

ECOLOGIE DES COLEOPTERES COPROPHILES
EN PRAIRIE PERMANENTE PATUREE

III. Dynamique et phénologie des guildes d'Hydrophilidae,
de Scarabaeidae et de Geotrupidae *

par

F. DE GRAEF et † M. DESIERE

Université de Liège, Institut Ed. Van Beneden,
Laboratoire de Morphologie, Systématique et
Ecologie animales, LIEGE (Belgique).

RESUME

Au cours de cinq séries de prélèvements effectués durant les mois d'août et septembre 1982, mai, juin et juillet 1983, nous avons étudié les communautés de Coléoptères inféodés aux excréments de Bovidae en prairie permanente pâturée. Après la présentation qualitative et quantitative de nos résultats, nous comparons ces derniers avec ceux obtenus par l'un de nous (DESIERE, 1983) dans le même site expérimental pour les années 1970 à 1973.

Ces données numériques vues sous un angle comparatif permettent de prévoir certains aspects de la dynamique et de la phénologie des Coléoptères coprophiles adultes (Hydrophilidae, Scarabaeidae et Geotrupidae) inféodés aux bouses.

SUMMARY

During five months (August, September 1982, May, June and July 1983), the communities of beetles inhabiting cattle droppings in pasture were studied. The qualitative and quantitative data obtained during this period of investigation are compared with the results enregistered by DESIERE (1983) in an earlier study (1971-1973) carried out in the same experimental area.

These results allow to specify some aspects of phenology and population dynamics of dung beetles, with special reference to populations of Hydrophilidae, Scarabaeidae and Geotrupidae.

A. INTRODUCTION

Depuis plusieurs années déjà, les biocénoses entomologiques coprophiles ont fait l'objet de nombreuses publications et monographies, en rapport le plus souvent avec leurs caractéristiques faunistiques ou synécologiques (descriptives ou fonctionnelles).

A côté des travaux déjà cités dans la partie I de cette série (DESIERE, 1983), ajoutons les travaux récents de : SANDERS & DOBSON (1966, HALFFTER & MATTHEWS (1966), LANDIN (1968), BORNEMISSZA (1970, 1976), VALIELA (1974), WINGO, THOMAS, CLARK, MORGAN (1974), HOLTER (1974, 1975, 1979, 1982), HALFFTER (1975, 1977),

* Présenté par Ch. Jeuniaux, le 17 mai 1984.

LUMARET (1975, 1978), MERRITT (1976), KOSKELA & HANSKI (1977), HANSKI & KOSKELA (1977, 1978, 1979), DESIERE & THOME (1977), SMETANA (1978), KLEMPERER (1978, 1979, 1980), THOME & DESIERE (1979), KOSKELA (1979), HANSKI (1979, 1980, 1981, 1982), NIBARUTA (1982), HANSKI & OTRONEN (1983)

Récemment, les résultats issus de ces patientes recherches ont débouché sur la publication d'ouvrages remarquables. Mentionnons tout spécialement celui de LUMARET (1980), consacré à l'écologie des Bousiers et celui de HALFFTER & EDMONDS (1982) résumant avec soin les différents modes de nidifications des Scarabaeidae.

Le site d'expérimentation choisi fait partie du domaine de l'Université de Liège, implanté au hameau du Sart-Tilman (commune d'Angleur, Ville de Liège). Le choix des trois guildes, celles des Hydrophilidae, des Scarabaeidae et des Geotrupidae, peut se justifier par le fait que celles-ci jouent, parmi les Coléoptères coprophiles adultes, un rôle écologique particulièrement important au sein des bouses. Ensemble, ils concourent largement à l'oxygénation des bouses par la formation de galeries à la fois dans l'excrément et dans le sol sous-jacent. Les Scarabaeidae et les Geotrupidae favorisent de plus la fragmentation et, pour certains d'entre eux, l'enfouissement du matériel fécal dans les différents horizons du sol.

B. METHODES ANALYTIQUES ET EXPERIMENTALES

La périodicité et le nombre de prélèvements, à savoir deux bouses et le sol sous-jacent prélevés toutes les 24 heures, et ce pendant dix jours consécutifs, sont identiques à ceux adoptés antérieurement par l'un d'entre nous. Néanmoins, dans le cadre de ce travail, nous n'utilisons pas les bouses à l'état naturel, mais des bouses homogénéisées à partir d'un lot initial d'excréments frais. Ce matériel fécal est réparti en lots de même surface et de volume identique; cette manière de procéder permet de pondérer les fluctuations d'une bouse à l'autre. La méthode d'extraction par immersion après séparation des deux niveaux, bouse et sol, ainsi que la méthode de conservation de la faune récoltée et la détermination des biomasses, sont identiques à celles décrites antérieurement (DESIERE, 1983).

C. VARIATIONS SAISONNIERES DES POPULATIONS DES PRINCIPALES FAMILLES DE COLEOPTERES COPROPHILES

a. Répartition globale, par familles, de la faune des Coléoptères coprophiles

Les deux tableaux (Ia et Ib) donnent les densités numériques de chaque famille de Coléoptères coprophiles récoltés à partir d'un ensemble de 100 bouses pour les deux séries d'échantillonnage considérées.

Il apparaît que la répartition numérique par famille converge dans les deux séries d'observations. En effet, nous remarquons que les populations de Coléoptères coprophiles, abstraction faite de l'époque des prélèvements, sont numériquement dominées par les Staphylinidae, qui représentent à eux seuls plus de la moitié de la faune coprophile récoltée. Viennent ensuite les populations d'Hydrophilidae et de Ptiliidae, formant plus de 40 % du total recensé. Les trois autres familles, c'est-à-dire les Scarabaeidae, les Geotrupidae et les Histeridae représentent moins de 2 % du total récolté. Il convient toutefois de faire trois considérations :

1) Si nous comparons les pourcentages respectifs des Hydrophilidae, des Ptiliidae et des Histeridae dans les deux séries d'observations, nous observons une diminution du pourcentage des Hydrophilidae et une augmentation des Ptiliidae, sensiblement du même ordre de grandeur. Les Histeridae, peu nombreux, ont néanmoins pratiquement doublé leurs effectifs.

2) Nous pouvons aussi relever la stabilité relative des Scarabaeidae.

3) Nous devons surtout souligner l'absence quasi totale des Geotrupidae. A l'examen de ces deux tableaux, nous pouvons conclure en disant que globalement, au niveau des familles, il n'existe aucun changement significatif exception faite toutefois pour les Geotrupidae.

