



CAPÍTULO 12:

Aspects biogéographiques et écologiques de la distribution des scarabéides (Coleoptera: Scarabaeoidea) au Maroc et dans la Péninsule Ibérique

Jean-Pierre Lumaret

Laboratoire de Zoogéographie
UMR 5175 CEFE,
Université Montpellier III.
Route de Mende
34199 Montpellier cedex 5. France
jean-pierre.lumaret@univ-montp3.fr

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

**Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er Cer Milenio
M3M, vol. 7 (2007)**
I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 149 – 158.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

ASPECTS BIOGEOGRAPHIQUES ET ECOLOGIQUES DE LA DISTRIBUTION DES SCARABÉIDES (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA) AU MAROC ET DANS LA PÉNINSULE IBERIQUE

Jean-Pierre Lumaret

Résumé: A partir de l'analyse des relations géographiques et écologiques des Coléoptères Scarabaeoidea Laparosticti (Scarabaeidae, Geotrupidae, Aphodiidae) et de l'extension des aires de distribution des espèces étudiées, on souligne le rôle de l'Ouest paléarctique dans le complexe processus de mise en place des faunes de la Méditerranée et de l'évolution de ses éléments endémiques.

Mots clé: Coléoptères Scarabéides, Aires de distribution, Méditerranée Ouest, Endémisme, Processus biogéographiques.

Aspectos biogeográficos y ecológicos de la distribución de los Escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea) de Marruecos y de la Península Ibérica.

Resumen: Haciendo hincapié en el análisis tanto de las relaciones geográficas y ecológicas de los Coleópteros Scarabaeoidea Laparosticti (Scarabaeidae, Geotrupidae, Aphodiidae), como en la amplitud de las áreas de distribución de las especies involucradas, se subraya el papel del Oeste Paleártico en el complejo proceso de formación de la fauna Mediterránea y de sus elementos endémicos.

Palabras clave: Coleópteros Escarabajos, Áreas de distribución, Oeste Mediterráneo, Endemismo, Procesos biogeográficos.

Biogeographical and ecological relationships of Scarab Beetles' distribution (Coleoptera: Scarabaeoidea) in Morocco and the Iberian Peninsula.

Abstract: The geographic and ecologic relationships of Iberian and Moroccan Laparostict Scarabaeoidea (Scarabaeidae, Geotrupidae, and Aphodiidae) are analysed, as well as the amplitude of geographic range of each species. The role played by W Palaearctic in the complicate assessment process of Mediterranean fauna, and the evolution of its endemic elements is stressed.

Key words: Scarab Beetles, Distribution Areas, W Mediterranean, Endemism, Biogeographical processes.

Introduction

Dans la région ouest-paléarctique, les coléoptères Scarabaeoidea Laparosticti sont pour la plupart coprophages, bien que certains puissent être sapro-coprophages, myco-coprophages, voire floricoles mais d'une manière tout à fait exceptionnelle (Baraud, 1985). Au cours de ces dernières années, leur biologie et leur distribution ont fait l'objet de nombreux travaux en Europe du sud et au Maghreb, tant ponctuels (Lumaret & Lobo, 1996; Ruiz, 1998; Janati-Idrissi *et al.*, 1999; Lobo *et al.*, 2001; Errouissi *et al.*, 2004) que de synthèse (Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Dellacasa & Dellacasa, 2006; Lumaret, 1990; Hollande & Théron, 1998; Lumaret & Lobo, 1996; Lumaret *et al.* 1996; Lobo *et al.*, 2004).

Cette coprophagie concerne essentiellement les Scarabaeidae (Scarabaeinae et Coprinae), les Geotrupidae et Aphodiidae (Baraud, 1992). Les Scarabaeidae, bien adaptés en général aux températures élevées et à des périodes plus ou moins longues de sécheresse, sont largement distribués sur le pourtour méditerranéen tandis que les représentants des autres familles sont plutôt adaptés à des conditions

plus tempérées et de la sorte ils sont mieux distribués à travers toute l'Europe occidentale, avec des nuances toutefois dans le cas des *Thorectes* (Hanski, 1986, 1991; Lumaret & Kirk, 1987, 1991; Lobo *et al.*, 2002; Hanski & Cambefort, 1991). Les Geotrupidae et la plupart des Scarabaeidae (sauf les Scarabaeini) sont des fouisseurs qui creusent directement leur terrier à l'aplomb des déjections, quoique quelques Geotrupidae approvisionnent aussi leur terrier à partir de ressources dispersées (*Typhaeus*, *Thorectes...*) (Zunino, 1991; Zunino & Palestrini, 1986). Les Scarabaeini sont des rouleurs qui modèlent en boules les déjections avant de les enfouir à distance, hors de portée de la plupart des autres coprophages. Quant aux Aphodiidae qui constituent la guilda des résidents, ils sont souvent de petite taille et se nourrissent directement à partir des déjections en place, pondant leurs œufs, au sein de la masse stercorale et sous la croûte (Lumaret, 1975), mais aussi à l'interface sol-déjection. Quelques rares espèces cependant creusent un nid primitif sous la déjection (cas des *Otophorus* et des *Colobopterus*; Rojewski, 1983).

Lumaret & Lobo (1996) ont analysé la distribution de l'ensemble des Scarabaeoidea coprophages de la sous-région ouest-paléarctique (333 espèces). Cette région couvre un ensemble allant de l'Afrique du Nord, du Maroc au Sinaï, et l'Europe depuis l'Océan Atlantique jusqu'à l'Oural (60°E), en incluant dans sa partie méridionale les bords de la mer Caspienne et la partie ouest du Kazakhstan, soit une surface totale estimée à 12.10^6 km². La surface couverte par l'aire de distribution de chaque espèce est très variable. Certaines sont totalement cosmopolites, souvent disséminées par l'homme, d'autres présentent une vaste aire de distribution s'étendant de l'Europe à l'Asie; d'autres enfin sont des endémiques à distribution restreinte ou très restreinte. Six classes de surface (I-VI) ont été ainsi définies par Lumaret & Lobo (1996), chaque classe correspondant à une subdivision de la surface totale de l'aire de référence. Chacune des 333 espèces répertoriées par ces auteurs a été rattachée à l'une de ces 6 classes, en fonction de la surface couverte par son aire de distribution. Le schéma suivant a été retenu: (I): espèces dont l'aire de distribution couvre moins ou au mieux 0,1% de la surface totale de la région ouest-paléarctique, soit au maximum 12.10^3 km²; (II): espèces dont l'aire de distribution est comprise entre 0,1% et 0,5% de la surface totale de la région ouest-paléarctique, soit au maximum 6.10^4 km²; (III): espèces dont l'aire de distribution est comprise entre 0,5% et 1% de la surface totale de la région ouest-paléarctique, soit au maximum 12.10^4 km²; (IV): espèces dont l'aire de distribution est comprise entre 1% et 5% de la surface totale de la région ouest-paléarctique, soit au maximum 6.10^5 km²; (V): espèces dont l'aire de distribution est comprise entre 5% et 10% de la surface totale de la région ouest-paléarctique, soit au maximum 12.10^5 km²; (VI): espèces dont l'aire de distribution est supérieure à 10% de la surface totale de la région ouest-paléarctique. Les espèces des classes I à IV ont été considérées comme des espèces à distribution réduite

