HAL
open science

# Influence de la pression pastorale sur l'écologie des communautés de coléoptères coprophages et leurs rôles fonctionnels associés : implications pour la gestion des espaces naturels.

William Perrin

## To cite this version:

William Perrin. Influence de la pression pastorale sur l'écologie des communautés de coléoptères coprophages et leurs rôles fonctionnels associés : implications pour la gestion des espaces naturels.. Sciences agricoles. Université Paul Valéry - Montpellier III, 2019. Français. NNT : 2019MON30115 . tel-03346039

**HAL Id: tel-03346039**

**https://theses.hal.science/tel-03346039**

Submitted on 16 Sep 2021

**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.

# THÈSE
## Pour obtenir le grade de
## Docteur

Délivré par l'Université Paul-Valéry Montpellier 3

Préparée au sein de l'école doctorale TERRITOIRES, TEMPS, SOCIÉTÉS ET DEVÉLOPPEMENT
Et de l'unité de recherche CENTRE D'ÉCOLOGIE FONCTIONNELLE ET ÉVOLUTIVE

Spécialité : Écologie et Biologie des Populations

Présentée par **William PERRIN**

# Influence de la pression pastorale sur l'écologie des communautés de coléoptères coprophages et leurs rôles fonctionnels associés. Implications pour la gestion des espaces naturels.

Soutenue le 27 novembre 2019 devant le jury composé de

| | |
|---|---|
| Mme Apolline AUCLERC, Maître de Conférences, Université de Lorraine/ENSAIA | Rapporteur |
| M Mickaël HEDDE, Chargé de recherches HDR, INRA, UMR Eco&Sols | Rapporteur |
| Mme Françoise BINET, Directrice de recherches HDR, UMR ECOBIO - CNRS | Examinateur |
| M Olivier DANGLES, Directeur de recherches IRD, UMR CEFE - CNRS | Examinateur |
| M Jorge Miguel LOBO, Directeur de recherches HDR, Conseil supérieur de la recherche scientifique | Examinateur |
| Mme Johanne NAHMANI, Chargée de recherches, UMR CEFE - CNRS | Examinateur |
| M Pierre JAY-ROBERT, Professeur des Universités, HDR, Université Paul-Valéry Montpellier 3 | Directeur |

*“The Little Things That Run the World”*

Edward O. Wilson - 1987

*Ateuchetus semipunctatus*, rouleur des dunes du littoral méditerranéen.

# Remerciements

Tout d'abord merci aux membres du jury pour avoir accepté de lire, écouter et évaluer mon travail : Apolline Auclerc, Françoise Binet, Johanne Nahmani, Jorge Lobo, Mickaël Hedde et Olivier Dangles.

Merci à toi Pierre, tu m'as accordé ta confiance, pris sous ton aile bienveillante et m'a conduit jusqu'ici. Discuter, travailler et réfléchir avec toi a toujours été très stimulant. Je suis heureux d'avoir parcouru ce chemin à tes côtés, encore plus heureux de savoir que ce chemin se poursuit, et ce grâce à toi. Encore merci, de chouettes découvertes nous attendent !

Merci aux membres des aires protégées avec qui j'ai eu la chance et le plaisir de travailler, Franck, Jocelyn, Guy-Noël, Laurent T. Vous m'avez beaucoup appris, et l'ensemble de ce travail n'aurait pas pu avoir lieu sans votre participation. Merci aux éleveurs, et en particuliers aux bergers avec qui j'ai passé de très bons moments sur le terrain. Un clin d'œil tout particulier à toi Justin, je n'oublierai jamais cette expérience, à quelques 2 300 m d'altitude. De belles fins de journées à parler du Monde, à manger du jambon et du bon fromage, tout cela avec un peu de vin. C'était juste parfait. Merci également aux deux mules sans qui je n'aurais pas pu porter tout mon matériel jusque là-haut ! J'excuse aujourd'hui vos caprices dans les montées un peu raides.

Merci à tous les membres de mon équipe, permanents, non-permanents qui aujourd'hui poursuivent leur chemin, collègues et très bons amis. Vous tous avec qui j'ai passé d'excellents moments, tenu de vifs échanges sur des sujets tout aussi variés et intéressants que la possible implication de Jar Jar Binks dans la chute des Jedi, ou encore à propos de la fin du monde qui nous guette. Vous êtes le ciment d'une très belle aventure, cela restera gravé. Merci donc à Agnès, Ambre, Alan, Aurore, Camila, Claire L, Coralie, Jérôme, Jonathan, Julie, Julia, Laure, Léo, Lucie, Matthias, Nassera, Romane, Séverine, Sylvain P et Vittoria. Une pensée particulière pour toi Martine, nous prenons bien soin de ton potager.

Merci aux collègues du 1919 route de Mende, grâce à qui j'ai pu mener à bien mon travail. Je pense tout particulièrement au personnel de la PACE, Bruno, Nicolas B, Raphaëlle, au personnel du TE et en particulier à David et Thierry. Merci à toi Sylvain Co d'avoir été à l'écoute et disponible pour de longues et passionnantes conversations, assis sur le canapé confortable de ton bureau. Je suis ravi que tu participes à mes travaux.

Merci à Simone et Marco pour votre accueil très chaleureux au WSL. Marco, tu as été très disponible, à l'écoute, nous avons partagé de beaux moments autant personnels que professionnels, tu m'as encouragé à donner le meilleur de moi-même. Une pensée également pour Michela, à sa gentillesse et à son sourire. À très bientôt en Suisse, dans le Sud de la France ou peut-être autre part. *Accidenti !!*

Merci à toi Daniel pour avoir *significativement* contribué à une partie de mon travail, qui aujourd'hui je l'espère, va bientôt se concrétiser. Échanger avec toi fut riche d'enseignements, tu as un don pour la pédagogie, même à distance. Je te remercie vivement pour ta participation, j'espère que nous aurons un jour l'occasion de nous croiser.

Merci aux personnes que j'ai eu l'occasion d'encadrer ou de co-encadrer en stage : Cyril, Julie, Laurent B, Lucas, Manon, Nicoleta, Thomas, Vincent. Tout ce travail a aujourd'hui abouti grâce à vous, à votre détermination et à votre enthousiasme.

Travailler au CEFE depuis 5 ans – par intermittence – fut pour moi l'occasion de faire de belles rencontres. Mais la thèse c'est aussi des périodes de doute, des moments où l'on est enfermé et on ne pense qu'à une chose, sortir. C'est là qu'interviennent les amis de plus longue date, qui ont toujours été là. Merci donc à tous mes amis – hors équipe ESA – pour ces moments passés en votre compagnie, des apéros, des sorties naturalistes (et même des voyages !), des moments à la plage, des soirées jeux, des moments à bavarder sur la vie, et que sais-je encore. Des pensées spéciales donc pour Agathe, Alicia, Bastien, Claire B, Coline C, Émilie, Joris, Laurent B, Lucie M, Manon, Pauline C, Pauline P, Nicolas F, Sylvain Ce et Tiphaine. En parlant d'amis, je ne peux évidemment pas passer à côté de vous, Fanfan et Philippe. Les sorties naturalistes à tes côtés, Philippe, sont toujours des moments extras, j'ai beaucoup appris grâce à toi. Ton savoir, ta passion et ta curiosité native suscitent l'admiration. Vivement les prochaines sorties !

Je reconnais aujourd'hui que la thèse constitue un cap majeur dans une vie, professionnellement mais aussi personnellement parlant. Pour passer ce cap, quoi de plus important que la famille. Merci du fond du cœur à toi maman et à toi papa, pour avoir cru en moi tout au long de ma vie, d'aussi longtemps que je me souvienne. Si je rends cette thèse aujourd'hui c'est grâce à vous, à votre confiance, à vos encouragements. Vous m'avez toujours soutenu dans mes choix, tout au long de mon cursus étudiant puis universitaire. Je vous dois

tout ceci, merci infiniment. Merci à toi tatie pour tout ton amour, ta bienveillance et ton soutien. Des pensées emplies d'émotion pour toi papé, pour toi aussi papi. Merci à toi Pascale pour tes encouragements, et des pensées pour toi Yohan, la fin d'une de mes aventures étant le début de la tienne.

Julie, tu as été, pendant ces trois années de thèse, ma meilleure amie, ma chérie, ma source de réconfort. Tu as quasiment tout vu, tout vécu (une dernière année à moitié). Toute cette thèse c'est aussi notre histoire. Je te remercie, du fond du cœur, pour avoir cru en moi durant tout ce temps et pour avoir été à mes côtés pendant la dernière ligne droite. Et merci à Fifi, le plus doux des chats.

Enfin, je dédicace cette thèse à mon arrière-grand-mère, à sa bienveillance, à son humanité et à son courage. Tu as été et tu seras toujours ma plus grande source d'admiration.

# Résumé

En Europe méridionale et en montagne le pastoralisme a façonné des écosystèmes inédits considérés aujourd'hui comme des points chauds de biodiversité. Parmi les espèces liées à l'existence de ces milieux figurent les coléoptères coprophages ou bousiers qui se nourrissent des excréments de mammifères. Dans nos régions, ces insectes ont largement profité de la diffusion des pratiques d'élevage, à tel point que la plupart des espèces sont inféodées aux milieux ouverts et semi-ouverts pâturés par les ongulés domestiques. Les bousiers sont ainsi sensibles aux changements de pratiques (abandon de l'élevage par endroits, intensification dans d'autres). À l'échelle d'un site, le mode de conduite du troupeau est un facteur déterminant de la structure du milieu et la pression de pâturage n'est pas homogène. Certaines zones peuvent être délaissées et d'autres surexploitées. Peu d'études se sont concentrées sur l'impact de l'hétérogénéité intra-parcellaire de la pression de pâturage. C'est précisément l'objet de cette thèse, dont l'objectif principal est d'examiner comment cette hétérogénéité affecte les communautés de bousiers et leurs rôles fonctionnels associés. Pour ce faire, nous avons travaillé dans deux contextes bioclimatiques distincts, distants de moins de 250 km, une steppe méditerranéenne et des pelouses alpines, afin d'évaluer si la pression de pâturage induit des réponses génériques ou si, au contraire, celles-ci dépendent du contexte environnemental. Malgré une empreinte des conditions locales inhérentes aux pâturages étudiés, nos résultats montrent que les réponses des assemblages de coprophages à la pression de pâturage sont très similaires entre les deux zones étudiées. À l'échelle des alpages d'altitude et des parcours steppiques, la variation de la pression de pâturage engendre une forte structuration spatiale de ces peuplements d'insectes. Nos analyses discriminent les communautés des habitats faiblement et fortement pâturés, et mettent en évidence des changements dans l'abondance relative des différentes espèces et la composition des peuplements selon la pression de pâturage, mais pas une réponse marquée de la richesse spécifique. Une analyse centrée sur les traits fonctionnels des bousiers a permis d'émettre des hypothèses quant aux processus sous-jacents aux changements observés. Les espèces portant des traits morphologiques associés à la vie souterraine se raréfient sous une forte pression de pâturage, probablement en raison d'une perturbation importante du sol dans les habitats surpâturés (ex., piétinement). Les espèces de grande taille, qui se raréfient également, seraient peu adaptées à des niveaux élevés de perturbation (faible fécondité). Celles-ci dominent cependant les habitats les moins pâturés : grâce à leur performance de vol élevée, elles seraient capables d'accéder rapidement à des ressources peu disponibles. Un niveau intermédiaire de pression de pâturage promeut une diversité fonctionnelle élevée des bousiers, l'hétérogénéité des conditions d'habitat créée dans ces conditions permettant la coexistence d'espèces aux stratégies écologiques variées. Enfin, les changements observés à l'échelle des communautés de bousiers peuvent avoir des répercussions sur le fonctionnement du milieu. En particulier, la raréfaction des espèces fouisseuses et des individus de grande taille dans les zones surpâturées peut affecter le recyclage des matières fécales. Nous mettons ainsi en évidence un lien étroit entre les traits de réponse de ces insectes à la pression du pâturage et leurs traits d'effet sur l'écosystème. Ce travail, réalisé à partir d'observations de terrain et en partenariat avec des aires protégées – la Réserve Naturelle des Coussouls de Crau, les Parc Nationaux des Cévennes et de la Vanoise – vise aussi à inclure les coléoptères coprophages dans les démarches d'évaluation des habitats pastoraux. Nous discutons ainsi des implications que peuvent avoir nos résultats pour la gestion des espaces naturels.

Mots clés : Coléoptères coprophages – Pastoralisme – Traits fonctionnels – Communautés – Conservation

# Abstract

In southern Europe and mountains, pastoralism structured unique ecosystems considered as hot spots of biodiversity nowadays. In these regions, dung beetles, that feed and reproduce mainly on herbivorous mammal faeces, are closely related to domestic ungulates. These beetles took advantage of the historical spread of livestock breeding across Europe, to such an extent that most of the species are dependent to open and semi-open habitats grazed by sheep and cattles. These insects thus appear sensitive to changes in farming practices (grazing abandonment in some regions, intensification in others). Within a pasture, spatio-temporal variability in livestock activity, which depends on the type of livestock management employed, results in a spatially irregular distribution of defoliation, trampling and nutrient input. Although this fine scale of analysis is rarely considered, one might expect that the heterogeneous availability of dung and varying perturbation intensity within a pasture may affect the structure and composition of dung beetle assemblages. The main goal of my PhD was thus to understand how fine-scale variations of grazing intensity could affect dung beetle communities and their associated ecological functions. To that end, we carried out field sampling in two distinct bioclimatic contexts in France, 250 km spaced, in a mediterranean steppe and alpine pastures, in order to assess whether variations in grazing intensity lead to similar responses among dung beetle assemblages or whether these responses depend on the environmental context. Despite the imprint of local pasture conditions, our results show that the responses of coprophagous communities to grazing intensity are very similar between the two study areas. Overall, we found that the intra-pasture variation in grazing intensity strongly structured dung beetle species assemblages. We found drastic changes in species composition and species relative abundance between the lowest and the highest grazed habitats, but no clear responses of species richness. Analysing dung beetles' functional traits enable us to suggest hypotheses about the processes underlying the changes we observed. Species with morphological traits associated to underground nesting rarify under high grazing intensity, probably due to an increasing soil disturbance in overgrazed habitats (e.g. trampling). While overgrazing is clearly detrimental for large dung beetles (low fecundity), these individuals dominated the least grazed parts of pastures. One might expect the largest individuals to be more efficient in resource acquisition, as they are able to fly faster and thus to more rapidly access the few resources available. A moderate grazing intensity promotes high functional diversity of dung beetle communities since the heterogeneous habitat conditions created under these conditions allow the coexistence of species with diverse autecological requirements. Finally, the changes we observed in dung beetle communities are likely to have an impact on ecosystem functioning. For example, the rarefaction soil-digging and large individuals in overgrazed areas may affect dung removal. We thus highlight a close link between the traits related dung beetle responses to grazing intensity and the traits related to their ecological functions. This work, based on field observations and carried out in collaboration with protected areas – the Natural Reserve of Coussouls de Crau, the Cévennes and the Vanoise National Parks – also aims to promote using dung beetles in the assessment of pastoral habitats quality. We thus discuss the impacts our results may have for the management of natural areas.

Keywords: Dung beetles – Pastoralism – Functional traits – Community– Conservation

# Table des matières

Introduction ..... 13
1. Contexte théorique : de l'écologie des communautés à l'écologie fonctionnelle ..... 14
1.1. De l'écologie des communautés ..... 14
1.2. Diversité des espèces, diversité des traits ..... 15
1.3. Traits de réponse et traits d'effet ..... 21
1.4. Diversité et fonctionnement des écosystèmes ..... 23
2. Contexte appliqué : pastoralisme et biodiversité ..... 26
2.1. Le pastoralisme : évolution et enjeux ..... 26
2.2. Influence de la pression de pâturage sur les écosystèmes et les communautés biologiques ..... 29
3. Les coléoptères coprophages : associés intimes des pâturages ..... 36
3.1. De l'écologie générale des bousiers ..... 36
3.2. Rôles fonctionnels des coléoptères coprophages ..... 39
3.3. Des cortèges européens dépendants de l'élevage ..... 41
4. Genèse du projet de thèse et problématique ..... 44
Méthodologie ..... 49
1. Des aires protégées partenaires ..... 49
2. Description des zones d'étude ..... 50
2.1. La Réserve Naturelle Nationale des Coussouls de Crau - RNNCC ..... 50
2.2. Le Parc National des Cévennes - PNC ..... 52
2.3. Le Parc National de la Vanoise – PNV ..... 54
3. Caractériser des transects de pression de pâturage pour mesurer l'effet des pratiques sur les coléoptères coprophages et leurs fonctions ..... 55
3.1. Dans la steppe de Crau ..... 58
3.2. Dans le massif de la Vanoise ..... 60
3.3. Sur le Causse Méjean ..... 64
3.4. Validation des transects de pression de pâturage ..... 66
4. Mesurer l'effet de la pression de pâturage sur les communautés de bousiers ..... 68
5. Mesurer les conséquences de la pression de pâturage sur les fonctions écologiques fournies par les bousiers ..... 72
5.1. Mesure de la dégradation des excréments ..... 72
5.2. Mesure de la composition chimique du sol sous-jacent aux excréments ..... 74
6. Données utilisées dans le cadre de cette thèse ..... 77
**Partie 1.** Eléments généraux sur les inventaires des coléoptères coprophages ..... 79

**Partie 2 :** Quels effets de l'hétérogénéité intra-parcellaire de la pression de pâturage sur la structure et la composition des communautés de coléoptères coprophages ? 85

Principaux résultats ..... 86

**Partie 3.** Choix des traits fonctionnels des coléoptères coprophages ..... 137

1. Introduction ..... 137
2. Matériels et méthodes ..... 139
   2.1. Traits mesurés ..... 139
3. Analyses statistiques ..... 143
4. Résultats ..... 144
5. Discussion ..... 150
6. Conclusion ..... 155

**Partie 4 :** Quelles réponses des traits et de la diversité fonctionnelle des coléoptères coprophages à la pression de pâturage ? ..... 157

Principaux résultats ..... 157

**Partie 5 :** Quelles conséquences de la pression de pâturage sur les rôles fonctionnels assurés par les bousiers ? ..... 197

**Conséquences de la pression de pâturage sur la dégradation des excréments** ..... 197

1. Introduction ..... 197
2. Matériels et méthodes ..... 198
   2.1. Plan d'échantillonnage ..... 198
   2.2. Échantillonnage des bousiers et mesure de la dégradation des excréments ..... 198
   2.3. Traits des coléoptères coprophages ..... 199
   2.4. Descripteurs de la structure et de la composition des communautés ..... 200
   2.5. Analyses statistiques ..... 201
3. Résultats ..... 202
   3.1. Effet des coléoptères coprophages sur la décomposition des excréments ..... 202
   3.2. Variation de la quantité de MOF *décomposée* en fonction de la pression de pâturage. 202
   3.3. Variation de la structure des communautés en fonction des sites et de la pression de pâturage ..... 203
4. Discussion ..... 207
5. Conclusion ..... 211

**Quelles conséquences sur la composition chimique des sols sous-jacents aux excréments ?** *(Étude ciblée sur l'alpage d'Aussois)* ..... 213

1. Introduction ..... 213
2. Matériel et méthodes ..... 214

2.1. Prélèvement et analyse des échantillons de sol ..... 214
2.2. Analyses statistiques ..... 214
3. Résultats ..... 215
3.1. Teneur en azote et carbone des sols ..... 215
3.2. Effet du dispositif d'exclusion des insectes sur la composition chimique des sols ..... 216
3.3. Effet des coléoptères coprophages sur la composition chimique des sols et selon la pression de pâturage ..... 216
4. Discussion ..... 218
5. Conclusion ..... 221
Discussion - Perspectives ..... 223
1. Pistes de recherche ..... 226
1.1. Description et mesure standardisée de la pression de pâturage ..... 226
1.2. Préciser les effets des conditions locales d'habitat ..... 228
1.3. Évaluer les rôles fonctionnels des bousiers : coupler le terrain à l'expérimental ? ..... 231
1.4. Capacité et comportement de déplacement : deux traits clés à explorer ..... 232
1.5. Vers le concept de rareté fonctionnelle ..... 236
1.6. Quelle importance de l'échelle intraspécifique ? ..... 238
2. Quelles implications pour la gestion des espaces naturels ? ..... 239
2.1. Comment favoriser l'appropriation des coléoptères coprophages par les gestionnaires d'espaces naturels dans les programmes de suivi et d'évaluation ? ..... 243
2.2. Comment associer les acteurs de l'élevage à la question des coléoptères coprophages ? 246
2.3. Des recommandations pratiques à l'issu de nos résultats ? ..... 248
Conclusion ..... 251
Références bibliographiques ..... 255
ANNEXE 1
ANNEXE 2

# Introduction

La majorité des écosystèmes terrestres porte l'empreinte des activités humaines (Vitousek et al., 1997) à tel point que celles-ci constituent aujourd'hui l'un des acteurs majeurs de régulation des grands processus climatiques et écologiques (Crutzen, 2002; Steffen et al., 2007; Ellis, 2015; Williams et al., 2015). Depuis la révolution industrielle, notre impact sur les paysages, les milieux et les espèces qu'ils abritent n'a cessé de croître. L'exploitation humaine des ressources et l'artificialisation des terres comptent parmi les causes principales de perte de biodiversité à l'échelle mondiale (Tilman et al., 2001). En octobre 2017, l'article de Hallmann et al. (2017) secoue la communauté scientifique et fait du bruit dans les journaux : la biomasse des insectes volants dans les aires protégées allemandes aurait diminué de plus de 75 % depuis 1989. Les insectes, et les arthropodes de façon générale, constituent de loin les organismes vivants les plus abondants et les plus diversifiés, et jouent un rôle prépondérant dans les processus écosystémiques (Wilson, 1999).

Ces diminutions des effectifs des populations et, le cas échant, l'extinction de certaines espèces, sont susceptibles d'avoir un impact significatif sur le fonctionnement des écosystèmes (Chapin III et al., 2000). Comment nos activités influencent-elles les peuplements biologiques ? ; et, en conséquence, quels impacts ont-elles sur le fonctionnement des milieux ? ; sont des questions essentielles auxquelles l'écologie scientifique s'attache aujourd'hui à répondre. Les réponses apportées par la recherche constituent un corpus de connaissances au profit des acteurs de la conservation et de la gestion des espaces naturels (Cristescu & Boyce, 2013), dont l'objectif est la mise en place des mesures les plus appropriées pour concilier nos activités avec la préservation de la biodiversité (Gauthier-Clerc et al., 2014). Dans certains cas, intérêts humains et écologiques peuvent converger, et la présence d'écosystèmes diversifiés peut dépendre du maintien de nos pratiques tout en évitant leur intensification. En Europe, c'est le cas du pastoralisme, qui a façonné une biodiversité remarquable et patrimoniale (Redecker et al., 2002).

L'ensemble de ce travail de thèse se veut précisément à l'interface entre une écologie conceptuelle et une écologie appliquée, prenant comme cas d'étude les coléoptères coprophages, un groupe d'animaux étroitement lié à l'activité anthropique multiséculaire qu'est le pastoralisme.

# 1. Contexte théorique : de l'écologie des communautés à l'écologie fonctionnelle

*L'objectif de cette première partie est d'introduire le cadre conceptuel dans lequel se place ce travail de thèse et les outils auxquels il fait appel.*

## 1.1. De l'écologie des communautés

L'écologie compte de nombreuses sous-disciplines et parmi celles-ci figure l'écologie des communautés (Cody & Diamond, 1975). Elle définit son objet d'étude comme un ensemble de populations d'espèces différentes (on parle aussi d'un « assemblage d'espèces »), plus ou moins proches d'un point de vue taxonomique, et occupant un même habitat ou une même entité géographique. L'écologie des communautés s'attache entre-autres à identifier les processus qui déterminent la structure et la composition d'un assemblage d'espèces donné dans son environnement. La structure fait classiquement référence à la diversité (ex., nombre d'espèces ou richesse spécifique) tandis que la composition détaille l'identité des espèces présentes et leur abondance relative. Une communauté observée sur un site donné résulte d'un ensemble de facteurs liés à la niche écologique (filtrage environnemental, incluant les processus anthropiques), aux interactions biotiques et à des processus neutres (dispersion, spéciation, extinctions) (Cody & Diamond, 1975; Hubbell, 2001; Kraft et al., 2015a). Les influences relatives de ces processus sur les communautés s'observent à différentes échelles spatiales et temporelles (Ricklefs, 1987; Rosenzweig, 1995). Par exemple, les facteurs climatiques prévalent à échelle régionale et continentale (Woodward & Diament, 1991). Plus localement, la structure physique de l'environnement et l'hétérogénéité des habitats conditionnent la disponibilité des ressources et la diversité des conditions microclimatiques, affectant directement la répartition spatiale des populations et la diversité des assemblages (Suggitt et al., 2011; Stein et al., 2014). Interviennent également les interactions biotiques, telles que la compétition pour la ressource ou l'espace, et de manière générale l'ensemble des interactions interspécifiques et intraspécifiques (Cody & Diamond, 1975)[1]. De nos jours, les dynamiques et les structures paysagères sont largement façonnées par l'utilisation croissante

[1] Plusieurs auteurs (ex., Kraft et al., 2015a; Cadotte & Tucker, 2017) insistent sur l'importance des interactions compétitives dans la structuration des communautés aux échelles locales. Celles-ci peuvent, selon les cas, supplanter ou être aussi importantes que les effets des filtrages environnementaux. Néanmoins, les interactions compétitives sont rarement prises en compte, complexes à mesurer à partir de données de terrain.

des terres par l'homme pour l'agriculture et l'urbanisation (Ellis, 2015). Ces deux modes d'usage de l'espace peuvent conduire localement à une diminution, fragmentation et / ou homogénéisation des ressources et des habitats disponibles (McLaughlin & Mineau, 1995; Grimm et al., 2008). Aujourd'hui, pour comprendre la façon dont les communautés biologiques sont structurées dans l'espace et le temps, l'écologue ne peut soustraire l'impact des activités humaines de son équation.

### 1.2. Diversité des espèces, diversité des traits

Pour étudier les réponses de communautés à divers gradients, l'approche classique consiste à mesurer la diversité taxonomique des assemblages, basée sur l'identité des espèces, et à observer sa variation. Il existe divers indices de diversité taxonomique qui, en plus du simple dénombrement des espèces (richesse spécifique), peuvent prendre en compte leur abondance relative. Ceux-ci permettent notamment d'évaluer si un assemblage est dominé par un faible nombre d'espèces ou, au contraire, si les différentes espèces sont présentes en abondances similaires (pour plus d'informations voir Maurer & McGill (2011)). Le premier cas illustrerait, par exemple, un contexte de ressources particulièrement limitées où les espèces les plus compétitives (ayant la capacité d'atteindre et d'exploiter rapidement des ressources peu abondantes ou peu diversifiées) seraient les plus abondantes. Cependant, les indices de diversité taxonomique constituent des indicateurs limités car ils ne tiennent pas compte des différences biologiques et écologiques entre les espèces qui constituent un assemblage (Swenson, 2011). Pour ce faire, une autre approche consiste à quantifier la composition et la richesse en groupes fonctionnels au sein des communautés. La définition d'un groupe fonctionnel est très proche du concept de « guilde » proposé pour la première fois par Root (1967). Sont ainsi classées au sein d'un même groupe les espèces similaires en termes de caractéristiques morphologiques (ex., taille similaire), comportementales (ex., même mode de déplacement), phénologiques (ex., même période d'activité journalière) et écologiques (ex., même stratégie d'utilisation des ressources) (Cummins, 1974; Körner, 1993; Lavorel et al., 1997; Wilson, 1999). Chez les animaux, un exemple bien connu est celui des lombrics, habituellement classés en quatre groupes fonctionnels – endogés, épigés, anéciques, et hydrophiles – selon leur taille, la strate du sol dans laquelle ils évoluent, la profondeur de leurs galeries et enfin leur alimentation (Bouché, 1971; Lavelle, 1983). La composition en groupes fonctionnels est basée sur l'identité des groupes présents (ex., Quels groupes sont dominants

dans un assemblage donné ?), tandis que la richesse détermine le nombre de groupes distincts au sein d'une communauté. Cette approche a cependant plusieurs limites (notamment résumées par Petchey et al. (2009)). Entre autres, l'assignation d'une espèce à un groupe donné ne prend pas en compte la variabilité des organismes au sein de ce groupe. Parce-que les stratégies écologiques au sein d'une communauté forment des continuums, cela complique la délimitation de groupes bien délimités (McGill et al., 2006). Au sein d'un même groupe fonctionnel, les espèces sont également considérées comme identiques en dépit des différences écologiques interspécifiques. Et enfin, la richesse en groupes fonctionnels d'un assemblage dépendra du nombre de groupes que l'on aura défini a priori de façon arbitraire (Petchey et al., 2009). Malgré ces limites, les groupes fonctionnels apportent une information écologique pertinente et ceux-ci sont souvent utilisés, en complément de l'approche taxonomique, afin de préciser les mécanismes structurant les communautés (Jankielsohn et al., 2001; Sattler et al., 2010; Ford et al., 2013; Barton et al., 2019).

La question est donc de trouver une mesure de la diversité des stratégies écologiques des espèces, tout en prenant en compte la variabilité entre les différentes espèces d'une communauté. Les caractéristiques morphologiques, comportementales, phénologiques et écologiques utilisées pour définir des groupes fonctionnels forment un ensemble de traits. Ces traits, quantités à l'échelle d'un individu, sont dits « fonctionnels » lorsqu'il affectent sa performance (« fitness ») ( Violle et al., 2007; Pey et al., 2014). L'hypothèse dominante est que la capacité des individus d'une espèce à s'établir et à persister sous l'effet de divers processus dépend de leurs combinaisons de traits (Keddy, 1992) **(Figure 1)**. La caractérisation de ces traits permet de décrire les différences entre individus en termes de stratégie démographique, d'exploitation des ressources, ainsi que leur place au sein des réseaux écologiques. Parce qu'ils représentent un ensemble de fonctions pour les organismes, mais aussi leurs réponses aux facteurs environnementaux et une estimation de leur degré de compétitivité, les traits fonctionnels peuvent être utilisés comme un indicateur de la niche des espèces (Ricklefs & Travis, 1980; Kraft et al., 2008; Kraft et al., 2015b; Blonder, 2018).

L'utilisation des traits fonctionnels pour comprendre les mécanismes qui structurent les assemblages biologiques constitue aujourd'hui un des fondements de l'écologie des communautés (Kearney & Porter, 2006; McGill et al., 2006; Mouillot et al., 2013). En pratique, une première approche consiste à mesurer la distribution des valeurs de différents traits dans

les communautés (Díaz et al., 2001) : on parle de composition fonctionnelle. Pour un trait donné, le calcul de sa moyenne dans une communauté permet de mettre en évidence les valeurs de ce trait qui dominent l'assemblage et donc les stratégies écologiques sélectionnées le long de gradients environnementaux (Lavorel et al., 2008) **(Figure 2)**. Par exemple, le passage d'une communauté dominée par des espèces animales de petite taille à des espèces de grande taille peut indiquer un changement dans les stratégies démographiques sélectionnées, les espèces de petite taille étant généralement plus fécondes et colonisatrices que les grandes (Kalinkat et al., 2015; Famoso et al., 2018). La variance d'un trait apporte une information complémentaire : il quantifie sa variabilité au sein d'un assemblage. Théoriquement, un filtrage environnemental (ex., pression anthropique élevée) sélectionnera une amplitude réduite des valeurs de traits qui permettent aux organismes de persister.

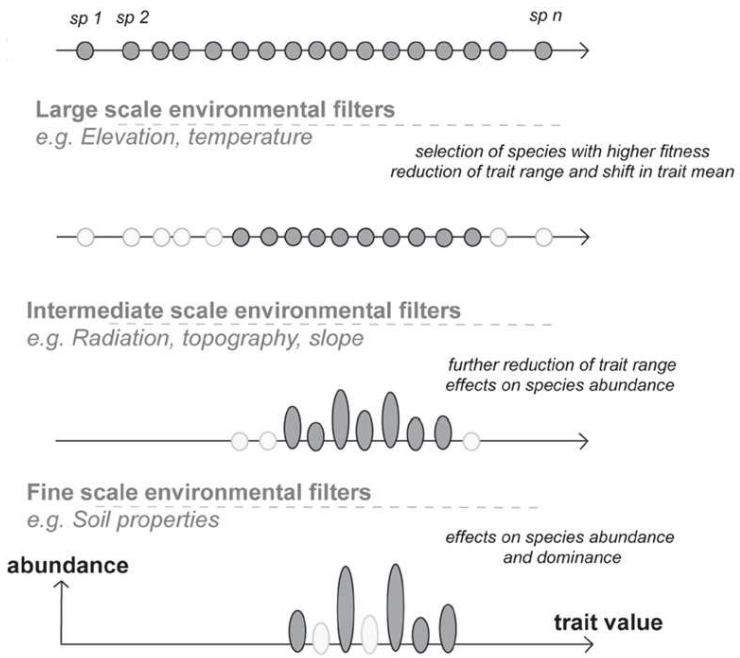


**Figure 1. Exemple théorique d'effets des filtrages environnementaux hiérarchiques sur la composition des assemblages d'espèces**. À partir d'un pool d'espèces observé à relativement grande échelle (régionale, continentale), les différents filtres environnementaux filtreraient successivement les espèces dont les valeurs de traits ne seraient pas en adéquation avec les conditions environnementales plus locales, réduisant ainsi la plage de valeurs de traits au sein de l'assemblage. Les cercles vides représentent les espèces filtrées. L'amplitude verticale des ellipses représente l'abondance d'une espèce donnée. Ainsi, à des échelles spatiales de plus en plus fines, les espèces les mieux adaptées aux conditions environnementales données devraient devenir dominantes. Figure tirée de de Bello et al. (2013).

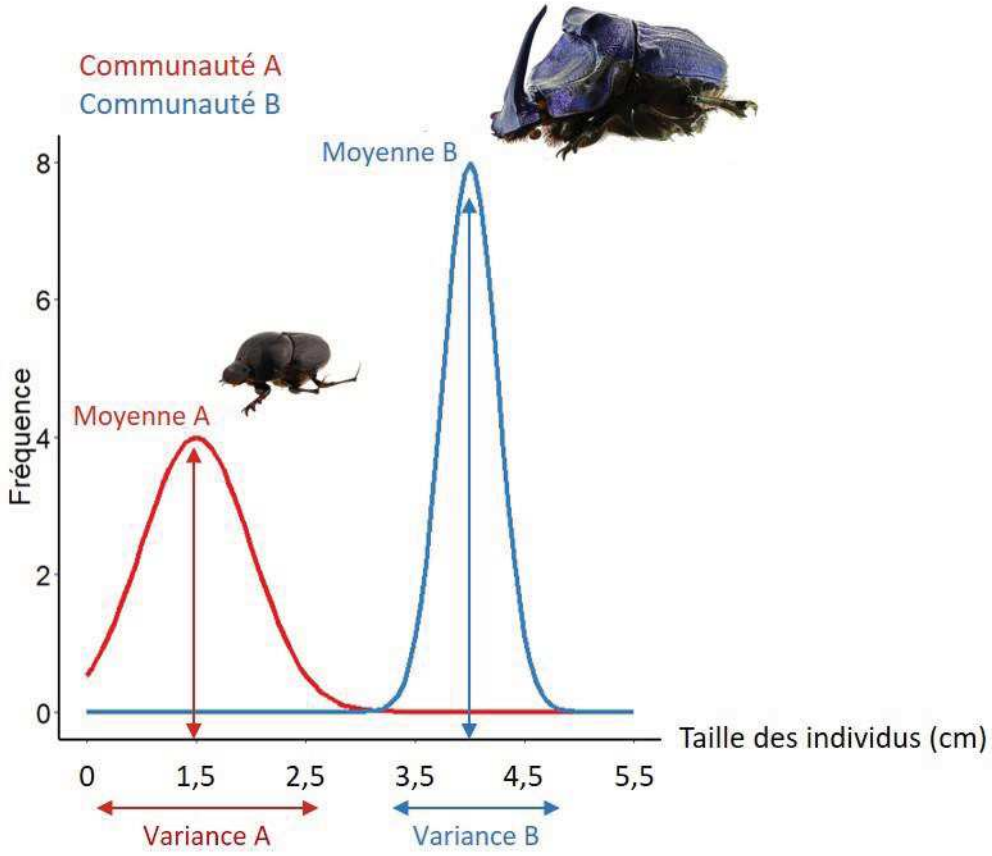


**Figure 2. Distribution de la taille des individus (ex., coléoptères coprophages) au sein de deux communautés, A et B.** La communauté A est dominée, en moyenne, par des individus de plus petite taille que la communauté B (indiqué par la moyenne). Les individus de la communauté A sont distribués à travers une plus grande gamme de tailles en comparaison des individus de la communauté B (indiqué par la variance). *Photos : de gauche à droite, CSIRO et Henri-Pierre Aberlenc.*

Tout comme la diversité taxonomique mesure la variété des espèces au sein d'une communauté, les écologues ont développé le concept de diversité fonctionnelle pour mesurer la variété des traits au sein des assemblages biologiques. Ce concept, très largement utilisé de nos jours, a suscité un intérêt croissant depuis le début des années 2000, et le développement d'un certain nombre d'indices (Petchey & Gaston, 2006; Schleuter et al., 2010). Selon les auteurs, il existe plusieurs définitions de la diversité fonctionnelle (Petchey & Gaston, 2006). Ici, on s'accordera à définir qu'elle reflète la diversité des stratégies écologiques et des niches occupées par les différentes espèces d'une communauté. Une notion importante est que diversité taxonomique et fonctionnelle ne sont pas nécessairement corrélées (Flynn et al., 2009). La **Figure 3** fournit un exemple illustratif simplifié. Deux communautés, peuvent avoir le même nombre d'espèces, mais celles-ci peuvent occuper des niches plus variées et être plus

distinctes en termes de traits dans l'une des deux communautés. Celle-ci présenterait donc logiquement une diversité fonctionnelle plus élevée.

La diversité fonctionnelle repose sur la description des espèces d'une communauté par un certain nombre de traits qui peuvent être directement mesurés sur les individus (Violle et al., 2007). Une des hypothèses de la diversité fonctionnelle est donc que la réponse des organismes à un gradient environnemental donné peut être la résultante d'une combinaison de plusieurs types de traits en interaction. Plusieurs hypothèses ont été proposées quant aux processus qui sous-tendent la variation de la diversité fonctionnelle d'un assemblage biologique. Nous présentons ici deux exemples :

- Une augmentation de la disponibilité et de la diversité des ressources, et de l'hétérogénéité des habitats, favorise la coexistence d'espèces aux niches écologiques variées, et s'accompagne de fait d'une diversité fonctionnelle élevée (Mason et al., 2008; Adler et al., 2013; Price et al., 2017; Stark et al., 2017; Méndez et al., 2018).

- Une pression forte de l'environnement sélectionne des trais particuliers qui permettent aux individus de persister et de se maintenir en populations viables. Cette pression entraîne théoriquement une convergence des traits des espèces vers les valeurs améliorant la performance des individus (Cornwell et al., 2006; Violle et al., 2007). Par exemple, l'augmentation de l'intensité d'une perturbation s'accompagne généralement d'une disparition ou d'un appauvrissement des populations d'espèces spécialistes (Marvier et al., 2004; Devictor et al., 2008). Parce que ces espèces possèdent généralement des traits particuliers, leur extinction progressive dans les assemblages est susceptible de diminuer la diversité fonctionnelle (Gerisch et al., 2012; Mouillot et al., 2013).

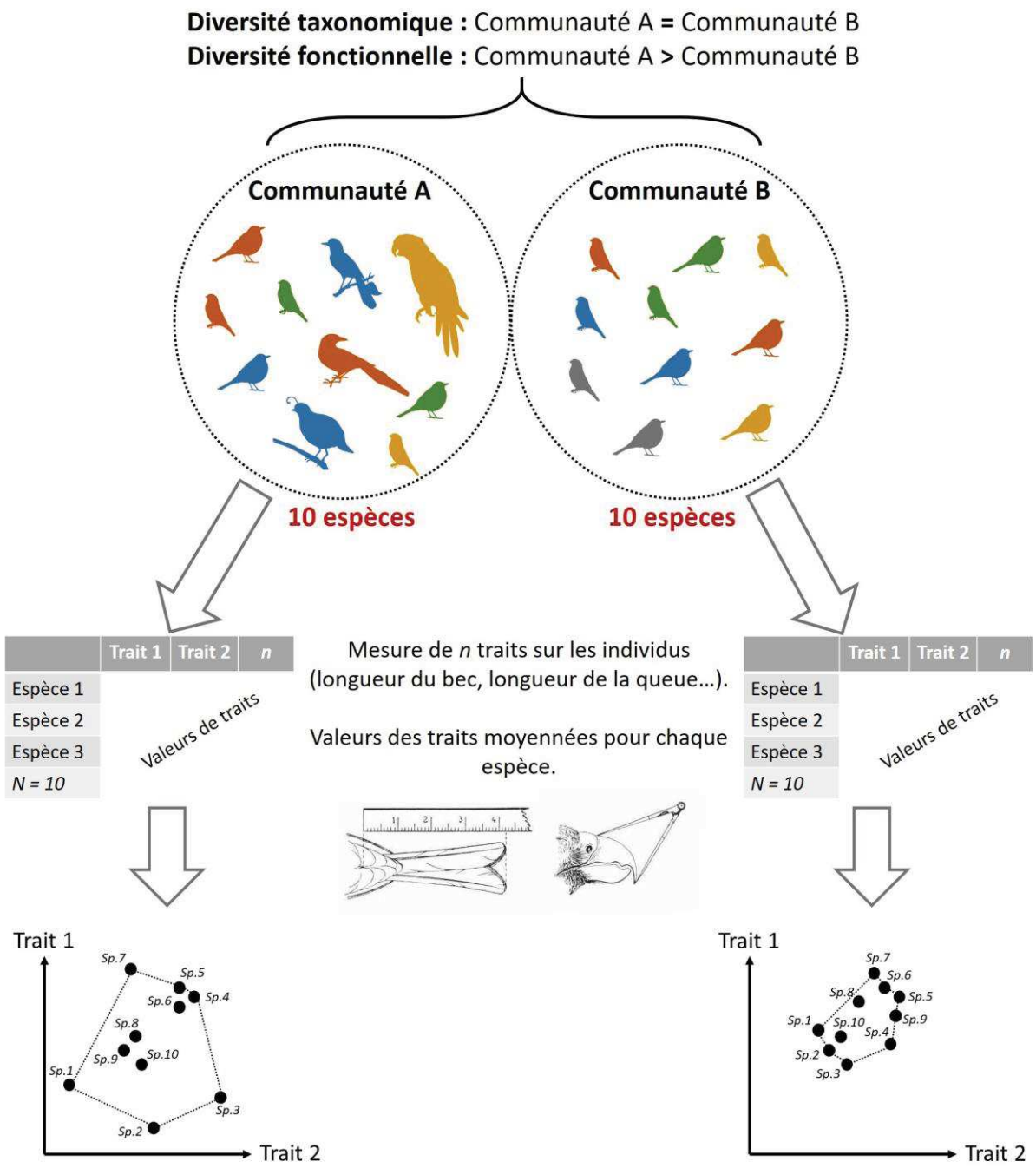


**Figure 3. Diversité taxonomique et diversité fonctionnelle : pas toujours liées.** Un inventaire des espèces au sein de deux communautés d'oiseaux. Chaque silhouette d'oiseau représente une espèce. On note différents morphes (= silhouettes distinctes), qui correspondent à des combinaisons de traits différentes. Des oiseaux de couleur différente et appartenant au même morphe sont des espèces qui partagent des combinaisons de traits similaires. Les deux communautés possèdent la même diversité taxonomique, mais visuellement, les espèces de la communauté A représentent une plus grande variété de morphes. On mesure *n* traits morphologiques reflétant les différences écologiques et biologiques entre les espèces. Les différentes espèces de chaque communauté sont représentées dans un espace multidimensionnel où chaque axe (ici simplifié à deux axes) représente les valeurs d'un trait parmi *n* traits, mesurés sur les individus et moyennés par espèce. L'enveloppe fonctionnelle de la communauté A est plus étendue que celle de la communauté B, signe d'une diversité fonctionnelle plus élevée (ici, richesse fonctionnelle selon la méthode d'enveloppe convexe, Cornwell et al. (2006)). *Dessins : Reichenow (1913). Vecteurs : https://svgsilh.com/.*

Plusieurs études démontrent toutefois que la réponse de la diversité fonctionnelle aux gradients environnementaux peut dépendre du contexte (ex., type d'habitat, paysage, climat) et également du modèle biologique étudié (de Bello et al., 2006; Chillo et al., 2017; Joimel et al., 2019; Török et al., 2018). Par exemple, de Bello et al. (2006) montrent que la diversité fonctionnelle des communautés de plantes d'une région humide répond plus négativement à la pression de pâturage que les communautés d'une région aride. En cause, une capacité potentiellement plus élevée des communautés de milieux arides à tolérer des stress environnementaux du fait de leur grande diversité en termes de stratégies d'utilisation des ressources.

### 1.3. Traits de réponse et traits d'effet

L'ensemble des outils dont nous disposons pour caractériser les assemblages biologiques offre un éventail de méthodes pour étudier l'effet des gradients écologiques et des changements environnementaux. La question est d'évaluer, en retour, les conséquences de ces processus sur le fonctionnement des écosystèmes. Dans ce cadre, les traits fonctionnels constituent à nouveau une approche pertinente. Quelle place les espèces occupent-elles au sein des réseaux trophiques ? Comment exploitent-elles les ressources ? Outre leur rôle dans la réponse des espèces aux pressions de l'environnement, les traits fonctionnels peuvent également permettre de lier les communautés au fonctionnement de l'écosystème. C'est sur cette base qu'ont été développés les concepts de traits « de réponse » (Keddy, 1992) et traits « d'effet » (Chapin III et al., 2000) **(Figure 4)**.

