache que par les pièges à excrément humain. Viennent ensuite Heliocopris antenor et Copris dracunculus. Ces deux espèces dépendent, comme C. crassicornis, de la bouse de vache, pour leur développement, mais sont elles aussi plus abondantes dans les pièges à excrément humain, moins nettement que lui toutefois. La 6e et la 7e espèces, Copris orion et Onitis reichei, ne se trouvent que dans la bouse de vache. La 8e, en revanche, Catharsius eteocles, ne vient qu'aux pièges à excrément humain. Enfin, les 10e, 11e et 12e, Onthophagus lamtoensis, Euonthophagus carbonarius et Onitis cupreus, sont attirés de préférence ou uniquement par ce dernier appât.

La courbe des abondances bimestrielles de la guilde montre un seul maximum, au 2e bimestre, avec près de 45 % de la biomasse annuelle

Tableau XLVI. Guilde des fouisseurs diurnes de savane à Ouango Fitini
(même légende que le tableau XXIX).

rang	espèces	EH		BV		Total
1	<i>Euoniticeilus intermedius</i>					1018
2	<i>Onthophagus clementianus</i>	752,2		31,3		783,5
3	<i>Tinioceilus spinipes</i>	443		191,8		634,8
4	<i>Onthophagus flaviclava</i>	494,7		20,9		515,6
5	<i>Onthophagus lutaticollis</i>	5,1		493		498,1
6	<i>Oniticeilus formosus</i>			256,3		256,3
7	<i>Proagoderus auratus</i>	170,7		63,9		234,6
8	<i>Onthophagus cyanochlorus</i>	162,5		12		174,5
9	<i>Onthophagus rufonotatus</i>	152,4		4,8		157,2
10	<i>Onthophagus longipilis</i>	152,4				152,4
11	<i>Onthophagus bidens</i>	136,5		3,5		140
12	<i>Onthophagus mucronatus</i>	134,1				134,1
13	<i>Phalops iphis</i>	62		24,8		86,8
14	<i>Onthophagus atridorsis</i>	75		0,3		75,3
15	<i>Euoniticeilus parvus</i>	1,8		52,4		54,2
16	<i>Cytochirus distinctus</i>			43,5		43,5
17	<i>Onthophagus pullus</i>	39,3		0,9		40,2
18	<i>Drepanocerus abyssinicus</i>	0,7		23,5		24,2
19	<i>Caccobius auberti</i>	7,1		16,9		24
20	<i>Oniticeilus planatus</i>			15,6		15,6
21	<i>Caccobius ivorensis</i>	11,4				11,4
22	<i>Onthophagus cupreus</i>	10,5				10,5
23	<i>Onthophagus borassi</i>	8				8
24	<i>Onthophagus fitiniensis</i>	7,3		0,7		8
25	<i>Proagoderus nigroviolaceus</i>	2,5		4,9		7,4
26	<i>Drepanocerus sulcicollis</i>			6,8		6,8
27	<i>Phalops vanellus</i>			6,8		6,8
28	<i>Drepanocerus bechynei</i>			5		5
29	<i>Euoniticeilus fumigatus</i>			4,8		4,8
30	<i>Onthophagus sinuosus</i>	3,9				3,9
31	<i>Onthophagus baoule</i>	3,9				3,9
32	<i>Onthophagus rugosipennis</i>			3,8		3,8
33	<i>Drepanocerus marshalli</i>	0,7		3		3,7
34	<i>Onthophagus loudetiae</i>	2		0,5		2,5
35	<i>Onthophagus cribellum</i>	1,8				1,8
36	<i>Onthophagus subsulcatus</i>	1,3				1,3
37	<i>Drepanocerus caelatus</i>	0,8				0,8
38	<i>Onthophagus basakata</i>	0,5				0,5
Σ		2844,1		2309,7		5153,8

Tableau XLV. Guilde des rouleurs diurnes de savane à Ouango Fitini
(même légende que pour le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH		BV		Total
1	<i>Sisyphus goryi</i>	2674,8		3172,1		5846,9
2	<i>Neosisyphus paschalidisae</i>			2134,1		2134,1
3	<i>Sisyphus seminulum</i>	1654,5		444,9		2099,4
4	<i>Neosisyphus gladiator</i>			1426		1426
5	<i>Garreta nitens</i>	619,4		464,6		1084
6	<i>Neosisyphus armatus</i>	44,1		973,1		1017,2
7	<i>Sisyphus costatus</i>	838,6		55,6		894,2
8	<i>Allogymnopleurus youngai</i>			560		560
9	<i>Gymnopleurus coerulescens</i>	468,2		12,3		480,5
10	<i>Sisyphus lobi</i>	465,8		3,4		469,2
11	<i>Allogymnopleurus umbrinus</i>			210		210
12	<i>Odontoloma relicta</i>	0,3				0,3
Σ		6765,7		9456,1		16221,8

Tableau XLVII. Guilde des cleptoparasites diurnes de savane à Ouango Fitini
(même légende que pour le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH		BV		Total
1	<i>Cleptocaccobius dorbignyi</i>	287,8		98,8		386,6
2	<i>Cleptocaccobius uniseriis</i>	117,4		113,2		230,6
3	<i>Cleptocaccobius balthasarianus</i>	7		12,7		19,7
4	<i>Cleptocaccobius signaticollis</i>	16,2		3,3		19,5
5	<i>Cleptocaccobius convexifrons</i>	0,8		9,3		10,1
6	<i>Onthophagus tersipennis</i>	2,5		3,3		5,8
7	<i>Onthophagus lioides</i>	0,6		0,6		1,2
Σ		432,3		241,2		673,5

totale (fig. 74). On n'y distingue donc pas le pic secondaire de Copris interioris ni celui de Catharsius crassicornis signalés plus haut (p. 66 et 71). La guilde a une biomasse totale annuelle de 56,8 g (52,7 % dans les pièges à excrément humain) pour 324 individus (poids moyen d'un fouisseur nocturne : 175,3 mg).

- Guilde des cleptoparasites (tableau XLIV).

Elle comprend 6 espèces, dont 3, dominantes (50 %), représentent 90,6 % de la biomasse : Onthophagus juvencus, Pedaria coprinarum et P. renwarti. On a discuté plus haut leurs relations avec les fouisseurs qu'ils parasitent (cf. p. 84 et fig. 31 ainsi que p. 137 et fig. 56).

5.4. Ouango Fitini

1°) Sous-peuplement diurne

- Guilde des rouleurs (tableau XLV).

Elle comprend 12 espèces, dont 8 (66,7 %) représentent 92,9 % de la biomasse. Ce sont Sisyphus goryi, le plus abondant tant dans les pièges à excrément humain que dans la bouse de vache ; puis Neosisyphus paschalididae, qui ne se trouve que dans celle-ci ; en 3e lieu, S. seminulum, plus abondant aux pièges à excrément humain ; ensuite, Neosisyphus gladiator, qui ne se trouve également que dans la bouse de vache ; etc. Notons que Odontoloma relictum ne fait pas partie de cette guilde. Sa biologie doit être très particulière. Il est possible qu'il ne soit pas coprophage et qu'on ne l'ait récolté que par hasard. Il serait alors moins rare qu'il ne paraît.

La courbe des fréquences bimestrielles montre un pic principal au 2e bimestre et un secondaire au 5e (fig. 75). La biomasse totale annuelle de la guilde est de 16,2 g (41,7 % aux pièges à excrément humain) pour 753 individus (poids moyen d'un rouleur diurne : 21,5 mg).

- Guilde des fouisseurs (tableau XLVI).

Elle comprend 38 espèces, dont 12, dominantes (31,6 %), représentent 91,2 % de sa biomasse. Ce sont Euoniticellus intermedius, qui

Tableau XLIX. Guilde des fousseurs nocturnes de savane à Ouango Fitini
(même légende que le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<i>Copris interioris</i>		2737,5	2737,5
2	<i>Heliocopris myrmidon</i>		1436	1436
3	<i>Onitis cupreus</i>	1343,9		1343,9
4	<i>Catharsius eteocles</i>	1265		1265
5	<i>Onthophagus gazella</i>	283,4	785,7	1069,1
6	<i>Onitis alexis</i>		862,5	862,5
7	<i>Onthophagus ulula</i>	184	532,5	716,5
8	<i>Onitis nigeriensis</i>	100,6	552,9	653,5
9	<i>Onitis reichei</i>		616,8	616,8
10	<i>Heliocopris antenor</i>		580	580
11	<i>Copris gazellarum</i>	23,7	449,5	473,2
12	<i>Onthophagus altidorsis</i>	406,3	2,4	408,7
13	<i>Euonthophagus carbonarius</i>	194,7	145	339,7
14	<i>Catharsius pseudolycaon</i>	332,1		332,1
15	<i>Copris dracunculus</i>		255,9	255,9
16	<i>Onthophagus rufostillans</i>	239,7		239,7
17	<i>Onthophagus rougonorum</i>	227,5		227,5
18	<i>Milichus serratus</i>	44,4	151,6	196
19	<i>Copris carmelita</i>	185,6		185,6
20	<i>Onitis sicutensis</i>	120	60	180
21	<i>Copris coriarius</i>	97	77,6	174,6
22	<i>Catharsius sesostris</i>	169,7		169,7
23	<i>Onthophagus tripartitus</i>	118,3		118,3
24	<i>Onthophagus reticulatus</i>	92,5	4,4	96,9
25	<i>Copris megaceratoides</i>		90	90
26	<i>Onthophagus cornifrons</i>	44,1	37,8	81,9
27	<i>Onthophagus sellatulus</i>	23,8	53,2	77
28	<i>Onitis robustus</i>		60	60
29	<i>Onthophagus flexicornis</i>	56,4		56,4
30	<i>Catharsius fastidiosus</i>		55	55
31	<i>Onthophagus lamtoensis</i>	52,5		52,5
32	<i>Onthophagus mucronifer</i>	26,2	24	50,2
33	<i>Onitis lobi</i>		50	50
34	<i>Caccobius anthracites</i>	35,7	11,9	47,5
35	<i>Onthophagus fimetarius</i>	19,2	10,8	30
36	<i>Caccobius punctatissimus</i>	29,9		29,9
37	<i>Milichus apicalis</i>	6,2	15,4	21,6
38	<i>Copris orphanus</i>		16	16
39	<i>Litocopris punctiventris</i>		13,6	13,6
40	<i>Onthophagus lobi</i>		13,1	13,1
41	<i>Metacatharsius inermis</i>	13		13
42	<i>Onthophagus mocquerysi</i>	12,4		12,4
43	<i>Caccobius ferrugineus</i>	11,4		11,4
44	<i>Metacatharsius abortivus</i>	10,6		10,6
45	<i>Onthophagus latigibber</i>	7,2		7,2
46	<i>Onthophagus antennalis</i>	7		7
47	<i>Onthophagus chrysoderus</i>	6,9		6,9
48	<i>Onthophagus sanguinolentus</i>	3,3	2,2	5,5
49	<i>Onthophagus rubricatus</i>	5,5		5,5
50	<i>Onthophagus naevius</i>	5		5
51	<i>Onthophagus semivirescens</i>	3,6		3,6
52	<i>Onthophagus lemagneni</i>		3,5	3,5
53	<i>Onthophagus depressipennis</i>	1,7		1,7
54	<i>Onthophagus civettae</i>	0,7		0,7
55	<i>Caccobius cavatus</i>		0,5	0,5
	Σ	5810,7	9707,9	15518

ne se trouve que dans la bouse de vache ; puis Onthophagus clementianus, plus fréquent dans les pièges à excrément humain ; Tiniocellus spinipes le suit, plus attiré par la bouse ; vient alors O. flaviclava, qui préfère nettement l'excrément humain ; les deux espèces suivantes, O. lutaticollis et Oniticellus formosus, viennent surtout ou exclusivement à la bouse ; enfin, les 6 espèces qui suivent sont plus abondantes dans les pièges à excrément humain.

La courbe des fréquences bimestrielles de la guilda montre un pic au 2e bimestre, avec plus de 25 % de la biomasse totale annuelle (fig. 76). Celle-ci est de 5,2 g (55,2 % aux pièges à excrément humain) pour 262 individus (poids moyen d'un fouisseur diurne : 19,7 mg).

- Guilda des cleptoparasites (tableau XLVII).

Elle comprend 7 espèces, les mêmes qu'à Abokouamékro. Son maximum d'abondance est au 3e bimestre, ce qui est difficile à comprendre puisque ceux des rouleurs sont aux 2e et 5e. En tout cas, on doit écarter toute relation de ces espèces avec Neosisyphus paschalidisae.

2°) Sous-peuplement nocturne

- Guilda des rouleurs (tableau XLVIII).

Elle comprend 5 espèces, dont 3 (60 %), dominantes, représentent 92,3 % de la biomasse totale. Anachalcos convexus est la seule qui se trouve dans les bouses de vache. A. aurescens et Gymnopleurus profanus ne se trouvent que dans les pièges à excrément humain.

La courbe des fréquences bimestrielles de cette guilda présente un pic très net au 2e bimestre, représentant 50 % de sa biomasse totale annuelle (fig. 77). Celle-ci est de 8,7 g (98,7 % dans les pièges à excrément humain) pour 13 individus (poids moyen d'un rouleur nocturne : 667 mg).

- Guilda des fouisseurs (tableau XLIX).

Elle ne comprend pas moins de 55 espèces, dont 20, dominantes (36,4 %), représentent 91 % de la biomasse. Il y a d'abord Copris interioris et Heliocopris myrmidon, qui ne sont attirés que par la bouse de

vache ; ensuite, Onitis cupreus et Catharsius eteocles qui, eux, ne le sont que par les pièges à excrément humain ; de la 5e à la 11e espèces, Onthophagus gazella, Onitis alexis, Onthophagus ulula, Onitis nigeriensis, O. reichei, Heliocopris antenor et Copris gazellarum, toutes préfèrent la bouse et parfois ne viennent pas à l'excrément humain.

La courbe des fréquences bimestrielles de la guilde passe par un maximum au 2e bimestre (fig. 78). Sa biomasse totale annuelle est de 15,5 g (37,4 % dans les pièges à excrément humain) pour 155,3 individus (poids moyen d'un fouisseur nocturne : 99,9 mg).

- Guilde des cleptoparasites (tableau L).

Elle comprend 7 espèces. Comme pour les diurnes, sa biomasse totale est très faible par rapport à ce qu'elle est dans les stations guinéennes.

Tableau XLVIII. Guilde des rouleurs nocturnes de savane à Ouango Fitini (même légende que pour le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<u>Anachalcos convexus</u>	4893	116,5	5009,5
2	<u>Anachalcos aurescens</u>	2259,9		2259,9
3	<u>Gymnopleurus profanus</u>	756,4		756,4
4	<u>Scarabaeus goryi</u>	335,1		335,1
5	<u>Anachalcos suturalis</u>	310		310
	Σ	8554,4	116,5	8670,9

Tableau L. Guilde des cleptoparasites nocturnes de savane à Ouango Fitini (même légende que pour le tableau XXIX).

rangs	espèces	EH	BV	Total
1	<u>Pedaria decorsei</u>	3,3	16,5	19,8
2	<u>Pedaria humana</u>	9,9		9,9
3	<u>Pedaria criberrima</u>	6,6		6,6
4	<u>Pedaria fernandesi</u>		5,3	5,3
5	<u>Pedaria ouangoensis</u>		5	5
6	<u>Pedaria coprinarum</u>		3,3	3,3
7	<u>Onthophagus juvencus</u>		2,5	2,5
	Σ	19,8	32,6	52,4

Chapitre 6 : Les peuplements de forêt

On a échantillonné quatre stations de forêt pendant toute une année : Taï-MATA, Sipilou, Lamto et Ouango Fitini. Ce sont essentiellement des séries de piégeages à l'excrément humain qu'on y a effectué. A Taï-MATA toutefois, les éléphants étaient suffisamment nombreux pour que l'on ait pu échantillonner leurs crottins, par lavage systématique. Pour cette station, les valeurs de biomasses obtenues pour cet excrément ont été ajoutées à celles fournies par les piégeages à l'excrément humain, de même qu'on avait ajouté à ces dernières les valeurs obtenues pour la bouse de vache, dans les stations de savane.

6.1. Taï-MATA

1°) Sous-peuplement diurne

- Guilde des rouleurs (tableau LI).

Elle comprend 4 espèces, dont 3 (75 %) représentent 98,5 % de la biomasse totale. Neosisyphus angulicollis et Sisyphus ivorensis ont été surtout capturés dans les pièges à excrément humain, moins dans le crottin d'éléphant. Neosisyphus tai ne se trouve que dans ce dernier excrément.

La courbe des fréquences bimestrielles de la guilde montre une allure assez régulière (fig. 79). Sa biomasse totale annuelle est de 0,7 g (77 % aux pièges à excrément humain) pour 25,6 individus (poids moyen d'un rouleur diurne : 27,2 mg).

- Guilde des fousseurs (tableau LII).

Elle comprend 23 espèces, dont 8 (34,8 %) représentent 90,1 % de la biomasse totale. Ce sont Oniticellus pseudoplanatus et Liatongus sjostedti, qui ne fréquentent que le crottin d'éléphant ; puis viennent Diastellopalpus noctis et Onthophagus semiviridis, plus abondants aux pièges à excrément humain ; il en est de même pour les deux espèces suivantes : O. atronitidus et O. densipilis ; la 7e espèce, Caccobius elephantinus, n'exploite en effet que le crottin d'éléphant ; enfin, la 8e, O. laeviceps, préfère les pièges à excrément humain.

Tableau LI. Guilde des rouleurs diurnes de forêt à Tai-MATA
(même légende que le tableau XXIX sauf la colonne "EE" qui indique les biomasses moyennes des espèces par crottin d'éléphant).

rangs	espèces	EH	EE	Total
1	<i>Neosisyphus angulicollis</i>	396,6	40,2	436,6
2	<i>Sisyphus eburneus</i>	129,7	13,5	143,2
3	<i>Neosisyphus tai</i>		106,6	106,6
4	<i>Sisyphus latus</i>	10,5		10,5
Σ		536,8	160,3	697,1

Tableau LII. Guilde des fouisseurs diurnes de forêt à Tai-MATA
(même légende que le tableau LI).

rangs	espèces	EH	EE	Total
1	<i>Oniticellus pseudoplanatus</i>		2664	2664
2	<i>Liatongus sjostedti</i>		673,1	673,1
3	<i>Diastellopalpus noctis</i>	486,4	153,6	640
4	<i>Onthophagus semiviridis</i>	426,8	33,4	460,2
5	<i>Onthophagus atronitidus</i>	388,2	2,3	390,7
6	<i>Onthophagus densipilis</i>	243,6		243,6
7	<i>Caccobius elephantiinus</i>		170,6	170,6
8	<i>Onthophagus laeviceps</i>	118,5	1,5	120
9	<i>Onthophagus vesanus</i>		116,1	116,1
10	<i>Progoderus ritsemai</i>	95,6	15,9	111,5
11	<i>Caccobius cribrarius</i>		87,5	87,5
12	<i>Tiniocellus panthera</i>		80	80
13	<i>Onthophagus denticulatus</i>	49,9		49,9
14	<i>Drepanoplatynus gilleti</i>		48,6	48,6
15	<i>Euoniticellus tai</i>		41,4	41,4
16	<i>Onthophagus hilaris</i>	1,3	11,3	12,6
17	<i>Onthophagus feai</i>	11,2		11,2
18	<i>Onthophagus gravoti</i>	11,2		11,2
19	<i>Euoniticellus fumigatus</i>		7,2	7,2
20	<i>Onthophagus hilaridis</i>	5,3		5,3
21	<i>Onthophagus taiensis</i>	4,7		4,7
22	<i>Drepanocerus strigatus</i>		1,1	1,1
23	<i>Onthophagus infaustus</i>	0,7		0,7
Σ		1843,4	4107,6	5951

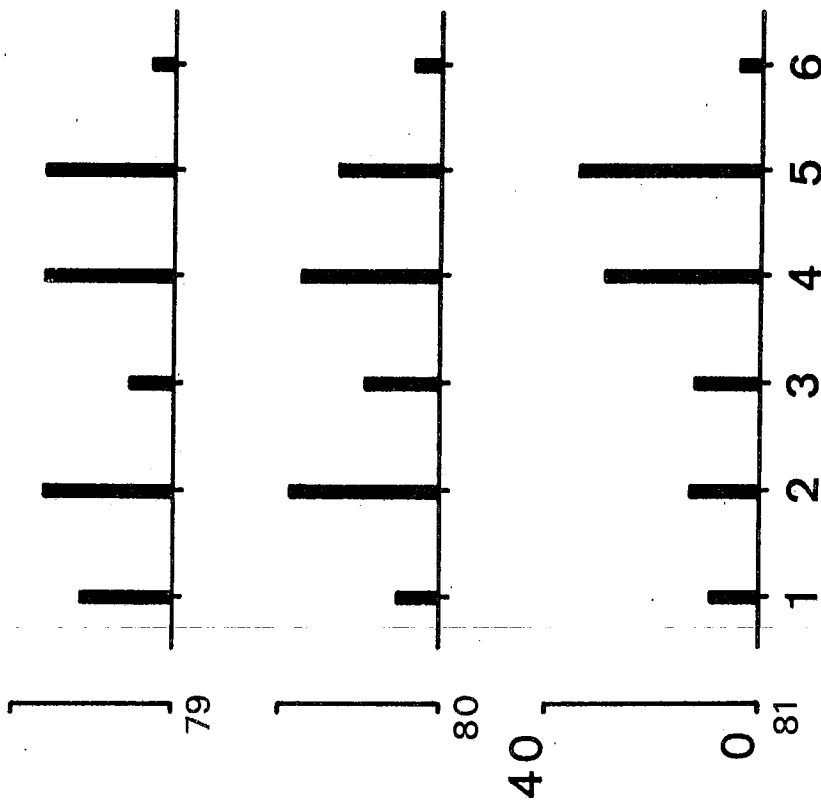


Fig. 79. Forêt de Tai-MATA : évolution annuelle de la biomasse bimestrielle de la guilde des rouleurs diurnes (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse moyenne totale en fréquence centésimale).

Fig. 80. Id. : guilde des fouisseurs diurnes (id.).

Fig. 81. Id. : guilde des fouisseurs nocturnes (id.).

Tableau LIII. Guilde des fousseurs nocturnes de forêt à Tai-MATA
(même légende que le tableau LI).

rangs	espèces	EH	EE	Total
1	<i>Heliocopris diana</i>	4665	2799	7464
2	<i>Copris tridens</i>		3036,8	3036,8
3	<i>Heliocopris haroldi</i>		2900	2900
4	<i>Onitis subcrenatus</i>		2327,6	2327,6
5	<i>Copris camerunus</i>		1889,5	1889,5
6	<i>Diastellopalpus tridens</i>	874	798	1672
7	<i>Onitis nemoralis</i>		1620	1620
8	<i>Onthophagus rufopygus</i>	1194,9		1194,9
9	<i>Onthophagus fuscatus</i>	1034,2	15,2	1049,4
10	<i>Diastellopalpus laevibasis</i>	178,7	759,2	937,9
11	<i>Copris phylax</i>		859,7	859,7
12	<i>Strandius tigrinus</i>		563,3	563,3
13	<i>Onthophagus liberianus</i>	427,8		427,8
14	<i>Onthophagus strictestriatus</i>	283,7	34,8	318,5
15	<i>Onitis sphinx</i>		278,4	278,4
16	<i>Milichus merzi</i>	11,3	266,1	277,4
17	<i>Copris truncatus</i>		275,2	275,2
18	<i>Onthophagus fuscidorsis</i>	241,1	2,7	248,8
19	<i>Onthophagus tenuistriatus</i>	196,9	6,2	203,1
20	<i>Onthophagus denudatus</i>	177,1	2,3	179,4
21	<i>Mimonthophagus apicehirtus</i>		164,6	164,6
22	<i>Pseudopedaria grossa</i>	154,9		154,9
23	<i>Copris amabilis</i>	121,7	30,4	152,1
24	<i>Onthophagus deplanatus</i>	142,6		142,6
25	<i>Onthophagus kindianus</i>	86,7		86,7
26	<i>Lophodanitis carinatus</i>	37	37	74
27	<i>Caccobius crassus</i>		53,1	53,1
28	<i>Allonitis nasutus</i>		51,4	51,4
29	<i>Catharsius ninus</i>	30		30
30	<i>Caccobius tai</i>	0,5	28,5	29
31	<i>Onthophagus pleurogonus</i>	19,7		19,7
32	<i>Onthophagus laminosus</i>	16,3		16,3
33	<i>Onthophagus foulliouxi</i>	15,4		15,4
34	<i>Onthophagus depilis</i>	13,8		13,8
35	<i>Caccobius cyclotis</i>		12,6	12,6
36	<i>Onthophagus orthocerus</i>	11,6		11,6
37	<i>Onthophagus ieti</i>		11,5	11,5
38	<i>Onthophagus curvifrons</i>	3	3	6
39	<i>Onthophagus synceri</i>	4,8		4,8
40	<i>Milichus inaequalis</i>		2,5	2,5
41	<i>Onthophagus matae</i>	2		2
Σ		9944,7	18828,6	28773,3

Tableau LIV. Guilde des rouleurs diurnes de forêt à Sipilou : biomasse moyenne annuelle de chacune des espèces de la guilde (en mg) par piège à excrément humain (EH). La dernière ligne indique la biomasse totale annuelle de la guilde.

rangs	espèces	EH
1	<i>Garreta diffinis</i>	344
2	<i>Sisyphus eburneus</i>	114,2
3	<i>Sisyphus latus</i>	81
4	<i>Neosisyphus anguicollis</i>	65,4
5	<i>Sisyphus gazanus</i>	20
	Σ	624,6

Tableau LV. Guilde des fouisseurs diurnes de forêt à Sipilou (même légende que le tableau LIV).

rangs	espèces	EH
1	<i>Onthophagus laeviceps</i>	975
2	<i>Diastellopalpus noctis</i>	588,8
3	<i>Onthophagus feai</i>	239,7
4	<i>Onthophagus denticulatus</i>	182,7
5	<i>Onthophagus semiviridis</i>	180,1
6	<i>Onthophagus atronitidus</i>	69,3
7	<i>Onthophagus densipilis</i>	63,8
8	<i>Proagoderus ritsemai</i>	47,8
9	<i>Onthophagus hilaris</i>	42,6
10	<i>Onthophagus misellus</i>	11,1
11	<i>Drepanocerus caelatus</i>	10,4
12	<i>Onthophagus atridorsis</i>	6,6
13	<i>Tiniocellus spinipes</i>	5,3
14	<i>Amietina eburnea</i>	2,4
	Σ	2425,6

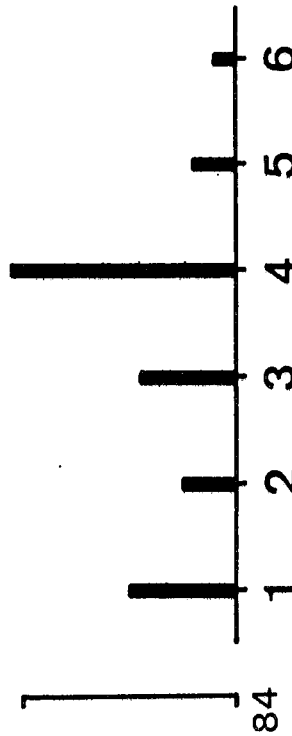
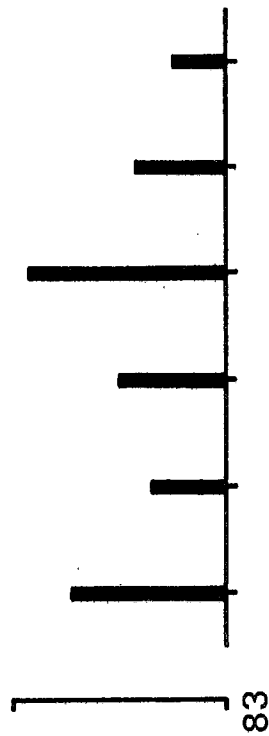
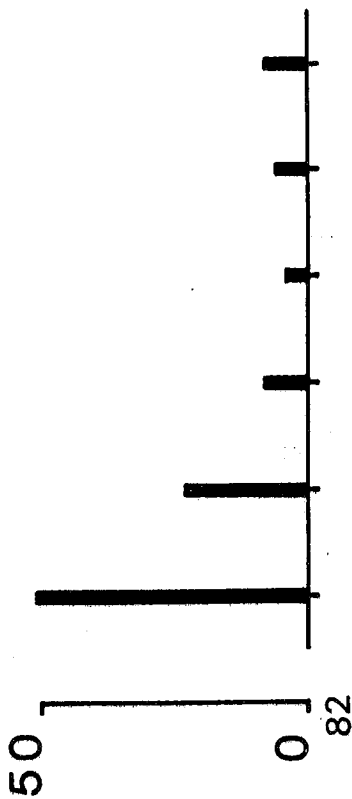


Fig. 82. Forêt de Sipilou : évolution annuelle de la biomasse bimestrielle de la guilde des rouleurs diurnes (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse moyenne totale en fréquence centésimale).

Fig. 83. Id. : Guilde des fouisseurs diurnes (id.).

Fig. 84. Id. : Guilde des fouisseurs nocturnes (id.).

La courbe des fréquences bimestrielles de cette guilda montre deux maximums, aux 2e et 4e bimestres (fig. 80). La biomasse totale annuelle est de 6 g (31 % dans les pièges à excrément humain) pour 153 individus (poids moyen d'un fouisseur diurne : 38,9 mg).

2°) Sous-peuplement nocturne

- Guilda des rouleurs

Elle est réduite au seul Anachalcos cupreus, présent toute l'année en très faible quantité. Néanmoins, du fait de sa grande taille, la biomasse annuelle de la guilda est d'environ 2 g.

- Guilda des fouisseurs (tableau LIII)

Elle comprend 41 espèces. Les 13 dominantes (31,7 %) représentent 90,2 % de sa biomasse. Ce sont Helicopris diana, une fois et demie plus fréquent dans les pièges à excrément humain que dans le crottin d'éléphant ; puis, 4 espèces ne se trouvant que dans ce dernier excrément : Copris tridens, Helicopris haroldi, Onitis subcrenatus et C. camerunus ; vient ensuite Diastellopalpus tridens, seule espèce des 13 (et même des 25 premières) à peu près aussi abondante aux pièges à excrément humain que dans le crottin d'éléphant ; etc.

La courbe des fréquences bimestrielles passe par un maximum au 5e bimestre (fig. 81). La biomasse totale annuelle de la guilda est de 28,8 g (34,6 % aux pièges à excrément humain) pour 135 individus (poids moyen d'un fouisseur nocturne : 213,1 mg).

6.2. Sipilou

1°) Sous-peuplement diurne

- Guilda des rouleurs (tableau LIV).

Elle comprend 5 espèces, dont 4 (80 %), dominantes, représentent près de 97 % de la biomasse.

La courbe des fréquences bimestrielles (fig. 82) montre un très net maximum au 1er bimestre (50 % de la biomasse annuelle). Celle-ci est de 0,6 g pour 20,3 individus (poids moyen d'un rouleur diurne : 30,8 mg).

Tableau LVI. Guilde des fouisseurs nocturnes de forêt à Sipilou
(même légende que le tableau LIV).

rangs	espèces	EH
1	<i>Diastellopalpus tridens</i>	10678
2	<i>Pseudopedaria grossa</i>	2159,2
3	<i>Catharsius sesostris</i>	1470,9
4	<i>Onthophagus kindianus</i>	800,5
5	<i>Onthophagus denudatus</i>	729,1
6	<i>Lophodinitis carinatus</i>	665,3
7	<i>Onthophagus fuscatus</i>	559,2
8	<i>Onthophagus liberianus</i>	207,7
9	<i>Copris amabilis</i>	101,4
10	<i>Onthophagus parcepilosus</i>	3
11	<i>Onthophagus sipilouensis</i>	2,8
	Σ	17377,1

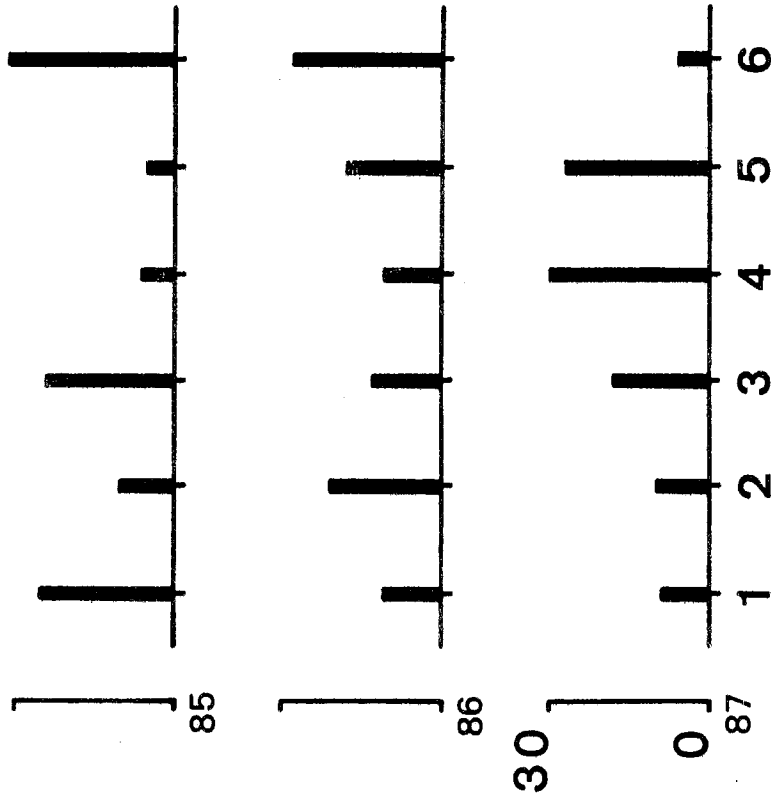


Fig. 85. Forêt de Lamto : évolution annuelle de la biomasse bimestrielle de la guilde des rouleurs diurnes (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse moyenne totale en fréquence centésimale).

Fig. 86. Id. : guilde des fouisseurs diurnes (id.).

Fig. 87. Id. : guilde des fouisseurs nocturnes (id.).

Tableau LVII. Guilde des rouleurs diurnes de forêt à Lamto
(même légende que le tableau LIV).

rangs	espèces	EH
1	<i>Sisyphus eburneus</i>	4627,1
2	<i>Sisyphus seminulum</i>	82,2
3	<i>Sisyphus gazanus</i>	47,5
4	<i>Sisyphus costatus</i>	20,9
5	<i>Sisyphus goryi</i>	3,4
6	<i>Sisyphus desaegeri</i>	0,8
	Σ	4781,9

- Guilde des fouisseurs (tableau LV)

Elle comprend 14 espèces, dont 6 (42,9 %) représentent 92 % de la biomasse.

La courbe des fréquences bimestrielles de la guilde passe par un maximum au 4e bimestre (fig. 83). Sa biomasse annuelle totale est de 2,4 g pour 99,2 individus (poids moyen d'un fouisseur diurne : 24,5 mg).

2°) Sous-peuplement nocturne

- Guilde des rouleurs

Elle est représentée par le seul Anachalcos cupreus, qu'on n'a rencontré qu'aux 2e et 3e bimestres.

Toutefois, du fait de sa grande taille, la biomasse annuelle de la guilde est de 3,7 g.

- Guilde des fouisseurs (tableau LVI).

Elle comprend 11 espèces dont les 5 (45,5 %) les plus abondantes représentent 91,1 % de la biomasse. A elle seule, Diastellopalpus tridens en représente 61,5 %.

La courbe des fréquences bimestrielles montre un pic net au 4e bimestre représentant plus de 40 % de la biomasse annuelle (fig. 84). Celle-ci est de 17,4 g pour 105 individus (poids moyen d'un fouisseur nocturne : 165,3 mg).

3°) Conclusion

Sur les 30 espèces de ces deux sous-peuplements, on en compte seulement 25 (83,3 %) d'authentiquement forestières. Les 5 autres sont des savanicôles qui pénètrent en forêt à la faveur de l'"effet de lisière" (cf. p.227). Elles ne représentent toutefois que 6,3 % de la biomasse du peuplement.

Tableau LIX. Guilde des fousseurs nocturnes de forêt à Lamto
(même légende que le tableau LIV).

rangs	espèces	EH
1	<i>Diastellopalpus tridens</i>	5510
2	<i>Onthophagus liberianus</i>	2434,2
3	<i>Onthophagus denudatus</i>	1435,2
4	<i>Catharsius sesostris</i>	509,1
5	<i>Copris carmelita</i>	139,2
6	<i>Onthophagus rufostillans</i>	30,9
7	<i>Onthophagus laminosus</i>	22,4
8	<i>Onthophagus pleurogonus</i>	7,4
9	<i>Onthophagus kindianus</i>	6,7
10	<i>Onthophagus bartosi</i>	4,9
11	<i>Onthophagus parcepilosus</i>	4,8
12	<i>Onthophagus semivirescens</i>	1,8
	Σ	10106,6

Tableau LX. Guilde des rouleurs diurnes de forêt à Ouango Fitini
(même légende que le tableau LIV).

rangs	espèces	EH
1	<i>Sisyphus seminulum</i>	554,5
2	<i>Sisyphus costatus</i>	111,2
3	<i>Sisyphus goryi</i>	58,2
4	<i>Odontoloma relicta</i>	2,1
	Σ	726

Tableau LXII. Guilde des cleptoparasites diurnes de forêt à Ouango Fitini
(même légende que le tableau LIV).

rangs	espèces	EH
1	<i>Cleptocaccobius uniseriatus</i>	38,2
2	<i>Cleptocaccobius dorbignyi</i>	31,9
3	<i>Cleptocaccobius signaticollis</i>	2,5
	Σ	72,6

Tableau LVIII. Guilde des fousseurs diurnes de forêt à Lamto
(même légende que le tableau LIV).

rangs	espèces	EH
1	<i>Onthophagus bandamai</i>	3193,5
2	<i>Onthophagus lamtoi</i>	1241,4
3	<i>Onthophagus feai</i>	1043,5
4	<i>Onthophagus kouassii</i>	454
5	<i>Onthophagus laeviceps</i>	295,5
6	<i>Onthophagus hilaris</i>	95,1
7	<i>Onthophagus semiviridis</i>	66,8
8	<i>Onthophagus mucronatus</i>	57,8
9	<i>Onthophagus ahenomicans</i>	50
10	<i>Onthophagus atridorsis</i>	37
11	<i>Onthophagus denticulatus</i>	28,2
12	<i>Onthophagus densipilis</i>	27
13	<i>Onthophagus raffrayi</i>	25,7
14	<i>Drepanocerus caelatus</i>	16,7
15	<i>Onthophagus rufonotatus</i>	9,5
16	<i>Tiniocellus spinipes</i>	3,6
17	<i>Onthophagus subsulcatus</i>	2,6
18	<i>Onthophagus flaviclava</i>	1,4
19	<i>Cleptocaccobius uniseriatus</i>	1,1
20	<i>Onthophagus gravoti</i>	0,7
21	<i>Caccobius ivorensis</i>	0,7
22	<i>Onthophagus borassi</i>	0,7
23	<i>Cleptocaccobius signaticollis</i>	0,4
	Σ	6652,9

6.3. Lamto

1°) Sous-peuplement diurne

- Gilde des rouleurs (tableau LVII).

Elle comprend 6 espèces. En fait, seul Sisyphus eburneus est une espèce réellement forestière. Il représente 96,8 % de la biomasse totale de cette guilda. Les autres espèces pénètrent accidentellement en sous-bois à la faveur de l'effet de lisière.

La courbe des fréquences bimestrielles montre 3 pics, le plus net étant au 6e bimestre (fig. 85). Cette guilda a une biomasse totale annuelle de 4,8 g pour 332,7 individus (poids moyen d'un rouleur diurne : 14,4 mg).

- Gilde des fousseurs (tableau LIX).

Elle compte 23 espèces, dont les 5 les plus abondantes (21,7 %) représentent 93,6 % de sa biomasse.

La courbe des fréquences bimestrielles passe par un maximum principal au 6e et un secondaire au 2e bimestre (fig. 86). La biomasse annuelle est de 6,7 g pour 399 individus (poids moyen d'un fousseur diurne : 16,7 mg).

2°) Sous-peuplement nocturne

Il est réduit à la seule

- Gilde des fousseurs (tableau LIX).

Celle-ci comprend 12 espèces, dont les 3 les plus abondantes (25 %) représentent près de 93 % de la biomasse totale. A elle seule, la première espèce, Diastellopalpus tridens, représente près de 55 % de cette biomasse.

