



HAL
open science

ÉTUDE DES CONDITIONS DE PONTE ET DE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE X) APHODIUS (AGRILMUS) CONSTANS DUFT. (COLÉOPTÈRE SCARABAEIDAE) DANS LA NATURE ET AU LABORATOIRE

Jean-Pierre Lumaret

► **To cite this version:**

Jean-Pierre Lumaret. ÉTUDE DES CONDITIONS DE PONTE ET DE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE X) APHODIUS (AGRILMUS) CONSTANS DUFT. (COLÉOPTÈRE SCARABAEIDAE) DANS LA NATURE ET AU LABORATOIRE. *Vie et Milieu*, 1975, pp.267 - 282. hal-02988269

HAL Id: hal-02988269

<https://hal.science/hal-02988269>

Submitted on 4 Nov 2020

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

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

ÉTUDE DES CONDITIONS DE PONTE
ET DE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE
D'APHODIUS (*AGRILINUS*) CONSTANS DUFT.
(COLÉOPTÈRE SCARABAEIDAE)
DANS LA NATURE ET AU LABORATOIRE

par Jean-Pierre LUMARET

Laboratoire de Zoogéographie

Université Paul Valéry, B.P. 5043 - 34032 Montpellier Cedex

ABSTRACT

The egg-laying of *Aphodius*, (*Agrilinus*) *constans* Duft. is controlled by certain ecological factors, mainly temperature, aeration and particularly water content of the cow-dung. Its progressive maturation leads to a downwards displacement of the hydrometric optimum and consequently a progressive descent of the zone of egg-laying. The hatched larvae also follow this optimal zone and finally colonize the whole cow-dung which is practically destroyed at the moment of the pupation which occurs in the deep zone of the dung or in the ground. A laboratory study of the influence of temperature and water content of the dung shows that optimal conditions for development are combined in the intermediate zone. The conditions prevailing the crust and in the deep zone cause a high mortality of the eggs and larvae and slows down larval development.

Aphodius (*Agrilinus*) *constans* Duft. est un Scarabéide coprophage très commun et abondant dans la région de Montpellier (Hérault). Sa ponte a lieu dès le mois de février dans des excréments divers.

La plupart des études sur les conditions de ponte et de développement larvaire des Scarabéidés ont été faites sur des espèces dont les larves vivent dans le sol (MAELZER, 1961 ; GUPPY & HARCOURT, 1973 ; WIGHTMAN, 1971, 1972, 1973). Il nous a donc paru intéressant de connaître les conditions précises de ponte et de développement larvaire d'*A. constans* dans les bouses de Bovidés car à cette époque de l'année cette espèce contribue presque exclusivement à la destruction de celles-ci. Cette étude s'est déroulée conjointement au laboratoire et sur le terrain, dans une station expérimentale située sur la commune de Viols-en-Laval (Hérault). Un troupeau de vaches stationné pendant l'hiver et le printemps dans notre périmètre d'expériences nous a permis de tester des bouses à tous les stades de leur vieillissement.

I. — ÉTUDE DU MICROMILIEU DES BOUSES

Chaque bouse constitue en elle-même un microbiotope où règnent des conditions d'oxygénation, de température et d'humidité très particulières. Ce micromilieu est changeant car au fur et à mesure du vieillissement de la bouse ces conditions évoluent. D'autres facteurs interviennent, en particulier la taille et l'épaisseur de la bouse.

1°) *La température.*

Elle a été mesurée par des sondes thermiques souples placées à différentes profondeurs. Il nous est apparu que la température dépendait essentiellement de plusieurs facteurs dont l'âge de la bouse (et donc la teneur en eau) et le niveau de la mesure. L'amplitude thermique est moindre dans les bouses récentes dont la teneur en eau est très importante.

Nous avons pu définir trois niveaux :

- la *croûte*, sèche et cassante au bout de quelques jours ;
- la *zone intermédiaire*, brun foncé, souvent séparée physiquement de la croûte par une petite lacune ;
- la *zone profonde*, jaune ou brun clair, très compacte et très riche en eau.

Les différences de coloration entre ces niveaux proviennent d'une variation de leur taux d'oxygénation. La croûte et la zone intermédiaire sont bien aérées grâce à l'action des Coléoptères coprophiles qui creusent un réseau de galeries dans la bouse, tandis

que la zone profonde constitue un milieu très réducteur (FINNÉ & DESIÈRE, 1971). Le brunissement de la bouse s'effectue au contact de l'air, ce qui permet indirectement d'apprécier d'après la couleur des zones le degré d'aération de celles-ci.