(moins de 6.10^5 km²). Il s'agit beaucoup de cas d'espèces endémiques. Le niveau d'échelle IV équivaut à la surface de la Péninsule ibérique ($5.8.10^5$ km²), du Maghreb ($6.3.10^5$ km²), de la région caucaso-anatolienne (7.10^5 km²), ou encore du complexe Italie-Grèce-Balkans ($6.1.10^5$ km²), soit des sous-unités biogéographiques bien identifiables. Lumaret & Lobo (1996) ont montré que très souvent les espèces de Scarabaeidae avaient une large répartition, 80,6% d'entre elles (sur 134 au total) se retrouvant rassemblées dans les classes V et VI (espèces à large distribution). A l'inverse, les Geotrupidae ont souvent une aire de distribution restreinte, 48% seulement des 63 espèces inventoriées étant distribuées dans les classes V et VI. Les 350 espèces d'Aphodiidae se positionnent de façon intermédiaire, avec 56% des espèces dans les classes V et VI. Le type chorologique des espèces diffère significativement selon les familles considérées. Chez les Scarabaeidae, la plupart des espèces à répartition réduite (classes I-IV) ont une distribution de type ibéro-maghrébin (57,7%) et balkanique (31,2%). Par contre, pour les Aphodiidae, 31,2% des espèces à distribution réduite (classes I-IV) sont localisées au Maghreb, 17,5% dans la région caucaso-anatolienne, 11% dans la Péninsule ibérique et 9,7% dans l'arc alpin. Quant aux Geotrupidae, les espèces des classes I-IV sont essentiellement localisées dans la Péninsule ibérique (39,4%), le Maghreb (30,3%) et la région corso-sarde (9,1%) (Lumaret & Lobo, 1996).

Le nombre d'espèces, en particulier celui des endémiques, est couramment accepté comme un important critère pour définir les *hotspots de biodiversité*. Le terme *hotspot* qualifiait à l'origine une aire qui se distingue par sa richesse spécifique particulièrement élevée, le niveau d'endémisme des espèces, le nombre d'espèces rares ou en danger. Actuellement et par extension, ce terme « hotspot de biodiversité » désigne communément une région à richesse spécifique élevée (Reid, 1998). On ne rencontre pratiquement aucune espèce endémique ou à distribution restreinte dont le barycentre de l'aire de distribution soit situé au-delà du 47° degré de latitude nord. Durant la dernière période glaciaire (Würm-Weichsel, 115000-130 000 BP), les arbres étaient très rares au-delà de la latitude 45°N, avec une végétation polaire qui commençait approximativement aux alentours du 52°N (Huntley & Bicks, 1983; Huntley, 1990). De ce fait, la faune coprophage actuelle que l'on rencontre au-delà de telles latitudes est fort probablement originaire de zones plus méridionales et il n'est donc pas surprenant que la plupart des espèces que l'on rencontre au nord de l'Europe soient des espèces généralistes et à large distribution.

Les Scarabaeidae comptent la plus grande proportion d'espèces à large distribution et une proportion notable d'espèces méditerranéennes sont communes à l'Afrique du Nord et l'ouest de l'Europe, avec cependant un nombre restreint d'endémiques ibéro-maghrébins (Lumaret & Lobo 1996). Les relations entre les faunes du nord de l'Afrique (Maroc, Algérie et Tunisie) et de l'Europe ont été largement

influencées par l'ouverture et la fermeture du détroit de Gibraltar qui a agi comme une barrière pour beaucoup d'organismes (Beerli *et al.*, 1996; De Jong, 1998; Gantenbein & Largiadèr, 2003). Au cours de la crise messinienne, au Miocène tardif (5–6 Ma), le Bassin méditerranéen s'est largement asséché lors de la fermeture du détroit de Gibraltar (Hsü *et al.*, 1977; Krijgsman, 2002). Il en est résulté des corridors émergés qui peuvent avoir favorisé des échanges entre le Sud de l'Europe et le Maghreb. La réouverture du détroit au début du Pliocène, il y a environ 5 Ma, s'est traduit à nouveau par un remplissage de la Méditerranée et la disparition des ponts terrestres. Cet événement a probablement favorisé la vicariance observée dans de nombreuses lignées d'organismes terrestres, aussi bien chez les vertébrés (Cheylan, 1990; Cosson *et al.*, 2005) que les insectes, comme par exemple les *Thorectes* (Col. Geotrupidae) ou encore les *Misolampus* et *Tentyria* (Col. Tenebrionidae) (Palmer & Cambefort, 1997, 2000). Plus tard, et particulièrement depuis 2,4 Ma, les fluctuations climatiques ont profondément affecté la structure phylogéographique des biomes méditerranéens (Hewitt, 1996, 1999). Les aires de distribution de la plupart des espèces européennes ont été alors soumises à plusieurs cycles d'expansions et de contractions, avec des extinctions des populations les plus au nord pendant les périodes glaciaires suivies, lors des phases interglaciaires, d'expansions en retour à partir des péninsules méditerranéennes situées les plus au sud. L'isolement des populations dans des régions de l'Europe méditerranéenne, séparées les unes des autres, a conduit à une différenciation allopatrique et à un fort remaniement phylogéographique (Hewitt, 2001). Durant ce même temps, l'Afrique du Nord a été soumise à une alternance de phases humides et hyperarides, depuis le milieu du Pliocène jusqu'au Pléistocène (Street & Gasse, 1981; Quezel & Barbero, 1993).