La courbe des fréquences bimestrielles montre un maximum au 4e bimestre (fig. 87). La biomasse annuelle est de 10 g pour 118,6 individus (poids moyen d'un fousseur nocturne : 85,2 mg).

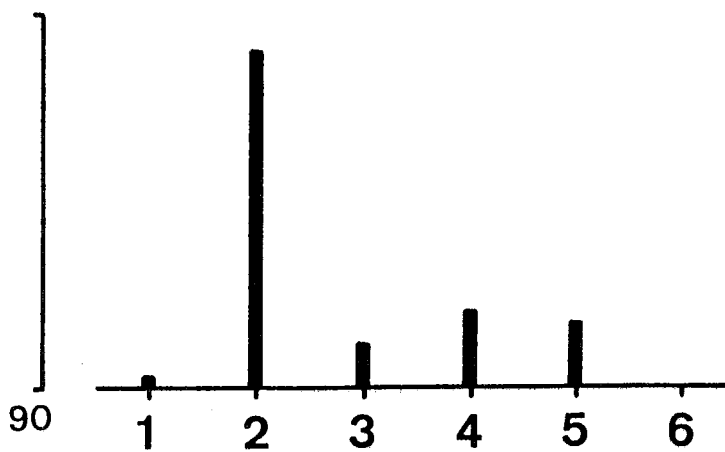
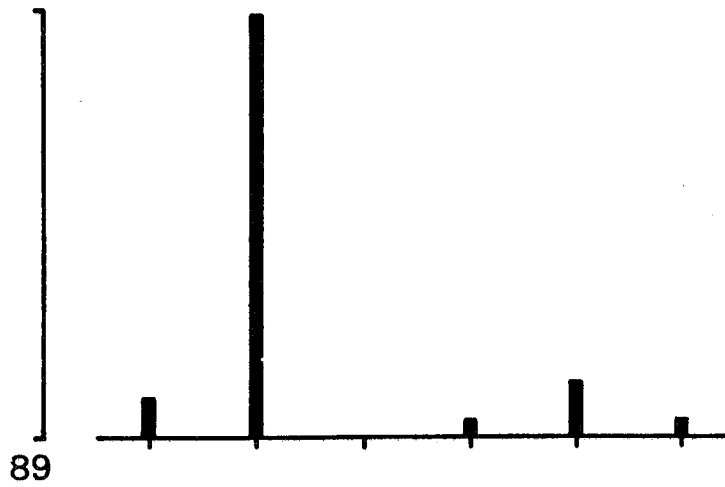
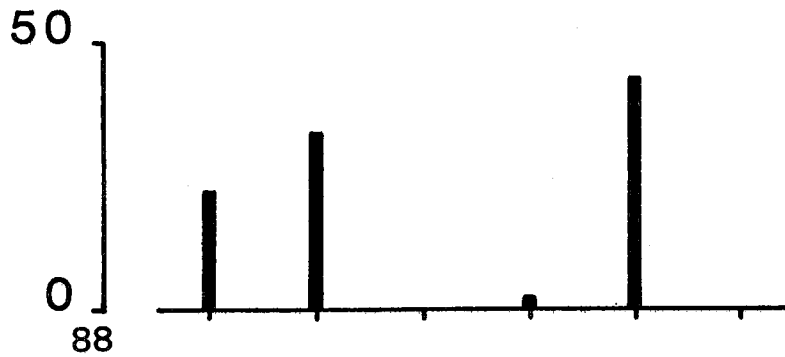


Fig. 88. Forêt de Ouango Fitini : évolution annuelle de la biomasse bimestrielle de la guilde des rouleurs diurnes (abscisses : bimestres ; ordonnées : biomasse moyenne totale en fréquence centésimale).

Fig. 89. Id. : guilde des fousseurs diurnes (id.).

Fig. 90. Id. : guilde des fousseurs nocturnes (id.).

3°) Conclusion

Sur les 41 espèces de ce peuplement, il y en a seulement 22 (55,7 %) de réellement forestières. Les 19 autres sont savanicoles et pénètrent en forêt par effet de lisière. Elles ne représentent toutefois que 4,5 % de la biomasse du peuplement.

6.4. Ouango Fitini

1°) Sous-peuplement diurne

- Guilde des rouleurs (tableau LX).

Elle comprend 4 espèces, toutes savanicoles. Les deux premières, Sisyphus seminulum et S. costatus, constituent 91,7 % de la biomasse totale annuelle de la guilde, qui est de 0,7 g.

La courbe des fréquences bimestrielles est nettement bimodale (fig. 88).

- Guilde des fouisseurs (tableau LXI).

Elle comprend 17 espèces, dont les 9 les plus abondantes (52,9 %) représentent 91,2 % de sa biomasse annuelle totale.

La courbe des fréquences bimestrielles montre un maximum très net au 2e bimestre, avec près de 80 % de la biomasse annuelle (fig. 89). Celle-ci est de 3 g pour 306,7 individus (poids moyen d'un fouisseur diurne : 9,7 mg).

- Guilde des cleptoparasites (tableau LXII).

Elle comprend 3 espèces, égarées dans ce biotope où ne figure, semble-t-il, aucun de leurs hôtes favoris.

2°) Sous-peuplement nocturne

- Guilde des rouleurs (tableau LXIII).

Elle compte 2 espèces, savanicoles, la première représentant 93,4 % de la biomasse totale annuelle. Celle-ci est de 3,5 g.

Tableau LXIII. Guilde des rouleurs nocturnes de forêt à Ouango Fitini
(même légende que le tableau LIV).

rangs	espèces	EH
1	Anachalcos convexus	3262
2	Gymnopleurus profanus	229,2
	Σ	3491,2

Tableau LXIV. Guilde des fouisseurs nocturnes de forêt à Ouango Fitini
(même légende que le tableau LIV).

rangs	espèces	EH
1	Diastellopalpus tridens	19342
2	Onitis cupreus	6997,3
3	Catharsius pseudolycaon	1439,4
4	Onthophagus sellatulus	1325,8
5	Copris carmelita	1252,5
6	Catharsius sesostris	282,9
7	Euonthophagus carbonarius	240,1
8	Onthophagus rougonorum	105
9	Onthophagus fimetarius	90,4
10	Onthophagus altidorsis	88,4
11	Caccobius anthracites	59,4
12	Milichus apicalis	24,5
13	Onthophagus ghanensis	21,4
14	Onthophagus anogeissi	17,2
15	Milichus serratus	15,8
16	Onthophagus ulula	11,7
17	Onthophagus cornifrons	6,3
	Σ	31320,1

Tableau LXI. Guilde des fouisseurs diurnes de forêt à Ouango Fitini
(même légende que le tableau LIV).

rangs	espèces	EH
1	Onthophagus cyanochlorus	998,4
2	Onthophagus bandamai	717
3	Onthophagus atridorsis	239,6
4	Onthophagus miles	171
5	Tiniocellus spinipes	158,4
6	Onthophagus pullus	129,3
7	Onthophagus longipilis	106,2
8	Onthophagus flaviclava	91,8
9	Caccobius auberti	90,7
10	Onthophagus rufonotatus	61,9
11	Onthophagus mucronatus	49,1
12	Onthophagus bidens	45,5
13	Onthophagus feai	45,2
14	Onthophagus clementianus	40,2
15	Onthophagus borassi	13,1
16	Caccobius ivorensis	5
17	Drepanocerus caelatus	2,4
	Σ	2964,8

- Guilde des fousseurs (tableau LXIV).

Elle compte 17 espèces, dont les 4 dominantes (23,5 %) représentent 93 % de la biomasse. A elle seule, la première, Diastellopalpus tridens, en représente 61,8 %.

La courbe des biomasses bimestrielles passe par un maximum très net (65 % de la biomasse annuelle) au 2e bimestre (fig. 90). Cette biomasse annuelle est de 31,3 g pour 185,4 individus (poids moyen d'un fousseur nocturne : 168,8 mg).

3°) Conclusion

Sur les 43 espèces de ce peuplement, seules 5 (16,6 %) sont réellement forestières. Les 38 autres, savanicoles, pénètrent en sous-bois par effet de lisière. Elles représentent 47,4 % de la biomasse moyenne annuelle du peuplement.

Chapitre 7 : Analyse des peuplements locaux

Pour expliquer comment fonctionnent les différents peuplements de Scarabaeidae de Côte d'Ivoire, nous considérerons d'abord quelques exemples de guildes. Puis nous verrons l'influence des facteurs du milieu sur ces peuplements. Les structures de ces derniers sont déterminés par des causes intrinsèques, agissant à l'intérieur des peuplements. Ces structures dépendent aussi de causes externes. L'étude d'un complexe mimétique fera ressortir la principale d'entre elles. Enfin, divers modèles mathématiques nous permettront d'étudier plus finement les structures des peuplements locaux.

7.1. Les guildes et leur fonctionnement

Tous les peuplements ont été présentés comme des ensembles de guildes. Pour voir comment fonctionnent celles-ci, il faut introduire la notion de "niche".

De nombreux travaux lui ont été consacrés (voir, parmi les plus récents, Kroes, 1977 ; Lamotte, 1979 ; Vuilleumier, 1979). Nous nous fondons ici sur Blondel (1979) pour lequel "la niche est un hypervolume à n dimensions qui rassemble la totalité des relations qu'une espèce entretient avec les paramètres de son habitat".

Pour chaque dimension de la niche, on peut définir une "largeur", appelée aussi "amplitude d'habitat", et un "barycentre". La largeur de niche est définie par :

$$W = e^{H'}$$

$$\text{avec } H' = - \sum p_i \log_e p_i$$

où p_i est la proportion des contacts fournis par l'espèce dans la classe i du descripteur. Pour que l'indice soit compris entre $\frac{1}{i}$ et 1, on utilise en fait la variante $\frac{e^{H'}}{i}$.

Quant au barycentre, il est donné par la formule :

$$g = (x_1 + 2x_2 + 3x_3 + \dots + nx_n) / x$$

où x_1, x_2, \dots, x_n sont les abondances de l'espèce dans les classes 1, 2, .. n de la variable.

On peut aussi calculer le "recouvrement" ou "chevauchement" de deux niches le long d'une dimension qui leur est commune. Il est donné par la formule de Hanski (1978) :

$$PS_{ik} = 1 - \frac{1}{2} \sum |P_{ij} - P_{kj}|$$

Ce recouvrement, pour une dimension importante de la niche, peut servir de mesure à la compétition existant entre les deux espèces en cause et au-delà d'un certain recouvrement elles ne peuvent plus coexister (May et McArthur, 1972).

Prenons comme exemple le peuplement des Scarabaeidae diurnes de savane à Lamto.

Il n'y a virtuellement pas de grands mammifères herbivores dans cette savane. On peut donc, dans un premier temps au moins, admettre que toutes les espèces de Scarabaeidae coprophages sont attirées également par chaque excrément émis dans la station et dont l'excrément humain constitue un bon exemple. On admet donc que tous les piégeages à l'excrément humain ont même valeur et donnent une image des fractions du peuplement rassemblées autour d'un excrément. Ce dernier est, soit le jour, soit la nuit, attaqué par les Scarabaeidae de deux façons différentes : les rouleurs en saisissent des parcelles depuis l'extérieur et les emmènent avec eux en les faisant rouler ; les fouisseurs creusent d'abord un terrier sous l'excrément et l'emplissent de parcelles qu'ils prélèvent, en quelque sorte, de l'intérieur. Chacun de ces deux groupes constitue, nous l'avons dit, une guildes distincte par demi-nyctémère.

La guildes des rouleurs diurnes (tableau XXXIV) est dominée presque à égalité par Sisyphus biarmatus et Gymnopleurus coerulescens, suivis de S. seminulum, S. goryi et S. costatus, mais la répartition bimestrielle de ces espèces est différente (tableau LXV). G. coerulescens (fig. 6) se rencontre surtout au premier bimestre, puis son abondance décroît rapidement. Son barycentre (1,63) et la largeur de sa niche temporelle (0,454), relativement faibles tous deux, expriment d'une autre manière sa précocité et sa fugacité. Cette espèce profite du vide relatif des périodes encore sèches qui suivent immédiatement le feu de brousse, parfois avant même le début des pluies. Mais ce vide relatif ne dure guère.

Tableau LXV. Guilde des rouleurs diurnes de savane à Lamto : barycentre et largeur de la niche temporelle de chacune des cinq espèces dominantes.

<u>Espèces</u>	<u>barycentre</u>	<u>largeur de la niche temporelle</u>
Sisyphus biarmatus	3,62	0,692
Gymnopleurus coerulescens	1,63	0,454
Sisyphus seminulum	3,67	0,722
Sisyphus goryi	3,02	0,747
Sisyphus costatus	3,87	0,589

Tableau LXVI. Guilde des rouleurs diurnes de savane à Lamto : chevauchement de niche des cinq espèces dominantes prises deux à deux pour la dimension temporelle de la niche.

	<u>Sisyphus biarmatus</u>	<u>Gymnopleurus coerulescens</u>	<u>Sisyphus seminulum</u>	<u>Sisyphus goryi</u>
Gymnopleurus coerulescens	0,354	-	-	-
Sisyphus seminulum	0,872	0,293	-	-
Sisyphus goryi	0,632	0,495	0,651	-
Sisyphus costatus	0,796	0,251	0,618	0,460

En revanche, S. biarmatus est présent presque régulièrement pendant les bimestres 2 à 5 (fig. 13). Son barycentre (3,62) et la largeur de sa niche temporelle (0,692) sont donc élevés. Chez les trois autres espèces dominantes, le profil de S. seminulum (fig. 17) rappelle celui de S. biarmatus tandis que S. goryi et S. costatus (fig. 15 et 14) paraissent se succéder.

On peut utiliser l'indice PS pour faire apparaître le recouvrement des niches de ces espèces pour la dimension temporelle (tableau LXVI) : on voit que la niche de G. coerulescens recouvre peu celles des quatre autres espèces. Ces dernières, en revanche, ont un recouvrement plus grand, qui va d'une valeur moyenne, entre S. costatus et S. goryi, à une valeur forte entre S. biarmatus et S. seminulum. Ces espèces sont pourtant parmi les plus abondantes de la station et d'autres paramètres doivent donc entrer ici en ligne de compte. On remarque tout de suite que S. seminulum est bien plus petit que S. biarmatus. Ce paramètre de taille, sur lequel a insisté en particulier Hutchinson (1959), ne joue peut-être pas un rôle aussi important qu'on le pensait naguère (voir en particulier Simberloff et Boecklen, 1981), mais il est certain que des S. seminulum pourront faire leur boulette avec des excréments très petits, alors que S. biarmatus aura besoin de plus grandes quantités. La taille moyenne de l'espèce paraît donc bien constituer une autre dimension, importante, de la niche.

Par ailleurs, la "savane" de Lamto est en fait un milieu hétérogène, tantôt ouvert (savane herbeuse) tantôt plus ou moins fermé (savane ligneuse). S. seminulum est presque indifférent à ce caractère. S. biarmatus, au contraire, est essentiellement héliophile et ne s'aventure jamais sous le couvert ligneux, même léger. Il y a donc ici une troisième dimension importante des niches. Notons d'ailleurs que l'importance de la fermeture du couvert végétal a déjà été mise en évidence en région méditerranéenne française (Lumaret, 1984).

Une quatrième dimension semble lui être liée : c'est la préférence horaire. L'héliophile S. biarmatus est à son abondance maximale entre 12 et 13 h, tandis que celle-ci se situe entre 10 et 11 h pour S. seminulum (fig. 16).

D'autres dimensions pourraient être trouvées, dans la même station, et aider à confirmer que le recouvrement des niches n'est sans doute jamais total : c'est ainsi que pourraient coexister les espèces dominantes d'une même guilda.

Quant aux espèces non dominantes, on pourrait imaginer, avec Caswell cité par Hanski (1982), qu'un peuplement est peut-être constitué d'un noyau d'espèces principales dont les interactions sont assez fortes pour qu'il s'établisse entre elles un équilibre, noyau entouré d'un plus grand nombre d'espèces non en équilibre, jouant leur rôle dans le cadre formé par les espèces en équilibre. On a considéré, aux chapitres 6 et 7, comme espèces "principales" celles dont la biomasse cumulée représente au moins 90 % du total de chaque guilda, et on l'a indiqué à chaque fois.

Puisque les niches des espèces constituant une guilda paraissent ne jamais se recouvrir complètement, qu'en est-il de la compétition à l'intérieur même de la niche, c'est-à-dire intra-spécifique ? Elle paraît bien exister, mais ceci doit être nuancé par deux considérations.

Il semble d'abord que ce qu'on pourrait appeler le "rendement d'enfouissement" optimal d'un excrément, c'est-à-dire la proportion la plus élevée pouvant être enlevée (puis éventuellement roulée) et enfouie par les Scarabaeidae nécessite un nombre minimal d'individus. En d'autres termes, si un individu isolé (ou un couple) peut enfouir une quantité K d'excrément, il existe un nombre n optimal d'individus (ou de couples) de la même espèce, qui, présents dans le même excrément, enfouiront une quantité nL , avec $L > K$. Avec des nombres inférieurs et supérieurs à n , ce rendement diminuera (cf. Ridsdill-Smith et al., 1982). Il y a là un phénomène peu connu, qui se manifesterait aussi par le fait que les individus de la même espèce, en particulier les Sisyphus, ont tendance à se réunir en foules, dans certains excréments, alors que des excréments voisins et identiques sont presque déserts (Paschalidis, 1974). Des phéromones pourraient intervenir ici ; on en a d'ailleurs signalé chez une espèce assez voisine (Tribe, 1975).

Ces agrégations en foules pourraient aussi être expliquées par la sociobiologie. C'est ainsi que Seger (1976) a montré qu'un individu peut accroître son efficacité nette ("inclusive fitness") en partageant sa ressource avec ses proches parents plutôt qu'en les en excluant. C'est dire que,

du point de vue du bénéfice net d'un individu, il existe une relation optimale entre l'abondance de la ressource, le rendement de sa conversion (en termes d'accroissement d'efficacité personnelle par unité de ressource consommée) et l'abondance des compétiteurs ainsi que leur apparentement au sujet. Harris (1981) l'a montré plus concrètement en établissant des équations qui indiquent le taux optimal de consommation pour chacun des individus apparentés en compétition pour une ressource finie.

En fait, la réalité est encore plus compliquée, puisque les foules de Sisyphus qu'on vient d'évoquer rassemblent presque toujours plusieurs espèces. Même si les niches de ces dernières sont bien distinctes, on ne peut donc nier l'existence d'une compétition réelle, un certain nombre d'individus de populations différentes se trouvant ensemble dans le même excrément. Heinrich et Bartholomew (1979) ont montré le rôle, entre autres, de l'endothermie et de la taille dans une telle compétition. Il peut d'ailleurs s'agir d'une "compétition asymétrique", c'est-à-dire n'ayant d'effet défavorable que sur certaines espèces, au bénéfice des autres (Lawton et Hassell, 1981).

Quoi qu'il en soit de ces phénomènes complexes, l'organisation de la guilde des rouleurs diurnes lui permet d'utiliser au mieux les ressources disponibles.

Mais elle n'est pas la seule guilde dans le biotope. Durant le jour, des fouisseurs s'attaquent aussi aux mêmes excréments. Au sein de leur guilde, les différences de tailles doivent être plus déterminantes que pour les rouleurs, la compétition s'exerçant à la fois pour la ressource et pour le sol sur lequel elle repose. En effet, les grandes espèces peuvent enfouir, dans le même temps, plus d'excrément que les petites, mais ces dernières arrivent à creuser un terrier là où une grande n'aurait pas assez de place. On n'observe d'ailleurs jamais, sous les excréments, des anastomoses entre les terriers, chaque insecte semblant éviter ceux des autres. Ce fait, comme aussi celui que chacun reconnaît son propre terrier, indique qu'il pourrait y avoir un marquage, peut-être olfactif, de chaque "territoire", répulsif pour tout autre que le légitime propriétaire.

Ainsi, le facteur limitant de la guilde pourrait être non la quantité d'excrément disponible, comme pour celle des rouleurs, mais l'espace

disponible sous ceux-ci (Bernon, 1981). Quant à la dimension principale des niches, ce serait la taille des insectes.

A Lamto, où n'existent pas de grands mammifères, une dimension des niches disparaît : la préférence que manifestent beaucoup de Scarabaeidae pour un excrément ou pour un autre. Dans les conditions naturelles et aussi dans celles, semi-naturelles, des ranches d'élevage des bovins, la présence de ces mammifères a deux conséquences. D'abord, la masse d'excrément disponible est bien plus grande qu'à Lamto. La biomasse des Scarabaeidae sera donc plus élevée. Ensuite, les espèces recherchant uniquement ou de préférence ce genre de déjections seront présentes, ou plus abondantes. Déjà, à Lamto où nous avons admis que tous les coprophages avaient des préférences identiques, ceci n'était que partiellement vrai. C'est ainsi qu'Onthophagus cupreovirens, qui vient aux pièges à excrément humain, préfère en fait les crottes d'Aulacode, dont il est l'espèce caractéristique (cf. p.133). De même, Sisyphus seminulum, qui fréquente tous les excréments et même les cadavres, est une espèce bien plus ubiquiste que S. biarmatus.

Mais c'est seulement avec la présence de bouse de vache qu'on s'aperçoit que S. goryi est relativement plus attiré par cet excrément que ses congénères. Dans les savanes où tous les principaux types d'excréments sont représentés, la préférence alimentaire s'ajoute donc aux autres dimensions des niches et contribue à diminuer encore le recouvrement de ces dernières.

7.2. Articulation des guildes

Dès qu'un excrément de petit ou moyen mammifère omnivore est déposé, en particulier aux 2e et 3e bimestres, il est immédiatement attaqué par les rouleurs, suivis de près par les fousseurs, et cela par un si grand nombre d'individus qu'il peut avoir complètement disparu en quelques minutes. Il n'y aurait pourtant pas, à proprement parler, de compétition entre la guilde des rouleurs et celle des fousseurs, puisque les premiers n'utiliseraient que ce que les seconds ne pourraient enfouir, faute d'espace.

Le comportement de roulement est plus évolué que celui de fouissement. Comme le disent Halffter et Edmonds (1982), "la divergence initiale du comportement alimentaire en fousseurs et rouleurs provient probablement

du très fort avantage sélectif de réduire la compétition à la source de nourriture". Il faut compléter cette phrase en précisant que la compétition existe pour la nourriture mais aussi, et peut-être plus, pour le sol où elle repose !

Ainsi, les guildes se seraient coadaptées et fonctionneraient en harmonie pour tirer au mieux parti de la ressource. Ceci est confirmé, à Lamto, par le caractère saisonnier du peuplement et l'influence que la pluviosité exerce sur lui. De fait, la courbe de variation saisonnière de la biomasse de l'ensemble du peuplement des Scarabaeidae de savane de Lamto ressemble beaucoup à celle de la pluviosité (fig. 98). Le coefficient de corrélation entre ces deux ensembles de valeurs, après transformation logarithmique, est très élevé : $r = 0,993$ ($P < 0,005$ avec 4 ddl). Donc, de façon presque certaine, la biomasse des Scarabaeidae de savane de Lamto, dépend étroitement de la pluviosité. La corrélation est au contraire moins bonne, voire franchement mauvaise, quand on considère des fractions de ce peuplement. Elle n'apparaît et n'est élevée que quand on le considère dans son ensemble. Ce peuplement apparaît donc comme un tout, fonctionnant de façon coadaptée et harmonieuse en relation avec les facteurs du milieu.

7.3. Facteurs du milieu

Ainsi, la pluviosité apparaît comme un important facteur du milieu. Dans la plupart des stations de savane étudiées, en effet, la biomasse des Scarabaeidae semble en relation directe avec elle, comme on vient de le voir pour Lamto. A Sipilou, la corrélation est moins nette, particulièrement pour le sous-peuplement des bouses de vache, dont on va reparler immédiatement. De toute façon, l'importance de la pluviosité semble diminuer quand elle n'est pas un facteur limitant, ce qui est le cas à Sipilou, station fort arrosée.

A Abokouamékro, la corrélation est bonne entre la biomasse des Scarabaeidae capturés aux pièges à excrément humain et la somme de la pluviosité du mois de capture et de celle du mois précédent ($r = 0,736$: $P < 0,05$). La relation n'est pas significative avec la seule pluviosité du mois de capture. On a jadis mis en évidence une corrélation entre l'abondance de certains lépidoptères malgaches et la pluviosité d'une période

précédente, dont l'influence se ferait donc sentir avec une certaine latence (Paulian et Moureaux, 1951 ; Paulian, 1952). A Abokouamékro, pour les Scarabaeidae récoltés dans la bouse de vache, on ne peut mettre en évidence aucune corrélation avec la pluviosité. Ceci est dû à la relation complexe entre ce facteur et les grands fousseurs. Certains de ceux-ci, en effet, sont en corrélation étroite avec lui, comme Copris interioris ($r = 0,942$ avec la pluviosité du mois), mais certains autres montrent une corrélation inverse, notamment Catharsius crassicornis ($r = -0,807$ avec la pluviosité du mois). Comme on l'a déjà dit, la profondeur du terrier de cette espèce lui permettrait d'être active durant la saison sèche, où la concurrence est réduite.

A Ouango Fitini, enfin, station soudanienne où la saison sèche est plus rigoureuse qu'en zone guinéenne, la pluviosité est un facteur limitant. Aussi existe-t-il une bonne corrélation entre la pluviosité et le sous-peuplement échantillonné par les pièges à excrément humain ($r = 0,883$), corrélation encore meilleure pour celui des bouses ($r = 0,902$).

En forêt, le phénomène est plus complexe. Il semble bien pourtant que la pluviosité joue, ici aussi, un rôle important. On le démontre par exemple à Taï-MATA, où la corrélation entre ce facteur et la biomasse de Scarabaeidae récoltés dans les crottins d'éléphant est excellente ($r = 0,901$). Toutefois, la corrélation n'est pas significative pour le sous-peuplement des petits excréments, échantillonné par les pièges à excrément humain.

A Sipilou, la corrélation est excellente entre la pluviosité du bimestre et la biomasse de l'ensemble du peuplement de forêt ($r = 0,979$: $P < 0,005$ avec 4 ddl).

A Lamto, nous avons signalé une corrélation entre la pluviosité de deux bimestres et la biomasse des Scarabaeidae forestiers des deux bimestres suivants, mais ce calcul ne prend pas en compte les espèces savaniques venues aux pièges en forêt (Cambefort, 1982c). Avec elles, il n'existe plus de corrélation.

Il en est de même à Ouango Fitini, ce qui s'explique par le fait que les espèces savaniques pénètrent sous bois surtout durant la période sèche, compensant alors la diminution des espèces forestières. En fait, on ne

trouve non plus pas de corrélation si l'on ne prend en compte que ces espèces forestières : les espèces de savane font plus que les remplacer : elles les concurrencent sans doute, et le nouvel équilibre qui s'établit ne peut être mis en relation avec la pluviosité.

Un autre facteur du milieu dont il faut tenir compte est le sol, mais sa nature semble peu importante au contraire de sa texture. De fait, les adultes de Scarabaeidae creusent pour enfouir leurs réserves d'excréments : la structure du sol sera donc plus importante pour les rouleurs que pour les fouisseurs, car les premiers sont en général de moins bons terrassiers que les seconds. Un sol argileux et pierreux, par exemple, leur est bien moins favorable qu'un sol sablonneux. C'est une des raisons pour lesquelles les rouleurs sont nettement moins nombreux à Ouango Fitini que dans les autres stations.

Par ailleurs la rétention d'eau et le drainage sont particulièrement importants pour les nids pédotrophiques. Il semble que les larves, dans ces derniers, supportent bien une relative sécheresse, qui d'ailleurs en Côte d'Ivoire ne dure que quelques mois tout au plus : elles entrent alors en quiescence jusqu'aux prochaines pluies. En revanche, une accumulation d'eau, avec inondation des nids, tue les larves par noyade. Nous avons observé ce phénomène à Ouango Fitini.

Ainsi, les sols les plus favorables aux Scarabaeidae sont ceux à horizon superficiel sablonneux, comme on les rencontre en savane de Lamto, d'Abokouamékro et de Kakpin notamment.

D'autres facteurs du milieu, essentiellement présence de grands mammifères et dégradation anthropique, seront examinés au chapitre suivant.

7.4. Le mimétisme et la prédation

Un aspect particulier des peuplements de savane est l'existence d'un cortège de formes très semblables extérieurement. A Kakpin, par exemple, on rencontre dans les guildes diurnes trois rouleurs de tailles voisines et de couleur bleue, appartenant à la tribu des Gymnopleurini (Garreta nitens janthinus, Gymnopleurus coerulescens et G. puncticollis) qui exploitent ensemble les excréments d'omnivores, notamment de babouin. Quatre fouisseurs leur sont associés, comme eux de tailles voisines et de la même couleur bleue :

Tableau LXVII. "Modèles" et "mimes" capturés à Kakpin, dans des pièges à excrément humain, les 5 et 6 mai 1980.

<u>nom spécifique</u>	<u>couleur</u>	<u>effectif</u>	
<u>Garreta nitens</u>	bleu	593	} "modèles" : 2438 individus bleus
<u>Gymnopleurus coerulescens</u>	bleu	168	
<u>Gymnopleurus puncticollis</u>	bleu	1677	
<u>Proagoderus auratus</u>	bleu	230	} "mimes" : 416 individus bleus + 10 individus cuivreux
<u>Proagoderus auratus</u>	cuivreux	1	
<u>Proagoderus pseudoalcyon</u>	bleu	39	
<u>Phalops vanellus</u>	bleu	91	
<u>Phalops vanellus</u>	cuivreux	2	
<u>Phalops batesi</u>	bleu	2	
<u>Onthophagus cupreus</u>	bleu	54	
<u>Onthophagus cupreus</u>	cuivreux	7	

Proagoderus auratus forme bleue cyanesthes d'Orb., P. pseudoalcyon, Phalops vanellus forme bleue coeruleatus d'Orb. et Onthophagus cupreus forme bleue innommée.

A Pabré, toujours dans les guildes diurnes, se trouvent également trois Gymnopleurini (Garreta n. nitens, Allogymnopleurus olivieri et Gymnopleurus fulgidus), de tailles voisines et de la même couleur rouge cerise. Avec eux, se rencontrent Proagoderus auratus, forme rouge, typique, Phalops batesi forme rouge aereocupreus d'Orb., Ph. vanellus, forme rouge, typique, et Onthophagus cupreus, forme rouge, typique. Cette réunion d'espèces existe aussi au nord du Sénégal, avec une espèce supplémentaire, toujours de la même couleur : Pleuronitis fulgidus (01.).

Comment interpréter ces convergences de coloris et la présence de formes bleues ou rouges d'espèces polychromatiques dans les stations où existent des espèces bleues ou rouges ? Le premier (et le seul) auteur à avoir évoqué cette question, Arrow (1931), émet l'hypothèse d'une protection contre les oiseaux prédateurs. Nous penserions plutôt aux babouins. De fait, Marshall et al. (1902) indiquent que plusieurs oiseaux consomment des Scarabaeidae mais que ceux-ci sont refusés par les babouins. Il y aurait donc, chez ces insectes diurnes et face à des prédateurs ayant la vision des couleurs, sélection de colorations d'avertissement. Dans une localité donnée, la pression sélective favoriserait une couleur, celle des Gymnopleurini, au détriment des autres couleurs qui continuent pourtant d'y exister, mais en nombres réduits (tableau LXVII). On ne connaît rien de la comestibilité des Scarabaeidae et il n'est pas possible de décider en faveur de l'un des deux types "classiques" de mimétisme, le batésien et le müllerien. Toutefois le modèle est clairement les Gymnopleurini. Ceux-ci sont très riches en glandes pygidiales qui, chez les coléoptères, sécrètent le plus souvent des substances répugnatoires (Pluot-Sigwalt, 1983). On peut donc penser qu'ils sécrètent des substances repoussantes pour les éventuels prédateurs. Ce système de défense aurait été développé par ces insectes, très exposés par leurs longues déambulations sur le sol (quand ils roulent leur boulette) aux attaques des prédateurs. Dans une même zone géographique, toutes les espèces de Gymnopleurini en présence auraient développé la même coloration d'avertissement selon le modèle dit "Müllerien". Par la suite, un petit nombre d'Onthophagini, bien plus pauvres en glandes pygidiales (Pluot-Sigwalt, op. cit.) et donc probablement non "protégés" par des sécrétions

répugnatoires, ont développé des phénomènes de mimétisme dit "Batesien", les amenant à être, pour la plupart des individus d'un peuplement, de coloration semblable à celle de leurs "modèles". Ces insectes ne sont pas des rouleurs. Ils sont en outre bien moins nombreux que leurs modèles. Ceci expliquerait que la pression sélective (par l'intermédiaire de la prédation) n'ait pas sélectionné de formes à coloris stable mais que ces espèces existent encore sous plusieurs variétés dans leurs stations (tableau LXVII).

Si l'explication que nous donnons de ces phénomènes de mimétisme est juste, et s'il ne s'agit donc pas là de convergences aléatoires ou de "pseudomimétisme" comme en décrit Pierre (1983), la prédation doit jouer un rôle important sur la régulation des populations de Scarabaeidae diurnes et donc sur la structure de leurs peuplements.

Quant aux Scarabaeidae nocturnes, beaucoup d'entre eux stridulent, notamment les grandes espèces. D'après Masters (1980), tous les bruits stridulatoires produits par les insectes sont désagréables pour les éventuels prédateurs (essentiellement mammifères insectivores et chiroptères) et, en outre, mutuellement mimétiques. Un certain nombre de caractéristiques qu'ils ont en commun pourrait conduire les prédateurs à reconnaître immédiatement les insectes qui produisent de tels bruits et à les abandonner aussitôt.

Pour les Scarabaeidae nocturnes aussi, la prédation jouerait donc un rôle important dans la structuration des peuplements.

En conclusion, les peuplements locaux de Scarabaeidae seraient structurés par des caractéristiques intrinsèques des espèces (caractères de rouleur ou de fouisseur, taille, période d'activité durant le jour et l'année, préférence pour un excrément donné, etc.) et par des facteurs extrinsèques, au premier rang desquels viendrait la prédation.

7.5. Analyse théorique de la structure des peuplements

Depuis quelques années et, en France, spécialement à la suite de Daget (1979), on a appliqué à l'étude des peuplements un certain nombre de traitements mathématiques, les plus usités étant l'étude de la diversité spécifique au moyen d'un indice et l'ajustement à un modèle de distribution d'abondances.

7.5.1. Diversité spécifique

La diversité spécifique a fait l'objet de nombreuses discussions (cf. par exemple Daget, op. cit. ; Blondel, 1979). Exprimant le nombre d'espèces mais aussi leur abondance relative, elle rend compte de la pluralité des fonctions, c'est-à-dire du mode de transfert de l'énergie, donc des niches.

On utilisera ici l'indice de diversité le plus répandu, celui de Shannon :

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i$$

Il exprime le nombre de questions auxquelles on peut répondre par "oui" ou par "non" pour connaître l'identité d'un objet tiré au hasard dans une collection, c'est-à-dire en fait le nombre moyen de contacts qu'un individu quelconque aura avec des individus d'une espèce différente avant de rencontrer un autre individu de la sienne. C'est donc une mesure des niches occupées auxquelles il se heurte : plus H' est élevé, plus forte est la compétition interspécifique potentielle. Cet indice est exprimé dans une unité binaire "binary digit" ou "bit" qui correspond au cas de deux objets présents en proportions égales. Nous avons calculé H' en utilisant non les effectifs mais les biomasses. Du point de vue de la compétition interspécifique, en effet, une grande espèce est plus "compétitive" et agit plus sur ses concurrentes qu'une petite.

Un autre indice souvent utilisé est celui d'équitabilité ou équirépartition. Il est démontré (Daget, op. cit.) que l'indétermination, ou quantité d'information, contenue dans un peuplement est maximale quand $H' = \log_2 S$, c'est-à-dire quand toutes les espèces ont la même abondance. D'où la notion d'équitabilité, rapport de la diversité observée à la diversité maximale possible :

$$J' = \frac{H' \text{ obs}}{H' \text{ max}}$$

Cet indice rend compte du degré de réalisation par le peuplement étudié de la diversité maximale potentielle.

Enfin, on peut utiliser aussi la diversité "idéale" prévue par MacArthur (H'_{MA}), dont le modèle représente "un état d'équilibre stable vers lequel tendent les peuplements réels sans jamais pouvoir les atteindre

Tableau LXVIII. Diversité spécifique et ajustement des guildes étudiées à des modèles de distribution d'abondances. Pour chaque guildes, le tableau donne l'indice de diversité de Shannon (I_{SH}), l'équitabilité observée (éq._{obs.}), l'indice de diversité de MacArthur (I_{MA}), ainsi que les valeurs des coefficients de corrélation entre la distribution observée et celles prédites par les modèles de Motomura ($|r|_{\text{Motomura}}$) et Preston ($|r|_{\text{Preston}}$).

		I_{SH}	éq. _{obs.}	I_{MA}	$ r _{\text{Motomura}}$	$ r _{\text{Preston}}$
SIPILOU (savane)						
	rouleurs	2,045	0,645	2,702	0,980	0,968
diurnes	fouisseurs	2,692	0,543	4,394	0,993	0,986
	cleptoparasites	1,133	0,751	1,300	0,993	0,993
	rouleurs	-	-	-	-	-
nocturnes	fouisseurs	2,464	0,493	4,438	0,975	0,987
	cleptoparasites	1,022	0,440	1,937	0,991	0,995
LAMTO (savane)						
	rouleurs	2,213	0,666	2,843	0,969	0,953
diurnes	fouisseurs	2,502	0,510	4,348	0,981	0,992
	cleptoparasites	0,478	0,478	0,811	-	-
	rouleurs	0,826	0,521	1,300	0,996	0,996
nocturnes	fouisseurs	3,481	0,696	4,438	0,990	0,990
	cleptoparasites	-	-	-	-	-
ABOKOUAMEKRO (savane)						
	rouleurs	2,787	0,732	3,296	0,981	0,979
diurnes	fouisseurs	2,984	0,565	4,716	0,991	0,992
	cleptoparasites	1,585	0,565	2,371	0,974	0,976
	rouleurs	1,122	0,561	1,656	0,952	0,946
nocturnes	fouisseurs	3,168	0,577	4,917	0,976	0,996
	cleptoparasites	1,856	0,718	2,171	0,988	0,978
OUANGO FITINI (savane)						
	rouleurs	2,895	0,837	2,970	0,967	0,982
diurnes	fouisseurs	3,710	0,707	4,679	0,992	0,987
	cleptoparasites	1,452	0,626	2,371	0,966	0,971
	rouleurs	1,623	0,699	1,937	0,973	0,966
nocturnes	fouisseurs	4,362	0,754	5,201	0,989	0,979
	cleptoparasites	2,480	0,883	2,371	0,971	0,979
TAI-MATA (forêt)						
	rouleurs	1,397	0,699	1,656	0,947	0,953
diurnes	fouisseurs	2,855	0,631	3,978	0,979	0,989
	rouleurs	-	-	-	-	-
nocturnes	fouisseurs	3,811	0,711	4,786	0,992	0,992
SIPILOU (forêt)						
	rouleurs	1,804	0,777	1,937	0,963	0,974
diurnes	fouisseurs	2,534	0,666	3,296	0,990	0,989
	rouleurs	-	-	-	-	-
nocturnes	fouisseurs	1,963	0,619	2,702	0,947	0,967
LAMTO (forêt)						
	rouleurs	0,257	0,099	2,171	0,961	0,971
diurnes	fouisseurs	2,303	0,509	3,978	0,987	0,985
nocturnes	fouisseurs	1,747	0,487	3,087	0,974	0,963
OUANGO FITINI (forêt)						
	rouleurs	1,028	0,514	1,656	0,957	0,962
diurnes	fouisseurs	3,000	0,734	3,561	0,944	0,970
	rouleurs	-	-	-	-	-
nocturnes	fouisseurs	1,737	0,425	3,561	0,971	0,973

ou s'y maintenir bien longtemps" (Daget, op. cit.). Lloyd et Ghelardi (1964) ont donné une table des valeurs de cette diversité pour des nombres d'espèces donnés. En comparant à cette diversité H'_{MA} l'indice observé H' , on peut se faire une idée de l'état d'équilibre du peuplement auquel on a affaire.

Le tableau LXVIII indique, pour la plupart des guildes décrites aux chapitres 5 et 6, ces trois valeurs H' , J' et H'_{MA} .