La figure 1 montre que la température augmente de la surface de la bouse vers l'intérieur, avec un maximum situé sous la croûte ; elle décroît ensuite progressivement dans la zone intermédiaire, pour devenir presque constante dans la zone profonde jusqu'au niveau de contact entre la bouse et le sol.

La température d'une bouse au soleil peut augmenter considérablement sous la croûte sans que la température de la zone profonde soit rapidement modifiée (28,5 °C le 14 avril 1975 dans la croûte contre 21,4 °C à 1,5 cm sous la surface). La croûte permet donc d'amortir les variations brutales du milieu extérieur. Les enregistrements de températures effectués par B.O. LANDIN (1961) et par J. LANDIN (1967) dans des bouses fraîches confirment le fait que l'intérieur de la bouse constitue un milieu beaucoup plus tamponné que la croûte, à l'abri des fortes amplitudes thermiques.

2°) La teneur en eau.

Celle-ci a été mesurée en pesant avant et après déshydratation à l'étuve des morceaux de bouse prélevés tous les 0,25 ou 0,50 cm, de la croûte à la zone profonde. Cette teneur en eau est fonction de la profondeur, de l'âge et de l'épaisseur de la bouse.

Au cours du temps s'élabore la croûte qui progressivement s'isole du reste de la bouse et s'en détache très légèrement. A partir de ce moment là le milieu interne est plus ou moins isolé et la dessiccation se ralentit, ce qui permet d'obtenir des bouses d'âge avancé présentant une teneur en eau encore importante.

La figure 2 permet de distinguer 3 phases dans la maturation de la bouse :

— *Première phase* : La bouse est fraîche, et il n'y a pas encore de croûte dure. L'humidité est presque semblable de la surface à l'intérieur (courbe a). L'ensemble de la bouse constitue un milieu encore peu oxygéné.

— *Deuxième phase* : Il y a formation d'une croûte très sèche, peu épaisse, isolant une zone intermédiaire de teneur en eau moyenne (de 60 à 70 % d'eau), et une zone profonde où l'humidité est constante jusqu'au contact avec le sol (≥ 70 % d'eau) (courbe b). L'oxygénation, bien assurée sous la croûte et au niveau de la zone intermédiaire, est encore faible dans la zone profonde.

— *Troisième phase* : C'est la phase de vieillissement de la bouse, avec dessiccation progressive de celle-ci et épaissement de

la croûte. La zone profonde précédemment définie existe toujours, mais elle est progressivement repoussée en profondeur, tandis que les valeurs absolues en eau diminuent. La zone intermédiaire est elle aussi repoussée en profondeur, au fur et à mesure de l'épaississement de la croûte (courbe d). La courbe (c) se situe entre les deuxième et troisième phases, au moment de l'épaississement de la croûte. Une bonne oxygénation est assurée à tous les niveaux.

Cette maturation s'effectue progressivement dans le temps en l'espace de 2 à 3 mois, parfois plus dans le cas de très grosses bouses larges et épaisses (de l'ordre de 20-25 cm de diamètre sur 10-15 cm d'épaisseur). Les bouses plus petites, moins épaisses, présentent le même processus de maturation, mais celui-ci évolue plus vite dans le temps. En l'espace de 3 à 4 semaines, on atteint le même stade de maturation que celui atteint en 6 semaines par des bouses de forte taille.

L'action de la température sur les bouses est globalement comparable à l'action de ce facteur sur un sol. La teneur en eau est le facteur essentiel qui conditionne l'absorption des radiations calorifiques par la bouse et donc le profil thermique de celle-ci. La formation de la croûte et son détachement de la zone intermédiaire, accompagnée d'un très fort ralentissement de la dessiccation de celle-ci, est analogue à la rupture du lien capillaire dans un sol nu, telle qu'elle a été définie par RODE (1956, *in* DUCHAUFOUR, 1965).