Comment dans ces conditions s'est mise en place la faune actuelle des Scarabéides d'Afrique du Nord, et plus particulièrement celle du Maroc ? Quels sont ses relations avec la faune ibérique ? D'après Baraud (1985), la faune des Scarabaeoidea du Nord de l'Afrique serait la résultante de plusieurs courants de peuplement. Des éléments de la faune de l'Europe occidentale et même septentrionale auraient colonisé le nord de l'Afrique par l'extrémité ouest du Bassin méditerranéen. C'est le cas de plusieurs espèces d'*Aphodius*, comme *A. luridus* (F.), *A. subterraneus* (L.), *A. erraticus* (L.) et *A. scrofa* (F.), de Scarabaeidae comme *Sisyphus schaefferi* (L.) et *Onthophagus taurus* (Schreb.) et de Geotrupidae comme *Typhaeus Typhaeus* (L.) et *Sericotrupes niger* Marsh., certaines de ces espèces n'ayant ensuite que peu diffusé au-delà du Maroc. Toujours selon Baraud (1985), on peut identifier en Afrique du Nord une faune méditerranéenne, d'ailleurs plus caractérisée au niveau générique que spécifique. Ces genres sont souvent représentés en Afrique du Nord par des espèces ou sous-espèces endémiques, comme dans le cas des représentants du genre *Thorectes* Mulsant (Palmer & Cambefort, 1997). A l'inverse, certains genres typiquement éthio-

piens, comme *Scarabaeus* L., *Gymnopleurus* Ill., *Onitis* F., ont colonisé tout le Nord de l'Afrique en atteignant même le sud de l'Europe. De la sorte des espèces ont une répartition ibérico-maghrébine (Lumaret & Lobo, 1996) et certaines même ont pu atteindre la Sicile (distribution siculo-maghrébine). D'autres enfin sont restées circum-méditerranéennes, comme les *Bubas* Mulsant ou encore les *Thorectes* Mulsant (Baraud, 1992).

Le contact Espagne-Maroc apparaît de la sorte particulièrement intéressant à étudier quant à l'origine biogéographique des espèces de Scarabéides Laparosticti, dans la mesure où cette partie occidentale de la Méditerranée a subi plusieurs événements géographiques dont des transgressions et régressions marines répétées, avec mise en contact des plaques européenne et africaine. La crise messinienne, qui a entraîné une fermeture du détroit de Gibraltar et un assèchement au moins partiel de la Méditerranée (Jaume & Garcia, 1992; Maldonado & Uriz, 1995; Ruggieri, 1967; Palmer & Cambefort, 1997, 2000), a pu permettre le passage d'espèces dans les deux sens.

A partir de ce constat, nous avons comparé la composition de la faune du Maroc à celle de la Péninsule ibérique, en nous attachant essentiellement à la catégorie chorologique (au sens de La Greca, 1964) des espèces présentes.

Matériels et méthodes

Seuls les genres strictement coprophages ou très majoritairement coprophages appartenant aux trois principales familles de Scarabaeoidea (Geotrupidae, Scarabaeidae et Aphodiidae) ont été retenus. Parmi les Aphodiidae, ont été exclus les genres détritivores suivants: *Rhyssemus* Mulsant, *Psammodyus* Fallen, *Diastictus* Mulsant et *Rhyssemodes* Mulsant. Dans cette famille, l'étude portera de la sorte uniquement sur les genres *Aphodius* Illiger, *Heptaulacus* Mulsant, *Sugrames* Reitter (= *Sitiphus* Fairmaire) et *Pleurophorus* Mulsant.

Les limites taxonomiques de notre étude sont donc les suivantes:

- * Famille des *Geotrupidae*, avec deux sous-familles: Bolboceratinae et Geotrupinae (avec les Chromogeotrupini et Geotrupini).
- * Famille des *Aphodiidae*, avec deux sous-familles: Aphodiinae et Psammodiinae (dans lequel on n'a retenu que le genre *Pleurophorus*).
- * Famille des Scarabaeidae, avec deux sous-familles: Scarabaeinae (Gymnopleurini, Scarabaeini et Sisyphini) et Coprinae (Coprini, Onitellini, Onitini et Onthophagini).

Pour chaque espèce, nous avons défini son aire globale de distribution, en nous basant sur les modèles établis par La Greca (1964) lors de son étude de la faune italienne, repris par Vigna Taglianti *et al.* (1992). Les limites de répartition des espèces du Maroc et d'Espagne ont été établies à partir des données de Balthasar (1963, 1964) pour l'ensemble de la faune des régions paléarctique et orientale et en dépouillant les faunes du Maroc (Baraud, 1985), d'Espagne (Ba-

guena Corella, 1967; Martin Pierra, 1982), de France (Paulian & Baraud, 1982), d'Europe occidentale (Baraud, 1977), de Belgique (Janssens, 1960), d'Italie (Dellacasa, 1983), de Pologne (Stebnicka, 1976), d'Arabie Saoudite (Paulian, 1980; Pittino, 1984), d'Arménie (Iablokoff-Khznorian, 1967), du Kazakhstan (Nicolajev, 1987), de Mongolie (Nicolajev & Puntsagdulam, 1980; Grebenscokov, 1985), d'Indochine (Paulian, 1945), de Corée (Stebnicka, 1980; Kim, 1984, 1985) et du Japon (Masumoto, 1985).

Résultats

40 espèces et 27 genres ont été décomptés au total 37 Geotrupidae (11 espèces marocaines, 22 espagnoles, 4 en commun), 137 Aphodiidae (39 espèces marocaines, 53 espagnoles, 45 en commun) et 68 Scarabaeidae (13 espèces marocaines, 23 espagnoles, 32 en commun) (Tableau I).