Comme on pouvait s'y attendre, la valeur de H' est très liée au nombre d'espèces ($r = 0,840$ avec 31 ddl), ce qui traduit le fait que le paramètre "richesse spécifique" est un élément fondamental de la diversité. En moyenne, plus le nombre d'espèces est élevé, plus grande est donc la compétition interspécifique à l'intérieur de la guildes. Comme les guildes des rouleurs comptent, en général, moins d'espèces que celles des fousseurs, la compétition interspécifique qui s'y exerce pourrait sembler moins intense. Pourtant, dans les peuplements diurnes de savane, l'indice H' est relativement plus élevé chez les rouleurs que chez les fousseurs correspondants.

L'indice J' d'équitabilité, qui représente lui aussi la compétition mais indépendamment du nombre des espèces (aucune corrélation significative n'existe entre ces deux groupes de valeurs), est plus élevé chez les rouleurs diurnes que chez les fousseurs diurnes, dans les quatre stations de savane. Inversement, dans les trois stations (Lamto, Abokouamékro, Ouango Fitini) où l'on peut calculer leur diversité, les rouleurs nocturnes ont un indice J' plus faible que celui des fousseurs diurnes ($r = 0,944$: $P < 0,05$ avec 2 ddl) et une corrélation très significative entre rouleurs diurnes et fousseurs nocturnes ($r = 0,989$: $P < 0,01$ avec 2 ddl). En revanche, la corrélation entre rouleurs diurnes et nocturnes est à peine significative ($r = 0,984$: P presque égal à 0,1 avec 1 ddl) et il n'en existe pas entre fousseurs diurnes et nocturnes ($r = 0,556$).

Une fois de plus, les guildes des différents peuplements semblent entretenir entre elles des relations certaines mais paradoxales. C'est ainsi que les rouleurs diurnes entrent plus en relation avec les fousseurs nocturnes qu'avec les diurnes. Ceci voudrait-il dire que les rouleurs diurnes utilisent plus les excréments de la nuit précédente, où les fousseurs nocturnes sont déjà établis, que ceux du jour même, où les fousseurs diurnes arrivent en même temps qu'eux ? Quant à ces derniers, ils ne montrent que

des relations assez lointaines avec les nocturnes, ce qui indiquerait que ces deux guildes sont assez nettement séparées : de fait on a remarqué que les fouisseurs diurnes sont en général de petite taille et spécialisés dans l'exploitation des petits excréments "du jour" (type excrément humain), alors que les nocturnes sont souvent grands et exploitent les gros excréments d'herbivores, "du soir" de préférence.

Bien que l'équitabilité soit, en général, indépendante du nombre d'espèces, on met en évidence une corrélation presque significative ($r = 0,852 : P < 0,15$ avec 2 ddl) entre la moyenne de l'équitabilité des guildes d'une station et la richesse spécifique de celle-ci. Ici encore, le peuplement fonctionne comme un tout : plus le nombre d'espèces y est élevé et plus l'équitabilité, c'est à dire, en somme, la compétition interspécifique indépendante du nombre d'espèces, est grande.

La même relation significative entre les valeurs de H' et le nombre d'espèces de chacune des stations existe aussi en forêt ($r = 0,831$ avec 12 ddl). On ne peut, en revanche, mettre en évidence une corrélation nette entre les indices J' des différentes guildes : la compétition inter-guildes est ici moins nette qu'en savane.

Pour ce qui est de l'indice H'_{MA} , diversité "idéale" selon MacArthur, on constate que l'indice H' observé en est proche dans plusieurs cas, notamment à Ouango Fitini, chez les rouleurs diurnes de savane. Dans ce peuplement, les cleptoparasites nocturnes ont même une diversité observée supérieure à celle du modèle, ce qui pose évidemment le problème de sa valeur !

7.5.2. Modèles de distribution d'abondance

Il est devenu classique de comparer la distribution d'abondance des espèces d'un peuplement à un modèle mathématique, en vue de rattacher à un schéma plus simple le phénomène de prime abord si complexe qu'est la structure d'un peuplement.

A la suite de Daget (op. cit.), les modèles les plus utilisés en France sont ceux de MacArthur, de Motomura et de Preston. Blondel (op. cit.) discute le fondement biologique de ces différents types de distributions. Pour lui, le modèle de MacArthur serait "un type de distribution très structuré dans laquelle un petit groupe homogène d'espèces voisines se partagent

une ressource importante du milieu". On doit toutefois noter que Lloyd et Ghelardi (op. cit.) n'indiquent nullement que le nombre d'espèces du modèle doive être petit. Au contraire, ils en calculent la diversité jusqu'à 1 000 espèces. Par ailleurs, la plupart des guildes que nous avons étudiées sont bien des distributions très structurées où un petit groupe homogène d'espèces voisines se partagent une certaine ressource, assez importante, du milieu. Pourtant, presque aucune de ces guildes ne semble conforme au modèle de MacArthur. La raison en serait que, établi pour des vertébrés, il ne pourrait rendre compte de façon satisfaisante des peuplements d'insectes. De plus si, comme dit Daget, ce modèle représente un état "d'équilibre stable", on peut s'interroger sur sa validité pratique, les "équilibres" biologiques n'étant en réalité qu'en déséquilibre permanent.

Restent les deux modèles de Motomura et de Preston. Pour les "associations d'espèces soumises aux mêmes facteurs et dont le profil spécifique se rapproche suffisamment de ces deux modèles pour y être assimilé", Daget et al. (1972) ont créé le terme de "nomocénose". Les guildes de Scarabaeidae que nous avons décrites sont en tout point conformes à cette définition, mais quel modèle choisir ? Pour Blondel (op. cit.), le modèle log-linéaire de Motomura "doit plutôt se rencontrer dans les milieux caractérisés par quelques facteurs dominants, par exemple quand une ressource est très abondante, ce qui entraîne une hiérarchisation des niches, la première espèce accaparant la plus grande partie de la ressource ("niche-preemption hypothesis", la seconde se contentant de ce que lui laisse la première et ainsi de suite jusqu'à la dernière". En revanche, le modèle log-normal de Preston "suppose l'existence de nombreux facteurs écologiques indépendants qui permettent un partage équilibré des ressources". En pratique, "la plupart des distributions oscillent entre ces deux extrêmes, entre lesquels existent tous les intermédiaires". Daget et al. (op. cit.) notent enfin que "les nomocénoses log-normales paraissent très fréquentes dans la nature, particulièrement dans les régions tropicales. Elles représentent peut-être le type de peuplement équilibré vers lequel tendent toutes les communautés animales et végétales lorsque les facteurs de l'environnement gardent une certaine stabilité".

Les guildes de Scarabaeidae que nous avons étudiées sont en effet soumises chacune à un facteur limitant. On a vu que celui-ci est la quantité d'excrément disponible pour les guildes de rouleurs et l'espace

dans le sol sous-jacent pour celles de fousseurs. Ces guildes montrent aussi des hiérarchisations de niches. Par ailleurs, elles sont soumises à de nombreux autres facteurs écologiques indépendants qui, on l'a vu, limitent les recouvrements des niches et donc "permettent un partage équilibré des ressources". Enfin, elles se rencontrent dans des environnements stables. Il n'est donc pas possible, a priori, de décider en faveur de l'un ou de l'autre de ces modèles.

Nous avons donc tenté, en suivant les méthodes indiquées par Daget (op. cit.), de contrôler le degré de conformité de ces guildes à chacun de ces deux modèles. Comme nous utilisons les biomasses et non les effectifs, il n'est pas possible d'employer le test du χ^2 . Nous emploierons donc le coefficient de corrélation, entre $\log q_i$ et i d'une part. (" $|r|_{\text{Motomura}}$ "), entre $\log q_i$ et $P(k_i)$ (" $|r|_{\text{Preston}}$ ") d'autre part. Les valeurs absolues de ces deux coefficients seront ensuite comparées. Le tableau LXVIII indique ces valeurs pour la plupart de nos guildes ⁽¹⁾.

Si le modèle de Motomura n'est qu'un cas particulier de celui de Preston, toutes nos guildes peuvent être considérées comme conformes à des distributions d'abondances log-normales plus ou moins tronquées. En effet, la valeur de $|r|_{\text{Preston}}$ n'est inférieure à 0,95 que dans un cas et à 0,96 que dans deux autres. Quelques guildes montrent d'excellents ajustements, comme celle des fousseurs nocturnes d'Abokouamékro (tableau XLIII), dont la distribution est presque rigoureusement log-normale et

(1) Les calculs ont été faits, pour les rouleurs diurnes de savane de Ouango Fitini (cf. tableau XLV), en supprimant Odontoloma relictum. Si on la conservait en effet, on aurait les coefficients de corrélation suivants :

$$|r|_{\text{Motomura}} = 0,745 ; |r|_{\text{Preston}} = 0,791.$$

Cette espèce ne fait donc certainement pas partie de la nomocénose, c'est-à-dire de la guildes, dont il est question.

On a également supprimé Onthophagus parcepilosus et O. sipilouensis dans la guildes des fousseurs nocturnes de forêt à Sipilou (tableau LVI). Ici, les coefficients de corrélation, respectivement 0,920 et 0,933, ne sont pas beaucoup améliorés par cette suppression. Il est donc possible que ces deux espèces fassent partie de cette guildes. Tous les autres ajustements ont été faits en utilisant les chiffres réels des tableaux.

symétrique, en logarithmes de base 2, de part et d'autre de l'octave médiane centrée sur 7,193. Quand la distribution n'est pas symétrique, on pourrait, suivant la méthode indiquée par Daget et al. (op. cit.) et par Daget (op. cit.), déterminer le nombre d'espèces réellement présentes dans la guilda. Mais ceci n'a qu'un intérêt théorique, les espèces manquantes étant trop rares pour avoir, dans le peuplement, une importance notable.

En conclusion, la quasi-totalité des guildes que nous avons définies et étudiées nous apparaissent comme des structures présentant un équilibre interne, fonctionnant harmonieusement les unes par rapport aux autres dans un environnement en utilisant de façon optimale la ressource disponible.

Tableau LXIX. Les trente espèces de forêt les plus abondantes dans la dition, rangées par ordre décroissant de biomasse moyenne (en mg) par prélèvement.

1	<i>Diastellopalpus tridens</i>	604,2	16	<i>Onthophagus laeviceps</i>	21,9
2	<i>Heliocopris diana</i>	124,4	17	<i>Onthophagus lamtoi</i>	20,7
3	<i>Anachalcos cupreus</i>	96	18	<i>Onthophagus rufopygus</i>	19,9
4	<i>Onthophagus bandamai</i>	63,8	19	<i>Onthophagus feai</i>	16,7
5	<i>Copris tridens</i>	50,6	20	<i>Diastellopalpus laevibasis</i>	15,6
6	<i>Heliocopris haroldi</i>	48,3	21	<i>Onthophagus kindianus</i>	14,9
7	<i>Onthophagus liberianus</i>	44,9	22	<i>Copris phylax</i>	14,3
8	<i>Oniticellus pseudoplanatus</i>	44,4	23	<i>Diastellopalpus noctis</i>	12,4
9	<i>Sisyphus eburneus</i>	44,1	24	<i>Lophodonitis carinatus</i>	12,3
10	<i>Onitis subcrenatus</i>	38,8	25	<i>Onthophagus semiviridis</i>	11,2
11	<i>Pseudopedaria grossa</i>	38,6	26	<i>Liatongus sjostedti</i>	11,2
12	<i>Onthophagus denudatus</i>	36,6	27	<i>Neosisyphus angulicollis</i>	8,4
13	<i>Copris camerunus</i>	31,5	28	<i>Onthophagus atronitidis</i>	7,7
14	<i>Onitis nemoralis</i>	27	29	<i>Garreta diffinis</i>	5,7
15	<i>Onthophagus fuscatus</i>	26,8	30	<i>Onthophagus strictestriatus</i>	5,3

Tableau LXX. Les sept tribus les plus abondantes en forêt rangées par ordre décroissant de pourcentage de la biomasse totale des Scarabaeidae de forêt et rangs occupés par ces tribus selon leur biomasse dans chacune de quatre stations de forêt.

		Taï	Sipilou	Lamto	Ouango Fitini
Onthophagini	60,8	2	1	1	1
Coprini	20,3	1	2	-	-
Canthonini	6,3	5	-	-	-
Onitini	5,1	3	3	-	-
Oniticellini	3,7	4	-	3	-
Sisyphini	3,5	6	5	2	-
Gymnopleurini	0,4	-	4	-	-

Chapitre 8 : Analyse des peuplements régionaux

Nous avons vu, au chapitre précédent, la manière dont les espèces de Scarabaeidae s'organisent en guildes et en peuplements, au niveau local. Nous avons également fait ressortir les principaux facteurs qui structurent ces peuplements locaux. Voyons maintenant si l'on peut mettre en évidence des structures régionales du peuplement et quels sont les facteurs qui conditionnent ces dernières. Les deux grands faciès échantillonnés lors de cette étude, la forêt et la savane, sont radicalement différents : nous le montrerons à la fin de ce chapitre. Ils seront donc étudiés successivement, puis comparés.

8.1. Peuplements de forêt.

8.1.1. Les taxons

Sur les 286 Scarabaeidae de Côte d'Ivoire, seuls 85 (29,7 %) sont inféodés à la forêt. De même, sur les 41 genres, seuls 7 (17,1 %) sont exclusivement forestiers tandis que 17 (41,5 %) renferment des espèces de forêt et de savane.

Le tableau LXIX donne la liste des 30 espèces de forêt les plus importantes, rangées par ordre décroissant de biomasse moyenne par prélèvement (piégeage ou lavage). La plupart d'entre elles se rencontrent à Taï ; certaines, toutefois, en sont absentes et peuvent être considérées comme caractéristiques des forêts mésophiles ou xérophiles. Ce sont notamment : Onthophagus bandamai (Lamto, Ouango), O. lamtoi (Lamto), Garreta diffinis (Sipilou), O. parcepilosus (Sipilou, Lamto), O. ahenomicans, kouassii, raffrayi et natronis (Lamto), O. anogeissi et miles (Ouango Fitini).

En revanche, certaines des espèces qui se rencontrent à Taï ne sont pas exclusivement forestières et se trouvent aussi dans les savanes arborées. Ce sont : Anachalcos cupreus, Heliocopris haroldi, Onitis sphinx, Euoniticellus fumigatus et Strandius tigrinus. Les quatre dernières font partie de la même association, caractéristique du crottin d'éléphant, en forêt comme en savane arborée.

Le tableau LXX, tiré du précédent, indique les sept tribus de Scarabaeidae représentées en forêt par des espèces proprement forestières et donne leurs importances relatives. Les Onthophagini dominent nettement, avec

60,8 % de la biomasse totale des Scarabaeidae. La tribu occupe le premier rang dans toutes les stations de forêt, sauf toutefois celle dont la faune est la plus riche, Taï-MATA. Dans cette dernière, la présence de nombreux éléphants favorise les grands fousseurs, particulièrement les Coprini, qui y occupent le premier rang. C'est à cette abondance locale que la tribu doit d'occuper le deuxième rang des tribus forestières, avec 20,3 % de la biomasse totale des Scarabaeidae. Les cinq autres tribus ont une importance bien moindre en forêt.

Un trait caractéristique du comportement des Scarabaeidae de forêt est de se poser sur les feuilles des plantes de sous-bois, soit aux aguets en attendant de détecter un excrément voisin, soit pour dormir en attendant la prochaine période d'activité. Ce comportement de pose⁽¹⁾ a été signalé en Côte d'Ivoire par Paulian (1947) et étudié, en Amérique, par Howden et Nealis (1978), qui ont montré qu'il existait une corrélation entre la hauteur de la pose et la taille des insectes. A Taï, nous avons observé ce comportement chez les espèces suivantes : Sisyphus latus, S. eburneus, Neosisyphus angulicollis, Amietina eburnea, Onthophagus hilaris et O. infaustus (espèces diurnes) ; Pseudopedaria grossa et O. deplanatus (espèces nocturnes).

Les plantes de sous-bois où se posent habituellement les Scarabaeidae, à Taï, ont en général moins de 1 m de hauteur et possèdent des feuilles larges. Ce sont notamment : Cephaelis yapoensis (Schnell) Schnell (Rubiaceae), Maesobotrya barteri (Baill.) Hutch. (Euphorbiaceae), Pauridiantha afzelii (Hiern.) Bremek. (Rubiaceae) (Det. Henri Tehe).

A Lamto, on capture aussi sur les feuillages Sisyphus eburneus, Onthophagus laeviceps et O. lamtoi.

Bien que Howden et Young (1981) aient signalé deux espèces de Scarabaeidae dans la canopée, au Panama et que Walter (1982) en ait signalé cinq au Gabon, nous n'avons pu, au cours de piégeages effectués à 25 m de hauteur en forêt de Taï, capturer aucun Scarabaeidae dans ce milieu.

(1) Nous utilisons ce terme ("action de se poser" d'après Littré) pour traduire le "perching" des auteurs anglo-saxons.

8.1.2. Variations régionales des peuplements

De la forêt sempervirente hygrophile de Taï-MATA à la forêt mésophile de Sipilou et Lamto et à la forêt xérophile de Ouango Fitini, on constate une diminution drastique du nombre des espèces proprement forestières. On en compte 78 à Taï, mais leur nombre n'est plus que de 5 à Ouango Fitini (tableau LXXI). Sur ces cinq espèces, deux seulement existent aussi à Taï (Dias-tellopalpus tridens et Onthophagus feai), une à Lamto (O. bandamai) et deux n'ont été trouvées qu'en forêt dense sèche, jamais en forêt mésophile ni hygrophile (O. anogeissi et miles). La diminution du nombre des espèces proprement forestières se traduit évidemment par celle du nombre des tribus représentées en forêt (tableau LXX). Corrélativement à la diminution du nombre des espèces forestières, on constate une augmentation du nombre des espèces de savane pénétrant en forêt.

La biomasse des peuplements est très semblable dans les deux stations extrêmes, mais presque de moitié moindre dans les deux stations médianes. En fait, en ne considérant que les espèces proprement forestières, cette biomasse est environ le double à Taï-MATA de ce qu'elle est dans les autres stations de forêt, entre lesquelles elle varie assez peu (tableau LXXI).

8.1.3. Classement des stations

Il est clair, d'après ce qui précède, que les quatre stations de forêt que nous avons étudiées s'ordonnent suivant un gradient simple : Taï-MATA, Sipilou, Lamto, Ouango Fitini. Mais un test mathématique est nécessaire pour confirmer ce gradient et pour évaluer les affinités existant entre ces stations. Une méthode simple consiste à utiliser les rangs de biomasse totale annuelle qu'y occupent les sept tribus de Scarabaeidae représentées (tableau LXX). Les stations sont comparées deux à deux par le moyen du coefficient de corrélation de rangs de Spearman :

$$r = 1 - \frac{\sum D^2}{n^3 - n}$$

où D est la différence des rangs occupés par la même tribu dans les deux stations que l'on compare ; n est le nombre d'objets rangés, c'est-à-dire ici 7, d'où $n^3 - n = 336$. On combine ensuite les deux stations les plus semblables, que l'on compare aux autres, et ainsi de suite.

Tableau LXXI. Nombres et biomasses (mg) des espèces proprement forestières et des espèces savanicoles pénétrant en forêt dans quatre stations forestières.

	Tai-MATA	Sipilou	Lamto	Ouango Fitini
nombres d'espèces forestières	78	25	22	5
nombres d'espèces savanicoles	-	5	19	38
biomasses des espèces forestières	37501	22588	20572	20290
biomasses des espèces savanicoles	-	1519	969	18285
biomasses totales	37501	24107	21541	38575

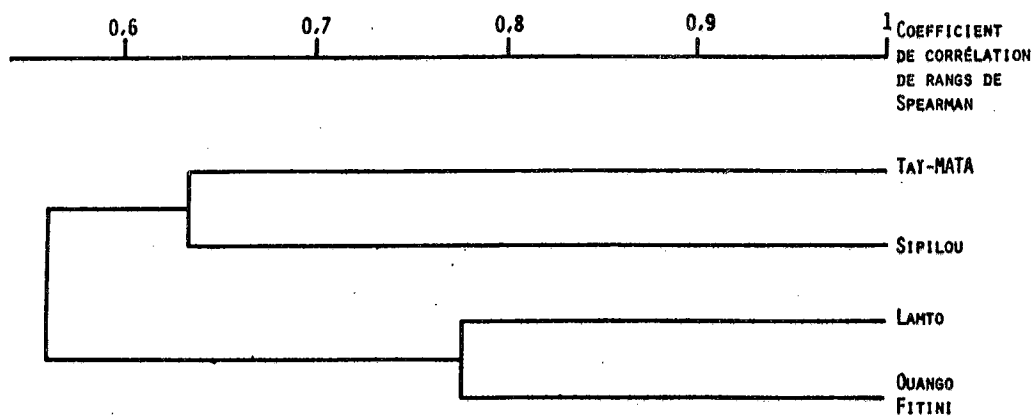


Fig. 91. Dendrogramme des stations de forêt.

Les calculs ont été faits en prenant en compte les espèces forestières vraies des stations. Le résultat obtenu peut se mettre sous la forme d'un dendrogramme (fig. 91). Les quatre stations étudiées se disposent en deux groupes de deux. Le premier groupe réunit Taï-MATA et Sipilou. Le coefficient de corrélation de rangs entre elles est de 0,634. Le second groupe réunit Lamto et Ouango Fitini. Ces deux dernières stations se ressemblent plus que ne le font les deux précédentes : $r = 0,777$.

Ainsi, le gradient simple que nous avons perçu est confirmé. En outre, le test utilisé fait ressortir et quantifie les affinités de nos stations de forêt quand on utilise les Scarabaeidae comme critère. En particulier, bien que, des points de vue climatique et botanique, la forêt de Lamto soit sans doute plus voisine de Taï-MATA et Sipilou que de Ouango Fitini, les conditions actuelles, et notamment l'absence des grands mammifères, font qu'elle se rapproche considérablement plus de cette dernière station.

8.2. Peuplements de savane.

8.2.1. Principaux taxons.

Le tableau LXXII donne la liste des 60 espèces de savane les plus importantes, rangées par ordre décroissant de biomasse moyenne par prélèvement. On pourrait aussi les disposer par ordre d'abondance numérique décroissante (tableau LXXIII), mais ce classement rend sans doute moins bien compte que le précédent de leur importance dans les biotopes.

Il existe une très forte corrélation entre le nombre de stations où une espèce est présente et son abondance numérique moyenne exprimée en logarithme : $r = 0,443$ ($P < 0,001$ avec 199 ddl). En d'autres termes, il existe une relation hautement significative entre l'abondance locale d'une espèce et son abondance régionale : une espèce dominante dans une station est presque toujours une espèce dominante dans la région et réciproquement.

Le tableau LXXII, permet d'établir la hiérarchie des huit tribus de Scarabaeidae représentées dans les stations de savane (tableau LXXIV). On voit que la tribu qui domine -tant en biomasse qu'en nombre d'espèces et en nombre d'individus- est celle des Onthophagini. Elle est suivie des Gymnopleurini, puis des Sisyphini.

Tableau LXXII. Les soixante espèces de savane les plus abondantes dans la dition, rangées par ordre décroissant de biomasse moyenne (en mg) par prélèvement.

1	Anachalcos convexus	916,2	31	Euoniticellus intermedius	69,2
2	Sisyphus seminulum	770,9	32	Heliocopris colossus	68,4
3	Gymnopleurus puncticollis	728,8	33	Onthophagus rufostillans	63
4	Onthophagus rufonotatus	696,4	34	Neosisyphus paschalidisae	62,7
5	Gymnopleurus coerulescens	617,8	35	Onthophagus lamtoensis	59,5
6	Sisyphus goryi	599,8	36	Gymnopleurus fulgidus	59,3
7	Garreta nitens	577,3	37	Caccobius ivorensis	58,8
8	Catharsius sesostris	505,3	38	Heliocopris haroldi	56,3
9	Anachalcos aurescens	455,7	39	Euonthophagus carbonarius	55,9
10	Onthophagus gazella	418,9	40	Onthophagus cupreus	54,1
11	Sisyphus biarmatus	412,7	41	Caccobius auberti	53,5
12	Catharsius crassicornis	308,2	42	Neosisyphus armatus	52,7
13	Onitis cupreus	292,4	43	Scarabaeus paleo	51,1
14	Tiniocellus spinipes	283,6	44	Onthophagus altidorsis	50,1
15	Catharsius eteocles	233,7	45	Onitis reichei	47,9
16	Scarabaeus goryi	227,8	46	Metacatharsius abortivus	47,5
17	Heliocopris antenor	225,2	47	Anachalcos cupreus	46,6
18	Sisyphus costatus	218,1	48	Strandius obliquus	45,5
19	Copris interioris	209,1	49	Copris coriarius	45,2
20	Onthophagus bidens	171,3	50	Copris carmelita	45
21	Onthophagus mucronatus	163,6	51	Cleptocaccobius uniseris	42,2
22	Proagoderus auratus	147	52	Onthophagus clementianus	41,2
23	Gymnopleurus profanus	131,3	53	Anachalcos suturalis	40,1
24	Onthophagus latigibber	124,5	54	Onthophagus vinctus	32,8
25	Allogymnopleurus umbrinus	123,7	55	Cyptochirus distinctus	32,4
26	Onthophagus flaviclava	94,3	56	Neosisyphus gladiator	31,6
27	Onthophagus cornifrons	90,9	57	Sisyphus gazanus	29,6
28	Copris dracunculus	82,8	58	Onitis alexis	29,1
29	Onthophagus reticulatus	71,9	59	Drepanocerus laticollis	26,5
30	Heliocopris myrmidon	69,7	60	Onitis occidentalis	24,6

Tableau LXXIII. Les trente espèces de savane les plus abondantes numériquement dans la dition et leur effectif moyen par prélèvement.

1	Sisyphus seminulum	92,9	16	Onthophagus cornifrons	4,3
2	Sisyphus goryi	35,1	17	Cleptocaccobius signaticollis	3,4
3	Tiniocellus spinipes	16,2	18	Drepanocerus laticollis	3,3
4	Sisyphus costatus	15,7	19	Onthophagus gazella	3,3
5	Onthophagus mucronatus	15	20	Metacatharsius abortivus	3,1
6	Onthophagus rufonotatus	14,6	21	Cleptocaccobius dorbignyi	2,9
7	Cleptocaccobius uniseris	12	22	Onthophagus latigibber	2,5
8	Caccobius auberti	11,4	23	Onthophagus altidorsis	2,1
9	Gymnopleurus coerulescens	10	24	Euoniticellus parvus	1,9
10	Sisyphus biarmatus	9	25	Garreta nitens	1,9
11	Caccobius ivorensis	8,2	26	Euoniticellus intermedius	1,8
12	Onthophagus flaviclava	6,8	27	Onthophagus vinctus	1,7
13	Gymnopleurus puncticollis	5,6	28	Onthophagus reticulatus	1,6
14	Onthophagus bidens	4,9	29	Onthophagus pullus	1,4
15	Onthophagus atridorsis	4,9	30	Onthophagus lamtoensis	1,4

Tableau LXXIV. Les huit tribus les plus abondantes en savane rangées par ordre décroissant de pourcentage de la biomasse totale des Scarabaeidae de savane et rangs occupés par ces tribus selon leur biomasse dans chacune de six stations de savane.

	Sipilou	Lamto	Abo-kouamékro	Kakpin	Ouango Fitini	Pabré	
Onthophagini	22,3	1	2	1	3	2	
Gymnopleurini	19,6	3	3	3	1	6	4
Sisyphini	19,1	4	1	4	4	1	5
Coprini	16,6	2	4	2	2	2	3
Canthonini	12,8	-	7	8	6	4	1
Oniticellini	3,6	5	6	5	7	7	7
Onitini	3,5	6	5	7	8	5	6
Scarabaeini	2,4	-	8	6	5	8	8

8.2.2. Variations régionales des peuplements de savane

Alors que les peuplements de Scarabaeidae forestiers présentent simplement, du sud au nord, une variation quantitative facilement explicable, les peuplements de savane présentent des variations complexes, plus qualitatives que quantitatives. C'est que la majorité des espèces forestières trouvent dans la forêt hygrophile sempervirente un milieu optimal qui subit une simple dégradation en forêt mésophile, puis xérophile. Au contraire, chacun des différents faciès de savane peut constituer l'optimum de quelques espèces, tandis que des espèces différentes en préféreront un autre. A ces variations du faciès naturel, qu'on peut considérer comme une des dimensions de la niche des espèces étudiées, viennent s'ajouter les autres dimensions dont a parlé au chapitre précédent : répartition temporelle, présence de grands mammifères, etc.

Pour étudier l'ensemble des niches des Scarabaeidae de savane, une méthode d'analyse multidimensionnelle s'avère donc nécessaire. L'Analyse Factorielle des Correspondances présente pour cela un certain nombre d'avantages sur les autres méthodes (Benzécri et Benzécri, 1980 ; Fénelon, 1980). En particulier, elle ne nécessite aucune normalisation des données brutes et peut s'appliquer à des matrices contenant des lignes et des colonnes renfermant beaucoup de valeurs nulles. De plus, elle pondère les données, ce qui permet de comparer, par exemple, des stations pour lesquelles on a beaucoup de résultats, à d'autres pour lesquelles on en a moins.

Cette méthode revient, à partir d'une matrice des espèces (en lignes) par relevés (en colonnes), à ordonner l'ensemble des échantillons dans un espace à n dimensions qu'ils définissent eux-mêmes. Plutôt que les espèces, entités taxonomiques, ce sont les niches, caractéristiques écologiques des espèces, qui sont ordonnées ici. Les nuages obtenus sont ensuite projetés sur des plans représentant de façon optimale l'ensemble de la variance de la matrice multidimensionnelle des données, plans dont chacun est défini par deux axes "factoriels". Le premier axe est la droite F1 qui passe par la plus grande dimension de l'ellipsoïde de probabilité de la distribution. On dit que cette droite "extraie le maximum d'inertie du nuage". Le second est la droite F2 qui, orthogonale à F1, extrait le plus possible de l'inertie résiduelle et ainsi de suite : il existe autant d'axes que de variables, chaque paire d'axes définissant un plan de projection. Les axes sont parfois d'une inter-

Tableau LXXV. Analyse factorielle des correspondances des échantillons de savane. Espèces contribuant à l'axe 1, leur contribution (pour 1000) et leur coordonnée sur l'axe.

1	<i>Onthophagus latigibber</i>	618	-8272
2	<i>Onthophagus trinominatus</i>	223	-8745
3	<i>Onthophagus imbellis</i>	30	-9934
4	<i>Onthophagus iulicola</i>	17	-9345
5	<i>Onthophagus flaviclava</i>	14	-674
6	<i>Onthophagus cornifrons</i>	13	-820
7	<i>Sisyphus seminulum</i>	13	176
8	<i>Onthophagus mocquerysi</i>	12	-3761

Tableau LXXVI. Analyse factorielle des correspondances des échantillons de savane. Espèces contribuant à l'axe 2, leur contribution (pour 1000) et leur coordonnée sur l'axe.

1	<i>Sisyphus seminulum</i>	287	-737
2	<i>Sisyphus costatus</i>	84	-974
3	<i>Onthophagus cornifrons</i>	58	1539
4	<i>Sisyphus goryi</i>	57	533
5	<i>Gymnopleurus puncticollis</i>	34	1028
6	<i>Onthophagus gazella</i>	33	1331
7	<i>Gymnopleurus coerulescens</i>	28	700
8	<i>Garreta nitens</i>	23	1463
9	<i>Onthophagus reticulatus</i>	22	1560
10	<i>Onthophagus atridorsis</i>	21	-865
11	<i>Drepanocerus laticollis</i>	18	994
12	<i>Cleptocaccobius uniseriatus</i>	17	495
13	<i>Onthophagus bidens</i>	14	712
14	<i>Sisyphus gazanus</i>	13	-1398
15	<i>Caccobius auberti</i>	12	429
16	<i>Euoniticellus intermedius</i>	11	1037
17	<i>Euoniticellus parvus</i>	11	999
18	<i>Onthophagus mucronatus</i>	11	-352
19	<i>Metacatharsius abortivus</i>	10	-762

Tableau LXXVII. Analyse factorielle des correspondances des échantillons de savane. Espèces contribuant à l'axe 3, leur contribution (pour 1000) et leur coordonnée sur l'axe.

1	<i>Drepanocerus laticollis</i>	194	2999
2	<i>Drepanocerus sulcicollis</i>	89	4893
3	<i>Euoniticellus parvus</i>	65	2289
4	<i>Euoniticellus intermedius</i>	54	2116
5	<i>Tiniocellus spinipes</i>	46	653
6	<i>Onthophagus cornifrons</i>	44	-1240
7	<i>Cytochirus distinctus</i>	34	4845
8	<i>Gymnopleurus coerulescens</i>	33	-711
9	<i>Onthophagus gazella</i>	31	1199
10	<i>Onthophagus bidens</i>	24	-866
11	<i>Copris coriarius</i>	23	3809
12	<i>Neosisyphus armatus</i>	21	1716
13	<i>Caccobius auberti</i>	21	526
14	<i>Drepanocerus abyssinicus</i>	20	2349
15	<i>Onthophagus reticulatus</i>	17	-1249
16	<i>Onthophagus flaviclava</i>	17	-619
17	<i>Onthophagus juvenis</i>	15	1859
18	<i>Gymnopleurus fulgidus</i>	14	-1467
19	<i>Neosisyphus paschalidisae</i>	14	1904
20	<i>Metacatharsius abortivus</i>	13	-787
21	<i>Onthophagus latigibber</i>	10	873
22	<i>Garreta nitens</i>	10	-881
23	<i>Gymnopleurus puncticollis</i>	10	-513

prétation difficile car ils représentent un nombre plus ou moins grand de dimensions du nuage. Rappelons que, pour les interpréter, on doit tenir compte de deux éléments : la contribution des objets (ici : espèces et prélèvements) à l'axe, et la représentation des objets par l'axe. En général, un objet qui contribue beaucoup à un axe sera bien représenté par ce dernier, et réciproquement, mais ce n'est pas toujours le cas.

L'Analyse Factorielle des Correspondances appliquée à nos données de savane a fourni les résultats suivants.

L'axe 1, qui fait ressortir le paramètre principal de la distribution de l'ensemble des espèces (et des prélèvements), ne représente toutefois que 10,2 % de la variance. Il est d'une interprétation facile : la contribution principale à cet axe est fournie par les quatre espèces caractéristiques des cadavres de grands Myriapodes Diplopedes : Onthophagus latigibber, O. trinominatus, O. imbellis et O. iulicola (tableau LXXV). Ces espèces contribuent en effet pour 88,8 % à l'axe et celui-ci les sépare, en compagnie de quelques autres espèces moins nettement nécrophages et pour lesquelles d'ailleurs la séparation est moins nette, de la grande majorité des Scarabaeidae qui sont essentiellement coprophages. Cet axe 1, bien que le plus important, ne caractérise toutefois qu'une faible minorité des espèces et des prélèvements.

L'axe 2 représente 7,9 % de la variance du nuage. Son interprétation est bien plus difficile que celle du premier. Néanmoins, on voit que ce sont surtout les rouleurs diurnes, notamment les Sisyphus, qui y contribuent le plus (tableau LXXVI). Quant aux prélèvements, ceux de Lamto contribuent à l'axe pour près de 50 %. Cet axe oppose les piégeages à l'excrément humain de Lamto, où Sisyphus seminulum et S. costatus dominent, à d'autres piégeages et à des lavages de bouse de vache où dominent d'autres espèces, notamment S. goryi, Gymnopleurus puncticollis et G. coerulescens, Drepanocerus laticollis, etc. Ni les prélèvements de Ouango Fitini (4,9 %) ni ceux de Pabré (5 %) ne contribuent pratiquement à cet axe. Seules y comptent les savanes guinéennes, dont on a l'impression que l'axe fait ressortir le caractère artificiel. Il opposerait en somme la "fausse" savane, préforestière, de Lamto, dont seul le feu annuel empêche la reforestation et où manquent presque totalement les grands mammifères, à la "vraie" savane, riche en grands mammifères, même si ces derniers sont domestiques et ont remplacé la faune sauvage, comme dans les ranches.

L'axe 3 représente 6,8 % de la variance. Comme pour le précédent, ce sont surtout des espèces diurnes qui y contribuent. Il s'agit ici essentiellement des Oniticellini, dont sept contribuent pour 53 % (tableau LXXVII). Cet axe opposera donc les Oniticellini, ainsi que les espèces et les prélèvements qui leur sont associés, à tous les autres groupes et prélèvements. Il oppose aussi, de façon complexe, un aspect guinéen, peu dégradé, tardif dans l'année, auquel sont liés Drepanocerus laticollis et d'autres Oniticellini, à un aspect soudanien, dégradé, précoce dans l'année, auquel sont liés les Gymnopleurini.

Les axes suivants reprennent certains des aspects que les précédents faisaient ressortir de façon plus synthétique.

L'axe 4 représente 5,3 % de la variance : c'est l'axe de Pabré d'une part, ainsi que d'Abokouamékro, Kakpin et Lamto d'autre part. Il oppose, dans les milieux de plaine à sol sabloneux, les savanes soudaniennes aux guinéennes.

L'axe 5 représente 4,8 % de la variance : c'est l'axe de Sipilou, c'est à dire des savanes guinéennes arrosées de moyenne altitude, opposées à toutes les autres.

L'axe 6 représente 4,3 % de la variance : c'est l'axe des coprophages qui se trouvent dans les déjections des grands mammifères ; ceux des bouses de vache (aspect "domestique", donc représentant une certaine influence humaine indirecte, voire une dégradation plus ou moins marquée) s'y opposent à ceux du crottin d'éléphant (aspect naturel, peu ou pas dégradé).

Enfin, l'axe 7, le dernier extrait, est l'axe d'Onthophagus imbellis (90,9 % de contribution !) et des piégeages où il se trouve, c'est à dire diurnes et au cadavre d'iule, spécialement à Ouango Fitini.

Ces 7 axes extraient 43 % de l'inertie des nuages. Si l'on néglige l'axe 1, qui ne fait ressortir qu'un aspect très particulier des peuplements de Scarabaeidae de savanes, les axes 2 et 3 définissent le plan de meilleure projection possible des nuages. Toutes les stations de savane contribuent à ces deux axes, à l'exception toutefois des 58

séries de prélèvements effectués à Ouango Fitini, dont la contribution est minime. Malgré cela, ces prélèvements sont bien représentés par l'axe 2. On peut donc considérer que le plan défini par les axes 2 et 3 donne la meilleure représentation bidimensionnelle possible des espèces et des prélèvements.

Examinons les enseignements que nous apporte cette représentation sur la répartition des espèces et des taxons supérieurs de Scarabaeidae dans les savanes de la région.

Nous avons vu que la plus grande partie de la contribution aux axes 2 et 3 est fournie par les espèces diurnes, notamment les Sisyphini, Oniticellini et Gymnopleurini. On a donc placé, selon leurs coordonnées sur ces axes, les principales espèces de ces groupes, ainsi que les Scarabaeus (fig. 92). On voit que les Sisyphus se répartissent le long de l'axe 2, surtout dans la partie gauche du plan. Ils sont donc surtout liés aux excréments humains (et aux autres déjections du même type), notamment S. gazanus. En revanche, S. goryi, situé dans la partie droite du plan, est plutôt lié aux grands herbivores. Les Neosisyphus forment un petit groupe séparé, dans le quadrant supérieur droit du plan, celui des grands herbivores en savane peu ou pas dégradée. Les autres rouleurs diurnes sont essentiellement les Gymnopleurini, qui apparaissent dans le quadrant inférieur droit du plan. Gymnopleurus fulgidus, notamment, l'espèce située le plus bas le long de l'axe 3, est très liée aux aspects anthropique et xérique, surtout nets à Pabré mais déjà discernables à Abokouamékro : elle pourrait servir d'indicateur de ces aspects. Les Gymnopleurini apparaissent liés également aux grands mammifères herbivores, même G. coerulescens, si abondant à Lamto. Enfin, cette figure représente les Scarabaeus : malgré les différences qui existent entre les deux espèces S. palemo (diurne et petit) et S. goryi (grand et nocturne), celles-ci sont situées au voisinage l'une de l'autre. L'aire qu'elles délimitent est d'ailleurs incluse dans celle des Gymnopleurini.

Sur la figure 93 sont représentés les Coprini. Le genre Copris a une répartition voisine de celle des Oniticellini de la fig. 94 : ses espèces recherchent elles aussi, de préférence, les excréments des grands herbivores en climat guinéen et en milieu peu dégradé.