TABLEAU I : REPARTITION GLOBALE, PAR FAMILLES, DE LA FAUNE
DES COLEOPTERES COPROPHILES RECOLTES

a. Nombre total de Coléoptères coprophiles récoltés à
partir de 100 bouses (1971-1973)

FAMILLES	Nombre total d'individus récoltés	Importance relative en pourcentage
STAPHYLINIDAE	27.067	54,88
HYDROPHILIDAE	12.434	25,21
PTILIIDAE	9.195	18,65
SCARABAEIDAE	566	1,15
GEOTRUPIDAE	27	0,055
HISTERIDAE	25	0,05
TOTAL	49.314	100 %

b. Nombre total de Coléoptères coprophiles récoltés à
partir de 100 bouses (1982-1983)

FAMILLES	Nombre total d'individus récoltés	Importance relative en pourcentage
STAPHYLINIDAE	28.112	54,05
HYDROPHILIDAE	10.536	20,25
PTILIIDAE	12.689	24,41
SCARABAEIDAE	622	1,2
GEOTRUPIDAE	2	-
HISTERIDAE	45	0,09
TOTAL	52.006	100 %

b. Analyse des variations de la densité numérique des représentants de chaque famille de Coléoptères coprophiles, au cours des différentes périodes d'échantillonnage envisagées.

Les six histogrammes (figures 1-6) illustrent les variations saisonnières des populations de Coléoptères coprophiles adultes recensés au cours des différentes périodes d'échantillonnage.

Celles-ci s'étendent de mai 1971 à septembre 1973 (histogrammes clairs) et d'août 1982 à juillet 1983 (histogrammes foncés).

La phénologie des divers taxons et leurs fluctuations annuelles peuvent être résumées comme suit, en analysant séparément les deux grandes périodes d'échantillonnage (11 séries entre 1971 et 1973 et 5 séries entre 1982 et 1983).

1. Séries d'échantillonnage 1971-1973 :

De façon générale, les six familles de Coléoptères coprophiles se répartissent en trois groupes relativement distincts au point de vue de leur phénologie. Deux familles, celles des Staphylinidae et des Histeridae, présentent les densités les plus élevées au cours du printemps. Les Hydrophilidae et les Scarabaeidae sont caractérisés par deux pics phénologiques, l'un au printemps, l'autre à la fin de l'été. Les Ptiliidae dominent surtout en été. Les Geotrupidae enfin, interviennent au sein de l'écosystème à une époque où la plupart des populations coprophiles sont en nette régression.

2. Séries d'échantillonnage 1982-1983 :

Les conditions climatiques particulières rencontrées au cours des cinq séries d'échantillonnage correspondant à cette période (automne 1982 chaud et sec; printemps 1983 froid et pluvieux) ont très sensiblement marqué les fluctuations des populations de chaque famille, notamment en début et en fin d'activité. Seuls, les Scarabaeidae (surtout au printemps 1982) semblent peu affectés en raison sans doute de leur type de stratégie démographique (K) et de leur comportement de nidification qui les protègent davantage vis-à-vis de modifications écolimatiques plus ou moins importantes.

Enfin, il faut souligner que les deux seuls individus de *Geotrupes stercorarius* récoltés en 1983 apparaissent plus précocement qu'en 1971-1973, mais les effectifs de l'espèce se limitent à ces deux seuls individus ! Pourtant, cette espèce occupe le premier rang en biomasse.

Nous venons d'attirer l'attention sur les aspects dynamiques et phénologiques des familles de Coléoptères coprophiles étudiées. Il importe à présent de décrire, avec plus de précision, les caractéristiques des principales espèces d'Hydrophilidae, de Scarabaeidae et de Geotrupidae. Nous avons exprimé, pour les vingt-deux espèces étudiées, leur biomasse en mg. de tissus secs par kg. de matières fécales sèches (tableau II).

Ce tableau donne la biomasse de chaque espèce étudiée, calculée sur l'ensemble de la période phénologique (mai, juin, juillet, août, septembre pour les années 1971, 1972, 1982 et 1983) recoupant ainsi les deux travaux pris en considération. Quelles que soient les périodes d'observations envisagées, nous pouvons constater l'existence, parmi les vingt-deux espèces étudiées, d'un nombre restreint d'espèces dominantes du point de vue de leur biomasse. Ces espèces comptent parmi les Hydrophilidae (*Sphaeridium lunatum*, *Sphaeridium scarabaeoides*, *Cercyon lateralis*, *Cercyon impressus*) et parmi les Scarabaeidae (*Aphodius rufipes*, *Aphodius fossor*, *Aphodius ater*, *Aphodius sticticus*). *Geotrupes stercorarius* figure également parmi les espèces dominantes du point de vue biomasse.

TABLEAU II : VARIATIONS DE LA BIOMASSE TOTALE, CALCULEE SUR L'ENSEMBLE DE LA PERIODE PHENOLOGIQUE, DES PRINCIPALES ESPECES D'HYDROPHILIDAE, DE SCARABAEIDAE ET DE GEOTRUPIDAE.

(exprimée en mg. de tissus secs/kg. de M.F.S.).

	E S P E C E S	Biomasses totales calculées à partir de 5 séries d'échantillonnage		
		1971	1972	1982-1983
H Y D R O P H I L I D A E	<i>SPHAERIDIUM LUNATUM</i> (L.)	6.496	13.924	8.240
	<i>SPHAERIDIUM SCARABAEOIDES</i> (L.)	3.705	9.836	11.800
	<i>CERCYON LATERALIS</i> (Marsh.)	10.330	7.068	5.615
	<i>CERCYON IMPRESSUS</i> (Sturm.)	2.754	6.376	5.868
	<i>CERCYON PYGMAEUS</i> (Ill.)	1.177	797	488
	<i>CERCYON MELANOCEPHALUS</i> (L.)	482	1.207	488
	<i>CRYPTOPLEURUM MINUTUM</i> (F.)	830	382	506
	<i>CERCYON HAEMORRHOIDALIS</i> (Fabr.)	321	754	43
	<i>CERCYON LUGUBRIS</i> (Ol.)	122	838	122
	<i>MEGASTERNUM BOLETOPHAGUM</i> (Marsh.)	70	92	106
	<i>CERCYON QUISQUILIUS</i> (L.)	114	13	3
<i>SPHAERIDIUM SUBSTRIATUM</i> (Fald.)	-	17	31	
S C A R A B A E I D A E	<i>APHODIUS (ACROSSUS) RUFIPES</i> (L.)	6.540	10.699	7.206
	<i>APHODIUS (TEUCHESTES) FOSSOR</i> (L.)	1.299	3.589	8.967
	<i>APHODIUS (AGRILINUS) ATER</i> (De Geer)	2.162	963	100
	<i>APHODIUS (BODILUS) RUFUS</i> (Moll.)	394	2.118	19
	<i>APHODIUS (VOLINUS) STICTICUS</i> (Panzer)	571	67	1.665
	<i>APHODIUS (APHODIUS) FIMETARIUS</i> (L.)	1.061	291	617
	<i>APHODIUS (ORODALUS) PUSILLUS</i> (Herbst)	419	688	2
	<i>APHODIUS (TEUCHESTES) HAEMORRHOIDALIS</i> (L.)	698	62	259
<i>ONTHOPHAGUS COENOBITA</i> (Herbst)	498	396	104	
G	<i>GEOTRUPES STERCORARIUS</i> (L.)	10.399	13.766	519