La richesse spécifique de la Péninsule ibérique (179 espèces) est supérieure à celle du Maroc (144 espèces), avec proportionnellement plus de Geotrupidae et moins d'Aphodiidae dans la Péninsule ibérique (Tableau II). Il faut noter par contre qu'aussi bien au Maroc (31,7%) que dans la Péninsule ibérique (30,7%) la proportion des Scarabaeidae paraît significativement plus importante comparé à l'ensemble de la région ouest-paléarctique (24,5%), mais cette impression est à nuancer car dans leur travail Lumaret & Lobo (1996) ont pris en compte la faune totale des Laparosticti, en particulier les genres d'Aphodiidae non coprophages (*Psammodyus*, *Rhyssmodes*...) qui sont exclus de la présente analyse.

Si l'on considère chacune des familles individuellement, on constate des disparités entre la répartition globale des espèces dans l'ensemble de la région ouest-paléarctique et leur équivalent au Maroc et dans la Péninsule ibérique. Dans le cas des Geotrupidae (Tableau III), les espèces à répartition typiquement maghrébine représentent 16,2% de l'ensemble des Geotrupidae, tandis que les endémiques (Maroc + Espagne) représentent ensemble 43% du total des espèces. Au niveau de la faune de chacun des deux pays, le taux d'endémisme atteint 20% pour le Maroc (3 *Thorectes*) et 50% pour la Péninsule ibérique (10 *Thorectes* sur un total de 13 endémiques), tandis que les Geotrupidae à répartition typiquement maghrébine atteignent 40% de la faune marocaine (dont 4 *Thorectes* sur un total de 6 espèces). La faune espagnole est surtout caractérisée par une faune euro-turannique (11,5% du total des espèces dans chaque cas). Sur l'ensemble des espèces répertoriées, les *Thorectes* représentent à eux seuls 19 espèces sur un total de 37 espèces, soit 51,4%.

Les types chorologiques des Aphodiidae sont extrêmement divers (Tableau IV). Les Aphodiidae propres au Maroc et propres à la Péninsule ibérique constituent ensemble 23,85% des représentants de cette famille, tandis que ces espèces à répartition euro-méditerranéo-turannique atteignent 9,2% du total des espèces, ces deux groupes représentent respectivement 21,9% et 15,8% des Aphodiidae du Maroc et 15,9% et 12,8% des Aphodiidae d'Espagne. Le

Tableau I. Liste des 27 genres répertoriés au Maroc et dans la Péninsule ibérique (244 espèces recensées).

Famille des Geotrupidae (37 espèces):

Bolbelasmus Boucomont, 1910 (2 espèces)
Ceratophyus Fischer, 1823 (2 espèces)
Typhaeus Leach, 1815 (3 espèces)
Geotrupes Latreille, 1796 (4 espèces)
Stereopyge Costa, 1847 (1 espèce)
Allotrupes François, 1904 (1 espèce)
Thorectes Mulsant, 1842 (19 espèces)
Anoplotrupes Jekel (1 espèce)
Trypocopris Motschoulsky (2 espèces)
Odontaeus Samouelle, 1819 (1 espèce)
Sericotrupes Zunino, 1984 (1 espèce)

Famille des Aphodiidae (139 espèces):

Aphodius Illiger, 1798 (127 espèces)
Sugrames Reitter, 1894 (1 espèce)
Heptaulacus Mulsant, 1842 (6 espèces)
Oxyomus Stephens (1 espèce)
Pleurophorus Mulsant 1842 (4 espèces)

Famille des Scarabaeidae (68 espèces):

Scarabaeus Linné, 1758 (10 espèces)
Gymnopleurus Illiger, 1803 (4 espèces)
Sisyphus Latreille, 1807 (1 espèce)
Copris Muller, 1764 (2 espèces)
Cheironitis Lansberge, 1875 (3 espèces)
Bubas Mulsant, 1842 (3 espèces)
Onitis Fabricius, 1798 (4 espèces)
Euoniticellus Janssens, 1953 (3 espèces)
Caccobius Thomson, 1863 (1 espèce)
Onthophagus Latreille, 1802 (32 espèces)
Euonthophagus Balthasar, 1959 (5 espèces)

Maroc compte en outre 14,5% d'Aphodiidae à répartition maghrébine (8,5% de l'ensemble des Aphodiidae), tandis que 13,8% des Aphodiidae d'Espagne ont une répartition euro-turannique.

Plus de 55% de l'ensemble des Scarabaeidae des deux pays se répartissent entre les grands types de distribution suivants: euro-turannique (20,6%), euro-méditerranéo-turannique (16,2%), nord-africaine (8,8%), ibéro-maghrébine (10,3%) (Tableau V). Dans le détail, la part prise par les espèces nord-africaines dans la faune des Scarabaeidae du Maroc atteint 13,3%. De la même manière, les proportions des espèces ibéro-maghrébines et euro-méditerranéo-turaniques sont sensiblement supérieures (respectivement 15,6% et 24,4%) au Maroc par rapport à la faune totale étudiée. A l'inverse, la proportion des espèces euro-turaniques atteint 25,5% en Espagne. Dans les deux cas le taux d'endémisme est très faible: 4,4% des Scarabaeidae du Maroc; 5,5% des Scarabaeidae d'Espagne.

Tableau II. Comparaison des faunes coprophages du Maroc et de la Péninsule ibérique par rapport à l'ensemble de la région Ouest-paléarctique.

	Maroc		Péninsule ibérique		Région ouest-paléarctique (*)	
	Nombre espèces	%	Nombre espèces	%	Nombre espèces	%
Geotrupidae	15	10,0	26	14,5	63	11,5
Aphodiidae	90	60,0	99	54,7	350	64,0
Scarabaeidae	45	30,0	55	30,7	134	24,5
TOTAL	150		179		547	

(*): d'après Lumaret & Lobo (1996). A noter que dans ce travail les espèces non coprophages ont été également considérées, en particulier parmi les Aphodiidae.