Le fonctionnement d'un écosystème donné est théoriquement la résultante de plusieurs filtrages hiérarchiques qui, après avoir sélectionné les individus possédant les traits de réponse appropriés, ont conduit en une communauté d'espèces avec une certaine composition et diversité fonctionnelle **(Figure 1)**. Sur cette base, Lavorel & Garnier (2002) ont émis l'hypothèse que les mêmes traits peuvent simultanément expliquer les réponses des espèces aux facteurs biotiques et abiotiques, ainsi que leurs effets sur l'écosystème **(Figure 4)**. Ce cadre de travail s'est largement appuyé sur les plantes pour lesquelles nous disposons aujourd'hui d'un corpus de connaissances important quant à la signification fonctionnelle de leurs traits, tant du point de vue des traits de réponse que d'effet (Díaz et al., 2016). Chez les animaux, les exemples sont plus rares du fait d'une certaine difficulté pour relier les différents

traits d'intérêt aux fonctions qu'ils assument[2]. L'étude conduite par Larsen et al. (2005) chez les coléoptères coprophages d'Amérique tropicale fournit cependant un exemple démonstratif. Ces auteurs ont démontré que les coléoptères coprophages de grande taille sont plus enclins à disparaitre face à la fragmentation forestière. La taille reflète donc ici la capacité de ces insectes à faire face à des changements dans la disponibilité des ressources, celle-ci étant plus faible dans les milieux très fragmentés. Parallèlement, d'autres auteurs ont établi une corrélation positive entre la taille des coléoptères et la quantité de matière fécale dégradée (Nervo et al., 2014). Le changement observé dans la composition fonctionnelle des assemblages n'est donc pas sans conséquence : la quantité de matière fécale dégradée diminue lorsque le niveau de fragmentation augmente. Cette étude permet donc d'établir, à partir d'un même trait (la taille), un lien direct entre un processus (la fragmentation) structurant l'assemblage des coléoptères coprophages et le fonctionnement de l'écosystème (ici, la dégradation des excréments).

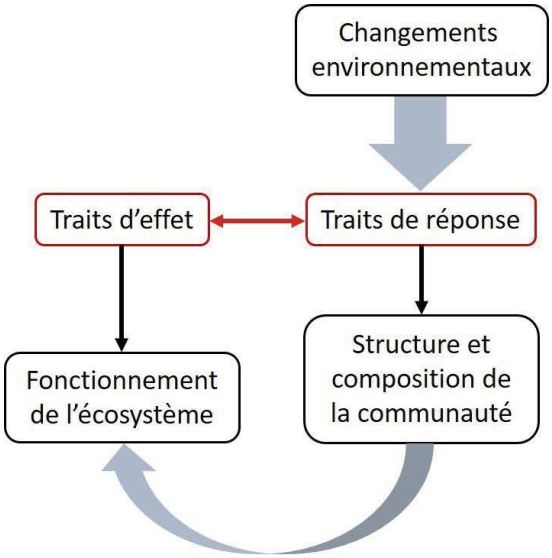


**Figure 4. Schéma conceptuel des effets des changements environnementaux sur une communauté biologique et le fonctionnement de l'écosystème.** Les changements environnementaux affectent la communauté via les traits fonctionnels des individus qui la composent (*traits de réponse*). Ces traits fonctionnels peuvent également avoir un impact sur l'écosystème (*traits d'effet*). Les changements observés dans la structure et la composition de la communauté auront potentiellement un effet sur le fonctionnement de l'écosystème via cette interaction entre *traits de réponse* et *traits d'effet*.

[2] Depuis quelques années cependant, plusieurs collectifs de chercheurs ont commencé à mettre en place un cadre de travail standardisé sur les traits des animaux (ex., chez les organismes du sol, base de données BETSI, http://betsi.cesab.org/). Chez les groupes invertébrés, nous disposons aujourd'hui d'un certain nombre de références sur les fonctions des traits (fonctions pour les organismes mais aussi sur leur environnement), facilitant la mise en place d'approches prédictives en écologie des communautés et fonctionnelle (Moretti et al., 2017; Brousseau et al., 2018; Wong et al., 2019).

Toutefois, l'attribution du caractère de réponse et d'effet à un même trait n'est pas toujours pertinente. Par exemple, la couleur et certaines caractéristiques morphologiques peuvent constituer des traits de réponse à des facteurs abiotiques (ex., climat, stress divers) ou être liés aux interactions biotiques, sans qu'une implication directe pour le fonctionnement de l'écosystème ne soit évidente (Andersson, 1994; Ruxton et al., 2004; Clusella Trullas et al., 2007; Bishop et al., 2016). Au-delà de la signification écologique, le choix et la définition des traits de réponse et d'effet découlent largement de la question de recherche et des hypothèses de travail (Brousseau et al., 2018).

### 1.4. Diversité et fonctionnement des écosystèmes

On sait aujourd'hui que la diversité biologique est un déterminant majeur, et peut-être même le principal déterminant, de la dynamique et du fonctionnement des écosystèmes (Tilman et al., 2014). Par conséquent, les altérations de cette diversité, notamment du fait des activités humaines, peuvent avoir des conséquences fonctionnelles importantes (Chapin III et al., 2000). Ce constat repose sur de nombreux travaux qui ont eu pour objectif de mieux comprendre la relation entre la structure des communautés biologiques et certains grands processus écologiques (Tilman et al., 2014).

Cette relation a tout d'abord été explorée en situation contrôlée. Une attention particulière a été portée sur les communautés de plantes, faciles à manipuler, pour établir un lien entre le nombre d'espèces mises en co-occurrence et la productivité primaire. Plusieurs auteurs ont ainsi mis en évidence l'effet positif de l'augmentation de la diversité taxonomique des plantes sur la productivité primaire (Naeem et al., 1995; Hector et al., 1999; Hooper et al., 2012; Tilman et al., 2012). La présence d'espèces et de groupes fonctionnels particuliers, ainsi que la richesse en groupes fonctionnels au sein des assemblages de plantes sont aussi des facteurs explicatifs d'une productivité élevée (Hooper & Vitousek, 1997; Hooper, 1998; Hector et al., 1999).

Sur cette base, plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer la relation positive entre la diversité des assemblages biologiques et le fonctionnement d'un écosystème (Hooper et al., 2005). Généralement, peu d'espèces sont réellement abondantes au sein des communautés naturelles, la plupart étant présentes en faibles effectifs (Whittaker, 1965; Cody & Diamond, 1975). Les espèces dominantes sont logiquement celles possédant les

combinaisons et les valeurs de traits les plus adaptées à un environnement donné. Le premier mécanisme repose ainsi sur l'hypothèse du « mass ratio » énoncée par Grime (1998), proposant que les espèces dominantes participent pour l'essentiel à la régulation des processus écosystémiques car elles représentent la majeure partie de la biomasse des communautés. Cette hypothèse a été vérifiée de façon empirique, notamment par Garnier et al. (2004) pour des assemblages de plantes méditerranéennes. Ces auteurs ont démontré que les valeurs de traits des espèces dominantes suffisaient à expliquer les variations des taux d'azote et de carbone des sols le long d'un gradient de succession végétale. En pratique, cette hypothèse peut être testée en calculant la moyenne de différents traits des communautés, partant du principe que les valeurs moyennes des traits sont majoritairement influencées par les espèces dominantes ; l'objectif étant in fine de corréler ces valeurs moyennes aux processus écosystémiques.

Le second mécanisme se réfère à la complémentarité des niches et des stratégies d'utilisation des ressources par les différentes espèces composant une communauté. Des espèces capables d'utiliser les mêmes ressources mais de façons différentes devraient favoriser une utilisation efficace de ces ressources, et donc maximiser le fonctionnement de l'écosystème (Hooper et al., 2005; Slade et al., 2007; Hodapp et al., 2019; Milotić et al., 2019) **(Figure 5)**. Plusieurs auteurs proposent ainsi que le fonctionnement des écosystèmes soit principalement contrôlé par les différences de niche entre les espèces, celles-ci permettant une baisse de la compétition interspécifique et une utilisation efficace des ressources (Naeem et al., 1994; Loreau & Hector, 2001; Tilman et al., 2001). L'effet de la complémentarité des niches soutient l'hypothèse selon laquelle une diversité fonctionnelle élevée améliore le fonctionnement d'un écosystème (Díaz & Cabido, 2001; Cadotte et al., 2011). Cependant, l'effet de la complémentarité des niches peut être médié par des variations dans l'intensité des interactions compétitives entre les espèces d'un assemblage (Hooper, 1998). Chez des plantes qui coexistent dans un assemblage, ces interactions compétitives peuvent favoriser une certaine plasticité intraspécifique de traits impliqués dans l'acquisition des ressources afin de limiter la compétition (Ashton et al., 2010). Enfin, s'ajoutent à ces mécanismes la facilitation, susceptible d'interagir avec les processus susmentionnés (Cardinale et al., 2002).

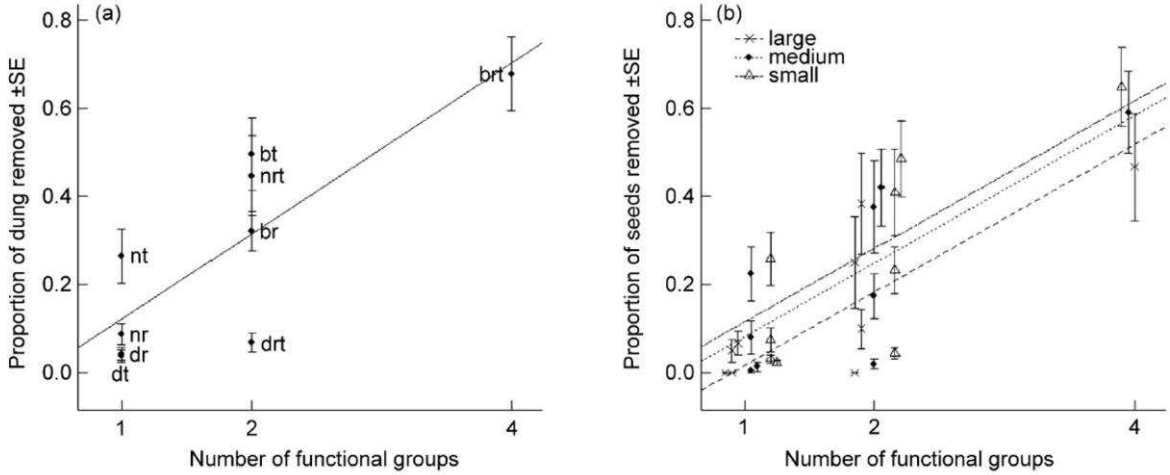


**Figure 5. Exemple de relation entre la richesse fonctionnelle d'une communauté d'espèces et des fonctions écosystémiques.** Cette figure, tirée d'une étude conduite par Slade et al. (2007), illustre la proportion (a) d'excréments éliminée et (b) de graines (de trois classes de taille) dispersées en fonction de la richesse en groupes fonctionnels des communautés de coléoptères coprophages de Bornéo. Les abréviations en (a) correspondent à différents assemblages de groupes fonctionnels. *Photo : Duwwel.*

Parce que les diversités taxonomique et fonctionnelle ne sont pas toujours corrélées (Flynn et al., 2009) **(Figure 3)**, la seconde permet généralement de mieux expliquer le fonctionnement d'un écosystème (Petchey et al., 2004; Cadotte et al., 2011; Gagic Vesna et al., 2015). En effet, la variation de la diversité taxonomique ne s'accompagne pas nécessairement d'une variation de la diversité fonctionnelle, signe que les espèces qui composent la communauté sont similaires du point de vue de leurs traits (Flynn et al., 2009). Cette similarité des espèces au sein d'une communauté fait appel au concept de redondance fonctionnelle (Walker, 1992; Naeem, 1998; Flynn et al., 2009). Dans un assemblage où la redondance fonctionnelle est élevée, les différentes espèces auront théoriquement des fonctions similaires dans leur écosystème. Le long d'un gradient environnemental donné, la perte d'une espèce dans ce type de communauté aura moins d'impact sur l'écosystème que la perte d'une espèce dans une communauté où la redondance fonctionnelle est plus faible, ladite perte étant « compensée »

par les espèces restantes aux fonctions écologiques proches. Aujourd'hui par exemple, la perte de redondance fonctionnelle constatée le long des gradients d'utilisation des sols peut conduire à une perte de résilience des écosystèmes et à une plus forte vulnérabilité de la structure des communautés face à des perturbations (Flynn et al., 2009; Laliberté et al., 2010).

L'ensemble de ces concepts et des méthodes auxquelles ils font appel sont aujourd'hui largement utilisés par les écologues afin d'étudier les réponses des assemblages biologiques à divers processus d'origine anthropique, et leurs incidences sur le fonctionnement des écosystèmes.

## 2. Contexte appliqué : pastoralisme et biodiversité

*L'objectif de cette deuxième partie est de présenter le cadre appliqué de cette thèse, à savoir le pastoralisme et son impact sur la biodiversité.*

### 2.1. Le pastoralisme : évolution et enjeux

La domestication du bétail pour l'élevage[3], et en premier lieu celle des ovins et caprins, prenait sa source il y a environ 11 000 ans au nord du croissant fertile, dans une région qui s'étendrait aujourd'hui de la moitié Est de la Turquie au Nord-Ouest de l'Iran (Zeder, 2008). Celle des bovins serait légèrement plus récente, autour de 10 000 ans, toujours dans l'actuel Proche Orient. Ce furent alors les premiers pas du pastoralisme, que l'on définit aujourd'hui comme le recours aux espaces naturels pour le pâturage des troupeaux domestiques (Redecker et al., 2002). Dans de vastes espaces, appelés parcours (« rangelands » en anglais), les troupeaux domestiques paissent plus ou moins librement et cohabitent avec les ongulés sauvages. Pendant 5 000 ans, les activités pastorales vont se propager à travers l'Europe et l'Afrique du Nord, d'Est en Ouest (Zeder, 2008). Cette diffusion du pastoralisme va profondément modifier les paysages européens, favorisant l'expansion des milieux ouverts et induisant un régime

[3] La domestication s'est produite en plusieurs points du globe indépendamment et pour différents groupes de mammifères (ex., domestication des camélidés en Amérique latine, des suidés en Asie, des bovidés en Afrique). Le croissant fertile constitue le principal foyer de domestication des races qui constituent aujourd'hui l'essentiel des ongulés d'élevage.

important de perturbation sur les écosystèmes (prélèvement important de la ressource en herbe par les troupeaux, utilisation du feu pour favoriser le développement d'espèces végétales fourragères, etc.) (Kaplan et al., 2009).

Depuis la fin du 19ème siècle l'élevage a connu, à l'échelle mondiale, une très profonde mutation : l'activité s'est répandue sur l'ensemble des continents, les volumes produits ont considérablement augmenté et des filières de production beaucoup plus intensives se sont développées (Thornton, 2010; Hartung, 2013). L'augmentation de la production animale a été principalement réalisée par le passage des systèmes pastoraux d'alimentation libre aux systèmes mixtes et industriels, dans lesquels une part substantielle (> 10 %) de l'alimentation provient de cultures ou de sous-produits de cultures (Alkemade et al., 2013). Dans les systèmes de production industrielle du bétail, la majeure partie des aliments (> 90 %) est produite à l'extérieur des exploitations d'élevage. Dans certaines régions, la taille des troupeaux a considérablement augmenté mais pas la surface des espaces pâturés, permettant de produire davantage sur de faibles surfaces. La pression sur les écosystèmes pâturés s'est de fait considérablement intensifiée, à tel point que les activités d'élevage constituent aujourd'hui l'une des causes majeures de perte de biodiversité (Maxwell et al., 2016). Un des cas les plus illustratifs est la conversion de milieux forestiers tropicaux pour l'élevage (Murty et al., 2002). Dans la plupart des régions du monde (Europe, Afrique du Nord, Amérique du Nord, Moyen-Orient, Asie centrale), les herbivores domestiques ont largement remplacé les troupeaux d'ongulés sauvages (Mallon & Zhigang, 2009; Ripple et al., 2015). Ainsi, l'essentiel du pâturage est aujourd'hui le fait du bétail, exception faite de certaines régions où la grande faune se maintient encore de façon abondante et diversifiée, comme en Afrique sub-saharienne (Ripple et al., 2015).

Les parcours couvrent environ 25 % de la superficie terrestre (Alkemade et al., 2013). En Europe de l'Ouest, les évolutions sociales (diminution de la population agricole) et économiques (conversion des terres allouées au pâturage en prairies agricoles gérées de façon plus ou moins intensive) ont progressivement conduit à une marginalisation des habitats pastoraux dès le mitan du 20ème siècle. Cependant, les parcours méditerranéens et les pâturages d'altitude sont encore utilisés et, dans ces espaces, l'alimentation des troupeaux dépend surtout de la dynamique naturelle de la végétation (Redecker et al., 2002). Garrigues, matorrals, formations steppiques et alpages constituent des écosystèmes dont la dynamique

a largement été façonnée par l'activité pastorale extensive (faibles chargements d'animaux pâturant à l'hectare), favorisant le développement d'une structure de végétation hétérogène et d'une grande diversité de niches écologiques. Ainsi, au contraire des effets dévastateurs que peut avoir l'élevage dans les régions tropicales, le pastoralisme tel qu'il est encore conduit aujourd'hui en Europe façonne des écosystèmes inédits qui constituent un patrimoine naturel remarquable à forts enjeux de conservation **(Figure 6)**. Malgré tout, ces systèmes de production ne sont pas totalement préservés des contraintes socio-économiques qui tendent à la massification et à l'intensification des pratiques et qui sont susceptibles d'avoir un impact sur la biodiversité.

**Figure 6. Exemples de paysages pastoraux en France métropolitaine.** (A). Garrigue pâturée par des troupeaux de bovins de race Camargue dans le massif des Alpilles (Bouches-du-Rhônes). (B). Pâturages alpins à bovins laitiers (races Abondance et Tarentaise) dans le Nord des Alpes (Savoie). (C). Pelouses alpines pâturées par les troupeaux ovins en transhumance (race Mérinos d'Arles) à plus de 3 000 m d'altitude dans les Alpes (Savoie). (D). Garrigue pâturée par des troupeaux ovins et caprins, maintenant une alternance de pelouses sèches et de fourrés arbustifs dans l'arrière-pays languedocien (Hérault). *Photos : William Perrin.*

## 2.2. Influence de la pression de pâturage sur les écosystèmes et les communautés biologiques

Le pâturage par les grands herbivores façonne les écosystèmes à travers plusieurs processus qui agissent en interaction : la consommation de la biomasse végétale, le piétinement, les rejets d'excréments et d'urine (Forbes et al., 2019). Ces processus affectent en premier lieu la physique du sol, l'activité et la diversité des microorganismes qui y vivent et, de fait, la structure et la composition des communautés de plantes (Bardgett et al., 1998; Greenwood & McKenzie, 2001; Bardgett & Wardle, 2003; Díaz et al., 2007). Dans les écosystèmes pâturés, les mammifères herbivores constituent ainsi un facteur majeur de régulation des cycles de l'azote et du carbone du fait d'un ensemble d'effets rétroactifs complexes entre les communautés biologiques de surface et du sol (Bardgett & Wardle, 2003). Par exemple, la dégradation et le retrait du couvert végétal par le pâturage peut engendrer une réduction de la taille et de la biomasse racinaire, qui en retour affecte les communautés bactériennes du sol et diminue leur diversité (Bardgett et al., 1998; Bardgett & Wardle, 2003; Liu et al., 2015). Cet impact sur les assemblages microbiens aura pour conséquence, entre autres, d'affecter le processus de minéralisation de l'azote (Zhou et al., 2017). Les effets des grands herbivores sur la structure physique et les cycles biogéochimiques des milieux qu'ils pâturent se répercutent ensuite sur l'ensemble des compartiments biologiques, des plantes aux animaux prédateurs en passant par les consommateurs primaires et les organismes décomposeurs (Cecil et al., 2019).

À l'échelle d'un milieu pâturé, les grands herbivores constituent une source de perturbation, agissant comme un filtre sur les communautés d'espèces et sélectionnant les stratégies les plus adaptées aux conditions locales (Hobbs, 2006). Par exemple, la réponse des plantes herbacées à la pression du bétail dépend de nombreux traits associés à la stratégie d'acquisition des ressources, au mode de régénération ou à l'aptitude à la compétition (Díaz et al., 2007). Les animaux sont également sensibles au pâturage, qui impacte directement leur habitat physique et la disponibilité des ressources alimentaires (Martin & Possingham, 2005; van Klink et al., 2015; Cecil et al., 2019; Val et al., 2019). Cependant, l'influence du pâturage sur la structure et la composition des communautés dépend d'une multitude de facteurs, directement liés au mode d'élevage – intensité de la pression du pâturage (liée au chargement en animaux), mode de surveillance du troupeau (gardiennage, enclos, etc.), historique de la

pratique d'élevage – ainsi qu'aux caractéristiques de l'environnement (type d'habitat, conditions climatiques, etc.) (Milchunas & Lauenroth, 1993; de Bello et al., 2006; Komac et al., 2015; Herrero-Jáuregui & Oesterheld, 2018; Török et al., 2018).

Les effets de l'intensité du pâturage sur les communautés biologiques ont reçu une attention importante de la part des écologues. L'augmentation ou la diminution de la pression de pâturage sont une conséquence directe de l'intensification des pratiques d'élevage, ou au contraire de leur abandon. L'étude de ces effets permet donc de comprendre par quels mécanismes la biodiversité répond au changement des modes de gestion des écosystèmes pâturés. Elle offre également l'opportunité de tester des hypothèses écologiques quant aux processus qui structurent les assemblages d'espèces. À ce titre, les plantes constituent un modèle biologique historique particulièrement étudié[4]. Dans leur méta-analyse, combinant les résultats de 48 études distribuées à travers le monde, Herrero-Jáuregui & Oesterheld (2018) ont démontré que, si la pression du pâturage engendre de forts changements dans la composition des communautés végétales (Milchunas & Lauenroth, 1993), elle n'a qu'un faible impact (et souvent négatif) sur leur diversité taxonomique. La diversité fonctionnelle présente des réponses plus marquées et diminue généralement avec l'augmentation de la pression de pâturage (de Bello et al., 2006; Carmona et al., 2012). Celle-ci induirait un renouvellement important des espèces en fonction de leurs traits, sans avoir un effet majeur sur le nombre de plantes qui coexistent. Le prélèvement de matériel végétal par les animaux cause rarement la mort directe de la plante (au contraire du piétinement, Crawley 1997) mais celle-ci subit une diminution de sa biomasse, aussi bien au niveau du système racinaire que des parties aériennes (Fleurance et al., 2011; Klumpp et al., 2009). Un niveau de pâturage élevé sélectionne ainsi généralement des espèces de petite taille, avec une surface foliaire faible, un feuillage tendre et un cycle de vie relativement court, l'ensemble de ces traits permettant aux plantes de persister face au piétinement répété et à la consommation intensive de leurs tissus (Díaz et al., 2007). L'amplitude réduite des valeurs de traits sélectionnées explique la diminution attendue de la diversité fonctionnelle. Une trop faible intensité de pâturage diminue également la diversité des plantes, en raison des phénomènes de compétition pour

[4] L'objectif ici n'est pas de faire une revue exhaustive des effets du pâturage sur les plantes car elles ne constituent pas l'objet d'étude principal. Il semble toutefois important de les mentionner, ce modèle biologique étant incontournable dans l'étude des effets du pâturage sur la biodiversité. Les articles de Olff & Ritchie (1998) et Díaz et al. (2007), et la revue en français de Fleurance et al. (2011) fournissent un large panel d'informations sur le sujet.

la lumière qui favorisent un petit nombre d'espèces à forte stature (Fleurance et al., 2011). Toutefois les communautés de plantes vivant sous des climats distincts (arides versus humides) et n'étant pas soumises aux mêmes contraintes (notamment hydriques) peuvent présenter des réponses différentes, rendant la démonstration de tendances générales plus complexe (Milchunas & Lauenroth, 1993; de Bello et al., 2006; Herrero-Jáuregui & Oesterheld, 2018).

Parce qu'ils occupent une grande diversité de niches et une place cruciale dans les réseaux trophiques, les arthropodes constituent aussi un groupe de première importance pour étudier l'impact du pâturage sur le fonctionnement des écosystèmes[5]. Dans leur revue, van Klink et al. (2015) identifient trois principaux processus par lesquels la pression exercée par les grands herbivores affecte ces communautés d'espèces : (i) la perturbation et la prédation non intentionnelle, (ii) la réduction de la disponibilité des ressources végétales par consommation directe ou piétinement, et (iii) la modification de la qualité de l'habitat du fait de changements dans la diversité végétale, la structure de la végétation et les conditions abiotiques du milieu **(Figure 7)**. De façon générale, une augmentation de la pression de pâturage a un effet négatif sur la diversité taxonomique des arthropodes (Kruess & Tscharntke, 2002; van Klink et al., 2015). La réponse des différents groupes d'arthropodes à la pression du pâturage n'est cependant pas uniforme, et dépend largement des exigences écologiques et des traits des différents taxons (régime alimentaire, strate d'habitat utilisée pour la vie à l'état adulte et larvaire, comportement de recherche alimentaire, etc.) (Wallis De Vries et al., 2007; Ford et al., 2013; van Klink et al., 2015; Cecil et al., 2019). Plusieurs études démontrent ainsi des effets distincts de la pression de pâturage selon les groupes fonctionnels d'arthropodes (Ford et al., 2013; van Klink et al., 2016).

[5] Nous nous limiterons ici aux arthropodes et en particulier aux insectes, bien que les pratiques de pâturage aient une influence notable chez plusieurs taxons vertébrés, tels que les oiseaux, les reptiles et les petits mammifères (Laiolo et al., 2004; Wallis De Vries et al., 2007; Sirami et al., 2010; Wallis De Vries, 2016; Chillo et al., 2017; Val et al., 2019).

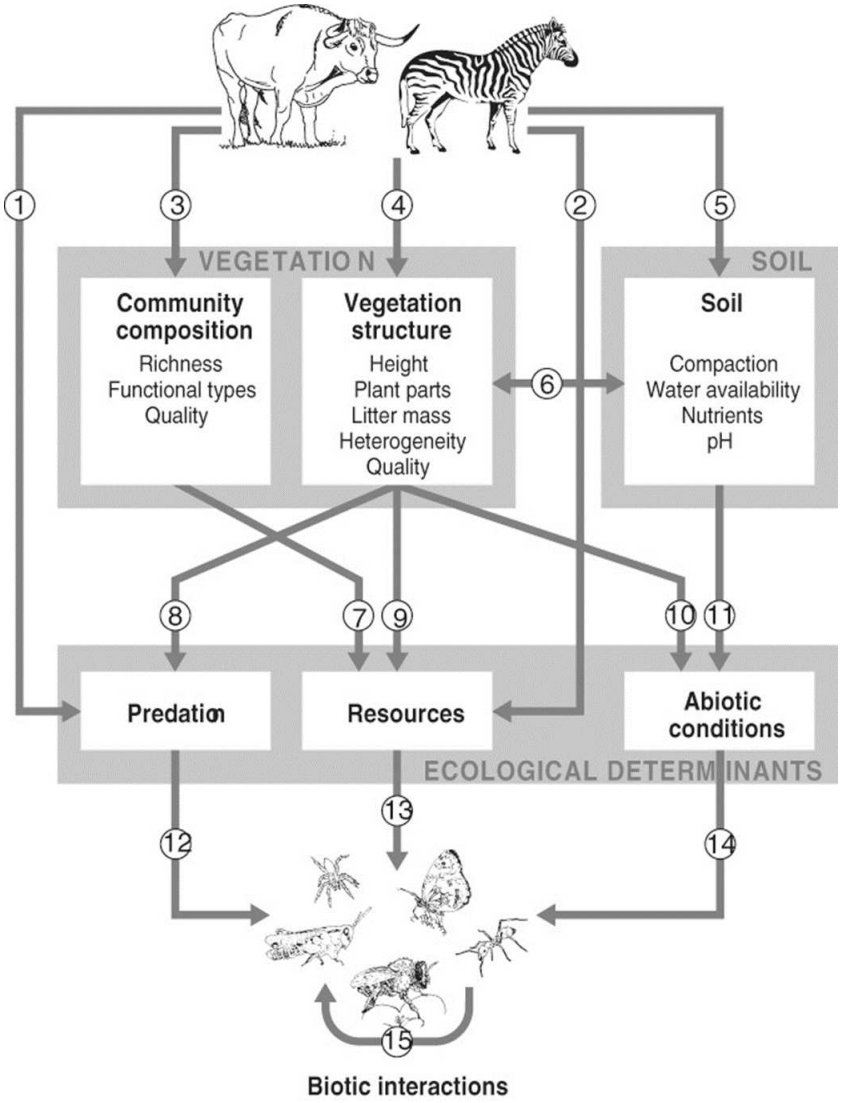


**Figure 7. Cadre conceptuel proposé par van Klink et al. (2015) définissant les voies par lesquelles les grands herbivores affectent directement et indirectement la diversité des arthropodes.** Tout d'abord deux effets directs, via (1) le piétinement et la prédation non intentionnelle, et 2) la production d'excréments, de tissus vivants ou morts. Puis, une série d'effets indirects via (3) une modification de la composition et (4) de la structure de la végétation, et (5) des changements dans les conditions du sol qui peuvent affecter en retour les caractéristiques de la végétation (6). Les changements dans la richesse des plantes peuvent affecter la richesse des insectes herbivores (7), et une réduction de la hauteur de la végétation peut augmenter le risque de prédation par les prédateurs vertébrés (8). La modification des ressources disponibles peut engendrer une compétition entre les arthropodes herbivores et les vertébrés herbivores (9). Une modification des conditions abiotiques du sol par la réduction de la hauteur de la végétation (10), par le piétinement et par l'apport d'excréments (11) peut affecter les espèces qui passent une partie de leur vie sous terre. Les modifications combinées des conditions abiotiques, de la disponibilité des ressources et de la prédation (12-14) déterminent les effets sur les différentes espèces d'arthropodes, modulant ainsi, in fine, la richesse de ces communautés animales. Ces changements peuvent également affecter les interactions interspécifiques entre les arthropodes (15) qui, elles aussi, ont un poids dans la structuration des communautés.

Le piétinement induit une perturbation physique sur le sol pouvant être néfaste pour les communautés qui y vivent et les espèces qui ont une phase larvaire dans le sol. Une augmentation du piétinement, due par exemple à l'augmentation du chargement en bétail, accroit la compacité du sol et crée des zones de sol nu, modifiant les conditions microclimatiques et favorisant l'évaporation de l'eau (Greenwood & McKenzie, 2001; Zhou et al., 2010; Lu et al., 2017; Yan et al., 2018) **(Figure 8)**. Les collemboles, sensibles à la porosité du sol, à son humidité et à la quantité de matière organique, sont ainsi favorisés par la baisse du chargement, profitant d'un moindre piétinement et d'une litière plus abondante (King et al., 1976; King & Hutchinson, 1976). D'autres arthropodes, comme certains coléoptères prédateurs thermophiles (ex., cicindèles), certaines espèces de fourmis et d'orthoptères requièrent au contraire la présence de sol nu (Cherrill & Brown, 1992; Nash et al., 2001; Roy & Thomas, 2003; van Klink et al., 2015). Ces espèces ont cependant des traits particuliers. Chez les communautés de fourmis des milieux arides, Chillo et al. (2017) démontrent ainsi que le surpâturage diminue la variance des traits liés aux stratégies d'acquisition des ressources (régime et mode de prospection alimentaire), sélectionnant les valeurs de traits les plus adaptées à un niveau de perturbation élevé.

De façon générale, la plupart des groupes d'arthropodes sont favorisés par une pression de pâturage relativement faible, qui induit une certaine hétérogénéité d'habitats à l'échelle de la parcelle, favorisant la coexistence d'espèces occupant des niches écologiques différentes (van Klink et al., 2015). Ces conditions s'apparentent à celles trouvées dans les habitats pastoraux extensifs où la pression de pâturage est, à l'échelle des parcours, relativement faible ou d'intensité modérée **(Figure 8)**. Ces espaces, parsemés de zones à végétation haute où l'herbe est peu consommée, de zones à végétation plus rase voire de petites surfaces surpâturées (Lumaret & Iborra, 1996), sont susceptibles d'abriter une diversité importante d'arthropodes. La diversité des strates de végétation induit aussi une hétérogénéité des conditions micro-climatiques, les zones les plus densément recouvertes offrant des conditions plus humides et tempérés que les zones à végétation rase, plus chaudes et sèches. Plusieurs études démontrent ainsi l'effet positif d'un relâchement de la pression de pâturage sur l'abondance et la diversité taxonomique des papillons diurnes et des orthoptères, deux taxons qui regroupent des espèces aux niches écologiques variées (Wallis De Vries et al., 2007; Fleurance et al., 2011; Jerrentrup et al., 2014; van Klink et al., 2015). À des niveaux trop élevés de

pression de pâturage, ou au contraire trop faibles, l'homogénéisation de la structure de l'habitat est susceptible de diminuer la diversité des communautés d'insectes. Le premier cas se rencontre par exemple dans des espaces pâturés clos ou de faible surface, où l'activité du bétail est fortement concentrée, ou encore dans des écosystèmes arides où la végétation est particulièrement contrainte (stress hydrique, sols pauvres) (Fuls, 1992). Le second cas se rencontre typiquement sur le pourtour méditerranéen, où l'abandon progressif des pratiques pastorales a engendré une fermeture des milieux et, ainsi, une raréfaction d'insectes thermophiles liés aux pelouses sèches (Sirami et al., 2010; García-Tejero et al., 2013).

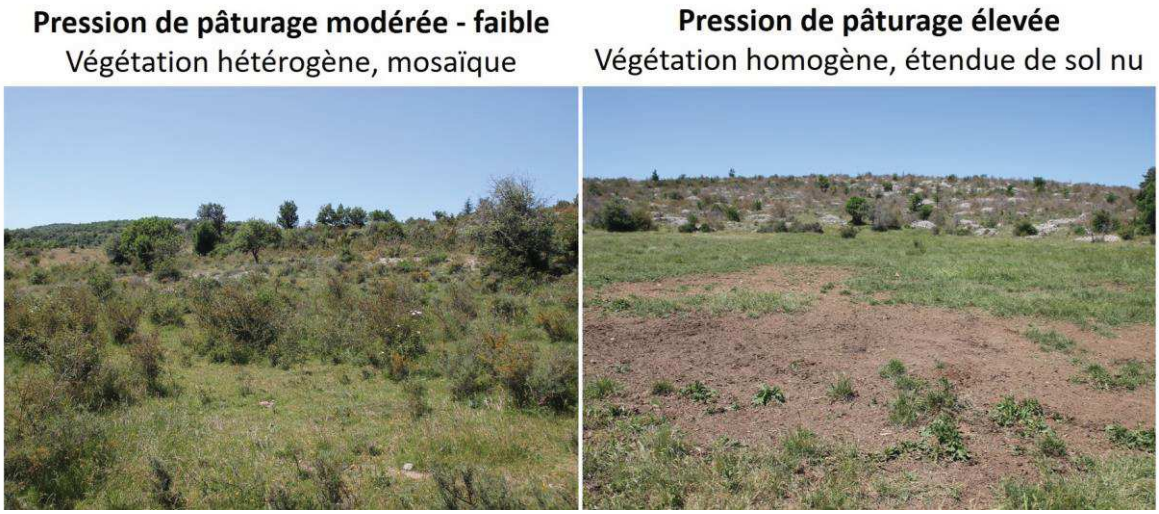


**Figure 8. Illustration de l'impact de la pression de pâturage sur la structure de l'habitat.** Sur la photo de gauche, un pâturage modéré à faible permet de maintenir une structure de végétation complexe. À droite, un surpâturage très net a homogénéisé la hauteur de la végétation (herbe rase) et engendre des étendues de sol nu. Causse de Blandas, plateau calcaire du nord de l'Hérault (France). *Photos : William Perrin.*

L'ensemble de ces études illustre l'importance de l'échelle à laquelle se place l'observateur. Sur de petites surfaces (quelques mètres ou dizaines de mètres carrés), la pression de pâturage peut avoir un effet négatif sur certaines espèces ne possédant pas les traits adaptés aux conditions locales. Par exemple, une petite zone intensément broutée et piétinée où le sol est mis à nu **(Figure 8)** présentera des conditions défavorables aux espèces non-thermophiles, exigeant des conditions humides pour leur site de ponte, etc. Localement, l'hétérogénéité d'habitats créée à l'échelle du parcours ou de l'alpage peut favoriser la coexistence d'espèces aux exigences écologiques diverses (Wallis De Vries, 2016). À plus vaste

échelle, les traits reliés à la dispersion auront une importance capitale, conditionnant la faculté des individus à se maintenir et à coloniser des habitats favorables (ex., Reinhardt et al., 2005). Dans certaines régions du pourtour méditerranéen, la disparition progressive des espaces alloués au pastoralisme constitue un phénomène problématique pour la conservation d'insectes spécialistes des milieux ouverts dont la capacité de dispersion est limitée (ex., papillons diurnes).

Dans la plupart des études susmentionnées, les auteurs comparent un ensemble de sites gérés avec des niveaux de pression de pâturage distincts (le plus souvent divisés en deux ou trois catégories, « faible », « modéré », « fort », incluant parfois aussi des sites non pâturés) (van Klink et al., 2015). Si elles permettent de comparer l'impact de différentes pratiques (ex., le long de gradients d'intensification du chargement en bétail), ces comparaisons inter-sites compliquent cependant l'évaluation de l'impact direct des grands herbivores sur le milieu en raison de plusieurs facteurs, notamment liés aux conditions environnementales propres à chaque site (autres que liées au pâturage), ainsi qu'à l'historicité des pratiques (souvent difficile à connaître). Au sein d'un espace pâturé, la variabilité spatio-temporelle du comportement naturel du bétail (zones préférées pour l'alimentation, zones de refus ou de repos), dépendant entièrement de son mode de gestion (troupeau libre, gardé, présence de parcs de pâturage, etc.), entraîne une répartition hétérogène de la pression de pâturage (Fleurance et al., 2011). La pratique du pâturage à l'échelle de la parcelle peut être extensive, mais présenter de fortes variations locales dans son intensité. Cette variation « intra-parcellaire » de la pression du troupeau peut constituer une échelle d'analyse appropriée pour explorer l'impact direct des grands herbivores sur les communautés d'arthropodes, soustrayant les effets potentiels d'autres facteurs liés aux approches inter-sites. Pour l'heure, peu d'études se sont concentrées sur les impacts de la pression de pâturage à cette échelle (voir toutefois Jerrentrup et al. (2014) et Chillo et al. (2017)).

## 3. Les coléoptères coprophages : associés intimes des pâturages

*L'objectif de cette troisième partie est de présenter quelques éléments d'écologie du modèle d'étude, les coléoptères coprophages, et les interactions étroites de ces insectes avec les pratiques d'élevage.*

### 3.1. De l'écologie générale des bousiers

Dans les systèmes pâturés, le bétail prélève l'essentiel de la production végétale herbacée et la restitution des nutriments à l'écosystème se fait par les déjections (Bloor et al., 2012). Ces excréments sont des micro-écosystèmes éphémères dont l'évolution dépend de l'activité d'un certain nombre d'organismes dont un groupe d'insectes particulier : les coléoptères coprophages (Hanski & Cambefort, 1991). Ces insectes, appelés aussi « bousiers », sont assez peu diversifiés en comparaison d'autres groupes de coléoptères : on connaît environ 170 espèces en France (Paulian & Baraud, 1982), 900 en Europe et entre 6 000 et 7 000 au niveau mondial (Simmons & Ridsdill-Smith, 2011) **(Figure 9)**. En Europe, les bousiers sont représentés par trois sous-familles : les Aphodiinae, les Scarabaeinae et les Geotrupinae (Tronquet, 2014).

Un excrément déposé à la surface du sol et exposé au soleil est sujet à une rapide dessiccation qui le rend rapidement peut appétant pour les insectes coprophages. En effet, la plupart des bousiers se nourrissent de la matière liquide et des particules fines des excréments au stade adulte (Holter & Scholtz, 2007). De plus, une bouse ou un crottin peut, selon sa taille, attirer plusieurs dizaines, centaines, voire milliers d'individus en quelques heures (Anderson & Coe, 1974). Du fait du caractère éphémère des déjections et du grand nombre d'individus qui peuvent coexister localement, une intense compétition se met en place entre les individus et les espèces pour exploiter la matière fécale (Peck & Forsyth, 1982; Giller & Doube, 1989, 1994; Finn & Giller, 2000; Finn & Gittings, 2003; Horgan & Fuentes, 2005). Cela a conduit à une grande diversité de comportements reproducteurs entre les espèces de bousiers qui coexistent, facilitant le partage des ressources (Simmons & Ridsdill-Smith, 2011). Cette variété de comportements se reflète notamment dans une grande diversité de phénotypes (Inward et al., 2011). Les spécialistes de ces insectes distinguent ainsi plusieurs guildes écologiques ou groupes fonctionnels : endocoprides (« résidents »), paracoprides (« fouisseurs ») et télécoprides (« rouleurs ») **(Figure 10)**. Ces groupes distinguent les différentes espèces selon la façon dont elles utilisent la ressource pour se nourrir et se reproduire (Doube, 1990).

**Figure 9. Illustrations de quatre espèces de bousiers vivant en France.** (A). *Copris hispanus hispanus*, Scarabaeinae, 15-36 mm, paracopride (Bouches-du-Rhône). (B). *Ateuchetus laticollis*, Scarabaeinae, 15-23 mm, télécopride (Hérault). (C). *Trypocopris pyrenaeus*, Geotrupinae, 13-22 mm, paracopride, espèce d'affinité montagnarde (Lozère). (D). *Bubas bubalus*, Scarabaeinae, 12-20 mm, paracopride (Hérault). Les espèces représentées en A, B et D sont endémiques du pourtour méditerranéen et vivent principalement à basse altitude. *Photos : William Perrin.*

La plupart des espèces de bousiers que l'on trouve en France sont de taille réduite (2,5 – 13 mm) et effectuent la totalité de leur cycle biologique à l'intérieur de la masse stercorale (endocoprides, sous-famille des Aphodiinae) **(Figure 10)**. D'autres espèces, couvrant une large gamme de tailles (3,5 – 36 mm), relocalisent une partie de la ressource dans le sol en l'enfouissant sous la masse d'excrément (paracoprides, familles des Scarabaeinae et Géotrupinae) **(Figure 10)**. Les adultes construisent des nids souterrains, sous forme de galeries

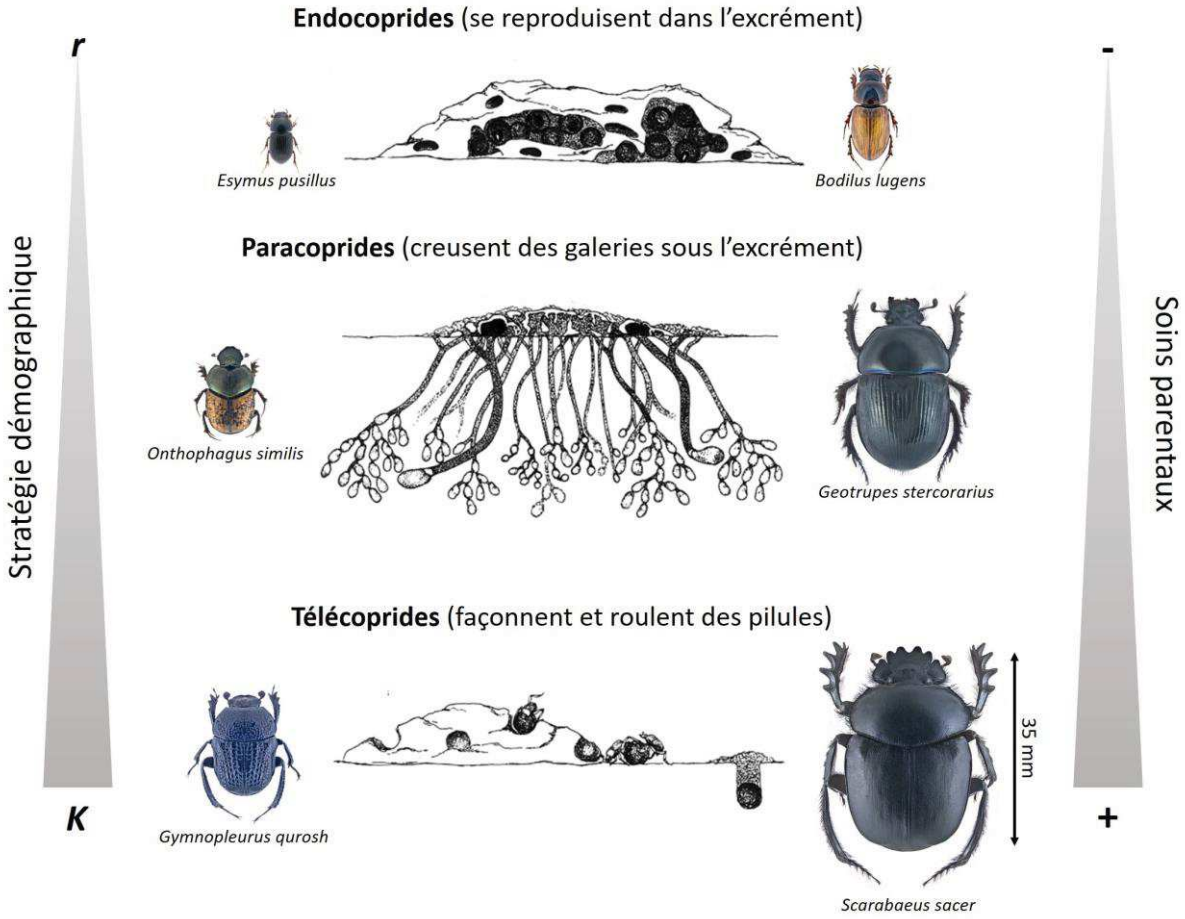


**Figure 10. Illustration des trois grands groupes fonctionnels chez les coléoptères coprophages, endocoprides, paracoprides et télécoprides.** Pour chaque groupe sont illustrées deux espèces vivant dans le Paléarctique occidental. *Dessins de Bornemissza (1976). Photos : Udo Schmidt.*

plus ou moins profondes et plus ou moins ramifiées selon les espèces, terminées par des loges approvisionnées en matière fécale. Ces loges sont destinées à recevoir un œuf chacune, la masse d'excrément servant à l'alimentation de la larve pendant son développement **(Figure 11)**. Enfin certaines espèces, peu diverses en France et surtout restreintes au pourtour méditerranéen, transportent la ressource et l'enfouissent à une certaine distance de la masse stercorale (télécoprides, famille des Scarabéidés) **(Figure 10)**. Ces espèces (7 – 35 mm) confectionnent une pilule sphérique qu'elles roulent à reculons et enterrent dans un nid à une certaine distance du dépôt initial. Une fois enterrée, la pilule sera soit consommée soit remodelée pour la ponte. Les comportements complexes des paracoprides et des télécoprides leur permettent de s'approprier la quantité de ressource nécessaire pour se nourrir et se reproduire.