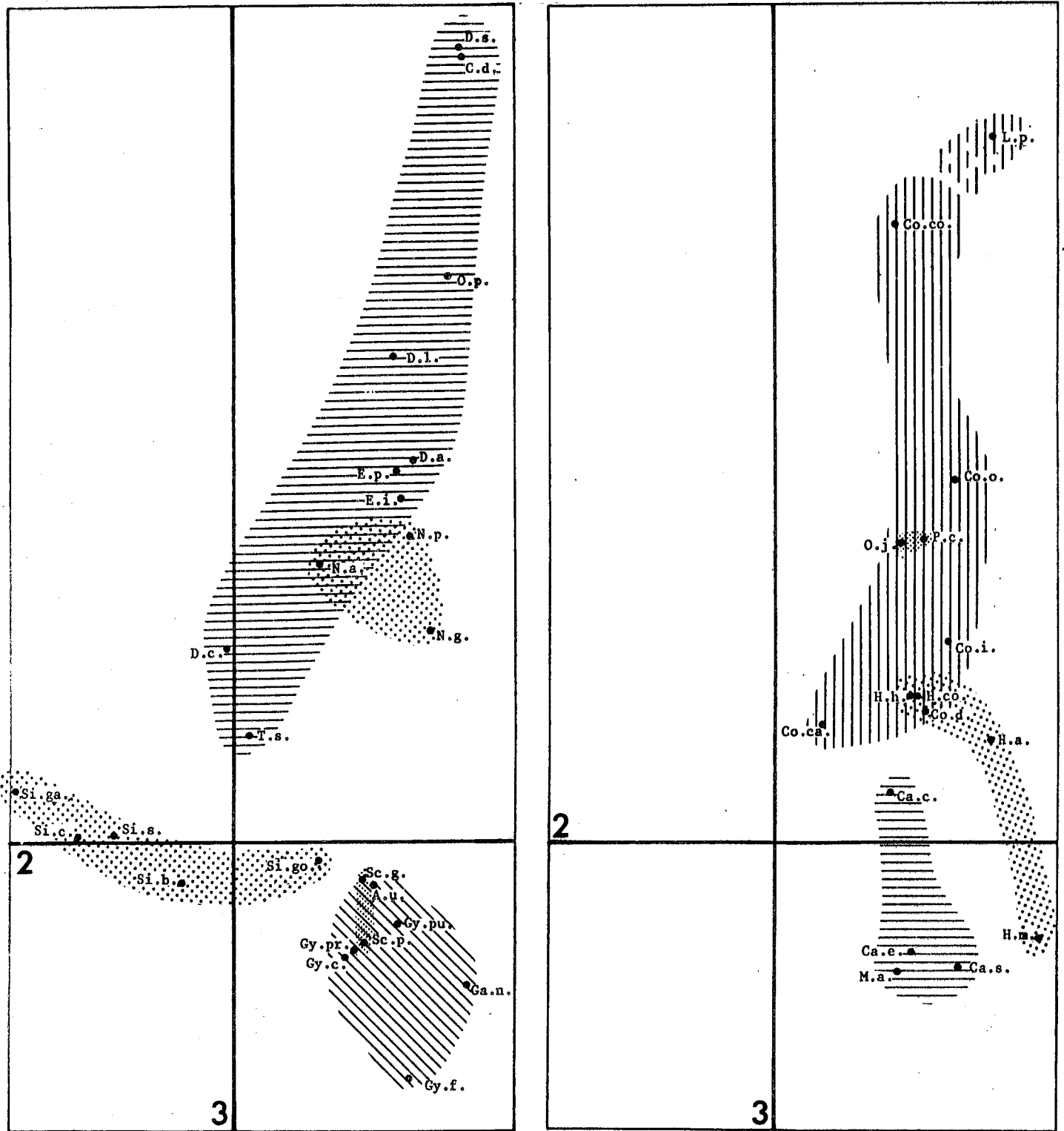


Fig. 92. Analyse factorielle des correspondances des Scarabaeidae de savane. Sur le plan défini par les axes factoriels 2 et 3, on a placé, suivant leurs coordonnées dans ce système d'axes, les espèces remarquables de Gymnopleurini (A. u. = *Allogymnopleurus umbrinus*; Ga. n. = *Garreta nitens*; Gy. c. = *Gymnopleurus coerulescens*; Gy. f. = *G. fulgidus*; Gy. pr. = *G. profanus*; Gy. pu. = *G. puncticollis*), d'Oniticellini (C. d. = *Cytochirus distinctus*; D. a. = *Drepanocerus abyssinicus*; D. c. = *D. caelatus*; D. l. = *D. laticollis*; D. s. = *D. sulcicollis*; E. i. = *Euoniticellus intermedius*; E. p. = *E. parvus*; O. p. = *Oniticellus planatus*; T. s. = *Tiniocellus spinipes*), de Scarabaeini (Sc. g. = *Scarabaeus goryi*; Sc. p. = *S. palemo*) et de Sisyphini (N. a. = *Neosisyphus armatus*; N. g. = *N. gladiator*; N. p. = *N. paschalidisae*; Si. b. = *Sisyphus biarmatus*; Si. c. = *S. costatus*; Si. ga. = *S. gazanus*; Si. go. = *S. goryi*; Si. s. = *S. seminulum*).

Fig. 93. Comme la fig. 92 mais Coprini des genres *Catharsius* (Ca. c. = *C. crassicornis*; Ca. e. = *C. eteocles*; Ca. s. = *C. sesostris*), *Metacatharsius* (M. a. = *M. abortivus*), *Copris* (Co. ca. = *C. carmelita*; Co. co. = *C. coriarius*; Co. d. = *C. dracunculus*; Co. i. = *C. interioris*; Co. o. = *C. orion*), *Litocopris* (L. p. = *L. punctiventris*) et *Heliocopris* (H. a. = *H. antenor*; H. co. = *H. colossus*; H. h. = *H. haroldi*; H. m. = *H. myrmidon*), ainsi que pour les cleptoparasites *Onthophagus juvenicus* (O. j.) et *Pedaria copri-narum* (P. c.).

Litocopris punctiventris apparaît en haut du quadrant : cette espèce, surtout abondante à Sipilou, serait liée à un caractère humide (?). Les Catharsius, dans le bas du plan, seraient plus liés que les Copris aux zones guinéo-soudaniennes et soudaniennes, résultat qui ne vaut toutefois que pour les espèces de la dition, les Metacatharsius étant plus nettement soudaniens et xérophiles car ils atteignent le Sahara. Quant aux Heliocopris, situés tout à fait à droite du plan, ils sont les plus nettement liés aux grands herbivores.

On a représenté aussi les deux principaux cleptoparasites, Pedaria coprinorum et Onthophagus juvencus, qui apparaissent au milieu de l'aire des Copris.

La figure 94 représente surtout les Onthophagus. La plupart des espèces sont disposées dans une aire allongée le long d'une droite faisant un angle d'environ 30 ° avec l'axe 2. Toutes les espèces de cette aire sont dans la partie inférieure du plan, plus nombreuses dans la partie droite : la plupart des Onthophagus importants sont en effet liés aux grands herbivores en zone plutôt sèche. Cette aire correspond grossièrement à celles des Sisyphus et des Gymnopleurini de la fig. 94.

Trois Onthophagus sont isolés. Il s'agit d'O. gazella, plus guinéen, d'O. juvencus, également plus guinéen et cleptoparasite des Copris, et d'O. latigibber, à tendances plutôt nécrophages.

La figure 95 concerne les Anachalcos et les Onitis. Les premiers sont très importants dans les piégeages de la dition mais apparaissent peu homogènes. Trois espèces sont très voisines : A. convexus, aurescens et suturalis. Leur aire est incluse dans celle des Onthophagus, mais dans la partie droite du plan, celle liée aux grands mammifères. Le fait est remarquable car ces espèces ont été presque toujours capturées dans l'excrément humain. A. cupreus, lui, est très excentrique, relégué tout à fait en haut de la partie droite, au voisinage de Drepanocerus sulcicollis et Cyptochirus distinctus. Ces trois espèces ne sont pas pourtant confinées aux régions guinéennes les plus humides. Au contraire, A. cupreus se trouve à Kakpin. Le graphique, ici, doit traduire plutôt l'aspect de non-dégradation du mi-

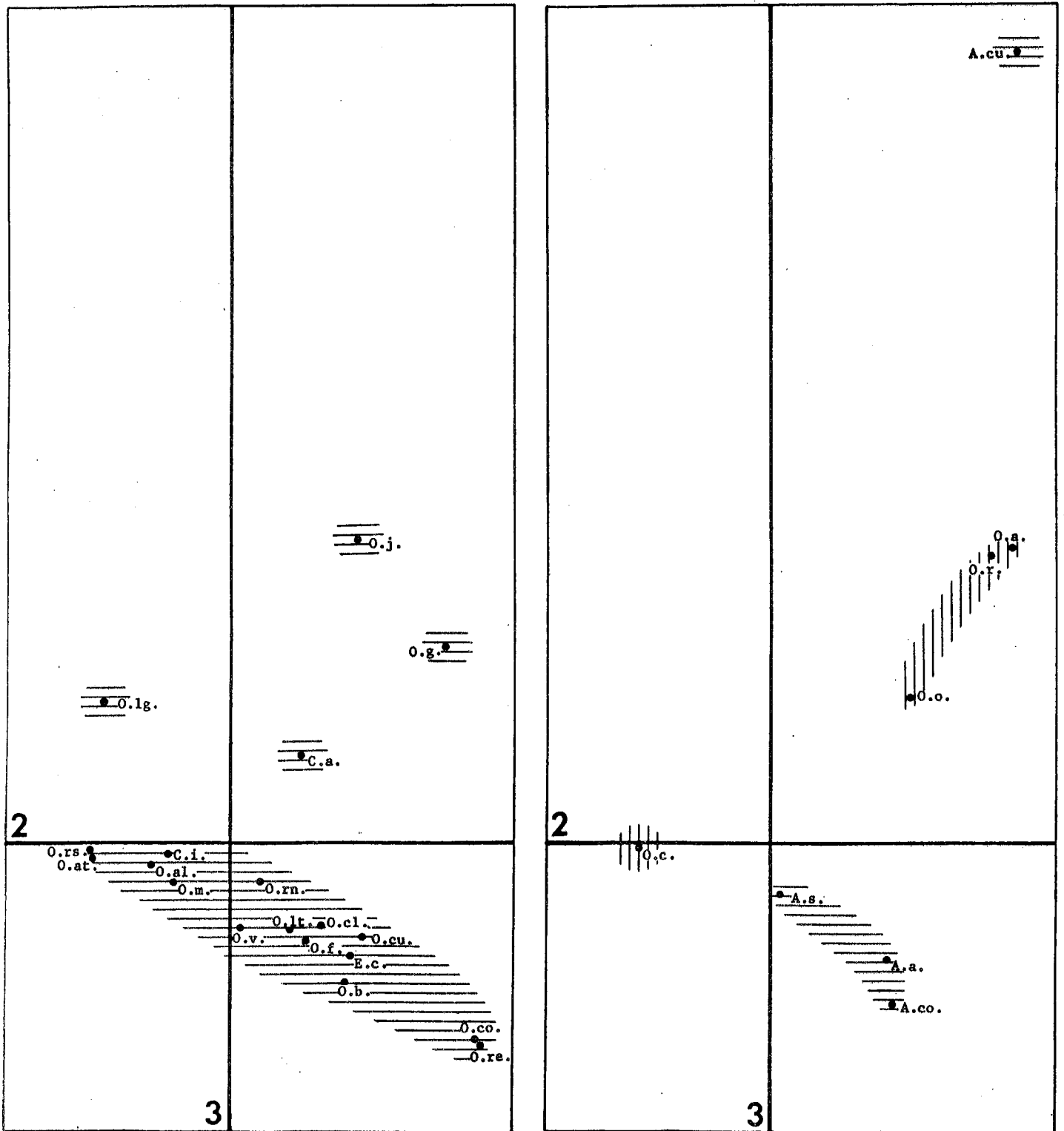


Fig. 94. Comme la fig. 92 mais Onthophagini (C. a.= Caccobius auberti ; C. i.= C. ivorensis ; E. c.= Euonthophagus carbonarius ; O. al.= Onthophagus altidorsis ; O. at.= O. atridorsis ; O. b.= O. bidens ; O. cl.= O. clementianus ; O. co.= O. cornifrons ; O. cu.= O. cupreus ; O. f.= O. flaviclava ; O. g.= O. gazella ; O. j.= O. juvenicus ; O. lg.= O. latigibber ; O. lt.= O. lamtoensis ; O. m.= O. mucronatus ; O. re.= O. reticulatus ; O. rn.= O. rufonotatus ; O. rs.= O. rufostillans ; O. v.= O. vinctus).

Fig. 95. Comme la fig. 92 mais Canthonini (A. a.= Anachalcos aurescens ; A. co.= A. convexus ; A. cu.= A. cupreus ; A. s.= A. suturalis) et Onitini (O. a.= Onitis alexis ; O. c.= O. cupreus ; O. o.= O. occidentalis ; O. r.= O. reichei).

lieu, dont ces espèces pourraient être caractéristiques. De même, on trouve en bas et à droite du plan Onthophagus cornifrons (cf fig. 95), surtout abondant à Sipilou, au voisinage de Gymnopleurus fulgidus, abondant, lui, à Pabré. Le point commun à ces deux espèces est l'aspect dégradé des faciès où elles se rencontrent et dont elles pourraient être des indicatrices, la première en zone guinéenne, la seconde en zone soudanienne comme on l'a déjà dit.

Quant aux Onitis, surtout bien représentés à Ouango Fitini, ils le sont mal sur ce plan, comme tous les échantillons de cette station. O. cupreus y est au voisinage de Sisyphus seminulum et S. costatus. En revanche, les trois autres espèces apparaissent au voisinage des Copris, O. alexis et reichei tout à fait à droite du plan. Ces deux espèces sont mal représentées, et l'aspect "dégradation" d'O. alexis ne ressort pas ici.

8.2.3. Classement des stations

Les axes factoriels qu'on vient d'examiner permettent de proposer un classement des espèces et des taxons supraspécifiques le long de gradients artificiels, synthétiques, extraits par la méthode utilisée. Souvent, différents échantillons de la même station ont des coordonnées fort différentes sur le même axe. A l'inverse, on trouve en un même point des échantillons provenant de stations différentes.

Cette analyse ne permet donc pas de classer les stations. Nous avons tenté de la faire par la même méthode que pour les stations de forêt (cf. 8.1.3.), c'est à dire en utilisant les classements, dans chacune des stations de savane, des huit principales tribus de Scarabaeidae (tableau LXXIV). Les stations sont, ici aussi, comparées deux à deux par le moyen du coefficient de corrélation de rangs de Spearman.

Le résultat peut être présenté sous la forme d'un dendrogramme (fig. 96). Les six stations étudiées s'y disposent en deux groupes, l'un de quatre, l'autre de deux, entre lesquels existe encore une corrélation significative, avec $r = 0,595$ ($P = 0,064$).

Le groupe de quatre stations réunit les localités guinéennes. Kakpin s'y oppose aux trois autres, mais pas par la latitude ni le

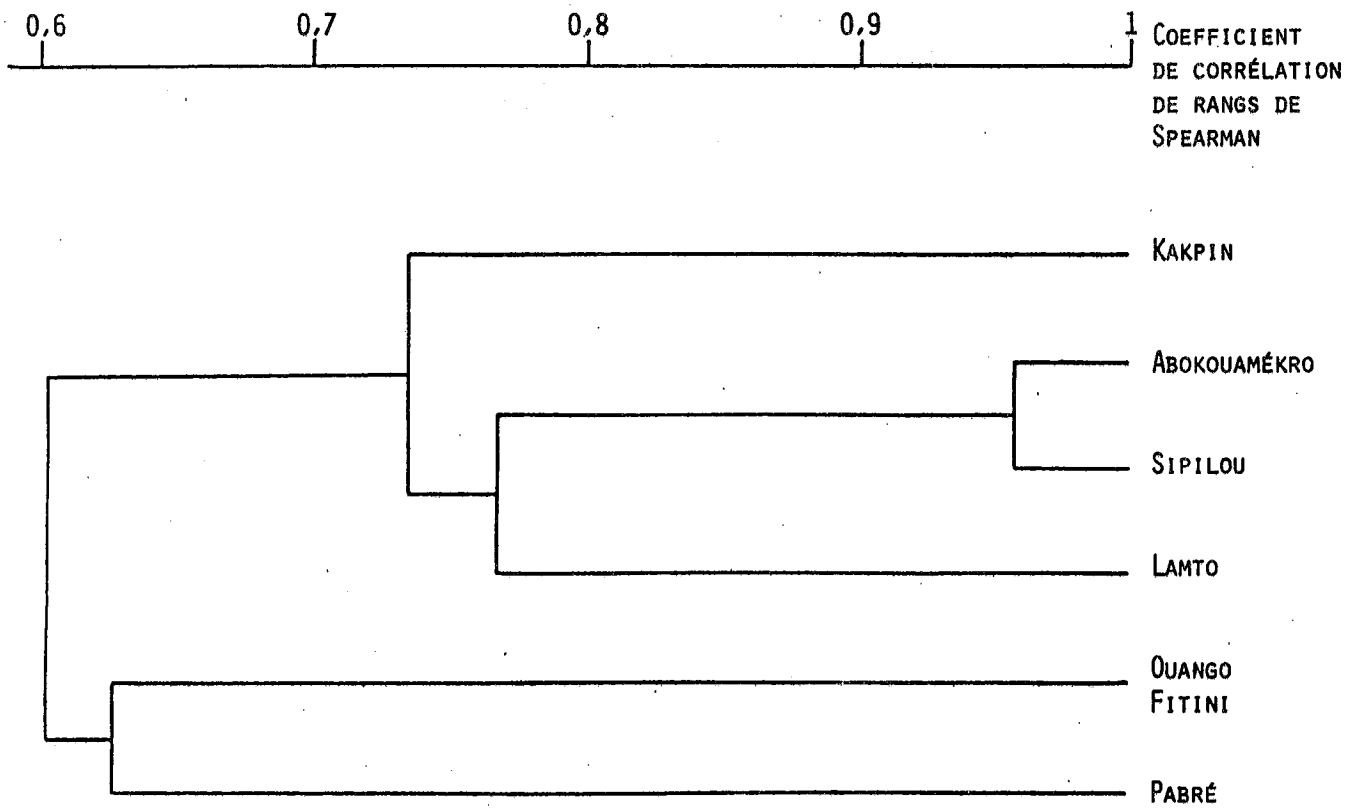


Fig. 96. Dendrogramme des stations de savane.

climat puisque sa corrélation est meilleure avec l'ensemble Abokouamékro-Sipilou qu'avec Ouango Fitini. Le caractère majeur de Kakpin est sans doute d'être située dans un parc national et de présenter une faune mammalienne naturelle virtuellement intacte. Toutefois, les prélèvements n'y ont été effectués qu'au second bimestre, ce qui a pu introduire un biais.

Dans les trois autres stations guinéennes, Abokouamékro et Sipilou sont extrêmement proches ($r = 0,958$; $P < 0,01$). Il est clair que, malgré leurs différences de physionomie, d'altitude, de pluviométrie et de dégradation, ces deux ranches d'élevage des bovins en zone guinéenne ont des faunes de Scarabaeidae peu différentes. Abokouamékro est toutefois plus semblable à Kakpin, et Sipilou, station plus dégradée, plus semblable à Lamto.

Lamto se caractérise, on l'a vu, par l'absence des grands mammifères. La faune des Scarabaeidae y est donc appauvrie et, des quatre stations guinéennes, c'est celle qui s'éloigne le plus de Kakpin.

Le groupe de deux stations réunit Ouango Fitini et Pabré, stations soudaniennes. En fait, il existe presque autant de différence entre les deux qu'entre le groupe qu'elles forment et le groupe guinéen. Néanmoins leur réunion s'impose car, de même que Kakpin apparaît, d'après nos résultats, guinéen, de même Ouango Fitini est nettement soudanien. C'est une station assez peu dégradée, riche en bovins et conservant même quelques éléments de la grande faune mammalienne originelle, d'où sa richesse en Scarabaeidae. Elle ne montre pourtant aucune corrélation avec Kakpin ($r = 0,333$), station dont elle est topographiquement le plus proche. Les différences essentielles doivent porter sur le climat et le sol. En revanche, Ouango Fitini est significativement semblable à Pabré ($r = 0,619$; $P = 0,055$), malgré la dégradation de cette dernière station et la texture de son sol, différente de celle de Ouango Fitini. Le seul point commun entre elles semble donc être le climat soudanien.

Ce classement des stations de savane étudiées a été réalisé en prenant en compte chaque peuplement de Scarabaeidae dans sa totalité. Une fois de plus, le peuplement total apparaît comme un ensem-

Tableau LXXVIII. Relation entre le poids frais des Scarabaeidae et leur périodicité nycthémerale.

	Forêt		Savane		Dition	
	\bar{x} (mg)	n	\bar{x} (mg)	n	\bar{x} (mg)	n
espèces diurnes	43,6	37	74,9	96	66,2	133
espèces nocturnes	381,9	48	475,3	87	442,1	135

Tableau LXXIX. Relation entre le poids frais des Scarabaeidae, dans cinq stations de savane et une de forêt, et l'indice de taille des mammifères de ces stations.

Stations	Indice de taille des mammifères	Poids frais moyen (mg) des Scarab.
Lamto	1	22,1
Abokouamékro	2	31,6
Ouango Fitini	2	33,8
Sipilou	2	40,4
Kakpin	3	84,9
Taï-MATA	3	119,1

Tableau LXXX. Relation entre le poids frais des Scarabaeidae et leur préférence d'appât. (pour les espèces coprophages, EH indique celles qui préfèrent les excréments du type humain, tandis que BV indique celles préférant la bouse de vache et les autres déjections de grands mammifères herbivores).

		Forêt		Savane		Dition	
		\bar{x} (mg)	n	\bar{x} (mg)	n	\bar{x} (mg)	n
espèces généralistes		38,9	9	91,5	37	81,2	46
espèces coprophages	EH	196,5	40	156,4	78	170	118
	BV	401,3	29	473	71	452,2	100

ble signifiant et homogène, auquel concourent tous les éléments qui le composent.

8.3. Relation entre la taille des Scarabaeidae et leur répartition.

La taille des Scarabaeidae est une dimension importante de leur niche (cf. 7.1.). On n'a pourtant pris en compte ce paramètre ni dans l'étude des répartitions de forêt, ni dans l'analyse multidimensionnelle des répartitions de savane, où les valeurs utilisées représentaient les nombres d'individus de chaque espèce dans les divers échantillonnages. Il est intéressant de considérer maintenant ses relations avec d'autres dimensions de la niche.

Sur les tableaux des tribus (IV, VII, XI, XVI, XVII, XIX, XXI, XXII, XXIII et XXV), on a indiqué, pour chaque espèce, son poids frais moyen et sa période quotidienne d'activité. On peut mettre en relation ces deux facteurs : le tableau LXXVIII indique les moyennes des poids frais des espèces diurnes et nocturnes de la diton. Il apparaît que, tant en savane qu'en forêt, les espèces nocturnes sont bien plus lourdes que les espèces diurnes : 8,8 fois en forêt et 6,3 fois en savane.

On peut aussi rechercher s'il existe une relation entre la taille des Scarabaeidae d'une station et celle des mammifères qui y sont présents. Les données des chapitres 5 et 6 permettent de calculer la taille moyenne (en mg de poids frais) des Scarabaeidae de chacune des stations, mais on ne peut pas le faire pour les mammifères. On utilisera donc un indice, qui sera de 1 à Lamto, station sans grands mammifères, de 2 dans les stations riches en bovins (Sipilou, Abokouamékro et Ouango Fitini), enfin de 3 dans les stations riches en éléphants (Kakpin et Taï-MATA). Le tableau LXXIX résume ces données.

Pour les cinq stations de savane, il existe une relation significative entre l'indice de taille des mammifères et le logarithme du poids moyen des Scarabaeidae de la station : $r = 0,956$ ($P < 0,01$ avec 3 ddl). Si l'on prend en compte également la station de forêt, la corrélation est encore plus significative, avec $r = 0,947$ ($P < 0,005$

Tableau LXXXI. Comparaison des peuplements de savane et de forêt.

A. Peuplements de savane.

	Nombre d'espèces total	Somme des six moyennes bimestrielles	
		Nombre d'exemplaires	Biomasse (en g)
Sipilou	81	4275	169,7
Lamto	78	2420	56,9
Abokouamékro	115	6338	189,3
Ouango Fitini	124	1370	46,3
\bar{x}	99,5	3601	115,6

B. Peuplements de forêt.

Taï-MATA	69	315	37,5
Sipilou	31	227	24,1
Lamto	41	850	21,5
Ouango Fitini	69	597	38,6
\bar{x}	52,5	497	30,4

avec 4 ddl).

La taille moyenne des Scarabaeidae d'une station est donc plus grande quand les grands mammifères y sont plus nombreux.

Le tableau LXXX indique d'ailleurs les moyennes des poids frais des espèces de la dition suivant qu'elles sont "généralistes", c'est à dire à la fois coprophages et nécrophages ou même seulement nécrophages, qu'elles sont coprophages et se trouvent surtout aux pièges à excrément humain, enfin, qu'elles sont coprophages spécialistes des excréments de grands herbivores. On voit que ce sont ces dernières dont le poids frais est nettement le plus élevé, alors que le moins élevé est celui des espèces de la première catégorie.

En conclusion, les petits excréments (essentiellement de mammifères omnivores) sont surtout exploités par les petites espèces diurnes (où dominant les rouleurs), alors que les grands excréments (de bovins, d'éléphants) sont exploités par des espèces de taille bien plus grande en moyenne, essentiellement nocturnes (et où dominant les fouisseurs).

8.4. Comparaison forêt - savane

La limite entre la forêt et la savane est le plus souvent très marquée : en quelques dizaines de mètres, le changement de faciès est radical. De même que la végétation est différente de part et d'autre de la limite, de même les Scarabaeidae de savane ne pénètrent pas en forêt et réciproquement. Certains peuvent toutefois le faire, mais jamais très profondément et plus ou moins suivant la saison, la fermeture de la savane qui jouxte la forêt, et surtout l'espèce en question. Cette pénétration de certaines espèces dans un milieu qui n'est pas normalement le leur participe de ce que l'on appelle l'"effet de lisière". Les tableaux des tribus (IV, VII, XI, XVI, XVII, XIX, XXI, XXII, XXIII et XXV) indiquent les espèces de savane qui pénètrent ainsi en forêt. La pénétration dans l'autre sens, de la forêt vers la savane, est exceptionnelle.

Ces mêmes tableaux indiquent si l'espèce fait partie des 85 espèces de forêt ou des 201 de savane.

Les tableaux LXIX et LXXII indiquent les espèces de forêt et de savane les plus abondantes, ainsi que leur biomasse moyenne par prélèvement. La somme des biomasses moyennes des 30 espèces dominantes de forêt est de 1 518 mg, alors que celle des 30 espèces dominantes de savane atteint 9 969 mg, soit 6,6 fois plus.

Il est également possible de comparer les nombres d'espèces, d'individus et les biomasses de savane à ceux de forêt (tableau LXXXI, A et B). Pour le nombre d'espèces, la forêt est presque deux fois plus pauvre que la savane. Elle est sept fois plus pauvre pour ce qui est du nombre moyen annuel d'individus par piège. Enfin, elle est près de quatre fois plus pauvre quand on considère la biomasse moyenne annuelle par prélèvement.

La faune forestière n'a d'ailleurs pas la même composition en tribus que celle de savane (tableau LXX et LXXIV). En forêt, les Scarabaeini sont absents. Si les Onthophagini dominent dans les deux faciès, ils représentent près de 61 % de la biomasse en forêt contre seulement 22 % en savane. Au deuxième rang, se trouvent en forêt les Coprini, avec 20,3 % de la biomasse (4ème rang avec 17 % en savane) et en savane les Gymnopleurini, avec 20 % de la biomasse. Au troisième rang enfin, en forêt, les Canthonini ne représentent déjà plus que 6,3 % de la biomasse (5ème rang avec 13 % en savane), alors qu'en savane les Sisyphini représentent 19 %.

Le coefficient de corrélation de rangs se rapportant aux biomasses des tribus montre qu'il n'existe, entre la forêt et la savane, aucune corrélation ($r = 0,381$ pour $n = 8$).

Chapitre 9 : Analyse de la répartition continentale

La plupart des espèces rencontrées lors de la présente étude ne sont pas limitées à la Côte d'Ivoire, ni à la Haute Volta, mais ont une répartition plus ou moins vaste dans le reste de l'Afrique. En laissant de côté les espèces nouvelles et celles dont la position taxonomique est incertaine, la répartition des espèces étudiées peut se rattacher à 18 " patrons de répartition " ("distribution patterns") principaux.

9.1. Répartition des espèces forestières

Sur les 85 espèces de forêt, on peut estimer que 60 ont une répartition relativement bien connue. Il y a toutefois encore des problèmes. Par exemple Onthophagus liberianus, décrit du Libéria, est également signalé du massif forestier central : Gabon, Congo, Zaïre. En fait, il pourrait s'agir là d'une forme différente, sous-espèce voire espèce. Il faut donc n'utiliser qu'avec prudence les renseignements donnés par les auteurs et qu'on n'a pu vérifier personnellement.

On peut reconnaître 6 types principaux de répartitions forestières (fig. 97, A à F).

- le type A recouvre l'ouest du massif forestier occidental. Sa limite passe à peu près par le fleuve Sassandra. Environ 10 % de nos Scarabaeidae forestiers semblent répartis suivant ce patron. Ce sont en particulier des Onthophagini : Proagoderus ritsemai, Onthophagus androgynus, O. curvifrons, O. foulliouxi, O. rufopygus, etc. Ce type évoque le " faciès sassandrien " des botanistes, tel que Guillaumet et Adjanohoun (1971) le définissent.

- le type B correspond à l'ensemble du massif forestier occidental, limité vers l'est par le " Dahomey gap " (Booth, 1954) qui le sépare du reste de la forêt hygrophile africaine. Egalement environ 10 % de nos espèces forestières ont une répartition de ce type. On peut citer : Copris truncatus, Paraphytus bechynei, Onthophagus misellus, O. semiviridis, etc.

- le type C correspond au massif occidental augmenté de l'extrême ouest du massif central, jusqu'au fleuve Sanaga. On peut trouver encore environ 10 % de nos espèces forestières qui se répartissent suivant ce patron,

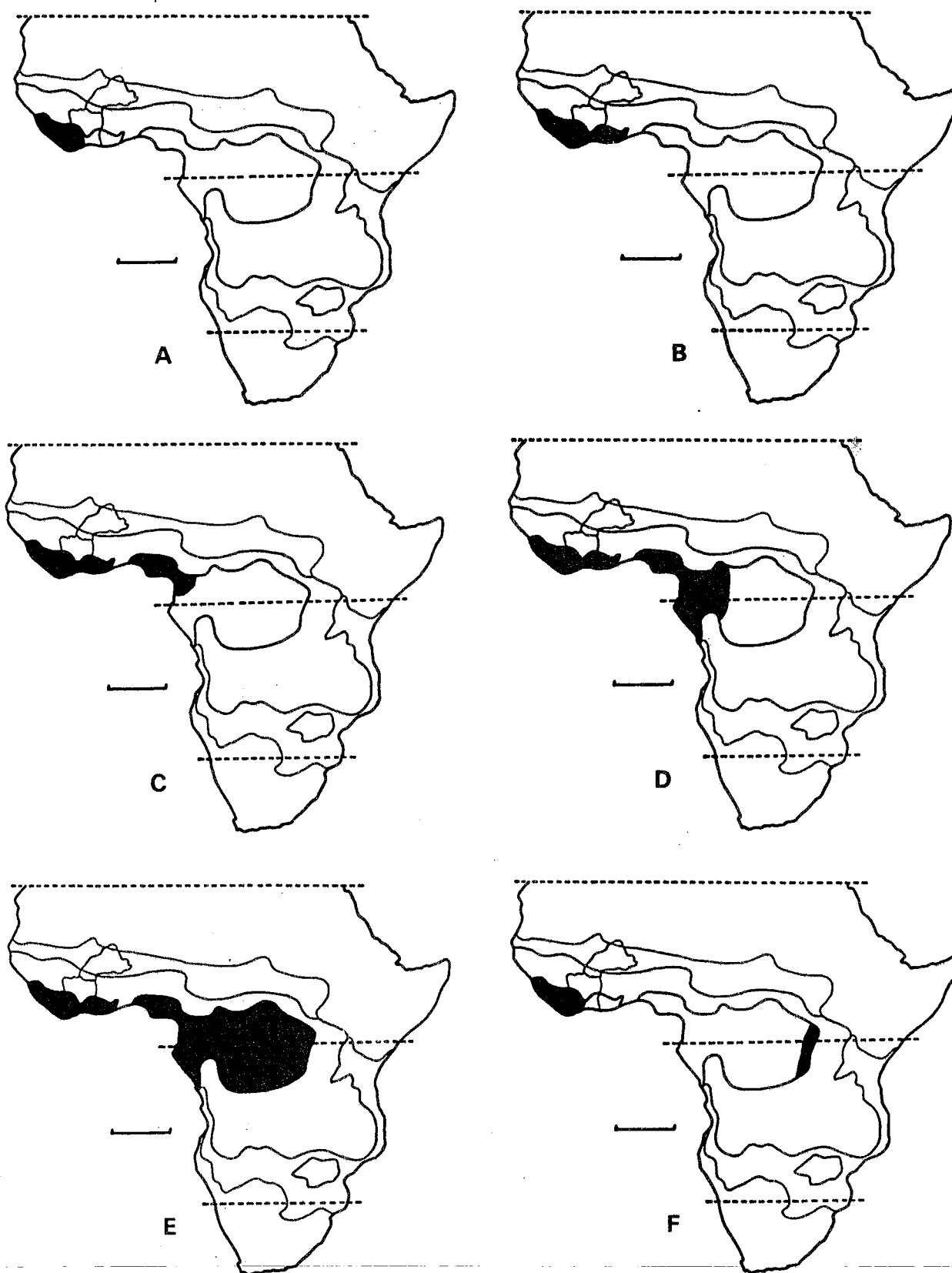


Fig. 97. Les dix-huit principaux patrons de répartition en Afrique des Scarabaeidae de la diton.

notamment Garreta diffinis, Sisyphus latus, Diastellopalpus conradti, Onthophagus deplanatus.

- le type D ajoute à l'aire précédente toute la partie occidentale de la cuvette congolaise. Il est possible que certaines espèces ne prennent place dans ce type que parce que leur répartition est insuffisamment connue. Quoi qu'il en soit environ 12 % de nos espèces forestières pourraient s'y conformer, par exemple Heliocopris diana, Lophodonitis carinatus, Onthophagus denudatus.

- le type E recouvre l'ensemble de la forêt dense afro-tropicale. Il correspond à 45 % de nos espèces forestières. Il semble que certaines occupent toute l'aire, comme plusieurs Onthophagus (fuscatus, orthocerus, etc.). D'autres espèces pourraient n'en occuper que les extrémités, c'est-à-dire le massif occidental et le massif central à l'est du Sanaga : Allonitis nasutus, par exemple. Mais les répartitions sont à la fois trop mal connues et trop en régression (par exemple dans le cas de Drepanoplatynus gilleti : cf. Simonis et Cambefort, sous presse) pour permettre de conclure.

- le type F est un cas extrême de disjonction, dont Copris amabilis est l'exemple. Cette espèce n'est connue que du piémont occidental du Ruwenzori et du sud ouest de la Côte d'Ivoire.

- le type G ajoute à la forêt sempervirente toutes les forêts-galeries et les îlots forestiers inclus dans la savane guinéenne (et guinéo-soudanienne), au sud jusque vers l'équateur. Environ 5 % de nos espèces forestières semblent avoir une aire de ce type, notamment Diastellopalpus tridens et Onthophagus feai.

- le type H est semblable au précédent, mais recouvre toutes les zones forestières afro-tropicales. Près de 7 % de nos espèces forestières auraient ce patron de répartition, comme Anachalcos cupreus et Onthophagus laeviceps. C'est aussi le cas d'Heliocopris haroldi, mais cette espèce recherche surtout les bouses d'éléphant. A l'intérieur de ce patron de répartition, elle ne subsiste que par populations isolées, ce qui doit être le cas de beaucoup d'autres espèces.

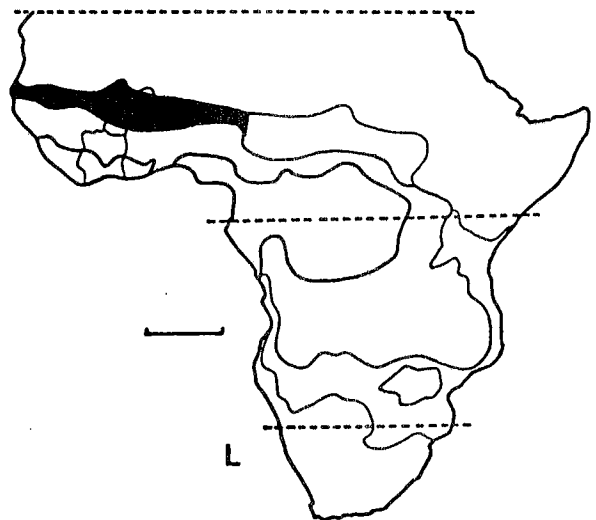
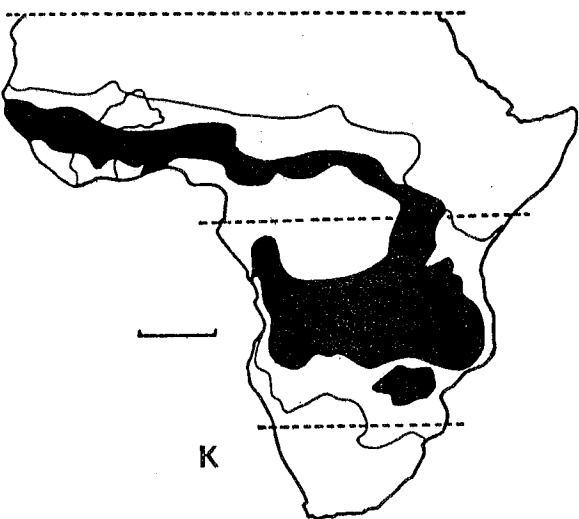
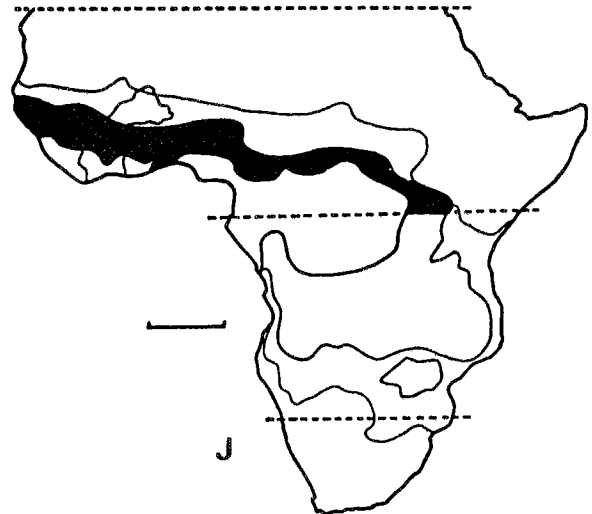
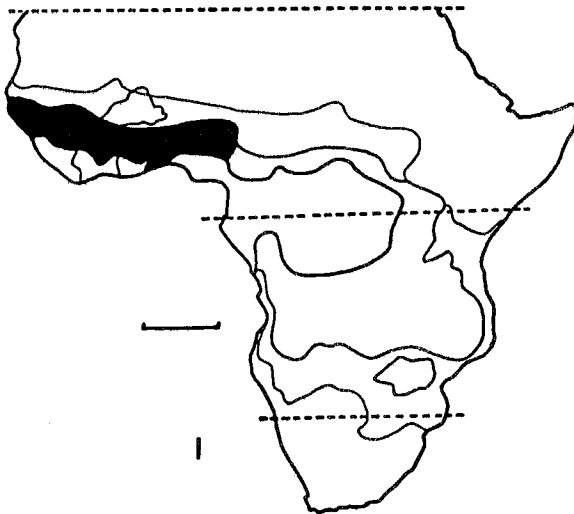
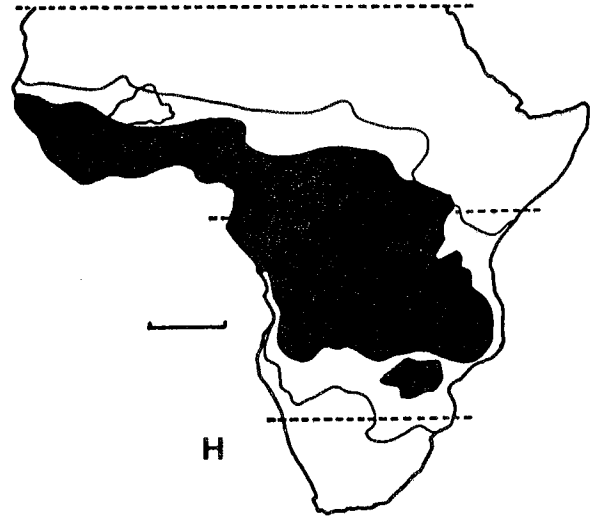
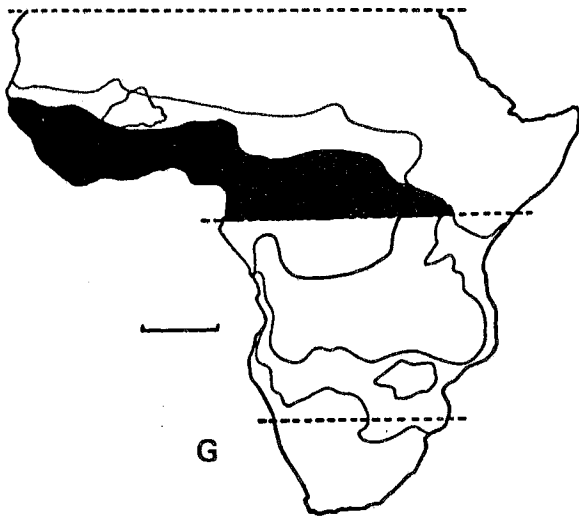


Fig. 97. Suite.