Tableau III. Distribution des Geotrupidae du Maroc et de la Péninsule ibérique (37 espèces au total)

Fréquence du type de distribution pour les deux entités géographiques (%) = FTD

Fréquence au Maroc (total 15 espèces) (%) = FMA

Fréquence dans la Péninsule ibérique (total 26 espèces)(%)= FPI

CHOROTYPES	<i>Allotrupes</i>	<i>Anoplotrupes</i>	<i>Bolbelasmus</i>	<i>Ceratophyus</i>	<i>Geotrupes</i>	<i>Odontaeus</i>	<i>Sericotrupes</i>	<i>Stereopyge</i>	<i>Thorectes</i>	<i>Trypocopris</i>	<i>Typhaeus</i>	Total espèces	FTD %	FMA %	FPI %
Espèces marocaines:															
Endémique Maroc	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	3	8,0	20,0	-
Siculo-maghrébin	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	2	5,0	13,3	-
Maghrébin	1	-	-	-	-	-	-	-	4	-	1	6	16,2	40,0	-
TOTAL MAROC	1	-	-	-	-	-	-	1	8	-	1	11	-	-	-
Espèces ibériques:															
Endémique ibérique	-	-	-	1	1	-	-	-	10	-	1	13	35,0	-	50,0
Européen	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	3	8,0	-	11,5
Ouest-européo-méridional	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	2	5,0	-	7,7
Euro-turanique	-	-	-	-	2	-	-	-	-	1	-	3	8,0	-	11,5
Ouest-européen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	2,7	-	3,8
TOTAL PENINSULE	-	1	1	1	4	1	-	-	11	2	1	22	-	-	-
Espèces en commun:															
Ibérico-maghrébin	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	2	5,0	13,3	7,7
Ouest-méditerranéen	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	2,7	6,7	3,8
Ouest-euro-maghrébin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2,7	6,7	3,8
TOTAL ESPECES EN COMMUN	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-	1	4	-	-	-

Discussion et conclusion

D'une manière générale, les espèces dont la répartition est très large sont rares (Gaston, 1996). C'est le cas ici, mais de manière modulée car des différences existent entre les familles, les taxons ne représentent pas les mêmes amplitudes de répartition. A l'échelle de la région ouest-paléarctique, les Geotrupidae participent pour 11,5% de la faune totale, les Aphodiidae 64% et les Scarabaeidae pour 24,5 % (Tableau II). Lumaret et Lobo (1996) ont montré que 52,4% des Geotrupidae avaient une distribution réduite, inférieure à 5 % de la surface de la région ouest-paléarctique, ce qui correspond par exemple à la surface de la Péninsule ibérique. Cette famille est très bien représentée dans la Péninsule ibérique (14,9%), surtout du fait de la très grande diversité du genre *Thorectes* (Palmer & Cambefort, 1997, 2000).

Dans le même temps, 44 % des Aphodiidae présentent une même distribution restreinte, contre

seulement 19,4% des Scarabaeidae. Au Maroc et dans la Péninsule ibérique, les Scarabaeidae sont proportionnellement mieux représentés (respectivement 33,1% et 31,4% de la faune totale) que par exemple que les Aphodiidae (respectivement 55,9% et 53,7% du total). Cette sous-représentation relative des Aphodiidae tient sans doute à leurs exigences écologiques particulières, liées à un climat tempéré ou froid et à la nécessité souvent pour beaucoup d'espèces de disposer d'excréments riches en eau (Lumaret, 1995). Ainsi en Pologne et en Belgique, les Aphodiidae représentent respectivement 73,5 % et 72 % de la faune des coprophages (Lumaret, 1995). De même en France tempérée et en montagne les Aphodiidae constituent 71,5% et 79% de la faune des Scarabéides coprophages (Lumaret & Stinet, 1992) alors qu'en région méditerranéenne leur proportion avoisine 52%.

Tableau IV. Distribution des Aphodiidae du Maroc et de la Péninsule ibérique (139 espèces)

Fréquence du type de distribution pour les deux entités géographiques (%) = FTD

Fréquence au Maroc (total 90 espèces) (%) = FMA

Fréquence dans la Péninsule ibérique (total 98 espèces)(%)= FPI

CHOROTYPES	<i>Aphodius</i>	<i>Pleurophorus</i>	<i>Heptaulacus</i>	<i>Oxyomus</i>	<i>Sugrames</i>	Total espèces	FTP %	FMA %	FPI %
Espèces marocaines:									
Endémique	16	–	2	–	–	18	12,9	20,0	–
Maghrébin	11	–	–	–	1	12	8,6	13,3	–
Nord-africain	5	1	–	–	–	6	4,3	6,7	–
Siculo-maghrébin	1	–	–	–	–	1	0,7	1,1	–
Saharo-sindien	1	–	–	–	–	1	0,7	1,1	–
Turanico-maghrébin	1	1	–	–	–	2	1,4	2,2	–
TOTAL MAROC	35	2	2	–	1	40	–	–	–
Espèces ibériques:									
Endémique	12	–	3	–	–	15	10,8	–	15,3
Pyrénéen	2	–	–	–	–	2	1,4	–	2,0
Européen	7	–	1	1	–	9	6,5	–	9,2
Euro-turanique	13	–	–	–	–	13	9,3	–	13,3
Sud-européen	3	–	–	–	–	3	2,2	–	3,1
Ouest-européen	1	–	–	–	–	1	0,7	–	1,0
Ponto-européen	1	–	–	–	–	1	0,7	–	1,0
Euro-sibérien	2	–	–	–	–	2	1,4	–	2,0
Euro-centro-asiatique	1	–	–	–	–	1	0,7	–	1,0
Asiatico-européen	2	–	–	–	–	2	1,4	–	2,0
TOTAL PENINSULE	44	–	4	1	–	49	–	–	–
Espèces en commun:									
Ibérico-maghrébin	11	–	–	–	–	11	7,9	12,2	11,2
Ibérico-turanico-maghrébin	1	–	–	–	–	1	0,7	1,1	1,0
Ibérico-nord-africain	3	–	–	–	–	3	2,2	3,3	3,1
Euro-maghrébin	1	–	–	–	–	1	0,7	1,1	1,0
Euro-méditerranéo-turanique	12	–	–	–	–	12	8,6	13,3	12,2
Centro-asiatico-européo-méditerranéen	2	–	–	–	–	2	1,4	2,2	1,0
Ouest-méditerranéen	7	1	–	–	–	8	5,8	8,9	8,2
Méditerranéen	1	–	–	–	–	1	0,7	1,1	1,0
Méditerranéo-soudanien	2	–	–	–	–	2	1,4	2,2	2,0
Paléarctique	6	–	–	–	–	6	4,3	6,7	6,1
Cosmopolite	2	1	–	–	–	3	2,2	3,3	3,0
TOTAL ESPECES EN COMMUN	48	2	–	–	–	50	–	–	–