II. — CONDITIONS DE PONTE D'A. (*AGRILINUS*) *CONSTANS* DUFT. ET DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

Parallèlement à la maturation de la bouse et à son évolution physico-chimique, on assiste à une évolution qualitative et quantitative de la faune qui lui est associée. Depuis les travaux de MOHR (1943) qui a démontré que les bouses constituent des unités écologiques remarquables, de nombreux auteurs, parmi lesquels on peut citer FINNÉ et DESIÈRE (1971), KESSLER et BALSBAUGH (1972), WINGO et *al.* (1974), se sont préoccupés d'étudier la succession des espèces dans un tel milieu, certaines d'entre elles arrivant dès le dépôt de la bouse, et d'autres n'entrant que beaucoup plus tard dans la composition de sa biocénose.

Pour notre part, nous avons envisagé uniquement l'étude des conditions de ponte d'A. (*Agrilinus*) *constans* Duft., et étudié le devenir des larves de ce Coléoptère Scarabéide qui contribue le plus

efficacement, à côté de divers Diptères, à la destruction des bouses de Bovidés en hiver dans la région de Montpellier. La ponte d'*A. constans* débute généralement au début du mois de février, parfois plus tôt si les conditions sont favorables, et se poursuit jusqu'au mois d'avril. Pratiquement toutes les bouses que nous avons observées contenaient des imagos, parfois fort nombreux, de l'ordre d'une centaine. Ces imagos se rencontrent à tous les niveaux de la bouse, de la croûte à la zone profonde ainsi qu'au niveau de contact entre la bouse et le sol. Par contre les œufs et les larves se trouvent exclusivement concentrés sous la croûte, dans la zone moyenne. C'est cette répartition que nous avons étudiée en détail.

1°) *Mode opératoire.*

Des relevés journaliers dans la zone expérimentale nous ont permis de repérer des bouses fraîches que nous avons numérotées. Un certain nombre d'entre elles ont été ensuite prélevées à des stades déterminés et ramenées au laboratoire où il a été procédé immédiatement à une étude parallèle de leur teneur en eau et de leur richesse en œufs et larves. Des carottes de section quadrangulaire, pratiquées au centre des bouses, ont été débitées en tranches fines de 0,25 ou 0,50 cm d'épaisseur ; les œufs et les larves ont été dénombrés dans chaque tranche.

Par ailleurs, pour connaître l'évolution des pontes d'*Aphodius* dans une même bouse, nous avons pratiqué des carottages de bouses sur le terrain, la zone de coupe étant colmatée soigneusement par une feuille de papier d'aluminium pour éviter toute dessiccation latérale. Des bouses de forte taille ont pu ainsi être suivies à plusieurs reprises sans dommages, par carottages successifs.

2°) *Résultats.*

La ponte est fonction du degré de maturation de la bouse et sa localisation est déterminée par la teneur en eau de celle-ci. En effet la ponte n'intervient qu'au début de la deuxième phase de maturation, après formation de la croûte. D'autre part elle se situe dans la zone intermédiaire délimitée précédemment. Les femelles évitent généralement de pondre dans la croûte elle-même dont les amplitudes thermiques sont importantes et la teneur en eau faible. La femelle dépose ses œufs dans un intervalle d'humidité compris entre 55 et 75 %. L'optimum moyen de ponte est situé vers 68 % d'humidité. Le nombre d'œufs déposés par les femelles décroît ensuite très rapidement avec la profondeur, pour être quasiment nul à partir de 76 % (Fig. 3). La ponte intervient donc dans un