Nous pouvons remarquer que, systématiquement ou presque, les biomasses des vingt-deux espèces étudiées sont plus élevées pour les années 1971 et 1972 par rapport à 1982-1983. Quelques espèces, néanmoins, font exception à cette règle générale; ce sont *Sphaeridium scarabaeoides* chez les Hydrophilidae, *Aphodius fossor* et *Aphodius sticticus* chez les Scarabaeidae. Mais il convient aussi de souligner la diminution drastique en biomasse qui frappe *Geotrupes stercorarius* et *Aphodius pusillus* au cours de la période 1982-1983 par rapport à celle de référence (1971-1972).

c. *Phénologie des principales espèces de Coléoptères coprophiles (Hydrophilidae - Scarabaeidae - Geotrupidae).*

La densité numérique moyenne mensuelle de chaque espèce envisagée est déterminée en réunissant les résultats relatifs à l'ensemble des séries d'observations réalisées pendant un mois donné, quelle que soit l'année considérée.

Afin de mieux délimiter les divers groupes phénologiques, nous avons exprimé ces densités mensuelles moyennes de chaque espèce en pourcentage de la densité numérique de leurs populations totales (somme des densités mensuelles moyennes par espèce). Cette analyse est réalisée séparément pour les deux grandes périodes d'échantillonnages (1971-1973) (trait pointillé) et (1982-1983) (trait plein).

Les résultats obtenus peuvent s'exprimer au moyen de six graphiques (figures 7 à 12).

1) Un ensemble de dix espèces (6 Hydrophilidae et 4 Scarabaeidae) dont les effectifs dominant au printemps (mai), décroissent régulièrement jusqu'à l'été, allant même jusqu'à leur disparition totale (*Onthophagus coenobita* et *Aphodius sticticus*) à cette période de l'année.

Après ce déclin estival, parfois très marqué, on remarque pour la plupart des espèces une hausse légère de leurs effectifs vers la fin de l'été (fig. 7, 8 et 9).

2) Un groupe de trois espèces (*Aphodius fossor*, *Aphodius haemorrhoidalis*, *Cercyon haemorrhoidalis*) (fig. 10) dont l'abondance maximale s'étale jusqu'au début de l'été. Leurs populations régressent ensuite rapidement pour se maintenir à un niveau plus élevé durant l'été et le début de l'automne.

3) Trois espèces de Scarabaeoidea (*Aphodius rufus*, *Aphodius rufipes*, *Geotrupes stercorarius*) forment ensuite un groupe phénologique à dominance nettement estivale et automnale. Ces espèces n'apparaissent quasi jamais durant la saison printanière (fig. 11).

4) Enfin, un dernier groupe de six espèces (5 Hydrophilidae et 1 Scarabaeidae) présente une phénologie plus ou moins également étalée durant toutes les saisons considérées (fig. 12).

Pour terminer, la comparaison de deux périodes d'échantillonnage reflète assez nettement l'impact des conditions climatiques particulièrement mauvaises du printemps 1983, impact qui est ressenti de manière inégale pour chaque espèce. Les Scarabaeidae, en général, semblent moins vulnérables à ce point de vue que les Hydrophilidae.

D. CONCLUSIONS

La comparaison de la dynamique et de la phénologie des adultes des différentes familles de Coléoptères coprophiles étudiées révèle un spectre faunistique global relativement inchangé à dix ans d'intervalle (exception faite toutefois des Geotrupidae).

Pourtant, cette situation est loin de traduire la réalité au niveau spécifique chez les trois guildes étudiées. Nous avons en effet enregistré une diminu-

tion importante des effectifs chez certaines espèces (l'exemple le plus marquant est sans nul doute la raréfaction de *Geotrupes stercorarius* dans le site expérimental, phénomène déjà souligné par DE BAST (1981) dans le site expérimental d'Acoz) et une augmentation chez d'autres espèces (notamment *Aphodius sticticus* et *Aphodius fossor*). Ces fluctuations dans un sens ou dans l'autre, s'équilibrent dans l'ensemble, ce qui explique un spectre faunistique global relativement inchangé. Il ressort de cette comparaison que ce sont principalement les facteurs climatiques (mésos, mais surtout microclimatiques) qui gouvernent la dynamique et la phénologie des populations de Coléoptères coprophiles adultes inféodés aux bouses de Bovidés.

BIBLIOGRAPHIE

- BORNEMISSZA, G.F. and C.H. WILLIAM (1970) - An effect of dung beetle activity on plant yield. *Pedobiologia*, 70, 1-7.
- BORNEMISSZA, G.F. (1976) - The Australian dung beetle project : 1965-1975. *A.M.R.C. Review*, 30 (4), 1-30.
- DE BAST, A. (1981) - Ecologie des Scarabaeoïdea et autres coprophages des bouses de vaches. Travail de fin d'études - Ingénieur agronome - Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat à Gembloux.
- DESIERE, M. et J.P. THOME (1977) - Variations quantitatives et qualitatives de quelques populations de Coléoptères coprophiles associés aux excréments de trois types d'herbivores. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 14, 611-619.
- DESIERE, M. (1983) - Ecologie des Coléoptères coprophiles en prairie permanente pâturée. I. Caractéristiques des populations de Coléoptères adultes coprophiles. Phénologie et dynamique saisonnière. II. Les brigades de Coléoptères adultes coprophiles. *Bull. d'Ecologie*, XIV, 2, 99-117.
- HALFFTER, G. and E.G. MATTHEWS (1966) - The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. Departamento de Zoologia, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. I.P.N. Mexico, D.F., 312 p.
- HALFFTER, G. (1975) - Eléments anciens de l'entomofaune néotropicale : ses implications biogéographiques. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, N.S. A, Zoologie, 88, 114-145.
- HALFFTER, G. (1977) - Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Quaestiones Entomologicae*, 13, 231-253.
- HALFFTER, G. and W.D. EDMONDS (1982) - Nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. M.A.B. Instituto de Ecologia, Mexico, D.F.
- HANSKI, I. and H. KOSKELA (1977) - Niche relation among dung inhabiting beetles. *Oecologia (Berl.)* 28, 203-231.
- HANSKI, I. & H. KOSKELA (1978) - Stability, abundance and niche width in the beetles community inhabiting cow dung. *Oikos*, 31, 290-298.
- HANSKI, I. & H. KOSKELA (1979) - Resource partitioning in six guilds of dung inhabiting beetles (Coleoptera). *Ann. Entomol. Fennici*, 45, 1-12.
- HANSKI, I. & OTRONEN, M. (1983) - Movement patterns in *Sphaeridium* : Difference between species, sexes, and feeding and breeding individuals. *Journal of Animal Ecology*, 52, 663-680.
- HANSKI, I. (1979) - The community of coprophagous beetles. D. Phil. Thesis (unpubl.) - Oxford, 238 p.
- HANSKI, I. (1980) - Pattern of beetles succession in droppings. *Ann. Zool. Fennici*, 17, 17-26.
- HANSKI, I. (1980) - Spatial patterns and movements in coprophagous beetles. *Oikos*, 34, 293-310.