9.2. Répartition des espèces de savane

Environ 137 espèces sur les 201 de savane, ont des patrons de répartition assez bien connus. On peut les classer en 12 types principaux, en relation avec les grands faciès de savane, l'un plutôt humide (guinéen), l'autre plus sec (soudanien).

- le type I recouvre une aire guinéenne occidentale. Plusieurs espèces trouvent en effet leur limite vers le lac Tchad. Parmi nos Scarabaeidae de savane, près de 18 % seraient répartis conformément à ce type, parmi lesquelles : Gymnopleurus profanus, Anachalcos suturalis, Copris megarceratoides, Onitis occidentalis, Heteronitis pauliani, etc.

- le type J correspond à la savane guinéenne, au nord de l'équateur, de l'Atlantique à l'Océan Indien. Suivraient plus ou moins ce patron environ 21 % de nos espèces de savane, par exemple Gymnopleurus coerulescens, Copris interioris, Strandius obliquus, etc.

- le type K recouvre l'ensemble des savanes africaines du type guinéen jusqu'en Rhodésie et en Angola. A des détails près, ce patron semble être celui de près de 17 % de nos Scarabaeidae savanicoles, notamment : Kheper festivus, Garreta azureus, Heliocopris colossus (lui aussi, lié à l'éléphant, n'occupe, à l'intérieur de ce patron, que les zones où ce dernier se trouve encore), Onthophagus atridorsis, etc.

- le type L est soudanien occidental. Il répond, plus au nord, au type I. Près de 9 % de nos espèces savanicoles suivraient ce patron, en particulier Metacatharsius tchadensis, Cleptocaccobius signaticollis, etc.

- le type M réunit toutes les savanes soudaniennes au nord de l'équateur, de l'Atlantique à l'Océan Indien. Il ne correspondrait guère à plus de 4 % de nos espèces de savane, comme Gymnopleurus fulgidus, G. puncticollis, Copris gazellarum, etc.

- le type N rassemble toutes les savanes africaines du type soudanien jusqu'en Rhodésie et en Angola. On ne peut guère lui faire correspondre plus de 1,5 % de nos espèces savanicoles, parmi lesquelles Anachalcos convexus, Metacatharsius abortivus, etc.

- le type O couvre l'ensemble des savanes soudaniennes et guinéennes, à l'ouest du lac Tchad. Les espèces auxquelles il correspond ont

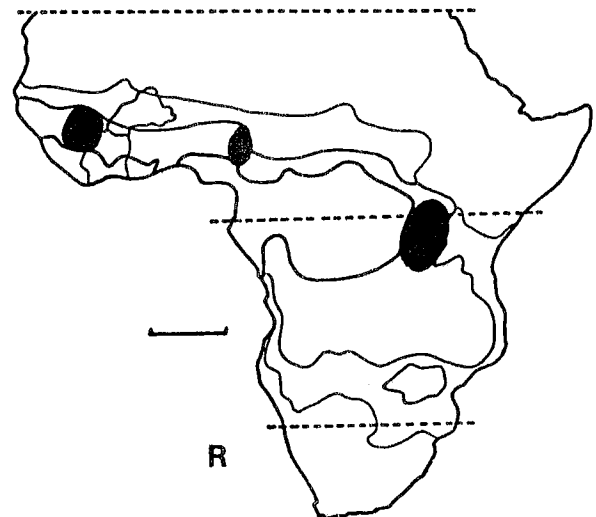
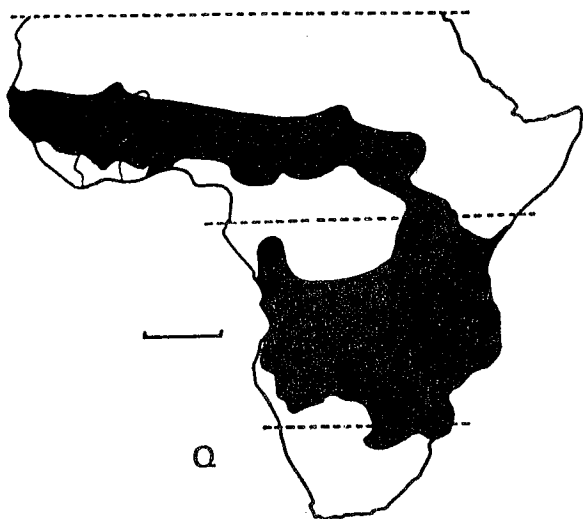
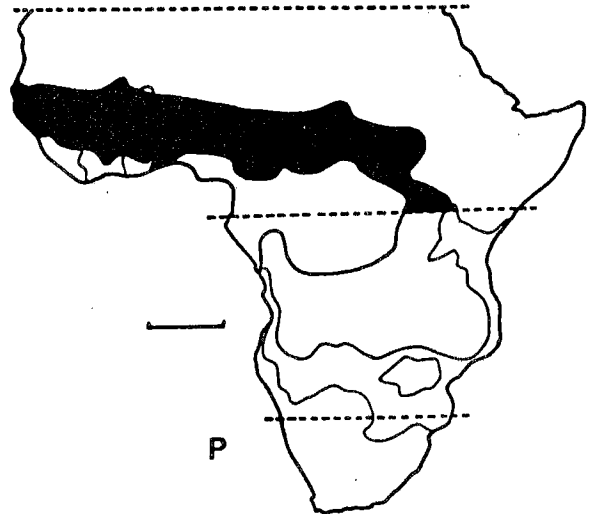
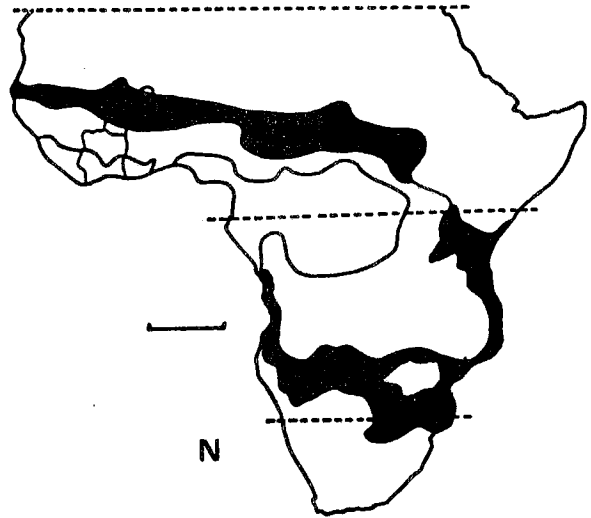
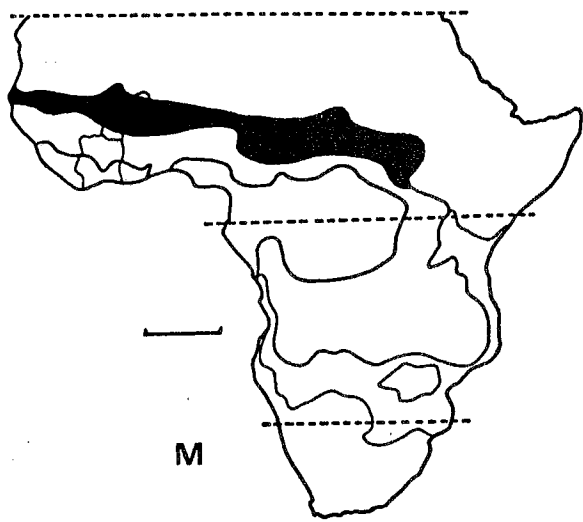


Fig. 97. Fin.

une certaine amplitude latitudinale mais une faible amplitude longitudinale. Près de 10 % de nos espèces de savane se répartiraient suivant ce patron, entre autres : Scarabaeus palemo, Catharsius eteocles, Onthophagus flaviclava, etc.

- le type P recouvre les savanes au nord de l'équateur. Environ 7 % d'espèces de savane s'y conformeraient, comme Heliocopris antenor, Onthophagus latigibber, etc.

- le type Q réunit toutes les savanes humides et subhumides d'Afrique tropicale, c'est-à-dire toutes les savanes tropicales de types non désertique ou subdésertique. Il correspondrait à près de 12 % de nos espèces savaniques, par exemple : Scarabaeus goryi, Sisyphus seminulum, Euoniticellus intermedius, Onthophagus gazella, etc.

- le type R, enfin, rassemble certaines régions de plateaux, essentiellement ceux de Guinée, du Cameroun et d'Afrique Orientale. Deux espèces seulement de la dition (où elles ne se rencontrent qu'à Sipilou) semblent réparties suivant ce patron : Liatongus fulvostriatus et Diastelopalpus lamellicollis.

9.3. Conclusions

En comparant les divers pourcentages présentés précédemment, on remarque que l'aspect "occidental" de la faune est presque équivalent en forêt ($A + B + C = 30\%$ des espèces) à ce qu'il est en savane ($I + L + O = 37\%$), mais reste minoritaire dans ces deux faciès.

En savane, l'aspect "guinéen" de la faune représente 56 % des espèces ($I + J + K$), par opposition à l'aspect "soudanien" ($L + M + N = 14,5\%$) et à un aspect indifférencié ($O + P + Q = 29\%$). Cet aspect guinéen est donc nettement majoritaire. Il le resterait même si l'on tenait compte des 24 espèces qu'on n'a trouvées qu'à Pabré et qui n'ont pas été reprises dans nos calculs.

Enfin, pour mémoire, on note que l'élément montagnard, représenté par le type R, est infime par rapport à l'élément de basse altitude.

Chapitre 10 : Cycle saisonnier du peuplement

De même que leurs peuplements ne sont pas répartis au hasard dans l'espace, mais qu'ils y obéissent à certaines règles, de même les Scarabaeidae ne sont pas répartis de façon aléatoire au cours de l'année. Au contraire, les variations saisonnières de leurs peuplements sont évidentes. Dans les chapitres 3 et 4, on a indiqué les cycles saisonniers de chacune des principales espèces. Dans les chapitres 5 et 6, on l'a fait pour chacune des guildes observées au cours de cette étude. Nous allons tenter maintenant de reprendre le problème à l'échelle de l'ensemble des peuplements observés.

10.1. Peuplements de savane

Dans la plupart des savanes d'Afrique, le cycle annuel de la végétation est rythmé par le feu de brousse (Monnier, 1968) ainsi que par la pluviosité (César et Menaut, 1974).

Parallèlement à la végétation, la faune passe aussi par un cycle annuel qui dépend non seulement du feu de brousse et de la pluviosité mais aussi d'un facteur qui leur est lié, la couverture végétale (Y. et D. Gillon, 1967). Cette dernière dépendance est naturellement plus forte pour les espèces phytophages, mais des travaux récents ont montré qu'elle existait même chez les coprophages (Lumaret, 1978 et 1984).

Les Scarabaeidae, quoique non directement liés à la végétation, ont un cycle annuel bien net. Dès après le feu de brousse, les espèces les plus précoces apparaissent : Scarabaeus palemo, les Gymnopleurini et Metacatharsius abortivus, représentées d'abord par des adultes de l'année précédente. Avec les premières pluies, les adultes ténéraux sortent de la boulette où ils se sont développés en profitant de son ramollissement et se joignent aux précédents. L'abondance de ces insectes augmente et le peuplement passe par une biomasse maximale, généralement dans le premier tiers de l'année. Les espèces caractéristiques des premiers mois disparaissent alors et, quoiqu'elles soient remplacées par d'autres, la biomasse de l'ensemble du peuplement diminue. Dans la deuxième moitié de la saison des pluies, particulièrement en zone guinéenne où celle-ci est coupée par une petite sai-

son sèche, certaines espèces vont passer par leur maximum, notamment des Neosisyphus. Il apparaîtra aussi un très petit nombre d'autres espèces, caractéristiques de cette période, c'est le cas notamment de Proagoderus colmanti. Puis, avec la saison sèche, le peuplement passe par son minimum annuel, la plupart des individus vivants étant quiescents dans le sol.

10.1.1. Cas de Lamto

C'est le plus simple (fig. 98). La biomasse de l'ensemble du peuplement suit une évolution semblable à celle de la pluviosité (on a vu plus haut, p.193, que ces valeurs sont fortement corrélées). Au premier bimestre, la biomasse des peuplements représente 15 % de la valeur annuelle. Elle augmente ensuite régulièrement, passe à 23 % au 2e bimestre et n'atteint son maximum qu'au 3e, avec 25 % de la valeur annuelle. C'est le pic le plus tardif de nos quatre stations de savanes, tant guinéennes que soudanienne. Sans doute l'absence des grands mammifères, auxquels semblent liés la plupart des Gymnopleurini qui représentent le contingent le plus important des espèces les plus précoces, a-t-elle eu pour conséquence, entre autres, ce retard. Ici, les maximums d'abondance dépendent essentiellement des Sisyphus.

Au 4e bimestre, la biomasse, fidèle reflet de la petite saison sèche, ne représente plus que 16 %. Elle remonte à 19 % avec la petite saison des pluies, car certaines espèces importantes dans la station, comme Onitis cupreus et Proagoderus colmanti, augmentent ou apparaissent alors. La biomasse tombe finalement à 2 % lorsque la pluviosité s'effondre.

Dans cette station, à sol sablonneux et où les petites espèces, notamment Sisyphus, prédominent, la biomasse des peuplements de savane suit la courbe de pluviosité et réagit sans délai à ses variations.

10.1.2. Cas d'Abokouamékro

La relation entre la pluviosité et la biomasse annuelle n'apparaît plus (fig. 99). Le peuplement, à un niveau assez bas au 1er bimestre (8 % de la biomasse annuelle), va augmenter de façon explosive et, au 2e bimestre, atteindre son pic annuel (45 %). Ce sont surtout les rouleurs diurnes, et notamment Gymnopleurus puncticollis, mais aussi les rou-

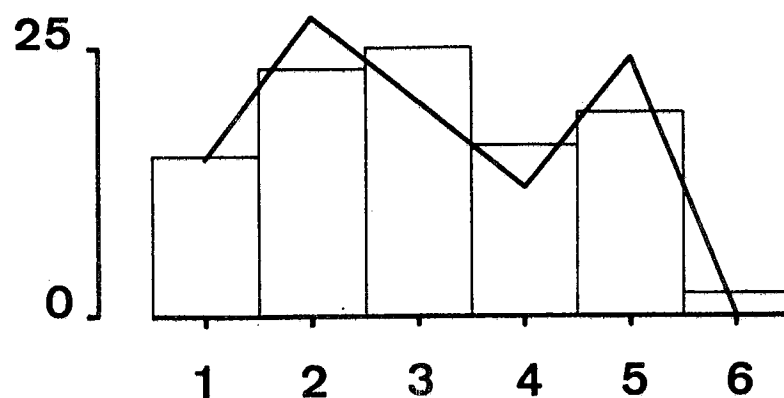


Fig. 98. Peuplement de savane de Lamto : évolution annuelle de la biomasse bimestrielle (histogramme) ainsi que de la pluviosité (courbe). Bimestres en abscisses ; fréquences centésimales, tant de la biomasse que de la pluviosité, en ordonnées.

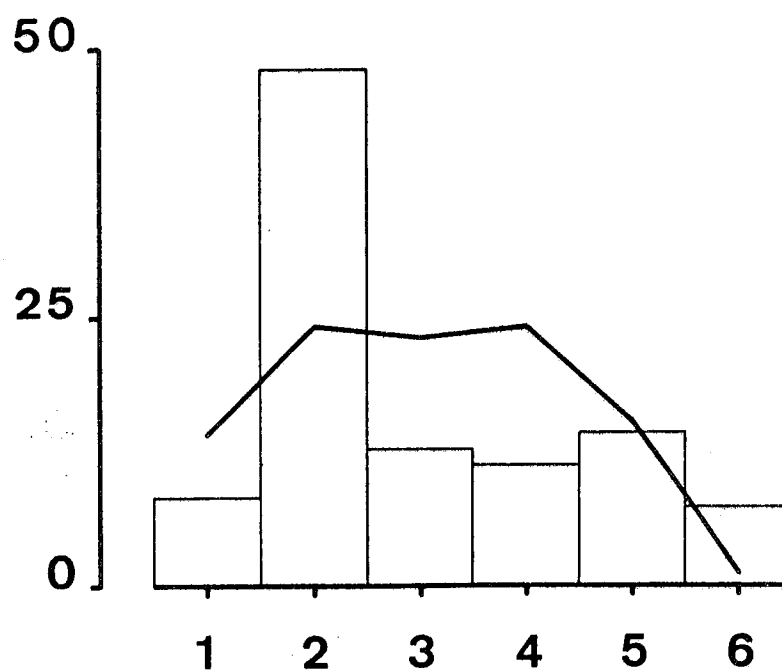


Fig. 99. Peuplement de savane d'Abokouamékro (mêmes conventions que pour la fig. 98).

leurs et fousseurs nocturnes (fig. 73 et 74), tous liés aux grands mammifères herbivores, qui passent par leur maximum à ce moment. Dès le 3e bimestre, la biomasse revient à un niveau moyen qu'elle garde au 4e. Le pic secondaire du 5e bimestre correspond à la seconde génération de Copris dracunculus et C. interioris. Plusieurs espèces diurnes, notamment Neosisyphus paschalidisae, Drepanocerus abyssinicus, Euoniticellus parvus, Tiniocellus spinipes et Onthophagus rufonotatus, passent alors par leur maximum. Le 6e bimestre voit un effondrement de la pluviosité, mais les Scarabaeidae se maintiennent à un niveau correspondant à 7 % de la biomasse annuelle, grâce à certaines espèces qui sont alors à leur maximum d'abondance, notamment Drepanocerus laticollis et Euoniticellus intermedius. C'est aussi le moment où Catharsius crassicornis est à son plus haut niveau dans les bouses.

10.1.3. Cas de Sipilou

La courbe d'évolution des biomasses des peuplements de savane ne suit guère la pluviosité (fig. 100). Elle atteint son maximum dès le 1er bimestre, avec 37 % de la biomasse annuelle, grâce surtout à Garreta nitens. Dès le 2e bimestre, qui présente encore pourtant une valeur élevée (32 %), grâce aux Garreta encore présents et à Catharsius sesostris à son pic, la biomasse commence à diminuer. Elle n'est plus que de 14 % au 3e bimestre et de 9 % au 4e. On aurait pu s'attendre qu'elle reflète le pic de pluviosité de ce dernier bimestre, soit immédiatement, soit avec une certaine latence. Mais ce n'est pas le cas, ni même au 5e bimestre, malgré le pic secondaire de Copris interioris, où la biomasse n'est plus que de 6 %. Enfin, elle tombe à 2 % au 6e.

Peut-être le recouvrement végétal joue-t-il un plus grand rôle ici que dans les stations précédentes. Les savanes naturelles sont en effet couvertes de grandes Andropogonées qui, plus qu'à Lamto et Abokouamékro, doivent rendre difficile, dès le 3e bimestre, où la végétation est à son recouvrement maximum, le repérage des excréments par les Scarabaeidae en général, et peut-être aussi leur utilisation par les rouleurs. Lumaret (1984) a bien mis en évidence, en France, l'importance du recouvrement végétal pour les peuplements de Scarabaeidae.

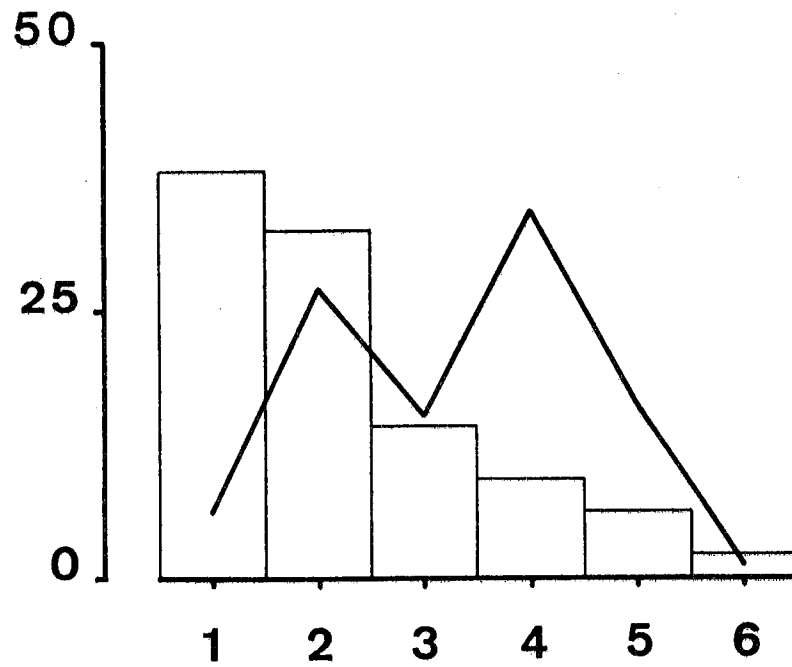


Fig. 100. Peuplement de savane de Sipilou (mêmes conventions que pour la fig. 98).

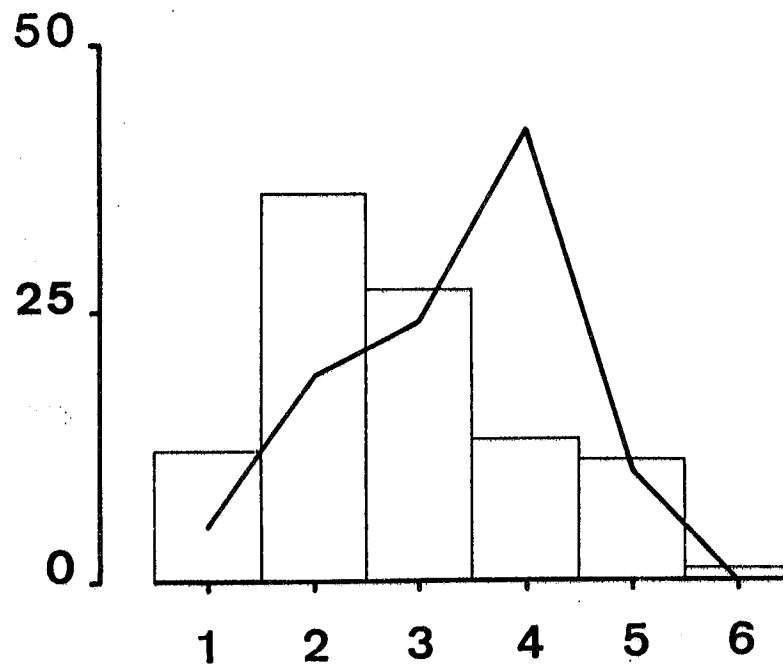


Fig. 101. Peuplement de savane de Ouango Fitini (mêmes conventions que pour la fig. 98).

10.1.4. Cas de Ouango Fitini

Contrairement aux deux stations précédentes, Ouango Fitini est situé en zone et climat soudaniens. Il n'y a donc qu'une saison des pluies, avec un maximum net, au 4e bimestre lors de l'année étudiée (fig. 101). Ici non plus, la courbe de la biomasse des Scarabaeidae ne semble pas suivre exactement celle de la pluviosité.

Avec, au 1er bimestre, une valeur égale à 12 % de la biomasse annuelle, cette courbe passe par son pic annuel (36 %) au 2e. C'est le moment où toutes les guildes, notamment les rouleurs nocturnes, avec Anachalcos convexus, et les fousseurs diurnes sont à leur plus haut niveau, de même que la plupart des rouleurs diurnes et des fousseurs nocturnes. Au 3e bimestre, certaines espèces importantes, comme Sisyphus seminulum, Copris interioris et Onitis nigériensis, sont à leur pic d'abondance. Ce bimestre représente 27 % de la biomasse annuelle. Il y a ensuite une baisse rapide. Il est probable, au moins durant l'année étudiée, que les pluies excessives (celle du 14 septembre 1980 provoqua une véritable inondation et transforma les pistes en torrents) ont pu détruire une fraction du peuplement et entraîner une diminution plus rapide de la biomasse des adultes. Celle-ci ne vaut plus que 13 % et 11 % de la somme annuelle aux 4e et 5e bimestres, malgré le niveau d'abondance encore élevé de Sisyphus seminulum (au 4e bimestre) et le pic de Neosisyphus paschalidisae (au 5e). La biomasse est presque nulle au 6e bimestre.

Dans cette station, le pic unique de pluviosité ne favorise pas la présence d'une seconde génération annuelle chez les grandes espèces, comme beaucoup en avaient une en climat guinéen. En outre, les contraintes climatiques de la deuxième moitié de l'année (excès de pluie, suivi d'une sécheresse rigoureuse), doivent limiter de façon drastique beaucoup de petites espèces. L'activité maximale de la quasi-totalité des Scarabaeidae, notamment leur reproduction, doit donc s'exercer durant les trois premiers bimestres. Après cette période, beaucoup d'adultes mourraient sans être remplacés par leur descendance, qui attendrait dans le sol jusqu'à l'année suivante.

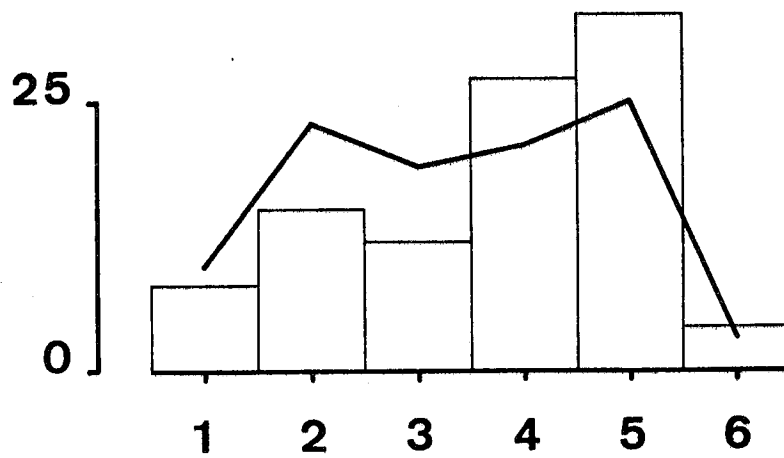


Fig. 102. Peuplement de forêt de Taï-MATA (mêmes conventions que pour la fig. 98).

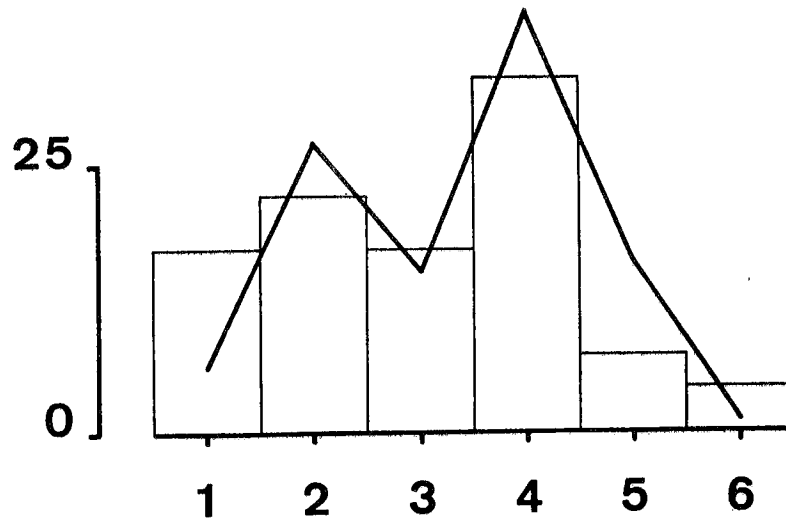


Fig. 103. Peuplement de forêt de Sipilou (mêmes conventions que pour la fig. 98).

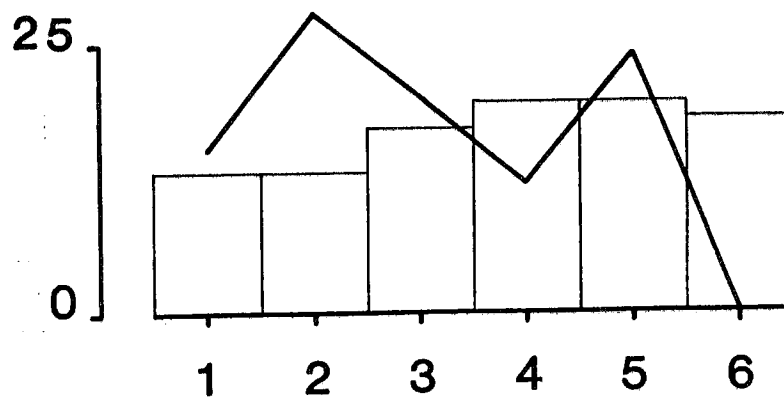


Fig. 104. Peuplement de forêt de Lamto (mêmes conventions que pour la fig. 98).

Ces conditions climatiques relativement défavorables qui s'ajoutent aux caractéristiques également défavorables du sol (cf. p. 195) seraient la cause de l'abondance moindre des Scarabaeidae dans cette station. L'enfouissement serait alors quantitativement inférieur à ce qu'il est dans les ranches.

10.2. Peuplements de forêt

L'absence de feux de brousse en forêt donne au cycle annuel de la pluviosité un rôle majeur dans le cycle des peuplements entomologiques. Ce rôle n'en est pas moins parfois difficile à analyser.

10.2.1. Cas de Taï-MATA :

Comme on le voit sur la fig. 102, la biomasse de l'ensemble du peuplement reflète bien la pluviosité de l'année. Les trois guildes qui le composent ne s'en écartent guère (fig. 79, 80 et 81), mais c'est la somme des trois qui la suit le mieux.

Contrairement à ce qui se passe dans les stations de savane, c'est dans la seconde moitié de l'année que se situe l'abondance maximale du peuplement (5e bimestre, avec 33 % de la biomasse annuelle, suivi du 4e, avec 27 %). Taï-MATA nous donne ainsi, après Lamto, un second exemple d'une variation saisonnière liée à la pluviosité, mais selon un schéma très différent.

10.2.2. Cas de Sipilou

Comme à Taï, le peuplement de forêt de Sipilou passe par un maximum dans la seconde moitié de l'année, au 4e bimestre (fig. 103). La biomasse du peuplement semble ici très étroitement liée à la pluviosité, alors que tel n'était pas le cas en savane (fig. 100).

10.2.3. Cas de Lamto

Le peuplement de forêt passe par un maximum aux 4e-5e bimestres (fig. 104), comme à Taï et en forêt de Sipilou. Toutefois, alors que l'effondrement de la pluviosité au 6e bimestre y est plus marqué que dans ces deux stations, le peuplement garde une biomasse élevée à cette période.

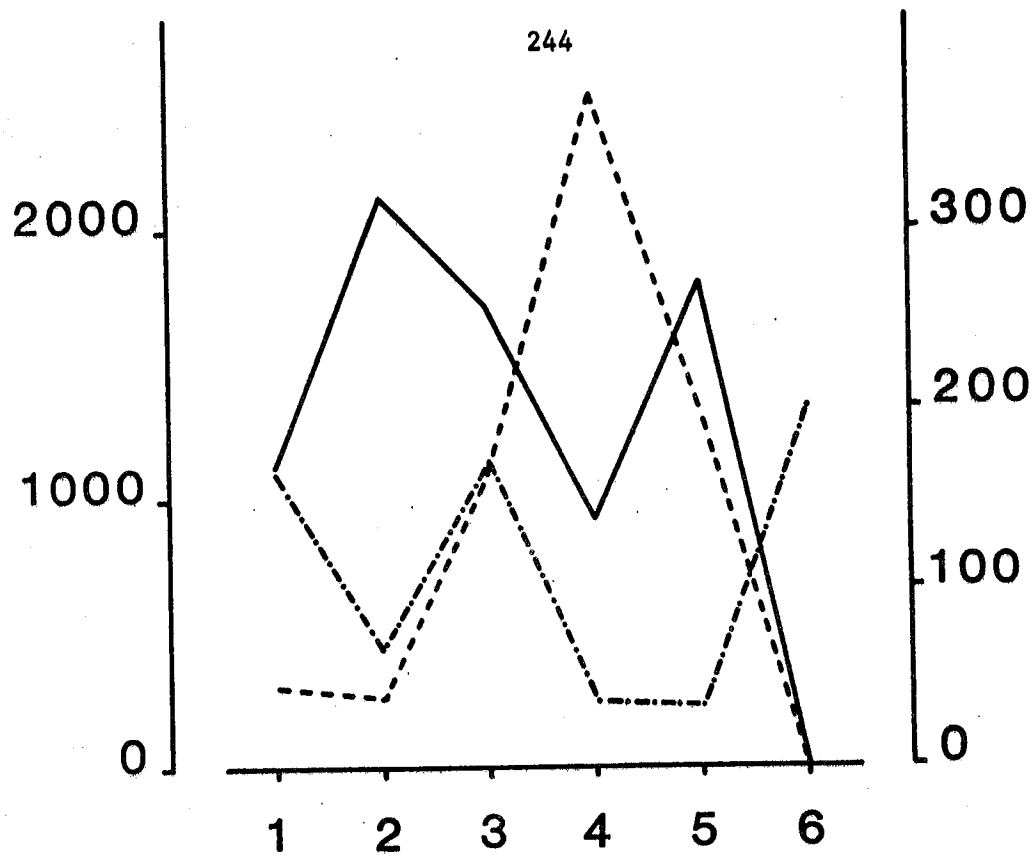


Fig. 105. Peuplement de forêt de Lamto : évolution annuelle de la pluiosité bimestrielle (—) ainsi que de la biomasse bimestrielle de *Diastellopalpus tridens* (- - -) et de *Sisyphus eburneus* (-·-·-). Bimestres en abscisses. En ordonnées, l'échelle de gauche représente la biomasse moyenne par piège de l'une et l'autre espèce (en mg) et celle de droite la hauteur de pluie (mm).

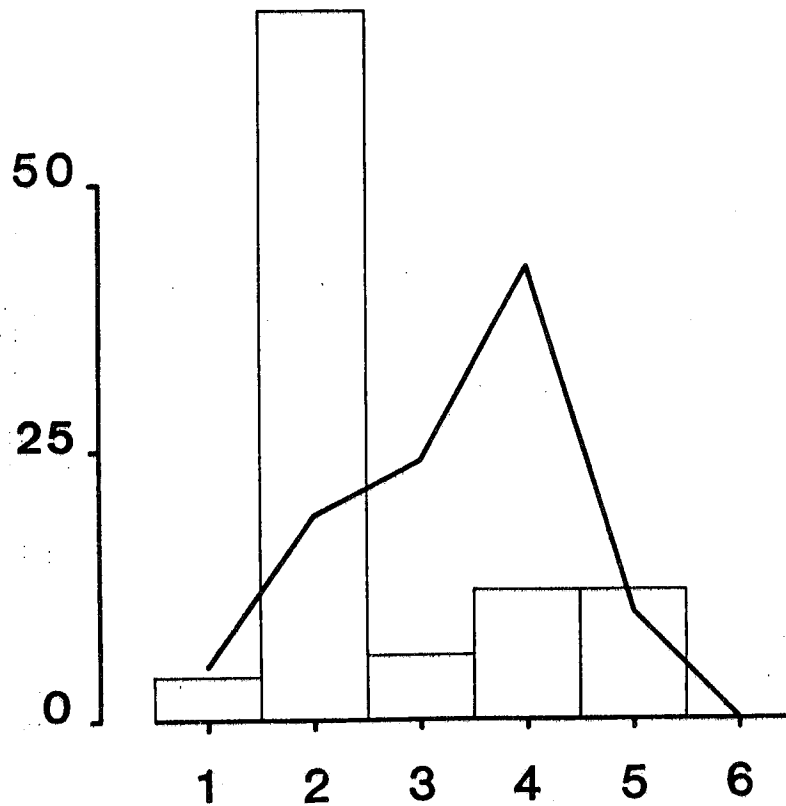


Fig. 106. Peuplement de forêt de Ouango Fitini (mêmes conventions que pour la fig. 98).

Ce phénomène paradoxal est dû en grande partie à Sisyphus eburneus, dont l'abondance maximale se situe au cours de ce 6e bimestre. Or cette espèce, un rouleur diurne, est la plus abondante du peuplement ; celle qui la suit immédiatement, presque aussi abondante en biomasse, est Diastellopalpus tridens, fouisseur nocturne près de 40 fois plus lourd (et près de 40 fois moins nombreux), dont le pic se situe au 4e bimestre (cf. fig. 105).

Il faut noter, à propos de ce peuplement, que le comportement particulier d'une seule espèce, qui se trouve être abondante, peut peser d'un grand poids sur les analyses quantitatives de portée générale et donner un caractère de généralité apparente à ce qui n'est qu'un cas particulier.

10.2.4. Cas de Ouango Fitini

Ce peuplement forestier s'oppose à tous les précédents en ce que son abondance maximale se situe comme en savane (fig. 106), dans la première moitié de l'année, au 2e bimestre. Il faut ici rappeler (cf. p. 14) que cette "forêt dense" de Ouango Fitini n'est considérée par certains auteurs que comme une transition entre savane et forêt, mais ce pic du 2e bimestre n'en est pas moins dû à une espèce typiquement forestière, rencontrée depuis Taï : Diastellopalpus tridens. C'est cette espèce qui, par son maximum du 4e bimestre en forêt de Lamto, y était la cause principale du pic de biomasse du peuplement de forêt dans cette station. On voit donc que sa répartition saisonnière varie suivant les stations mais semble éviter, à Ouango Fitini comme à Lamto, les pluviosités très élevées.

A Ouango Fitini, le maximum du 2e bimestre est également dû à Anachalcos convexus et Onitis cupreus, espèces savaniques qui y pénètrent en forêt, peut-être du fait du caractère de transition de cette dernière.

Aux bimestres suivants, le peuplement est à un niveau de biomasse bien plus faible. Ses variations ne sont pas sans rappeler ce qu'elles sont en savane d'Abokouamékro, en plus accentué et avec une pluviosité toute différente.

10.3. Conclusion

Le peuplement de savane passe par un maximum d'abondance au cours de la première moitié de l'année, au 2^e bimestre dans deux cas sur quatre, au 1^{er} et au 3^e dans les deux autres cas. Ce pic est en général dû aux rouleurs diurnes de la tribu des Gymnopleurini, qui font partie des Scarabaeidae les plus précoces : il est plus tardif lorsque, par suite d'une certaine dégradation du peuplement, ces Gymnopleurini sont absents ou peu nombreux.

Il existe souvent, en climat guinéen, un autre maximum secondaire dans la seconde moitié de l'année, dû au fait que plusieurs espèces y ont une seconde génération à ce moment-là. En zone soudanienne, les grandes espèces n'ont qu'une génération annuelle et le peuplement passe par un unique maximum.

En forêt, l'abondance maximale du peuplement se situe dans la seconde moitié de l'année dans les trois cas étudiés de forêt typique. Il ne se situe dans la première moitié qu'en forêt xérophile, qui n'est peut-être qu'une transition avec la savane.