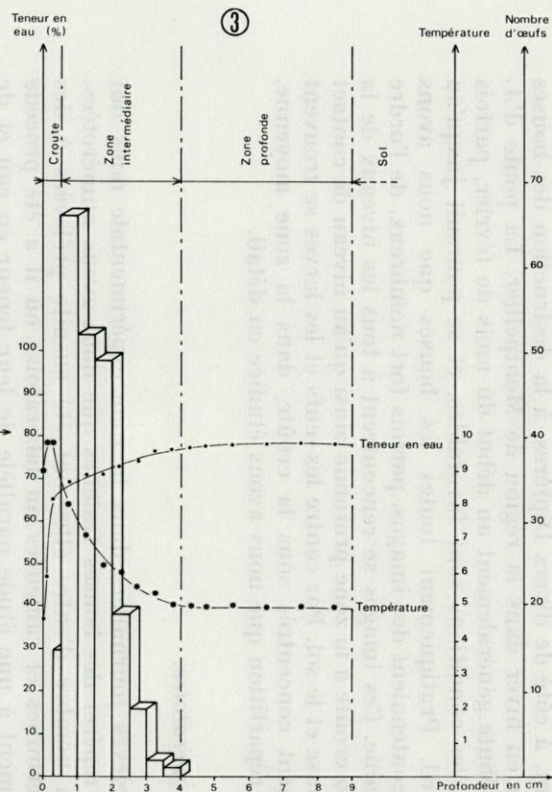
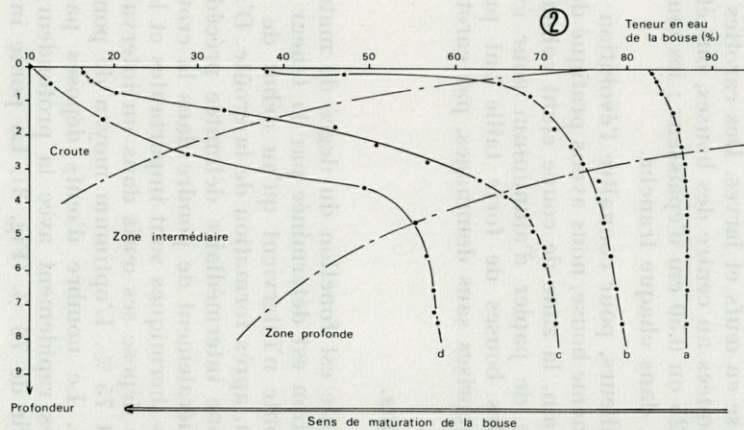
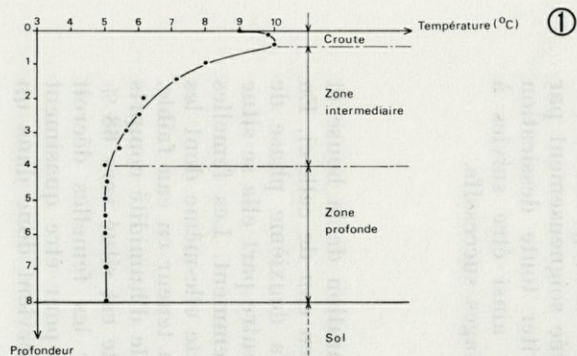


FIG. 1. — Température dans une bouse de 3 semaines, épaisse de 8 cm (mesures prises à l'ombre le 12.03.1975, à 9 h 15, par beau temps).

FIG. 2. — Evolution de la teneur en eau dans une bouse au cours de son vieillissement : a : 24 heures ; b : 3 semaines ; c : 6 semaines ; d : 10 semaines.

FIG. 3. — Distribution des œufs d'*Aphodius constans* Duft. en fonction de la profondeur, de la teneur en eau et de la température dans une bouse de 3 semaines (relevé du 13.03.1975)