- HANSKI, I. (1980) - Spatial variation in the timing of the seasonal occurrence in coprophagous beetles. *Oikos*, 34, 311-321.
- HANSKI, I. (1980) - Movements patterns in dung beetles and in the dung fly. *Anim. Behav.*, 28, 953-964.
- HANSKI, I. (1980) - The community of coprophagous beetles (Coleoptera Scarabaeidae and Hydrophilidae) in northern Europe. *Ann. Entomol. Fennici*, 46 (3), 57-73.
- HANSKI, I. (1980) - The three coexisting species of Sphaeridium (Coleoptera - Hydrophilidae). *Ann. Entomol. Fennici*, 46 (3), 39-48.
- HANSKI, I. (1980) - Migration to and from cow droppings by coprophagous beetles. *Ann. Zool. Fennici*, 17, 11-16.
- HANSKI, I. (1981) - Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos*, 37, 306-312.
- HANSKI, I. (1982) - On patterns of temporal and spatial variation in animal populations. *Ann. Zool. Fennici*, 19, 21-37.
- HANSKI, I. (1982) - Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38, 210-221.
- HOLTER, P. (1974) - Food utilisation of dung eating *Aphodius larvae* (Scarabaeidae). *Oikos*, 25, 71-79.
- HOLTER, P. (1975) - Energy budget of a natural population of *Aphodius rufipes* larvae (Scarabaeidae). *Oikos*, 26, 177-186.
- HOLTER, P. (1979) - Abundance and reproductive strategy of dung beetles *Aphodius rufipes* L. (Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.*, 4, 317-326.
- HOLTER, P. (1979) - Effect of dung beetles (*Aphodius* spp.) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos*, 32, 393-402.
- HOLTER, P. (1982) - Resource utilization and local coexistence in a guild of Scarabaeid dung beetles *Aphodius* spp. *Oikos*, 39, 213-227.
- KLEMPERER, H.G. (1978) - The repair of larval cells and other larval activities in *Geotrupes spiniger* MARSHAM and other species. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.*, 3, 119-131.
- KLEMPERER, H.G. (1979) - An analysis of the nesting behaviour of *Geotrupes spiniger* MARSHAM. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.*, 4, 133-150.
- KLEMPERER, H.G. (1980) - Kleptoparasitic behaviour of *Aphodius rufipes* (L.) larvae in nests of *Geotrupes spiniger* MARSHAM (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.*, 5, 143-151.
- KOSKELA, H. (1979) - Patterns of diel flight activity in dung inhabiting beetles: an ecological analysis. *Oikos*, 33, 419-439.
- KOSKELA, H. & I. HANSKI (1977) - Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. *Ann. Zool. Fennici*, 14, 204-223.
- LANDIN, B.O. (1968) - The diel flight activity of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae). *Opuscula Entomol.*, suppl., 32, 1-172.
- LUMARET, J.P. (1975) - Etude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* DUFT. (Coléoptère, Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu*, 25, 267-282.
- LUMARET, J.P. (1978) - Biogéographie et écologie des Scarabaeidae coprophages du sud de la France. Thèse de Doctorat, Etat, Université Sc. Techn. Languedoc, Montpellier, 264 pp.
- LUMARET, J.P. (1980) - Les Bousiers. Collection Faune et Flore, Balland, 123 pp.
- MERRITT, R.W. (1976) - A review of food habits of the insect fauna inhabiting cattle droppings in North Central California. *Pan Pacific Entomology*, 52 (1) 13-22.

- NIBARUTA, G. (1982) - Etude écologique comparée des Diptères et des Coléoptères colonisant les excréments de Bovidés autochtones et allochtones en milieu tropical africain (Burundi) et en milieu tempéré (Belgique). Thèse de Doctorat, Université de Liège, Faculté des Sciences, 354 pp.
- SANDERS, D.P. & R.C. DOBSON (1966) - The insect complex associated with bovine manure in Indiana. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 59, 955-959.
- SMETANA, A. (1978) - Revision of the subfamily Sphaeridiinae of America North of Mexico (Coleoptera). *Mem. Entom. Soc. Canada*, 105, 292 pp.
- THOME, J.P. et M. DESIERE (1979) - Observations préliminaires sur les mécanismes d'attractions de quelques espèces de Coléoptères Hydrophilidés coprophiles. *Bull. Ecol.*, 10 (3), 211-221.
- VALIELA, I. (1974) - Composition food webs and population limitation in dung arthropod communities during invasion and succession. *Amer. Midl. Nat.*, 92, 370-385.
- WINGO, C.W., THOMAS, G.D., CLARK, G.N. & C.E. MORGAN (1974) - Succession and abundance of insects in pasture manure relationship to face fly survival. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 67 (3), 386-390.