En forêt ombrophile peu ou pas dégradée de Taï, comme en forêt ombro-mésophile de Sipilou, le cycle saisonnier du peuplement dépend étroitement de la pluviosité. La relation est moins nette à Lamto et inexistante à Ouango Fitini.

Chapitre 11 : Relations entre les Scarabaeidae et leurs micro-habitats.

Dans une station donnée, les Scarabaeidae ne sont pas uniformément répartis. Au contraire, ils se concentrent dans certains micro-habitats par lesquels ils sont fortement attirés, ainsi qu'autour de ceux-ci. Ces micro-habitats attractifs sont essentiellement les excréments de mammifères, parmi lesquels les plus importants par leur abondance sont ceux des bovins et de l'homme, comme le faisaient déjà remarquer Halffter et Matthews (1966). Il peut s'agir aussi d'autres déjections, de cadavres, plus rarement de végétaux.

11.1. Différents types de micro-habitats des Scarabaeidae

La plupart des mammifères émettent tous les jours des excréments, en quantités variables : 0,2-0,5 % du poids vif chez l'homme (Diem et Lentner, 1973), 5 % chez les bovins (Ruckebush et al., 1981), 7 % chez l'éléphant d'Afrique (Kingston, 1977).

La composition de ces excréments varie suivant l'alimentation. Les omnivores (exemple-type : l'homme) consomment beaucoup de matières azotées et l'azote constituera une part non négligeable de leurs déjections. En revanche, les herbivores ingèrent d'importantes quantités de glucides complexes, du type de la cellulose, et l'on en retrouvera une grande partie dans leurs fèces. Le tableau LXXXII indique les principales différences entre les déjections de l'homme et celles des bovins. On voit que les premières sont nettement plus riches en azote et en substances azotées, alors que les secondes contiennent beaucoup plus de glucides complexes (Diem et Lentner, op. cit. ; Rosenberger, 1979 ; cf. aussi Nibaruta et al., 1980).

Les excréments des carnivores stricts (léopard et autres Felidae, genettes et plus particulièrement hyènes) sont peu attractifs pour les Scarabaeidae, et l'on n'en parlera plus ici. Les excréments de tous les autres mammifères attirent ces insectes, en proportions variables. Leur composition, mais aussi d'autres paramètres, purement physiques, influent sur leur attraction.

Tableau LXXXII. Quelques composants des excréments de l'homme et des bovins.

	<u>Homme</u>	<u>Bovins</u>
eau	75 %	80 %
résidus de poids sec :		
- glucides complexes	30 %	70 %
- azote total	6 %	1,3 %
- substances azotées	40 %	10 %

Tableau LXXXIII. Préférences de micro-habitats chez les Scarabaeidae.

	<u>pourcentages d'espèces coprophages</u>	<u>pourcentages d'espèces nécrophages</u>	<u>pourcentages d'espèces généralistes</u>	<u>pourcentages d'espèces phytophages</u>
Forêt	85,9	2,4	8,2	3,5
Savane	79,6	3	16,4	1
Ensemble de la diton	81,5	2,8	14	1,7

La taille des déjections est importante. On a vu que les grands Scarabaeidae ne se trouvent que dans les stations où existent de grands mammifères (éléphant ou bovins), car ces insectes ont besoin d'excréments de grande taille pour constituer les réserves destinées à leurs larves. Notons que des mammifères herbivores relativement grands (hippotrague par exemple) émettent des crottins formés de petites pelotes se desséchant très vite, qui ne peuvent suffire aux grands Scarabaeidae et semblent n'avoir qu'un faible pouvoir attractif pour les autres espèces.

La texture est aussi un paramètre important. Les excréments d'éléphant sont fibreux, grossiers. Au contraire, ceux des buffle et des bovins sont pâteux, homogènes, à grain très fin. Ces particularités doivent jouer un rôle important dans les préférences des Scarabaeidae.

D'autres variations, plus subtiles, interviennent dans la même catégorie. On les a observées essentiellement dans les bouses de bovins, grands excréments les plus souvent rencontrés au cours de cette étude. Dans les ranches d'élevage, les animaux se nourrissent surtout durant la journée. Ils défèquent 10 à 24 fois en 24 heures, surtout pendant qu'ils se nourrissent, les plus grandes bouses étant émises à la fin de la période quotidienne d'alimentation, entre 18 et 20 h (Tribe, 1976). On aura donc, pour le même bovin, deux grandes catégories de bouses : les petites "du jour", qui se dessèchent vite, et les grandes "du soir" ou "de la nuit", paraissant toujours plus humides, et qui, de fait, se dessèchent moins vite. Chez les buffles, essentiellement nocturnes, les petites bouses seront émises la nuit et les grandes à l'aube.

En dehors des excréments de mammifères, on trouve parfois des Scarabaeidae dans ceux de gros oiseaux. Nous en avons ainsi observé dans des fientes de pintade. La teneur en substances azotées des fientes de Gallinacés (35 % : Rivière, 1977) les rapproche des déjections du type humain. Nous en avons également rencontré dans des crottes de crapaud, qui se composent pourtant presque exclusivement de débris de carapaces d'insectes. En revanche, les déjections de lézards et serpents ne nous en ont jamais fourni. Les déjections de tortues nourrissent plusieurs espèces, en Grèce, Turquie et Amérique du Nord, mais nous n'en avons pas trouvé en Côte d'Ivoire.

11.1.2. Cadavres

Tous les cadavres de vertébrés semblent attirer des Scarabaeidae, mais ceux de batraciens et de poissons sont les plus attractifs. La plupart des cadavres de grands invertébrés (achatines, crabes terrestres, scorpions, etc.) sont aussi très attractifs. Une place à part doit être faite aux grands Myriapodes Diplopodes (Spirobolides et Spirostreptides), si abondants en Afrique tropicale et dont les cadavres attirent des Scarabaeidae spéciaux.

11.1.3. Végétaux

On peut trouver également des Scarabaeidae dans les fruits pourris du genre Nauclea (Rubiacées) et dans des champignons du genre Termitomyces (Amanitacées) ; dans le bois pourri, en forêt ombrophile, vivent des espèces particulières.

11.2. Préférences de micro-habitats

Les présences de micro-habitats sont fondamentales dans le classement des espèces de Scarabaeidae sur les plans factoriels (cf. plus haut p.215), ce qui indique leur importance ; on a vu ainsi que l'axe 1 du traitement d'ensemble des espèces de savane sépare les nécrophages des coprophages. Certaines espèces se trouvent dans plusieurs micro-habitats : on les désignera comme "généralistes". Les espèces attirées par des végétaux, enfin, sont qualifiées de "phytophages". Le tableau LXXXVIII indique les pourcentages de ces différentes catégories observés au cours de cette étude.

Ces résultats confirment l'opinion de Halffter et Matthews (1966) que les nécrophages sont peu nombreux en Afrique.

11.1.1. Coprophages

Ils constituent la grande majorité des espèces de Scarabaeidae observées au cours de cette étude, en Côte d'Ivoire et Haute Volta.

De même que nous avons distingué deux grands groupes d'excréments de mammifères, ceux des omnivores et ceux des herbivores, on pourra distinguer deux grands groupes de coprophages suivant les excréments

où ils se rencontrent le plus souvent. Ces deux catégories sont presque équivalentes : 54,5 % des coprophages observés (57,7 % en forêt et 52,9 % en savane) préfèrent les excréments d'omnivores, du type excrément humain, tandis que les excréments de grands herbivores, bouses de bovins ou crottins d'éléphant, sont préférés par 45,5 % des espèces (42,3 % en forêt et 47,1 % en savane).

Ces préférences n'ont de valeur que statistique. N'importe quel excrément, en effet, peut attirer n'importe quelle espèce, à la seule condition qu'il soit situé à proximité et dans une zone où l'ouverture (ou la fermeture) de la végétation convient à l'espèce. Les Scarabaeidae semblent aller souvent vers l'appât le plus proche, même s'il convient moins bien qu'un autre, plus lointain. Ceci doit être pris en compte lors de l'utilisation de pièges attractifs. Les insectes, en effet, ne peuvent plus en ressortir et le produit du piégeage incorpore un certain pourcentage d'individus qui, dans les conditions naturelles, seraient répartis de l'excrément après un certain temps, pour des causes tenant à celui-ci, mais aussi au sol sur lequel il repose, à la végétation qui l'entoure, etc. Il faut alors vérifier, dans des excréments en situation naturelle, que les espèces attirées par les pièges viennent bien, en règle générale ou occasionnellement, aux excréments utilisés comme appâts.

On voit que la notion de "préférence" est assez floue. Certaines espèces répandues, attirées par les pièges à excrément humain et qui, dans les conditions naturelles, fréquentent en effet cet excrément, n'existent pas à Lamto, station sans grands mammifères. Dans les stations où elles existent, elles sont parfois plus attirées par l'excrément humain et les autres déjections d'omnivores que par celles des grands mammifères. Il faut distinguer ici l'attractivité d'un excrément qui sera utilisé par les Scarabaeidae adultes pour leur alimentation de celle d'un autre, recherché pour la constitution des réserves destinées aux larves. En effet, les Scarabaeidae adultes fraîchement éclos passent par une phase de "régénération" (Halffter et Matthews, 1966) au cours de laquelle ils doivent reconstituer une certaine quantité de réserves totalement épuisées lors de la nymphose. Ce sont tout particulièrement les femelles qui doivent accumuler de telles réserves, nécessaires à la

maturation de leurs oeufs et dont dépend le déterminisme du comportement de reproduction. Les mâles aussi, particulièrement les grands exemplaires, étonnamment légers au sortir de la nymphose, doivent accumuler des réserves qu'ils brûleront lors du travail de nidification qu'ils doivent, dans beaucoup d'espèces, aider la femelle à accomplir. Au cours de cette phase de régénération, la plupart des espèces de Scarabaeidae pourraient être attirées davantage par les excréments d'omnivores, du type excrément humain, plus riches en substances azotées. Les adultes, en effet, semblent ne pas utiliser la fraction de glucides complexes des fèces (nutrition "coprobiontique" : Halffter et Matthews, 1971), à la différence des larves, qui utilisent essentiellement cette fraction (nutrition "cellulosobiontique" : op. cit.). Passée cette période de régénération, le choix des micro-habitats attractifs des femelles adultes serait guidé par les exigences de la progéniture, pour laquelle elles doivent constituer des réserves. Quant aux mâles, même ceux appartenant à des espèces liées, pour leur reproduction, aux déjections de grands herbivores, ils se rencontrent fréquemment, toute leur vie dans les excréments d'omnivores.

Les espèces coprophages spécialisées dans l'exploitation des excréments des grands herbivores font surtout partie de ce qu'on a appelé les "grands fouisseurs", c'est à dire les Coprini et Onitini, ainsi que des Oniticellini. Les rouleurs sont surtout des Allogymnopleurus et Neosisyphus.

Les Coprini, dans leur quasi-totalité, préfèrent ce type d'excréments. Parmi les Copris, les espèces de savane préfèrent les bouses de grands Bovidae. C. interioris est l'espèce la plus liée aux bovins domestiques. Les autres espèces préfèrent en général la bouse de buffle. Les excréments de petits herbivores (ou les petits crottins de grands herbivores) ont un spécialiste en C. gazellarum, qui peut collecter un certain nombre de crottins isolés et les rassembler dans son nid. Une espèce particulière est C. carmelita, qui recherche les excréments d'omnivores. Les Copris de forêt préfèrent le crottin d'éléphant. Les Catharsius sont en général moins abondants que les Copris. La plupart préfèrent les bouses de bovins et les crottins d'éléphant, notamment C. crassicornis. Une exception remarquable est C. eteocles, que nous avons classé dans les généralistes. Les Heliocopris sont les plus grands

fouisseurs. Certains, comme H. colossus et H. haroldi, recherchent spécialement le crottin d'éléphant. D'autres, plus adaptés à la présence humaine, comme H. antenor, non seulement préfèrent la bouse de vache, mais sont aussi très attirés, en phase de régénération, par les excréments humains. Des Coprini particuliers sont les Pedaria, cleptoparasites des réserves établies par les grandes espèces de la tribu.

Dans les Onitini, la plupart des espèces recherchent de préférence les déjections de grands herbivores. Onitis reichei préfère la bouse de vache et O. alexis la recherche surtout aux endroits les plus secs ou les plus dégradés, où il n'a pas de concurrent. En revanche, O. occidentalis n'est attiré que par le crottin d'éléphant, en savane. C'est aussi le cas d'Heteronitis pauliani. Une autre espèce du même genre, que nous n'avons trouvée qu'à Pabré, n'y exploite que les crottins d'âne, à défaut de ceux d'éléphant, où elle se rencontre normalement. Il est possible que certaines espèces, spécialistes du crottin d'éléphant, pourrions subsister grâce aux déjections du même type, crottins de cheval ou d'âne, si elles n'ont pas besoin de très grandes quantités. Un Onitis particulier, O. cupreus, est attiré par les excréments d'omnivores, voire les cadavres.

Tous ces grands fouisseurs sont nocturnes. En fait, il semble y avoir deux périodes où ils volent surtout : le crépuscule et l'aube. C'est alors que certains recherchent de préférence les grandes bouses de vache du soir, ou celles de buffle de l'aube, qui viennent d'être émises.

En revanche, les Oniticellini sont de petites ou moyennes espèces diurnes, surtout savaniques (17 espèces sur 24). Ils exploitent souvent les bouses âgées de un à deux jours, ou même plus vieilles pour les Liatongus. Leur action, notamment celle des Drepanocerus, s'effectue moins par enfouissement que par émiettement et dilacération. C'est dans cette tribu que l'on trouve les seuls endocoprïdes, appartenant au genre Oniticellus, qui nidifient dans une cavité creusée dans la bouse même, et non dans le sol sous celle-ci.

Diurnes également sont les rouleurs qui préfèrent les déjections de grands herbivores. Les Allogymnopleurus recherchent plutôt de

petites bouses du jour précédent, déjà un peu sèches. Ils y fabriquent leurs boulettes le matin et les roulent avant midi. Le reste du temps, on les trouve dans les bouses plus grandes et plus molles, où ils se tiennent apparemment à l'abri du soleil. Les Neosisyphus, quant à eux, recherchent spécialement les grandes bouses, où ils vont rester un ou deux jours à se nourrir, complètement recouverts de particules excrémentielles qui les rendent très difficiles à voir. Ensuite, ils s'accoupleront. La femelle fabriquera une boulette selon le processus compliqué décrit par Paschalidis (1974) et enfin le couple abandonnera la bouse et ira enfouir sa boulette à une certaine distance, très superficiellement.

Pour ce qui est des excréments de petits herbivores, ou des excréments de grands herbivores formés de petits crottins (type hippotrague), ils semblent attirer, en dehors de Copris gazellarum, les mêmes espèces que les excréments d'omnivores du type excrément humain. La quantité et la texture pourraient être plus importantes que les critères chimiques.

Les espèces spécialistes des excréments d'omnivores appartiennent essentiellement aux genres Gymnopleurus, Sisyphus et Onthophagus. Gymnopleurus coerulescens, le jour, et G. profanus, la nuit (c'est à dire à l'aube), roulent activement des boulettes de ces excréments, à Lamto. Dans d'autres stations, d'autres Gymnopleurus les accompagnent, de la même couleur bleue. A Kakpin, dans les excréments des babouins, des nombres considérables de G. coerulescens, G. puncticollis et Garreta nitens sont accompagnés de fousseurs de même couleur : Onthophagus cupreus (forme bleue), Proagoderus auratus (également forme bleue), etc. (cf. tableau LXVII). D'autres rouleurs, de coloration plus discrète, qui préfèrent également les déjections d'omnivores, sont la plupart des Sisyphus.

Une espèce très caractéristique de ce type d'excrément est Onthophagus borassi, capturé en relativement grand nombre dans les pièges à excrément humain, et qui a été également trouvé dans des excréments de civette, de céphalophe (?) et d'hippotrague. Toutes les autres espèces prises uniquement dans les pièges à excrément humain sont rares et pourraient en fait être des généralistes.

11.2.2. Nécrophages

Les seules espèces qui n'ont été observées que dans des cadavres (ou très exceptionnellement ailleurs) sont peu nombreuses : 6 en savane et 2 en forêt. Elles appartiennent toutes au genre Onthophagus.

En savane, ce sont les cadavres de grands Myriapodes Diplopodes qui attirent le plus grand nombre d'espèces, dont trois spécialistes exclusifs : O. imbellis, O. iulicola et O. trinominatus. Une quatrième espèce, attirée presque exclusivement par ces cadavres, exploite plus rarement ceux de batraciens et reptiles et a été trouvée dans des pièges à excrément humain (mais il pourrait s'agir là d'une erreur due au piégeage, comme on l'a dit plus haut) : c'est O. latigibber, l'espèce la plus abondante dans les cadavres de Diplopodes, et qui appartient à un groupe d'espèces (sous-genre ?) répandu dans toute l'Afrique et montrant partout cette préférence.

Les cadavres de batraciens et reptiles en savane, voire les petits cadavres de mammifères, attirent deux espèces : O. bimarginatus et ghanensis.

En forêt, O. bartosi, qui appartient au même groupe taxonomique que latigibber, est attiré surtout par les cadavres de grands Diplopodes, mais aussi par d'autres : batraciens et poissons notamment. Enfin, O. rectorispauliani, essentiellement nécrophage, a parfois été pris aux pièges à excrément humain.

11.2.3. Généralistes

Ces Scarabaeidae ont été soit trouvés dans des excréments d'omnivores, soit pris aux pièges à excrément humain, soit observés dans des cadavres. Certains se rencontrent aussi parfois dans des excréments de grands herbivores, mais plus rarement et seulement s'il s'agit d'espèces abondantes. Sinon, il semble bien exister une relation entre l'attractivité par les excréments d'omnivores, du type excrément humain, riches en azote, et celle exercée par les cadavres. C'est pourquoi nous avons dit plus haut que les espèces rares prises seulement dans des pièges à excrément humain pourraient bien en fait être des généralistes.

Cette catégorie renferme des espèces parmi les plus importantes des peuplements. La plupart des espèces abondantes en savane, et plusieurs en forêt, en font partie. Ce sont le plus souvent des espèces moyennes ou petites, dont la plupart appartiennent au genre le plus ubiquiste : Onthophagus. En savane, Anachalcos convexus, Sisyphus seminulum, Onthophagus rufonotatus, Anachalcos aurescens, Onitis cupreus, Catharsius eteocles, Onthophagus mucronatus, etc. font partie de cette catégorie. Les quelques grandes espèces sont toutes nocturnes, les autres se distribuent également entre le jour et la nuit.

En forêt, les espèces de cette catégorie sont moins nombreuses : ce sont Onthophagus liberianus, fuscatus, feai, semiviridis, etc.

Un généraliste particulier, O. callosipennis, a été trouvé dans des cadavres de reptiles, ainsi que dans des fruits, tombés à terre, de Nauclea, et dans des champignons du genre Termitomyces (Amanitacées). Cette espèce fait le lien avec les phytophages.

11.2.4. Phytophages

En dehors de Paraphytus, genre particulier à la forêt ombrophile sempervirente, dont nous n'avons trouvé les trois espèces que dans de vieux troncs pourris, les seuls phytophages de la dition appartiennent aux genres Coptorhina et Delopleurus. Ils vivent aux dépens des champignons du genre Termitomyces.

11.3. Comparaison avec d'autres régions

Pour les proportions relatives de coprophages, nécrophages et généralistes, les résultats de forêt obtenus en Côte d'Ivoire ont été comparés à ceux que donne Hanski (1983) pour les forêts de Sarawak et de Panama : dans les deux cas, le test du χ^2 indique une différence hautement significative entre ses distributions et la nôtre ($P < 0,001$). Cette différence est surtout due à la proportion bien plus élevée de nécrophages dans les forêts d'Indonésie et de Panama. Ces derniers appartiennent à des groupes différents dans les deux types de forêt et il faut noter que, d'un point de vue systématique, la composition de la faune panaméenne diffère fondamentalement de celle de la faune afro-tropicale alors que celle de Sarawak diffère relativement peu de cette dernière.

Hanski (op. cit.) signale avoir observé que, dans la forêt du Libéria, les diptères Calliphoridae sont 10 à 100 fois plus abondants que dans celle du Sarawak. Il émet l'hypothèse que l'abondance de mouches nécrophages en Afrique aurait grandement limité l'évolution de la nécrophagie chez les Scarabaeidae de cette région.

Nous avons aussi comparé nos données de Côte d'Ivoire à celles de Walter (1978, tableau 27), obtenues au Zaïre. Pour l'ensemble des résultats de ces deux pays, le test du χ^2 indique que les distributions sont différentes ($P < 0,01$). Il en est de même lorsque l'on ne compare que les espèces savaniques. En revanche, pour les espèces de forêt, le test n'est pas significatif ($P < 0,6$). Comme les méthodes d'échantillonnage de Walter étaient différentes des nôtres, il n'est donc pas exclu que les proportions de coprophages, nécrophages et généralistes ne soient pas très différentes dans les forêts qu'il a étudiées au Zaïre et dans celles de Côte d'Ivoire.

Chapitre 12 : Rôle des Scarabaeidae dans l'écosystème

12.1. Enfouissement des excréments

On a cherché depuis un certain nombre d'années à tirer parti du rôle que jouent les Scarabaeidae en restituant au sol des quantités importantes de matières organiques, par l'enfouissement qu'ils réalisent des excréments, essentiellement de mammifères (Bornemissza, 1960 ; Waterhouse, 1974 ; Fincher, 1981 ; Fincher et al., 1981 ; Rougon et Rougon, 1981). Une évaluation de ce rôle, dans les conditions naturelles ou sub-naturelles d'Afrique occidentale, n'avait jamais encore été réalisée. Nous avons tâché d'en établir au moins l'ordre de grandeur.

En savane, un excrément humain, ou de petit omnivore (mangouste, céphalophe de Grimm, etc.), déposé sur le sol en saison humide, disparaît dans l'heure qui suit, par enlèvement de parcelles que roulent ensuite les rouleurs, ainsi que par l'enfouissement sur place par les fousseurs. En revanche, les grands excréments, bouses de bovins et crottins d'éléphants, ne disparaissent pas complètement. Dans la plupart des cas, il en reste une quantité appréciable à la surface du sol, émiéttée et dilacérée. Nous allons donc étudier d'abord l'enfouissement que réalisent les Scarabaeidae dans une station où les grands mammifères sont absents, puis dans celles où ils se rencontrent.

12.1.1. Cas de Lamto

La faune mammalienne de la station est bien connue (Bellier, 1974 ; Bourlière et al., 1974). On ne sait rien pourtant de sa biomasse totale par unité de surface, ni par suite de la quantité d'excréments qui y est disponible.

On a donc tenté d'évaluer d'abord la biomasse des Scarabaeidae (cf. § 2.3.2.). Réalisée trois fois, en août 1979, août 1980 et août 1981, l'expérience a donné des résultats très proches, qui ont permis d'évaluer la biomasse moyenne des Scarabaeidae coprophages à 300 g par hectare au mois d'août, en poids frais (Cambefort, 1982). L'intervalle de confiance est difficile à déterminer. Il faut donc ne considérer cette valeur que comme un ordre de grandeur, sans doute assez proche de la moyenne réelle, qui pourrait être comprise entre 150 et 450 g. Cette valeur se rapporte uniquement aux adultes actifs.

L'enfouissement d'excrément par adulte actif est d'environ, on l'a vu aux chapitres 3 et 4, 10 à 30 fois son poids tous les 2 à 4 jours. On peut donc évaluer la quantité d'excrément enfouie chaque jour en savane, à Lamto et au mois d'août, à 500-2 000 g par hectare. Cette quantité ne doit pas varier beaucoup pendant les cinq premiers bimestres, mais elle devient sans doute presque nulle au sixième (décembre-janvier). Le total annuel serait donc d'environ 300 kg par hectare.

La matière organique enfouie est très incomplètement consommée, que ce soit par l'adulte ou par la larve : au moins 80 % resteront inutilisés dans le sol. Les sels minéraux qu'elle contient, en particulier le phosphore, le soufre et surtout l'azote, y seront disponibles pour les végétaux (Bornemissza et Williams, 1970 ; Rougon et Rougon, 1981). Un tel apport est important. Pour l'azote, par exemple, on pensait jusqu'ici qu'il provenait surtout, à Lamto, du lessivage par la pluie de l'azote minéral présent dans l'atmosphère et que l'apport total était de l'ordre de 5 kg par hectare et par an (Villecourt, 1975). Or, si l'on évalue l'azote contenu dans les fèces à 1,6 % de leur poids frais environ (Diem et Lentner, 1973), on voit que l'apport au sol par les Scarabaeidae, avec un chiffre de l'ordre de 5 kg par hectare et par an, est aussi important que l'apport pluvial.

12.1.2. Cas des ranches

Les résultats des piégeages à l'excrément humain et des lavages de bouses effectués dans les deux ranches ou fermes d'élevage des bovins où nous avons travaillé, Sipilou et Abokouamékro, nous fournissent deux groupes de résultats. Les biomasses de Scarabaeidae récoltés par lavage sont voisines de celles obtenues aux pièges, mais l'analyse de l'activité des grands fousseurs est délicate : les pesées des réserves enfouies par ces espèces sont entachées d'un certain nombre d'erreurs ; en outre, il est difficile de déterminer l'intervalle moyen séparant deux enfouissements par un même individu. On peut aussi considérer l'aspect global, sur le terrain, de l'enfouissement : au 2e bimestre, la moitié environ de la bouse disponible est enfouie, le reste étant éparpillé ou émietté et se desséchant sur place. Cette valeur de la moitié est probablement un maximum, dans les conditions naturelles et sub-naturelles des ranches, à cause de la limitation de l'enfouissement due

au manque de place disponible dans le sol sous-jacent. Les fousseurs sont en effet nettement plus abondants que les rouleurs, particulièrement dans les grosses bouses du soir. On a l'impression que les Scarabaeidae sont, lors de ce 2e bimestre, à leur plus haut niveau d'abondance possible : le milieu paraît saturé, mais cela ne se traduit pas par la disparition de plus de la moitié de la bouse disponible.

Dans l'ensemble du ranch de Sipilou, la charge de bovins est de 0,6 U. B. T. ("Unité Bovin Tropical" : 250 kg) par hectare (A. Dede, comm. pers.). Cette charge est la même dans le sud du ranch d'Abokouamékro où nous avons travaillé (Cl. Renwart, comm. pers.). Si l'on considère qu'un bovin consomme, chaque jour, 2 à 2,5 % de son poids vif en matière sèche (Ruckebush et al., 1981), que la digestibilité globale de sa ration est d'environ 60 % et qu'il rejette donc quotidiennement 40 % de la matière sèche consommée 2-3 jours auparavant (id. ibid.), on en déduit qu'un U. B. T. consomme, tous les jours, 5 à 6,25 kg de matière sèche et en rejette 2 à 2,5 kg. Comme la teneur en eau des bouses, à Abokouamékro comme à Sipilou, est de 81 à 87 %, le poids frais des bouses rejetées quotidiennement par un R. B. T. est donc de 10 à 19 kg. Par ailleurs, comme les bovins défèquent 10 à 24 fois en 24 heures (Rosenberger, 1979), le poids moyen d'une bouse est de 0,9 kg. C'est la valeur que nous utiliserons dans les ranches.

La moitié de la quantité de bouse disponible enfouie au 2e bimestre correspond donc à 450 g par bouse. Il s'agit là évidemment d'une évaluation assez grossière, mais un calcul partant de la biomasse des Scarabaeidae par bouse nous permet de retrouver des chiffres très voisins. Nous avons en effet noté, au 2e bimestre, des biomasses par bouse de 16,1 g à Sipilou et de 15,6 g à Abokouamékro. Comme ce sont les fousseurs qui en constituent la plus grande partie, une valeur d'enfouissement de 30 fois leur poids par bouse est vraisemblable, ce qui nous donne 483 g par bouse à Sipilou et 468 g à Abokouamékro.

Si un U. B. T. occupe 1,8 hectare, environ 8,1 kg de bouse seront rejetés sur cette surface, dont la moitié sera enfouie, chaque jour du 2e bimestre. Cela fera 242 kg/ha pour les 60 jours de ce bimestre. On peut admettre que cette valeur correspond à la moyenne entre Sipilou et Abokouamékro, où les valeurs réelles enfouies seraient res-

pectivement de 246 et 238 kg/ha pendant ce 2e bimestre.

En définitive, en extrapolant suivant les valeurs de la biomasse des Scarabaeidae par bouse au cours des six bimestres de l'année, on obtient les valeurs du tableau LXXXIV.

Outre les bouses de vache, nos piégeages à l'excrément humain dans ces deux ranches ont fourni également de nombreux Scarabaeidae, dont beaucoup d'espèces préfèrent ce type de déjection. Il doit donc y avoir dans ces ranches une certaine quantité de moyens et petits mammifères omnivores. Nous admettons que leur biomasse est du même ordre qu'à Lamto. La quantité de leurs excréments enfouie par les Scarabaeidae sera donc de l'ordre de 300 kg/ha et par an, quantité qui doit être ajoutée à celle de la bouse de vache.

On peut accessoirement tenter, à partir de ces valeurs, d'évaluer la biomasse des moyens et petits mammifères omnivores à Lamto et dans les ranches. On admettra ici que les excréments de ces animaux sont enfouis en totalité. En effet, le facteur limitant principal, le sol sous-jacent disponible, n'entre pas en compte ici puisque la plus grande partie des ces déjections est exploitée par les rouleurs diurnes, qui vont enfouir leurs boulettes à distance. De fait, comme on l'a dit au début de ce chapitre, les déjections de ce type disparaissent complètement et très vite, durant au moins cinq bimestres sur six. En revanche, la quantité d'excrément émise par les animaux omnivores est proportionnellement moindre que celle émise par les bovins (cf. § 11.1.). Toutefois, comme la ration végétale des petits et moyens omnivores du type céphalophe, et même civette, n'est pas négligeable et que, d'autre part, certaines espèces comme l'Aulacode sont presque strictement herbivores, une valeur de 50 % inférieure à celle des bovins est vraisemblable.

Les 300 kg enfouis par an à Lamto correspond au tiers des 916 kg enfouis à Abokouamékro, ranch le plus voisin et écologiquement assez proche. Ils correspondraient donc à une biomasse de mammifères égale à 1/3 de celle des bovins au ranch. Cette biomasse de mammifères serait donc, à Lamto et dans les ranches, de 45 kg par hectare. Il faut en enlever celle de l'homme, qui est de l'ordre de 5 à 10 kg. Resteraient

Tableau LXXXIV. Enfouissement de bouse de vache dans les ranches, par bimestre et par an, en kg par ha.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>Année</u>
Sipilou	137	246	79	26	43	12	543
Abokouamékro	116	238	110	121	202	129	916

Tableau LXXXV. Biomasse moyenne (en g) des Scarabaeidae attirés dans les pièges à excrément humain au deuxième bimestre dans quatre stations de savane.

Lamto	13
Sipilou	37,7
Abokouamékro	74,2
Kakpin	138,2

Tableau LXXXVI. Volumes de sol déplacés, en m³ par ha et par an, dans cinq stations de savane et une de forêt.

Lamto	0,23
Sipilou	0,65
Abokouamékro	0,94
Kakpin	0,77
Ouango Fitini	0,46
Taï-MATA	0,08

donc 35 à 40 kg par hectare pour l'ensemble des moyens et petits mammifères omnivores. Quelle peut être la valeur de ce nombre ? Pour les petits rongeurs, Bellier (1974) estimait l'ordre de grandeur à 1 kg par hectare. Pour le seul Aulacode, Amany (1978), en utilisant d'ailleurs une méthode d'évaluation fondée sur la quantification des déjections, estime la biomasse à 7-28 kg par hectare de savane. Un ordre de grandeur de 30 à 40 kg par hectare pour les moyens et petits mammifères de savane semble donc vraisemblable.

Revenant à l'évaluation de la quantité totale d'excréments enfouis dans les ranches, on peut retenir les chiffres de 850 kg/ha/an à Sipilou et de 1 220 kg/ha/an à Abokouamékro, ce qui donne une valeur moyenne de 1 tonne d'excréments enfouis par hectare et par an pour ces savanes guinéennes où la densité du bétail est proche de la charge optimale (César, 1977).

Cet enfouissement se traduit par le retour au sol d'une quantité importante d'éléments minéraux. La quantité d'azote ainsi retournée, par exemple, représente environ 7 kg/ha/an.

12.1.3. Cas de Kakpin.

Dans l'ensemble du Parc National de la Comoé, la biomasse moyenne des grands mammifères (éléphant, buffle) est d'environ 10 kg/ha (Anonyme, 1979 b). Toutefois, le "triangle de Kakpin" est plus riche : la biomasse de ces mêmes grands animaux y atteint 50 kg/ha (id., ibid.). On a vu que la moyenne, dans les deux ranches, était de 140 kg/ha. On peut donc considérer, ici, que l'enfouissement d'excréments de grands mammifères herbivores sera 2,8 fois plus faible. Il pourrait donc être de l'ordre de 300 kg/ha/an.

Quant à la biomasse des moyens et petits mammifères, elle paraît importante. Il est sûr qu'on ne saurait rapporter le produit d'un piégeage à l'excrément humain à une unité de surface. On peut toutefois comparer les valeurs obtenues dans plusieurs stations. Le tableau LXXXV donne les valeurs obtenues pour ces piégeages, au 2e bimestre. L'excès observé à Abokouamékro et Sipilou par rapport à Lamto provient sans doute des Scarabaeidae liés à la bouse de vache et venus à ces pièges soit pour leur propre alimentation soit par hasard. Les 56 g trouvés

en plus seraient le reflet de la biomasse supplémentaire de 140 kg/ha que ces ranches portent de plus qu'à Lamto. Mais comment alors expliquer les 125 kg d'excès à Kakpin, soit près de dix fois plus ? Ils ne peuvent pas représenter une biomasse de grands mammifères double de celle des ranches, soit 280 kg/ha, puisque nous avons vu qu'elle n'est que de 50 kg/ha. De plus, l'enfouissement visible des déjections des grands mammifères ne paraît pas supérieur à ce qu'il est dans les ranches, et donc à la moitié de la masse disponible.

L'écart constaté est sans doute dû à deux causes distinctes. Tout d'abord, l'abondance manifestement plus grande des petits et moyens mammifères, mais cette abondance ne peut être double de celle constatée à Lamto car la valeur obtenue atteindrait ou même dépasserait celle qui est admise pour les parcs les plus peuplés d'Afrique (Verschuren, 1982). D'autre part, la plus grande variété de la faune de Scarabaeidae (127 espèces contre 106 à Abokouamékro, au 2e bimestre) permet une bien meilleure utilisation des excréments disponibles.

On peut donc, en conclusion, admettre que, outre les déjections des grands mammifères, une quantité d'excréments de petits et moyens mammifères double de ce qu'elle est à Lamto est enfouie à Kakpin.

Ceci nous amène à une valeur totale d'excréments enfouis à Kakpin de l'ordre de 1 tonne/ha/an, c'est à dire égale à celle évaluée dans les ranches.

12.1.4. Cas de Ouango Fitini

Cette station, au nord du même Parc national de la Comoé, possède des bovins divaguant sur une aire indéterminée et dont on n'a pas pu, en outre, connaître le nombre précis. Elle possède aussi quelques restes de la faune sauvage originelle : éléphants et antilopes diverses y sont des visiteurs occasionnels. La biomasse de cette faune, domestique et sauvage, ne peut cependant être estimée avec précision.

On connaît en revanche la biomasse moyenne des Scarabaeidae par bouse et par bimestre. On pourrait admettre, sans qu'il soit possible de le prouver, qu'il existe une corrélation entre la somme annuelle des biomasses de Scarabaeidae par bouse et la quantité de bouse enfouie

par unité de surface. On connaît ces deux valeurs à Sipilou et à Abokoua-mékro, ainsi que la première à Ouango Fitini. La quantité de bouse enfouie dans cette dernière station serait alors de 300 kg/ha/an.

Les moyens et petits mammifères n'auraient pas une biomasse très différente de ce qu'elle est à Lamto et dans les ranches, et l'enfouissement de leurs déjections représenterait également 300 kg/ha/an. Quant à la grande faune sauvage, son apport serait négligeable.

En définitive, l'enfouissement d'excréments à Ouango Fitini serait de l'ordre de 0,6 t/ha/an. Cette valeur, relativement plus faible que dans les ranches, serait due, non tant à la charge moindre des bovins, peu sensible aux endroits où nous avons effectué nos prélèvements, qu'aux contraintes climatiques et pédologiques de la station.

12.1.5. Cas de Taï et des autres forêts

Au Parc national de Taï, il y aurait environ 1 500 éléphants sur les 3 300 km² de surface (G. Merz, comm. pers.). Chacun défèque environ 20 fois par jour, émettant à chaque fois une masse de crottin composée, comme chez le cheval, d'un certain nombre de "pelotes" (Littré) ou "lopins" (Fabre) et d'un poids total de 2 à 5 kg. La biomasse moyenne annuelle des Scarabaeidae par masse de crottin est de 22,4 g (cf. § 6.1.), valeur faible par rapports à la quantité d'excrément. De fait, l'enfouissement visible du crottin d'éléphant est ici bien moindre que ce qu'il est en savane. A Kakpin, par exemple, le crottin est à moitié enfoui dans les 24 heures, la moitié non enfouie étant transformée en une galette très mince largement étalée sur le sol. A Taï-MATA, chaque pelote reste bien individualisée et reconnaissable pendant des semaines, voire des mois, sans être ni enfouie ni émietlée. Si l'on admet, ici aussi, que l'enfouissement par masse de crottin équivaut à 30 fois la biomasse des Scarabaeidae s'y trouvant, on arrive à une valeur d'enfouissement de 26 kg/ha/an, remarquablement faible.

Outre les excréments d'éléphant, on rencontre couramment, en forêt de Taï, ceux de buffle, de bongo, d'hippopotame nain, de céphalophe, etc. Leur enfouissement semble comparable à ce qu'il est pour l'éléphant. Toutefois, on ne connaît absolument pas la biomasse de tous

ces animaux par unité de surface. Elle n'est sans doute pas supérieure à celle des éléphants. Restent tous les moyens et petits mammifères : chevrotain, mangoustes, primates divers, etc., dont le dénombrement est encore à faire.

Au total, une valeur d'enfouissement d'excréments par les Scarabaeidae de 75 à 100 kg/ha/an paraît vraisemblable. Cette valeur est environ 10 fois plus faible que celle qui a été admise pour Kakpin, où la nature et la biomasse des mammifères par unité de surface sont très comparables. Les Scarabaeidae jouent donc en forêt un rôle bien moins important qu'en savane.

12.1.6. Conclusion

Nous avons constaté (§ 8.3.) que la biomasse des Scarabaeidae dépend étroitement de celle des mammifères. En laissant de côté les biotopes forestiers, où leur activité est peu importante, nous voyons maintenant que le rôle de ces insectes est d'autant plus grand que les mammifères sont plus abondants et plus variés.

En savane, où le feu de brousse restitue à l'atmosphère, tous les ans, 12 kg d'azote par hectare, la pluie n'en retourne au sol que 5 kg (Villocourt, 1975). Les Scarabaeidae, en enfouissant les excréments, rendent au sol les 7 kg de différence, dans les savanes guinéennes en équilibre. Cet apport doit avoir un rôle bénéfique sur la biomasse végétale, et, par voie de conséquence, sur tout l'écosystème de savane, notamment les mammifères qui représentent - ou devraient représenter - la plus importante biomasse animale. Dans une savane en équilibre, la corrélation évidente entre le tapis végétal et les mammifères n'existe que par l'indispensable intermédiaire des Scarabaeidae.

Un tel équilibre doit être assez fragile. Nous avons constaté une différence importante dans l'enfouissement d'excrément entre les deux ranches de Sipilou et Abokouamékro (tableau LXXXIV). Elle pourrait être due à leur différence de dégradation. Nous avons signalé (§ 1.6.4. et 1.6.2.) que, si le ranch d'Abokouamékro paraît en bon état, celui de Sipilou est en partie dégradé par la concentration (la charge) trop grande des bovins sur les parties utilisables du ranch, où l'on constate

à la fois un tassement du sol, trop piétiné, et un surpâturage. Dans un sol devenu dur, la plupart des Scarabaeidae éprouvent des difficultés à creuser assez vite, et donc à se reproduire (nous pensons en effet que le déterminisme de la reproduction est sans doute l'enfouissement d'une "quantité-seuil" d'excrément : cf. p. 67). En outre, le tapis végétal, essentiellement graminéen, s'appauvrit. Les insectes ne trouvent plus le même abri dans les touffes qui le composent. Finalement, la plupart des espèces deviennent moins abondante et la biomasse totale des Scarabaeidae diminue. Un petit nombre d'espèces supportent mieux une telle dégradation, notamment Onthophagus gazella et, dans des stations en général plus xériques, Onitis alexis. Elles en profitent pour se multiplier. Malgré cela, l'enfouissement d'excrément est inférieur à ce qu'il est dans une station pas ou peu dégradée.