La distribution des espèces endémiques dans la région ouest-paléarctique montre un modèle de différenciation en deux pôles opposés, chacun situé à l'une des extrémités du Bassin méditerranéen. Ces pôles rassemblent à eux seuls la majorité des endémiques (67,7%) (Lumaret & Lobo, 1996), la région occidentale du Bassin méditerranéen (principalement Maghreb et Péninsule ibérique) constituant le pôle majeur, avec 51,7% de l'ensemble des endémiques. Un tel type de distribution amphiméditerranéenne avait déjà été reconnu par Jeannel (1942). On sait, à partir de travaux menés sur d'autres groupes, que les éléments les plus anciens de la faune sont cantonnés dans la

partie occidentale de la région méditerranéenne, qui était déjà une partie de l'Eurasie avant le Miocène (Oosterbroek & Arntzen, 1992), tandis qu'au contraire la région orientale est une partie plus récente de l'Eurasie. La dernière vicariance mettant en jeu des éléments faunistiques de lignées ouest et est méditerranéennes date au moins de 10 MA, ce qui coïncide avec la mise en place finale des Alpes et des Pyrénées (Oosterbroek & Arntzen, 1992). De ce fait, la distribution actuelle amphiméditerranéenne des centres d'endémisme serait le résultat d'une évolution et d'une cladogénèse dans ces deux zones privilégiées pendant une longue période. Pour ces raisons, les par-

Tableau V. Distribution des Scarabaeidae du Maroc et de la Péninsule ibérique (68 espèces au total)

Fréquence du type de distribution pour les deux entités géographiques (%) = FTD

Fréquence au Maroc (total 45 espèces) (%) = FMA

Fréquence dans la Péninsule ibérique (total 55 espèces)(%)= FPI

CHOROTYPES	Scarabaeus	Sisyphus	Bubas	Caccobius	Cheironitis	Copris	Euoniticellus	Euonthophagus	Gymnopleurus	Onitis	Onthophagus	Total espèces	FTP %	FMA %	FPI %
Espèces marocaines:															
Endémique Maroc	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	2	2,9	4,4	-
Saharo-sindien	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2,9	4,4	-
Nord-africain est-méditerranéen	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	2,9	2,2	-
Nord-africain	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	3	5	7,4	11,1	-
Turanico-maghrébin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1,5	2,2	-
Maghrébin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1,5	2,2	-
TOTAL MAROC	3	-	1	-	-	-	-	2	-	1	6	13	-	-	-
Espèces ibériques:															
Endémique ibérique	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3	4,4	-	5,5
Euro-turannique	1	-	-	-	-	1	-	1	1	-	10	14	20,6	-	25,5
Centro-asiatico-méditerranéen	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1,5	-	1,8
Ouest-euro-méditerranéen	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1,5	-	1,8
Sud-européen	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	1,5	-	1,8
Euro-centro-asiatique	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1,5	-	1,8
Ouest-européen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1,5	-	1,8
Euro-méditerranéo-turannique	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1,5	-	1,8
TOTAL PENINSULE	2	-	1	-	1	1	-	2	1	-	15	23	-	-	-
Espèces en commun:															
Ibéro-maghrébin	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	5	7	10,3	15,6	12,7
Ibérico-nord-africain	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1,5	2,2	1,8
Ouest-méditerranéen	2	-	1	-	1	1	-	-	-	2	2	9	13,2	20,0	16,4
Euro-méditerranéo-turannique	1	-	-	1	-	-	2	-	3	-	4	11	16,2	24,4	20,0
Centro-asiatico-méditerranéen	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1,5	2,2	1,8
Méditerranéen	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	2	2,9	4,4	3,6
Indiano-méditerranéen	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1,5	2,2	1,8
TOTAL ESPECES EN COMMUN	5	1	1	1	2	1	3	1	3	3	11	32	-	-	-

ties les plus anciennement isolées de la région ouest-méditerranéenne (en particulier la Péninsule ibérique et des fragments adhérents du nord de l'Afrique) devraient faire preuve d'un haut degré d'endémisme (Lumaret & Lobo, 1996). Il apparaît évident que la Péninsule ibérique et le Maghreb sont des centres d'endémisme extrêmement actifs pour les Scarabéides, abritant respectivement 16,4% et 30,1% des espèces ouest-paléarctiques présentant une distribution restreinte à très restreinte. Cette région occidentale du Bassin méditerranéen constitue pratiquement le seul centre d'endémisme des Geotrupidae. Krikken (1981) et Zunino (1984), en utilisant des reconstructions phylogénétiques et biogéographiques, ont éga-

lement considéré que la Tethys occidentale était le principal centre d'origine des Geotrupidae. Un tel modèle de distribution peut être considéré comme un isolement ancien à partir de lignées de la région occidentale du Bassin méditerranéen, comme Oosterbroek & Arntzen (1992) l'ont proposé pour d'autres groupes faunistiques.

Remerciements

Je tiens à remercier le Dr. N. Kadiri pour son aide dans l'élaboration de données. Cet essai est dédié à M. Gonzalo Halffter, en l'occasion de son 75^e anniversaire.