Nombre d'individus par kg.
de matières fécales sèches

STAPHILINIDAE

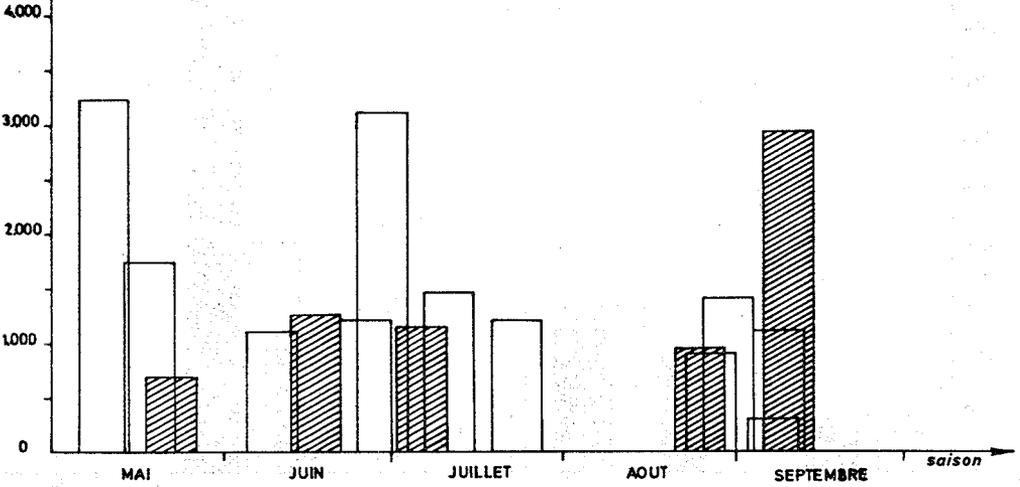


Fig 1

Nombre d'individus par kg.
de matières fécales sèches

HYDROPHILIDAE

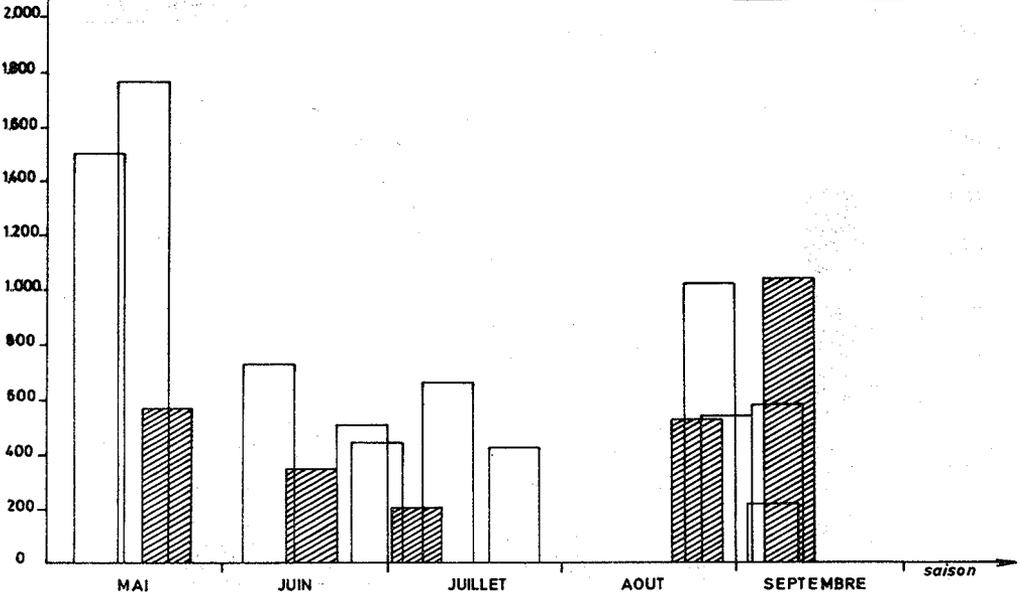
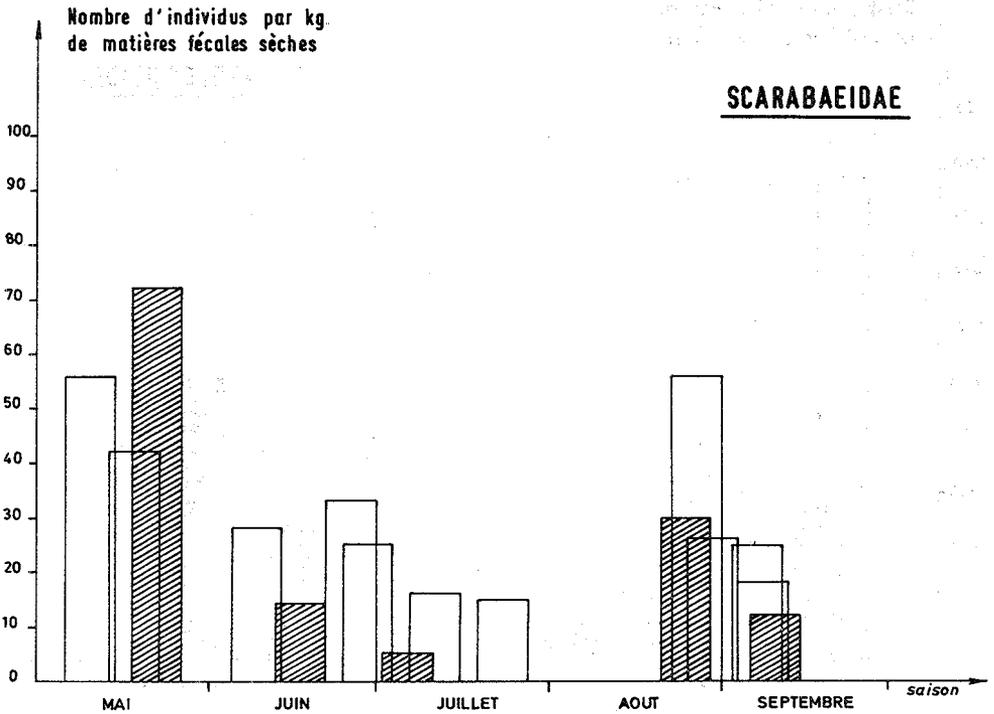
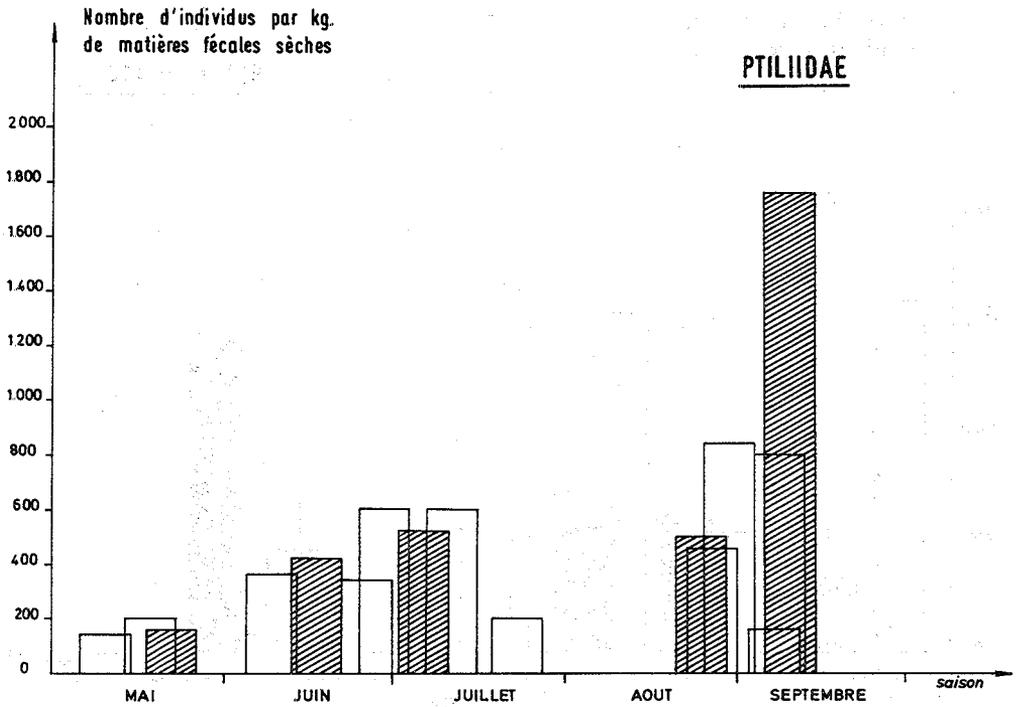