**Figure 11. Larves d'*Heliocopris sp.* (bousier paracopride d'Afrique tropicale) excavées de leur pilule protectrice.** Ces pilules, confectionnées par la femelle, enfouies et amassées dans une loge à plus d'un mètre sous terre chez les *Heliocopris*, vont fournir abris et nourriture pour les larves pendant toute la durée de leur développement. *Photo : Sakdinon Kadchiangsaen.*

Paracoprides et télécoprides possèdent généralement de plus faibles taux de fécondité que les endocoprides, ce qui est compensé par les soins apportés aux larves qui assurent à celles-ci des taux de survie élevés (Halffter & Mattews, 1966) **(Figures 10, 11)**. Ainsi, selon la typologie classique établie par MacArthur & Wilson (1967), les espèces endocoprides peuvent être qualifiées de stratèges « *r* » tandis que les espèces ayant un investissement parental important ont des stratégies de type « *K* » **(Figure 10)**. Pour qui étudie l'écologie des coléoptères coprophages, l'utilisation des différents groupes fonctionnels permet de mieux comprendre les processus par lesquels les peuplements de bousiers répondent à un gradient environnemental donné (Jankielsohn et al., 2001; Numa et al., 2012; Campos & Hernández, 2015; Tonelli et al., 2019).

### 3.2. Rôles fonctionnels des coléoptères coprophages

Par leur activité, les bousiers apportent une contribution essentielle au recyclage de la matière organique issue des déjections déposées dans les pâturages par les troupeaux domestiques. Les rôles fonctionnels de ces insectes ont été notamment étudiés via des approches expérimentales en situation contrôlée mais aussi sur le terrain. Les résultats de ces études montrent que les coléoptères coprophages peuvent : (i) empêcher le développement de diptères coprophiles nuisibles, (ii) réduire la propagation des parasites gastro-intestinaux du

bétail, (iii) enrichir le sol en matière organique et minérale assimilable, (iv) favoriser la dispersion des graines, (v) augmenter la porosité superficielle du sol et (vi) favoriser l'activité de la mésofaune édaphique et microbiologique (Nichols et al., 2008; Manning et al., 2016; Yoshihara & Sato, 2015; Slade et al., 2016; Nervo et al., 2017; Milotić et al., 2019) **(Figure 12)**. Parce que les bousiers possèdent une grande diversité de stratégies d'utilisation des excréments, il est aujourd'hui admis qu'une plus grande diversité fonctionnelle, ou richesse en groupes fonctionnels, accroit significativement la quantité de matière fécale dégradée (Slade et al., 2007; Manning et al., 2016; Milotić et al., 2019). La présence d'espèces de grande taille contribue disproportionnellement à ces fonctions, de même que la coexistence d'espèces de tailles diverses (Larsen et al., 2005; Dangles et al., 2012; Nervo et al., 2014). En région méditerranéenne, une bouse de bovin peut mettre entre 2 et 4 ans pour se dégrader entièrement avec l'intervention des bousiers (Lumaret & Kadiri, 1995). Soustraites de leur activité, le temps de dégradation peut doubler. Parce que la présence de ces insectes est indispensable au bon fonctionnement des écosystèmes pâturés, on considère qu'il s'agit d'un groupe d'espèces « clés de voûte ».

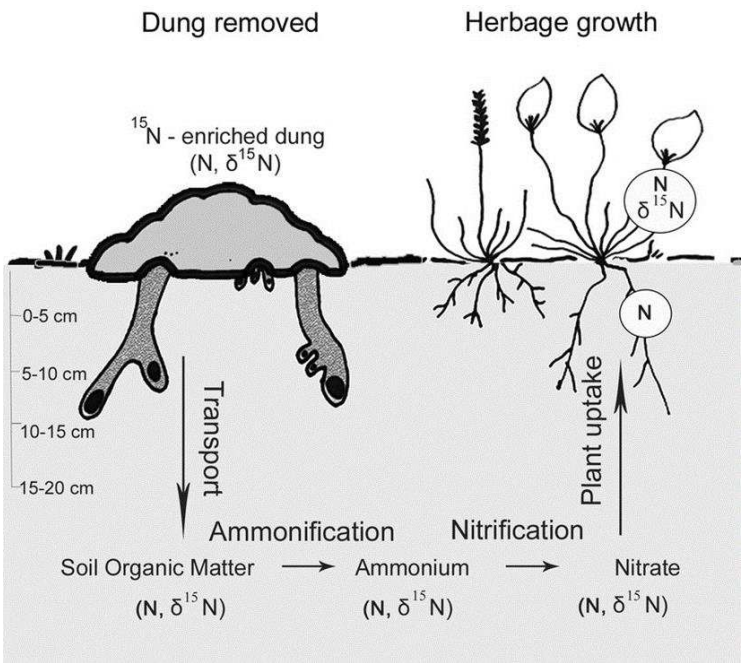


**Figure 12. Illustration du rôle des coléoptères coprophages dans la dégradation des excréments et le cycle des nutriments (ex., azote).** En enfouissant la matière fécale, les bousiers stimulent l'activité microbienne et, de fait, le processus de minéralisation de l'azote organique. Ils favorisent ainsi la disponibilité de ce nutriment pour les plantes. Figure modifiée à partir de Nervo et al. (2017).

### 3.3. Des cortèges européens dépendants de l'élevage

Les coléoptères coprophages sont étroitement associés aux mammifères, en particulier herbivores, qui fournissent les déjections dans lesquelles ces insectes se nourrissent et se reproduisent (Hanski & Cambefort, 1991; Raine & Slade, 2019). Dans des contextes particuliers, ils peuvent toutefois consommer des ressources alternatives fournies par d'autres vertébrés (ex., fientes caecales d'oiseaux en milieu steppique, Perrin et al. 2019). Dans les régions forestières tropicales, les bousiers dépendent premièrement des mammifères sauvages (ongulés, primates), et sont particulièrement sensibles aux pressions anthropiques sur ces écosystèmes (gestion forestière, chasse) qui affectent l'abondance et la présence des vertébrés (Andresen & Laurance, 2007; Nichols 2007, 2009; Culot et al., 2013; Bogoni et al., 2016; Raine, al., 2018). En Europe, les communautés les plus diverses sont au contraire liées aux mammifères herbivores domestiques qui pâturent les milieux ouverts et semi-ouverts, les espèces associées aux ongulés sauvages dans les milieux forestiers étant peu nombreuses[6] (Kadiri et al., 1997; Lobo et al., 2006; Jay-Robert et al., 2008b; Macagno & Palestrini, 2009; Buse et al., 2015) **(Figure 13)**. Dans cette région du monde, les parcours pastoraux méditerranéens concentrent ainsi les plus hauts niveaux de diversité des coléoptères coprophages (Lobo et al., 2002; Jay-Robert et al., 2008b). On peut ainsi émettre l'hypothèse que les changements paysagers engendrés par la diffusion historique des pratiques de pâturage à travers l'Europe de l'Ouest ont concouru à façonner les communautés de coléoptères coprophages du Paléarctique Occidental dans les temps récents. Les interventions humaines successives (défrichements puis culture et élevage) auraient favorisé les espèces de bousiers les plus héliophiles, au détriment des espèces plus forestières, de même qu'elles auraient favorisé une dépendance de la plupart des espèces européennes aux excréments des grands herbivores domestiques (Martín-Piera & Lobo, 1996; Kadiri et al., 1997).

[6] Dans les alpages de montagne, les ongulés sauvages (chamois, bouquetins, mouflons) jouent probablement un rôle non négligeable dans le maintien des communautés de bousiers. Cependant, cette interaction n'a pour l'instant pas fait l'objet d'une étude concrète, seules des observations sporadiques de bousiers exploitant les fèces de ces herbivores ont été rapportées (Lumaret, 1990).

Nous avons vu précédemment que la pression exercée par les grands herbivores sur les arthropodes se reflète majoritairement au travers de changements dans la structure et la diversité de la végétation, ainsi que dans la physique des sols (van Klink et al., 2015). Chez les

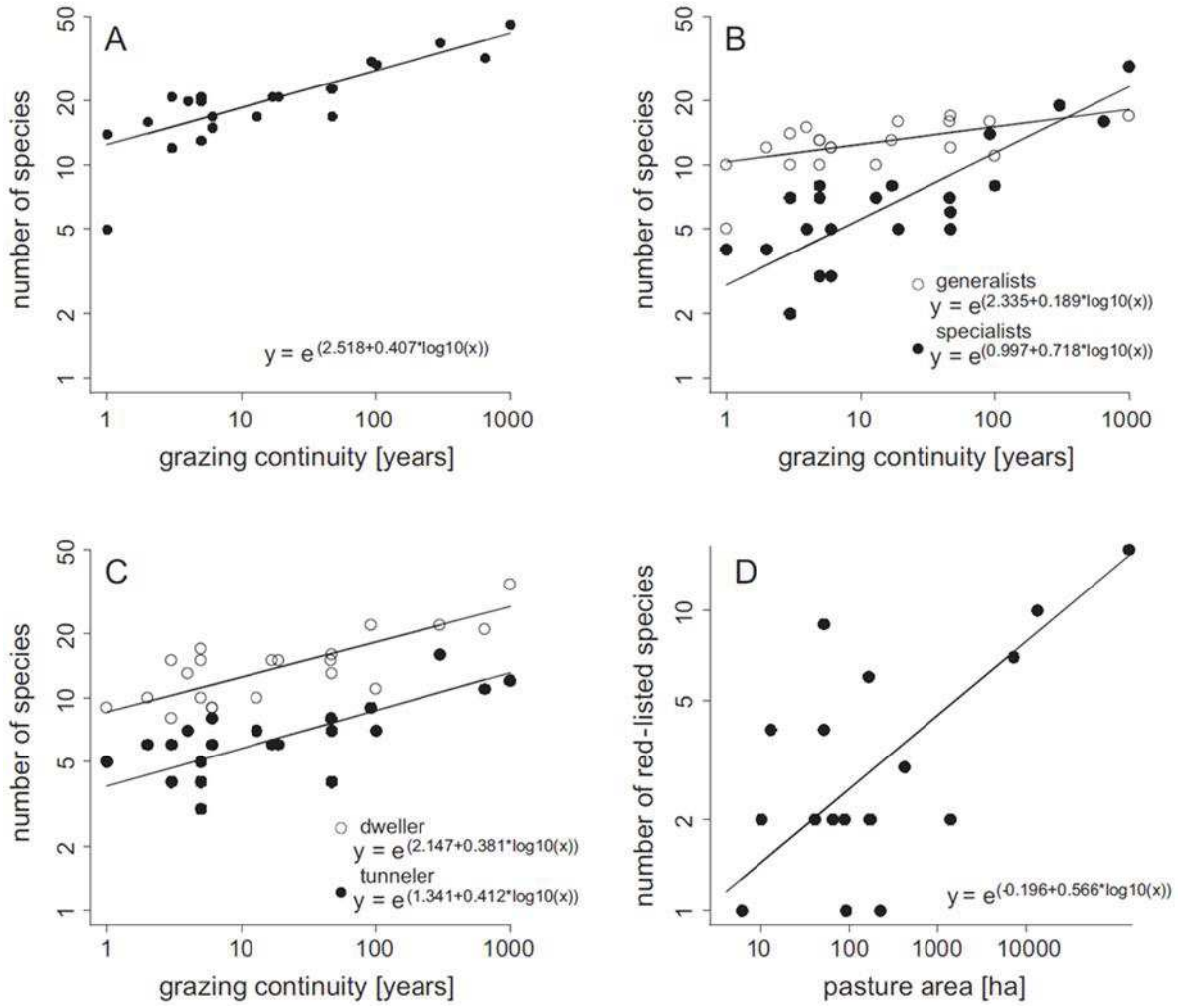


**Figure 13. Illustration de l'importance de la continuité temporelle et de la superficie des aires pâturées pour la diversité des coléoptères coprophages en Europe.** Cette étude, conduite par Buse et al. (2015) en Allemagne, démontre premièrement la relation entre la richesse des bousiers et la continuité de pâturage (A). Ensuite, la relation entre la richesse des bousiers et la superficie des pâturages selon les espèces généralistes et spécialistes (B), et les bousiers endocoprides (dweller) et paracoprides (tunneler) (C). Enfin, la relation entre le nombre d'espèces ayant un statut de conservation défavorable d'après l'UICN (vulnérable, en danger, en danger critique d'extinction) et la superficie des pâturages (D).

bousiers, la disponibilité de la ressource fécale dans les paysages constitue un facteur majeur de l'abondance et de la diversité des communautés (Lumaret et al., 1992; Jay-Robert et al., 2008b). Si les mosaïques d'habitats ouverts et buissonnants favorisent les plus hauts niveaux

de diversité (Jay-Robert et al., 2008b; Verdú et al., 2011), Kadiri et al. (1997) ont également démontré qu'une augmentation de la disponibilité des ressources en milieu forestier, due à la mise en place d'un pâturage ovin, induit une augmentation de l'abondance et de la diversité taxonomique des communautés. Les changements contemporains de pratiques, dont l'abandon du pâturage au profit d'autres modes d'utilisation des sols, ont de fait un impact très négatif sur les assemblages de bousiers un peu partout en Europe (Lobo, 2001; Carpaneto et al., 2007; Buse et al., 2015; Tonelli et al., 2018, 2019).

Si nous connaissons bien l'importance du maintien des pratiques pastorales dans les paysages pour les communautés de bousiers, nous connaissons peu de choses sur l'effet de la pression exercée par le bétail à l'échelle de l'habitat. En Italie, Tonelli et al. (2017) ont démontré des contrastes significatifs dans la composition des assemblages de bousiers entre des sites soumis à une pression faible et modérée de pâturage. En outre, les populations de bousiers de grande taille sont plus enclines à disparaître dans les pâturages abandonnés (Tonelli et al., 2018), en raison, selon certains auteurs, d'une plus grande sensibilité de ces espèces à la quantité de ressources disponibles (Larsen et al., 2005). On pourrait ainsi légitimement faire l'hypothèse qu'une pression de pâturage élevée, s'accompagnant d'une augmentation de la disponibilité en excréments, favorise des communautés diversifiées de coléoptères coprophages. Une étude conduite en Irlande laisse à penser le contraire, et montre que l'augmentation du chargement en bovins entraîne une diminution de la biomasse et de la diversité taxonomique des assemblages de bousiers (Hutton & Giller, 2003). Les auteurs relèvent aussi un déclin important des plus grandes espèces qui effectuent une partie de leur cycle de vie dans des galeries sous les excréments. Une détérioration de la qualité du sol (ex., compaction) induite par le surpâturage serait ainsi néfaste à certaines espèces possédant des traits comportementaux particuliers liés à la nidification.

Dans les études précédemment mentionnées, l'utilisation potentielle de produits antiparasitaires dans les sites surpâturés (Hutton & Giller, 2003), les différences d'historicité du pâturage et la présence potentielle d'ongulés sauvages dans les sites faiblement pâturés ou abandonnés (Tonelli et al., 2018, 2019) constituent des facteurs confondants non-négligeables susceptibles de prendre le pas sur le seul effet de la pression de pâturage. Pour l'heure, les déterminismes qui conditionnent la structure des communautés de coléoptères coprophages à l'échelle de l'habitat sont encore mal connus. D'autre part, si des changements

dans la diversité taxonomique et/ou fonctionnelle peuvent être attendus sous différentes intensités de pâturage, ceux-ci pourraient avoir un impact sur le fonctionnement de l'écosystème. C'est notamment ce que les conclusions de l'étude de Hutton & Giller (2003) conduisent à penser, qui relevaient une diminution significative d'espèces contribuant fortement à la dégradation et à l'enfouissement des déjections dans les sites surpâturés du bocage irlandais.

## 4. Genèse du projet de thèse et problématique

*Cette quatrième partie présente le contexte dans lequel s'est mis en place ce projet de thèse ainsi que la problématique principale et les questions auxquelles se travail tentera de répondre.*

En France, les espaces pastoraux constituent une part importante de la superficie des aires protégées, qui ont pour objectif la protection d'un patrimoine naturel remarquable, original, rare et/ou menacé. L'utilisation du pastoralisme extensif constitue un outil de gestion des espaces naturels couramment utilisé par la plupart des Parcs Nationaux de montagne et par un grand nombre de Réserves Naturelles. Pour certains Parcs, ces parcours forment l'essentiel de la zone « cœur », sanctuaire de biodiversité où les activités humaines sont réglementées. En favorisant le maintien des pratiques agropastorales, les Parcs contribuent à limiter la déprise agricole sur leurs territoires mais également sur l'ensemble des espaces nécessaires à la réalisation de la transhumance (Larrère et al., 2009).

Face aux changements globaux actuels, les gestionnaires de ces espaces (agents des aires protégées mais aussi éleveurs) doivent être capables d'évaluer l'état de ces milieux, d'établir des diagnostics et de prendre les mesures appropriées, le cas échéant. Dépendent de cet état des centaines de milliers d'ovins, caprins et bovins, qui pâturent à l'année ou pendant une partie seulement (ex., estives d'altitude dans les massifs alpins et pyrénéens) les parcours et alpages des zones protégées. En dépend aussi une biodiversité particulièrement riche faisant l'objet d'efforts importants de conservation. Du fait de leur caractère d'espèces clés de voûte et de la multiplicité de leurs rôles fonctionnels, les bousiers sont susceptibles de constituer un groupe d'insectes clé dans l'évaluation de l'impact des pratiques de pâturage sur le fonctionnement des habitats pastoraux. En 2016, plusieurs Parcs Nationaux de montagne ont lancé un appel à la communauté scientifique afin de mettre en place un projet de recherche

visant à évaluer la potentialité d'utilisation des coléoptères coprophages comme bio-indicateurs[7] de l'état de conservation des habitats pastoraux[8]. Cet appel s'inscrivait naturellement dans un processus de collaboration déjà amorcé entre l'équipe ESA (Écologie des Systèmes Anthropisés) du CEFE (Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive) et le réseau Parcs Nationaux de France. Déjà, les méthodes actuelles d'évaluation de l'état de conservation des pelouses proposaient de retenir ce groupe d'espèces comme indicateur (Maciejewski et al., 2015), l'objectif étant la préservation des fonctionnalités écologiques de ces écosystèmes. Mais la définition et l'utilisation à terme d'un tel outil nécessite au préalable de disposer d'un corpus de connaissances adapté. L'acquisition de ces connaissances ne peut être envisagée sans un travail de recherche approfondi. En plus de sa dimension appliquée, ce travail doit s'appuyer sur un cadre scientifique théorique, indispensable pour identifier les mécanismes écologiques à l'œuvre dans le système étudié.

C'est dans ce contexte qu'a vu le jour ce projet de thèse, dont l'objectif principal est de mieux comprendre l'écologie des bousiers dans les écosystèmes pastoraux. Nous souhaitons pouvoir évaluer comment l'utilisation des parcours et alpages affecte la structuration des communautés de bousiers et, en retour, comprendre comment ces communautés déterminent le fonctionnement des écosystèmes pâturés. Une attention particulière est portée à la pression de pâturage qui, en modifiant les conditions stationnelles du milieu selon son intensité (disponibilité en ressources fécales, perturbation du sol), est susceptible d'affecter la structure des assemblages de bousiers et, en conséquence, leurs rôles fonctionnels. Nous portons spécifiquement notre intérêt sur les effets de la variabilité spatiale de la pression de pâturage au sein des parcours et alpages.

[7] D'après Markert et al. (2003), un bio-indicateur peut être défini comme un organisme (ou une partie d'un organisme ou une communauté d'organismes) qui renseigne sur l'état et le fonctionnement d'un écosystème.

[8] Selon la Directive Habitat-Faune-Flore (92/43/CEE du Conseil, 21 mai 1992) « L'effet de l'ensemble des influences agissant sur un habitat naturel ainsi que sur les espèces typiques qu'il abrite, qui peuvent affecter à long terme sa répartition naturelle, sa structure et ses fonctions ainsi que la survie à long terme de ses espèces typiques sur le territoire européen ». L'état de conservation d'un habitat naturel sera considéré comme favorable lorsque : 1) son aire de répartition naturelle ainsi que les superficies qu'il couvre au sein de cette aire sont stables ou en extension, 2) la structure et les fonctions spécifiques nécessaires à son maintien à long terme existent et sont susceptibles de perdurer dans un avenir prévisible et 3) l'état de conservation des espèces qui lui sont typiques est favorable.

Ainsi, ce travail se décline en trois objectifs principaux **(Figure 14)** :

**1 – Mesurer l'impact de la pression du pâturage sur la composition et sur la structure taxonomique des communautés de coléoptères coprophages.**

Nous évaluerons comment des variations de la pression de pâturage à fine échelle modulent l'abondance, la richesse, et la composition spécifique des communautés de bousiers. Nous chercherons également à détecter des espèces indicatrices de différents niveaux d'intensité du pâturage.

**2 – Identifier les déterminismes des réponses des coléoptères coprophages à la pression de pâturage.**

L'hypothèse est que la réponse des bousiers à la pression de pâturage dépend avant tout des combinaisons de traits portées par les individus et les espèces. Nous tenterons donc d'expliquer les patrons observés grâces aux informations écologiques et biologiques fournies par les traits fonctionnels des coléoptères coprophages. Dans une approche mécanistique, nous étudierons comment la pression de pâturage module la structure fonctionnelle de ces communautés d'insectes.

**3 – Mesurer les conséquences potentielles de la pression de pâturage sur le fonctionnement de l'écosystème.**

Si la pression de pâturage a un impact sur la structure et la composition des communautés de coléoptères coprophages, nous faisons l'hypothèse que ces changements peuvent avoir des répercussions sur les rôles écologiques assurés par ces insectes.

Cette thèse tente d'apporter des réponses à ces questions grâce à une collaboration avec plusieurs aires protégées, à leur appui technique et à la mise en place de protocoles de recherche adaptés aux divers contextes de leurs territoires. Nous avons privilégié une approche de terrain, visant à obtenir des résultats reflétant au plus près les réponses des coléoptères coprophages à la pression de pâturage en conditions naturelles.

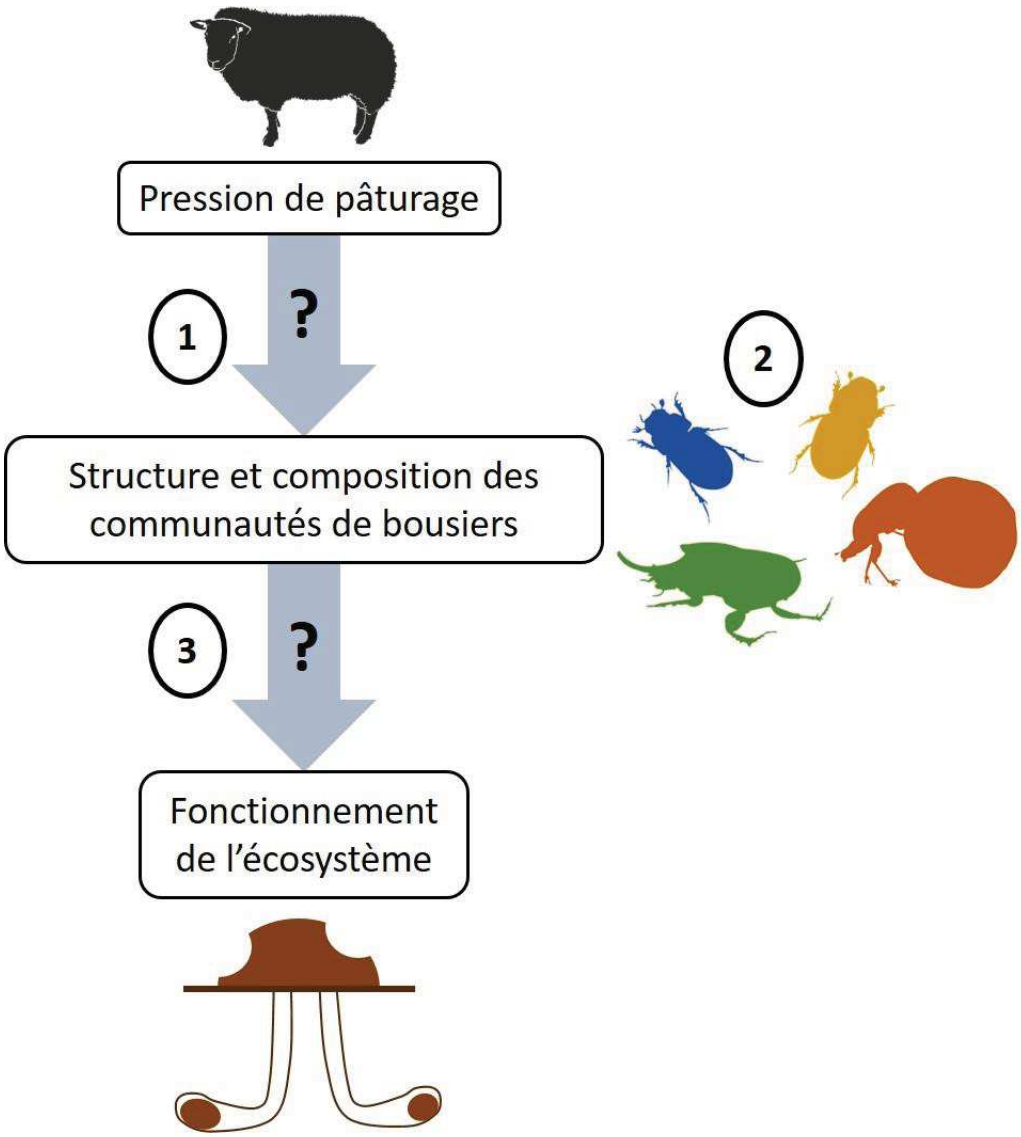


**Figure 14. Schéma résumant les principales questions soulevées par cette thèse.** (1) Comment la pression de pâturage influence-t-elle les communautés de coléoptères coprophages ? (2) Qu'est-ce qui détermine la réponse de ces insectes à ce processus ? (3) Les changements observés ont-ils une répercussion sur le fonctionnement de l'écosystème ? *Vecteurs : https://www.123rf.com/ et https://pixabay.com/.*

# Méthodologie

## 1. Des aires protégées partenaires

L'ensemble de ce travail s'inscrit dans la continuité de programmes de recherche successifs conduits par le laboratoire d'accueil en partenariat avec trois aires protégées dans la moitié Sud de la France : le Parc National de la Vanoise (PNV), le Parc National des Cévennes (PNC) et la Réserve Naturelle Nationale des Coussouls de Crau (RNNCC). Les travaux conduits dans le PNV ont démarré au milieu des années 1980, et font partie des travaux pionniers dans l'étude des communautés de coléoptères coprophages de haute montagne en Europe (Lumaret & Stiernet, 1991). Dès le début des années 2000, d'importantes campagnes d'échantillonnage ont ensuite été réalisées dans le massif des Cévennes afin de mieux comprendre l'impact de la fermeture des milieux et le rôle des ongulés sauvages dans le maintien de la diversité des bousiers (Jay-Robert et al., 2008b). Plusieurs travaux ont également évalué les préférences alimentaires de ces insectes directement sur le terrain, notamment dans la zone du Mont Aigoual (Dormont et al., 2004; Dormont et al., 2007). Les recherches menées en partenariat avec la RNNCC sont les plus récentes. Initiées en 2012, elles ont pour objectif initial de dresser l'inventaire de la diversité des bousiers dans l'un des seuls écosystèmes steppiques méditerranéens de France, écosystème pâturé sans interruption depuis plusieurs siècles (Tatin et al., 2013, 2014). Durant ma première année de Master, nous avons également étudié les préférences alimentaires des coléoptères coprophages de la steppe, et notamment le rôle potentiel des excréments caecaux fournis par un grand oiseau steppique, l'outarde canepetière *Tetrax tetrax* (Perrin et al., 2019, **ANNEXE 1**).

Dans le cadre de cette thèse, le partenariat avec ces trois aires protégées s'est concrétisé de différentes manières. Durant la première année d'échantillonnage (2017), le PNC a engagé un financement spécifique pour répondre à la problématique portée par ce travail. Un stage de Licence Professionnelle (Hélène Sonneville, Montpellier Sup-Agro/Université Paul-Valéry Montpellier 3) a ainsi été financé pour la mise en place du travail de terrain conduit sur le Causse Méjean. La même année, une convention de partenariat a également été établie avec le PNV pour la mise en place de la campagne de terrain sur le territoire du Parc. Le PNV a apporté un soutien financier pour l'achat de matériels, la réalisation des échantillonnages et le traitement des échantillons. L'équipe du secteur de Modane a également prêté un espace

de stockage des échantillons et un logement de fonction pour toute la durée du travail de terrain. Enfin, la RNNCC a permis l'allocation de temps agent et le prêt de matériels (dont véhicules) au cours des printemps 2017 et 2018. Outre les financements spécifiques, les trois aires protégées ont fourni un soutien substantiel dans la préparation des campagnes de terrain en amont, et ont apporté une aide déterminante dans le choix des sites d'étude grâce à leur connaissance des territoires (typologie des habitats, histoire des territoires, réseaux d'interlocuteurs pastoralistes). L'échange de ces informations a permis de définir des protocoles expérimentaux adaptés au contexte des différentes régions étudiées, tout en respectant au mieux nos exigences sur un plan scientifique.

## 2. Description des zones d'étude

Les résultats issus de recherches conduites sur le terrain sont logiquement contextualisés : ils dépendent d'une certaine façon des conditions locales dans lesquelles les échantillonnages ont été réalisés. Les trois aires protégées dans lesquelles nous avons travaillé se placent sur un gradient latitudinal et altitudinal, d'une plaine steppique proche de la mer Méditerranée au Nord des Alpes françaises, en passant par le Sud du Massif Central. Ainsi, nous avions à disposition une certaine diversité de conditions bioclimatiques qui doivent nous permettre d'augmenter la portée de nos résultats. Ci-après une description des différentes zones étudiées.

### 2.1. La Réserve Naturelle Nationale des Coussouls de Crau - RNNCC

La Réserve Naturelle Nationale des Coussouls de Crau protège une vaste plaine steppique formée au cœur du paléo-delta de la Durance entre la Camargue et le massif des Alpilles (Bouches-du-Rhône) **(Figure 15)**. L'habitat naturel est une steppe méditerranéenne caillouteuse localement appelée « coussoul » couvrant aujourd'hui une surface de 10 500 ha sur les 50 000 ha originels (XVI$^{ème}$ siècle). Le sol est très argileux et recouvert de galets transportés par la Durance entre 650 000 et 35 000 ans AP. En s'infiltrant dans le sol, l'eau a progressivement provoqué la cimentation des galets par un dépôt calcaire ; ce qui constitue un conglomérat très dur, appelé poudingue (Schall, 2017). De fait, l'eau souterraine est très difficile d'accès pour les plantes (Devaux, 1983). Le climat est typiquement méditerranéen

avec une grande variabilité interannuelle, de faibles précipitations (400-500 mm par an) maximales au printemps et à l'automne, de longues périodes de sécheresse estivale et des hivers doux (Tatin et al., 2013). L'ensoleillement y est très fort et les vents prédominants du Nord-Ouest (Mistral) sont fréquents et violents avec plus de 50 km/h durant 110 jours/an. Ainsi, l'évapotranspiration est élevée et trois mois de l'année (juin, juillet et août) sont considérés comme arides (Devaux, 1983).

Steppe de Crau

**Figure 15. Paysage et troupeau de brebis en steppe de Crau.** À gauche, vue sur le couvert végétal steppique de la plaine, parsemé des galets issus du paléo-delta de la Durance. À droite, le troupeau du parcours de *Petit Carton*, comptant environ 1 200 brebis au printemps. En arrière-plan, la bergerie typique des parcours de Crau. *Photos : William Perrin.*

Des traces de bergeries datant du Néolithique attestent que le pâturage de parcours y est pratiqué depuis près de 4 000 ans (Badan et al., 1995) **(Figure 15)**. Aujourd'hui, la steppe de Crau constitue le bastion français de l'élevage « ovin viande » : plus de 50 000 brebis de race Mérinos pâturent la plaine chaque année de la fin de l'hiver (entre mi-février et mars) au début de l'été (juin). Quand l'herbe devient trop sèche pour être pâturée, les troupeaux de Crau montent en estive, principalement dans les massifs des Alpes et les Préalpes. Le bétail revient ensuite dans la plaine au mois d'octobre. À cette période, la végétation de la steppe étant encore trop maigre, les brebis sont installées et alimentées dans les prairies à foin de Crau distribuées en périphérie.

Du point de vue de la conservation, la RNNCC a pour objectif la mise en place et le maintien d'une gestion adaptative de la pratique pastorale afin de préserver la biodiversité

remarquable de la Crau, bastion d'espèces à affinités steppiques dont certaines très rares (ex., ganga cata *Pterocles alchata*, unique population française) voire endémiques (ex., criquet Rhodanien dit aussi « de Crau » *Prionotropis rhodanica*, présent nulle part ailleurs dans le monde).

### 2.2. Le Parc National des Cévennes - PNC

Le Parc National des Cévennes s'étend sur trois départements français, le Gard, l'Ardèche et la Lozère, ce dernier accueillant la majeure partie de l'aire protégée (superficie du cœur : 935 km²). Le territoire de ce Parc est très contrasté : s'étageant entre 200 et 1 700 m d'altitude, il est placé sous les influences climatiques atlantiques, continentales et méditerranéennes. Mosaïque de plateaux calcaires, de massifs granitiques et de vallées schisteuses, il abrite une grande diversité de milieux naturels. Dans le cadre de cette thèse, nous avons travaillé sur une entité particulière du PNC, le Causse Méjean **(Figure 16)**. D'une altitude moyenne comprise entre 950 m et 1 100 m d'altitude (point culminant à 1 247 m), le Causse Méjean est une partie d'un vaste plateau calcaire datant de l'ère secondaire (jurassique) et regroupant plusieurs autres Causses (région des Grands Causses). Malgré son caractère montagnard, la pluviométrie annuelle y est plutôt faible (entre 840 et 1 160 mm par an) ; les pluies abondantes d'automne rappellent l'influence du climat méditerranéen. Le Causse Méjean est, en alternance avec des massifs boisés, recouvert de vastes étendues de pelouses sèches qui donnent un aspect de paysage steppique.

Les premières traces de pastoralisme sur les Grands Causses datent du Néolithique (- 4 000 ans avant J.-C.), où les Hommes pratiquaient une économie basée sur l'élevage ovin-caprin semi-nomade (Bernard, 1997). Aujourd'hui, l'élevage dans cette région est encore typiquement agro-pastoral et sédentaire, associant l'élevage des troupeaux sur des parcours et la production de foin et de céréales dans les dolines (cuvettes naturelles) pour leur alimentation **(Figure 16)**. Les troupeaux pâturent des parcours différents au cours de l'année, dans des parcs clôturés ou gardés par un berger, autour du siège de l'exploitation. Les élevages pour la viande et le lait (brebis Blanche du massif Central et Lacaune) se partagent les pâturages.

Causse Méjean

**Figure 16. Paysage et troupeau de brebis sur le Causse Méjean.** À gauche, vue sur le plateau du Causse dit « nu », majoritairement dominé par une végétation steppique, parsemée de zones buissonnantes qui témoignent de la fermeture progressive du milieu. On aperçoit également, en arrière-plan, un peuplement forestier de conifères planté par l'homme. À droite, des brebis paissent à certaines occasions dans les prés formés dans les dolines. *Photos : William Perrin.*

Les formations de pelouses et de landes sont l'héritage d'une utilisation agro-pastorale multiséculaire de milieux déforestés par l'homme et ses troupeaux (Lepart et al., 2000). La destruction d'une grande partie du couvert forestier, le rajeunissement des sols par la mise en culture, le pâturage et la conduite des troupeaux dans les sous-bois épargnés ont favorisé l'installation d'un tapis herbacé. Après une importante période de déprise agricole (dès le milieu du XX$^{ème}$ siècle) et de campagnes de reforestation (Restauration des Terrains de Montagne ; années 1960 - 1970) durant laquelle le paysage du Causse Méjean s'est largement reboisé, l'enjeux réside aujourd'hui dans la préservation et le maintien des pratiques agro-pastorales qui ont façonné depuis des siècles une biodiversité remarquable (Fonderflick et al., 2010a, 2010b; Lepart et al., 2011). En effet, la fermeture du milieu sur ce territoire a un impact notable sur les cortèges d'espèces de milieux ouverts (ex., chez les oiseaux, Fonderflick et al. 2010a).

L'agro-pastoralisme joue ainsi un rôle déterminant dans la préservation de la majorité des espèces patrimoniales pour lesquelles les Causses portent une forte responsabilité en termes de conservation au niveau national (Fonderflick et al., 2010b). Le soutien de ces pratiques constitue ainsi une priorité pour l'établissement public du Parc, qui encourage notamment le développement des filières économiques associées au pastoralisme.

## 2.3. Le Parc National de la Vanoise – PNV

Le Parc National de la Vanoise est le premier Parc National français à avoir été créé (1963) et s'étend dans le Nord des Alpes françaises, dans le département de la Savoie (superficie du cœur : 535 km²). Situé entre les hautes vallées de la Maurienne et de la Tarentaise, ce Parc enveloppe des montagnes élevées, culminant à près de 4 000 m (point culminant 3 855 m), sur lesquelles subsistent de nombreux glaciers (www.vanoise-parcnational.fr). La variété de ses roches (calcaires, gypses, grès, quartzites, schistes, micaschistes, gneiss, etc.), liée à une structure géologique très complexe, et l'amplitude altitudinale contribuent à la remarquable richesse géologique, floristique et faunistique du massif. Abrité des influences océaniques par la barrière créée par les Préalpes, le massif de la Vanoise est doté d'un climat relativement peu arrosé (820 mm en moyenne en Maurienne) et bien ensoleillé (Bornard, 2006).

La configuration particulière du relief de la Vanoise, avec ses pentes modérées, ses replats ou plans, sa relative accessibilité et la forte disponibilité en ressources fourragères ont favorisé un pastoralisme d'altitude dominé par les systèmes laitiers à finalité fromagère (Parcs Nationaux de France, 2011)[9] **(Figure 17)**. Le pastoralisme ovin (principalement à finalité viande) de type transhumant y est aussi bien présent : chaque année, du mois de juin au mois d'octobre, quelques 61 000 ovins viennent s'ajouter aux 12 800 bovins pour pâturer les alpages du Parc **(Figure 17)**. Soixante-quatorze pourcents des ovins proviennent du Sud de la région Auvergne-Rhône-Alpes et de Provence-Alpes-Côte d'Azur. Parmi eux, 40 % pâturent le reste de l'année dans les Bouches-du-Rhône et notamment dans la plaine de Crau.

La diversité floristique des pelouses de l'étage alpin et des pelouses et prairies de l'étage subalpin participent pour une part importante à l'alimentation des troupeaux (Parcs Nationaux de France, 2011). Comme la steppe de Crau et les vastes étendues herbeuses des Causses, les alpages ont largement été façonnés par l'homme et abritent une biodiversité considérée aujourd'hui comme remarquable. La préservation de certaines espèces rares et/ou protégées est ainsi liée au maintien des pratiques pastorales et à leur mode de gestion.

[9] http://www.ecrins-parcnational.fr/document/alpages-et-estives-dans-cinq-parcs-nationaux-de-montagne

Massif de la Vanoise

**Figure 17. Paysage et troupeau de brebis dans le massif de la Vanoise.** À gauche, vue sur des alpages pâturés par les bovins laitiers, principalement des races Abondance et Tarentaise. À droite, vue surplombant un troupeau de brebis pâturant les pelouses alpines de l'alpage du *Barbier.* On remarque nettement les zones où le troupeau est passé là où la végétation est la plus rase et clairsemée. *Photos : William Perrin.*

## 3. Caractériser des transects de pression de pâturage pour mesurer l'effet des pratiques sur les coléoptères coprophages et leurs fonctions

L'objectif principal de cette thèse était d'étudier l'effet des pratiques de pâturage, et en particulier de la pression de pâturage, sur les communautés de coléoptères coprophages et leurs rôles fonctionnels associés **(cf. Introduction)**. Nous nous sommes particulièrement concentrés sur la variabilité spatiale de la pression de pâturage au sein des parcours et alpages qui, en modifiant localement les conditions d'habitat, est susceptible d'influencer la structure et la composition des communautés de bousiers. Nous avons caractérisé cette hétérogénéité intra-parcellaire du pâturage en définissant des transects de pression de pâturage au sein de parcours et d'alpages dans chaque zone d'étude (steppe de Crau, Causse Méjean, massif de la Vanoise) **(Figure 18)**. Dans chaque parcours / alpage sélectionné, chaque transect était composé de trois zones différant dans leur niveau de pression de pâturage : Faible, Modéré et Élevé **(Figure 18)**. Nous avons conduit nos différents échantillonnages le long de ces transects, qui reflétaient des schémas de conduite des troupeaux constants depuis plusieurs dizaines d'années.

Pour caractériser chaque transect de pression de pâturage, il était nécessaire de bien connaître les pratiques pastorales en place dans chaque territoire. Nous nous sommes ainsi appuyés sur les informations rapportées par les bergers afin d'avoir une description précise

des pratiques. D'autre part, nous souhaitions que le plan d'échantillonnage défini dans les différentes zones d'étude soit pertinent au regard des pratiques locales, tout en nous permettant de répondre aux mieux à nos questions de recherche, ce qui sous-entend un échantillonnage suffisant et aussi standardisé et homogène que possible. Ce dernier point ne fut pas chose aisée, car il fallait que les transects définis dans chaque territoire soient comparables entre eux malgré des pratiques pastorales sensiblement différentes. Par ailleurs, nous avions une contrainte majeure relative à l'emploi de produits antiparasitaires. En effet, certains traitements administrés au bétail pour lutter contre les parasites (ex., parasites gastro-intestinaux) peuvent être particulièrement rémanents dans les déjections et affecter les insectes coprophages qui s'en nourrissent (c'est le cas des antiparasitaires systémiques) (Iwasa et al., 2005). Dans une étude récente, Verdú et al. (2015) montrent que même à de faibles doses, les endectocides systémiques tels que l'ivermectine peuvent causer des troubles physiologiques et comportementaux importants chez les bousiers, ainsi que la mort des insectes exposés. De fait, il était nécessaire que les sites échantillonnés soient exempts de traitements pendant la saison où les troupeaux pâturaient sur site. Pour cela nous nous sommes appuyés sur le réseau des gestionnaires établi avec l'ensemble des exploitations. Le nombre de sites potentiels fut considérablement réduit, étroitement dépendant de la qualité relationnelle existant entre les gestionnaires des aires protégées et les pastoralistes. En effet, la question de ces produits peut constituer un sujet sensible. Les gestionnaires nous ont ainsi aiguillé vers des éleveurs avec lesquels il existait une relation de confiance réciproque.

Du fait de ces contraintes purement liées au travail de terrain, mais aussi aux contraintes de nos protocoles d'échantillonnage, nous n'avons pu travailler que dans un nombre assez restreint de sites au sein de chaque zone d'étude. Initialement, nous avions donc prévu, pour chaque zone d'étude, de travailler dans deux sites distincts pâturés par deux troupeaux différents et aux conditions similaires en termes d'historicité des pratiques, d'altitude et de physionomie du milieu. Les travaux mis en place durant mon stage de Master en steppe de Crau ont servi de point de départ pour la caractérisation du transect de pression de pâturage au sein des différents sites étudiés. Nous nous sommes appuyés sur cette expérience pour définir un plan d'échantillonnage transposable aux deux autres zones d'étude (Causse Méjean, massif de la Vanoise). Nous décrivons ci-après comment nous avons caractérisé ces transects de pression de pâturage dans chacune des zones.