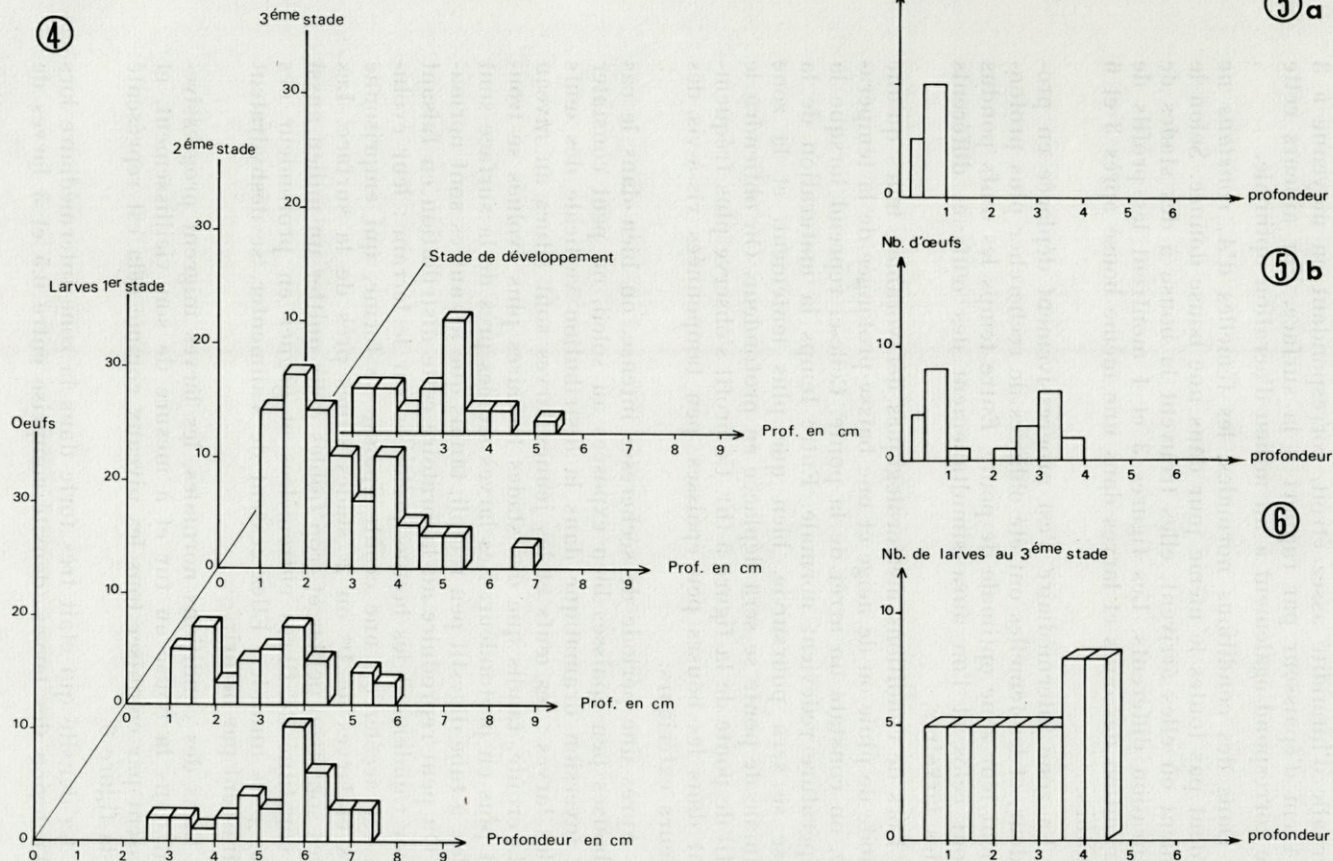


FIG. 4. — Distribution des œufs et larves d'*Aphodius constans* Duft. en fonction de la profondeur dans une bouse de 6 semaines (relevé du 3.04.1975).

FIG. 5. — Distribution des œufs dans une même bouse avant et après des conditions météorologiques défavorables (neige le 3.03.1974) : 5 a : relevé du 20.02.1974 ; 5 b : relevé du 12.03.1974.

FIG. 6. — Distribution verticale des larves dans une bouse âgée de 2 mois et demi.

intervalle d'humidité assez étroit, correspondant en moyenne à 3 ou 4 cm d'épaisseur par rapport à la surface. Par ailleurs cette zone correspond également à un milieu d'aération optimale.

Dans des conditions normales, les femelles d'*A. constans* ne pondent pas toutes le même jour dans une bouse donnée. Selon le moment où elles arrivent, elles trouvent la bouse à des stades de maturation différents. Les figures 3 et 4 montrent les profils de distribution des œufs et larves dans une même bouse après 3 et 6 semaines.

La zone intermédiaire s'est progressivement déplacée en profondeur, et les femelles ont été obligées de rechercher plus profondément leur zone optimale de ponte. Entre temps les œufs pondus auront éclos et l'on aura simultanément des œufs et différents stades larvaires.

Lors de conditions météorologiques défavorables, telles qu'une période de pluie ou de neige et une baisse prolongée de la température, on constate un arrêt de la ponte. Celle-ci reprend lorsque la température redevient normale. Entre temps la maturation de la bouse se sera poursuivie, bien que plus lentement, et la zone optimale de ponte se sera déplacée en profondeur. On obtiendra le profil de ponte de la figure 5 (b). Ce profil s'observe plus fréquemment dans les bouses peu épaisses, peu tamponnées vis-à-vis des facteurs extérieurs.

Après une période de sécheresse intense, ou bien dans le cas de bouses peu épaisses bien exposées au soleil, on peut constater une inversion dramatique dans la distribution verticale des œufs et des larves : les œufs et les jeunes larves sont situés au niveau de la croûte, tandis que des stades larvaires plus évolués se trouvent plus en profondeur. Les larves situées près de la surface sont grêles, à tube digestif peu rempli, tandis que les autres sont normales. On peut reproduire au laboratoire cette distribution en faisant sécher rapidement les bouses prélevées sur le terrain : leur évolution est accélérée ; une croûte épaisse se forme, qui emprisonne œufs et larves de 1^{er} ou 2^e stades situés près de la surface. Les larves sont trop petites et trop faibles pour quitter un milieu aussi sec constitué de fibres entremêlées et gagner en profondeur des zones plus humides. Elles cessent de s'alimenter, se déshydratent et finissent par mourir.