Littérature citée

- Baguena Corella, L. 1967. *Scarabaeoidea de la fauna iberobaleare y Pirenaica*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Instituto Español de Entomología, Madrid. 576 pp.
- Balthasar, V. 1963-1964. *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der paleark-tischen und orientalischen Region. Coleoptera: Lamellicornia. 1. Scarabaeinae und Coprinae; 2. Coprinae; 3. Aphodiidae*. Verlag Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Prag. 391 pp.; 691 pp. & 652 pp.
- Baraud, J. 1977. *Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe Occidentale: Belgique, France, Grande-Bretagne, Italie, Péninsule Ibérique*. Supplément de la Nouvelle Revue d'Entomologie 7(3): 1-352.
- Baraud, J. 1985. *Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du Nord de l'Afrique du Maroc au Sinaï*. Lechevalier édit., Paris. 651 pp.
- Baraud, J., 1992. *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe. Faune de France. France et régions limitrophes*, 78. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, & Société linnéenne de Lyon, Lyon (édits). 856 pp. + 11pl. h. t.
- Beerli, P., H. Hotz & H. Uzzell, 1996. Geologically dated sea barriers calibrate a protein clock for the Aegean water frogs. *Evolution* 50: 1676-1687.
- Cheylan, G. 1990. Patterns of Pleistocene turnover, current distribution and speciation among Mediterranean mammals. pp. 227-262. In: *Biogeography of Mediterranean Invasions* (eds Groves, R. H. & F. Di Castri). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Cosson, J. F., R. Hutterer, R. Libois, M. Sará, P. Taberlet & P. Vogel, 2005. Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology* 14: 1151-1162.
- De Jong, H. 1998. In search of historical biogeographic patterns in the western Mediterranean terrestrial fauna. *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 99-164.
- Dellacasa, G. 1983. *Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani (Coleoptera Scarabaeidae: Aphodiinae)*. Monografie Museo regionale di scienze naturali Torino, I. 463 pp.
- Dellacasa, G. & M. Dellacasa, 2006. *Fauna d'Italia, Vol. XLI. Coleoptera Aphodiidae Aphodiinae*. Edizioni Calderini de Il Sole 24 ORE, 485p.
- Errouissi, F., P. Jay-Robert, J.-P. Lumaret & O. Piau, 2004. Composition and structure of dung beetle (Coleoptera: Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae) assemblages in mountain grasslands of the Southern Alps. *Annals of the Entomological Society of America* 97(4): 701-709
- Gantenbein, B. & C.R. Largiadèr, 2003. The phylogeographic importance of the Strait of Gibraltar as a gene flow barrier in terrestrial arthropods: a case study with the scorpion *Buthus occitanus* as a model organism. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 119-130.
- Gaston, K. J. 1996. Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution* 11(5): 197-201.
- Grebenscikov, I. 1985. Bemerkungen zu Verbreitung und Systematik der aus der Mongolischen Volksrepublik bekannten laparosticten Scarabaeoidea (Coleoptera). Ergebnisse der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expeditionen seit 1962, no. 139. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 61(1): 105-136.
- Hanski, I. 1986. Individual behaviour, population dynamics and community structure of Aphodius (Scarabaeidae) in Europe. *Acta Oecologica, Oecologia Generalis* 7: 171-187.
- Hanski, I. 1991. North temperate dung beetles, pp. 75-96. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hanski, I. & Y. Cambefort 1991. *Dung Beetle Ecology*, Princeton University Press, Princeton,
- Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247-276.
- Hewitt, G.M. 1999. Post-glacial recolonisation of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87-112.
- Hewitt, G.M. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography - or seen genes in space and time. *Molecular Ecology* 10: 537-549.
- Hollande, A. & J. Théron 1998. *Aphodiidae du Nord de l'Afrique (Coleoptera Scarabaeoidea)*. Monographie XXI. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino (données rassemblées par G. Dellacasa).
- Horton, D.R. 1973. Endemism and zoogeography. *Systematic Zoology* 22: 84-86.
- Hsü, K.J., L. Montader, D. Bernouilli 1977. History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature* 267: 399-403.
- Huntley, B. 1990. European vegetation history: Palaeovegetation maps from pollen data - 13 000 yr BP to present. *Journal of Quaternary Science* 5(2): 103-122.
- Huntley, B. & H. J. B. Birks 1983. *An Atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13,000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Iablokoff-Khnzorian, S. M. 1967. *Faune de l'Arménie. Coleoptera, Scarabaeoidea*. Tome.VI. (en arménien).
- Janati-Idrissi, A., N. Kadiri & J.-P., Lumaret 1999. Le partage du temps et de l'espace entre les guildes de Coléoptères coprophages dans le Moyen-Atlas (Maroc). *Annales de la Société Entomologique de France* 35: 213-221.
- Janssens, A. 1960. *Faune de Belgique. Insectes coléoptères Lamellicornes*. Patrimoine Institut royal des Sciences naturelles de Belgique édit., Brussels.