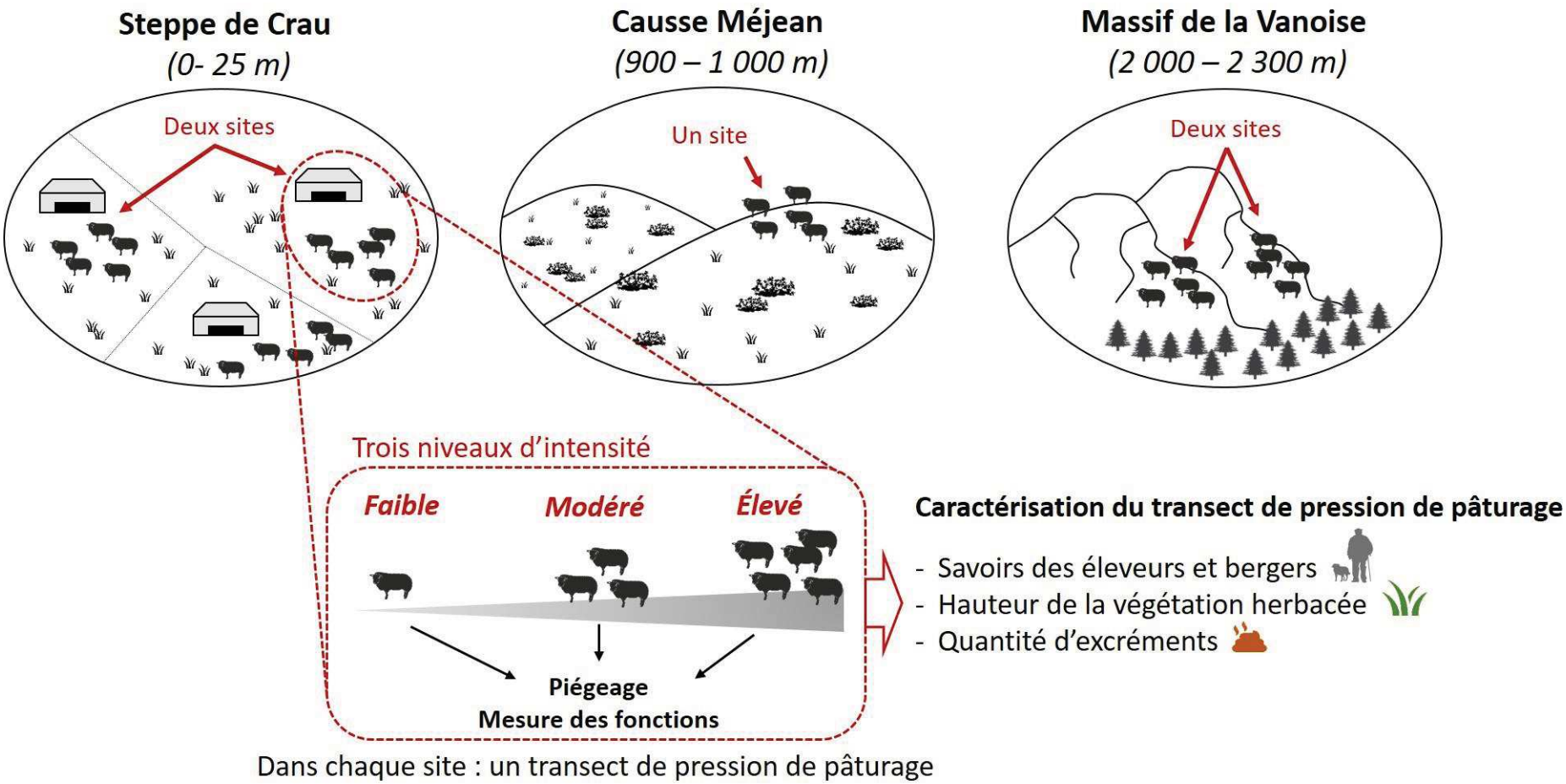


**Figure 18. Représentation schématique du plan d'échantillonnage mis en place.** En steppe de Crau et dans le massif de la Vanoise, deux sites d'études (= parcours ou alpages) ont été sélectionnés, et un seul site sur le Causse Méjean. Dans chaque site, un transect de pression de pâturage comportant trois niveaux d'intensité (Faible, Modéré, Élevée) a été défini. Les échantillonnages (inventaires des bousiers et mesures de fonctions) ont été réalisés à chaque niveau de ces transects, de sorte à évaluer la variation des variables mesurées le long de chaque transect de pression de pâturage. *Vecteurs : https://svgsilh.com/ et https://pixabay.com/.*

### 3.1. Dans la steppe de Crau

En steppe de Crau, la pratique de l'élevage est organisée en quelque 70 places de pâturage, non délimitées physiquement et d'une superficie autour de 70 ha (75% des cas), chacune étant pâturée par un troupeau de 1 600 brebis en moyenne (Tatin et al., 2013). Dans chaque place se trouve une bergerie dans laquelle le troupeau est maintenu durant la nuit. Un berger fait pâturer le cheptel à travers la place de pâturage durant la journée, organisant le parcours du troupeau en fonction de la saison et de la gestion de l'herbe. Des parcs de nuit extérieurs ont été réalisés dans certaines places de pâturage où la taille du troupeau est devenue trop importante pour que celui-ci soit maintenu en bergerie.

Ce mode de parcours particulier engendre une hétérogénéité de la pression de pâturage à l'intérieur des places **(Figure 19)**. La pression est maximale autour des bergeries et décroit avec la distance au bâtiment (Tatin et al., 2013). Trois indicateurs permettent de valider ce patron : (i) la densité d'excréments est maximale dans un certain rayon autour des bâtiments puis décroit dans le parcours, (ii) la hauteur de la végétation augmente avec la distance à la bergerie et (iii) la composition floristique change significativement à mesure que l'on s'éloigne du bâtiment, les espèces nitrophiles étant par exemple dominantes près de la bergerie (Devaux et al., 1983; Tatin et al., 2013).

Les gestionnaires de la RNNCC nous ont initialement orientés vers deux places de pâturage similaires en termes d'historicité des pratiques et exemptes de produits antiparasitaires : le *Petit Carton* (commune de Saint-Martin-de-Crau, 43°34'40.4"N - 4°52'18.5"E) et le *Ventillon* (commune de Fos-sur-Mer, 43°29'06.8"N - 4°53'46.1"E). En raison de changements de pratiques imprévus survenus lors de la campagne de terrain de 2017 [10], les données issues de la place du *Ventillon* n'ont pas été exploitables. Nous avons donc recherché un site de remplacement et travaillé sur le parcours de la *Grosse du Couchant* (commune de Saint-Martin-de-Crau, 43°33'13.8"N - 4°48'35.3"E), distante d'environ 6,2 km du *Petit Carton*. Ces deux sites de surface similaire (250 et 214 ha respectivement) sont pâturés par des troupeaux

[10] Nous avons été confrontés à un changement imprévu du mode de conduite lors de notre échantillonnage sur le site du *Ventillon* au printemps 2017 : la création d'un parc de nuit extérieur situé hors de la zone d'emprise de notre dispositif d'échantillonnage. La bergerie n'était plus utilisée. Face à ce changement, dont les gestionnaires de la RNNCC n'avaient pas été avertis, nous avons dû nous reporter sur une autre place de pâturage, la *Grosse du Couchant*.

de taille comparable (1 200 et 1 000 brebis) et bénéficient donc d'une densité de brebis proche (4,8 et 4,7 brebis/ha).

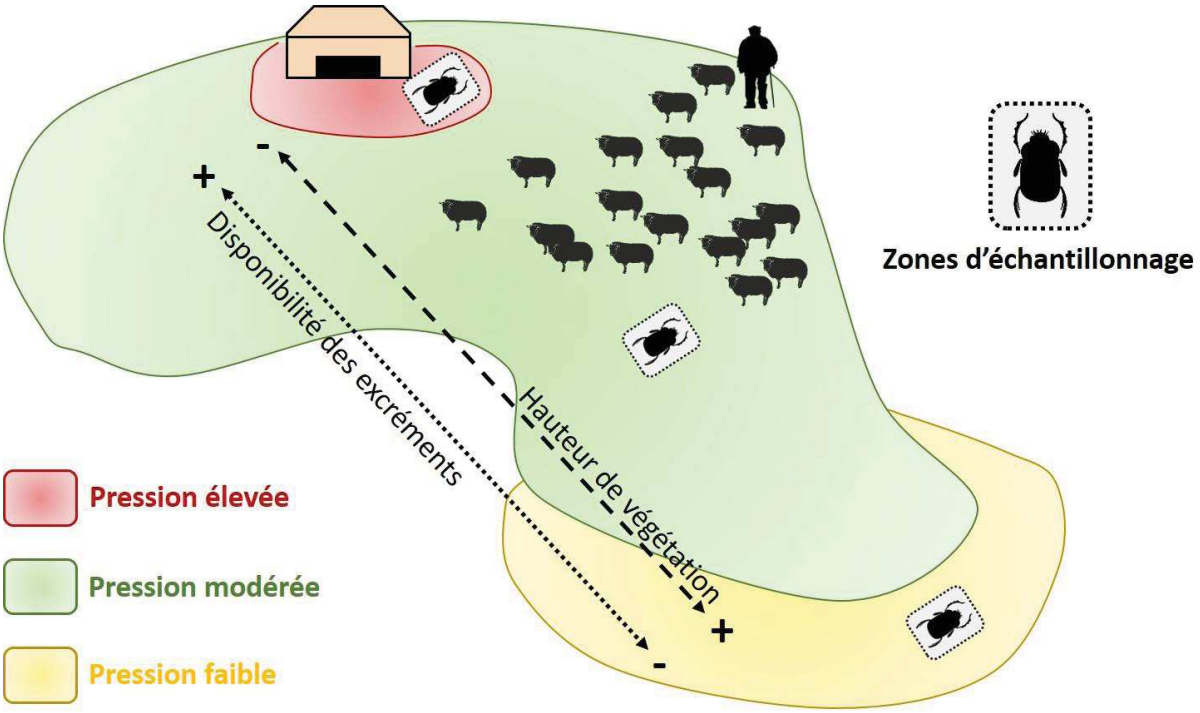


**Figure 19. Pratique du pâturage ovin dans la steppe de Crau, modifié d'après Tatin et al. (2013).** La pression de pâturage décroit avec la distance à la bergerie. Nous nous sommes servis de ce patron pour identifier trois zones, différant dans leur intensité de pâturage, dans lesquelles nous avons conduit nos échantillonnages. *Vecteurs : https://svgsilh.com/, https://pixabay.com/ et Jeff Dahl.*

Ci-après une description globale des transects de pression de pâturage caractérisés dans les parcours du *Petit Carton* et de la *Grosse du Couchant*.

**Zones à pression de pâturage élevée**

En Crau, la proximité des bergeries, dans un rayon inférieur à environ 50 m, constitue la zone la plus fortement pâturée. Sur le site de la *Grosse du Couchant*, la bergerie n'étant plus utilisée car en trop mauvais état et non suffisante pour contenir la totalité du troupeau, plusieurs parcs de nuit extérieurs, délimités par une clôture électrifiée et utilisés alternativement, remplacent le bâtiment. Nous avons donc défini l'un de ces parcs de nuit comme zone à pression de pâturage élevée.

Dans les deux parcours, les alentours de la bergerie et le parc de nuit extérieur constituent des zones particulièrement riches en excréments. Le milieu, intensément piétiné, révèle des proportions de sol nu et une végétation majoritairement composée d'espèces nitrophiles (ex., ortie *Urtica urens*, marrube blanc *Marrubium vulgare*, mauve *Malva sylestris*), signe d'une pression élevée du troupeau sur le milieu **(Figure 20)**.

**Zones à pression de pâturage modérée**

Localisées dans les zones régulièrement parcourues par le troupeau lors de son parcours journalier, ces zones portent les traces visibles de broutage sur la végétation **(Figure 20)**. La composition floristique est typique du « coussoul » de Crau, caractérisé par l'association du brachypode rameux *Brachypodium retusum* et de l'asphodèle d'Ayard *Asphodelus Ayardii*. Les apports en excréments y sont spatialement très hétérogènes mais réguliers dans le temps (Tatin et al., 2014).

**Zones à pression de pâturage faible**

Les extrémités des places de pâturage sont généralement moins pâturées par rapport au centre des parcours. Si les ressources en herbes sont suffisantes dans le reste du parcours, les bergers déplacent peu leur troupeau dans les zones les plus éloignées des bergeries. D'autre part, parce que les limites des parcours ne sont pas matérialisées physiquement, les bergers évitent d'y conduire leurs bêtes pour ne pas déborder sur les parcours voisins où d'autres troupeaux pâturent (Tatin, *comm. pers.*). La composition floristique de ces zones est assez similaire à celle observée dans la zone à pression de pâturage modérée, mais les provisions en excréments doivent logiquement y être plus faibles et irrégulières dans l'espace et dans le temps. On remarque également que la hauteur de la végétation herbacée est plus importante **(Figure 20)**.

### 3.2. Dans le massif de la Vanoise

Les gestionnaires du PNV nous ont orientés vers la vallée de la Haute Maurienne, correspondant à la moitié Sud du massif de la Vanoise. Cette vallée présente les conditions optimales pour la réalisation de notre étude, grâce à la présence de nombreux troupeaux ovins venus en estive et dont la taille est assez élevée (autour de 1 000 brebis), comparable à celle des cheptels pâturant en steppe de Crau.

**Figure 20. Illustrations de la physionomie des habitats caractérisant les trois niveaux de pression de pâturage identifiés dans la steppe de Crau et le massif de la Vanoise.** *Photos : William Perrin.*

Sur le territoire du PNV, nous avons été (plus qu'en Crau) tributaires du contexte relationnel entre les agents de l'établissement public du Parc et les pastoralistes (contexte particulier notamment lié à la présence du loup). D'autre part, les informations disponibles à propos de l'utilisation de produits antiparasitaires ont été difficiles à obtenir et à interpréter avec certitude. Malgré ces contraintes, les recherches entreprises par les gestionnaires du Parc nous ont permis de sélectionner deux alpages qui correspondaient au mieux à nos exigences : l'alpage du *Barbier* (commune de Villarodin-Bourget, 45°14'09.3"N 6°42'17.0"E) et l'alpage

d'*Aussois* (commune d'Aussois, 45°15'03.3"N 6°44'11.6"E). L'historicité des pratiques d'estive sur ces deux alpages est comparable : la taille des deux troupeaux était identique (1 200 ovins), le pastoralisme extensif y est présent depuis au moins 70 ans (limite temporelle des données disponibles), et la pratique du pâturage est restée relativement constante depuis au moins une dizaine d'années dans les deux sites.

Les deux estives sont divisées en plusieurs quartiers utilisés successivement tout au long de la saison d'estive : les quartiers les plus bas sont pâturés en début de saison, ceux plus hauts en altitude et plus frais sont utilisés en fin de saison. Si l'alpage d'*Aussois* est dans sa surface totale plus grand que celui du Barbier, le quartier de début d'été dans lequel nous avons travaillé est plus grand dans ce dernier (180 ha *versus* 84 ha). De fait, la densité en brebis était un peu plus élevée dans l'alpage d'*Aussois* (14,35 brebis/ha *versus* 9,23 brebis/ha). Force est de constater que les densités de ces estives sont plus élevées que celles observées dans les parcours steppiques de Crau (2 à 3 fois plus élevées).

Une des contraintes majeures en montagne est de trouver des sites comparables malgré le relief. Les deux alpages sont exposés de la même façon (Sud, Sud-Est), soustrayant ainsi un biais potentiel lié à des différences fortes d'exposition entre les sites (Errouissi et al., 2004). Ils présentent toutefois un léger décalage altitudinal : sur l'alpage d'*Aussois*, nous avons travaillé entre 2 029 et 2 141 m d'altitude, tandis que sur l'alpage du *Barbier* l'échantillonnage a été conduit plus haut, entre 2 314 et 2 377 m.

Bien que la pratique pastorale de haute montagne et des parcours méditerranéens soit assez différente, le mode de conduite des troupeaux dans les alpages présente des similitudes avec celui de la Crau. Sur la base d'une approche similaire à celle utilisée en milieu steppique, nous avons pu caractériser l'hétérogénéité de la pression de pâturage dans les alpages et mettre en place un plan d'échantillonnage comparable. Ci-après une description globale des transects de pression de pâturage caractérisés dans les alpages d'*Aussois* et du *Barbier*.

**Zones à pression de pâturage élevée**

Dans les deux alpages étudiés, les bergers utilisent des parcs de nuit extérieurs : le confinement du troupeau sur de faibles surfaces engendre un surpâturage important. L'habitat est composé de zones de sol nu de grande surface et d'espèces végétales nitrophiles de faible stature (végétation en rosette, adaptation au piétinement) **(Figure 20)**. Le sol des

parcs de nuit à brebis utilisés depuis plusieurs années se recouvre progressivement d'excréments secs piétinés et non-dégradés. Sur l'alpage d'*Aussois*, plusieurs parcs de nuit sont utilisés en rotation au fil de la saison. Nous avons échantillonné dans l'un des parcs servant au début de la saison d'estive, au début du mois de juillet. Sur l'alpage du *Barbier* il n'y avait qu'un seul parc de nuit qui servait tout au long de la saison de pâturage. Cependant, lors de notre échantillonnage en 2017, ce parc n'avait plus servi comme tel depuis 2 ans selon le berger (Justin Sert) qui avait repris la conduite du troupeau. Pour les besoins de notre étude, Justin s'est porté volontaire pour mettre à nouveau en place un parc de nuit sur le même emplacement, recréant ainsi les conditions antérieures.

**Zones à pression de pâturage modérée**

De la même façon qu'en steppe de Crau, les bergers conduisent leur troupeau pâturer durant la journée à travers l'alpage. Une fois que les ressources fourragères ont été correctement exploitées dans un quartier donné, pendant quelques semaines, le berger conduit son troupeau sur un nouveau quartier. Les sentiers, ou drailles, sont nettement visibles, de même que le broutage des brebis sur la végétation **(Figure 20)**. Nous avons considéré ces surfaces pâturées de façon journalière et régulière comme similaires au cœur des parcours de la plaine de Crau. Sur le terrain, nous avons constaté une distribution spatiale régulière des excréments dans ces zones.

**Zones à pression de pâturage faible**

La pression de pâturage au sein des alpages n'est souvent pas homogène en raison des contraintes liées au relief. Certaines parties des alpages demeurent peu parcourues par les troupeaux, les bergers y conduisant rarement leurs bêtes pour différentes raisons : situées trop en bas de pente, dans des zones où la visibilité est mauvaise ou bien encore dans des passages accidentés. Dans ces zones, les apports en matière fécale sont ainsi très faibles et irréguliers. Les traces du passage du troupeau et les signes d'abroutissement sont plus rares que dans le reste de l'alpage. Sur le site d'*Aussois*, la hauteur de la végétation était très importante dans les zones basses de l'alpage, très peu exploitées par les brebis **(Figure 20)**. La flore herbacée y était largement dominée par la fétuque paniculée *Festuca paniculata*, une herbe peu appétante et peu consommée prenant généralement le dessus sur les autres espèces lorsque la pression de pâturage est très faible.

### 3.3. Sur le Causse Méjean

Sur le Causse Méjean, la pratique pastorale est assez différente de celle observée en Crau et dans le massif de la Vanoise. La taille moyenne des troupeaux ovins y est nettement inférieure: les cheptels de plus de 500 - 600 animaux ne sont pas communs sur le Causse Méjean, bien en deçà des 1 000 – 1 200 bêtes que comptent généralement les troupeaux dans les deux autres régions. Dans la plupart des exploitations du Causse, les brebis ne sont pas gardées et paissent librement dans des parcours clôturés. La présence de troupeaux libres et de taille modérée sur de vastes parcours induit une pression de pâturage globalement faible à l'échelle de l'exploitation. De fait, les variations de pression de pâturage au sein de ces parcours ne sont pas aisément perceptibles.

Lors de la première campagne de terrain en 2017, nous nous sommes rendus sur place pour visiter plusieurs exploitations avec un technicien agro-pastoral du PNC et tenter, dans chacune d'elle, de définir un transect de pression de pâturage. Il fut particulièrement difficile de trouver des situations aussi contrastées que celles définies dans les deux autres zones d'étude. En définitive, les gestionnaires du PNC n'ont pu nous orienter que sur une seule exploitation appelée *Cavaladette* (commune de Vébron, 44°16'43.8"N - 3°28'43.1"E). Les brebis et agnelles y pâturent presque toute l'année, même en hiver, hormis durant les épisodes cévenols et pendant l'agnelage. L'exploitation comprend plusieurs parcours utilisés en alternance au fil de l'année. Le calendrier de pâturage varie très peu d'une année sur l'autre. Nous avons conduit notre échantillonnage dans un parcours de début de printemps d'une surface de 90 ha accueillant entre 100 et 150 brebis, soit une densité comprise entre 1,1 et 1,7 brebis/ha. La densité en brebis y est donc considérablement plus faible que dans les deux autres zones d'étude.

Avec l'appui déterminant d'Hélène Sonneville, stagiaire de Licence Professionnelle au PNC, nous avons tenté de définir des surfaces contrastées au sein du parcours afin de caractériser les trois zones composant le transect de pression de pâturage. Étant donné la difficulté inhérente au mode de pâturage sur ce site, Hélène s'est appuyée sur plusieurs indicateurs, mesurés à différents endroits du parcours : la composition floristique, la hauteur de la végétation herbacée (estimée visuellement mais aussi mesurée), la quantité d'excréments au sol. Pour les indicateurs basés sur la végétation, elle a notamment employé une méthode standardisée mise au point dans le cadre du programme européen Life+ Mil'Ouv pour réaliser

des diagnostics éco-pastoraux. Hélène a également observé sur quelques jours le circuit journalier des brebis pour identifier les couloirs de circulation préférentiels des animaux ainsi que les zones de repos. Sur cette base, voici un descriptif des trois niveaux de pression de pâturage identifiés au sein du parcours de *Cavaladette*.

**Zone à pression de pâturage élevée**

Sur le parcours de *Cavaladette*, les brebis passent la nuit dans une bergerie située à l'extérieur des parcours. On ne pouvait donc pas définir de situations fortement pâturées de façon comparable à la steppe de Crau et aux alpages de Vanoise. Lorsque les brebis sont conduites au parcours le matin, elles défèquent abondamment à l'entrée du parc de pâturage. À ce moment-là, le troupeau est particulièrement resserré, ce qui engendre une perturbation assez élevée du milieu. Nous avons d'ailleurs relevé des indicateurs qui, généralement, révèlent une pression assez élevée de pâturage : présence de plantes en rosette (adaptation au piétinement intense), herbe très consommée, strate herbacée « raclée » par endroits, fréquence sensiblement plus élevée de plantes rudérales en comparaison d'autres parties du parcours. Cependant, nous n'avons pas relevé une abondance particulière d'espèces nitrophiles, habituellement dominantes dans les habitats surexploités par les grands herbivores.

**Zone à pression de pâturage modérée**

Grâce à ses observations, Hélène a pu reconstituer approximativement le trajet journalier des brebis. Ainsi, les zones les plus régulièrement empruntées du parcours constituaient des habitats potentiellement définissables comme modérément pâturés. Les conditions du milieu, en termes de hauteur de végétation, de niveau de prélèvement de l'herbe, de composition floristique et de quantité d'excréments présents, paraissaient d'un niveau intermédiaire entre la zone identifiée comme fortement et celle faiblement pâturée.

**Zone à pression de pâturage faible**

D'après les indications de l'éleveur et les observations d'Hélène, il s'avérait que les brebis s'aventuraient peu dans une des extrémités basses du parcours. S'y développaient une végétation herbacée plus haute, non ou peu consommée, et des accumulations de litière entre les touffes d'herbe également signes d'une faible exploitation du milieu par les grands herbivores (matière sèche sur pied non-consommée).

### 3.4. Validation des transects de pression de pâturage

Afin que nos transects de pression de pâturage reflètent au mieux les pratiques pastorales locales dans chaque parcours / alpage, il semblait important que leur caractérisation s'appuie d'abord sur les connaissances et l'expérience des pastoralistes. Cependant, d'un point de vue scientifique, il fallait s'assurer que les différents niveaux de ces transects reflètent bien des intensités distinctes de pression de pâturage. Pour cela, nous avons mesuré la hauteur maximale de la végétation herbacée et la quantité d'excréments présents à chaque niveau, défini a priori, de pression de pâturage de chaque transect. Nous avons jugé ces deux indices pertinents pour décrire l'empreinte du pâturage sur le milieu (Noy-Meir et al., 1989; Xu et al., 2014; Rotem et al., 2016). D'une part la densité des excréments est un facteur déterminant de la coexistence des coléoptères coprophages à fine échelle (Finn & Giller, 2000; Horgan, 2005). D'autre part, la hauteur de la végétation herbacée dépend logiquement – dans un espace où la composition floristique et les conditions édaphiques sont homogènes – de l'intensité de l'herbivorie et de l'intensité de la perturbation induite par le troupeau.

Dans chaque zone identifiée comme ayant une pression de pâturage donnée (Faible, Modérée, Élevée) et dans chaque site, nous avons mesuré la hauteur maximale de la végétation herbacée le long de quatre transects de 5 m. À chaque mètre du transect, une tige de métal était insérée dans le sol et marquait le point de mesure. En parallèle, nous avons collecté les déjections de moutons dans cinq carrés de 1 m² distants d'environ 10 m. Sur le Causse Méjean, nous avons collecté tous les excréments au sol dans toute la surface d'échantillonnage. Nous avons ensuite séché et pesé les déjections pour obtenir le poids sec d'excréments par carré (exprimé en en g/m²). Séparément pour chaque zone d'étude, nous avons évalué la variation de la hauteur maximale de la végétation herbacée et de la quantité d'excréments le long des transects de pression de pâturage. N'ayant pas appliqué un échantillonnage des crottins par carré sur le Causse Méjean, nous n'avons pas pu effectuer de comparaisons statistiques pour cette variable.

Pour la steppe de Crau et les Alpes, les données montrent une discrimination des trois zones identifiées comme ayant des pressions de pâturage différentes : la quantité d'excréments augmente de façon significative d'une pression de pâturage faible à élevée, tandis que la hauteur maximale de la végétation diminue **(Figure 21)**. Les contrastes entre les niveaux de pression de pâturage sont toutefois moins évidents pour le Causse Méjean.

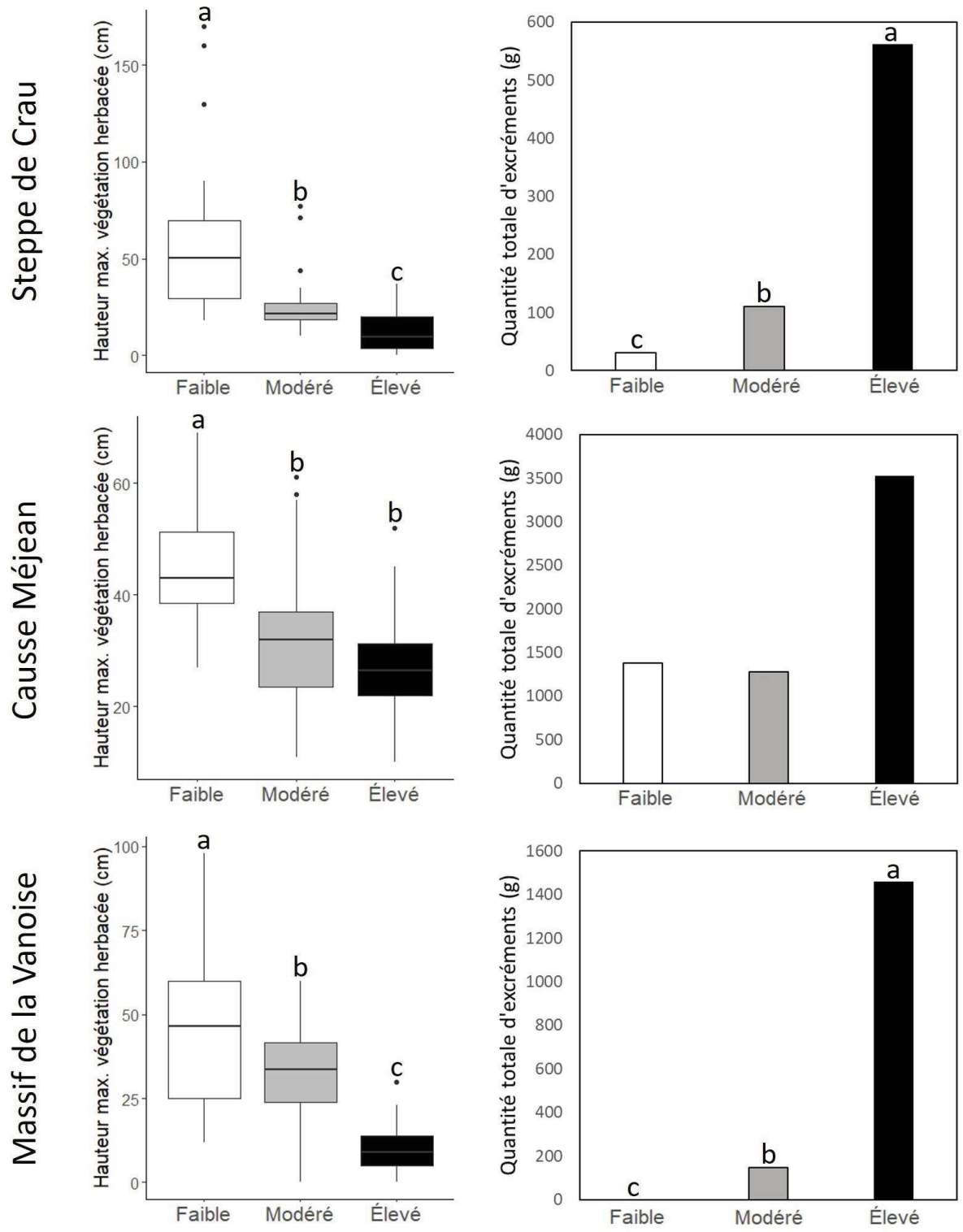


**Figure 21. Variation de la hauteur maximale de la végétation herbacée et de la quantité totale d'excréments à chaque niveau du transect de pâturage et dans chaque zone d'étude.** Les données ont été rassemblées pour les deux sites (= parcours, alpages) échantillonnés dans chaque zone d'étude. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les valeurs observées des différents niveaux de pression de pâturage, au seuil α de 0,05 (test de Mann-Whitney) – or mis pour la quantité d'excréments mesurée dans le Causse Méjean (voir texte).

## 4. Mesurer l'effet de la pression de pâturage sur les communautés de bousiers

L'objectif du présent échantillonnage visait à évaluer l'impact de la variation intra-parcellaire de la pression de pâturage sur la structure et la composition des communautés de coléoptères coprophages. Pour cela, nous avons directement échantillonné ces insectes sur le terrain, le long des transects de pression de pâturage précédemment décrits.

Pour mesurer l'effet d'un processus donné sur une communauté d'espèces, il est pertinent de cibler l'époque de l'année où un maximum de ces espèces peut être observé. La période où les différentes espèces se reproduisent constitue un choix pertinent, partant du principe que leur capacité à s'installer et à persister dans un habitat donné dépend des conditions de cet habitat lors de la reproduction. Nous avons ainsi réalisé nos échantillonnages pendant le pic de diversité connu des coléoptères coprophages dans chaque zone d'étude, et au moment où un maximum de ces espèces se reproduisent. Les échantillonnages de coléoptères coprophages ont été réalisés durant le printemps et l'été 2017, ainsi qu'au printemps 2018 (en steppe de Crau uniquement, voir ci-après).

En région méditerranéenne[11], les populations de bousiers présentent deux principaux pics d'activité. Le premier a lieu au printemps (avril-mai), période de reproduction du plus grand nombre d'espèces (Lumaret & Kirk, 1991; Jay-Robert et al., 2008a). Si un grand nombre d'espèces peuvent être observées durant les mois de juin et juillet, leur abondance est nettement moins importante qu'au printemps. En été, certaines espèces entrent dans une période d'inactivité partielle, les excréments s'asséchant rapidement de même que le sol sous-jacent. Le second pic d'activité, bien moins important que le pic printanier, a lieu après les pluies d'automne (septembre - octobre), qui déclenchent l'émergence d'individus conçus au printemps et s'étant développés durant l'été. Ce phénomène vaut particulièrement pour les espèces fouisseuses : les pluies ramollissent le sol et la gangue fécale dans laquelle les futurs imagos sont enfermés. Peu d'espèces sont réellement actives durant les périodes les plus froides de l'année.

[11] À quelques exceptions près, notamment dans les pâturages situés dans des zones humides proches du littoral (ex., Camargue).

En steppe de Crau, les conditions abiotiques du milieu sont comparables à celles des garrigues, bien que la steppe s'assèche considérablement dès le début du mois de juin. En 2017, nous y avons conduit une première session d'échantillonnage au début du mois de mai (03 – 06/05). En raison de difficultés d'ordre pratique sur le site du *Ventillon* **(voir note 10 page 54)**, nous avons reconduit une session d'échantillonnage entre la fin du mois de mai et le début du mois de juin (22/05 – 03/06). Mais le nombre d'insectes capturés lors de cette seconde session fut particulièrement faible, probablement parce que la saison était déjà trop avancée (sécheresse). C'est pourquoi nous avons choisi de reconduire un échantillonnage complet au printemps 2018 dans de meilleures conditions (23 – 26/04). Le pâturage des parcours steppiques étant un pâturage essentiellement de printemps, nous n'avons pas jugé pertinent de réaliser un travail de collecte à l'automne.

Dans la région des Causses, les influences du climat méditerranéen engendrent également une période de sécheresse estivale et les épisodes cévenols apportent l'essentiel des précipitations en automne (Cohen & Lecompte, 1985). Malgré l'altitude, la phénologie des coléoptères coprophages sur les Causses suit un patron similaire aux habitats xériques de la plaine : un premier pic est observé au printemps (mai – juin) et un second en automne (septembre). Sur le Causse Méjean, nous avons donc ciblé la fin du mois de mai pour réaliser notre échantillonnage (29/05 – 02/06), en fonction des conditions météorologiques.

Dans le massif de la Vanoise, le pic de diversité des coléoptères coprophages se situe en été, et principalement dès la fin du mois de juillet pour les communautés de l'étage alpin (> 2 000 m ; Lumaret & Stiernet, 1991). Les bousiers sont rares au printemps en raison de la fonte tardive de la neige à haute altitude. La montée des troupeaux en alpage à partir du mois de juin constitue un apport en ressources considérable pour les populations de bousiers qui entament leur cycle de nutrition et de reproduction. Ainsi, en fonction du calendrier pastoral des deux alpages sur lesquels nous avons travaillé, nous avons disposé nos pièges au milieu de l'été (28/06 – 04/08).

Nous avons utilisé une méthode de capture standardisée et classiquement utilisée pour l'échantillonnage des coléoptères coprophages en région tempérée, décrite et éprouvée par Veiga et al. (1989) (pièges de type ASG, Appât-Surface-Grille). Chaque piège a été appâté avec environ 300 grammes d'excrément frais de brebis, disposé sur une grille au-dessus d'une bassine en plastique d'environ 20 cm de côté enterrée et affleurant au niveau du sol **(Figure**

**22)**. Les coléoptères coprophages, qui prospectent en vol à la recherche de nourriture sont attirés par l'appât fécal disposé sur la bassine et tombent dans le récipient, rempli d'eau savonneuse et salée pour assurer la conservation des spécimens. À l'évidence, ce dispositif de capture cible spécifiquement les individus adultes (imagos). Chaque piège a été relevé 72 h après la pose. Nous avons considéré cette durée suffisante car lors des journées très ensoleillées (ciblées lors de nos échantillonnages), les excréments sont très attractifs au moment de leur dépôt mais sèchent assez rapidement. Les plus forts niveaux d'abondance sont ainsi observés dans les captures réalisées dans les premières 48 h suivant le dépôt des pièges (Lobo et al., 1998).

**Figure 22. Piège classiquement utilisé pour la capture des coléoptères coprophages en région tempérée.** Type ASG – Appât-Surface-Grille – Veiga et al. (1989). *Photo : William Perrin.*

Pour mesurer l'effet de la pression de pâturage sur les communautés de bousiers, nous avons placé un transect de cinq pièges dans chaque zone identifiée comme bénéficiant d'une pression de pâturage donnée **(Figures 18 et 23)**. En steppe de Crau et dans les alpages de Vanoise, les zones fortement pâturées (pourtour des bergeries, parcs de nuit) étaient généralement de faible surface (moins de 5 000 m²). Par conséquent, afin de pouvoir échantillonner un habitat aussi homogène que possible en termes de pression de pâturage, nous avons placé nos pièges à 10 m de distance conformément au modèle standard utilisé dans les contextes tempérés (Lobo et al., 1998; Lobo et al., 2006; Jay-Robert et al., 2008a,

2008b; Frank et al., 2017). Le dispositif d'échantillonnage consistait donc en 15 pièges par site (5 pièges * 3 zones de pressions de pâturage distinctes), soit 30 pièges en Crau, 30 pièges en Vanoise et 15 en Cévennes où un seul parcours a pu être échantillonné **(cf. partie précédente)**, soit 75 pièges au total[12]. Dans le Sud de la France, Lobo et al. (1998) ont démontré que l'échantillonnage d'un pâturage avec 15 pièges de type ASG permet d'inventorier 95 % de la richesse spécifique locale des coléoptères coprophages. Au total, 21 jours de capture ont été réalisés, soit un effort de 2 835 jours*pièges. Les individus capturés ont été stockés dans des flacons individualisés, et conservés dans de l'alcool à 70°. La détermination des espèces a été réalisée en laboratoire suivant une clé d'identification des Scarabaeoidea de France (Paulian & Baraud, 1982) et selon la nomenclature en vigueur (référentiel taxonomique TAXREF v10.0).

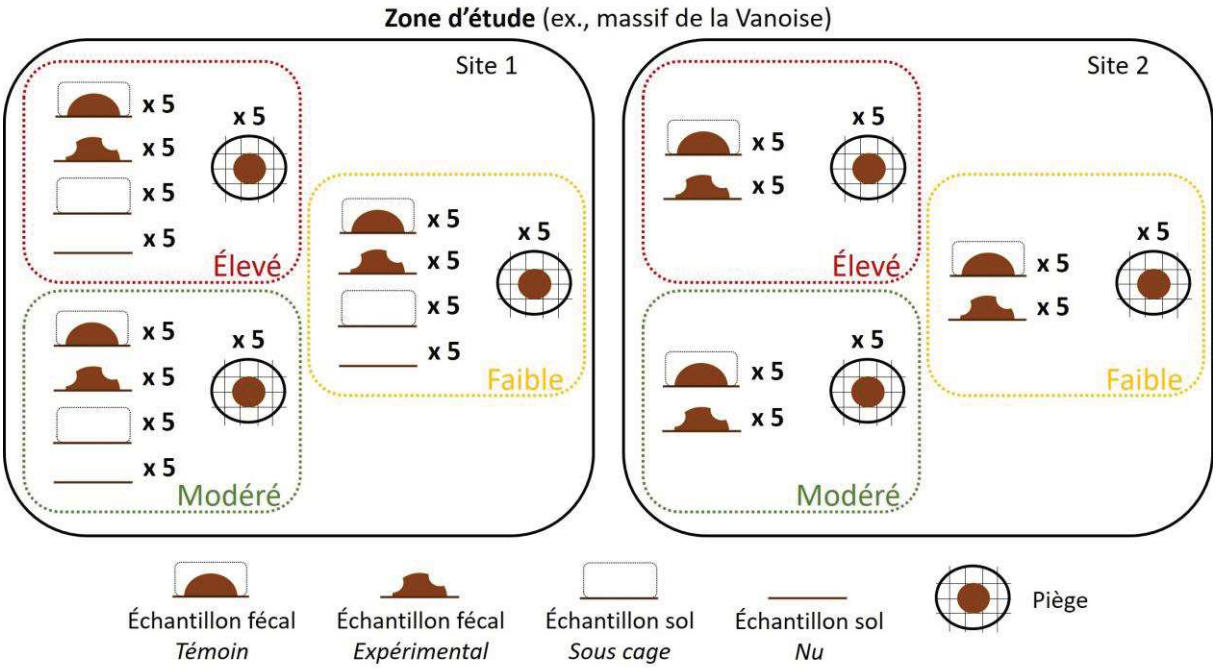


**Figure 23. Schéma d'ensemble du dispositif d'échantillonnage mis en place dans chaque zone d'étude.** Dans chaque zone d'étude, deux sites échantillonnés (exception faite du Causse Méjean où un seul site a pu être identifié). Dans chaque site, un transect de pression de pâturage composé de trois niveaux (Faible, Modéré, Élevé). A chaque niveau (i) un échantillonnage des communautés de coléoptères coprophages via 5 pièges et (ii) un échantillonnage visant à mesurer les rôles fonctionnels fournis par ces insectes (dégradation de la matière fécale, composition chimique du sol sous-jacent). Dans le site 1 uniquement, mesure au niveau du sol pour avoir une référence et mesure du possible effet du dispositif d'exclusion des insectes (cage en moustiquaire). Voir texte pour une description détaillée de chaque type d'échantillon.

[12] En considérant les trois sessions de captures qui ont été effectuées en steppe de Crau entre 2017 et 2018, 135 pièges ont été réellement déployés.

## 5. Mesurer les conséquences de la pression de pâturage sur les fonctions écologiques fournies par les bousiers

En parallèle de l'échantillonnage des coléoptères coprophages, nous avons mis en place deux protocoles visant à mesurer deux types de fonctions écologiques réalisées par ces insectes : la dégradation des excréments et l'enrichissement du sol en nutriments (Nichols et al., 2008) **(Figure 23)**. L'objectif était ainsi d'évaluer les conséquences fonctionnelles des changements faunistiques observés sous différents niveaux de pression de pâturage. Ces deux protocoles ont été réalisés dans l'ensemble des pâturages étudiés et dans chaque zone d'étude (steppe de Crau, Causse Méjean, massif de la Vanoise) durant la première année de thèse (2017).

### 5.1. Mesure de la dégradation des excréments

En 2016, Pierre Jay-Robert et moi-même avons participé à la mise en place d'un protocole international standardisé – conçu par Jorge Ari Noriega du CSIC (Consejo Superior de Investigaciones Científicas) de Madrid – pour mesurer la décomposition des excréments par les bousiers. Nous nous sommes appuyés sur cette méthodologie, éprouvée sur le terrain mais pas encore publiée, pour concevoir nos expérimentations[13].

Nous avons comparé, dans chaque zone identifiée comme bénéficiant d'une pression de pâturage donnée, la dégradation de cinq crottins de brebis soumis à l'activité des insectes coprophages, dits « échantillons expérimentaux », à celle de cinq crottins de brebis protégés par une cage en moustiquaire, dits « échantillons témoins » **(Figures 23, 24)**. Ce protocole a été réalisé simultanément à l'échantillonnage des insectes. Cependant, afin qu'il n'y ait pas d'interactions entre les excréments disposés sur les pièges et ceux destinés à mesurer la décomposition, les captures des insectes, décrites précédemment, ont été réalisées 4 jours minimum après le début du présent protocole qui visait à mesurer les fonctions. La zone d'échantillonnage a été entourée par une clôture à brebis afin d'éviter que le troupeau ne piétine le dispositif **(Figure 24)**.

Les crottins de brebis utilisés pour l'expérimentation ont été ramassés frais sur le terrain et triés pour s'assurer qu'ils n'étaient pas déjà colonisés par des insectes. Chaque dépôt fécal a été pesé au préalable et la masse a été standardisée à 300 g. Les mailles de la cage qui

[13] Ce document n'a pas été publié mais est consultable publiquement à l'adresse : http://digital.csic.es/bitstream/10261/134682/1/Dung%20Removal%20Protocol.pdf.

protégeait chaque échantillon témoin étaient suffisamment fines (1 mm²) pour empêcher l'intrusion de toutes les espèces de bousiers, y compris les plus petites **(Figure 24)**. La cage n'était pas fermée par le dessous, de sorte à ce que les échantillons témoins soient aussi en contact avec le sol. Pour bloquer l'accès aux insectes, qui auraient éventuellement pu fouir et passer sous la moustiquaire, nous avons relié la cage à un cerceau métallique enfoncé à quelques centimètres dans le sol.