Dans des conditions normales, les larves migrent progressivement dans la bouse au fur et à mesure de son vieillissement, et finissent par coloniser tous les niveaux comme cela est représenté sur la figure 6.

La densité qui était très forte dans la zone intermédiaire lors de l'éclosion des larves (densité comprise entre 0,5 et 3 larves de

1^{er} stade par cm³) tend à s'équilibrer à tous les niveaux et à devenir quasiment la même partout dans une bouse en fin de maturation (de l'ordre de 0,25 larve de 3^e stade par cm³).

A ce moment là la bouse est pulvérulente sous la croûte ; une migration entraîne alors les larves au 3^e stade vers le bas et la nymphose intervient dans la zone profonde ou dans le sol sous la bouse.

III. — ÉTUDE AU LABORATOIRE DE L'INFLUENCE DE LA TENEUR EN EAU ET DE LA TEMPÉRATURE SUR LE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE D'A. CONSTANS

A) CONDITIONS EXPÉRIMENTALES.

Pour contrôler expérimentalement les données de terrain et connaître séparément d'une part l'influence de la température et d'autre part celle de la teneur en eau de la bouse, nous avons procédé de la façon suivante :

Nous avons réalisé 6 combinaisons de température et d'humidité, en prenant comme bases de teneur en eau celles correspondant à la croûte, à la zone intermédiaire et à la zone profonde. Les températures correspondent quant à elles à des valeurs enregistrées au début du printemps dans diverses bouses lors de conditions météorologiques différentes.

Les combinaisons sont les suivantes : T1H2, T2H1, T2H2, T2H3, T3H2, T3H3 avec :

T1 = 26 °C ± 1 °C	H1 = 77 ± 5 % d'humidité
T2 = 18 °C ± 1 °C	H2 = 65 ± 5 % d'humidité
T3 = 5 °C ± 1 °C	H3 = 32 ± 5 % d'humidité

Plusieurs lots, chacun de 50 larves néonates, ont été constitués et élevés dans ces différentes conditions. Chaque larve était placée seule dans un pilulier de 25 ml rempli de bouse ayant une teneur en eau connue. Chaque lot de 50 piluliers était lui-même maintenu dans une boîte étanche placée dans les conditions de température requises.

B) RÉSULTATS.

1°) *Influence de l'humidité.*

Celle-ci a été étudiée dans les conditions suivantes : T2H1, T2H2, T2H3, c'est-à-dire avec une température constante égale à 18 ± 1 °C.

Seule la teneur en eau de la bouse était différente dans les milieux de culture où se trouvaient les larves d'*A. constans*.

a) *Vitesse de développement.*

Les premières larves d'*Aphodius* atteignent le 3^e stade dès le 14^e jour après leur éclosion dans les conditions d'humidité H2. Le tableau I regroupe les pourcentages de larves ayant atteint ce stade au bout de 17 jours.

I. — *Pourcentage des larves ayant atteint le 3^e stade le 17^e jour après leur éclosion dans diverses conditions d'humidité.*

Tableau I

Teneur en eau de la bouse (en %)	% de larves du 3 ^e stade au 17 ^e jour
77 ± 5 (H1)	68,75
65 ± 5 (H2)	81,25
32 ± 5 (H3)	56,25

On constate que la teneur en eau de la bouse influence la vitesse de développement larvaire. La sécheresse ralentit considérablement celle-ci. Les larves élevées dans ces conditions sont grêles et peu actives, tandis qu'au contraire les larves élevées dans les autres conditions sont tout à fait normales. Un léger retard est enregistré avec les larves élevées dans un milieu à très forte teneur en eau. CHARPENTIER (1968) avait déjà noté qu'en milieu trop sec l'éclosion est retardée et que les larves d'*A. constans* s'alimentent plus difficilement.

b) *Mortalité.*

Le tableau II regroupe les taux de mortalité de 50 larves âgées de 6, 10 et 17 jours dans les conditions d'humidité H1, H2 et H3.