- Jaume, D. & L. Garcia 1992. A new Psammogammarus (Amphipoda: Melitidae) from Cabrera (Balearic Islands). *Stylogologia* 7: 107-115.
- Jeannel, R. 1942. *La Genèse des Faunes Terrestres*. Presses Universitaires de France, Paris. 513 pp.
- Kim, J.I. 1984. Taxonomic study on the Korean Laparosticti (Scarabaeoidea, Insecta). I. Scarabaeidae (1). *Korean Journal of Entomology* 14 (1): 51-61.
- Kim, J.I. 1985. Taxonomic study on the Korean Laparosticti (Scarabaeoidea) IV. Aphodiidae (Aphodiini I). *Korean Journal of Systematic Zoology* 1(1-2): 79-86.
- Krijgsman, W. 2002. The Mediterranean: Mare Nostrium of Earth sciences. *Earth and Planetary Science Letters* 205: 1-12.
- Krikken, J. 1981. Geotrupidae from the Nepal Himalayas. New flightless species of Geotrupes Latreille, with a biogeographical discussion. *Senckenbergiana Biologica* 61: 369-381.
- La Greca, M. 1964. Le categorie corologiche degli elementi faunistici italiani. *Atti Accademia Nazionale Italiana di Entomologia, Rendiconti*, 11: 231-253.
- Lobo, J. M., P. Jay-Robert & J.-P. Lumaret 2004. Modelling the species richness distribution for French Aphodiidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Ecography* 27: 145-156.
- Lobo, J. M., J.-P. Lumaret & P. Jay-Robert 2001. Diversity, distinctiveness and conservation status of the Mediterranean coastal dung beetle assemblages in the Regional Natural Park of the Camargue (France). *Diversity and Distribution* 7: 257-270.
- Lobo, J. M., J.-P. Lumaret & P. Jay-Robert 2002. Modelling the species richness distribution of French dung beetles and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables (Coleoptera: Scarabaeidae). *Global Ecology and Biogeography Letters* 11: 265-277.
- Lumaret, J.-P. 1975. Etude des conditions de ponte et de développement larvaire d'Aphodius (Agrilinus) constans Duft. dans la nature et au laboratoire. *Vie Milieu, Série C* 25(2): 267-282.
- Lumaret, J.-P. 1983. Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française: relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces. *Bulletin de la Société entomologique de France* 88(7-8): 481-495.
- Lumaret, J.-P. 1990. *Atlas des Coléoptères Scarabéides Laparosticti de France*. Ministère de l'Environnement, Secrétariat de la Faune et de la Flore (édit.), Paris. 420 pp.
- Lumaret, J.-P. 1995. Desiccation rate of excrement: a selective pressure on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea). pp. 105-118. in: Roy, J., J. Aronson & F. di Castri (eds), *Time Scales of Biological responses to water Constraints*. SPB Academic publishing bv, Amsterdam, The Netherlands.
- Lumaret, J.-P. & A. A. Kirk 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.) 24: 1-55.
- Lumaret, J.-P. & A. A. Kirk 1991. South temperate dung beetles, pp. 97-115. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Lumaret, J.-P. & J. M. Lobo 1996. Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palaearctic region. *Biodiversity Letters* 3: 192-199.
- Lumaret, J.-P. & N. Stiernet 1992. Biogeography of dung beetle communities in the western and central Alps (Coleoptera, Scarabaeoidea). pp. 425-436. In: Baccetti (ed.), *Il Popolamento delle Alpi occidentali*. Biogeographia (n.s.) XVI.
- Lumaret, J.-P., J. M. Lobo & P. Jay-Robert 1996. *Catalogue et Atlas des Scarabéides Laparosticti endémiques de France*. Service du Patrimoine Naturel, Institut d'Ecologie et de gestion de la biodiversité, Collection Patrimoines Naturels, Série Patrimoine Génétique. Muséum National d'Histoire Naturelle, Office Pour l'Information Eco-Entomologique (publs). Volume 26, Paris.
- Maldonado, M. & M. J. Uriz 1995. Biotic affinities in a transitional zone between the Atlantic and the Mediterranean: a biogeographical approach based on sponges. *Journal of Biogeography* 22: 89-110.
- Martin Pierra, F. A. 1982. *Los Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeoidea) de la península ibérica e islas Baleares*. Universidad Autónoma de Madrid, Fac. Cienc. Biol., Tesis doctoral. 1: 1-490.
- Masumoto, K. 1985. *The Coleoptera of Japan in color II*. Hoikusha publ., Japan: 328-419.
- Nikolajev, J. V 1987. *Fauna of Kazakhstan. Coleoptera Scarabaeoidea*. Alma-Ata, 232 pp. (in Russian).
- Nikolajev, J. V. & Z. Puntsagdulan 1984. Lamellicorns (Coleoptera, Scarabaeoidea) of the Mongolian people's Republic. *Nasekomie Mongolii* 9: 90-294.
- Oosterbroeck, P. & J. W. Arntzen 1992. Area-cladograms of Circum-Mediterranean taxa in relation to Mediterranean palaeogeography. *Journal of Biogeography* 19: 3-20.
- Palmer, M & Y. Cambefort 1997. Aptérisme et diversité dans le genre *Thorectes* Mulsant, 1842 (Coleoptera: Geotrupidae). Une étude phylogénétique et biogéographique des espèces méditerranéennes. *Annales de la Société entomologique de France* 33(1): 3-18.
- Palmer, M & Y. Cambefort 2000. Evidence for reticulate palaeogeography: beetle diversity linked to connection-disjunction cycles of the Gibraltar Strait. *Journal of Biogeography* 27: 403-416.
- Paulian, R. 1945. *Coléoptères Scarabéides de l'Indochine*. Faune de l'Empire français. Larose édit. Paris. 227 pp.
- Paulian, R. 1980. Insects of Saudi Arabia (Coleoptera, Scarabaeoidea) (Première contribution). *Fauna of Saudi Arabia*. 2: 141-154.
- Paulian, R. & J. Baraud 1982. *Faune des Coléoptères de France*. Lechevalier édit., Paris. 477 pp.

- Pittino, R., 1984. Insects of Saudi Arabia. Coleoptera Scarabaeoidea: a revision of the family Aphodiidae. *Fauna of Saudi Arabia*. 6: 276-360.
- Quezel, P. & M. Barbero 1993. Variations climatiques au Sahara et en Afrique sèche depuis le Pliocène: enseignements de la flore et de la végétation actuelles. *Revue d'Ecologie Terre et Vie* 24: 191-202.
- Reid, W. V. 1998. Biodiversity hotspots. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 275-280.
- Rojewski, C. 1983. Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Polski Pismo Entomologiczne Wroclaw* 53: 271-279.
- Ruggieri, G. 1967. The Miocene and later evolution of the Mediterranean sea. pp. 283-290. In: Adams, C.G. & D.V Arger (eds). *Aspects of Tethyan biogeography*. Systematic Association Publications, Oxford.
- Ruiz, J. L. 1998. *Aphodius* (Nimbus) anyerae n. sp. de Aphodiini del norte de Marruecos (Coleoptera, Aphodiidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie* (N.S.) 15(4): 307-315.
- Stebnicka, Z. 1976. *Klucze do oznaczania owadów polski. XIX. Coleoptera, 28a: Scarabaeidae Larosticti*. Polskie Towarzystwo Entomologiczne (publ.), Warszawa. 140 pp.
- Stebnicka, Z. 1980. Scarabaeoidea (Coleoptera) of the Democratic people's republic of Korea. *Acta Zoologica Cracoviensia*, Warszawa 24(5-7): 191-298.
- Street, A. & F. Gasse 1981. Recent developments in research into the Quaternary climatic history of the Sahara. pp. 7-28. In: *Sahara: Ecological Change and Early Economic History* (ed. Allen, J.A.). MENAS Press, London.
- Vigna Taglianti, A. P. A. Audisio, C. Belfiore, M. Biondi, M. A. Bologna, G. M. Carpaneto, A. de Biase, S. de Felici, E. Piatella, T. Racheli, M. Zapparoli & S. Zoia 1992. Riflessioni di gruppo sui corotipi fondamentali della fauna W-palearctica ed in particolare italiana. pp. 159-179 In: Baccetti (ed.), *Il Popolamento delle Alpi occidentali*. Biogeographia (n.s.) XVI.
- Zunino, M. 1984. Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 2: 9-162.
- Zunino, M. 1991. Food relocation behaviour: a multivalent strategy of Coleoptera. pp. 297-314. In: M. Zunino, X. Bellés & M. Blas (eds.), *Advances in Coleopterology*. AEC, Barcelona.
- Zunino, M. & C. Palestrini 1986. El comportamiento telefágico de *Trypocopris pyrenaicus* (Charp.) adulto. *Graellsia* 42: 205-216.