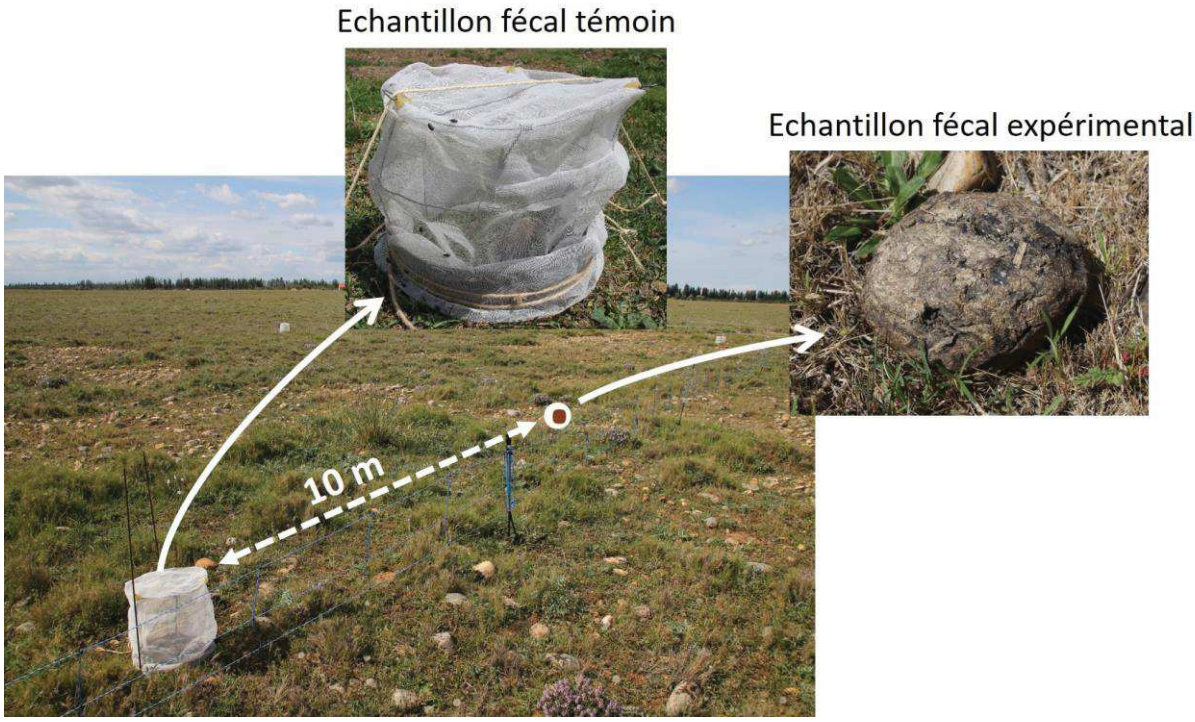


**Figure 24. Illustration du dispositif visant à mesurer la dégradation des excréments par les coléoptères coprophages.** On distingue l'enceinte, délimitée par un filet à brebis, dans laquelle était installé le dispositif. L'ordre dans lequel étaient placés les échantillons fécaux témoins et expérimentaux sur le terrain a été défini aléatoirement, mais la distance entre chaque échantillon a été standardisée à 10 m. *Photos : William Perrin.*

L'herbe située sous les excréments a été coupée avec un sécateur au moment de la pose des échantillons afin d'homogénéiser les conditions entre les différentes zones échantillonnées, zones qui possédaient des hauteurs d'herbe différentes **(Figure 21)**. Pour chaque niveau de pression de pâturage (Faible, Modéré, Élevé), les échantillons fécaux étaient distants de 10 m les uns des autres **(Figure 24)**. L'ordre dans lequel étaient placés les échantillons (expérimentaux et témoins) a été défini de façon aléatoire. Nous avons laissé les excréments sur le terrain pendant 15 jours, soit plus longtemps que dans la plupart des études de ce type

réalisées sur le terrain et sans manipulation des assemblages (Larsen et al., 2005; Slade et al., 2007 ; Slade et al., 2011; Braga et al., 2013; Gray et al., 2014; Frank et al., 2017; Verdú et al., 2018). Nous avons jugé cette durée suffisante pour que les espèces qui nidifient dans le sol ne soient pas perturbées dans leur activité d'enfouissement qui peut s'étaler sur plusieurs jours (Edwards & Aschenborn, 1987).

Au bout des 15 jours, la totalité de la matière fécale non-dégradée restante au sol a été manuellement récoltée pour chaque échantillon, séchée à l'étuve (70°C pendant 72 h), puis pesée **(Figure 25)**. Cependant, le poids sec des excréments ne peut pas être utilisé comme tel, du fait d'allers-retours incessants des insectes entre l'excrément et le sol sous-jacent, mélangeant la matière organique et la matière minérale. Nous avons donc calciné les excréments secs à l'aide d'un four à moufles, suivant un programme de calcination par paliers successifs pendant 24h, atteignant une température maximale de 500 °C (Tixier et al., 2015) **(Figure 25)**. Pour chaque échantillon, le poids des cendres restantes (matière minérale) a été soustrait au poids de l'excrément sec. Nous avons ainsi obtenu la quantité de matière organique restante (ou non-dégradée) pour chaque échantillon expérimental et témoin.

### 5.2. Mesure de la composition chimique du sol sous-jacent aux excréments

Lors de la récolte des échantillons fécaux sur le terrain, nous avons prélevé une partie du sol sous-jacent aux excréments afin d'évaluer le rôle des bousiers dans l'enfouissement de certains éléments chimiques **(Figure 25)**. Initialement, notre objectif était aussi de quantifier l'activité microbiologique des sols sous les excréments.

Pour chaque échantillon fécal expérimental et témoin, nous avons prélevé le sol selon deux niveaux de profondeur **(Figure 25)**. En raison du fort degré de compaction du sol de la steppe de Crau, et également de la présence d'un sol très superficiel sur le Causse Méjean, nous avons dû limiter la profondeur des prélèvements. Nous avons donc effectué nos échantillonnages entre 0 et 5 cm puis entre 5 et 10 cm, et grâce à une tarière cylindrique manuelle (hauteur : 10 cm, Ø 11 cm) spécifiquement conçue pour les besoins de l'étude par le service technique du CEFE (Terrain d'Expériences, LabEx CeMEB). Pour chaque échantillon expérimental et témoin, le volume de sol prélevé au-dessous équivalait donc à environ 950 $cm^3$.

Suivant les recommandations de plusieurs collègues, nous avons également testé l'effet de la cage en moustiquaire sur la composition chimique du sol. En effet, on peut penser que ce

dispositif pouvait modifier les conditions d'humidité à la surface du sol et, en conséquence, moduler l'activité microbienne à l'origine des variations dans les taux de carbone et d'azote. Pour cela, nous avons ainsi comparé, dans l'un des deux sites échantillonnés dans chaque zone d'étude **(Figure 23)**, la composition chimique d'échantillons de sol dit « nu » (sans rien dessus) à celle d'échantillons de sol sous cage. Dans l'alpage ou le parcours sélectionné, 5 échantillons de sol nu et 5 échantillons de sol sous cage ont été prélevés à chaque niveau du transect de pression de pâturage **(Figure 23)**, et selon les deux niveaux de profondeur similairement aux échantillons fécaux **(Figure 25)**. La végétation à la surface de ces échantillons de sol a également été coupée afin d'homogénéiser les conditions par rapport aux échantillons fécaux.

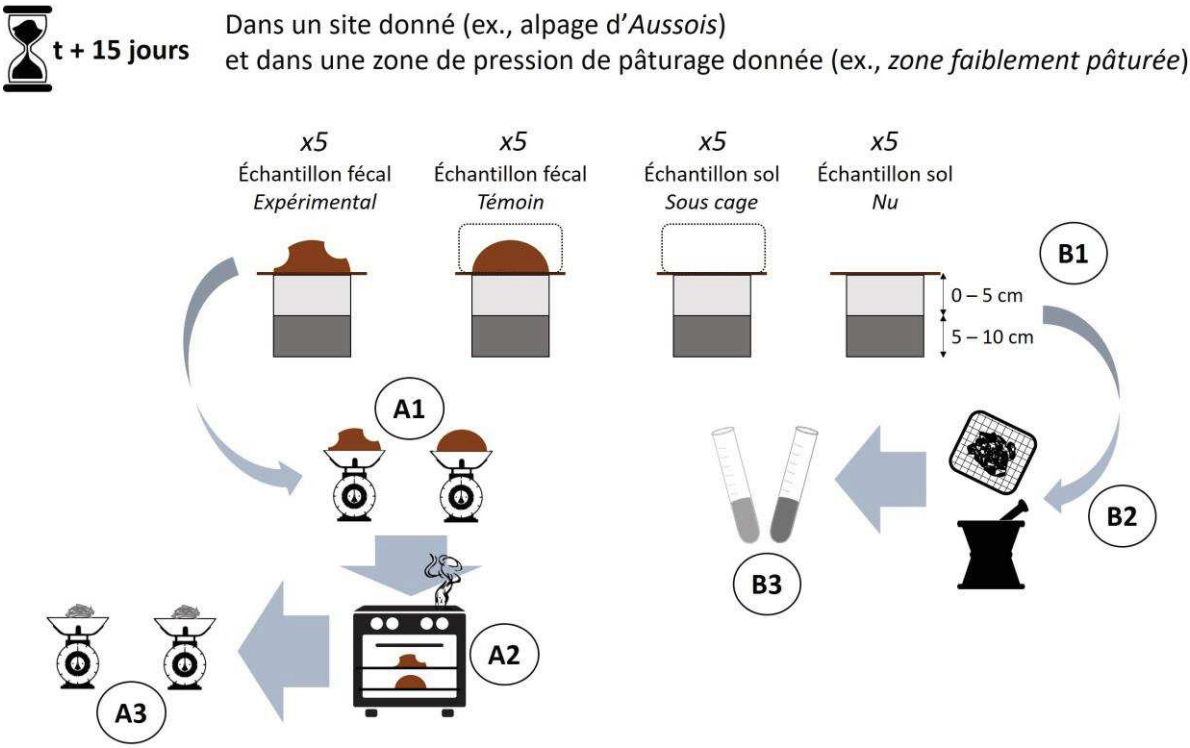


**Figure 25. Etapes du traitement des échantillons fécaux (A) et des sols (B) prélevés sur le terrain.** Après 15 jours, les restes d'excréments de chaque échantillon expérimental et témoin ont été prélevés puis pesés après séchage à l'étuve (A1). Ces mêmes échantillons ont été ensuite calcinés (A2), et les cendres restantes ont été pesées (A3). Le sol sous-jacent de chaque échantillon fécal, et des échantillons de sol sous cage et nu, ont été prélevés selon 2 classes de profondeur (B1). Chaque prélèvement a été ensuite tamisé et broyé (B2), en vue des analyses de leur composition chimique (B3). *Vecteurs : https://pixabay.com/ et https://svgsilh.com/.*

Les échantillons de sol prélevés ont été stockés dans des sacs en plastique hermétiques puis étalés le plus rapidement possible au retour du terrain dans des barquettes en aluminium. Les

échantillons ont été laissés à sécher à l'air libre pendant plusieurs jours, durée ajustée selon l'humidité des sols. Parce que nous envisagions au départ d'effectuer des analyses microbiologiques à partir de ces échantillons, un séchage à l'étuve était donc proscrit (Fromin, *comm. pers.*). Une fois secs, les échantillons de sol ont été reconditionnés individuellement en sac plastique hermétique et stockés à l'air ambiant.

L'ensemble des prélèvements effectués sous excréments (expérimentaux et témoins) et dans des sols sans excréments (nus et sous cage), en considérant les deux niveaux de profondeur prélevés, totalisaient 180 échantillons de sol par zone d'étude (excepté pour le Causse Méjean où un seul site a été échantillonné), soit 420 échantillons pour l'ensemble des sites étudiés.

L'année suivant la campagne de terrain (2018), trois stagiaires de BTSA ANABIOTEC (Analyses agricoles, biologiques et biotechnologiques) – Nicoleta Ghenea, Julie Costenaro et Manon Cayssials – ont été employées pour contribuer à l'analyse chimique des échantillons à la PACE (Plateforme d'Analyses Chimiques en Écologie) du CEFE (LabEx CeMEB). Pour des raisons techniques, l'analyse des échantillons a été limitée aux prélèvements effectués dans le massif de la Vanoise, et aucune analyse microbiologique n'a été réalisée. Nous avons quantifié trois éléments chimiques à savoir l'azote, le carbone et le phosphore. Chaque échantillon de sol a été au préalable mélangé, tamisé (Ø 2 mm) pour retirer cailloux et débris organiques (racines, feuilles), puis broyé à l'aide d'un broyeur à mortier pour obtenir une poudre homogène et fine **(Figure 25)**. Pour leur conservation, les échantillons ont été préservés dans des lieux secs et à température ambiante.

Nous avons in fine déterminé le taux d'azote total et de carbone organique total de chaque échantillon de sol prélevé dans les deux sites étudiés du massif de la Vanoise, les alpages d'*Aussois* et du *Barbier*. Nous avons quantifié le taux de ces deux éléments par chromatographie en phase gazeuse grâce à un Analyseur élémentaire CHN série Flash EA 1112 (ThermoFinnigan, Milan, Italie). Nous avons analysé le taux de phosphore total des échantillons de sol uniquement prélevés sur l'alpage du *Barbier*. Le phosphore a été dosé au bleu de Molybdate et par lecture au spectrophotomètre.

## 6. Données utilisées dans le cadre de cette thèse

Toutes les données récoltées grâce aux protocoles décrits précédemment n'ont pas été traitées dans ce manuscrit **(Tableau 1)**. Nous faisons ici le point sur celles qui ont servi aux analyses et aux résultats présentés dans les parties suivantes.

**Tableau 1. Récapitulatif des données utilisées dans le cadre de ce manuscrit.** Pour chaque thématique explorée, un « oui » indique que les données récoltées dans le cadre de cette thématique ont été utilisées pour la zone d'étude concernée. Un « non » indique l'inverse. Pour la steppe de Crau, il est bien mentionné que seules les données issues des inventaires de 2018 ont été utilisées. [1] Les données faunistiques récoltées sur le Causse Méjean ont été analysées de façon globale en **Partie 1**.

| Thématique | Type de données | Steppe de Crau | Causse Méjean | Massif de la Vanoise |
|---|---|---|---|---|
| Pression de pâturage ~ communautés de bousiers | Inventaire des coléoptères coprophages | Oui (2018) | Non [1] | Oui (2017) |
| Pression de pâturage ~ rôles fonctionnels des bousiers | Mesure de la dégradation des excréments | Non | Non | Oui (2017) |
| Pression de pâturage ~ rôles fonctionnels des bousiers | Mesure de l'enrichissement du sol en nutriments | Non | Non | Oui (2017) |

Les données récoltées sur le Causse Méjean n'ont pas été incluses dans les analyses. Comme expliqué précédemment **(p. 60 - 61)**, les pratiques pastorales de cette région sont assez différentes de celles observées dans les deux autres zones d'étude. Ceci a rendu difficile la caractérisation d'un transect de pression de pâturage avec des niveaux suffisamment contrastés **(Figure 21)**. Par soucis de comparer des situations où les pratiques étaient comparables, nous avons préféré restreindre le cœur de nos analyses aux données récoltées dans la steppe de Crau et le massif de la Vanoise. Seules les données générales des inventaires faunistiques réalisés sur le Causse Méjean sont présentées **(Partie 1)** afin de valoriser les données acquises d'un point de vue naturaliste.

En 2017, nous avons essuyé certaines difficultés lors de notre campagne de terrain en steppe de Crau, et en particulier une perturbation de nos dispositifs expérimentaux. Sur le site du *Petit Carton*, les échantillons fécaux destinés à mesurer la dégradation des excréments ont été en partie détruits par des choucas des tours *Coloeus monedula* nichant dans les bergeries. Parallèlement, lorsque nous avons dû mettre en place un dispositif « de secours » sur le site de *la Grosse du Couchant* (pour remplacer le site du Ventillon, **p. 54**), la saison avait avancé et

les conditions n'étaient plus idéales. Le peuplement observé à ce moment-là s'est révélé assez différent d'un peuplement printanier. Lorsque nous avons réalisé un second inventaire des coprophages l'année suivante (2018) – constituant la base de données utilisée pour nos analyses – nous n'avons pas réitéré la mise en place d'un dispositif visant à évaluer les fonctions écologiques. Pour ces différentes raisons, nous avons choisi de n'utiliser que les données acquises dans le massif de la Vanoise pour traiter le volet relatif aux conséquences fonctionnelles de la pression de pâturage.

Lors de l'analyse chimiques des échantillons de sol, la mesure de la teneur en phosphore a posé quelques problèmes techniques ; en particulier, la difficulté pour l'une des stagiaires, en charge de l'analyse des échantillons provenant de l'alpage d'*Aussois*, à répliquer correctement certaines mesures dans le processus de dosage du phosphore. Les équipes de la PACE du CEFE, co-supervisant les manipulations réalisées par l'étudiante, nous ont fait part de ce problème peu avant la fin du stage. Parce que nous n'avons pas pu reconduire un nouveau travail d'analyse de ces échantillons par la suite, nous avons choisi de ne pas traiter les données relatives à la teneur en phosphore des sols sous-jacents aux excréments. Seules les teneurs en azote total et carbone organique total pour les alpages d'*Aussois* et du *Barbier* ont été traitées **(Partie 5)**.

# **Partie 1.** Eléments généraux sur les inventaires des coléoptères coprophages

Les échantillonnages faunistiques réalisés sur l'ensemble des zones étudiées ont permis la capture de 16 408 individus appartenant à 70 espèces de bousiers **(Figure 26)**. Les communautés échantillonnées dans le massif de la Vanoise étaient de loin les plus abondantes, avec plus de 10 000 individus capturés, soit environ trois à quatre fois plus d'insectes collectés en comparaison des inventaires réalisés dans la steppe de Crau et le Causse Méjean. Ce résultat peut être expliqué par un échantillonnage des alpages au début de la saison d'estive. Lorsque les troupeaux arrivent en montagne, les excréments fournis en abondance par les ovins constituent une ressource très convoitée par les insectes coprophages, et lance l'essentiel de l'activité de reproduction. Ceci expliquerait les forts niveaux d'abondance observés. À l'inverse, les parcours prospectés sur la steppe et le Causse ont été réalisés un mois minimum après le début du pâturage par les troupeaux. Ainsi, la ressource était présente et disponible depuis plus longtemps, de sorte que la plupart des individus présents avaient déjà entamé leur cycle de reproduction depuis un certain temps au moment de nos inventaires. Par ailleurs, le contexte particulier de la steppe de Crau peut expliquer un faible nombre d'insectes collectés relativement aux deux autres zones. Depuis 2012 et jusqu'en 2018, une série d'inventaires ont été conduits afin de mieux connaître la diversité et le fonctionnement des communautés de coléoptères coprophages vivant dans cet écosystème (Tatin et al., 2014; article en préparation[14]). Ces inventaires révèlent des variations importantes de l'abondance des bousiers entre les différentes années. En 2012, tandis que les conditions climatiques semblaient favorables, seuls 141 insectes ont été collectés avec un effort de collecte assez important (Tatin et al., 2014). L'année suivante, environ huit fois plus d'individus ont été capturés (N = 1 812) avec un effort de prospection moindre (données non publiées). La forte saisonnalité de la steppe de Crau, et les variations interannuelles de cette saisonnalité (la précocité des épisodes de chaleur, la présence ou non de petits épisodes pluvieux au cours du printemps) sont susceptibles d'expliquer les écarts importants dans les effectifs observés. Dans cet écosystème, la période durant laquelle les

[14] Un article, portant sur une description des communautés de coléoptères coprophages steppiques de la steppe de Crau, est actuellement en cours de rédaction.

bousiers sont réellement abondants semble être particulièrement limitée au cours du printemps, le nombre d'insectes actifs s'amenuisant très rapidement avec l'avancée de la saison estivale.

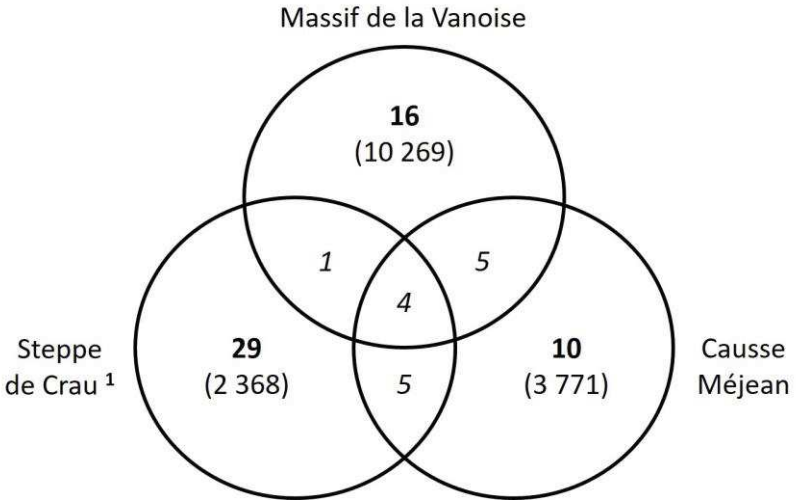


**Figure 26. Nombre d'espèces et nombre d'individus collectés dans les trois zones étudiées.** Le nombre d'espèces uniquement recensées dans une zone donnée apparait en gras avec, au-dessous, le nombre total d'individus capturés. Aux intersections des cercles figure le nombre (en italique) d'espèces partagées entre les différentes zones.

Sur le plan de la diversité, l'entomofaune coprophage de la steppe de Crau est la plus riche, avec 39 espèces inventoriées (inventaires 2017 + 2018) **(Figure 26)**. Ceci est en phase avec nos connaissances sur la biogéographie des coléoptères coprophages en Europe de l'Ouest, où la région méditerranéenne concentre les plus hauts niveaux de diversité de ces insectes (Lumaret & Lobo, 1996; Lobo et al., 2002). Les assemblages du Causse Méjean et du massif de la Vanoise semblent présenter des niveaux de richesse comparables. Mais on peut raisonnablement penser que notre inventaire, conduit sur un seul site et durant une période restreinte, n'offre pas une vision exhaustive de la diversité des coprophages sur le territoire du Causse. Cette zone, haut lieu du pastoralisme extensif et à l'interface entre des influences climatiques montagnardes, continentales et méditerranéennes, rassemble les conditions idéales pour la présence d'une grande diversité d'espèces. Dans les deux autres zones d'étude, les échantillonnages conduits durant cette thèse ont cependant permis d'inventorier une part substantielle de la diversité connue des coléoptères coprophages. Ainsi en steppe de Crau, nos collectes réalisées en 2017 et 2018 ont permis d'observer 80 % des espèces connues dans la zone (Tatin et al. 2014 et données non publiées). Dans le massif de la Vanoise, nous avons

aussi observé 80 % des espèces précédemment répertoriées[15] lors d'un échantillonnage intensif effectué en Maurienne (moitié Sud du Parc National de la Vanoise) entre 1985 et 1987 (Lumaret & Stiernet, 1991). Malgré une pression d'échantillonnage assez réduite sur un plan spatial (faible nombre de sites inventoriés par zone d'étude) et temporelle (restreinte à la période d'activité maximale des bousiers), ces données indiquent que les inventaires réalisés durant cette thèse nous ont quand-même permis de capturer une part non négligeable de la diversité connue sur ces territoires.

Les différences de conditions bioclimatiques entre les trois zones étudiées se traduisent par des communautés très contrastées du point de vue de leur composition spécifique. Une Analyse Factorielle des Correspondences (AFC) montre en effet une discrimination claire des communautés de bousiers de la steppe (données 2018 uniquement), du Causse et des Alpes **(Figure 27)**[16]. Le Causse Méjean constitue une zone de transition entre la plaine et les alpages d'altitude, abritant à la fois des espèces thermophiles d'affinités méditerranéennes et des espèces montagnardes. On trouve ainsi cinq espèces partagées entre cette région et la steppe **(Figure 26)**. Trois d'entre elles, *Acrossus luridus*, *Onthophagus lemur* et *Caccobius schreberi*, sont caractéristiques des paysages très ouverts, chauds et secs (Lumaret, 1990). De plus, trois espèces ont été observées à la fois sur le Causse Méjean et dans le massif de la Vanoise, l'une d'elle (*Coprimorphus scrutator*) n'étant représentée que par un seul individu dans chacune des zones. Les deux autres espèces, *Onthophagus fracticornis* et *Trypocopris vernalis*, sont des espèces montagnardes qui peuvent atteindre des altitudes assez élevées (ex., plus de 2 500 m pour la première).

Enfin, quatre espèces sont communes aux trois zones d'étude : *Calamosternus granarius*, *Colobopterus erraticus*, *Onthophagus joannae* et *Otophorus haemorrhoidalis*. L'espèce *Onthophagus joannae* ne comptait que deux individus en steppe de Crau (rare en plaine littorale), et un seul dans les Alpes (limite altitudinale). Les trois autres espèces sont largement cosmopolites et se retrouvent dans une grande diversité d'habitats et de conditions

[15] Parmi les cinq espèces non-inventoriées par rapport aux échantillonnages historiques des années 1980 la plupart préfèrent des pâturages frais et/ou relativement humides (*Agrilinus ater*, *Agolius abdominalis*), ou sont abondantes à des périodes particulières de l'année, à la fonte des neiges au tout début du printemps (*Neagolius amblyodon*) ou à l'automne (*Planolinus fasciatus*) (Lumaret, 1990).
[16] Les espèces singletons ont été retirées de l'analyse.

bioclimatiques. Elles sont largement distribuées à travers la région Paléarctique, et ont également été introduites accidentellement sur les continents américain et africain.

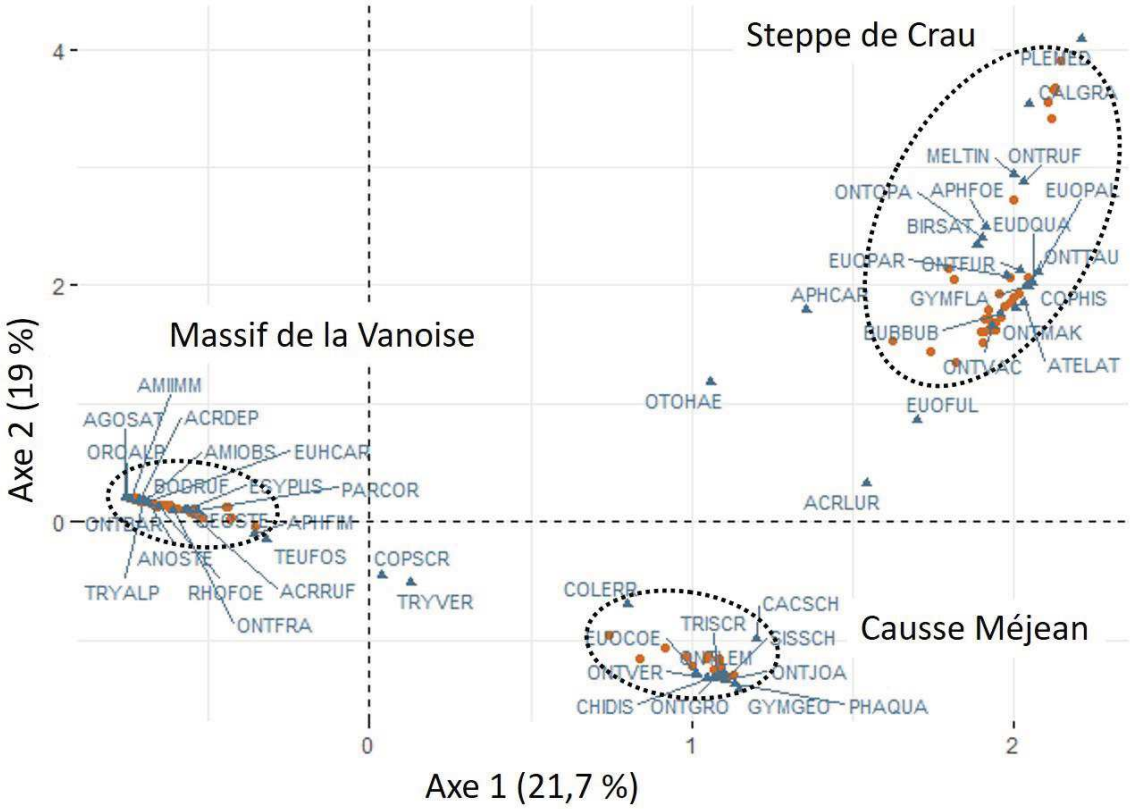


**Figure 27. Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) calculée sur l'abondance (brute) des coléoptères coprophages inventoriés dans les trois zones étudiées, la steppe de Crau, le Causse Méjean et le massif de la Vanoise**. Les points oranges représentent les pièges. Les triangles bleus représentent les espèces. Figurent les pourcentages de variation expliqués par les axes 1 et 2. Voir **Tableau 2** pour les abbréviations des espèces.

**Tableau 2. Résumé des espèces incluses dans l'Analyse Factorielle des Correspondences (Figure 27).**

| Abbréviation | Espèce | Sous-famille |
|---|---|---|
| ACRDEP | *Acrossus depressus* | Aphodiinae |
| ACRLUR | *Acrossus luridus* | Aphodiinae |
| ACRRUF | *Acrossus rufipes* | Aphodiinae |
| AGOSAT | *Agoliinus satyrus* | Aphodiinae |
| AMIIMM | *Amidorus immaturus* | Aphodiinae |
| AMIOBS | *Amidorus obscurus* | Aphodiinae |
| ANOSTE | *Anoplotrupes stercorosus* | Geotrupinae |
| APHCAR | *Aphodius cardinalis* | Aphodiinae |
| APHFIM | *Aphodius fimetarius* | Aphodiinae |
| APHFOE | *Aphodius foetidus* | Aphodiinae |
| ATELAT | *Ateuchetus laticollis* | Scarabaeinae |
| BIRSAT | *Biralus satellitius* | Aphodiinae |
| BODRUF | *Bodilopsis rufa* | Aphodiinae |
| BUBBUB | *Bubas bubalus* | Scarabaeinae |
| CACSCH | *Caccobius schreberi* | Scarabaeinae |
| CALGRA | *Calamosternus granarius* | Aphodiinae |
| CHIDIS | *Chilothorax distinctus* | Aphodiinae |
| COLERR | *Colobopterrus erraticus* | Aphodiinae |
| COPHIS | *Copris hispanus hispanus* | Scarabaeinae |
| COPSCR | *Coprimorphus scrutator* | Aphodiinae |
| EUDQUA | *Eudolus quadriguttatus* | Aphodiinae |
| ESYPUS | *Esymus pusillus* | Aphodiinae |
| EUHCAR | *Euheptaulacus carinatus* | Aphodiinae |
| EUOCOE | *Euorodalus coenosus* | Aphodiinae |
| EUOFUL | *Euoniticellus fulvus* | Scarabaeinae |
| EUOPAL | *Euoniticellus pallipes* | Scarabaeinae |
| EUOPAR | *Euorodalus paracoenosus* | Aphodiinae |
| GEOSTE | *Geotrupes stercorarius* | Geotrupinae |
| GYMFLA | *Gymnopleurus flagellatus flagellatus* | Scarabaeinae |
| GYMGEO | *Gymnopleurus geoffroyi* | Scarabaeinae |
| MELTIN | *Melinopterus tingens* | Aphodiinae |
| ONTBAR | *Onthophagus baraudi* | Scarabaeinae |
| ONTFRA | *Onthophagus fracticornis* | Scarabaeinae |
| ONTFUR | *Onthophagus furcatus* | Scarabaeinae |
| ONTGRO | *Onthophagus grossepunctatus* | Scarabaeinae |
| ONTJOA | *Onthophagus joannae* | Scarabaeinae |
| ONTLEM | *Onthophagus lemur* | Scarabaeinae |
| ONTMAK | *Onthophagus maki* | Scarabaeinae |
| ONTOPA | *Onthophagus opacicollis* | Scarabaeinae |
| ONTRUF | *Onthophagus ruficapillus* | Scarabaeinae |
| ONTTAU | *Onthophagus taurus* | Scarabaeinae |
| ONTVAC | *Onthophagus vacca* | Scarabaeinae |
| ONTVER | *Onthophagus verticicornis* | Scarabaeinae |
| OROALP | *Oromus alpinus* | Aphodiinae |
| OTOHAE | *Otophorus haemorrhoidalis* | Aphodiinae |
| PARCOR | *Paramoecius corvinus* | Aphodiinae |
| PHAQUA | *Phalacronothus quadrimaculatus* | Aphodiinae |
| PLEMED | *Pleurophorus mediterranicus* | Aphodiinae |
| RHOFOE | *Rhodaphodius foetens* | Aphodiinae |
| SISSCH | *Sisyphus schaefferi* | Scarabaeinae |
| TEUFOS | *Teuchestes fossor* | Aphodiinae |
| TRISCR | *Trichonotulus scrofa* | Aphodiinae |
| TRYALP | *Trypocopris alpinus* | Geotrupinae |
| TRYVER | *Trypocopris vernalis* | Geotrupinae |

## **Partie 2 :** Quels effets de l'hétérogénéité intra-parcellaire de la pression de pâturage sur la structure et la composition des communautés de coléoptères coprophages ?

*Nous résumons ci-après les points clés du premier article scientifique de ce manuscrit, intitulé* « Response of dung beetle assemblages to grazing intensity in two distinct bioclimatic contexts ». *Cet article a été accepté par la revue Agriculture, Ecosystems & Environment et publié* **(ANNEXE 2)**. *L'article nous a été renvoyé avec des corrections majeures à effectuer.*

Dans cette première partie, nous analysons les effets de l'hétérogénéité intra-parcellaire de la pression de pâturage sur la structure et la composition des communautés de coléoptères coprophages. Cette analyse se base sur les échantillonnages printaniers et estivaux des coléoptères coprophages réalisés dans la steppe de Crau et le massif de la Vanoise, le long des transects de pression de pâturage. Nous examinons dans un premier temps la variation de la composition des communautés, puis la réponse de la richesse spécifique, de l'équitabilité et de l'abondance des insectes à la pression de pâturage. Puis, nous cherchons à affiner notre compréhension des mécanismes en étudiant les changements d'abondance des bousiers selon leur comportement reproducteur, classés en deux groupes fonctionnels : fouisseurs du sol (paracoprides et télécoprides) ou résidents (endocoprides) des excréments **(cf. Introduction)**. Enfin, nous recherchons la présence d'espèces indicatrices, associées à des niveaux de pression de pâturage particuliers. Pour la gestion des espaces naturels, la caractérisation et la définition d'indicateurs du fonctionnement d'un milieu donné constitue une problématique importante afin d'orienter les modes de gestion vers des pratiques adaptées aux objectifs de conservation. En comparant la relation entre les assemblages de bousiers et l'intensité du pâturage entre des contextes bioclimatiques disctincts, nous voulons déterminer si les effets du pâturage dépendent des conditions locales et de l'identité des espèces qui composent les communautés, ou si ceux-ci sont similaires d'un contexte à l'autre.

## Principaux résultats

Nos résultats montrent que l'hétérogénéité de la pression de pâturage à l'échelle d'un parcours ou d'un alpage influence à la fois la structure et la composition des communautés de bousiers. Si la comparaison des patrons observés entre la steppe et les Alpes montre certaines différences, et notamment une empreinte des conditions locales inhérentes aux pâturages échantillonnés, on note de fortes similitudes dans la réponse des assemblages de coprophages à la pression de pâturage entre les deux zones d'étude.

On observe premièrement, dans chaque parcours et alpage, une variation significative de la composition des communautés le long des transects de pression de pâturage. Les assemblages des habitats faiblement et fortement pâturés sont particulièrement discriminés par nos analyses. Ces changements sont principalement dus à une variation importante de l'abondance relative des différentes espèces le long du transect de pression de pâturage, et non à une réponse marquée de la richesse spécifique. Par ailleurs, les contrastes faunistiques observés semblent plus importants dans les Alpes que dans la steppe. Sur le terrain, force était de constater une hétérogénéité plus importante des conditions d'habitat dans les alpages d'altitude. Par exemple, les zones identifiées comme faiblement pâturées étaient davantage parcourues par les troupeaux dans la steppe que dans les Alpes. Par conséquent, on observe que les communautés des zones faiblement et modérément pâturées de la steppe sont plus proches du point de vue le leur composition.

Les changements faunistiques observés semblent être la conséquence d'une réponse forte des bousiers selon leur comportement reproducteur. Dans la steppe de Crau et le massif de la Vanoise, une augmentation de l'intensité de pâturage est préjudiciable aux bousiers fouisseurs. Nous faisons l'hypothèse que ces espèces seraient particulièrement sensibles à une perturbation importante du substrat (piétinement intense). De plus, en modifiant l'humidité et la température du sol, la suppression du couvert végétal herbacé dans les habitats surpâturés pourrait avoir un impact négatif pour le développement des larves ayant un mode de vie souterrain. À l'inverse, l'augmentation de la pression de pâturage semble favorable aux bousiers résidents des excréments. Moins dépendants des paramètres édaphiques, ces espèces seraient davantage liées à la quantité d'excréments disponibles localement, n'ayant pas la capacité de sécuriser leur ressource. Le maintien de leurs

populations dépendrait donc principalement de la présence d'excréments en quantité et de la préservation de cette ressource pendant le développement larvaire.

Dans les zones les moins pâturées, la faible quantité d'excréments disponibles peut constituer une contrainte importante. La compétition pour la ressource doit être relativement élevée, les espèces ayant la capacité de mobiliser rapidement le peu d'excréments présents devant être avantagées. Nos résultats révèlent que, dans les deux régions d'étude, les peuplements de ces zones étaient dominés par un très faible nombre d'espèces, induisant une baisse de l'équitabilité des assemblages. En particulier, deux espèces fouisseuses du genre *Onthophagus*, *Onthophagus vacca* dans la steppe et *O. fracticornis* dans les Alpes, rassemblaient une grande partie des effectifs dans les habitats faiblement pâturés. Ces espèces seraient particulièrement efficaces dans leur mode de prospection alimentaire, étant ainsi en mesure de préempter rapidement le peu de ressources disponibles dans les zones les moins pâturées des parcours et alpages. Dans les zones où la pression de pâturage est modérée, nos résultats montrent que les bousiers fouisseurs et résidents sont présents en abondance. Une pression de pâturage intermédiaire induirait une certaine hétérogénéité des conditions d'habitat, favorisant la coexistence d'espèces aux stratégies écologiques variées.

Enfin, nous dressons une liste d'espèces indicatrices de différents niveaux de pression de pâturage. Parmi les espèces décelées, nos résultats révèlent une tendance similaire entre les deux zones d'étude : les plus grandes espèces fouisseuses de la liste (*Copris hispanus hispanus* en steppe de Crau et *Geotrupes stercorarius* dans les Alpes) sont associées à une intensité de pâturage faible, tandis que les espèces indicatrices d'une intensité de pâturage élevée sont pour la plupart de petite taille. D'autre part, deux espèces, *Aphodius foetidus* et *Calamosternus granarius*, apparaissant comme indicatrices des habitats surpâturés, ont été auparavant identifiées par d'autres auteurs comme caractéristiques des zones de repos du bétail. Ceci laisse entrevoir la possibilité d'extrapoler leur utilisation potentielle en tant qu'indicateurs des effets de la pression de pâturage à d'autres contextes environnementaux.

# Response of dung beetle assemblages to grazing intensity in two distinct bioclimatic contexts

William Perrin [a], Marco Moretti [b], Alan Vergnes [a], Daniel Borcard [c], Pierre Jay-Robert [a]

[a] Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (UMR 5175 CEFE), Université Paul Valéry Montpellier 3, Université de Montpellier, École Pratique des Hautes Études (EPHE), Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Montpellier, France

[b] Biodiversity and Conservation Biology, Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf, Switzerland

[c] Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal (Québec), H3C 3J7, Canada

William Perrin: william.perrin@univ-montp3.fr **(corresponding author)**

Marco Moretti: marco.moretti@wsl.ch

Alan Vergnes: alan.vergnes@univ-montp3.fr

Daniel Borcard: daniel.borcard@umontreal.ca

Pierre Jay-Robert: pierre.jay-robert@univ-montp3.fr

## Abstract

Given the impact of livestock on ecosystems worldwide, it is necessary to understand the effects of grazing practices on biodiversity in order to improve the sustainability of pasture management practices. In a pasture, spatio-temporal variability in livestock activity results in a heterogeneous distribution of defoliation, trampling and excreta. To date, fine-scale analyses of grazing intensity have been rare, and the geographical extent of the studies often limited. In this study, we addressed this gap by analysing the influence of contrasting intra-pasture grazing intensity on the structure and composition of dung beetle assemblages. To do this, we studied a three-level grazing intensity gradient in two distinct bioclimatic contexts, a Mediterranean steppe and the Alps, which also allowed us to determine if dung beetle responses to grazing intensity are related to bioclimatic conditions. The observed dung beetle

responses showed an imprint of the bioclimatic context and the local pasture conditions, and species composition and relative abundance showed strong variations along the grazing intensity gradient in both study areas. Species assemblages from the most and least grazed parts of pastures differed strongly. By altering habitat conditions, changing dung availability and modifying competitive interactions, fine-scale heterogeneity in grazing intensity led to substantial variations in the abundance of dung beetle nesting guilds. In both study areas an increase in grazing intensity was detrimental to the largest species and the soil-digging species (which bury dung in underground nests), whereas dung-dwelling species (which reproduce inside dung pads) were favoured. We discuss the combined use of nesting guilds and body mass as potential features to generalize the application of dung beetles as indicators of grazing practices.

Keywords: Pastoralism; IndVal; Nesting guilds; Scarabaeoidea; Alps; Mediterranean

## 1. Introduction

Livestock grazing has been shown to be one of the main anthropogenic factors that have structured biodiversity for centuries in many regions worldwide (Alkemade et al., 2013). In European grasslands today, large wild ungulates have been largely replaced by domestic mammals (Bradshaw et al., 2003), which are now the most important grazers and one of the largest land-use sectors in rural economies. In the European Union, pastureland covers one-third of the area used for agriculture (European Commission, 2015). The extensive management of livestock supports rich biodiversity (Redecker et al., 2002) and is consequently promoted by European policy (Kerven and Behnke, 2011). However, the socioeconomic context drives polarization in livestock activities, with large areas left abandoned while practices are intensified in concentrated locations (Mazoyer and Roudart, 1997; Steinfeld et al., 2010). These trends in grazing intensity and livestock management are likely to cause profound changes in ecosystems (Squires et al., 2018; Stoate et al., 2009) and may have negative effects on biodiversity. The abandonment of the traditional practice of extensive grazing on rangelands reduces landscape heterogeneity, which leads to a decline in species diversity, specifically for specialist species of open habitats (García-Tejero et al., 2013; Hodgson et al., 2005; Sirami et al., 2010; Wenzel et al., 2006). Additionally, increasing livestock

stocking rates may reduce species diversity (e.g. in insects, Kruess and Tscharntke, 2002; and plants, Pizzio et al., 2016), create unfavourable conditions for grassland breeding species (e.g. in birds, Paine et al., 1996) and disrupt ecosystem functioning, for example, by altering soil properties (Zhou et al., 2017).

In terrestrial ecosystems, arthropods are among the most diverse and numerous organisms, with an importance in ecosystem function inversely proportional to their small size (Wilson, 1987). A review by van Klink et al. (2015) showed that livestock effects on arthropod diversity are modulated by grazing intensity. For example, the most diverse arthropod assemblages seem to be found in heterogeneous pastures created by intermediate grazing intensity. Most of the reported results concerned predators (e.g. spiders and ground beetles) and phytophagous insects (e.g. butterflies and grasshoppers) directly affected by grazing mammals through the modification of the physical habitat (vegetation structure and cover) and plant food resources (diversity and abundance of consumed plant species) (van Klink et al., 2015). In addition to changing the structure and composition of vegetation, herbivorous mammals provide faeces (dung pads) used by many organisms for food or reproduction (Hanski and Cambefort, 1991). Of these organisms, dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae) are an important group involved in the key ecosystem processes of dung removal and burial (Milotić et al., 2019; Slade et al., 2007) as well as secondary seed dispersal (Griffiths et al., 2016). Without such recycling, pastures become covered by patches of grass with lower digestibility and nutritive value, rapidly becoming unsuitable for grazing (Gittings et al., 1994). To exploit ephemeral and patchily dispersed dung pads, dung beetle assemblages display a diversity of feeding and breeding strategies, reducing competition between co-occurring species (Hanski and Cambefort, 1991). In this way, dung beetles can be classified into two types of nesting guilds, based on the main strategy used by a species to exploit dung resources (Jay-Robert et al., 2008a): dung-dwellers, which develop entirely inside the dung, or soil-diggers, which relocate dung fragments in the soil for feeding and breeding. These guilds are a useful way to understand the processes by which dung beetles respond to land-use management gradients (Campos and Hernández, 2015; Jankielsohn et al., 2001; Numa et al., 2012; Tonelli et al., 2019).

Compared to herbivorous and predator arthropods, few studies have addressed the effects of grazing intensity on dung beetle assemblages in temperate regions (van Klink et al., 2015),

although dung beetles are known to be good indicators of changes in environmental conditions and of various anthropogenic pressures (Audino et al., 2014; Bicknell et al., 2014; McGeoch et al., 2002; Spector, 2006). In Western Europe, these insects are closely linked to domestic ungulates in open landscapes (Buse et al., 2015; Jay-Robert et al., 2008b; Lobo et al., 2006; Macagno and Palestrini, 2009). The preference of some species for shrubby and woody habitats can allow them to be used as indicators of changes in landscape structure due to grazing abandonment (Tonelli et al., 2019; Verdú et al., 2011). The studies conducted by Tonelli et al. (2019, 2018) in Italian pastures highlighted the negative effects of grazing abandonment on dung beetles, reducing alpha diversity, evenness and dung beetle biomass, as a result of insufficient dung inputs to sustain diverse assemblages. Equally, an increase in intensive farming has also been shown to be detrimental to dung beetle diversity, mainly due to habitat deterioration (soil trampling) from high grazing intensity (Hutton and Giller, 2003; Negro et al., 2011). These studies used a research approach that compared distinct pastures with different stocking rates or grazing management methods. However, distinct pastures may differ by more properties than stocking rate (e.g. the possible presence of wild ungulates in abandoned pastures, differences in vegetation structure, use of anthelmintic drugs), which makes the effects of grazing mammals per se difficult to assess. Within a pasture, spatio-temporal variability in livestock activity (e.g. foraging, resting areas), which depends on the type of livestock management employed, results in a spatially irregular distribution of defoliation, trampling and nutrient input (from dung and urine production). One might expect that the heterogeneous availability of dung and varying perturbation intensity within a pasture may affect the structure and composition of dung beetle assemblages. But while this intra-pasture variation in grazing intensity may be a more appropriate scale of analysis, it is rarely considered (however, see Chillo et al., 2017; Jerrentrup et al., 2014). Likewise, the potential use of dung beetles as indicators of local grazing practices at this fine scale of analysis has not been assessed.

In this study, we investigated for the first time the effects of contrasting intra-pasture grazing intensity on dung beetle assemblages, addressing the following questions: (i) How does grazing intensity affect the composition and structure (richness, evenness) of dung beetle assemblages at this scale? (ii) How does grazing intensity affect the abundance of the two

nesting guilds, i.e. dung-dwelling and soil-digging species? (iii) Can we define indicator species for the impact of local grazing practices?