La mortalité est minimale dans les conditions H2 et maximale dans les conditions H3.

II. — Taux de mortalité des larves (en %) en fonction du temps dans diverses conditions d'humidité.

Tableau II

Teneur en eau de la bouse (en %)	Age des larves (jours)		
	6	10	17
77 ± 5 (H1)	10 %	26 %	38 %
65 ± 5 (H2)	2 %	6 %	8 %
32 ± 5 (H3)	10 %	32 %	58 %

III. — Poids moyen des larves au 3^e stade élevées dans diverses conditions d'humidité.

Tableau III

Humidité (en %)	Poids moyen d'une larve au 3 ^e stade (en gramme)
77 ± 5 (H1)	0,0333
65 ± 5 (H2)	0,0348
32 ± 5 (H3)	0,0103

IV. — Nombre de jours pour atteindre les stades larvaires II et III dans diverses conditions de température.

Tableau IV

Températures (en °C)	Stades larvaires	
	2 ^e stade	3 ^e stade
26° (T1)	3- 4 jours	10-11 jours
18° (T2)	9-10 jours	14-18 jours
5° (T3)	14-22 jours	38-44 jours

L'observation des tableaux I et II montre que les conditions optimales de teneur en eau correspondent à H2 : vitesse de développement rapide et mortalité minimale. Ces conditions se retrouvent dans la bouse au niveau de la zone intermédiaire, là où justement pondent les femelles d'*A. constans*.

c) *Poids moyen des larves.*

Le tableau III donne le poids moyen des larves au 3^e stade dans les conditions d'humidité H1, H2 et H3. Ce poids moyen a été calculé sur 10 larves pesées ensemble.

Ce poids moyen confirme les données précédentes. Les conditions hydriques H3, qui correspondent à celles de la croûte, sont défavorables au développement d'*A. constans*. Les larves sont grêles car elles se nourrissent très peu. Par contre il n'y a pas de différence significative entre les larves élevées dans les conditions H1 et H2.

2°) *Influence de la température.*

Celle-ci a été étudiée dans les conditions suivantes : T1H2, T2H2, T3H2, c'est-à-dire dans des conditions d'humidité constantes égales à 65 ± 5 % d'eau.

a) *Vitesse de développement.*

Le tableau IV récapitule la vitesse de développement des larves d'*A. constans* aux températures T1, T2, T3.

La mortalité est minimale dans les conditions T2, maximale dans les conditions T3. Le très net rallongement de la phase larvaire et la mortalité importante qui en découle montre que les conditions d'élevage à basse température T3 sont les plus défavorables. La mortalité intervient essentiellement lors du passage d'un stade à un autre.

3°) *Développement larvaire dans des conditions extrêmes.*

La combinaison de 2 facteurs défavorables, tels qu'une basse température (T3) et une hygrométrie faible (H3) est extrêmement préjudiciable au développement larvaire. Dans les conditions T3H3 les larves ne se développent pas, ne s'alimentent pas. 28 jours après le début de l'expérience, celles-ci sont demeurées au premier stade, avec une forte mortalité (68 %) intervenant en fin d'expérience.

CONCLUSION

La température et la teneur en eau de la bouse ont une influence directe sur la mortalité et la vitesse de développement

des larves d'*A. constans*. Les conditions optimales d'élevage sont celles que l'on trouve dans les bouses au niveau de la zone intermédiaire, là où précisément pondent les femelles d'*A. constans*. MAELZER (1961) a montré que dans le cas d'*Aphodius tasmaniae* Hope, dont les larves se développent dans le sol, les femelles choisissent de pondre dans des sols dont la teneur en eau permet d'obtenir une mortalité minimale des œufs et larves. Des expériences au laboratoire ont montré que là aussi la teneur en eau était un des facteurs primordiaux ayant une influence directe sur la distribution et l'abondance de cette espèce.