12.2. Autres rôles

Parallèlement à l'enfouissement qu'ils réalisent, les Scarabaeidae retournent et aèrent le sol. Le tableau LXXXVI indique les volumes déplacés dans les différentes stations de savane échantillonnées. Ces valeurs peuvent sembler faibles. Elles ne sont toutefois pas négligeables, surtout en tenant compte du fait que le sol déplacé provient uniquement de l'horizon supérieur (0 à 20 cm).

Par ailleurs, les Scarabaeidae jouent un certain rôle en limitant les parasites intestinaux des vertébrés, essentiellement des mammifères, par la destruction qu'ils réalisent de grandes quantités de leurs oeufs (Bergstrom et al., 1976 ; Bryan, 1976).

Ils limitent aussi un certain nombre d'autres organismes se trouvant ou se développant dans les excréments, et en particulier les Diptères Muscides hématophages (Bornemissza, 1970 ; Hughes et al., 1978 ; Lancaster et Hunter, 1978 ; Wallace et al., 1983). Comme la présence de larves de Diptères dans les bouses y entraîne une diminution de la teneur en azote, les Scarabaeidae, en les faisant disparaître, accroissent le pouvoir fertilisant des bouses (Harris et al., 1980). Il est intéressant de noter ici que, si les Scarabaeidae sont sans doute responsables de la rareté des Muscides à larves coprophages, en Afrique, les Diptères Calliphorides, en revanche, "auraient grandement limité l'évolution de

la nécrophagie chez les Scarabaeidae d'Afrique" (Hanski, 1983).

Cette diminution des parasites intestinaux des mammifères, ainsi que des mouches hématophages, est un autre rôle positif que jouent les Scarabaeidae vis-à-vis des mammifères.

Enfin, les Scarabaeidae servent de proies à un certain nombre de parasites et prédateurs. On peut citer parmi eux des insectes : parmi les Diptères Asilidae, Philonicus temerarius (Walker) chasse au vol les petites espèces diurnes, notamment Sisyphus seminulum, à Lamto ; parmi les Coléoptères Staphylinidae, les grands Platydracus, notamment P. cantharophagus Fagel, pourchassent les Scarabaeidae au sein des crotins d'éléphant, à Kakpin, etc. D'autres prédateurs sont des vertébrés : crapauds du groupe de Bufo regularis, lézards, pintades. Toutefois, les prédateurs les plus importants sont sans doute (ou étaient) les mammifères. C'est probablement par et pour les primates terrestres (surtout babouins) qu'ont été développés les colorations d'avertissement et les phénomènes de mimétisme dont on a parlé plus haut. La prédation nocturne doit aussi être assez forte. La stridulation que présentent de nombreux grands fousseurs, et dont on pense que son rôle essentiel est de décourager les moyens et petits mammifères insectivores (Masters, 1980), en serait la preuve.

Ces relations proies-prédateurs, où les mammifères ont joué et continuent peut-être de jouer un rôle important dans la structuration des peuplements de Scarabaeidae, sont le dernier exemple que nous donnerons des inter-relations unissant ces deux groupes d'animaux.

Résumé et conclusions

Les Scarabaeidae s. str. constituent l'essentiel de la faune coprophage, au moins en Afrique. On en a rencontré 286 espèces en Côte d'Ivoire. Elles ont été étudiées dans sept stations de savane, disposées suivant un gradient théorique, de la zone guinéenne humide (1 400 mm de pluie par an) à la zone soudano-sahélienne (700 mm de pluie par an, pour une station située en Haute Volta mais où l'on n'a pris en compte que les espèces qui se rencontrent en Côte d'Ivoire), et cinq stations de forêt, disposées également suivant un gradient allant de la forêt hygrophile sempervirente à la forêt xérophile.

Un cycle annuel complet a été suivi dans quatre stations de savane et dans quatre stations de forêt. L'année est considérée comme commençant le 1er février (début de la saison des pluies, au moins en zone guinéenne) et se terminant le 31 janvier (fin de la saison sèche).

*

* * *

La famille des Scarabaeidae s. str. est représentée en Côte d'Ivoire par neuf tribus, regroupées en deux sous-familles.

La sous-famille des Scarabaeinae rassemble, en quatre tribus, toutes les espèces qui détachent une parcelle d'excrément, la façonnent en boule, l'emmènent en la faisant rouler et vont l'enfouir à distance. On désigne ces insectes comme "télécoprides" ou "rouleurs". La plupart des espèces de rouleurs sont petites, diurnes et recherchent les petites déjections de mammifères omnivores, riches en azote, dont l'excrément humain peut servir de type.

La tribu des Scarabaeini est peu importante en Côte d'Ivoire et totalement absente en forêt, où les rouleurs sont bien moins abondants qu'en savane.

La tribu des Gymnopleurini, au contraire, avec près de 20 % de la biomasse totale annuelle des Scarabaeidae de savane, est la deuxiè-

me tribu la plus importante dans ce milieu. Elle y compte huit espèces de rouleurs diurnes et une nocturne. Comme on les rencontre seulement pendant les deux ou trois premiers mois de l'année, elles dominent alors complètement. La tribu est peu importante en forêt, où elle n'est représentée que par une espèce.

Les Canthonini comprennent surtout quatre espèces nocturnes abondantes, particulièrement dans les stations sèches. Avec 13 % de la biomasse annuelle des Scarabaeidae de savane, cette tribu occupe le 5ème rang. Elle occupe le 3ème en forêt, mais avec seulement 6 %.

La tribu des Sisyphini est la 3ème de savane, en Côte d'Ivoire. Ses onze espèces sont extrêmement abondantes presque toute l'année et représentent environ la moitié des individus et 19 % de la biomasse totale annuelle des 205 espèces de Scarabaeidae. En forêt, avec quatre espèces, l'importance de la tribu est faible.

La sous-famille des Coprinae réunit les espèces qui enfouissent des parcelles d'excrément (ou de cadavre) sur place, pour constituer des réserves destinées à l'alimentation des adultes ou des larves. On les désigne comme "paracoprides" ou "fouisseurs". En pratique, on peut reconnaître deux catégories. Il y a d'abord les grands fouisseurs (poids frais individuel moyen de l'ordre de 200 à 500 mg), qui sont tous nocturnes et dépendent, au moins pour leur développement larvaire, des grands excréments de mammifères herbivores, riches en glucides complexes (cellulose, etc.), dont la bouse de vache et le crottin d'éléphant sont les principaux. Il y a ensuite les petits fouisseurs (poids frais inférieur à 100 mg), soit diurnes soit nocturnes, dont la plupart sont très opportunistes et acceptent toutes sortes d'excréments, voire de cadavres, tant pour l'alimentation de l'adulte que pour la constitution des réserves destinées à la progéniture.

Les Coprinae regroupent cinq tribus.

Les Coprini sont les grands fouisseurs principaux. La tribu occupe le 4ème rang, en savane, avec 17 % de la biomasse totale annuelle des Scarabaeidae, et le 2ème rang en forêt, avec 20 %. Elle compte 31 espèces en Côte d'Ivoire, qui recherchent surtout les excréments de grands mammifères. Certaines des plus grandes (jusqu'à 7 g de poids

frais individuel) dépendent strictement du crottin d'éléphant. Toutes ces espèces enfouissent dans le sol de grandes quantités d'excrément dont elles n'utilisent qu'environ 20 %.

Les Dichotomiini sont peu importants. Certaines espèces sont cleptoparasites des Coprini et utilisent une part des réserves enfouies par ces derniers.

Les Onitini constituent l'autre tribu de grands fousseurs. Ils sont peu importants en général en Côte d'Ivoire, quoique certaines de leurs espèces puissent jouer un rôle primordial dans les milieux secs et dégradés, rares dans ce pays.

Les Oniticellini sont des petits fousseurs. Ils sont tous diurnes et la plupart de leurs 24 espèces recherchent de préférence les grands excréments d'herbivores, qu'elles fractionnent et émiettent plus qu'elles ne les enfouissent.

Enfin, les Onthophagini, avec 167 espèces, constituent la tribu la plus abondante et la plus importante, en savane (22 % de la biomasse annuelle totale des Scarabaeidae) et surtout en forêt (61 %). Tous ces insectes sont des fousseurs, presque tous petits, soit diurnes soit nocturnes, attirés par tous les excréments, les cadavres, voire les fruits pourris, les champignons ou les détritrus divers. Ils comprennent un petit nombre d'espèces ubiquistes, abondantes à la fois au niveau local et au niveau régional. Ils comprennent en outre un beaucoup plus grand nombre d'espèces plus localisées et moins abondantes, mais presque toutes également ubiquistes. Cette tribu joue un rôle primordial dans l'enfouissement des excréments et le recyclage des éléments minéraux.

*

* *

Dans chaque station, les peuplements diurnes et nocturnes peuvent être considérés comme constitués de deux fractions, que nous appelons des guildes : celle des rouleurs et celle des fousseurs (avec parfois une troisième fraction accessoire : la guildes des cleptoparasites). Il n'existe sans doute qu'une très faible compétition entre les deux guildes composant un peuplement, puisqu'elles n'ont pas

les mêmes limitations. En effet, la guilde des fouisseurs est limitée par l'espace disponible sous l'excrément, où chaque individu cherche à se creuser un terrier. Divers dispositifs de marquage aident sans doute à maintenir un certain espace entre tous ces terriers. Au contraire, la guilde des rouleurs est limitée par la quantité d'excrément disponible. En moyenne, et sur toute l'année, les fouisseurs et les rouleurs enfouissent une quantité équivalente d'excrément. La coexistence de ces deux guildes assure un enfouissement optimal des excréments disponibles.

Au sein de chaque guilde, la compétition semble également limitée, chaque espèce ayant une niche multidimensionnelle qui semble ne jamais être recouverte par les autres suivant toutes ses dimensions. En fait, les espèces y paraissent plus complémentaires qu'antagonistes.

Enfin, dans la même espèce (ou dans la même population, au niveau local), il ne doit pas non plus exister de véritable compétition, dans les conditions naturelles.

La plupart des guildes observées, dans les huit stations étudiées durant un an, sont ajustables à des modèles log-normaux de Preston, ce qui semble montrer qu'elles sont soumises à un certain nombre de facteurs écologiques indépendants qui assurent un partage équilibré des ressources.

Au niveau de l'ensemble du territoire, les phénomènes étudiés sont différents en forêt et en savane.

Les quatre stations de forêt montrent seulement, du sud au nord, de la forêt humide à la forêt sèche, un simple appauvrissement de la faune forestière, avec une pénétration corrélative d'espèces de savane. Des 78 espèces de forêt hygrophile, il ne reste plus que 5 en forêt xérophile.

Il est plus difficile d'interpréter les variations de la faune, plus qualitatives que quantitatives, entre les stations de savane. Par analyse multidimensionnelle, on voit que les principaux facteurs sont la présence ou l'absence des grands mammifères et la dégradation anthropique, sous toutes ses formes, ainsi que la variation

climatique. Le sol aussi joue un certain rôle, plutôt par sa texture que par sa nature.

La forêt est bien plus pauvre que la savane, en nombre d'espèces comme en nombre d'individus et en biomasse par unité de surface.

Dans ces deux grands faciès, la taille des Scarabaeidae est sous la dépendance de la faune mammalienne : les petits excréments (de mammifères omnivores) sont surtout exploités par les petites espèces où dominent les rouleurs ; les grands excréments (de bovins, d'éléphant) sont exploités par des espèces de taille bien plus grande en moyenne et où dominent les fousseurs.

Le cycle saisonnier des peuplements est différent en savane et en forêt. Le maximum d'abondance des Scarabaeidae de savane se situe au début de l'année (premier quart ou premier tiers), avec un contingent d'espèces qui ne se rencontrent qu'alors, notamment les *Gymnopleurini*. Il se situe, en forêt, à la fin de l'année (troisième tiers ou deuxième moitié). On peut mettre en relation cette abondance saisonnière avec la pluviosité, dont l'influence se fait sentir avec un temps de latence plus ou moins long et de façon complexe. Si, en effet, beaucoup d'espèces dépendent directement de la pluviosité pour leur apparition, d'autres sont surtout abondantes en saison subhumide ou sèche, tirant avantage de l'absence plus ou moins complète des premières.

*

* *

Pendant leur période d'apparition, les Scarabaeidae enfouissent de grandes quantités d'excrément. Dans des conditions naturelles ou semi-naturelles, on peut estimer que l'enfouissement qu'ils réalisent est de l'ordre d'une tonne (poids frais) d'excrément par hectare et par an, dans les savanes guinéennes.

Cet apport au sol est surtout important pour le phosphore, le soufre et plus encore l'azote. En savane guinéenne, environ 12 kg d'azote sont rendus à l'atmosphère par hectare, tous les ans, lors du passage du feu de brousse. Les Scarabaeidae en réincorporent au sol environ 7 kg. Comme le lessivage par la pluie de l'azote minéral de

l'atmosphère en ramène au sol environ 5 kg, on voit le rôle primordial des Scarabaeidae dans ces savanes. En forêt, où l'équilibre est très différent et où n'agit pas le feu de brousse, l'enfouissement d'excrément par les Scarabaeidae paraît dix fois plus faible que ce qu'il est en savane.

La quantité des Scarabaeidae, et donc l'enfouissement qu'ils réalisent, est d'autant plus grande que les mammifères sont plus nombreux (dans les conditions naturelles et toutes choses égales par ailleurs), ce qui met en évidence une coaction : Scarabaeidae → végétation → mammifères → Scarabaeidae. Dans des conditions artificielles, par exemple quand les bovins sont trop nombreux, le sol, trop piétiné, devient trop dur pour les Scarabaeidae. En outre, le couvert végétal, dégradé perd son rôle protecteur et, finalement, l'enfouissement d'excrément diminue. Quelques espèces sont caractéristiques de ces états de dégradation.

Outre l'enfouissement d'excrément, les Scarabaeidae font disparaître un grand nombre de Muscidae hématophages et d'oeufs d'helminthes. C'est un autre aspect de leurs relations avec les mammifères.

Summary : An ecological study of Scarabaeidae in Ivory Coast.

The Scarabaeidae s. str. (Scarabaeinae auct.) constitute the major portion of the coprophagous fauna, in Africa at least. The Ivory Coast fauna was found to comprise 286 species in seven savanna and five forest localities. Savanna localities studied vary from the humid Guinean zone (1400 mm annual rainfall) to the Sahelo-Sudanian zone (700 mm). Forest localities vary from the evergreen rainforest to the dry Sudanian forest. Four savanna and four forest were studied year-round (Feb. 1st, beginning of rainy season, to Jan. 31st, end of dry season). The family is represented in Ivory Coast by nine tribes in two subfamilies.

The subfamily Scarabaeinae s. str. (Scarabaeini auct.) includes four tribes of "ball rollers" (or "telecoprids") ; these beetles form a ball from dung, roll it to some distance away from the source and bury it. Most ball-rollers are small and diurnal and are attracted by the nitrogen-rich excrement of smaller omnivores, such as humans.

The tribe Scarabaeini is of moderate importance and absent in forest habitats, where ball-rollers are much less abundant than in savannas.

Species of Gymnopleurini comprise nearly 20 % of the total annual biomass of savanna Scarabaeidae. Eight diurnal and one nocturnal species are known. These species are active only during the first two or three months of the rainy season, when they dominate the dung beetle fauna. Only one forest-dwelling gymnopleurine species is known.

The chief Ivory Coast species of Canthonini are four, large nocturnal species abundant particularly in drier localities. The tribe ranks fifth in contribution (13 %) to total annual savanna biomass and third to forest habitats (6 %).

The Sisyphini includes eleven species which contribute 19 % (ranking third among tribes) of the total annual biomass of 205 savanna species ; all species are extremely abundant year-round. The four forest species are uncommon.

The subfamily Cqprinae is represented in Ivory Coast by five tribes collectively referred to as "burrowers" (or "paracoprids"). These

scarabs bury excrement (or carrion) beneath the food source and belong to one of two informal groups : a) the "large burrowers" (individual fresh adult weight 200-500 mg), which are nocturnal and exploit primarily the large dung pads of such herbivores as elephants and cattle rich in glucides (cellulose, etc.) ; b) the "small burrowers" (individual fresh adult weight less than 100 mg), which include diurnal and nocturnal, mostly opportunistic species which exploit almost any type of excrement as well as carrion.

The tribe Coprini includes large burrowers which contribute 17 % of the annual savanna scarab biomass (ranking 4th) and 20 % of the forest biomass (ranking 2nd). The Ivory Coast fauna includes 31 species of coprines, most of which utilize the dung of large mammals. Some of the largest species (body weight to 7 g) are strictly dependent upon elephant feces. All species bury large amounts of excrement, of which they use only about 20 %.

The tribe Dichotomiini is a minor component of the Ivory Coast fauna ; some of its members are kleptoparasites of Coprini.

The Onitini also comprises large burrowers. Except in disturbed xeric habitats (which are rare in Ivory Coast), they are a minor component of the scarab fauna.

The Oniticellini are small burrowers ; all 24 species are diurnal, and most exploit large dung pads, which they split and crumble rather than bury.

The tribe Onthophagini is the major component of the Ivory Coast fauna. Its 167 species contribute 22 % of the annual savanna biomass and 61 % of the forest biomass. All are burrowers and most are small. They are diurnal or nocturnal and attracted to a wide variety of food (dung, carrion, rotting fruit, fungi, etc.). The tribe includes a few ubiquitous species, abundant both at the local and regional levels. It also includes a much larger number of more localized, less abundant species, most of those ubiquitous as well. This tribe plays an important role in burying dung and recycling nutrients.

At each locality studied, the nocturnal and diurnal faunas each consists of two guilds : the ball-rollers and the burrowers (sometimes a third, minor guild may be represented, the kleptoparasites). There is probably little competition between the two guilds since each is limited by a different factor. Burrowers are limited by space beneath the food

source ; various markers may enable them to avoid interfering with each other. Ball-rollers are limited by the quantity of food available. On a yearly average, burrowers and ball-rollers bury the same amount of dung ; the coexistence of these two guilds results in an optimal burying of available dung.

Within each guild competition is reduced because of niche differences among constituent species. Moreover, there appears to be no significant intraspecific competition. Most observed guilds are adjustable to Preston log-normal models, indicating that they are under the influence of many independent ecological factors which promote a stable partitioning of resources.

Forest communities become impoverished from south to north and are replaced somewhat by savanna elements which penetrate the forest. In southern, humid forest are 78 species ; only five are found in the northern, dry forest. Forest habitats have fewer species and less biomass per unit surface than do savanna habitats.

Multidimensional analysis indicates that the primary factors determining species richness in savannas are the occurrence of large herbivorous mammals, the influence of man and climate. Soil type (particularly texture) is a secondary factor. In both forest and savanna, body size of Scarabaeidae depends upon the mammalian fauna. The small droppings of omnivores are exploited primarily by small Scarabaeidae, particularly ball-rollers. The large droppings of herbivores (elephants and cattle) are utilized mostly by large sized, burrowing scarabs.

The community seasonal cycle is different in savanna and forest habitats. The greatest abundance of savanna species occurs at the beginning of the year (first quarter to third) ; some species (especially gymnopleurines) are active only during this period. In forest the greatest abundance occurs during the last third of the year. This difference in seasonal abundance could be related to rainfall, the influence of which is complex. The activity of many species depends directly on rainfall while that of some others is confined to the subhumid or dry seasons.

During periods of activity, adults bury large amounts of dung. Under natural or seminatural conditions, communities in Guinean savanna bury approximately one metric ton (fresh weight) per hectare per year. This activity introduces, among other things, phosphorus, sulphur and,

especially, nitrogen into the soil. In Guinean savanna, about 12 kg of nitrogen per hectare are discharged into the atmosphere as the result of brush fires. Rains return about 5 kg to the soil while Scarabaeidae, as a result of their dung burying activities, reintroduce another 7 kg. These beetles play a major role in nutrient recycling. In forests, where ecological conditions are different (there are no fires, for example), dung burial rate appears to be ten times lower than in savanna.

Under natural conditions, the more mammals there are, the more Scarabaeidae and the more dung they bury. That is, in undisturbed situations, the following relationship holds : Scarabaeidae → vegetation → mammals → Scarabaeidae. Under disturbed conditions, such as when cattle reach high population densities, the soil can become densely packed, impeding the digging activities of Scarabaeidae, and vegetation is damaged. These factors reduce dung burial activity. Some species of Scarabaeidae are adapted to disturbed conditions.

In addition to their role in nutrient recycling, Scarabaeidae are responsible for the destruction of helminth eggs and blood-sucking Muscidae. The biological control of such pests is another dimension to their interrelationship with mammals.

Bibliographie

- Abbayes, H. des, 1967. - Les tribulations de la famille "TAX". *Le Monde des Plantes*, 355 : 1-2.
- Alexandre, D. Y., 1978. - Le rôle disséminateur des éléphants en forêt de Taï, Côte d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, 32 : 47-72.
- Amany, K., 1978. - La technique de récolte des crottes comme méthode d'estimation des biomasses d'Aulacode, *Thryonomys swinderianus* Temmick (Rongeur hystricomorphe). *Ann. Univ. Abidjan, série E (Ecologie)*, 11 : 89-99.
- (Anonyme), 1971. - Etude des possibilités de création de ranches d'élevage en Côte d'Ivoire. *Wirtschaft und Infrastruktur GMBH & Co. Planungs-KG, Munich*, 3 vol., 305 p.
- (Anonyme), 1979 a. - Le climat de la Côte d'Ivoire. ASECNA, Service météorologique, Abidjan, 74 + xii p.
- (Anonyme), 1979 b. - Etat actuel des parcs nationaux de la Comoé et de Taï ainsi que de la réserve d'Azagny et propositions visant à leur conservation et à leur développement aux fins de promotion du tourisme. Tome II : Parc national de la Comoé. Partie 1 : Inventaire des conditions écologiques et biologiques. Tome III : Parc National de Taï. FGU-Kronberg, Kronberg, 1 vol., 236 p. et 1 vol., 155 p. + annexes + cartes.
- Anderson, J. R. et Loomis, E. C., 1978. - Exotic dung beetles in pasture and range land ecosystems. *Calif. Agric.*, 32 (2) : 31-32.
- Arrow, 1931. - The fauna of British India. Coleoptera Lamellicornia. Part III (Coprinae). Taylor & Francis, London : xii + 428 p., 13 pl., carte.
- Avenard, J. M., 1971. - Aspects de la géomorphologie. In Le milieu naturel en Côte d'Ivoire, *Mémoire ORSTOM n° 50* : 7-72.
- Balthasar, V., 1963. - Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region, vol. 1 et 2. Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Prague, 391 et 627 p.

- Balthasar, V., 1969. - Contributions à la connaissance de la faune entomologique de Côte d'Ivoire (J. Decelle, 1961-1964). XXXII. - Coleoptera Scarabaeidae et Aphodiidae. Ann. Mus. roy. Afr. centr., in-8°, Zool., 175 : 59-73.
- Baraud, J., 1977. - Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe occidentale : Belgique, France, Grande-Bretagne, Italie, Péninsule ibérique. Publications de la Nouvelle Revue d'Entomologie, Toulouse : 352 p.
- Barbault, R. et Celecia, J., 1981. - The notion of guild : Theoretical and methodological aspects. In Barbault, R. et Halffter, G., ed. : Ecology of the Chihuahuan desert. Instituto de Ecologia, Mexico, 167 p. : 18-34.
- Bellier, L., 1974. - Le peuplement de Rongeurs de la savane de Lamto. Bull. Liais. Cherch. Lamto, n° spécial, 4 : 69-91.
- , Gillon, D., Gillon, Y., Guillammet, J.-L. et Perraud, A., 1969. - Recherches sur l'origine d'une savane incluse dans le bloc forestier du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire) par l'étude des sols et de la biocoenose. Cah. ORSTOM, Sér. Biol., 10 : 65-04.
- Benzécri, J.-P. et Benzécri, F., 1980. - Pratique de l'analyse des données. 1. Analyse des correspondances. Exposé élémentaire. Dunod, Paris, viii + 424 p.
- Bergstrom, R. C., Maki, L. R. et Werner, B. A., 1976. - Small dung beetles as biological control agents (Col., Scarabaeidae) : laboratory studies of beetle action on trichostrongylid eggs (Nematoda) in sheep and cattle feces. Proc. helminthol. Soc. Washington, 43 (2) : 171-174.
- Bernardet, Ph., 1983. - L'association agriculture-élevage en Côte d'Ivoire septentrionale. Utilisation des déjections animales à des fins agricoles. Publ. Labo. Sociol. Géogr. afr. CNRS, Paris, 54 p. multigr.
- Bernon, G., 1981. - Species abundance and diversity of the Coleoptera component of a South African cow dung community, and associated insect predators. Thèse de Ph. D., Univ. de Bowling Green (U. S. A.), x + 173 p. multigr.

- Blondel, J., 1979. - Biogéographie et Ecologie. Masson, Paris, x + 173 p.
- et Bourlière, F., 1979. - La niche écologique, mythe ou réalité ? La Terre et la vie, Rev. Ecol., 33 (3) : 345-374.
- Booth, A. H., 1954. - The Dahomey gap and the mammalian fauna of the West African forests. Rev. Zool. Bot. afr. 50 (3-4) : 305-314.
- Bordat, P., 1983. - Contribution à la connaissance des Aphodiidae de la Côte-d'Ivoire (Coleoptera, Scarabaeoidea). Rev. fr. Ent., (N.S.), 5 (2) : 64-70.
- Bornemissza, G. F., 1960. - Could dung eating insects improve our pastures ? J. Australian Inst. agr. Sc., 26 (1) : 54-56.
- , 1969. - A new type of brood care observed in the dung beetle Oniticellus cinctus (Scarabaeidae). Pedobiologia, 9 : 223-225.
- , 1970. - Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle Onthophagus gazella F. (Coleoptera : Scarabaeidae). J. Australian ent. Soc., 9 : 31-41.
- , 1978. - Dung beetles dig in. Rural Res., n° 98 : 13-20.
- et Williams, C. H., 1970. - An effect of dung beetle activity on plant yield. Pedobiologia, 10 : 1-7.
- Boucek, Z., 1976. - African Pteromalidae (Hymenoptera) : new taxa, synonymies and combinations. J. ent. Soc. sth Afr., 39 (1) : 9-31.
- Boudet, G., 1965. - Etude agrostologique du ranch de Sipilou. Pré-rapport I. E. M. V. T., Maisons-Alfort et S. A. T. M. A. C. I., Abidjan, 12 p. multigr.
- Bourlière, F., Minner, E. et Vuattoux, R., 1974. - Les grands Mammifères de la région de Lamto. Bull. Liais. Cherch. Lamto, n° spécial, 4 : 93-104.
- Bryan, R. P., 1976. - The effect of the dung beetle, Onthophagus gazella, on the ecology of the infective larvae of gastrointestinal nematodes of cattle. Australian J. agric. Res., 27 (4) : 567-574.
- Cambefort, Y., 1971 a. - Nouveaux onthophagides de Guinée. Nouv. Rev. Ent., 1 : 53-59.
- , 1971 b. - Scarabaeinae récoltés dans le Fouta Djallon (Guinée). Bull. I. F. A. N., sér. A, 33 (2) : 420-424.

- Cambefort, Y., 1975 a. - Nouveaux onthophagides du Sénégal. *Nouv. Rev. Ent.*, 5 (2) : 187-189.
- , 1975 b.- (Critique de l'ouvrage de M. C. Ferreira : *Os Escarabideos de Africa*). *Nouv. Rev. Ent.*, 5 (3) : 297-299.
- , 1978. - *Canthonina* nouveaux ou peu connus d'Afrique continentale (Coleoptera : Scarabaeidae). *J. ent. Soc. sth Afr.*, 41 (2) : 199-213.
- , 1979. - Données préliminaires sur la taxonomie des Caccobius Thomson s. lat. (Coleoptera Scarabaeoidea Scarabaeinae). *Nouv. Rev. Ent.*, 9 (2) : 119-128.
- , 1980 a. - Données préliminaires sur l'écologie des Scarabaeinae coprophages de Lamto (Insecta, Coleoptera, Scarabaeoides). *Ann. Univ. Abidjan, sér. E (Ecologie)*, 13 : 61-79.
- , 1980 b. - Coléoptères Scarabaeinae nouveaux ou peu connus de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. Soc. ent. France*, 85 : 262-265.
- , 1980 c. - Nouveaux Onthophagides du Kenya (Coleoptera, Scarabaeidae). *Zool. Mededel.*, 55 (n° 16) : 195-200.
- , 1981 a. - La nidification du genre *Cyptochirus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *C. R. Acad. Sc. Paris, sér. 3*, 292 : 379-381.
- , 1981 b. - Amietina, un nouveau genre africain d'Onthophagini (Coleoptera Scarabaeoidea Scarabaeinae). *Nouv. Rev. Ent.*, 11 (2) : 143-147.
- , 1982 a. - Pedaria nouveaux ou peu connus de Côte d'Ivoire (Coleoptera Scarabaeoidae). *Rev. fr. Ent.*, (N. S.), 4 (2) : 57-62.
- , 1982 b. - Un Bombylius du groupe ornatus parasite d'un Oniticellus (Dipt. Bombyliidae et Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. France*, 87 : 308-309.
- , 1982 c. - Les Coléoptères Scarabaeidae s. str. de Lamto (Côte d'Ivoire) : Structure des peuplements et rôle dans l'écosystème. *Annls Soc. ent. France (N. S.)*, 18 (4) : 433-459.
- , 1982 d. - Nidification behavior of Old World Oniticellini (Coleoptera : Scarabaeidae). *In* Halffter, G. et Edmonds, W. D., *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae) : an ecological and evolutive approach*. Publ. 10, Inst. Ecol., Mexico, 176 p. : 141-145.

- Cambefort, Y., 1983. - Nouveaux Scarabaeidae s. str. de Côte-d'Ivoire et de pays voisins. Revue fr. Ent., (N. S.), 5 (1) : 7-9.
- et Lumaret, J.-P., 1984. - Nidification et larves des Oniticellini africains (Coleoptera Scarabaeidae). Bull. Soc. ent. France : sous presse.
- César, J., 1977. - L'estimation de la charge optimale des pâturages guinéens. Publ. C. R. Z., Bouaké, 11 p. multigr.
- , 1978. - Végétation, flore et valeur pastorale des savanes du Parc National de la Comoé. Publ. C. R. Z., Bouaké, 54 p. multigr.
- et Menaut, J. C., 1974. - Le peuplement végétal des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Bull. Liais. Cherch. Lamto, n° spécial, 2 : 1-161.
- Crosskey, R. W. et White, G. B., 1977. - The afrotropical region, a recommended term in zoogeography. J. nat. Hist. 11 : 541-544.
- Daget, J., 1979. - Les modèles mathématiques en Ecologie. Masson, Paris, viii + 172 p.
- , Lecordier, C. et Lévêque, C., 1972. - Notion de nomocénose : ses applications en écologie. Bull. Soc. Ecol., 3 (4) : 448-462.
- Davis, A. L. V., 1977. - The endocoprid dung beetles of southern Africa (Coleoptera : Scarabaeidae). Thèse de M. Sc., Univ. de Rhodes, Grahamstown (Afrique du Sud), 140 p. multigr.
- Desière, M., 1970. - Essai d'écologie quantitative sur une population de Geotrupes stercorosus (Scriba) (Coléoptère Lamellicorne). Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique, 46 (7) : 1-14.
- Devineau, J.-L., 1976. - Principales caractéristiques physiologiques et floristiques des formations forestières de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire). Ann. Univ. Abidjan, sér. E (Ecologie), 9 : 275-303.
- , 1982 - Etude pondérale des litières d'arbres dans deux types de forêts tropicales en Côte d'Ivoire. Ann. Univ. Abidjan, Sér. E (Ecologie), 15 : 27-62.
- Diem, K. et Lentner, C. , 1973. - Tables scientifiques. Ciba-Geigy S. A., Bâle, 819 p.
- Dudley, C., 1977. - The natural history of dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae) with special reference to Malawi. Nyala, 3 (1) : 38-47.

- Dudley, C. O., 1979. - The dung beetles of the western grasslands of the Chilwa area. In Kalk, M., MacLachlan, A. J. et Howard-Williams, C., eds. : Lake Chilwa : Studies of change in a tropical ecosystem. Monographiae Biologicae, 35. Junk : 285-289 + 291.
- Durantou, J. F., 1976. - Etude phyto-phénologique de trois biotopes acridiens de la station de Saria (Haute Volta). GERDAT, Paris, 37 p. multigr.
- Edmonds, W. D., 1972. - Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the Phanaeine dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae). Univ. Kansas Sc. Bull., 49 (11) : 731-874.
- Edwards, A. L., 1976. - An introduction to linear regression and correlation. W. H. Freeman and Co., San Francisco, xviii + 213 p.
- Eldin, M., 1971. - Le climat. In Le milieu naturel en Côte d'Ivoire, Mémoire ORSTOM n° 50 : 73-108, cartes.
- Endrödi, S., 1973. - Entomological explorations in Ghana by Dr. S. Endrödy-Younga. 14. Lamellicornia (Coleoptera), I. Ann. hist.-nat. Mus. nat. hung., 65 : 195-229.
- Fénelon, J.-P., 1981. - Qu'est-ce que l'analyse des données ? Lefonen, Paris, 311 p.
- Ferreira, M. C., 1972. - Os Escarabideos de Africa (sul do Saara). I. Rev. Entom. Moçambique, 11, 1968-1969 : 5-1088, 288 pl., 108 annexos.
- Fincher, G. T., 1981. - The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. J. Georgia ent. Soc., 16, suppl. 1 : 316-333.
- , Monson, W. G. et Burton, G. W., 1981. - Effects of cattle feces rapidly buried by dung beetles on yield and quality of coastal bermudagrass. Agronomy J., 73 : 775-779.
- Fournier, A., 1982. - Cycle saisonnier de la biomasse et démographie des feuilles de quelques graminées dans les savanes guinéennes de Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire). Thèse 3e cycle, Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, ii + 168 p. multigr.
- Gillon, D., 1970. - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : les effets du feu sur les arthropodes de la savane. La Terre et la Vie, 24 (1) : 80-93.

- Gillon, D. et Pernes, J., 1968. - Etude de l'effet du feu de brousse sur certains groupes d'arthropodes dans une savane préforestière de Côte-d'Ivoire. Ann. Univ. Abidjan, sér. E (Ecologie), 1 (2) : 113-197.
- Gillon, Y. et Gillon, D., 1967. - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : cycle annuel des effectifs et des biomasses d'arthropodes de la strate herbacée. La Terre et la Vie, 21 : 262-277.
- et - , 1971. - Traits généraux du peuplement des arthropodes non sociaux de la savane de Lamto. Bull. Liais. Cherch. Lamto, n° spécial, 3 : 3-21.
- Gourou, P., 1970. - L'Afrique. Hachette, Paris, 488 p.
- Guillaumet, J.-L. et Adjanooun, E., 1971. - La végétation de la Côte d'Ivoire. In Le milieu naturel en Côte d'Ivoire, Mémoire ORSTOM n° 50 : 157-263, cartes.
- Haaf, E., 1959. - Troginae und Sisyphini (Coleoptera Scarabaeoidea). Explor. P. N. Garamba, Miss. H. De Saeger, 15 (2) : 41-47.
- Halfpter, G., 1974. - Eléments anciens de l'entomofaune néotropicale : ses implications biogéographiques. Quaest. ent., 10 : 223-262.
- et Edmonds, W. D., 1982. - The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Publ. 10, Inst. Ecol., Mexico : 176 p.
- et Matthews, 1966. - The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). Fol. ent. mexic., 12-14 : 1-312.
- et - , 1971. - The natural history of dung beetles. A supplement on associated biota. Rev. lat.-amer. Microbiol., 13 : 147-164.
- Hammond, P. M., 1976. - Kleptoparasitic behaviour of Onthophagus suturalis Péringuey (Coleoptera : Scarabaeidae) and other dung-beetles. Coleopt. Bull., 30 (3) : 245-249.
- Hanski, I., 1978. - Some comments on the measurement of niche metrics. Ecology, 59 (1) : 168-174.
- , 1982. - Dynamics of regional distribution : the core and satellite species hypothesis. Oikos, 38 : 210-221.

- Hanski, 1983. - Distributional ecology and abundance of dung- and carrion-feeding beetles (Scarabaeidae) in tropical rain forests in Sarawak, Borneo. *Acta zool. fennica*, 167 : 1-45.
- Harris, J. R. W., 1981. - Competition relatedness and efficiency. *Nature*, 292 : 54-55.
- Harris, R. L., Ilcken, E. H., Blume, R. R. et Oehler, D. D., 1980. - The effects of horn fly larvae and dung. *Southwest. Ent.*, 5 (2) : 104-106.
- Heinrich, B. et Bartholomew, G. A., 1979. - Roles of endothermy and size in inter- and intraspecific competition for elephant dung in an African dung beetle, Scarabaeus laevistriatus. *Physiol. Zool.*, 52 (4) : 484-496.
- Howden, H. F. et Nealis, V. G., 1975. - Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica*, 7 (2) : 77-83.
- et - , 1978. - Observations on height of perching in some tropical dung beetles (Scarabaeidae). *Biotropica*, 10 (1) : 43-46.
- et Young, O. P., 1981. - Panamanian Scarabaeinae : taxonomy, distribution and habits (Coleoptera, Scarabaeidae). *Cont. am. ent. Inst.*, 18 (1), iii + 204 p., 261 figs.
- Hughes, R. D., Tyndale-Biscoe, M. et Walker, J., 1978. - Effect of introduced dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae) on the breeding and abundance of the Australian bushfly, Musca vetustissima Walker (Diptera : Muscidae). *Bull. ent. Res.*, 68 (3) : 361-372.
- Hutchinson, G. E., 1959. - Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals ? *Amer. Natur.*, 93 : 145-159.
- Isnard, H., 1964. - Géographie de l'Afrique tropicale et australe. "Que sais-je", n° 1139, P. U. F., Paris, 128 p.
- Janssens, A., 1940. - Monographie des Gymnopleurides (Coleoptera Lamellicornia). *Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg.*, 2e sér., fasc. 18, 74 p., 2 pl.
- , 1953. - Oniticellini (Coleoptera Lamellicornia). *Explor. P. N. Upemba, Miss. G. F. De Witte*, 11 : 1-118.

- Kingston, T. J., 1977. - Natural manuring by elephants in the Tsavo National Park, Kenya. Thèse de Ph. D., Univ. d'Oxford, xviii + 204 p. multigr.
- et Coe, M., 1977. - The biology of a giant dung-beetle (Heliocopris dilloni) (Coleoptera : Scarabaeidae). J. Zool., London, 181 : 243-263.
- Klemperer, H. G., 1982 a. - Normal and atypical nesting behaviour of Copris lunaris (L.) : comparison with related species (Coleoptera, Scarabaeidae). Ecol. Entom., 7 : 69-83.
- , 1982 b. - Parental behaviour in Copris lunaris (Coleoptera, Scarabaeidae) : care and defence of brood balls and nest. Ecol. Entom., 7 : 155-167.
- , 1982 c. - Nest construction and larval behaviour of Onitis belial and Onitis ion (Coleoptera, Scarabaeidae). Ecol. Entom., 7 : 291-297.
- et Boulton, R., 1976. - Brood burrow construction and brood care by Heliocopris japetus (Klug) and Heliocopris hamadryas (Fabricius) (Coleoptera, Scarabaeidae). Ecol. Entom., 1 : 19-29.
- Kolbe, H. J., 1905. - Über die Lebensweise und die geographische Verbreitung der coprophagen Lamellicornier. Zool. Jahrbüchern, Suppl. VIII : 475-594, pl. 17-19.
- , 1914. - Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907-1908. Band 5, Zoologie 3, Lieferung 3 : 261-416.
- Kroes, H. W., 1977. - The niche structure of ecosystems. J. theor. Biol., 65 : 317-326.
- Lamotte, M., 1979. - La niche écologique, des concepts théoriques aux utilisations pratiques. La Terre et la Vie, Rev. Ecol., 33 (3) : 509-520.
- et l'équipe PBI/Lamto, 1978. - La savane préforestière de Lamto, Côte d'Ivoire. In Lamotte, M. et Bourlière, F., dir. : Problèmes d'écologie : structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres, Masson, Paris, xii + 345 p. : 231-311.