To explore these questions, we used a three-level grazing intensity gradient within extensively managed pastures with grazing practices that were as similar as possible. To our knowledge, very few previous studies have compared the effects of grazing on arthropod communities in distinct bioclimatic regions (Báldi et al., 2013; Batáry et al., 2010, 2007; Kőrösi et al., 2012; and one on dung beetles in a tropical context, Barragán et al., 2014) so we also compared two very distinct bioclimatic areas in France: a Mediterranean semi-arid lowland steppe, and mountain pastures (2000 m a.s.l.) in the Western Alps. These two areas support different dung beetle communities: one typical of Mediterranean dry steppe grasslands (Tatin et al., 2014) and one adapted to the high-altitude climate of the Alps (Lumaret and Stiernet, 1991). By comparing the dung beetle assemblage/grazing intensity relationship between the two areas, we wanted to determine if the effects of grazing depend on local conditions and species identity or if they are similar across ecological contexts. We also expected that investigating contrasting contexts would improve the ability of using dung beetles as indicators for grazing intensity.

## 2. Material & methods

### *2.1. Study areas and sampling design*

The study was carried out in pastures in two protected areas in France that differ markedly in terms of bioclimatic conditions: the Coussouls de Crau National Nature Reserve and the Vanoise National Park **(Appendix A; Figure A.1)**. The Coussouls de Crau Reserve (hereafter, "the steppe") is a vast area of dry grasslands (11,000 ha) located near the Mediterranean Sea (43°33'N, 4°51'E) at an altitude of less than 50 m a.s.l. (Tatin et al., 2013). The climate is typically Mediterranean, with a dry season in summer, two periods of rainfall in spring and autumn, and winds above 50 km•h$^{-1}$ more than 110 days a year (Devaux et al., 1983). In this plain, evidence of sheep grazing goes back to antiquity (Badan et al., 1995). Today, some 40,000 sheep still graze this semi-arid rangeland from the end of winter to early summer (Tatin et al., 2013). The grazing activity is organized in a patchwork of 70 contiguous pastures (grazing areas) through which a shepherd conducts his/her flock. During the night, the sheep are kept in a barn or in an outdoor fenced enclosure, depending on the flock size. The Vanoise National

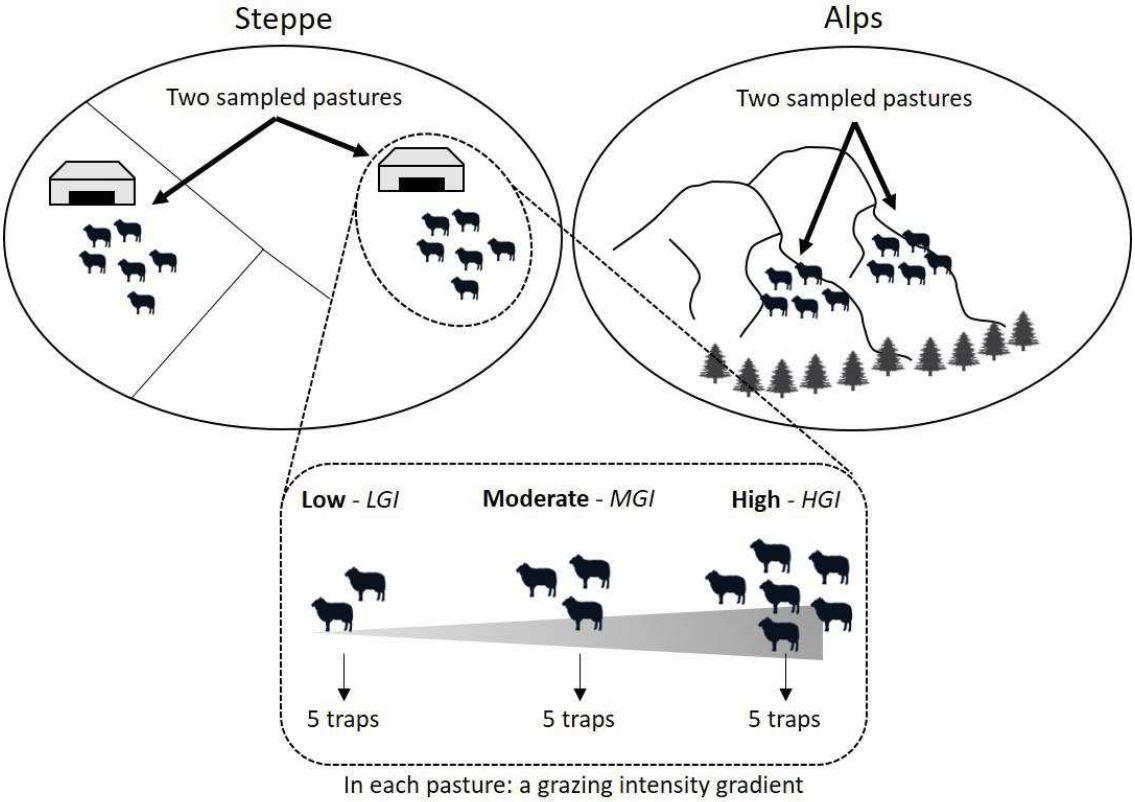


**Figure 1.** Schematic representation of the sampling design and the grazing intensity gradient. There were two study areas representing two distinct bioclimatic contexts (Mediterranean steppe and Alps), with two sampled pastures in each. Within each pasture, we defined three distinct zones representing three levels of grazing intensity, ranging from low (LGI) to moderate (MGI) to high (HGI) (although we show the grazing intensity gradient for just one pasture, the same sampling design was carried out in each of the four pastures). Within each level of grazing intensity, we selected a sampling plot where dung beetles were collected with five pitfall traps.

Park (hereafter, "the Alps") is located in the western Alps (45°14'N, 6°43'E) and has a typical alpine climate, with snowy winters and mild summers. The topography of the Alps has favoured high-altitude pastoralism (above 2000 m in elevation). Every year 61,000 sheep graze the alpine pastures of the National Park, following a transhumant cycle: herds are brought up to the alpine pastures in early summer and moved down to the valleys and plains in autumn. Shepherds conduct their flocks across the pasture during the day, and the sheep are kept in outdoor fenced enclosures at night. In both areas, grazing follows traditional management practices that have been used for centuries: the livestock primarily graze on the native vegetation of natural grasslands, except during the cold season when the animals stay in barns.

In each study area we selected two distinct pastures **(Figure 1)** with a comparable long-term grazing regime **(Appendix B)**. The small number of pasture replicates is due to the scarcity of sites where we were sure that no antiparasitic treatment had been administered to the sheep for at least three months prior to sampling (Beynon et al., 2012; Sands and Wall, 2018; Verdú et al., 2018). The two pastures were located 6.2 km apart in the steppe, and 3.2 km apart in the Alps; within a study area, both pastures had similar environmental conditions **(Appendix B)**. One distinct sheep flock grazed each pasture during a four-month period on average (March–June in the steppe and July–October in the Alps).

Based on detailed knowledge of local grazing practices provided by herders and shepherds, in each pasture, we selected three zones characterized by different grazing intensity (GI), which we defined as Low (LGI), Moderate (MGI) and High (HGI) **(Figure 1)**. In all the studied pastures, certain zones were little exploited by shepherds. In the Alps, LGI zones corresponded to areas that are usually difficult to access or had limited visibility, principally due to steep terrain. In the steppe, there are no physical boundaries between contiguous pastures, so the LGI zones were located at pasture edges, where shepherds only occasionally take their flock to avoid the risk of grazing on neighbouring grazing areas. In these LGI zones, we assumed that the availability of sheep droppings was low. The MGI zones were located in main diurnal grazing zones, where shepherds regularly herd their flock each day to graze. There, dropping distribution was temporally regular but spatially heterogeneous, depending on the preferential foraging areas, which vary throughout the grazing season (depending on forage availability). The HGI zones were located within or near the overnight site of the flock. These zones are characterized by intensive and repeated trampling and a high load of droppings. As each pasture contained only one overnight site (i.e. one HGI zone available to sample), it was not possible to replicate the different grazing conditions within a pasture. The mean distances between the different GI zones are shown in **Appendix C (Table C.1, C.2)**.

In all the pastures, both in the steppe and the Alps, the vegetation was herbaceous and homogeneous across the different GI zones; isolated shrubs were found only in the least grazed zones of pastures. To validate our a priori characterization of the different GI zones, we measured the maximum height of herbaceous vegetation and the amount of sheep droppings in the representative plots where dung beetles were sampled (the protocol is detailed in **Appendix D**). We assumed that these descriptors (height of herbaceous vegetation

and quantity of droppings) were good surrogates of grazing intensity levels between the different GI zones (Noy-Meir et al., 1989; Rotem, 2016; Xu et al., 2014). Moreover, they were relevant to the purpose of our study: (i) dropping availability is a key factor determining the coexistence of dung beetle species at a fine spatial scale (Finn and Giller, 2000; Horgan, 2005) and (ii) herbaceous height depends on the intensity of herbivory and on the severity of disturbance induced by sheep herds. The results showed that the maximum height of herbaceous vegetation significantly decreases while the amount of sheep droppings significantly increases in line with higher grazing intensity **(Appendix D; Figure D.1, D.2; Table D.1)**.

### *2.2. Dung beetle sampling*

Within each LGI, MGI and HGI zone in each pasture we selected one sampling plot where dung beetles were collected using five pitfall traps (type CSR, described by Veiga et al., 1989) **(Figure 1)**. In both study areas, HGI zones had a small surface area (less than 5000 $m^2$). Therefore, in order to sample as homogeneous a habitat as possible in terms of grazing pressure, we placed the CSR traps 10 m apart in accordance with the standard design used in temperate contexts (Frank et al., 2017; Jay-Robert et al., 2008a, 2008b; Lobo et al., 2006; Lobo et al., 1998). The pitfall traps consisted of plastic basins (Ø 20 cm, depth 15 cm) buried to the rim in the soil, filled with water and a few drops of neutral soap, and covered with a grid, on top of which we placed 300 g of fresh sheep droppings. The traps were left open for 72 hours on sunny days during the time when dung beetle species richness and abundance is highest in the French Mediterranean (Jay-Robert et al., 2008a) and the Alps (Jay-Robert et al., 2008b): the sampling was conducted from 23 to 26 April 2018 in the steppe and from 28 July to 4 August 2017 in the Alps. Overall, 60 pitfall traps were set up (5 per level of grazing intensity × 3 GI levels per pasture × 2 pastures × 2 areas). The 15 traps used in each pasture were assumed to allow a close to exhaustive representation of the composition of local species pools (Lobo et al., 1998). All captured individuals were identified to species level using the taxonomic key provided by Paulian and Baraud (1982) and the nomenclature provided by Löbl and Löbl (2016).

### *2.3. Sampling completeness*

Since the number of species captured in a given trap is expected to be sensitive to the number of individuals sampled (Chao et al., 2005), we calculated two estimators of asymptotic species

richness based on species-incidence data, in order to test the completeness of our assemblage samples. We calculated Chao2 (Chao, 1987), which is considered a robust estimator of minimum richness, and ICE based on estimated sampling coverage, i.e. the proportion of assemblage richness represented by the species in a set of replicated incidence samples (Lee and Chao, 1994). We used improved versions (iChao2 and ICE-1) of these indices as these increase accuracy when the heterogeneity of species abundance is relatively high (this was the case with our dataset) (Chiu et al., 2014; Lee and Chao, 1994). We used the SpadeR software (Chao et al., 2015) to compute these two species richness estimators.

### *2.4. Patterns in species assemblage composition*

We analysed the assemblage-level responses using a Multivariate ANOVA based on a Redundancy Analysis (RDA) (Legendre and Legendre, 2012) calculated on species abundance matrices from the steppe and the Alps separately, using pitfall traps as sampling units. Redundancy Analysis is a constrained ordination method related to principal component analysis (Legendre and Anderson, 1999; Legendre and Legendre, 2012). An RDA-based MANOVA allows testing the influence of selected factors and their interaction on multivariate response matrices (in this case, species assemblages) and representing the results in triplots as in a standard RDA. The difference in community composition between the steppe and the Alps was very large, requiring no statistical tests (only 4 common species out of 52; **Appendix F**). So in order to avoid a uselessly complicated ANOVA design that would have included problematic permutation testing procedures (Anderson and Braak, 2003), we ran the test separately for each study area. In this test, we analysed the influence of two predictors on the structure of dung beetle assemblages: (i) "*pasture identity*" (two levels), and (ii) "*grazing intensity*" (three levels: LGI, MGI or HGI). We recoded these two factors as orthogonal Helmert contrasts, enabling us to test the predictors and their interaction (Borcard et al., 2018) and reflecting our crossed sampling design within each study area (levels of grazing intensity crossed with the two pastures in each study area; **Figure 1**). Before applying the RDA-based MANOVA, we Hellinger-transformed the abundance of species to reduce the effect of extreme values and minimize the effect of double absences in the species matrices (Legendre and Gallagher, 2001). We tested the assumption of homogeneity of group dispersions (variance–covariance matrices) for the two factors with Anderson's (2006) permutation test. The significance of "*pasture identity*" and "*grazing intensity*", as well as their interaction, was

assessed with pseudo-*F* permutation tests. In our case, in the presence of only two replicates for the "*pasture identity*" factor, the application of a crossed design and the consequent definition of an interaction term was a technical choice that allowed us to verify, through the interaction test, whether the effect of grazing intensity was the same in the two pastures. Since the interaction was significant, the effect of grazing intensity had to be assessed separately in each pasture. Consequently, separate one-way RDA-based MANOVAs were performed on each pasture, with "*grazing intensity*" as an explanatory factor, and R-squared values were calculated to show the percentage of variance explained. We used the R package "vegan" (Oksanen et al., 2018) (R Core Team, 2019) to test multivariate homogeneity of variance (using the *betadisper* function) and fit the RDA-based MANOVAs (using the *rda* and *anova* functions).

### *2.5. Number of individuals, rarefied species richness, Pielou's evenness and nesting guilds*

For each pitfall trap, we measured (i) the number of captured individuals, (ii) the rarefied species richness based on the minimum number of dung beetles sampled in a trap (i.e. 15 in the steppe and 94 in the Alps), allowing us to minimize density effects (Gotelli and Colwell, 2010), and (iii) Pielou's evenness (1966). For the calculation of rarefied species richness, we removed one trap that captured only five individuals to avoid standardizing species richness from an insufficient number of individuals. However, we retained this trap to estimate variation in the other response variables studied, since removing or keeping it had no effect on models parameters. We also recorded the number of individuals belonging to the two nesting guilds, dung-dwellers and soil-diggers. Dung-dwellers develop entirely inside the dung, which they use as both a food and nesting resource (Hanski and Cambefort, 1991). Several dung-dwelling species may also lay eggs at the dung–soil interface, enabling larvae to move into the top layer of soil depending on the environmental conditions (Gittings and Giller, 1997; Landin, 1961; Lumaret and Kirk, 1991). Soil-diggers relocate dung fragments and pack them into the soil for feeding and breeding purposes. Underground nests can either be located directly beneath a dung pad or at some distance from it, as the dung can be extracted and the dung balls rolled to another location (Hanski and Cambefort, 1991). The larvae develop in a dung brood ball, or brood mass, which is packed in a chamber or at the end of a tunnel, depending on the species. In European dung beetles, small and medium-sized soil-diggers

usually nest at a depth between 3 and 15 cm, while the largest species can dig nests deeper than 30 cm (Klemperer, 1979; Lumaret, 1983).

We assessed the effect of grazing intensity on the five response variables (number of captured individuals, rarefied species richness, Pielou's evenness, number of dung-dwellers and number of soil-diggers) using regressions, with pitfall traps as sampling units. Our sampling design featured two nested levels: two studied areas (steppe and Alps), each of which had two pastures **(Figure 1)**. As mentioned above, the three levels of grazing intensity (LGI, MGI and HGI) were crossed with the pasture identity. Because our aim was to compare the response of dung beetle communities to grazing between the two study areas and the difference in the community composition between these areas was evident, the models were fitted separately in each study area (as was done for the RDA-based MANOVAs). We thus removed the highest level of the hierarchical structure (i.e. the study area). In each model, we tested the effects of "*grazing intensity*" (fixed factor with three levels: LGI, MGI, HGI) on the five response variables described above. One can consider the "*pasture identity*" as a random factor, as the pastures we sampled were chosen from a large number of pastures in each study area. However, the insufficient number of independent pastures in each study area (n = 2) prevented us from applying mixed models with this factor as a random effect, as mixed model estimation requires a reasonable number of random-effects levels. Gelman and Hill (2007) argue that when the number of groups is small (less than five), there is not enough information to accurately estimate group-level variation. As a result, multilevel models in this context typically gain little relative to standard models. Thus, we used standard linear and generalized linear models, considering the "*pasture identity*" as a fixed effect. In the Results section, we focus on the effects of the "*grazing intensity factor*" – the results for the "*pasture identity*" factor are presented in **Appendix E**. Generalized linear models allow the use of non-Gaussian error distribution, which was especially useful for count data in our case (i.e. number of individuals, dung-dwellers and soil-diggers). We systematically corrected for Poisson overdispersion using a negative binomial family (Gardner et al., 1995). We used the R packages "stats" (using the *lm* and *glm* functions) and "MASS" (Venables and Ripley, 2002) (using the *glm.nb* function) to fit the models.

### *2.6. Indicator species analysis*

To identify indicator species for grazing intensity, we calculated the IndVal index (Dufrêne and Legendre, 1997). The IndVal combines the degree of specificity (highest when the species is present in a given habitat type but not elsewhere) and fidelity (highest when the species is present in all sites of a given habitat type). The closer the IndVal value is to 1, the higher the specificity and/or fidelity of a species to a given level or pair of levels of grazing intensity. We calculated this index on non-transformed species abundance matrices, using pitfall traps as sampling units, to individual levels of grazing intensity and their combinations (i.e. LGI/MGI and MGI/HGI) based on the approach by De Cáceres and Legendre (2009). We ran the analysis separately for each studied area (steppe and Alps), and assessed the statistical significance of the IndVal values by means of a permutation test with a 5% rejection threshold (Dufrêne and Legendre, 1997). We associated each selected indicator species with its species-specific nesting guild and mean body mass. The latter was measured by randomly selecting between 4 and 10 individuals per species (depending on the number available) and weighing them after drying them at 70 °C for 24 h. We used this information to improve the ecological interpretation of the results and make it more accessible for non-specialists of dung beetles. We used the R package "indicspecies" (using the *multipatt* function) to find indicator species for different grazing intensity levels (De Cáceres and Legendre, 2009).

## 3. Results

### *3.1. Dung beetle inventories*

We collected a total of 11,733 dung beetles belonging to 52 species (see **Table 1** and **Appendix F** for the complete list of the sampled species). While species richness was higher in the steppe, the number of individual beetles captured was seven times higher in the Alps **(Table 1)**. The species composition in the two study areas was very different, with only four species in common (*Aphodius cardinalis, Calamosternus granarius, Colobopterus erraticus* and *Otophorus haemorrhoidalis*; **Appendix F**). The five most abundant species were *C. granarius*, *C. erraticus*, *Euorodalus paracoenosus*, *Onthophagus ruficapillus* and *O. vacca* in the steppe; and *Amidorus obscurus*, *Euheptaulacus carinatus*, *Oromus alpinus*, *Onthophagus fracticornis* and *Parammoecius corvinus* in the Alps **(Appendix F)**. In the Alps, we collected four large

species of the Geotrupinae subfamily (*Geotrupes stercorarius, Anoplotrupes stercorosus, Trypocopris vernalis* and *T. alpinus*), which are absent in the steppe ecosystem. The iChao 2 and ICE-1 species richness values show that our sampling was relatively exhaustive, representing 75–98% of the estimated species richness in the study area considered **(Table 1)**.

**Table 1.** Summarized statistics for dung beetles sampled in the steppe and the Alps. Mean values represent the mean number of individuals or species sampled per pitfall trap. *Percentage of species richness (in parentheses) inventoried according to estimates based on the iChao2 and ICE-1 indices.

| Study area | Nb. indiv. | Mean indiv. ± SD | Nb. sp. | Mean sp. ± SD | iChao2 (%) * | ICE-1 (%) * |
|---|---|---|---|---|---|---|
| **Steppe** | 1,465 | 48.8 ± 22.2 | 30 | 8 ± 3.0 | 40.2 (75) | 35.8 (84) |
| **Alps** | 10,268 | 342.3 ± 232.3 | 26 | 11.1 ± 2.3 | 26.4 (98) | 28.2 (92) |

### *3.2. Patterns in species assemblage composition*

For all the subsequent analyses, we removed 9 singleton species, retaining 43 species. In both study areas, the RDA-based MANOVAs showed a significant effect on dung beetle species assemblages of "*pasture identity*" (steppe, $F_{1, 28} = 7.67$, $p = 0.001$; Alps, $F_{1, 28} = 60.75$, $p = 0.001$) and of "*grazing intensity*" (steppe, $F_{2, 27} = 22.10$, $p = 0.001$; Alps, $F_{2, 27} = 42.85$, $p = 0.001$). The interaction between these two factors was also significant in the steppe ($F_{2, 27} = 4.46$, $p = 0.001$) and the Alps ($F_{2, 27} = 29.93$, $p = 0.001$), meaning that the effect of grazing intensity on species assemblages differed significantly according to the pasture considered. Thus, we ran RDAs constrained by the grazing intensity factor and plotted the results (triplots) separately for each pasture in each study area. In the steppe, grazing intensity explained 74.8% and 58.7% of the total variation in species assemblages respectively in pastures A and B **(Figure 2)**. Most of the variation was explained by the first axis of each RDA, which gathered 78–93% of the variation explained by the constraining factor. In both steppe pastures, the first axis of the triplots clearly differentiated the two endpoints of the grazing intensity gradient, showing the HGI plots on the left, and the MGI and LGI plots on the right of the ordination planes. In steppe pasture A, species assemblages of the HGI plot were more distinct from the other plots than in pasture B. Moreover, the MGI and LGI plots were not particularly contrasted along the second axis, which explained a low percentage of variation (5%). In pasture B, the second axis

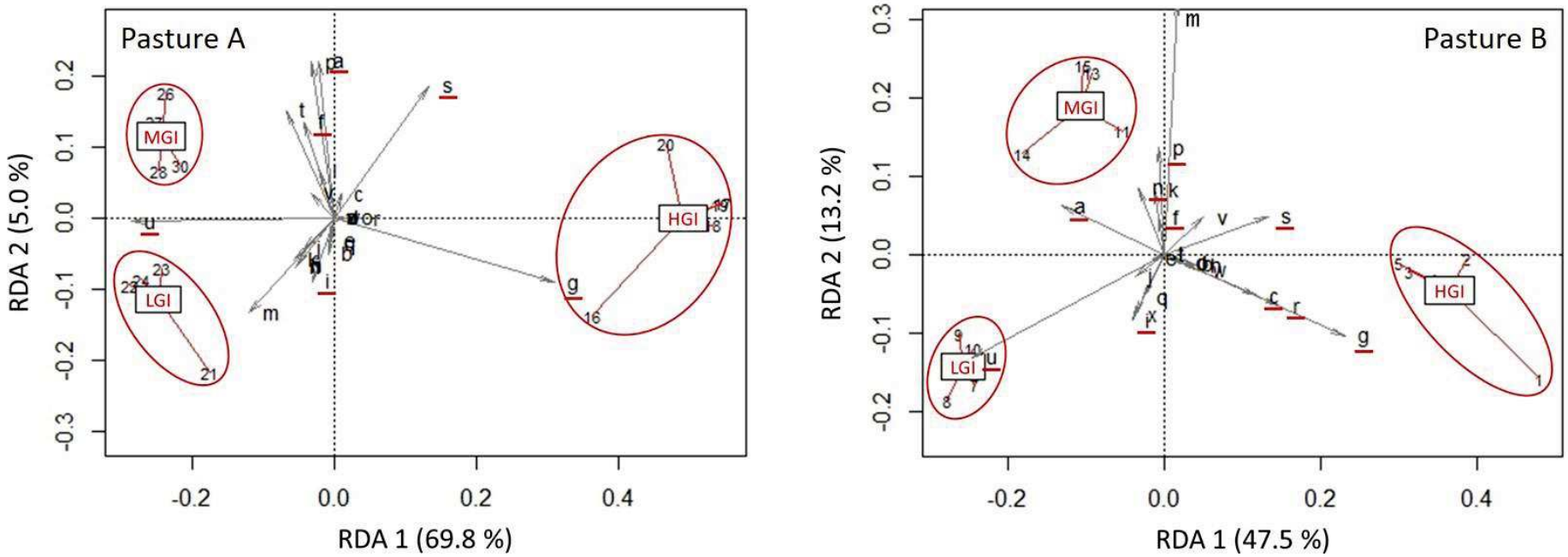


**Figure 2.** Triplots of RDA-based MANOVAs for the two pastures (A and B) sampled in the steppe area. Numbers represent the traps, whose "wa" scores are related to the centroids of the grazing intensity factor (three levels: Low = LGI, Moderate = MGI and High = HGI) by means of straight red lines, in scaling 1. Grey arrows and letters represent the species. The percentage of variation explained by the RDAs is shown for each axis. Underlined letters correspond to indicator species found in the IndVal analysis **(Table 2)**: *Acrossus luridus* (a); *Aphodius foetidus* (c), *Caccobius schreberi* (f), *Calamosternus granarius* (g), *Copris hispanus hispanus* (i), *Gymnopleurus flagellatus flagellatus* (n), *Onthophagus furcatus* (p), *Onthophagus opacicollis* (r), *Onthophagus ruficapillus* (s), *Onthophagus vacca* (u). See **Appendix E** for letters identifying the other species on the triplots.

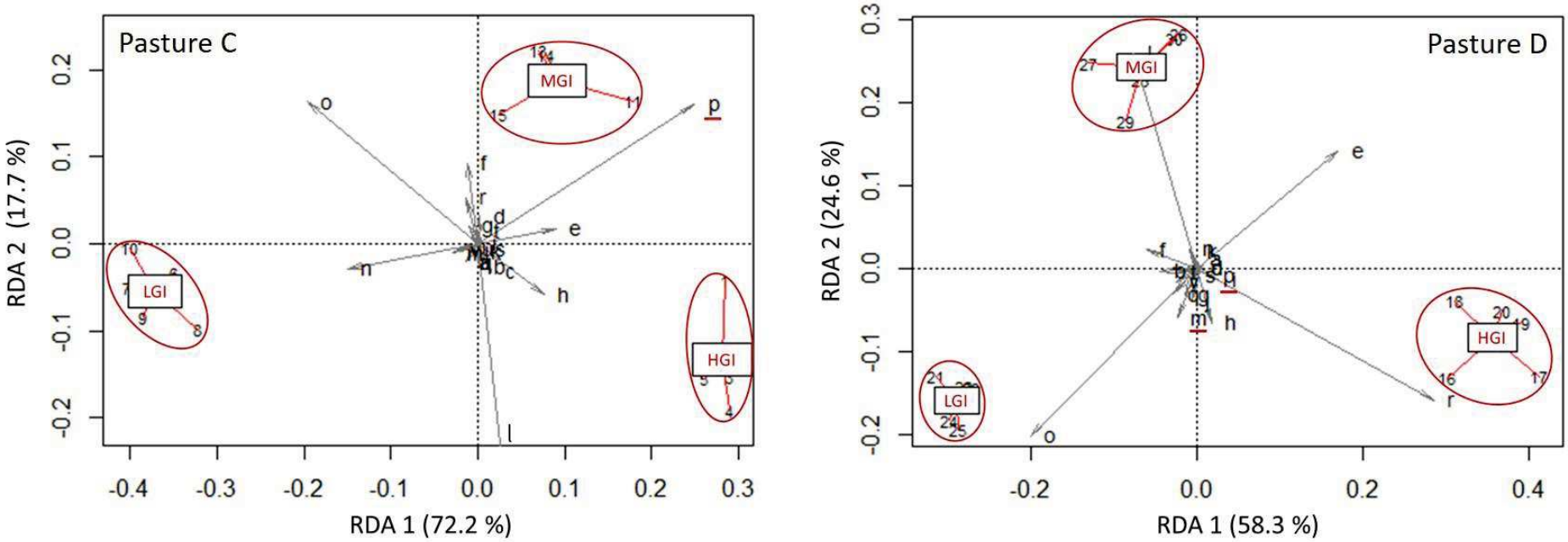


**Figure 3.** Triplots of RDA-based MANOVAs for the two pastures (C and D) sampled in the Alps area. Numbers represent the traps, whose "wa" scores are related to the centroids of the grazing intensity factor (three levels: Low = LGI, Moderate = MGI and High = HGI) by means of straight red lines, in scaling 1. Grey arrows and letters represent the species. The percentage of variation explained by the RDAs is shown for each axis. Underlined letters correspond to indicator species found in the IndVal analysis **(Table 2)**: *Geotrupes stercorarius* (m), *Oromus alpinus* (p). See **Appendix E** for letters identifying the other species on the triplots.

explained a larger percentage of variation (13%) and showed contrast between the MGI and LGI plots.

In the Alps, grazing intensity explained 89.9% and 82.9% of the total variation in species assemblages respectively in pastures C and D **(Figure 3)**. As in the steppe, most of the variation was explained by the first RDA axis (70–80%), which clearly differentiated the LGI plots on the left and HGI plots on the right of the ordination planes. The second axis of each RDA triplot differentiated the MGI plots from the other grazing intensity levels.

A comparative analysis of the results indicated that (i) the grazing intensity gradient structured the dung beetle species assemblages in all the studied pastures; (ii) in each studied area, the level of differentiation between assemblages along the gradient was dependent on the pasture considered; and (iii) species assemblages showed more contrast due to grazing intensity in the Alps than in the steppe.

### *3.3. Number of individuals, rarefied species richness and Pielou's evenness according to grazing intensity*

When the "*pasture identity*" factor was held constant, "*grazing intensity*" had differing effects on the response variables reflecting dung beetle community structure. In the steppe, the number of captured individuals and the rarefied species richness did not show any significant response to grazing intensity **(Figure 4A)**. Pielou's evenness was higher in HGI plots compared to LGI plots, but values of MGI plots were no different from the other two levels of grazing intensity. In the Alps, the number of captured individuals was higher in MGI and HGI plots and lower in LGI plots **(Figure 4B)**. The rarefied species richness was higher in LGI plots than in MGI and HGI plots. An inverse relationship was observed for Pielou's evenness, which progressively and significantly increased with grazing intensity.

When the "*grazing intensity*" factor was held constant, there were no significant differences in the number of captured individuals, rarefied species richness or Pielou's evenness between the two sampled pastures in the steppe **(Appendix E, Figure E.1)**. In the Alps, there were significantly more individuals sampled in pasture C, whereas the rarefied species richness was higher in pasture D **(Appendix E, Figure E.1)**.

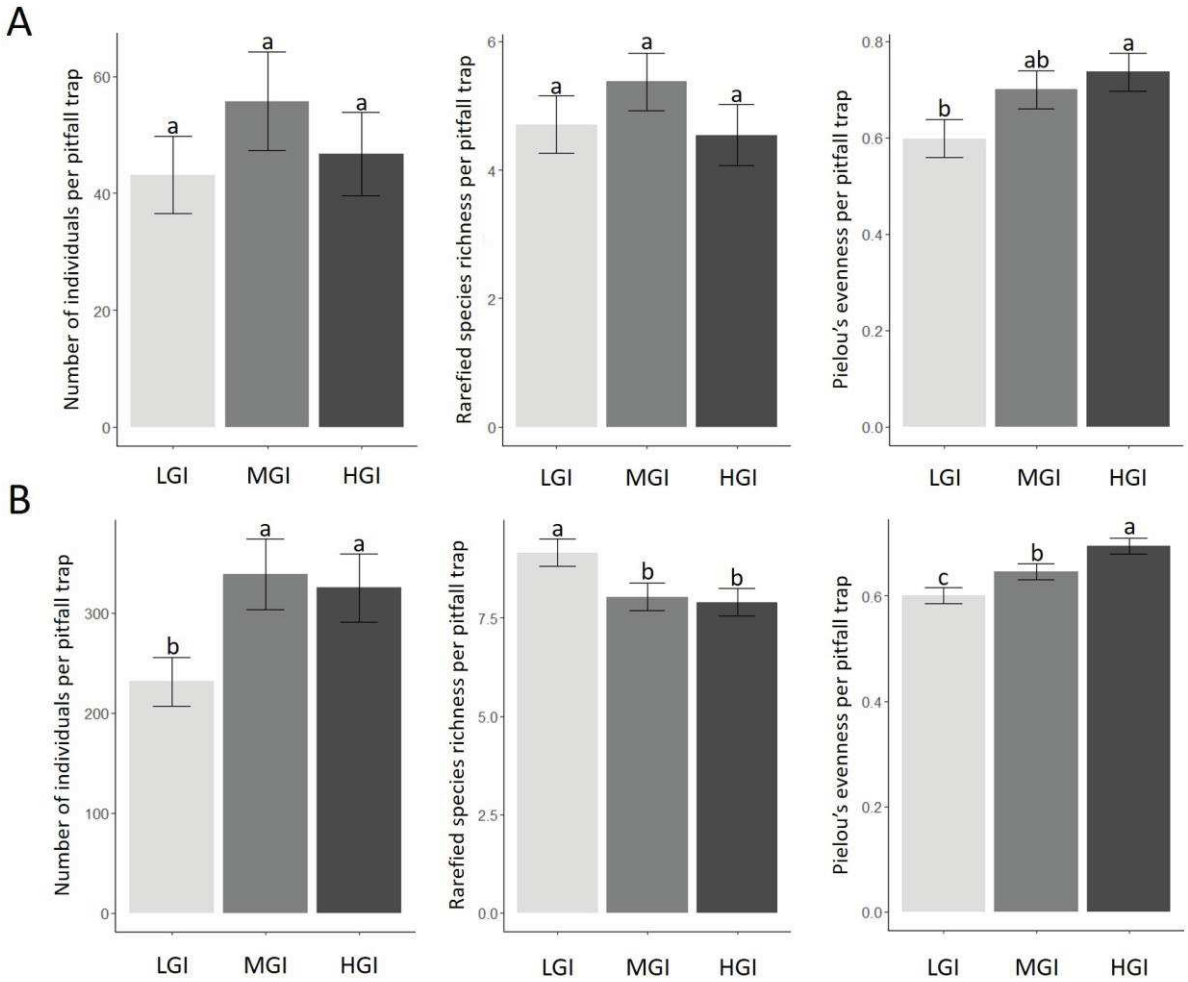


**Figure 4.** Variation in the number of individuals, rarefied species richness and Pielou's evenness between the three levels of grazing intensity in the steppe (A) and the Alps (B). Different letters (a, b, c) indicate significant differences between grazing intensity levels at α = 0.05 based on the models. Vertical bars represent standard errors produced by the generalized linear models with a negative binomial family (for the number of individuals) and linear models with a Gaussian family (for rarefied species richness and Pielou's evenness).

### *3.4. Nesting guild abundance according to grazing intensity*

When the "*pasture identity*" factor was held constant, "*grazing intensity*" had similar effects on the nesting guild abundance in the two study areas. The results of the models showed that, in both study areas, the abundance of dung-dwellers significantly increased between LGI and HGI plots **(Figure 5)**. The MGI plots occupied an intermediate position between the two other levels in the steppe, but MGI and HGI plots did not differ from each other in the Alps. The abundance of soil-diggers significantly decreased between LGI and HGI plots in the Alps, whereas in the steppe, no significant variation was observed **(Figure 5)**. However, because the

p value between MGI and HGI plots was close to 0.05 (0.0573), we cannot completely exclude a possible effect of grazing, and thus a tendency towards a decrease in soil-diggers between moderate and high grazing intensity zones (Amrhein, Greenland, & McShane, 2019).

When the *"grazing identity"* factor was held constant, there were more dung-dwellers caught in pasture B than in pasture A in the steppe, while there was no difference in the number of soil-diggers **(Appendix E, Figure E.2)**. In the Alps, there were significantly more dung-dwellers and soil-diggers captured in pasture C than in pasture D **(Appendix E, Figure E.2)**. This pattern can be explained by the greater overall abundance observed in pasture C **(Appendix E, Figure E.1)**.

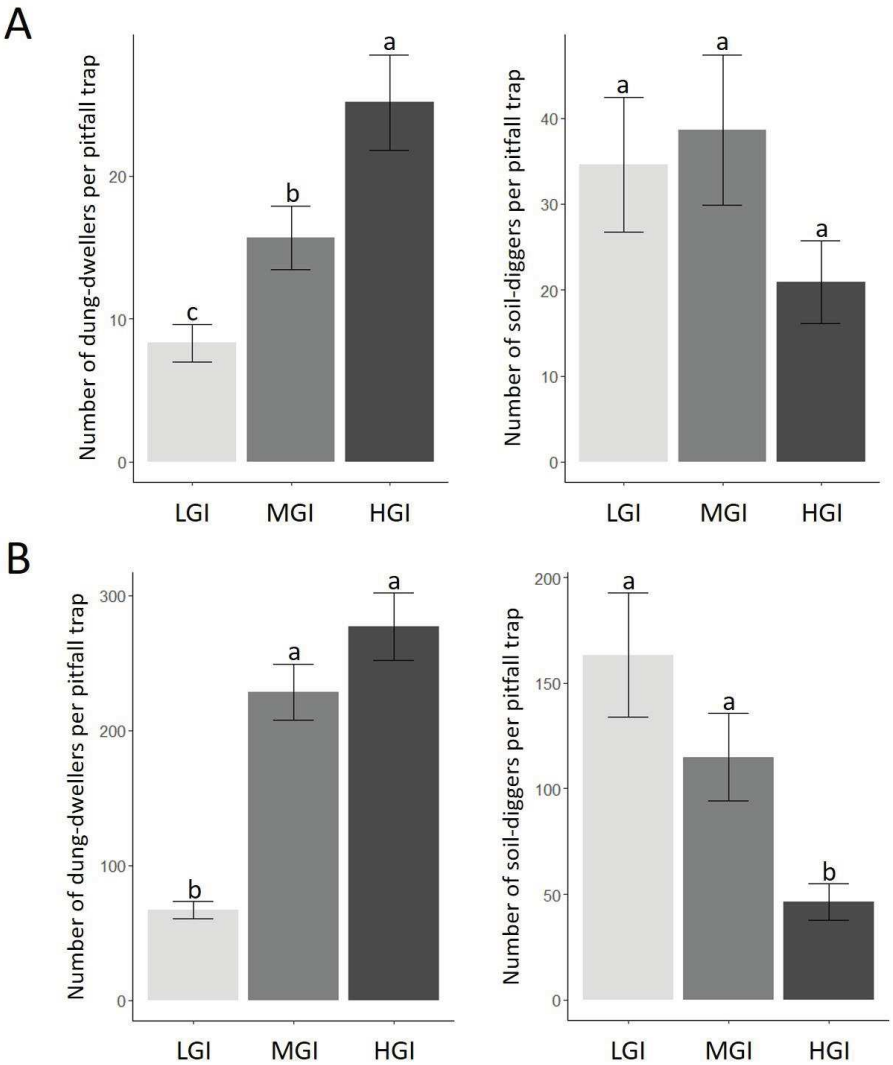


**Figure 5.** Variation in the number of dung-dwellers and soil-diggers between the three levels of grazing intensity in the steppe (A) and the Alps (B). Different letters (a, b, c) indicate significant differences between grazing intensity levels at α = 0.05 based on the models. Vertical bars represent standard errors produced by the generalized linear models with a negative binomial family.

### *3.5. Indicator species*

In the steppe, half of the species collected (excluding singletons) were retained as indicators of grazing intensity **(Table 2)**. Six species were indicators for individual grazing intensity levels, and six others for combined levels. *Copris hispanus hispanus*, by far the largest beetle of the 12 indicator species identified, was the only indicator species for LGI plots. We found that the body mass of indicator species belonging to the soil-digger guild decreased between LGI/MGI plots and MGI/HGI plots. Including both nesting guilds, indicator species for the LGI/MGI combination covered a relatively large range of body mass values, from 2.8 ± 0.8 g to 67.7 ± 13 g. Only soil-diggers were associated with MGI plots and the MGI/HGI combination, while indicators for HGI plots were mostly dung-dwellers.

Of the 22 species collected in the Alps (excluding singletons), only 4 (18%) were selected as indicators of grazing intensity **(Table 2)**. In this area, we only found species indicators for LGI plots and the combination MGI/HGI plots. Two large soil-digging species (*Geotrupes stercorarius* and *Trypocopris vernalis*) were associated with low grazing intensity, while the only species associated with MGI/HGI plots was a small dung-dweller (*Oromus alpinus*), 30 to 50 times lighter. One species, *Otophorus haemorrhoidalis*, collected in both study areas, was found to be an indicator for LGI plots only in the Alps. The position of some of the indicator species found is shown on the ordination planes of the RDAs in **Figures 2** and **3**.

## Discussion

Overall, our results show that the intra-pasture variation in grazing intensity exerted by domestic ungulates strongly structured dung beetle species assemblages. Beyond the effects of the bioclimatic context and the local pasture conditions, the dung beetle communities showed strong response patterns to variation in grazing intensity in the two study areas. Whereas species assemblages were more contrasted along the grazing intensity gradient in the alpine pastures, the observed differences reflected substantial variation in nesting guild abundance in both areas. This result is all the more significant since less than 10% of the species were common between the steppe and the Alps. Furthermore, taking nesting guild into account offers deeper insights about the effects of grazing on dung beetle assemblages.

**Table 2.** Results of the IndVal analysis with indicator species for each level of grazing intensity (GI) or combinations of two levels (Low–Moderate = LGI-MGI and Moderate–High = MGI-HGI). Only species with a significant IndVal value ($p \leq 0.05$) are shown. The values for specificity and fidelity are indicated, as well as nesting guild and mean dry body mass.

| Steppe | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Grazing intensity** | **Species** | **Nesting guild** | **Mean body mass (mg) ± SD** | **Specificity** | **Fidelity** | **IndVal** | **p-Value** |
| **LGI** | *Copris hispanus hispanus* | Soil-digger | 452.2 ± 108.4 | 0.80 | 0.60 | 0.69 | 0.0052 |
| **LGI - MGI** | *Onthophagus vacca* | Soil-digger | 34.1 ± 5.0 | 0.94 | 1.00 | 0.97 | 0.0020 |
| | *Acrossus luridus* | Dung-dweller | 12.0 ± 2.8 | 0.92 | 0.70 | 0.80 | 0.0356 |
| | *Gymnopleurus flagellatus flagellatus* | Soil-digger | 67.7 ± 13.0 | 1.00 | 0.55 | 0.74 | 0.0104 |
| | *Euoniticellus fulvus* | Soil-digger | 13.8 ± 4.1 | 1.00 | 0.50 | 0.71 | 0.0262 |
| | *Eudolus quadrigutattus* | Dung-dweller | 2.8 ± 0.8 | 1.00 | 0.45 | 0.67 | 0.0400 |
| **MGI** | *Onthophagus furcatus* | Soil-digger | 4.9 ± 1.4 | 0.86 | 0.90 | 0.88 | 0.0002 |
| | *Caccobius schreberi* | Soil-digger | 9.1 ± 2.2 | 0.85 | 0.60 | 0.71 | 0.0118 |
| **MGI - HGI** | *Onthophagus ruficapillus* | Soil-digger | 6.4 ± 1.6 | 0.98 | 0.80 | 0.89 | 0.0020 |
| **HGI** | *Calamosternus granarius* | Dung-dweller | 3.1 ± 0.9 | 0.99 | 1.00 | 0.99 | 0.0002 |
| | *Aphodius foetidus* | Dung-dweller | 6.9 ± 2.4 | 0.95 | 0.60 | 0.76 | 0.0022 |
| | *Onthophagus opacicollis* | Soil-digger | 15.8 ± 3.0 | 1.00 | 0.50 | 0.71 | 0.0048 |
| **Alps** | | | | | | | |
| **Grazing intensity** | **Species** | **Nesting group** | **Mean body mass (mg) ± SD** | **Specificity** | **Fidelity** | **IndVal** | **p-Value** |
| **LGI** | *Geotrupes stercorarius* | Soil-digger | 163.5 ± 60.2 | 0.81 | 0.80 | 0.80 | 0.0006 |
| | *Trypocopris vernalis* | Soil-digger | 92.1 ± 26.2 | 0.83 | 0.70 | 0.76 | 0.0016 |
| | *Otophorus haemorrhoidalis* | Dung-dweller | 3.1 ± 1.0 | 0.78 | 0.60 | 0.68 | 0.0122 |
| **MGI - HGI** | *Oromus alpinus* | Dung-dweller | 3.1 ± 0.7 | 1.00 | 0.60 | 0.68 | 0.0190 |

### *4.1. Sampling effectiveness*

The iChao2 and ICE-1 estimates showed that by sampling during the peak of dung beetle activity we were able to obtain a quite exhaustive representation of local species assemblages inhabiting the studied pastures. According to Lobo et al. (2006), as the emergence of dung beetles during their maximum activity period depends on the habitat conditions of the previous year at the same period, we assumed that targeting these activity peaks would be

relevant for investigating the effects of various grazing conditions. In the steppe, we collected 64% of the total dung beetle species richness known to occur in the area, based on inventories conducted in the Coussouls de Crau National Nature Reserve over five years of successive sampling in eight different pastures during spring and autumn (Tatin et al., 2014 and unpublished results). In the Alps, we recorded 70% of the total species richness previously inventoried in the total area of the Vanoise National Park based on intensive sampling carried out across all seasons (Lumaret and Stiernet, 1991). Previous large surveys conducted in France both in Mediterranean ecosystems (Jay-Robert et al., 2008a) and in the western Alps (Jay-Robert et al., 2008b) have shown that the seasonal activity of Scarabaeinae species is mainly restricted to spring/early summer (depending on elevation) and that only Aphodiinae species were temporally segregated, with an activity period from early spring to late autumn (and even winter at the lowest elevations). Consequently, sampling in spring/summer was effective for studying diverse assemblages composed of a mixture of coexisting dung-dweller and soil-digger species.