RÉSUMÉ

La ponte d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Duft. est commandée par un certain nombre de facteurs écologiques, en particulier la température, l'aération et surtout la teneur en eau de la bouse. La maturation progressive de celle-ci entraîne un déplacement en profondeur de l'optimum hydrique, et donc un déplacement progressif de la zone de ponte. Les larves écloses suivent elles aussi cette zone optimale, et finissent par coloniser toute la bouse qui est quasiment détruite au moment de la nymphose ; cette dernière a lieu dans la zone profonde de l'excrément ou dans le sol. Une étude au laboratoire de l'influence de la température et de la teneur en eau de la bouse confirme le fait que les conditions optimales de développement sont réunies au niveau de la zone intermédiaire. Les conditions qui règnent dans la croûte et la zone profonde provoquent une mortalité élevée des œufs et des larves et un ralentissement du développement larvaire.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Eiablage von *Aphodius (Agrilinus) constans* Duft. steht unter dem Einfluss verschiedener oekologischer Faktoren, vor allem Temperatur, Durchlüftung und ganz besonders Wassergehalt der Kuhfladen. Die fortschreitende Reifung des Dungs führt zum räumlichen Absinken des hygrometrischen Optimums, und damit zum Absinken der Laich-Zone. Die geschlüpften Larven folgen ebenfalls dieser optimalen Zone und besiedeln schliesslich den gesamten Fladen, der zum Zeitpunkt der Verpuppung praktisch zerstört ist. Die Verpuppung erfolgt in der untersten Schicht des

Fladens oder im Boden. Eine Laborstudie über den Einfluss der Temperatur und des Wassergehalts im Dung bestätigt die Vermutung, dass die optimalen Bedingungen in der Mittelschicht vereinigt sind. Die in der Kruste und in der tiefsten Schicht herrschenden Bedingungen verursachen eine erhöhte Mortalität der Eier und Larven sowie eine Verlangsamung der Larvenentwicklung.

BIBLIOGRAPHIE

- CHARPENTIER, R., 1968. Elevage aseptique d'un coléoptère coprophage : *Aphodius constans* Duft. (Col., Scarabaeidae). *Annls Epiphyt.*, **19** (3) : 533-538.
- DUCHAUFOR, P., 1965. Précis de Pédologie, 481 p., 2^e édition. Masson éd., Paris.
- FINNÉ, D. & M. DESIÈRE, 1971. Etude synécologique des bouses de Bovidés. I. — Evolution estivale de la biomasse des Coléoptères en fonction du vieillissement des bouses. *Revue Ecol. Biol. Sol.*, VIII (3) : 409-417.
- GUPPY, J.C. & D.G. HARCOURT, 1973. A sampling plan for studies of the population dynamics of white grubs, *Phyllophaga* spp. (Coleoptera : Scarabaeidae). *Can. Ent.*, **105** : 479-483.
- KESSLER, H. & E.U. BALSBAUGH, 1972. Succession of adult Coleoptera in Bovine manure in East Central South Dakota. *Ann. ent. Soc. Am.*, **65** (6) : 1333-1336.
- LANDIN, B.O., 1961. Ecological studies on dung-beetles (Col. Scarabaeidae). *Opusc. ent.*, suppl. 19 : 1-227.
- LANDIN, J., 1967. On the relationship between the microclimate in cow droppings and some species of *Sphaeridium* (Col. Hydrophilidae). *Opusc. ent.*, **32** (3) : 207-212.
- MAELZER, D.H., 1961. The effect of temperature and moisture on the immature stages of *Aphodius tasmaniae* Hope (Scarabaeidae). *Aust. J. Zool.*, **9** : 173-202.
- MOHR, C.O., 1943. Cattle droppings as ecological units. *Ecol. Monogr.*, **13** : 275-298.
- PAULIAN, R., 1959. Faune de France. 63. Coléoptères Scarabéides. 2^e édition, 298 p. Lechevalier éd., Paris.
- WIGHTMAN, J.A., 1971. The effect of the environment on *Costelytra zealandica* (White). 1. The relationship between temperature and the duration and survival of the pupal stage. *N. Z. Jl Sci.*, **14** (3) : 485-489.
- WIGHTMAN, J.A., 1972. Effect of environment on *Costelytra zealandica* (Coleoptera : Scarabaeidae). 2. Effect of temperature and moisture on duration and survival of the egg stage. *N. Z. Jl Sci.*, **16** (1) : 41-52.

- WIGHTMAN, J.A., 1973. Grass grubs and soil water. Proc. of soil and plant water symposium, D.S.I.R., *Information Series*, 26 : 120-124.
- WINGO, C.W., G.D. THOMAS, G.N. CLARK & C.E. MORGAN, 1974. Succession and abundance of Insects in pasture manure : relationship to face fly survival. *Ann. ent. Soc. Am.*, 67 (3) : 386-390.

Reçu le 2 février 1976.