Fig. 2



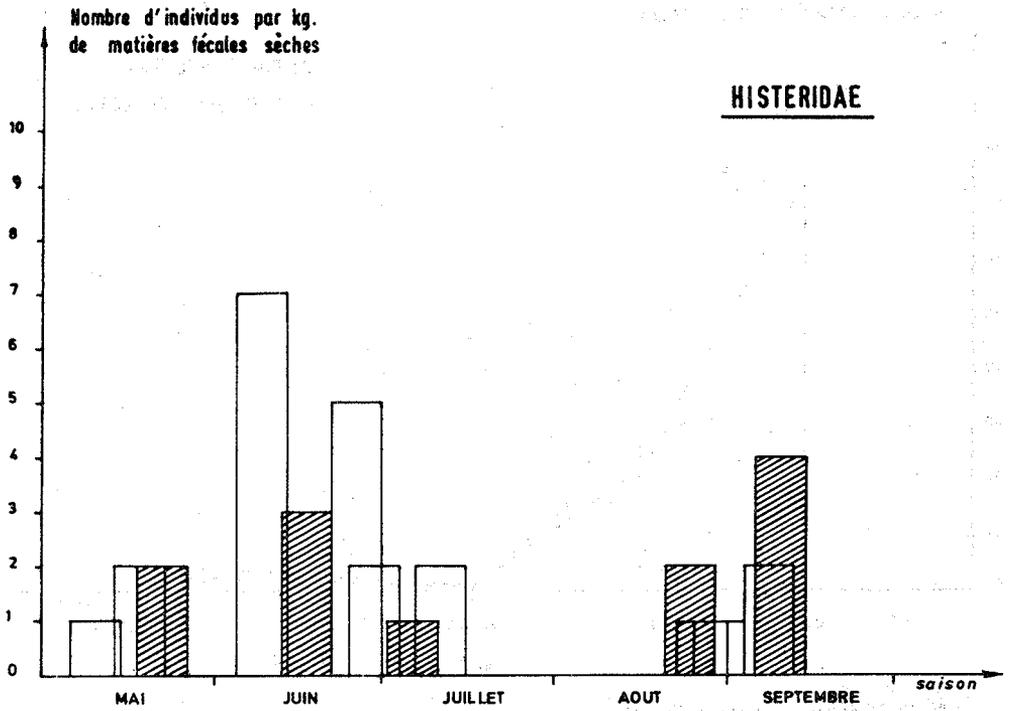


Fig. 5

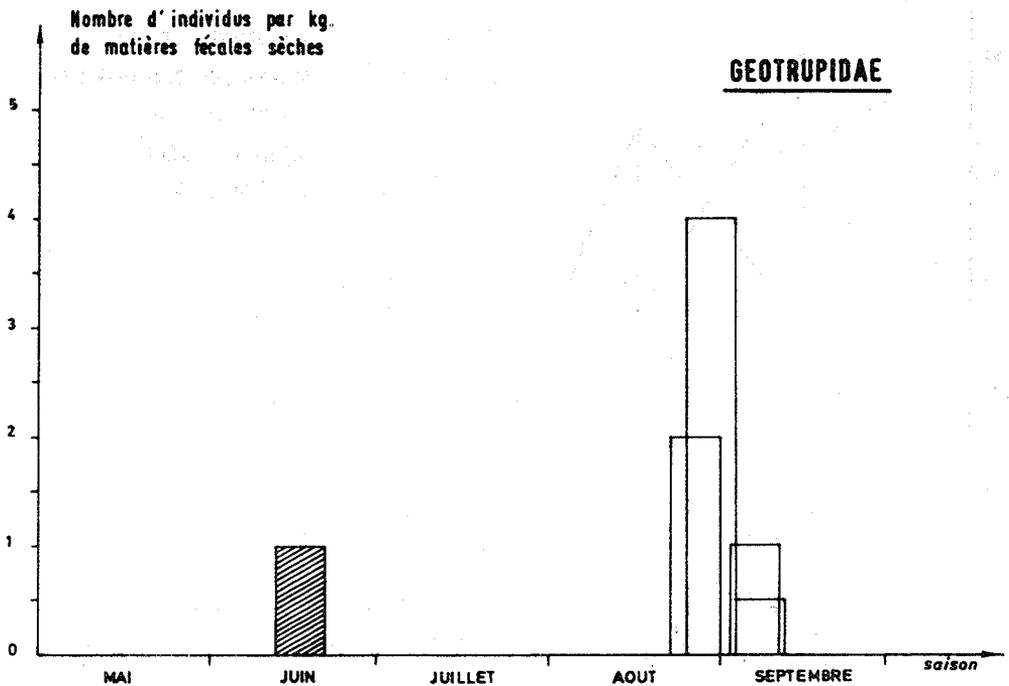


Fig. 6

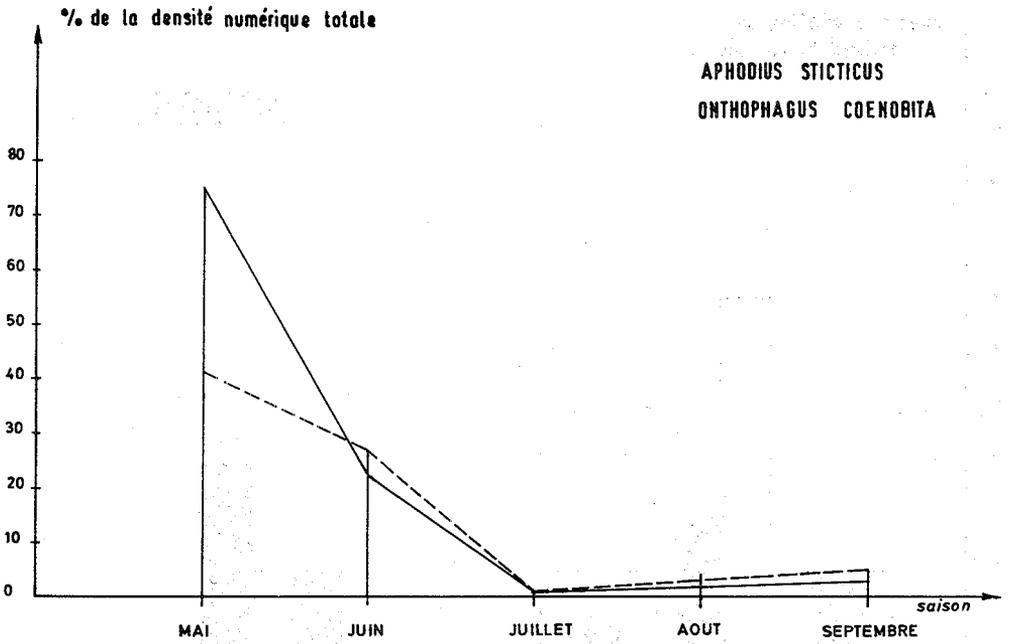