- Lancaster, J. L. Jr et Hunter, J. S. III, 1978. - Introducing dung beetles as an aid in manure disposal and fly control. *Arkansas Farm Res.*, 27 (4) : 4-5.
- Lauginie, F., 1977. - Valorisation des milieux tropicaux par la conservation de la faune sauvage. Thèse de D. vétérinaire, Université de Toulouse, 369 p.
- Lawton, J. H. et Hassell, M. P., 1981. - Asymmetrical competition in insects. *Nature*, 289 : 793-795.
- Lecordier, C., 1974. - Le climat de la région de Lamto. *Bull. Liais. Cherch. Lamto*, n° spécial, 1 : 45-103.
- Lee, J. M. et Peng, Y. S., 1981. - Influence of adult size of Onthophagus gazella on manure pat degradation, nest construction and progeny size. *Environ. Entomol.*, 10 : 626-630.
- et - , 1982. - Influence of manure availability and nesting density on the progeny size of Onthophagus gazella. *Environ. Entomol.*, 11 : 38-41.
- Lloyd, M. et Ghelardi, R. J., 1964. - A table for calculating the "equitability" component of species diversity. *J. anim. Ecol.*, 33 (2) : 217-225.
- Lumaret, J.-P., 1978. - Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. Thèse D. ès-Sc., Univ. Montpellier, vii + 254 p., atlas de 91 pl.
- , 1979. - Un piège attractif pour la capture des insectes coprophages et nécrophages. *L'Entom.*, 35 (2) : 63-66.
- , 1984. - Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française : relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces. *Bull. Soc. ent. France* : sous presse.
- et Cambefort, Y., 1980. - Description des larves et observations biologiques sur deux espèces du genre Drepanocerus Kirby (Col. Scarabaeidae). *Annls Soc. ent. France (N. S.)*, 16 : 381-388.
- Maley, J. et Livingstone, D. A., 1983. - Extension d'un élément montagnard dans le sud du Ghana (Afrique de l'Ouest) au Pléistocène supérieur et

- à l'Holocène inférieur : premières données polliniques. C. R. Acad. Sc. Paris, Sér. III, 296 : 761-766.
- Marshall, G. A. K. et Poulton, E. B., 1902. - Five years' observations and experiments (1896-1901) on the bionomics of South African insects, chiefly directed to the investigation of mimicry and warning colours. Trans. Ent. Soc. London, 1902, 3 (17) : 287-584, pl. ix-xxiii.
- Masters, W. M., 1980. - Insect disturbance stridulation : characterization of airborne and vibrational components of the sound. J. comp. Physiol., 135 (3) : 259-268.
- May, R. M. et MacArthur, R. H., 1972. - Niche overlap as a function of environmental variability. Proc. nat. Acad. Sci. USA, 69 (5) : 1109-1113.
- Mayr, E., 1966. - The proper spelling of taxonomy. Syst. Zool., 15 : 88.
- Merz, G., 1981. - Recherches sur la biologie de nutrition et les habitats préférés de l'éléphant de forêt, Loxodonta africana cyclotis Matschie, 1900. Mammalia, 45 (3) : 299-312.
- Monfort, A. et Monfort, N., 1973. - Quelques observations sur les grands mammifères du Parc National de Taï (Côte d'Ivoire). La Terre et la Vie, 27 : 499-506.
- Monnier, Y., 1968. - Les effets du feu de brousse sur une savane préforestière de Côte d'Ivoire. Etudes éburn., 9, 260 p., 4 pl.
- Newton, A. et Peck, S. B., 1975. - Baited pitfall traps for beetles. Coleopt. Bull., 29 (1) : 45-46.
- Nibaruta, G., 1982. - Etude écologique comparée des Diptères et des Coléoptères colonisant les excréments des Bovidés autochtones et alloctones (sic) en milieu tropical africain (Burundi) et en milieu tempéré (Belgique). Thèse Doct. Sc. zool., Univ. Liège, fnch + 384 p., 46 p. ann.
- , Desière, M. et Debaere, R., 1980. - Etude comparée de la composition chimique des excréments de quelques grands mammifères herbivores africains. Acta zool. pathol. antverp., 75 : 59-70.
- Nicolas, J.-L., 1980. - Un coprophage nouveau pour la Corse : Onitis alexis Klug (Col. Scarabaeidae). Bull. mens. Soc. linn. Lyon, 49 (2) : 132-133.

- Paschalidis, K. M., 1974. - The genus Sisyphus Latr. (Coleoptera : Scarabaeidae) in southern Africa. Thèse de M. Sc., Univ. de Rhodes, Grahamstown (Afrique du Sud), 183 p. multigr.
- Pasteur, G., 1976. - The proper spelling of taxonomy. Syst. Zool., 25 : 192-193.
- Paulian, R., 1940. - Scarabéides Laparosticti du Cameroun (Coleoptera). Rev. franç. Entom., 7 (3) : 108-112.
- , 1945. - Coléoptères Scarabéides de l'Indochine. Première partie. Larose, Paris, 228 p., carte.
- , 1946. - Essai de bionomie quantitative sur les nécrophores. Rev. franç. Entom., 13 (3) : 93-96.
- , 1947. - Observations écologiques en forêt de Basse Côte d'Ivoire. Encycl. biogéogr. écol., 2, Lechevalier, Paris, 147 p., 52 figs, 2 pl.
- , 1952. - Recherches sur le cycle biologique annuel en région tropicale. Naturaliste malgache, 4 (1) : 1-18.
- , Cambefort, Y. et Mauchamp, B., 1982. - Deux nouveaux Pedaria. Bull. Soc. entom. France, 87 : 13-15.
- et Moureaux, C., 1951. - Essai d'une traduction mathématique du cycle biologique en région tropicale. Naturaliste malgache, 3 (1) : 11-13.
- Péron, Y., Zalacain, V., Laclavère, G., Bougnounou, O., Izard, M., Jehl, C., Leprun, J.-Cl., Marchal, M. et Philippe, J., 1975. - Atlas de la Haute-Volta. Editions J. A., Paris, 48 p.
- Perraud, A., 1971. - Les sols. In Le milieu naturel en Côte d'Ivoire, Mémoire ORSTOM n° 50 : 265-391, cartes.
- Pierre, J., 1983. - Systématique évolutive, cladistique et mimétisme chez les Lépidoptères du genre Acraea (Nymphalidae). Thèse D. ès-Sc., Univ. Paris, 138 p.
- Pluot-Sigwalt, D., 1982. - Diversité et dimorphisme sexuel des glandes tégumentaires abdominales chez les Coléoptères Scarabaeidae. C. R. Acad. Sc. Paris, sér. III, 294 : 945-948.

- Pluot-Sigwalt, D., 1984. - Les glandes tégumentaires des Coléoptères Scarabaeidae : répartition des glandes sternales et pygidiales dans la famille. Bull. Soc. ent. France : sous presse.
- Prasse, J., 1957. - Das Brutfürsorgeverhalten der Pillenwälzer Sisyphus schaefferi L. und Gymnopleurus geoffroyi Fuessl. (Col. Scarab.). Wiss. Zeitschr. Mart.-Luth.-Univ. Halle-Wittenberg, Math.-Nat. 6 (4) : 589-614.
- Ridsdill Smith, T. J., 1981. - Some effects of three species of dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae) in southwestern Australia on the survival of the bush fly, Musca vetustissima Walker (Diptera : Muscidae), in dung pads. Bull. ent. Res., 71 : 425-433.
- , Hall, G. P. et Craig, G. F., 1982. - Effect of population density on reproduction and dung dispersal by the dung beetle Onthophagus binodis in the Laboratory. Entom. exp. appl., 32 (1) : 80-85.
- Riou, G., 1974. - Les sols de la savane de Lamto. Bull. Liais. Cherch. Lamto, n° spécial, 1 : 3-45.
- Rivière, R., 1977. - Manuel d'alimentation des ruminants domestiques en milieu tropical. I. E. M. V. T., Paris, 521 p.
- Rosenberger, G., 1979. - Examen clinique des bovins. Méthodes, résultats, interprétations. Editions du Point Vétérinaire, Maisons-Alfort, 526 p.
- Rougon, C. et Rougon, D., 1978. - Contribution à l'étude de la faune entomologique de la République du Niger. V. Scarabaeidae : Scarabaeinae et Coprinae (Coléoptera). Bull. I. F. A. N., sér. A, 39 (3) : 653-681.
- et - , 1980. - Contribution à la biologie des Coléoptères coprophages en région sahélienne. Etude du développement d'Onthophagus gazella (Coleoptera : Scarabaeinae). Rev. Ecol. Biol. Sol, 17 (3) : 379-392.
- et - , 1981. - Description de la larve d'Onthophagus gazella Fabricius. Bull. Soc. entom. France, 86 : 6-13.
- Rougon, D. et Rougon, C., 1980. - Le cleptoparasitisme en zone sahélienne : phénomène adaptatif d'insectes Coléoptères coprophages

- Scarabaeidae aux climats aride et semi-aride. C. R. Acad. Sc. Paris, sér. D, 291 : 417-419.
- Rougon, D. et Rougon, C., 1980. - Insectes et fertilisation des sols en zone sahélienne (République du Niger). AGE COP Liaison, 59 : 36-39.
- et -, 1982 a. - Le comportement nidificateur d'Onitidis alexis Klug en région sahélienne. Bull. Soc. entom. France, 87 : 15-19.
- et -, 1982 b. - Le comportement nidificateur de Catharsius phidias Ol. en zone sahélienne. Bull. Soc. ent. France, 87 : 197-200.
- et -, 1982 c. - Le comportement nidificateur des Coléoptères Scarabaeinae Oniticellini en zone sahélienne. Bull. Soc. entom. France, 87 : 272-279.
- Ruckebush, Y., Bueno, L. et Fioramonti, J., 1981. - La mécanique digestive chez les mammifères. Actual. sc. agron. INRA, 7, Masson, Paris, 131 p.
- Seeger, J., 1976. - Evolution of responses to relative homozygosity. Nature, 262 : 578-580.
- Seymour, J., 1980. - Dung beetles get a little help from their friends. Ecos, 26 : 20-25.
- Sillans, R., 1954. - Etude préliminaire de la végétation du Haut-Oubangui et du Haut-Chari. Bull. IFAN, sér. A, 16 : 637-773.
- Simberloff, D. et Boecklen, W., 1981. - Santa Rosalia reconsidered : size ratios and competition. Evolution, 35 (6) : 1206-1228.
- Simonis, A. et Cambefort, Y., en prép. - Nouvelles observations sur Drepanoplatynus gilleti Boucomont 1921 (Coleoptera Scarabaeoidea Scarabaeidae). Anns Soc. ent. France (N. S.).
- et Zunino, M., 1980. - Il genere Cyptochirus Lesne (Coleoptera, Scarabaeoidea, Oniticellini). Boll. Mus. Zool. Univ. Torino, 4 : 21-40.
- Stickler, P. D., 1979. - The ecology of the Scarabaeinae (Coleoptera) in the high veld of South Africa. Thèse de Ph. D., Univ. de Rhodes, Grahamstown (Afrique du Sud), 118 p. multigr., 30 figs, 36 tabl.,

5. pl., app.
- Tribe, G. D., 1975. - Pheromone release by dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae). *South Afr. J. Sc.*, 71 : 277-278.
- , 1976. - The ecology and ethology of ball-rolling dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae). Thèse de M. sc., Univ. du Natal, Pietermaritzburg, 167 p. multigr.
- Vennetier, P., Arnaud, J.-C., Arnaud, S., Berron, H., Champroux, M., Diarra, S., Dobé, L., Koffi N'Zian, J., Lecomte, G., Le Strat, J., Loucou, J.-N., Monnier, N., Monnier, Y. et Sournia, G., 1978. - Atlas de la Côte d'Ivoire. Editions J. A., Paris, 72 p.
- Verly, P.-L., 1969. - Contribution à l'étude des races bovines autochtones en Côte d'Ivoire, les boeufs "Baoulé" et "Lagunes". *Ann. Univ. Abidjan, sér. E (Ecologie)*, 2 (1) : 149-234.
- Verschuren, J. C., 1982. - XIX. Notes de bio-écologie des grands mammifères du Parc National du Niokolo Koba. Examen comparé avec le Zaïre et l'Afrique de l'Est. *In* Recherches scientifiques dans les Parcs Nationaux du Sénégal, *Mém. Inst. fond. Afrique noire*, 92, 364 p. : 233-278.
- Villecourt, P., 1975. - Apports d'azote minéral (nitrique et ammoniacal) par la pluie dans la savane de Lamto. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12 (4) : 667-680.
- Vuilleumier, F., 1979. - La niche de certains modélisateurs : paramètres d'un monde réel ou d'un univers fictif ? *La Terre et la Vie, Rev. Ecol.*, 33 (3) : 375-423.
- Wallace, M. M. H. et Tyndale-Biscoe, M., 1983. - Attempts to measure the influence of dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae) on the field mortality of the bush fly Musca vetustissima Walker (Diptera : Muscidae) in south-eastern Australia. *Bull. ent. Res.*, 73 : 33-44.
- Walter, Ph., 1976. - Une nouvelle espèce d'Odontoloma du Zaïre (Col. Scarabaeidae Scarabaeinae). *Nouv. Rev. Ent.*, 6 (1) : 83-85.
- , 1978. - Recherches écologiques et biologiques sur les scarabéides coprophages d'une savane du Zaïre. Thèse D. ès-Sc., Univ. Montpellier, 366 p., 11 pl., 2 ann.

- Walter, Ph., 1980. - Comportement de recherche et d'exploitation d'une masse stercorale chez quelques coprophages afro-tropicaux (Col. Scarabaeidae). *Annls Soc. ent. France (N. S.)*, 16 (2) : 307-323.
- , 1982. - Contribution à la connaissance des Scarabéides coprophages du Gabon. I. Trois espèces nouvelles de la région de Makokou (Coleoptera). *Revue fr. Ent., (N. S.)*, 4 (4) : 167-171.
- et Cambefort, Y., 1977. - Nouveaux Onthophagides du Zaïre (Col. Scarabaeinae) (Suite et fin). *Nouv. Rev. Ent.*, 7 (2) : 157-170.
- Waterhouse, D. F., 1974. - The biological control of dung. *Scientific Amer.*, 230 (4) : 101-109.
- Wille, A., Orozco, E., Fuentes, G. et Solis, E., 1974. - Additional observations on the behavior of a tropical forest dung beetle, Megathoposoma candezei (Coleoptera : Scarabaeidae). *Rev. Biol. trop.*, 22 (1) : 129-133.
- Zunino, M., 1979 a. - Insects of Saudi Arabia. Coleoptera : Fam. Scarabaeidae, Tribus Onthophagini. In Wittmer, W. et Büttiker, W., eds. : Fauna of Saudi Arabia, vol. 1, Basle, viii + 372 p. + résumé arabe : 289-292.
- , 1979 b. - Gruppi artificiali et gruppi naturali negli Onthophagus (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 1 : 1-18.
- , 1981. - Insects of Saudi Arabia. Coleoptera : Fam. Scarabaeidae, Tribe Onthophagini. In Wittmer, W. et Büttiker, W., eds. : Fauna of Saudi Arabia, vol. 3, Basle, iv + 479 p. + 3 p. en arabe : 408-416.

ETUDE ÉCOLOGIQUE DES COLÉOPTÈRES SCARABAEIDAE DE CÔTE D'IVOIRE

PAR

YVES CAMBEFORT

ANNEXE :

DESCRIPTIONS PRÉLIMINAIRES D'UN NOUVEAU GENRE ET DE 36 NOUVELLES
ESPÈCES, ET NOUVELLE SYNONYMIE.



Afin de prendre date, je donne ci-après les descriptions préliminaires des nouveaux taxons qui viennent d'être cités dans la partie principale de cette étude, ainsi qu'une nouvelle synonymie.

La totalité du matériel typique a été récoltée par moi-même, en Côte d'Ivoire, sauf mention contraire. Tous les holotypes sont déposés au laboratoire d'Entomologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, à Paris, ainsi que la plupart des paratypes. Certains de ces derniers pourront toutefois être ultérieurement déposés dans d'autres collections.

Sisyphus eburneus n. sp.

Brun à reflets métalliques. Clypéus à échancrure antérieure aiguë-arrondie. Pronotum à ponctuation ocellée. Espèce voisine de S. ocellatus Reiche dont elle se différencie par la forme plus convexe, la ponctuation pronotale plus fine, les interstries élytraux plus finement chargés, etc.

Longueur : 5,2 mm ; largeur : 3 mm.

Holotype : Parc National de Taï, station de la Mission d'Aide technique Allemande, IV.1981.

Paratypes : très nombreux, de Taï, VIII.1980 - VII.1981 ; de forêt de Sipilou, VIII.1980 - V.1981 ; de forêt de Lamto, VII.1979 - VII.1981.

Sisyphus lobi n. sp.

Espèce du groupe de S. gazanus Arrow. Se distingue de toutes les espèces connues dans ce groupe par la combinaison de caractères suivante : échancrure clypéale large, rectangulaire ; avant du métasternum avec deux plages de soies de chaque côté.

Longueur : 7 mm ; largeur : 4 mm.

Holotype : Ouango Fitini, VII.1981.

Paratypes : ibidem, V.1981 : 83 ; VII.1981 : 61.

Neosisyphus paschalidisae n. sp.

Espèce voisine de N. fortuitus Péringuey. S'en différencie essentiellement par la forme de l'épine des fémurs médians du mâle, plus

forte et plus incurvée. Paschalidis (1974) a décrit cette espèce, sans la nommer.

Longueur : 11 mm ; largeur : 5,6 mm.

Holotype : Ranch de la Marahoué, X.1980.

Paratypes : très nombreux, de la même localité et même date ; d'Abokouamékro, VII.1980 - VI.1981 ; de Ouango Fitini, IX.1980 - VII.1981.

Neosisyphus baoule n. sp.

Espèce du groupe de N. barbarossa Wiedeman (d'après Paschalidis, op. cit.). Se distingue par les trochanters postérieurs du mâle non allongés mais bifides.

Longueur : 9 mm ; largeur : 5,2 mm.

Holotype : Ranch de Sipilou, XII.1980.

Paratypes : comme l'holotype : 2 ; Abokouamékro, VII.1980 : 1 ; station de Lamto, VIII.1979 : 1.

Neosisyphus tai n. sp.

Très voisin de N. basilewskyi Haaf. S'en distingue par les trochanters postérieurs du mâle non bifides, simplement aplatis et incurvés à l'apex.

Longueur : 10,3 mm ; largeur : 6,1 mm.

Holotype : Parc National de Taï, station de la Mission d'Aide technique Allemande, vieille forêt secondaire, IV.1981.

Paratypes : comme l'holotype : 3 ; ibid., id., II.1981 : 4.

Copris amabilis Kolbe 1914

(= C. amabile Ferreira 1958) nov. syn.

La description de Kolbe, parfaitement valable au point de vue du Code de Nomenclature zoologique, a été ignorée jusqu'à ce jour par les auteurs. Je désigne comme Lectotype un mâle de "Urw. Moera / Grauer, 1910", "Coll. R. I. Sc. N. B. / Congo Belge", "J. J. Gillet vend. : / Copris / amabilis Gillet / R. M. N. H. Belg. 10.640", "Copris amabile Gillet / ♂ / M. C. Ferreira det. 1958", "-LECTOTYPE- / Copris amabilis ♂ / Kolbe 1914 / Y. Cambefort det. 1983" appartenant à l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique.

Paraphytus tai n. sp.

Voisin de P. sancyi Paulian. S'en différencie par la ponctuation plus forte ; les interstries élytraux dorsaux tout à fait plats ; le pygidium offrant un sillon longitudinal sur la moitié de sa longueur.

Longueur : 4,1 mm ; largeur : 2,4 mm.

Holotype : Parc National de Taï, station de l'Institut d'Ecologie tropicale, dans le bois pourri, VIII.1980.

Paratypes : ibid., id. : 6.

Onitis lobi n. sp.

Espèce du groupe XVIII de Ferreira (1978). Proche d'O. deceptor Péringuey. Se distingue du mâle de cette espèce par son aspect soyeux, non luisant ; par la dent basale des tibias antérieurs très éloignée de la suivante et obsolète ; par les fémurs intermédiaires avec une carène postérieure non échancrée ; enfin, par les fémurs postérieurs avec la dent basale élargie en lame à sa base.

Longueur : 27 mm ; largeur : 14 mm.

Holotype unique : Ouango Fitini, 15-17.V.1981, dans la bouse de vache.

Cleptocaccobius nov. gen.

Genre de la famille des Scarabaeidae, tribu des Onthophagini. Regroupe des espèces petites (2,5-3,5 mm), lenticulaires ; antennes de 8 articles ; palpes labiaux offrant un 2e article élargi en disque et aplati, le 3e vestigial ; tibias antérieurs du mâle ayant la dent apicale amincie et translucide, quadrangulaire, en angle obtus avec le tibia.

Espèce-type : Caccobius (Caccophilus) signaticollis d'Orbigny, 1902.

Ce nouveau taxon correspond à mon "Groupe XI" (Cambefort, 1979), déjà décrit et illustré mais non encore nommé.

Les espèces que j'ai pu observer semblent constamment cleptoparasites des télécoprides diurnes, notamment Gymnopleurini.

Cleptocaccobius dorbignyi n. sp.

Espèce voisine de C. uniseries (d'Orbigny), dont elle se différencie par les élytres de couleur rouge-brique, éclaircie à l'apex. Face dorsale et surtout ventrale très nettement chagrinée. Tête à vertex obsolètement biconvexe. Dents clypéales de la femelle relativement allongées et étroites.

Longueur : 3,3 mm ; largeur : 2 mm.

Holotype : Ranch de la Marahoué, 23.X.1980.

Paratypes : très nombreux : avec 1'holotype ; Ouango Fitini, IX.1980 - VII.1981.

Caccobius ivorensis n. sp.

Espèce de mon groupe X (Cambefort, op. cit.). Très proche de C. reticuliger d'Orbigny, dont il se distingue par la ponctuation beaucoup plus grosse et plus éparse, les granules des interstries élytraux plus épars et un peu plus fins. En particulier, 1'interstrie élytral 3 porte 16-18 granules, alignés sur une seule file dans les 3/4 apicaux (24 granules, alignés sur 2 files dans la moitié basale, puis sur une seule, chez reticuliger).

Longueur : 4 mm ; largeur : 2,5 mm.

Holotype : Lamto, 20.X.1979.

Paratypes : très nombreux : *ibid.*, Abokouamékro, Ouango Fitini, ranch de la Marahoué, Kakpin, Pabré (Haute Volta) ; récoltés entre VII.1979 et VIII.1981.

Caccobius tai n. sp.

Espèce de mon groupe IX (Cambefort, op. cit.). Très proche de C. pentagonus d'Orbigny. S'en différencie par sa taille plus grande, l'absence de carène frontale chez le mâle, toute la ponctuation beaucoup plus grossière, en particulier sur le pronotum, où elle est fovéolée.

Longueur : 4,1 mm ; largeur : 2,6 mm.

Holotype : Parc national de Taï, station de la Mission d'Aide technique Allemande, crottin d'éléphant, VI.1981.

Paratypes : *ibid.*, II.1981 : 19 ; IV.1981 : 24 ; VII.1981 : 4 ; station de l'Institut d'Ecologie tropicale, VIII.1980 : 5.

Caccobius cyclotis n. sp.

Espèce appartenant également à mon groupe IX, où elle est très isolée. Tête presque pentagonale, à clypéus très étroit mais subéchancré ; front et vertex complètement inermes. Pronotum à ponctuation très grosse, fovéolée, peu dense. Elytres à ponctuation moyennement grosse, éparse.

Longueur : 4,4 mm ; largeur : 2,8 mm.

Holotype : Parc national de Taï, station de la Mission d'Aide technique Allemande, crottin d'éléphant, II.1981.

Paratypes : *ibid.*, *id.* : 8 ; IV.1981 : 3.

Onthophagus baoule n. sp.

Espèce du 2e groupe de d'Orbigny (1913), proche d'O. sulcatulus d'Orbigny. S'en différencie par sa coloration : avant-corps vert cuivreux, élytres testacés et par ses tibias antérieurs munis de 4 dents. Tête avec deux carènes simples, la postérieure entière. Prothorax à ponctuation simple et dense.

Longueur : 4,2 mm ; largeur : 2,4 mm.

Holotype : Lamto, 3.VII.1980.

Paratypes : *ibid.*, *id.* : 2 ; IV.1981 : 5 ; VI.1981 : 18 ; VII.1981 : 2 ; Abokouamékro, IV.1981 : 57 ; VI.1981 : 12 ; Kakpin, V.1981 : 4 ; Ouango Fitini, V.1981 : 4.

Onthophagus borassi n. sp.

Espèce voisine d'O. nodieri d'Orbigny, dont il se distingue par la tête non sinuée à la jonction de l'épistome et des joues, l'épistome moins allongé, la carène frontale marquée.

Longueur : 4 mm ; largeur : 2,4 mm.

Holotype : Lamto, 16-18.VII.1980.

Paratypes : 188, de Lamto, Abokouamékro, Ouango Fitini, 1979-1981.

Onthophagus fitiniensis n. sp.

Espèce du 22e groupe (d'Orbigny, *op. cit.*), proche de O. frontalis Raffray et longegranus Frey. S'en distingue par la ponctuation pronotale composée de très grands points ombiliqués, ronds, denses, offrant un petit granule en leur centre. Ponctuation du pygidium identique, plus éparse. Interstries élytraux à granules assez gros et moyennement denses.

Longueur : 3,6 mm ; largeur : 2 mm.

Holotype : Ouango Fitini, IX.1980.

Paratypes : *ibid.*, *id.* : 4 ; V.1981 : 1 ; VII.1981 : 4 ; Sipilou, III.1981 : 1 ; V.1981 : 23.

Onthophagus iulicola n. sp.

Espèce du 23e groupe de d'Orbigny, se distinguant de toutes les autres par sa coloration : avant-corps vert métallique et élytres testacés, rembrunis latéralement et par sa tête, à clypéus arrondi, carène frontale courte, située très en avant des yeux, et carène du vertex obsolète, égale-

ment courte et située en arrière des yeux.

Longueur : 4,4 mm ; largeur : 2,5 mm.

Holotype : Ouango Fitini, IX.1980.

Paratype : Sipilou, V.1981 : 1.

Onthophagus loudetiae n. sp.

Espèce du 2e groupe de d'Orbigny, proche de O. zicsii Balthasar, dont il se distingue par la ponctuation pronotale et élytrale peu dense et surtout l'apex des paramères non recourbé en crochet.

Longueur : 3,2 mm ; largeur : 2 mm.

Holotype : Lamto, VII.1980.

Paratypes : comme l'holotype : 3 ; *ibid.*, II.1981 : 4 ; IV.1981 : 7 ; V.1981 : 1 ; Abokouamékro, I.1981 : 1 ; IV.1981 : 2 ; Ouango Fitini, III.1981 : 3 ; V.1981 : 1 ; VII.1981 : 1.

Onthophagus loxodontae n. sp.

Espèce du 24e groupe de d'Orbigny, voisine de O. granosus d'Orbigny. Elle s'en distingue par sa forme plus allongée, les joues peu saillantes et la carène frontale presque effacée.

Longueur : 4,9 mm ; largeur : 2,6 mm

Holotype : Kakpin, 5-6.V.1981, dans le crottin d'éléphant.

Paratypes : avec l'holotype : 1 ; Haute Volta, Arly, 12.VII.1978, D. Rougon : 1.

Onthophagus marahouensis n. sp.

Espèce du 22e groupe de d'Orbigny, proche d'O. confluens d'Orbigny, dont elle se distingue par le clypéus nettement échancré, la ponctuation pronotale peu dense et les granules des interstries élytraux fins.

Longueur : 3,3 mm ; largeur : 2 mm.

Holotype : Ranch de la Marahoué, X.1980.

Paratypes : Abokouamékro : I.1981 : 1 ; II.1981 : 11 ; IV.1981 : 33 ; VI.1981 : 1 ; Kakpin, V.1981 : 7.

Onthophagus savanicola n. sp.

Espèce du 24e groupe de d'Orbigny, très voisine d'O. depressifrons d'Orbigny, mais nettement plus grande. S'en différencie aussi par l'avant-corps vert-doré et les élytres testacés, les stries élytrales étroites et les interstries à granules plutôt allongés.

Longueur : 7,9 mm ; largeur : 4,6 mm.

Holotype : Ouango Fitini, VIII.1971, cadavre d'iule.

Paratypes : avec l'holotype : 3 ; Lamto, VIII.1980 : 1 ; IV.1981 : 1 ; VI.1981 : 1 ; Abokouamékro, VI.1981 : 1.

Onthophagus vuattouxi n. sp.

Espèce du 19e groupe de d'Orbigny, voisine d'O. fasciolatus Boucomont. S'en différencie par la tête déprimée devant le vertex; celui-ci armé d'une lame inclinée vers l'avant ; la fascie élytrale ne s'étendant pas sur les 2e et 3e interstries ; interstries convexes ; pronotum très nettement sillonné à l'arrière, sans carène transverse à l'avant.

Longueur : 6,9 mm ; largeur : 3,9 mm.

Holotype : Lamto, VIII.1980.

Paratypes : comme l'holotype : 53 ; ibid., VII.1980 : 28 ; IX.1980 : 2 ; II.1981 : 3 ; Abokouamékro, VII.1980 : 7 ; II.1981 : 3.

Onthophagus civettae n. sp.

Espèce qu'on pourrait rattacher au 2e groupe de d'Orbigny. Se distingue de toutes les autres par sa 7e strie élytrale réduite à un court vestige basal. Pourra former un sous-genre spécial d'Onthophagini.

Longueur : 3,6 mm ; largeur : 2 mm.

Holotype : Ouango Fitini, V.1981.

Paratypes : ibid., IX.1980 : 2.

Onthophagus lamtoensis n. sp.

Espèce du 24e groupe de d'Orbigny, proche d'O. ebenus Péringuey, mais plus petite, de couleur noir bleuté, le pronotum à saillie bilobée plus marquée, les granules élytraux plus gros. Pourrait aussi entrer, dans le même groupe, dans la division 21(28), où elle se différencierait de toutes les espèces connues par le vertex du mâle muni d'une carène prolongée en corne dans son milieu.

Longueur : 8 mm ; largeur : 4,5 mm.

Holotype : Lamto, VII.1980.

Paratypes : 550, de Lamto, Abokouamékro, Ouango Fitini, VII.1979-VII.1981.

Onthophagus lobi n. sp.

Espèce du 23e groupe de d'Orbigny, proche d'O. cavivertex d'Orbigny.

S'en différencie par la corne du vertex du mâle incurvée en arrière, la saillie antérieure pronotale bien plus largé, double, flanquée latéralement d'une carène très émoussée, la ponctuation élytrale presque nulle sur les interstries dorsaux.

Longueur : 7 mm ; largeur : 4,3 mm.

Holotype : Ouango Fitini, IX.1980.

Paratypes : *ibid.*, V.1981 : 1 ; VII.1981 : 3 ; Sipilou, III.1981 : 8 ; V.1981 : 10 ; Kakpin, V.1981 : 2.

Onthophagus rougonorum n. sp.

Espèce du 28e groupe de d'Orbigny, assez proche d'O. flexifrons d'Orbigny. S'en différencie par la coloration nettement métallique, la ponctuation plus grosse en général, le vertex du mâle armé d'un simple tubercule transverse cariniforme.

Longueur : 7,4 mm ; largeur : 4,1 mm.

Holotype : Ouango Fitini, III.1981.

Paratypes : avec l'holotype : 55 ; *ibid.*, V.1981 : 58 ; VII.1981 : 6 ; Niger, Tapoa, VII-VIII.1976, D. Rougon : 4.

Onthophagus bandamai n. sp.

Espèce du 24e groupe de d'Orbigny, proche du groupe O. mucronatus Thomson-cyanochlorus d'Orbigny-burchelli d'Orbigny. S'en distingue par la tête armé, chez le mâle major, d'une très longue corne, atteignant vers l'arrière la moitié des élytres. Le pronotum de la femelle est armé à l'avant d'une forte saillie bilobée, flanquée de part et d'autre d'une profonde dépression.

Longueur : 5,8 mm ; largeur : 3,1 mm.

Holotype : Lamto, forêt-galerie du Bandama, VII.1979.

Paratypes : plus de 900, récoltés au même lieu de 1979 à 1981.

Onthophagus hilaridis n. sp.

Espèce du 16e groupe de d'Orbigny, proche d'O. hilaris d'Orbigny. S'en différencie par sa coloration bronzé obscur, l'aspect mat et chagriné, les granules pronotaux gros et allongés, les granules des interstries élytraux gros, déposés sur un rang dans la moitié apicale.

Longueur : 4,3 mm ; largeur : 2,4 mm.

Holotype : Parc national de Taï, Station de l'Institut d'Ecologie tropicale,

VIII.1980.

Paratypes : *ibid.*, *id.* : 3.

Onthophagus infaustus n. sp.

Espèce du 23e groupe de d'Orbigny, proche d'O. gravoti d'Orbigny. S'en distingue par les joues peu saillantes ; le vertex du mâle muni d'une petite corne très inclinée en arrière ; la ponctuation pronotale assez dense. Longueur : 4,3 mm ; largeur : 2,7 mm.

Holotype : Taï, Station de l'Institut d'Ecologie tropicale, VIII.1980.

Paratype : *ibid.*, *id.* : 1.

Onthophagus kouassii n. sp.

Espèce du 2e groupe de d'Orbigny, voisine d'O. waterloti d'Orbigny. S'en différencie par la taille plus faible (la taille d'O. waterloti indiquée par d'Orbigny est beaucoup trop faible : les types de cette espèce mesurent 4,9-5,2 mm) ; la carène frontale réduite à un tubercule ; le pronotum nettement sillonné à l'avant.

Longueur : 4,2 mm ; largeur : 2,5 mm.

Holotype : Lamto, forêt-galerie du Bandama, VII.1980.

Paratypes : environ 250, *ibid.*, 1979-1981.

Onthophagus taiensis n. sp.

Espèce du 2e groupe de d'Orbigny, voisine d'O. ahenomicans d'Orbigny. S'en différencie par sa taille plus forte et le front caréné chez le mâle.

Longueur : 5,7 mm ; largeur : 3,2 mm.

Holotype : Taï, Station de l'Institut d'Ecologie tropicale, VIII.1980.

Paratypes : *ibid.*, *id.* : 2.

Onthophagus anogeissi n. sp.

Espèce du 2e groupe de d'Orbigny, voisine d'O. parcepilosus Balthasar. S'en différencie par la carène frontale peu marquée ; les carinules du vertex plus séparées ; la ponctuation pronotale plus forte et plus éparse ; la pubescence et la ponctuation des interstries élytraux plus denses.

Longueur : 4,5 mm ; largeur : 2,6 mm.

Holotype : Ouango Fitini, forêt dense sèche à Anogeissus, XI.1980 : 1.

Paratype : *ibid.*, *id.* : 1.

Onthophagus cephalophi n. sp.

Espèce du 2e groupe de d'Orbigny, dans la division 42(59), au voisinage d'O. asperripennis d'Orbigny. S'en distingue, ainsi que de toutes les espèces de cette division, par le dessus du corps à pubescence assez longue, noire.

Longueur : 6,5 mm ; largeur : 3,5 mm.

Holotype unique : Parc national de Taï, Station de la Mission d'Aide technique allemande, dans le crottin de céphalophe, 9.IV.1981.

Onthophagus ieti n. sp.

Espèce du 16e groupe de d'Orbigny, voisine d'O. hilaris d'Orbigny et d'O. hilaridis nov. S'en différencie par sa taille bien supérieure ; le pronotum vert métallique, à granules ronds et assez peu denses sur un fond luisant ; les élytres testacé clair uniforme à granules des interstries relativement très fins, disposés sur deux rangs.

Longueur : 6,1 mm ; largeur : 3,3 mm.

Holotype : Parc national de Taï, Station de l'Institut d'Ecologie tropicale, dans le crottin d'éléphant, 29.VII.1980.

Paratypes : Parc national de Taï, Station de la Mission d'Aide technique allemande, dans le crottin d'éléphant, IV.1981 : 3.

Onthophagus matae n. sp.

Espèce du 2e groupe de d'Orbigny, voisine d'O. parcepilosus Balthasar. S'en différencie par la ponctuation pronotale assez fine et dense sur le disque, grosse sur les côtés ; les angles postérieurs du pronotum nettement marqués ; les élytres à pubescence et ponctuation très éparse, surtout sur le disque.

Longueur : 5,2 mm ; largeur : 3,1 mm.

Holotype unique : Parc national de Taï, Station de la Mission d'Aide technique allemande, IV.1981.

Onthophagus natronis n. sp.

Espèce du 2e groupe de d'Orbigny, voisine d'O. quadrinotatus d'Orbigny. S'en différencie par l'épistome bien moins profondément échancré ; la ponctuation céphalique plus éparse ; les tubercules du vertex presque arrondis, largement séparés ; la ponctuation pronotale moins dense et moins forte, de même que celle des interstries élytraux.

Longueur : 3,8 mm ; largeur : 2,2 mm.

Holotype unique : Lamto, forêt dite "du marigot salé", 3-4.IV.1981.

Onthophagus sipilouensis n. sp.

Espèce du 2e groupe de d'Orbigny, voisine d'O. subdivisus d'Orbigny. S'en différencie par la ponctuation frontale composée de points peu serrés; la taille plus faible ; la ponctuation pronotale plus fine et plus dense ; la présence d'un sillon pronotal postérieur, peu profond ; les interstries élytraux à ponctuation très dense et légèrement rugueuse.

Longueur : 4,2 mm ; largeur : 2,6 mm.

Holotype unique : Sipilou, forêt-galerie, 27-28.V.1981.

Onthophagus synceri n. sp.

Espèce du 24e groupe de d'Orbigny, voisine d'O. rufaticollis d'Orbigny. S'en différencie par la coloration très claire ; la lame du vertex du mâle peu inclinée en arrière ; les granules pronotaux plus ronds et plus fins, disposés sur un tégument nettement chagriné ; les granules des interstries élytraux plus fins et beaucoup plus denses ; les stries élytrales fines, notamment les latérales.

Logueur : 8 mm ; largeur : 4,7 mm.

Holotype : Parc national de Taï, Station de la Mission d'Aide Technique allemande, bouse de buffle, 24.IX.1980.

Paratypes : ibid., II.1981 : 3 ; IV.1981 : 1.

BIBLIOGRAPHIE DE L'ANNEXE

- Cambeport, Y., 1979. - Données préliminaires sur la taxonomie des Caccobius Thomson s. lat. (Coleoptera Scarabaeoidea Scarabaeinae). *Nouv. Rev. Ent.*, 9(2): 119-128.
- Ferreira, M. C., 1958. - Duas espécies novas do Género Copris Geoff. *Nov. Taxa ent.*, 9: 1-5.
- , 1972. - Os Escarabídeos de Africa (sul do Saara). I. *Rev. Entom. Moçambique*, 11, 1968-1969: 5-1088, 288 pl., 108 annexos.
- , 1978. - The genus Onitis F. of Africa south of the Sahara (Scarabaeidae, Coleoptera). *Mem. nas. Mus., Bloemfontein*, 10, xvi + 410 p.
- Kolbe, H., 1914. - Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907-1908. Band 5, Zoologie 3, Lieferung 3: 261-416.
- Orbigny, H. d', 1913. - Synopsis des Onthophagides d'Afrique. *Annls Soc. ent. France*, 82: 1-742.
- Paschalidis, K. M., 1974. - The genus Sisyphus Latr. (Coleoptera: Scarabaeidae) in southern Africa. Thèse de M. Sc., Univ. de Rhodes, Grahams-town (Afrique du Sud), 183 p.

CAMBEFORT, Y., 1984. - *Etude écologique des Coléoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire*. Trav. cher. Lamto (RCI), 3, 320 p.

Achévé d'imprimer sur les presses du Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, le 14.02.1984, par Yves Picard

Dépôt légal : 1er trimestre 1984

*Ecole Normale Supérieure
Laboratoire de Zoologie
46 rue d'Ulm
75230 Paris Cedex 05
France*