### *4.2. Intra-pasture variation in grazing intensity shapes the structure and composition of dung beetle assemblages*

In central Italy, Tonelli et al. (2017) previously found significant contrasts in the composition of dung beetle assemblages between pastures subjected to low and moderate grazing intensity. Our results reveal that such differences also exist within pastures. This corroborates studies showing that differences in the composition and structure of terrestrial arthropod assemblages often reflect fine-scale habitat heterogeneity (Gonçalves-Souza et al., 2015; Weiss et al., 2016). In our case, as the vegetation in the different GI zones was similar (grasslands without shrubs, see “Material & methods”), we suggest that fine-scale variation in habitat conditions in terms of droppings availability and disturbance intensity (especially trampling) might be the main cause of the observed changes. The difference in species composition between pastures might explain the significant interaction between pasture identity and grazing intensity. However, the similar patterns showed by the multivariate analyses between the steppe and the Alps suggest that the grazing intensity gradient had a similar effect whatever the bioclimatic context. In each pasture, the multivariate analyses show that species assemblages were significantly different across the three levels of the grazing intensity gradient. In addition, the RDA-based MANOVAs show that the sampled zones

that were spatially closest **(Appendix C)** were clearly distinguished from one another. Dung beetles are known to have a high dispersal capacity, necessary to find ephemeral and patchily distributed dung pads (Roslin and Viljanen, 2011). They are able to forage over hundreds of metres (Roslin, 2000), across distances exceeding those separating our sampling plots. However, despite the capacity of the observed species to colonize the spatially closest sampled zones, thus possibly inducing positive spatial autocorrelation between them, the observed patterns show a greater imprint of the local grazing conditions.

The increased droppings availability in moderately and highly grazed zones of pastures allowed more individuals to coexist in the Alps. This corroborates the results of Lumaret et al. (1992) showing that the abundance and biomass of dung beetles strongly depend on the quantity of trophic resources. If ungulate grazing is considered a disturbance process (Hobbs, 2006), one might expect that an increase in grazing intensity would promote the coexistence of a few well-adapted and numerically dominant species, with the other species remaining in low numbers (Grime, 1973), resulting in decreasing evenness. Surprisingly, we observed that the evenness of species assemblages significantly increased along the grazing intensity gradient in both study areas. This result may be explained by a level of disturbance resulting from grazing that was still not strong enough, even in the most intensively grazed zones sampled. However, resource scarcity favoured the dominance of a lower number of species in the least intensively grazed zones, which is likely to explain the decrease in species evenness. Theoretically, the most competitive and/or efficient species are more suited for exploiting limited resources (Connell, 1978). In our surveys, two dung beetles belonging to the *Onthophagus* genus were particularly abundant in the least grazed habitats: *O. vacca* accounted for almost 70% of the abundance in LGI plots in the steppe, and *O. fracticornis* represented half of the abundance in LGI plots in the Alps **(Appendix F)**. In central Italy, Tonelli et al. (2018) obtained similar results, finding that *Onthophagus* were among the most common species in an abandoned pasture. Taken together, these findings suggest that *Onthophagus* species are efficient foragers, allowing them to maintain their population in habitats where dung is relatively scarce, such as in the least grazed zones of pastures.

Although both study areas shared many similar results, the species assemblages observed in the Alps were more differentiated along the grazing intensity gradient than in the steppe, reflecting differences in livestock management. While herd sizes were similar in both study

areas, sheep density was more than twice as high in the Alps as in the steppe (11.8 vs 4.7 sheep/ha; **Appendix B**). As higher livestock density results in higher droppings input and soil trampling, this is likely to increase habitat heterogeneity within the pasture, leading to contrasting habitat conditions between moderate and low grazing zones, and thus increasing the differences in dung beetle assemblages. Hence, the lower livestock density in the steppe is likely to explain that dung beetle assemblages inhabiting low and moderate grazing zones were more similar to each other than they were to assemblages in high grazing zones.

Previous studies have reported a decrease in observed species richness with an increase in grazing intensity for different arthropod taxa such as grasshoppers, butterflies, hymenopterans and moths, mainly due to homogenization of vegetation structure and diversity, but also to changes in trophic interactions (Enkhtur et al., 2017; Kruess and Tscharntke, 2002). On this question, we found contrasting results between the two study areas. While in the Alps rarefied species richness decreased with an increase in grazing intensity in moderate and high grazing zones of pastures, in the steppe, the turnover in species composition along the grazing intensity gradient did not lead to significant changes in rarefied species richness. Several processes may explain the differences we observed between the two study areas. Of these, specific historical anthropogenic processes (i.e. the history of local grazing practices) and abiotic constraints (e.g. climate) are very likely to separately drive the establishment of current dung beetle species assemblages and the interspecific interactions that take place in the steppe and the Alps. In the Cévennes National Park, an intermediate location between the steppe and the Alps (44°20'N, 3°50'E; 800 m a.s.l.), Jay-Robert et al. (2008c) observed higher species richness and temporal turnover in the dung beetle assemblages of grazed shrubland than in those of grazed grasslands, where dung resources were twice as high. In this region of low mountains, dung beetle diversity was thus more limited by the homogeneous structure of the herbaceous habitat than by resource availability. Considering that short vegetation covers the steppe whatever the grazing intensity (Devaux et al., 1983), one may hypothesize that habitat heterogeneity was too low to make a difference to the number of coexisting species throughout the grazing intensity gradient.

### *4.3. Nesting guilds reflect the effects of grazing intensity*

Differences in dung beetle nesting guild abundance in abandoned and moderately grazed pastures have been reported in southern Europe (Tonelli et al., 2019). Our findings showed

that such differences also occur in response to fine-scale variation in grazing intensity within pastures. The shifts observed in nesting guild abundance support the previously discussed differences in the overall structure and composition of dung beetle assemblages along the grazing intensity gradient. The similarity in the trends observed between the steppe and the Alps indicates that the filtering effect exerted by grazing pressure selects species according to particular traits, allowing them to persist at different levels of grazing intensity.

Dung-dwellers were significantly more abundant in zones of high and moderate grazing intensity than in those of low grazing intensity, whereas the abundance of soil-diggers tended to decrease when grazing intensity increased. In overgrazed habitats, vegetation is permanently short. Hard trampling increases soil compactness and creates patches of bare soil, leading to a warmer underground microclimate and promoting water evaporation (Greenwood and McKenzie, 2001; Lu et al., 2017; Yan et al., 2018; Zhou et al., 2010). Significant changes in soil moisture and physical conditions may compromise the ability of some soil-digger species to dig efficiently (Dabrowski et al., 2019) or the suitability of the underground habitat for their larvae (Sowig, 1996, 1995). Hutton and Giller (2003) and Negro et al. (2011) also observed a decrease in the abundance of soil-diggers in overgrazed and intensively managed pastures in lowland Ireland and the Italian Alps, respectively. Because of their autecological requirements, dung-dwellers might be less sensitive to soil properties than soil-diggers; however, the quantity of available resources is an important factor driving their abundance (Lumaret et al., 1992). Their dwelling behaviour does not involve food relocation, so the maintenance of local populations depends solely on the presence of dung and the preservation of this resource during larval development (Gittings and Giller, 1999, 1997).

Typically, dung pads are an ephemeral and patchily distributed resource. Several studies support the hypothesis that strong competition for local resources occurs both between coexisting individuals and dung beetle species (Finn and Gittings, 2003; Giller and Doube, 1994, 1989; Gittings and Giller, 1999). In addition, sheep droppings are a relatively scarce resource for dung beetles, occurring in much smaller quantities and drying out rapidly compared to cattle dung, which can gather hundreds of individuals (Finn and Gittings, 2003; Lumaret, 1995; Lumaret et al., 1992). Soil-diggers are usually known to be faster at resource acquisition than dung-dwellers (Hanski and Cambefort, 1991), which could explain their dominance in the least grazed parts of pastures. Highly abundant at low grazing intensity, the

previously mentioned *Onthophagus* species are soil-diggers that build ramified tunnels below droppings or dung pads. The foraging efficiency of soil-diggers allows them to rapidly access and secure the few resources available, conferring an advantage in resource-scarce environments. Because of their high competitiveness in resource acquisition, an increase in soil-digger abundance is likely to lead to more competitive interactions (Connell, 1978) and to prevent the installation of dung-dwellers. In the Alps, the largest soil-diggers we collected – *Geotrupes stercorarius* and *Anoplotrupes stercorosus* (Geotrupinae) – were much more abundant in low grazing zones **(Appendix F)**. Geotrupinae species are fast burrowers able to build deep tunnels filled with large faecal masses in only 24 hours (Klemperer, 1979). Gittings and Giller (1999) showed that, by rapidly removing dung pads from the surface of the ground, Geotrupinae abundance can negatively impact the reproductive success of dung-dwellers. This intense exploitative competition may be one of the factors explaining the decrease of dung-dwellers we observed in the least grazed parts of pastures.

For arthropods, the heterogeneity in vegetation structure and abiotic conditions created by a moderate level of grazing often promotes more diverse assemblages than at low and high grazing levels, favouring the occurrence of species with different habitat requirements (van Klink et al., 2015). Our results partially support this general finding: although species richness did not peak at intermediate grazing intensity, both dung-dwellers and soil-diggers were found in high abundance in moderate grazing zones of pastures. Moderate sheep grazing results in a patchy distribution of droppings and heterogeneous soil conditions and vegetation cover, creating a variety of habitats suitable for species with diverse nesting strategies. With a moderate level of habitat disturbance, one could hypothesize that a balance exists between competitive exclusion and loss of competitive dominants through disturbance, these conditions favouring the coexistence of competitive species (soil-diggers) and disturbance-tolerant species (dung-dwellers) (Connell, 1978; Mackey and Currie, 2001).

### *4.4. Can dung beetles be relevant indicators of grazing intensity effects?*

As expected, given the strong compositional difference in dung beetle assemblages between the steppe and the Alps, we found different indicator species in each study area. Nevertheless, the body mass and nesting behaviour of indicator species highlighted a similar trend: irrespective of species identity, the largest soil-digger indicator species were associated with relatively low grazing intensity, while the indicator species for higher grazing intensity were

mostly either small soil-diggers or small dung-dwellers. The indicator species for moderate grazing levels covered a large range of body mass values and belonged to both nesting guilds. This pattern was especially well defined in the steppe since soil-diggers were almost twice as diverse in the Mediterranean lowland as in the alpine highland (14 vs 8 soil-digger species in the steppe and in the Alps, respectively; Jay-Robert et al., 1997).

Generally, the smallest dung beetle species are known to be more fecund than the largest (Halffter and Edmonds, 1982; Hanski and Cambefort, 1991). Compared to soil-diggers, dung-dwellers show higher fecundity and ovipositing rates (Halffter and Edmonds, 1982; Hanski and Cambefort, 1991; Gittings and Giller, 1997). In Scarabaeinae soil-diggers, the largest species are usually less fecund, compensated by a high level of parental care. In the steppe, the largest soil-digger indicator species, *Copris hispanus hispanus* and *Gymnopleurus flagellatus flagellatus*, were indicators of low and low/moderate grazing intensity, respectively. They have a lower reproductive rate compared to the smaller soil-diggers (*Onthophagus* species; Halffter and Edmonds, 1982) that we found as indicators of higher grazing intensities. It is possible that these large soil-diggers are less able to produce a replacement clutch if repeated trampling destroys the previous one (as Simons et al. (2016) concluded about the response of various arthropods to flooding intensity). Additionally, the largest species are known to forage across larger areas than the smallest species, thus suggesting greater dispersal capacity for large dung beetles (Peck and Howden, 1984; Roslin, 2000, 2001). This may confer these beetles with a greater ability to maintain their populations in the least grazed parts of pastures where resource availability is low. Nevertheless, there are very few quantitative descriptions of dung beetle dispersal and foraging behaviour, preventing detailed hypotheses. As we did not analyse body-size patterns exactly along the grazing intensity gradient, these interpretations should be taken with caution. Further studies are needed to more accurately determine the relationship between the biology of dung beetle species and their ability to persist subject to distinct levels of grazing.

Other studies have previously identified several of our indicator species as characteristic of comparable habitat conditions in Europe. In Ireland, Hutton and Giller (2003) found that *Geotrupes stercorarius*, one of the largest soil-diggers occurring in northern temperate dung beetle communities, was significantly more abundant in extensively managed pastures (on organic farms). In the French Alps, we found this species was an indicator for the least grazed

zones of pastures. We can hypothesize that *Geotrupes stercorarius* is able to maintain its population in resource-scarce environments thanks to its foraging efficiency, avoiding the most trampled habitats with high soil disturbance. In the Mediterranean region, (J.-P. Lumaret & Iborra, 1996) found high numbers of *Aphodius foetidus* and *Calamosternus granarius* inhabiting dropping accumulations where sheep rest. We corroborated this observation in the steppe, where we found that these two species were indicators for the most grazed zones of pastures. *Calamosternus granarius*, which is a cosmopolitan species originating from the Palearctic region, ranks among the smallest of the dung-dwellers in Europe and is considered a generalist feeder (Gittings and Giller, 1997). Brown (1940), Sears (1978) and Ratcliffe (1991) showed that this species feeds on a variety of faeces, carrion and compost material. The generalist diet of *Calamosternus granarius* is likely to allow individuals to consume and to breed on the accumulated manure produced by livestock in overgrazed areas.

Given the wide distribution of *Geotrupes stercorarius* (introduced in North America; Brown, 1940), *Calamosternus granarius* (introduced in North America, Australia and the Afro-tropical region; de Jong et al., 2014) and *Aphodius foetidus* (widely distributed in Western Europe; Lumaret, 1990), we would recommend extending their use as indicators of grazing practices to other regions. However, species found to be indicators in a given area may not be transposable elsewhere because of changes in species pool composition across distinct bioclimatic contexts. Practically speaking, the use of a set of indicator species may thus be restricted to a particular locality or region (Zettler et al., 2013), so our IndVal results are likely difficult to generalize if only species identity is considered. Integrating species traits (as we did with nesting guild and body mass) improves the ecological interpretation of IndVal results. This suggests a way to bypass dung beetle taxonomy, which requires specialist knowledge. Dung beetles collected in the field can be easily classified as dung-dwellers or soil-diggers in different weight classes (or size, which is easier to measure and correlates with body mass), avoiding the need for difficult species identification training. The use of body size and nesting guilds as indicator measures would be an easier method for conservation practitioners, improving the use of dung beetles as indicators for impacts of local grazing practices. To increase the scope of our results and the usability of this method, we recommend comparing findings from studies carried out in different bioclimatic contexts and across a higher number of pastures.

## Conclusion

Working at an intra-pasture scale and selecting sheep-grazed pastures with similar grazing histories, we were able to analyse the processes by which the pressure of domestic ungulates can substantially modify the composition and structure of dung beetle assemblages. Our results suggest that, by altering habitat conditions, changing droppings availability and modifying competitive interactions, fine-scale variation in grazing intensity leads to substantial variations in nesting guild abundance. High grazing intensity is detrimental to soil-diggers and the largest dung beetle species. Whereas some of these species (e.g. *Gymnopleurus flagellatus flagellatus*) have historically declined in Western Europe due to a progressive decrease in extensive grazing practices (Caillol, 1908; Carpaneto et al., 2007; Lobo, 2001), local intensification of livestock farming may not compensate for grazing abandonment on surrounding lands. Conversely, small dung-dwellers are favoured in highly grazed habitats, where sheep droppings are predictable and highly available. These results show that grazing intensity acts as an environmental filter on dung beetle assemblages, selecting species according to particular traits. In order to better understand the mechanisms by which grazing practices influence the structure of these assemblages, further studies could integrate life-history trait approaches (e.g. Chillo et al., 2017).

## Acknowledgements

William Perrin received a PhD grant from University Paul-Valéry Montpellier 3. The authors are very grateful to the staff at the Provence-Alpes-Côtes-d'Azur Conservatory of Natural Areas and the Vanoise National Park, especially Laurent Tatin, Fanny Sauguet, Guy-Noël Grosset and Franck Parchoux, for their cooperation and assistance in this study. We would also like to thank the shepherds and herders for their cooperation; this study could not have been carried out without them. The comments of the two anonymous reviewers were also very valuable and contributed to improving the manuscript.

## Appendices

**Appendix A.** Location of study areas.

**Appendix B.** General information for each pasture in each study area regarding: grazing practices (historical and present) and environmental conditions (vegetation, soil type, climate).

**Appendix C.** Distances between the different GI zones in each pasture and in each study area.

**Appendix D.** Characterization of the grazing intensity gradient.

**Appendix E.** Effect of "*pasture identity*" on dung beetle assemblages.

**Appendix F.** Abundance of dung beetle species collected in the two study areas, the steppe and the Alps.

## References


Alkemade, R., Reid, R.S., Berg, M. van den, Leeuw, J. de, Jeuken, M., 2013. Assessing the impacts of livestock production on biodiversity in rangeland ecosystems. PNAS 110, 20900–20905. https://doi.org/10.1073/pnas.1011013108

Amrhein, V., Greenland, S., McShane, B., 2019. Scientists rise up against statistical significance. Nature 567, 305–307. https://doi.org/10.1038/d41586-019-00857-9

Anderson, M., Braak, C.T., 2003. Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. J. Stat. Comput. Simul. 73, 85–113. https://doi.org/10.1080/00949650215733

Anderson, M.J., 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. Biometrics 62, 245–253. https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x

Audino, L.D., Louzada, J., Comita, L., 2014. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? Biol. Conserv. 169, 248–257. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.023

Badan, O., Congès, G., Brun, J.-P., 1995. Les bergeries romaines de la Crau d'Arles. Les origines de la transhumance en Provence. Gallia 52, 263–310. https://doi.org/10.3406/galia.1995.3152

Báldi, A., Batáry, P., Kleijn, D., 2013. Effects of grazing and biogeographic regions on grassland biodiversity in Hungary – analysing assemblages of 1200 species. Agric. Ecosyst. Environ. 28–34. https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.03.005

Barragán, F., Moreno, C.E., Escobar, F., Bueno-Villegas, J., Halffter, G., 2014. The impact of grazing on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. J. Biogeogr. 41, 1991–2002. https://doi.org/10.1111/jbi.12351

Batáry, P., Báldi, A., Sárospataki, M., Kohler, F., Verhulst, J., Knop, E., Herzog, F., Kleijn, D., 2010. Effect of conservation management on bees and insect-pollinated grassland plant communities in three European countries. Agric. Ecosyst. Environ. 136, 35–39. https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.11.004

Batáry, P., Báldi, A., Szél, G., Podlussány, A., Rozner, I., Erdős, S., 2007. Responses of grassland specialist and generalist beetles to management and landscape complexity. Divers. Distrib. 13, 196–202. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2006.00309.x

Beynon, S.A., Peck, M., Mann, D.J., Lewis, O.T., 2012. Consequences of alternative and conventional endoparasite control in cattle for dung-associated invertebrates and ecosystem functioning. Agric. Ecosyst. Environ. 162, 36–44. https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.08.010

Bicknell, J.E., Phelps, S.P., Davies, R.G., Mann, D.J., Struebig, M.J., Davies, Z.G., 2014. Dung beetles as indicators for rapid impact assessments: Evaluating best practice forestry in the neotropics. Ecol. Indic. 43, 154–161. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.02.030

Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2018. Numerical Ecology with R, 2nd ed, Use R! Springer International Publishing.

Bradshaw, R.H.W., Hannon, G.E., Lister, A.M., 2003. A long-term perspective on ungulate–vegetation interactions. For. Ecol. Manag. 181, 267–280. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00138-5

Brown, W.J., 1940. NOTES ON THE AMERICAN DISTRIBUTION OF SOME SPECIES OF COLEOPTERA COMMON TO THE EUROPEAN AND NORTH AMERICAN CONTINENTS*. Can. Entomol. 72, 65–78. https://doi.org/10.4039/Ent7265-4

Buse, J., Šlachta, M., Sladecek, F.X.J., Pung, M., Wagner, T., Entling, M.H., 2015. Relative importance of pasture size and grazing continuity for the long-term conservation of European dung beetles. Biol. Conserva. 187, 112–119. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.04.011

Caillol, H., 1908. Catalogue des Coléoptères de Provence, 2e Partie. Société des Sciences Naturelles de Provence, Marseille, 359-456.

Campos, R.C., Hernández, M.I.M., 2015. Changes in the dynamics of functional groups in communities of dung beetles in Atlantic forest fragments adjacent to transgenic maize crops. Ecol. Indic. 49, 216–227. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.09.043

Carpaneto, G.M., Mazziotta, A., Valerio, L., 2007. Inferring species decline from collection records: roller dung beetles in Italy (Coleoptera, Scarabaeidae). Divers. Distrib. 13, 903–919. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00397.x

Chao, A., 1987. Estimating the Population Size for Capture-Recapture Data with Unequal Catchability. Biometrics 43, 783–791. https://doi.org/10.2307/2531532

Chao, A., Ma, K.H., Hsieh, T. C., 2015. SpadeR: Species Prediction and Diversity Estimationwith R. R package version 0.1.0. URL http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/

Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Shen, T.-J., 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. Ecol. Lett. 8, 148–159. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00707.x

Chillo, V., Ojeda, R.A., Capmourteres, V., Anand, M., 2017. Functional diversity loss with increasing livestock grazing intensity in drylands: the mechanisms and their consequences depend on the taxa. J. Appl. Ecol. 54, 986–996. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12775

Chiu, C.-H., Wang, Y.-T., Walther, B.A., Chao, A., 2014. An improved nonparametric lower bound of species richness via a modified good–turing frequency formula. Biometrics 70, 671–682. https://doi.org/10.1111/biom.12200

Connell, J.H., 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. Science 199, 1302–1310. https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302

Dabrowski, J., Venter, G., Truter, W.F., Scholtz, C.H., 2019. Dung beetles can tunnel into highly compacted soils from reclaimed mined sites in eMalahleni, South Africa. Appl. Soil Ecol. 134, 116–119. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.10.015

De Cáceres, M.D., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. Ecology 90, 3566–3574. https://doi.org/10.1890/08-1823.1

Devaux, J.P., Archiloque, A., Borel, L., Bourrelly, M., Palluel, J.L., 1983. Notice de la carte phytosociologique de la Crau. Biologie-Ecologie méditerranéenne 10, 5-54.

Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species Assemblages and Indicator Species:the Need for a Flexible Asymmetrical Approach. Ecol. Monogr. 67, 345–366. https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2

Enkhtur, K., Pfeiffer, M., Lkhagva, A., Boldgiv, B., 2017. Response of moths (Lepidoptera: Heterocera) to livestock grazing in Mongolian rangelands. Ecol. Indic. 72, 667–674. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.08.053

European Commission, 2015. Statistiques sur la structure des exploitations agricoles. Available from:https://ec.europa.eu/eurostat/statistics-

explained/index.php?title=Farm_structure_statistics/fr#Informations_suppl.C3.A9mentaires_Eurostat. (accessed 01 January 2019).

Finn, J.A., Giller, P.S., 2000. Patch Size and Colonisation Patterns: An Experimental Analysis Using North Temperate Coprophagous Dung Beetles. Ecography 23, 315–327.

Finn, J.A., Gittings, T., 2003. A review of competition in north temperate dung beetle communities. Ecol. Entomol. 28, 1–13. https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00487.x

Frank, K., Hülsmann, M., Assmann, T., Schmitt, T., Blüthgen, N., 2017. Land use affects dung beetle communities and their ecosystem service in forests and grasslands. Agric. Ecosyst. Environ. 243, 114–122. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.04.010

García-Tejero, S., Taboada, Á., Tárrega, R., Salgado, J.M., 2013. Land use changes and ground dwelling beetle conservation in extensive grazing dehesa systems of north-west Spain. Biol. Conserv. 161, 58–66. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.02.017

Gardner, W., Mulvey, E.P., Shaw, E.C., 1995. Regression analyses of counts and rates: Poisson, overdispersed Poisson, and negative binomial models. Psychol. Bull. 118, 392–404.

Gelman, A., Hill, J., 2006. Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models. Cambridge, England: Cambridge University Press.

Giller, P.S., Doube, B.M., 1994. Spatial and Temporal Co-Occurrence of Competitors in Southern African Dung Beetle Communities. J. Animal Ecol. 63, 629–643. https://doi.org/10.2307/5229

Giller, P.S., Doube, B.M., 1989. Experimental Analysis of Inter- and Intraspecific Competition in Dung Beetle Communities. J. Animal Ecol. 58, 129–142. https://doi.org/10.2307/4990

Gittings, T., Giller, P.S., 1999. Larval dynamics in an assemblage of Aphodius dung beetles. Pedobiologia 43, 439–452.

Gittings, T., Giller, P.S., 1997. Life History Traits and Resource Utilisation in an Assemblage of North Temperate Aphodius Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Ecography 20, 55–66.

Gittings, T., Giller, P.S., Stakelum, G., 1994. Dung decomposition in contrasting temperate pastures in relation to dung beetle and earthworm activity. Pedobiologia 38, 455-474.

Gonçalves-Souza, T., Araújo, M.S., Barbosa, E.P., Lopes, S.M., Kaminski, L.A., Shimizu, G.H., Santos, A.J., Romero, G.Q., 2015. Fine-scale Beta-diversity Patterns Across Multiple Arthropod Taxa Over a Neotropical Latitudinal Gradient. Biotropica 47, 588–594. https://doi.org/10.1111/btp.12242

Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2010. Estimating Species Richness, in: Magurran, A.E., McGill, B.J. (Eds.), Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment. Oxford University Press, United Kingdom, pp. 39-54.

Greenwood, K.L., McKenzie, B.M., 2001. Grazing effects on soil physical properties and the consequences for pastures: a review. Aust. J. Exp. Agric. 41, 1231–1250. https://doi.org/10.1071/ea00102

Griffiths, H.M., Bardgett, R.D., Louzada, J., Barlow, J., 2016. The value of trophic interactions for ecosystem function: dung beetle communities influence seed burial and seedling recruitment in tropical forests. Proc. Biol. Sci. 283. https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1634

Grime, J.P., 1973. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. Nature 242, 344. https://doi.org/10.1038/242344a0

Halffter, G., Edmonds, W.D., 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología Publication 10 México D.F., Man and the Biosphere Program UNESCO.

Hanski, I., Cambefort, Y., 1991. Dung Beetle Ecology. Princeton University Press.

Hobbs, N.T., 2006. Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems, in: Danell, K., Bergstrom, R., Duncan, P., Pastor, J. (Eds.), Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 261–288.

Hodgson, J.G., Montserrat-Martí, G., Tallowin, J., Thompson, K., Díaz, S., Cabido, M., Grime, J.P., Wilson, P.J., Band, S.R., Bogard, A., Cabido, R., Cáceres, D., Castro-Díez, P., Ferrer, C., Maestro-Martínez, M., Pérez-Rontomé, M.C., Charles, M., Cornelissen, J.H.C., Dabbert, S., Pérez-Harguindeguy, N., Krimly, T., Sijtsma, F.J., Strijker, D., Vendramini, F., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Romo-Díez, A., de Torres Espuny, L., Villar-Salvador, P., Zak, M.R., 2005. How much will it cost to save grassland diversity? Biol. Conserv. 122, 263–273. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.016

Horgan, F.G., 2005. Aggregated distribution of resources creates competition refuges for rainforest dung beetles. Ecography 28, 603–618. https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04177.x

Hutton, S.A., Giller, P.S., 2003. The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. J. Appl. Ecol. 40, 994–1007. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2003.00863.x

Jankielsohn, A., Scholtz, C.H., Louw, S.V., 2001. Effect of Habitat Transformation on Dung Beetle AssemblagesA Comparison Between a South African Nature Reserve and Neighboring Farms. Env. Entomol. 30, 474–483. https://doi.org/10.1603/0046-225X-30.3.474

Jay-Robert, P., Errouissi, F., Lumaret, J.P., 2008a. Temporal coexistence of dung-dweller and soil-digger dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in contrasting Mediterranean habitats. Bull. Entomol. Res. 98, 303–316. https://doi.org/10.1017/S0007485307005615

Jay-Robert, P., Lobo, J.M., Lumaret, J.-P., 1997. Altitudinal Turnover and Species Richness Variation in European Montane Dung Beetle Assemblages. Arct. Antarct. Alp. Res. 29, 196–205. https://doi.org/10.1080/00040851.1997.12003232

Jay-Robert, P., Lumaret, J.-P., Lebreton, J.-D., 2008b. Spatial and Temporal Variation of Mountain Dung Beetle Assemblages and Their Relationships with Environmental Factors (Aphodiinae: Geotrupinae: Scarabaeinae). Ann. Entomol. Soc. Am. 101, 58–69. https://doi.org/10.1603/0013-8746(2008)101[58:SATVOM]2.0.CO;2

Jay-Robert, P., Niogret, J., Errouissi, F., Labarussias, M., Paoletti, É., Luis, M.V., Lumaret, J.-P., 2008c. Relative efficiency of extensive grazing vs. wild ungulates management for dung beetle conservation in a heterogeneous landscape from Southern Europe (Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). Biol. Conserv. 141, 2879–2887. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.001

Jerrentrup, J.S., Wrage-Mönnig, N., Röver, K.-U., Isselstein, J., 2014. Grazing intensity affects insect diversity via sward structure and heterogeneity in a long-term experiment. J. Appl. Ecol. 51, 968–977. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12244

de Jong, Y., Verbeek, M., Michelsen, V., Bjørn, P. de P., Los, W., Steeman, F., Bailly, N., Basire, C., Chylarecki, P., Stloukal, E., Hagedorn, G., Wetzel, F., Glöckler, F., Kroupa, A., Korb, G., Hoffmann, A., Häuser, C., Kohlbecker, A., Müller, A., Güntsch, A., Stoev, P., Penev, L., 2014. Fauna Europaea – all European animal species on the web. Biodivers. Data J. 2, e4034. https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e4034

Kerven, C., Behnke, R., 2011. Policies and practices of pastoralism in Europe. Pastoralism 1, 28. https://doi.org/10.1186/2041-7136-1-28

Klemperer, H.G., 1979. An analysis of the nesting behaviour of Geotrupes spiniger Marsham (Coleoptera, Scarabaeidae). Ecol. Entomol. 4, 133–150. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1979.tb00569.x

van Klink, R., van der Plas, F., van Noordwijk, C.G.E., Wallis De Vries, M.F., Olff, H., 2015. Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. Biol. Rev. 90, 347–366. https://doi.org/10.1111/brv.12113

Kőrösi, Á., Batáry, P., Orosz, A., Rédei, D., Báldi, A., 2012. Effects of grazing, vegetation structure and landscape complexity on grassland leafhoppers (Hemiptera: Auchenorrhyncha) and true bugs (Hemiptera: Heteroptera) in Hungary. Insect Conserv. Divers. 5, 57–66. https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00153.x

Kruess, A., Tscharntke, T., 2002. Grazing Intensity and the Diversity of Grasshoppers, Butterflies, and Trap-Nesting Bees and Wasps. Conserv. Biol. 16, 1570–1580. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01334.x

Landin, B.O., 1961. Ecological studies on dung beetles (Col. Scarabaeidae). Opuscula Entomologica (Supplementum) 19, 1-277.

Lee, S.M., Chao, A., 1994. Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture models. Biometrics 50, 88–97.

Legendre, P., Anderson, M.J., 1999. Distance-Based Redundancy Analysis: Testing Multispecies Responses in Multifactorial Ecological Experiments. Ecol. Monogr. 69, 1–24. https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0001:DBRATM]2.0.CO;2

Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical ecology, 3rd Edition. Elsevier, Amsterdam.

Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. Oecologia 129, 271–280. https://doi.org/10.1007/s004420100716

Löbl, I., Löbl, D., 2016. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea and Byrrhoidea. Volume 3. Revised and Updated Edition. Brill, Leiden-Boston.

Lobo, J.M., 2001. Decline of roller dung beetle (Scarabaeinae) populations in the Iberian peninsula during the 20th century. Biol. Conserv. 97, 43–50. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00093-8

Lobo, J.M., Hortal, J., Cabrero-Sañudo, F.J., 2006. Regional and local influence of grazing activity on the diversity of a semi-arid dung beetle community. Divers. Distrib. 12, 111–123. https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00194.x

Lobo, J.M., Lumaret, J.P., Jay-Robert, P., 1998. Sampling dung beetles in the French Mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices. Pedobiologia 42, 252-266.

Lu, X., Kelsey, K.C., Yan, Y., Sun, J., Wang, X., Cheng, G., Neff, J.C., 2017. Effects of grazing on ecosystem structure and function of alpine grasslands in Qinghai–Tibetan Plateau: a synthesis. Ecosphere 8, e01656. https://doi.org/10.1002/ecs2.1656

Lumaret, J.P., 1990. Atlas des Coléoptères Scarabeides Laparosticti de France. Muséum National d'Histoire Naturelle. Secrétariat de la Faune et la Flore 1.

Lumaret, J.P., 1983. Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française: relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces (Col.). Bull. Soc. entomol. Fr. 88, 481-495.

Lumaret, J.P., Iborra, O., 1996. Separation of trophic niches by dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in overlapping habitats. Pedobiologia 40, 392–404.

Lumaret, J.P., Kirk, A.A., 1991. South Temperate Dung Beetles, in: Hanski, I., Cambefort, Y. (Eds.), Dung Beetle Ecology. Princeton University Press, pp. 97-115.

Lumaret, J.P., Stiernet, N., 1991. Montane Dung Beetles, in: Hanski, I., Cambefort, Y. (Eds.), Dung Beetle Ecology. Princeton University Press, pp. 242-254.

Lumaret, J.P., Kadiri, N., Bertrand, M., 1992. Changes in Resources: Consequences for the Dynamics of Dung Beetle Communities. J. Appl. Ecol. 29, 349–356. https://doi.org/10.2307/2404504

Macagno, A.L.M., Palestrini, C., 2009. The maintenance of extensively exploited pastures within the Alpine mountain belt: implications for dung beetle conservation (Coleoptera: Scarabaeoidea). Biodivers. Conserv. 18, 3309. https://doi.org/10.1007/s10531-009-9643-1

Mackey, R.L., Currie, D.J., 2001. The Diversity-Disturbance Relationship: Is It Generally Strong and Peaked? Ecology 82, 3479–3492. https://doi.org/10.2307/2680166

Mazoyer, M., Roudart, L., 2002. Histoire des agricultures du monde : Du néolithique à la crise contemporaine. Seuil, Paris.

McGeoch, M.A., Rensburg, B.J.V., Botes, A., 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. J. Appl. Ecol. 39, 661–672. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00743.x

Milotić, T., Baltzinger, C., Eichberg, C., Eycott, A.E., Heurich, M., Müller, J., Noriega, J.A., Menendez, R., Stadler, J., Ádám, R., Bargmann, T., Bilger, I., Buse, J., Calatayud, J., Ciubuc, C., Boros, G., Jay-Robert, P., Kruus, M., Merivee, E., Miessen, G., Must, A., Ardali, E., Preda, E., Rahimi, I., Rohwedder, D., Rose, R., Slade, E.M., Somay, L., Tahmasebi, P., Ziani, S., Hoffmann, M., 2019. Functionally richer communities improve ecosystem functioning: Dung removal and secondary seed dispersal by dung beetles in the Western Palaearctic. J. Biogeogr. 46, 70–82. https://doi.org/10.1111/jbi.13452

Negro, M., Rolando, A., Palestrini, C., 2011. The impact of overgrazing on dung beetle diversity in the Italian Maritime Alps. Environ. Entomol. 40, 1081–1092. https://doi.org/10.1603/EN11105

Noy-Meir, I., Gutman, M., Kaplan, Y., 1989. Responses of Mediterranean Grassland Plants to Grazing and Protection. J. Ecol. 77, 290–310. https://doi.org/10.2307/2260930

Numa, C., Verdú, J.R., Rueda, C., Galante, E., 2012. Comparing Dung Beetle Species Assemblages Between Protected Areas and Adjacent Pasturelands in a Mediterranean Savanna Landscape. Rangeland Ecol. Manag. 65, 137–143. https://doi.org/10.2111/REM-D-10-00050.1

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Eduard, Szoecs, E., Wagner, H.,

2018. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-2. https://CRAN.R-project.org/package=vegan.

Paine, L., Undersander, D.J., Sample, D.W., Bartelt, G.A., Schatteman, T.A., 1996. Cattle trampling of simulated ground nests in rotationally grazed pastures. Rangeland Ecol. Manag. 49, 294–300.

Paulian, R., Baraud, J., 1982. Faune des Coléoptères de France II - Lucanoidea et Scarabaeoidea. Encyclopédie Entomologique XLIII, Editions Lechevalier SARL, Paris.

Peck, S.B., Howden, H.F., 1984. Response of a dung beetle guild to different sizes of dung bait in a Panamanian rainforest. Biotropica 16, 235-238.

Pielou, E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. J. Theor. Biol. 13, 131–144. https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0

Pizzio, R., Herrero-Jáuregui, C., Pizzio, M., Oesterheld, M., 2016. Impact of stocking rate on species diversity and composition of a subtropical grassland in Argentina. Appl. Veg. Sci. 19, 454–461. https://doi.org/10.1111/avsc.12229

R Development Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.

Ratcliffe, B.C., 1991. The scarab beetles of Nebraska. Bulletin of the University of Nebraska State Museum 12.

Redecker, B., Härdtle, W., Finck, P., Riecken, U., Schröder, E. (Eds.), 2002. Pasture Landscapes and Nature Conservation. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

Roslin, T., 2001. Large-scale spatial ecology of dung beetles. Ecography 24, 511-524.

Roslin, T., 2000. Dung beetle movements at two spatial scales. Oikos 91, 323-335.

Roslin, T., Viljanen, H., 2011. Dung Beetle Populations: Structure and Consequences, in: Simmons, L.W., Ridsdill-Smith, T.J., (Eds.), Ecology and Evolution of Dung Beetles. Wiley-Blackwell, pp. 220-243.

Rotem, G., Gavish, Y., Shacham, B., Giladi, I., Bouskila, A., Ziv, Y. 2016. Combined effects of climatic gradient and domestic livestock grazing on reptile community structure in a heterogeneous agroecosystem. Oecologia 180(1), 231-242.

Sands, B., Wall, R., 2018. Sustained parasiticide use in cattle farming affects dung beetle functional assemblages. Agric. Ecosyst. Environ. 265, 226–235. https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.06.012

Sears, M.K., 1978. Damage to golf course fairways by Aphodius granarius (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). Proc. Entomol. Soc. Ont. 109:48.

Simons, N.K., Weisser, W.W., Gossner, M.M., 2016. Multi-taxa approach shows consistent shifts in arthropod functional traits along grassland land-use intensity gradient. Ecology 97, 754–764. https://doi.org/10.1890/15-0616.1

Sirami, C., Nespoulous, A., Cheylan, J.-P., Marty, P., Hvenegaard, G.T., Geniez, P., Schatz, B., Martin, J.-L., 2010. Long-term anthropogenic and ecological dynamics of a Mediterranean landscape: Impacts on multiple taxa. Landsc. Urban Plan. 96, 214–223. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.03.007

Slade, E.M., Mann, D.J., Villanueva, J.F., Lewis, O.T., 2007. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. J. Anim. Ecol. 76, 1094–1104. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01296.x

Sowig, P., 1996. Brood care in the dung beetle Onthophagus vacca (Coleoptera: Scarabaeidae): the effect of soil moisture on time budget, nest structure, and reproductive success. Ecography 19, 254–258. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1996.tb01252.x

Sowig, P., 1995. Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. Ecography 18, 147–154. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00335.x

Spector, S., 2006. Scarabaeine Dung Beetles (coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An Invertebrate Focal Taxon for Biodiversity Research and Conservation. Coleopt. Bull. 60, 71–83. https://doi.org/10.1649/0010-065X(2006)60[71:SDBCSS]2.0.CO;2

Squires, V.R., Dengler, J., Hua, L., Feng, H., 2018. Grasslands of the World: Diversity, Management and Conservation. CRC Press.

Steinfeld, H., Mooney, H. A., Schneider, F., Neville, L.E., 2013. Livestock in a changing landscape, volume 1: drivers, consequences, and responses. Island Press.

Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. J. Environ. Manag. 91, 22–46. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.07.005

Tatin, L., Becker, E., Sauguet, F., Jay-Robert, P., 2014. First study focused on dung beetles in the Crau steppe. Nature de Provence 1 – 12. http://www.cen-paca.org/images/5_publications/nature/n2/14CoprophagesTAP01_2014.pdf. (accessed 01 January 2019).

Tatin, L., Wolff, A., Boutin, J., Colliot, E., Dutoit, T., coordinateurs., 2013. Ecologie et conservation d'une steppe méditerranéenne – La plaine de Crau. Editions QUAE, ISI Print.

Tocco, C., Probo, M., Lonati, M., Lombardi, G., Negro, M., Nervo, B., Rolando, A., Palestrini, C., 2013. Pastoral Practices to Reverse Shrub Encroachment of Sub-Alpine Grasslands: Dung

Beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) Respond More Quickly Than Vegetation. PLoS ONE 8, e83344. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083344

Tonelli, M., Verdú, J.R., Zunino, M., 2019. Grazing abandonment and dung beetle assemblage composition: Reproductive behaviour has something to say. Ecol. Indic. 96, 361–367. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.010

Tonelli, M., Verdú, J.R., Zunino, M., 2018. Effects of the progressive abandonment of grazing on dung beetle biodiversity: body size matters. Biodivers. Conserv. 27, 189–204. https://doi.org/10.1007/s10531-017-1428-3

Tonelli, M., Verdú, J.R., Zunino, M.E., 2017. Effects of grazing intensity and the use of veterinary medical products on dung beetle biodiversity in the sub-mountainous landscape of Central Italy. PeerJ 5, e2780. https://doi.org/10.7717/peerj.2780

Veiga, C.M., Lobo, J.M., Martin-Piera, F., 1989. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilitades en el studio de las communidades coprofagas de Scarabaeoidea (Col.). II; Analisis de efectividad. Rev. Ecol. Biol. Sol. 26(1): 91–109.

Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York.

Verdú, J.R., Lobo, J.M., Sánchez-Piñero, F., Gallego, B., Numa, C., Lumaret, J.-P., Cortez, V., Ortiz, A.J., Tonelli, M., García-Teba, J.P., Rey, A., Rodríguez, A., Durán, J., 2018. Ivermectin residues disrupt dung beetle diversity, soil properties and ecosystem functioning: An interdisciplinary field study. Sci. Total Environ. 618, 219–228. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.331

Verdú, J.R., Numa, C., Hernández-Cuba, O., 2011. The influence of landscape structure on ants and dung beetles diversity in a Mediterranean savanna—Forest ecosystem. Ecol. Indic. 11, 831–839. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.10.011

Weiss, M., Procházka, J., Schlaghamerský, J., Cizek, L., 2016. Fine-Scale Vertical Stratification and Guild Composition of Saproxylic Beetles in Lowland and Montane Forests: Similar Patterns despite Low Faunal Overlap. PLoS ONE 11, e0149506. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149506

Wenzel, M., Schmitt, T., Weitzel, M., Seitz, A., 2006. The severe decline of butterflies on western German calcareous grasslands during the last 30 years: A conservation problem. Biol. Conserv. 128, 542–552. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.022

Wilson, E.O., 1987. The Little Things That Run the World (The Importance and Conservation of Invertebrates). Conserv. Biol. 1, 344–346.