Fig 7

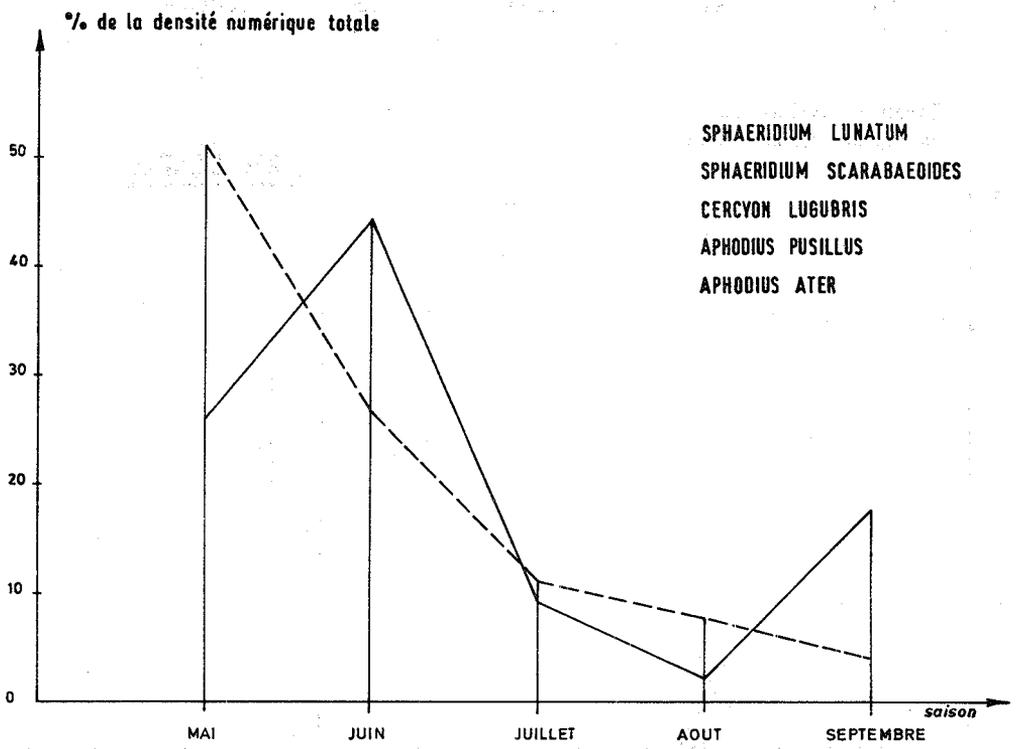


Fig 8

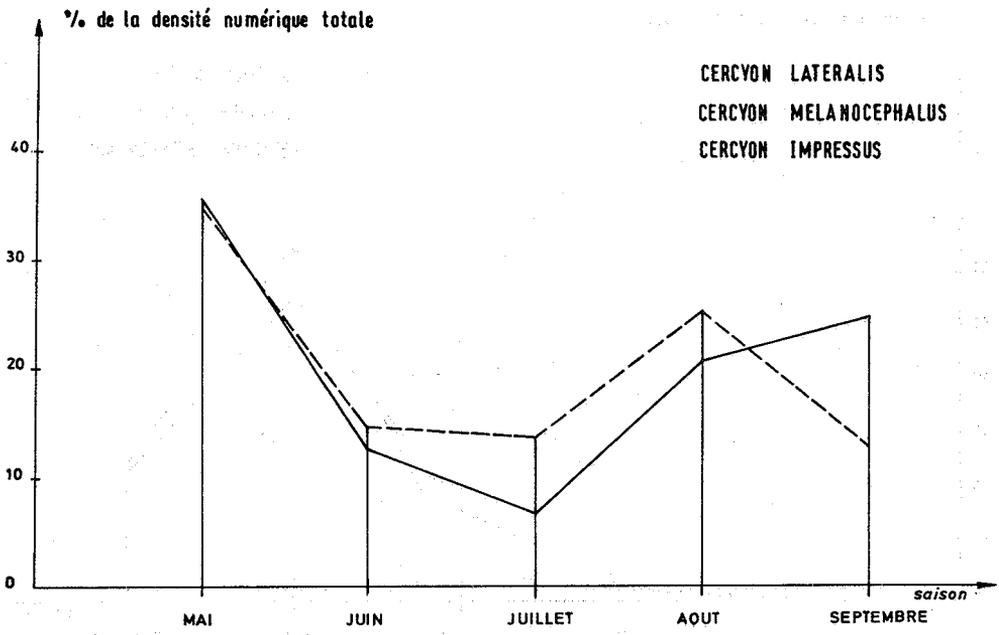


Fig. 9

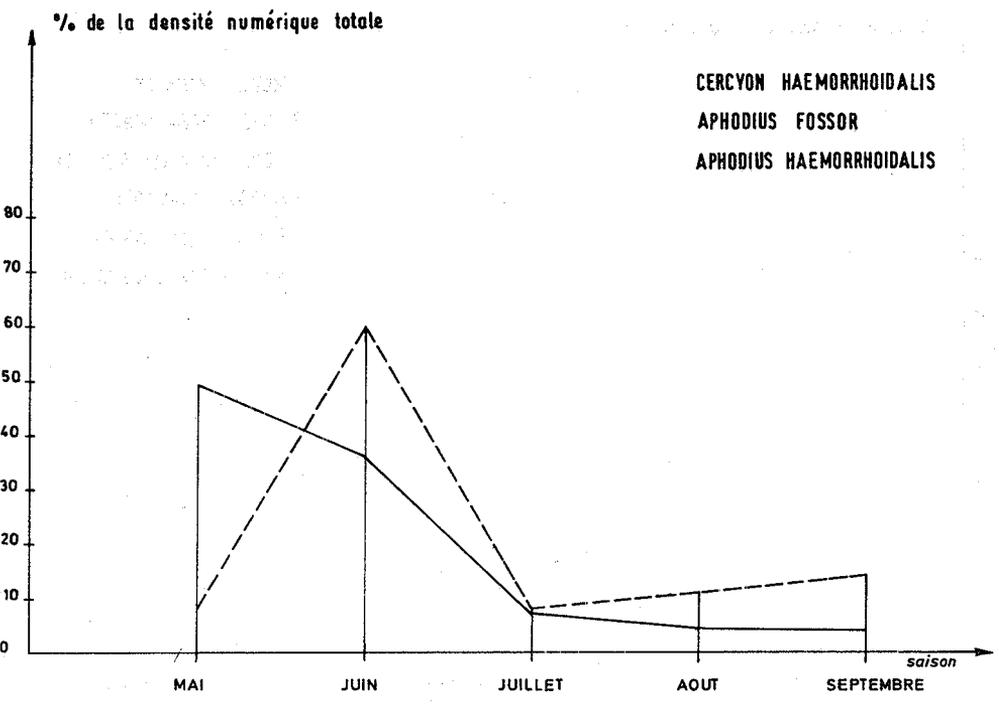


Fig. 10

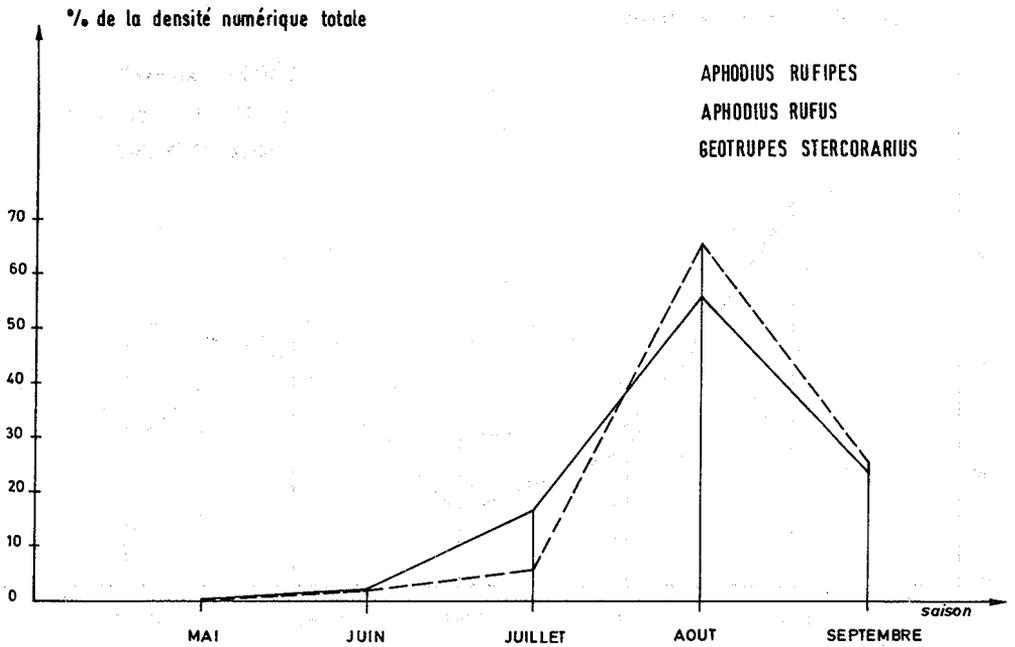


Fig. 11

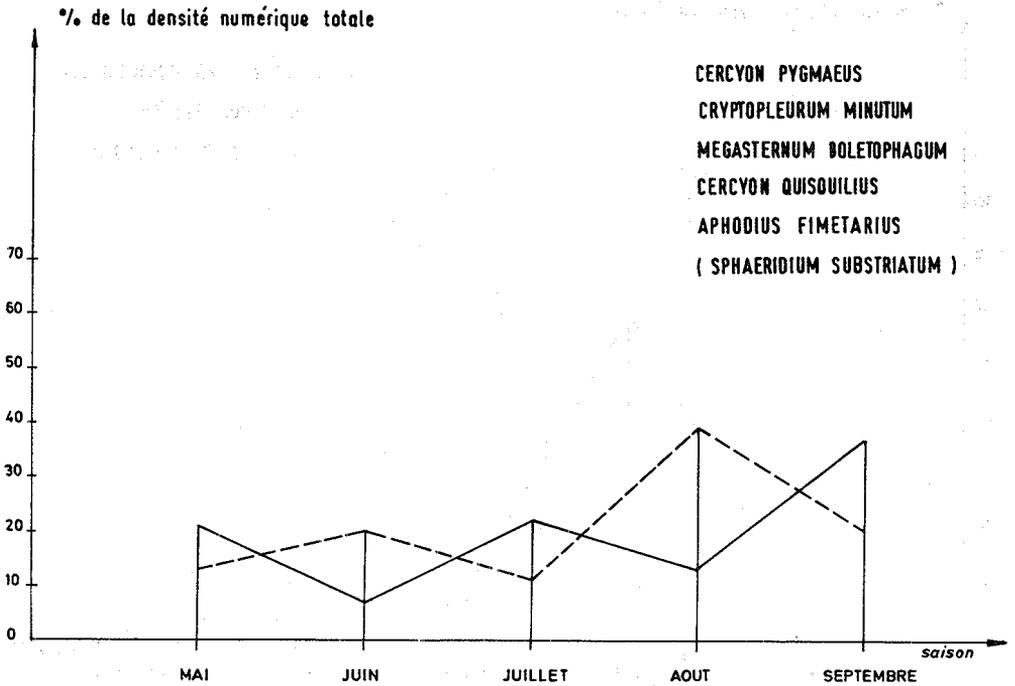


Fig. 12