Xu, M., Xie, F., Wang, K., 2014. Response of Vegetation and Soil Carbon and Nitrogen Storage to Grazing Intensity in Semi-Arid Grasslands in the Agro-Pastoral Zone of Northern China. PLoS ONE 9, e96604. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096604

Yan, Y., Yan, R., Chen, Jiquan, Xin, X., Eldridge, D.J., Shao, C., Wang, X., Lv, S., Jin, D., Chen, Jinqaing, Guo, Z., Chen, B., Xu, L., 2018. Grazing modulates soil temperature and moisture in a Eurasian steppe. Agric. For. Meteorol. 262, 157–165. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.07.011

Zettler, M.L., Proffitt, C.E., Darr, A., Degraer, S., Devriese, L., Greathead, C., Kotta, J., Magni, P., Martin, G., Reiss, H., Speybroeck, J., Tagliapietra, D., Hoey, G.V., Ysebaert, T., 2013. On the Myths of Indicator Species: Issues and Further Consideration in the Use of Static Concepts for Ecological Applications. PLoS ONE 8, e78219. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078219

Zhou, G., Zhou, X., He, Y., Shao, J., Hu, Z., Liu, R., Zhou, H., Hosseinibai, S., 2017. Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: a meta-analysis. Glob. Change Biol. 23, 1167–1179. https://doi.org/10.1111/gcb.13431

Zhou, Z.C., Gan, Z.T., Shangguan, Z.P., Dong, Z.B., 2010. Effects of grazing on soil physical properties and soil erodibility in semiarid grassland of the Northern Loess Plateau (China). Catena 82, 87–91. https://doi.org/10.1016/j.catena.2010.05.005

## **Appendix A.** Location of study areas.

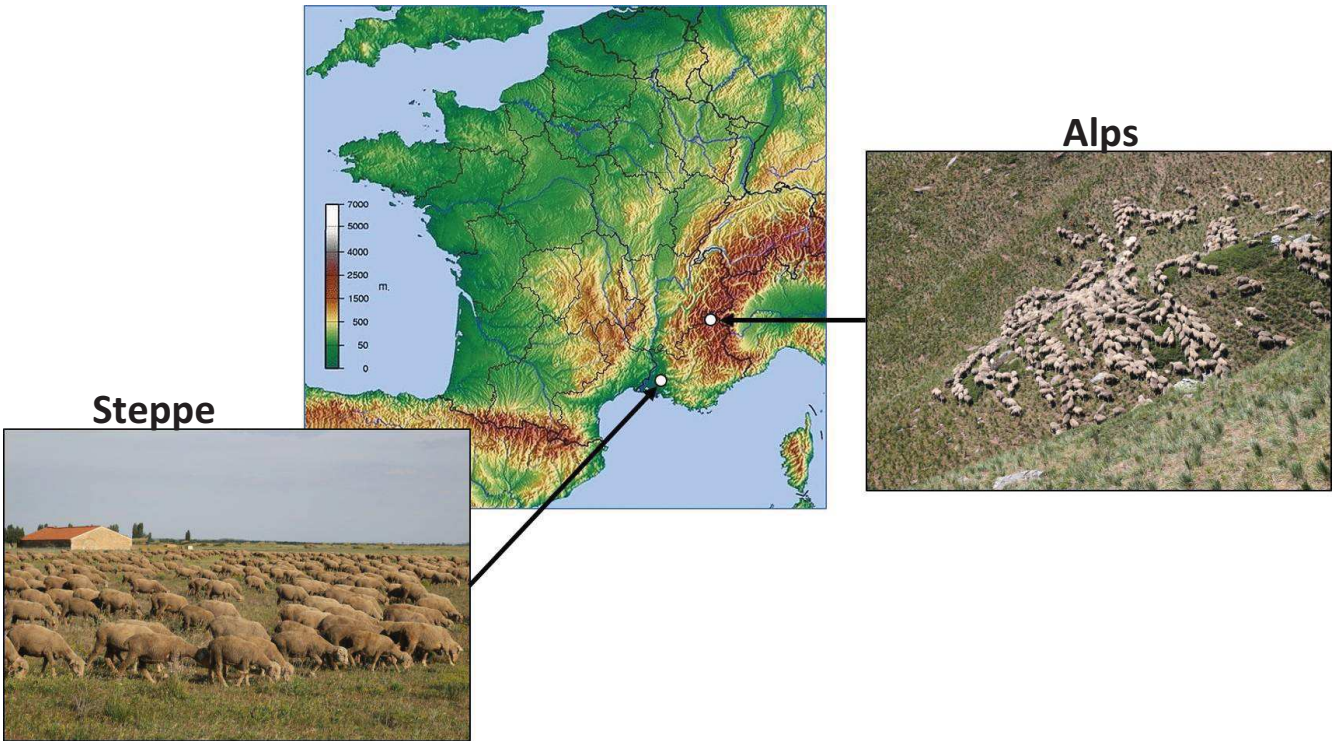


**Figure A.1.** Map (https://upload.wikimedia.org/) of France (high altitude areas in brown and lowlands in green) indicating the location of the two study areas, the Coussouls de Crau National Nature Reserve (steppe) near the Mediterranean Sea, and the Vanoise National Park (Alps) in the northern French Alps (photographs ©William Perrin).

## **Appendix B.** General information for each pasture in each study area regarding: grazing practices and environmental conditions.

**Table B.1**. The information concerning grazing practices was provided by the agro-environmental service of the Coussouls de Crau National Nature Reserve and the Vanoise National Park. Temperature and precipitation data for the Alps was provided by the meteorological station of Bourg-Saint-Maurice. The meteorological data for the Steppe was provided by the meteorological station of Istres - Le Tubé and by Schall (2017)[4]. Additional bibliographic sources concerning soil and vegetation:

[1] Devillers, P., Devillers-Terschuren J., Ledant J.-P., and coll., 1991. CORINE biotopes manual. Habitats of the European Community. Data specifications - Part 2. EUR 12587/3 EN. European Commission, Luxembourg.

[2] Gensac, P., 1990. Plant and soil groups in the alpine grasslands of the Vanoise massif, French Alps. Arct. Antarct. Alp. Res. 22: 195-201.

[3] Molliex, S., Siame L. L., Bourlès D. L., Bellier O., Braucher R., Clauzon, G., 2013. Quaternary evolution of a large alluvial fan in a periglacial setting (Crau Plain, SE France) constrained by terrestrial cosmogenic nuclide (10Be). Geomorphology 195, 45-52.

[4] Schall, A., 2017. La Crau dernière steppe pierreuse. Biotope Editions.

| | **Steppe** | | **Alps** | |
|---|---|---|---|---|
| | Pasture A "Grosse du Couchant" | Pasture B "Petit Carton" | Pasture C "Barbier" | Pasture D "Aussois" |
| Surface area of the pasture (ha) | 250 | 214 | 130 | 84 |
| **Characteristics of grazing practices during the sampling period** | | | | |
| Size of the sheep flock | 1 200 | 1 000 | 1 200 | 1 200 |
| Sheep density (sheep/ha) | 4.8 | 4.67 | 9.23 | 14.35 |
| **History of grazing practices** | | | | |
| Recent changes in grazing pressure | Increase in grazing pressure in the last 9 years (from 165 to 566 days*sheep/ha) | Increase in grazing pressure in the last 11 years (from 350 to 551 days*sheep/ha) | No major changes | No major changes |
| History of sheep grazing | No interruption in sheep grazing in at least 190 years | No interruption in sheep grazing in at least 190 years | No interruption in sheep grazing in at least 68 years | No interruption in sheep grazing in at least 68 years |
| History of grazing practice | Sheep flock has always been kept on the farm at night and driven by shepherds during the day to graze | Sheep flock has always been kept on the farm at night and driven by shepherds during the day to graze | Grazing practice constant for the last 12 years. Before this, there were no shepherds (sheep flocks were free in the pasture) and no night enclosures | Grazing practice constant for the last 14 years. Before this, there were no shepherds (sheep flocks were free in the pasture) and no night enclosures |
| **Environmental conditions** | | | | |
| Mean annual temperatures (°C) | 14 °C | 14 °C | 9.5 °C | 9.5 °C |
| Temperatures during the month of sampling (°C) | Min: 8.4 °C, Max: 19.7 °C | Min: 8.4 °C, Max: 19.7 °C | Min: 13.3 °C, Max: 28.4 °C | Min: 13.3 °C, Max: 28.4 °C |
| Mean annual rainfall (mm) | 540 mm | 540 mm | 965 mm | 965 mm |
| Total rainfall during the month of sampling (mm) | 82 mm | 82 mm | 101.8 mm | 101.8 mm |
| Altitude (m) | 7–8 m | 23–26 m | 2 314–2 377 m | 2 029–2 241 m |
| Exposure | - | - | South - Southeast | South - Southeast |
| Type of soil | Compacted clay soil from alluvial deposits of the paleo-Durance River [2] | Compacted clay soil from alluvial deposits of the paleo-Durance River [2] | Silica and silicate rich substrates from crystalline rocks [3] | Silica and silicate rich substrates from crystalline rocks [3] |
| Vegetation [1] | Crau steppe | Crau steppe | Mesophile deep soil *Festuca paniculata* swards | Mesophile deep soil *Festuca paniculata* swards |

## **Appendix C.** Distances between the different GI zones in each pasture and in each study area.

**Table C.1.** Distance (m) between the different GI zones (LGI, MGI and HGI zones) sampled in pastures A and B in the steppe.

| **Steppe** | **Pasture A 'Grosse du Couchant'** | | **Pasture B 'Petit Carton'** | |
|---|---|---|---|---|
| | HGI | MGI | HGI | MGI |
| **HGI** | - | 360 | - | 400 |
| **LGI** | 1300 | 950 | 1930 | 1530 |

**Table C.2.** Distance (m) between the different GI zones (LGI, MGI and HGI zones) sampled in pastures C and D in the Alps.

| **Alps** | **Pasture C 'Barbier'** | | **Pasture D 'Aussois'** | |
|---|---|---|---|---|
| | HGI | MGI | HGI | MGI |
| **HGI** | - | 170 | - | 830 |
| **LGI** | 890 | 1040 | 390 | 640 |

## **Appendix D.** Characterization of the grazing intensity gradient.

In each of the GI sampled zones (LGI = Low Grazing Intensity, MGI = Moderate Grazing Intensity and HGI = High Grazing Intensity) within each pasture, we measured the maximum height of herbaceous vegetation along four 5-m transects at distances of 1 m apart. A metal rod inserted in the soil marked the measurement point. We also collected sheep droppings in five 1-m² quadrats located 10 m apart. We then dried and weighed the droppings to obtain the dry weight of droppings per quadrat. Separately for each study area, we assessed the variation in maximum herbaceous vegetation height and dung quantity along the grazing intensity gradient. We tested the effect of grazing intensity with a Kruskal-Wallis test by ranks, and then used a non-parametric pairwise comparisons test (post-hoc Mann-Whitney U test) to reveal significant differences between the grazing intensity levels. We applied the Holm (1979) correction to estimate the p values given by the post-hoc tests.

In both study areas, the effect of grazing intensity on droppings quantity and herbaceous vegetation height was always significant at $p < 0.001$ (Kruskall-Wallis test). **Figure D.1** and **D.2** show the variation in these two variables along the grazing intensity gradient. We also recorded the mean values of these two variables for each level of grazing intensity **(Table D.1)**.

### Reference cited

Holm, S., 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. Scand. J. Stat. 6, 65-70.

**Table D.1.** Mean maximum vegetation height (cm) and mean dung quantity (g.m²) at each level of grazing intensity in the steppe and the Alps.

| | **Mean max. vegetation height (cm) ± SD** | | | **Mean dung quantity (g.m²) ± SD** | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | LGI | MGI | HGI | LGI | MGI | HGI |
| **Steppe** | 56.1 ± 36.2 | 25.6 ± 13.2 | 12.2 ± 10.2 | 3.1 ± 8.1 | 11.0 ± 11.9 | 56.2 ± 21.2 |
| **Alps** | 47.2 ± 24.7 | 33.3 ± 12.8 | 9.7 ± 6.8 | 0.0 ± 0.0 | 14.6 ± 13.3 | 146.1 ± 58.6 |

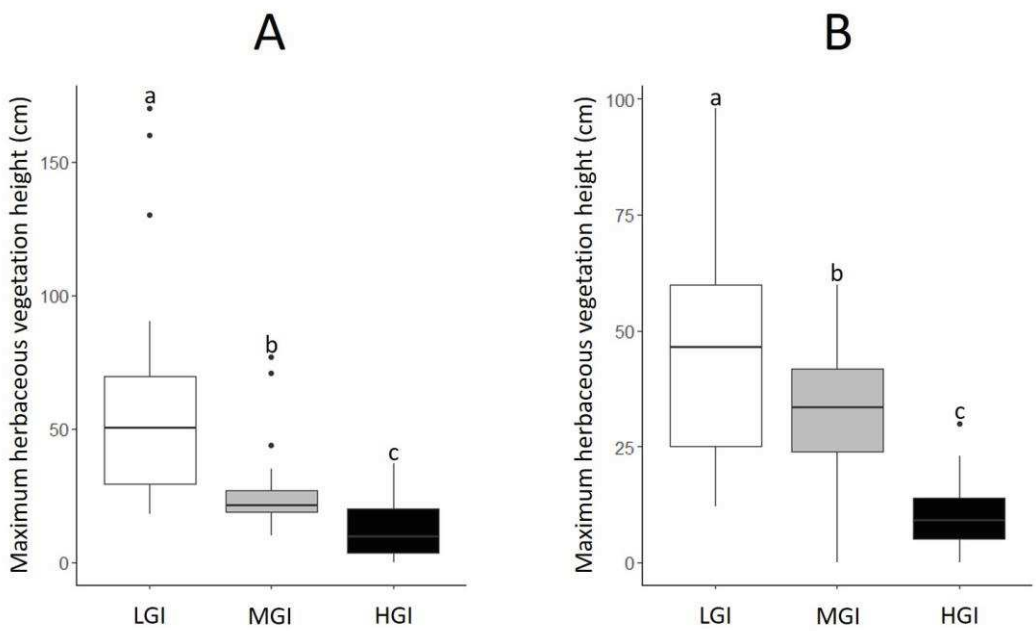


**Figure D.1.** Maximum herbaceous vegetation height [cm] along the grazing intensity gradient in the steppe (A) and the Alps (B). Different letters (a, b, c) indicate significant differences in vegetation height between the three levels of grazing intensity (Low: white, Moderate: grey, High: black), at α = 0.05 based on a non-parametric pairwise comparisons test (Mann-Whitney U test) and after Holm correction.

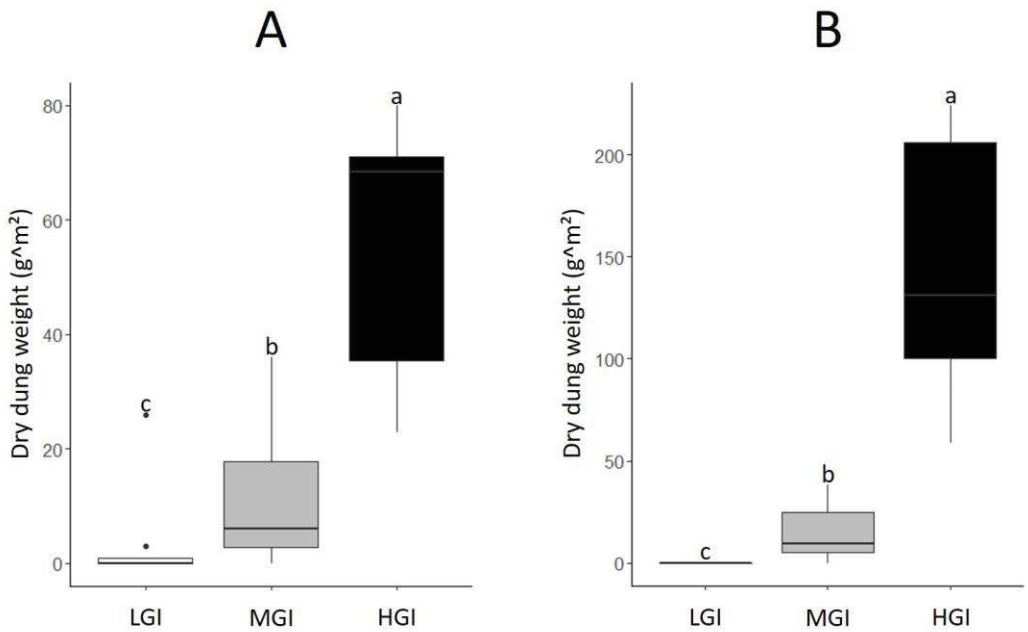


**Figure D.2.** Dry dung weight [g] collected inside the 1-m² quadrats along the grazing intensity gradient in the steppe (A) and the Alps (B). Different letters (a, b, c) indicate significant differences in dry dung mass between the three levels of grazing intensity (Low = LGI, Moderate = MGI and High = HGI), at α = 0.05 based on a non-parametric pairwise comparisons test (Mann-Whitney U test) and after Holm correction.

## **Appendix E.** Effect of *"pasture identity"* on dung beetle assemblages.

The effect of the pasture identity factor was estimated with linear and generalized linear models (see "Material & methods").

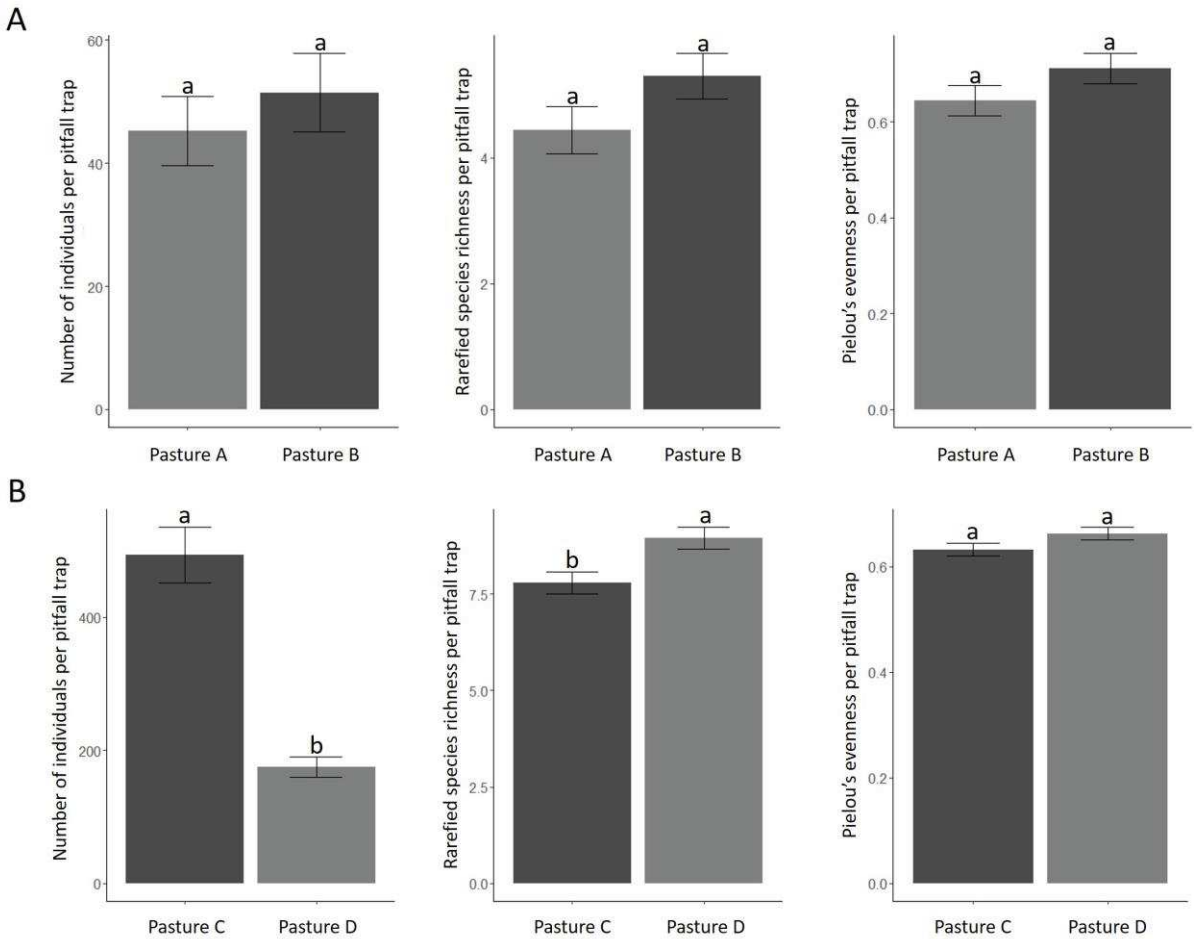


**Figure E.1.** Comparison of the number of individuals, rarefied species richness and Pielou's evenness between the two pastures sampled in the steppe (A) and the Alps (B). Different letters (a, b) indicate significant differences between grazing intensity (GI) levels at α = 0.05 based on the models. Vertical bars represent standard errors produced by the generalized linear models with a negative binomial family (for the number of individuals) and linear models with a Gaussian family (for rarefied species richness and Pielou's evenness).

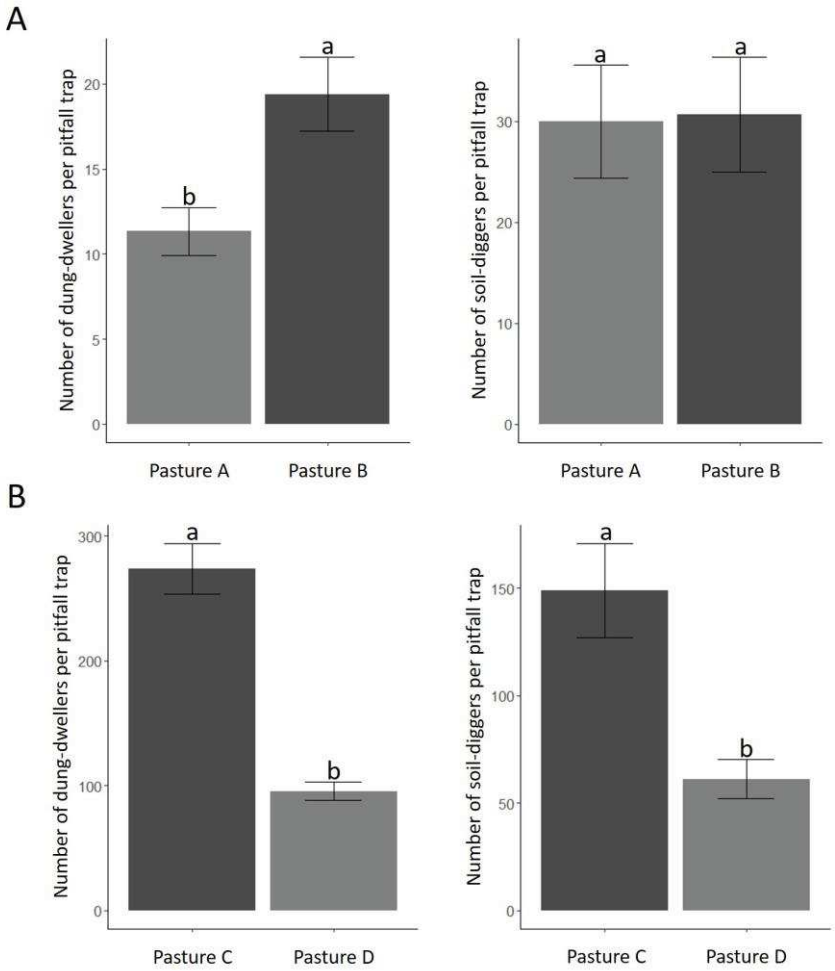


**Figure E.2.** Comparison of the number of dung-dwellers and soil-diggers between the two pastures sampled in the steppe (A) and the Alps (B). Different letters (a, b) indicate significant differences between grazing intensity (GI) levels at α = 0.05 based on the models. Vertical bars represent standard errors produced by the generalized linear models with a negative binomial family.

**Appendix F.** Abundance of dung beetle species collected in the two study areas, the Steppe and the Alps.

**Table F.1.** In total, 11,733 individuals belonging to 52 species were collected in the 60 dung-baited pitfall traps (5 per sampling plot at each grazing intensity level, 15 per pasture, 30 per study area). The species common to the two areas are highlighted in grey. We indicated the letters used in RDAs in **Figures 2** and **3** to represent the species on the triplots.

| | | | Steppe | | | | | | Alps | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Scientific name** | **Letter used in RDAs in Figure 2 (Steppe)** | **Letter used in RDAs in Figure 3 (Alps)** | **Pasture A** - "*Grosse du Couchant*" | | | **Pasture B** - "*Petit Carton*" | | | **Pasture C** - "*Barbier*" | | | **Pasture D** - "*Aussois*" | | |
| | | | **LGI** | **MGI** | **HGI** | **LGI** | **MGI** | **HGI** | **LGI** | **MGI** | **HGI** | **LGI** | **MGI** | **HGI** |
| *Acrossus depressus* | | *a* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 3 | 3 | 0 | 1 | 0 |
| *Acrossus luridus* | *a* | | 0 | 10 | 1 | 18 | 28 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Acrossus rufipes* | | b | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 4 | 14 | 8 | 4 |
| *Agoliinus satyrus* | | *c* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 9 | 0 | 0 | 0 |
| *Agrilinus constans* | *singleton (removed)* | | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Amidorus immaturus* | | *d* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 19 | 7 | 0 | 0 | 0 |
| *Amidorus obscurus* | | *e* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 205 | 913 | 649 | 21 | 153 | 357 |
| *Anoplotrupes stercorosus* | | *f* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 51 | 182 | 31 | 55 | 42 | 22 |
| *Aphodius cardinalis* | *b* | *singleton (removed)* | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Aphodius fimetarius* | | *g* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 15 | 4 | 12 | 5 | 10 |
| *Aphodius foetidus* | *c* | | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 19 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Ateuchetus laticollis* | *x* | | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Biralus satellitius* | *d* | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Bodilopsis rufa* | | *h* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9 | 68 | 135 | 20 | 5 | 39 |
| *Bubas bubalus* | *e* | | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Caccobius schreberi* | *f* | | 2 | 9 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Calamosternus granarius* | *g* | *i* | 2 | 0 | 85 | 0 | 0 | 71 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 |
| *Calamosternus unicolor* | *singleton (removed)* | | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Colobopterus erraticus* | *h* | *j* | 9 | 6 | 0 | 8 | 21 | 48 | 2 | 1 | 1 | 70 | 40 | 122 |
| *Coprimorphus scrutator* | | *singleton (removed)* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Copris hispanus hispanus* | *i* | | 5 | 2 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Esymus pusillus* | | *k* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 4 | 4 | 4 |
| *Eudolus quadriguttatus* | *j* | | 6 | 4 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Euheptaulacus carinatus* | | *l* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 264 | 183 | 601 | 135 | 364 | 108 |
| *Euheptaulacus villosus* | | *singleton (removed)* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Euoniticellus fulvus* | *k* | | 9 | 5 | 0 | 0 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Euoniticellus pallipes* | *l* | | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Euorodalus paracoenosus* | *m* | | 36 | 23 | 2 | 10 | 87 | 56 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Geotrupes stercorarius* | | *m* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 1 | 0 | 10 | 0 | 3 |
| *Gymnopleurus flagellatus flagellatus* | *n* | | 8 | 6 | 0 | 1 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Melinopterus consputus* | *singleton (removed)* | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Melinopterus tingens* | *o* | | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Nialus varians* | *singleton (removed)* | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus baraudi* | | *n* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 254 | 59 | 10 | 1 | 3 | 0 |
| *Onthophagus fracticornis* | | *o* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 853 | 1139 | 146 | 420 | 74 | 78 |
| *Onthophagus furcatus* | *p* | | 1 | 12 | 1 | 0 | 7 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus joannae* | | *singleton (removed)* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus lemur* | *singleton (removed)* | | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus maki* | *q* | | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus opacicollis* | *r* | | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 37 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus ruficapillus* | *s* | | 2 | 13 | 45 | 0 | 8 | 42 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus taurus* | *t* | | 6 | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus vacca* | *u* | | 162 | 176 | 2 | 120 | 86 | 33 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Oromus alpinus* | | *p* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 1077 | 665 | 0 | 0 | 3 |
| *Otophorus haemorrhoidalis* | *v* | *q* | 2 | 4 | 0 | 2 | 12 | 15 | 5 | 0 | 2 | 9 | 1 | 1 |
| *Parammoecius corvinus* | | *r* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 15 | 0 | 0 | 0 | 381 |
| *Pleurophorus caesus* | *singleton (removed)* | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Pleurophorus mediterranicus* | *w* | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Rhodaphodius foetens* | | *s* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| *Teuchestes fossor* | | *t* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 4 | 2 | 0 |
| *Trypocopris vernalis ssp.* | | *u* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 1 | 0 | 5 | 1 | 0 |
| *Trypocopris alpinus* | | *v* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

# **Partie 3.** Choix des traits fonctionnels des coléoptères coprophages

## 1. Introduction

Nos précédents résultats **(Partie 2)** suggèrent que les changements observés dans la structure et la composition des communautés de bousiers selon la pression de pâturage sont en grande partie dus aux variations dans l'abondance des guildes de bousiers fouisseurs (paracoprides et télécoprides) et résidents (endocoprides) des excréments. Ces variations semblent refléter une modification des combinaisons de traits au sein des assemblages d'un bout à l'autre du gradient, conditionnant la capacité des espèces à persister sous différents niveaux de pression de pâturage. Cependant, l'utilisation seule des groupes fonctionnels (résidents versus fouisseurs) ne permet pas de déterminer quels traits particuliers sont impliqués dans la réponse des communautés de bousiers à la pression de pâturage. La question est aussi de savoir si les variations attendues de la composition fonctionnelle des assemblages le long du gradient s'accompagneraient ou non de variations de la diversité fonctionnelle. Par exemple, nos résultats ne montrent pas de changements radicaux dans la richesse spécifique des communautés en fonction de la pression de pâturage. Mais sous l'hypothèse que la pression exercée par le troupeau sur le milieu sélectionne une gamme de traits permettant aux espèces de persister localement, on peut s'attendre à une variation de la diversité fonctionnelle même si le nombre d'espèces ne change pas significativement. Ainsi, la caractérisation des assemblages de bousiers par un ensemble de traits fonctionnels, puis l'analyse de la variation de ces traits et de leur diversité, devraient nous permettre de préciser les mécanismes par lesquels la pression de pâturage influence ces communautés d'insectes.

Une difficulté, commune à l'ensemble des groupes biologiques, est le choix des traits fonctionnels à utiliser pour répondre aux questions de recherche. Dans sa thèse, de Castro-Arrazola (2018) propose un cadre de travail pour la définition et l'utilisation des traits fonctionnels chez les coléoptères coprophages. Il définit ainsi 58 traits distincts répartis dans six grandes catégories : alimentation, morphologie, activité temporelle, physiologie, mouvement et reproduction. Ces différentes catégories rassemblent des traits plus ou moins complexes à mesurer, faisant référence aux traits dits « *hard* » et « *soft* » (Violle et al., 2007). Les traits « *hard* » représentent une fonction précise pour l'organisme mais sont généralement

difficiles à mesurer et, de fait, à généraliser sur un grand nombre d'individus. C'est le cas des traits relatifs à la physiologie, qui nécessitent un certain niveau de technicité, un matériel souvent onéreux, et surtout le maintien d'un grand nombre d'individus vivants en captivité. Le taux métabolique par exemple, peut constituer un trait important déterminant la capacité des individus d'espèces à vivre sous différentes contraintes (ex., thermiques et hydriques, (Davis et al., 2000), ainsi que leurs besoins énergétiques nécessaires dans l'accomplissement de certaines fonctions (ex., pour le vol, Teulier et al. 2016). Les traits « *soft* » en revanche sont principalement des estimateurs de ces fonctions, et sont généralement plus faciles à mesurer et à répliquer. Typiquement, les traits morphologiques sont couramment utilisés pour estimer des fonctions des organismes. L'approche éco-morphologique postule ainsi que les différences écologiques, physiologiques et comportementales entre les espèces se traduisent par des différences de morphologie entre les organismes qui coexistent au sein d'une même communauté (Cody & Diamond, 1975; Ricklefs & Miles, 1994). Ces différences constituent ainsi un reflet des processus de ségrégation de niches sous contrainte de la compétition interspécifique (Inward et al., 2011). Un des avantages de cette approche est la caractérisation d'un assemblage par un ensemble de traits continus, plaçant ainsi chaque espèce sur des gradients de stratégies écologiques plus représentatifs de la réalité que ne peut l'être la définition a priori de groupes fonctionnels. De plus, parce que la réponse des espèces aux processus environnementaux est la conséquence de réponses individuelles, travailler à l'échelle des individus permettrait de mesurer plus directement l'effet des filtrages sur les assemblages.

Récemment, plusieurs auteurs ont démontré que les différences phénotypiques entre les espèces de bousiers d'une communauté permettaient de représenter fidèlement les différences comportementales en termes de mode de reproduction et d'activité journalière (Inward et al., 2011; Pessôa et al., 2017; Raine et al., 2018). La taille (ou la masse corporelle) par exemple, est généralement associée aux besoins énergétiques et au taux de reproduction : les plus grandes espèces seraient notamment plus sensibles à la raréfaction des ressources (Larsen et al., 2005; Simmons & Ridsdill-Smith, 2011; Nichols et al., 2013; Tonelli et al., 2018) et sont généralement moins fécondes que les plus petites (Hanski & Cambefort, 1991). La taille et la forme des membres antérieurs et postérieurs reflètent différentes stratégies d'acquisition des ressources mais aussi probablement d'autres fonctions reliées à

la reproduction. Enfin, la morphologie alaire est, de façon générale chez les animaux volants, souvent utilisée comme une approximation de la capacité potentielle de déplacement (Wainwright & Reilly, 1994; Le Roy et al., 2019). La charge alaire (surface de l'aile / masse corporelle) et la forme de l'aile (longueur / largeur) peuvent renseigner sur la performance du vol. Chez les papillons, on observe par exemple une corrélation positive entre la charge alaire et la rapidité du vol (Dudley & Srygley, 1994; Berwaerts et al., 2002). Les bousiers utilisent largement le vol pour rechercher leur nourriture, détectant les excréments grâce à leurs capacités olfactives (Tribe & Burger, 2011). Mais chez ces insectes, la relation entre la morphologie alaire et les caractéristiques écologiques des différentes espèces est peu connue et mérite d'être davantage explorée.

L'objectif de ce chapitre est de présenter l'éventail de traits morphologiques retenus pour étudier la réponse fonctionnelle des assemblages de bousiers à la pression de pâturage. Une analyse descriptive de la signification fonctionnelle des traits nous parait importante pour établir des hypothèses et bien comprendre la façon dont ceux-ci répondent au processus étudié. Dans une première partie, nous décrivons comment les traits morphologiques choisis caractérisent les assemblages de bousiers et les relations entre ces différents traits. Pour cela, nous utilisons les groupes fonctionnels pour relier les résultats obtenus aux connaissances dont nous disposons sur la biologie et l'écologie des coléoptères coprophages. Dans un second temps, nous portons une attention particulière aux traits relatifs au déplacement en comparant la morphologie alaire entre les groupes fonctionnels. L'objectif étant d'émettre des hypothèses quant à la capacité potentielle de déplacement en vol des bousiers en fonction des différentes caractéristiques alaires observées.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Traits mesurés

Nous avons mesuré plusieurs traits morphologiques sur un lot d'individus provenant des captures réalisées dans la steppe de Crau (2018) et le massif de la Vanoise (2017). Tous les individus n'ont pas été mesurés, c'est pourquoi nous avons procédé à un échantillonnage de 10 individus aux maximum par espèce. Pour les espèces les plus rares, nous n'avons pas pu disposer de 10 spécimens. Chaque individu a été tiré au sort parmi les différentes

combinaisons *niveau de pression de pâturage / site / zone d'étude*. Étant donné le nombre restreint d'individus par espèce, nous avons préférentiellement choisi des individus femelles pour éviter une trop forte variabilité intraspécifique due à un dimorphisme sexuel marqué chez certains genres de bousiers (Paulian & Baraud, 1982). Pour les espèces qui ne comptaient que des mâles, nous les avons exceptionnellement mesurés afin de les intégrer dans notre analyse. Au total, nous avons mesuré 333 individus appartenant à 43 espèces (les singletons ont été retirés de l'analyse).

Nous avons mesuré les traits suivants : masse corporelle, longueur et largeur du pronotum, longueur des élytres, longueur et largeur du tibia avant, longueur du tibia arrière, surface alaire, longueur et largeur des ailes **(Figure 28)**. La masse corporelle des individus a été déterminée en poids sec après séchage des insectes à 70 ° C pendant 24 h, et au moyen d'une balance Sartorius CPA1245S (Sartorius, Göttingen, Allemagne) avec une précision de 0,0001g. Nous avons sélectionné les membres droits pour les pattes et les ailes, mais avons parfois utilisé les membres gauches dans le cas où les premiers étaient trop endommagés. Nous avons établi un protocole spécifique pour la mesure des ailes à partir de la méthode utilisée par Tocco et al. (2019). Après avoir effectué les mesures sur les différentes parties du corps, nous avons ramolli les ailes en passant les individus dans de l'eau bouillante (pendant au moins 10 minutes), facilitant leur manipulation. Les ailes ont été détachées du reste du corps grâce à des micro-ciseaux. Nous les avons ensuite étalées, individuellement, sur des lames porte-objet en utilisant du Polyvinyl Lactophénol (mélange de phénol, acide lactique, glycérine et eau distillée), un liquide visqueux et incolore qui sèche à l'air. Nous avons préféré l'utilisation de ce produit à de la colle liquide car son séchage plus lent permettait de retravailler l'aile sur la lame porte-objet pour corriger une éventuelle mauvaise manipulation. Afin de protéger le milieu et de parfaire l'étale de l'aile sur la lame, nous avons l'avons recouverte avec une lamelle couvre-objet. Le tout resserré grâce à une pince-à-linge pour assurer un séchage optimal pendant environ une semaine. Nous avons réalisé l'ensemble des mesures de longueur et de surface grâce à une loupe binoculaire Leica et le logiciel Leica Application Suite V4.12 (Leica, Wetzlar, Allemagne) avec une précision de 0,001 mm. En nous basant sur la littérature (Hanski & Cambefort, 1991; Larsen et al., 2008; Inward et al., 2011; Simmons & Ridsdill-Smith, 2011; Griffiths et al., 2015; Pessôa et al., 2017; Raine et al., 2018), nous avons combiné les différents traits afin de capturer l'essentiel de la diversité morphologique des

coléoptères coprophages. Nous avons postulé que les différences de niches entre les individus d'espèces différentes se reflètent d'abord dans des différences de taille et des variations de forme (Wainwright & Reilly, 1994). De plus, l'ensemble des traits mesurés sont logiquement corrélés avec la masse corporelle individuelle. C'est pourquoi nous avons calculé des ratios entre les différentes parties du corps, permettant de renseigner sur la forme des insectes et de réduire la corrélation des traits avec la masse. Nous avons ainsi calculé six ratios pour effectuer notre analyse : (i) largeur sur longueur du protibia, (ii) longueur du métatibia sur longueur du protibia, (iii) largeur sur longueur du pronotum, (iv) longueur du pronotum sur (longueur du pronotum + longueur des élytres), (v) longueur sur largeur de l'aile et (vi) masse corporelle sur surface alaire (g/mm²). La somme de la longueur du pronotum et de la longueur des élytres a été utilisée comme approximation de la longueur du corps. Le ratio masse corporelle / surface alaire correspond à la charge alaire.

La préparation des ailes étant un travail particulièrement chronophage, nous n'avons pas eu le temps nécessaire pour mesurer les traits morphologiques alaires sur les 333 individus sélectionnés au départ. C'est pourquoi les résultats présentés ici portent sur un sous-échantillon plus réduit, à savoir 88 individus appartenant à 27 espèces, avec 1 à 4 individus mesurés par espèce. Nous avons sélectionné ces espèces de sorte que l'assemblage étudié reflète une certaine diversité des modes de vie des coléoptères coprophages. Nous avons donc réalisé cette sélection selon l'appartenance connue des différents taxons inventoriés aux groupes fonctionnels usuels : endocoprides (résidents des excréments), paracoprides (fouisseurs sous les excréments) et télécoprides (rouleurs de pilules et fouisseurs à distance de la masse stercorale) (Doube, 1990). Nous avons distingué les petits (< 0,05 g) des grands bousiers paracoprides (> 0,05 g). Le nombre d'espèces choisi dans chaque groupe fonctionnel était proportionnel à celui observé dans nos inventaires (endocoprides : 14 espèces, petits paracoprides : 7 espèces, grands paracoprides : 4 espèces, télécoprides : 2 espèces).

Dans le cadre de ce travail, nous avons examiné la variation des traits mesurés entre les différents groupes fonctionnels de bousiers afin d'interpréter les patrons observés au regard de nos connaissances générales sur la biologie et l'écologie des coléoptères coprophages.

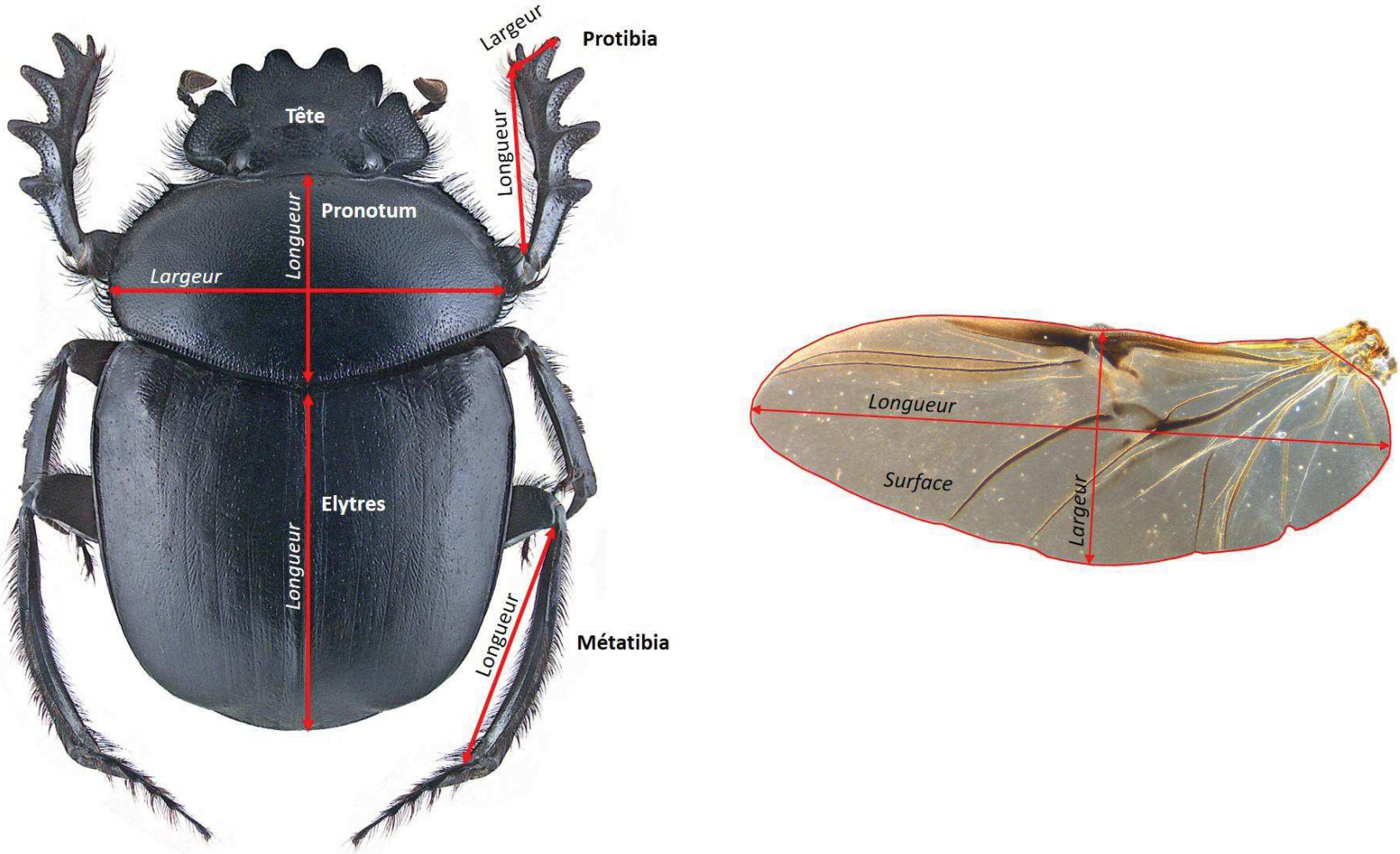


**Figure 28. Traits morphologiques mesurés chez les coléoptères coprophages.** À gauche, illustration des mesures de longueur effectuées sur les individus (espèce *Scarabaeus sacer* (Scarabaeidae), 25 – 40 mm, *photo : Udo Schmidt*). À droite, un exemple des mesures effectuées sur les ailes des bousiers (espèce *Agoliinus satyrus* (Aphodiidae), longueur de l'aile : 7 mm, *photo : William Perrin*).

## 3. Analyses statistiques

Nous avons tout d'abord calculé les corrélations (coefficient de corrélation de Pearson) entre les différents traits avec le package *corrplot* du logiciel R (version 3.6.0 ; R Development Core Team 2019) et la fonction *cor.mtest*. Nous avons ensuite évalué comment ces traits décrivent la variabilité phénotypique des individus mesurés grâce à une Analyse en Composantes Principales (ACP). Cette analyse multivariée est couramment utilisée en écomorphologie afin de mettre en évidence des groupes d'individus partageant des caractéristiques morphologiques proches et, à l'inverse, d'identifier les traits qui différencient ces groupes (Inward et al., 2011; Soares et al., 2013; Miller et al., 2016; Raine et al., 2018). Parce que certains traits étaient corrélés à la masse corporelle (voir **Résultats**), nous avons choisi de les retirer de l'ACP. Nous avons projeté les quatre groupes fonctionnels de bousiers (endocoprides, petits paracoprides, grands paracoprides, télécoprides) sur le plan de l'ACP afin d'interpréter le patron observé en fonction des aspects biologiques et écologiques qui caractérisent ces différents groupes. Nous avons calculé le pourcentage de variation de l'espace de traits expliqué par les axes 1 et 2 de l'ACP, calculée grâce au package R *stats* et la fonction *prcomp*. Les différences de masse corporelle entre les groupes fonctionnels ont été examinées indépendamment, grâce au test de Kruskall-Wallis et à un test post-hoc de comparaisons par paires (test de Mann-Whitney).

Dans un second temps, nous avons exploré la variation de la morphologie alaire (surface alaire, ratio longueur sur largeur de l'aile, charge alaire) entre les différents groupes fonctionnels de bousiers. Parce que la surface, la longueur et la largeur de l'aile sont fortement corrélées à la masse corporelle, nous avons choisi de standardiser ces traits pour retirer l'effet du poids individuel. Pour ce faire, nous avons utilisé une méthode mise au point par Thorpe (1975), généralisée par Lleonart et al. (2000) et dont l'efficacité a notamment été démontrée par Bartels et al. (2011) chez les tardigrades. Cette méthode, dite normalisation de Thorpe, se base sur l'équation suivante définie par Huxley (1924) pour décrire la croissance de l'abdomen avec la taille chez les crabes :

$$Y = \mathbf{a}\, X^{\mathbf{b}}$$

où $Y$ est le trait mesuré sur un individu donné (ex., surface de l'aile), $X$ est la taille du corps de cet individu, et **a** et **b** sont des constantes. Lorsque **b** = 0, $Y$ est indépendant de la taille du

corps. Lorsque **b** = 1, la relation avec la taille du corps est isométrique. Lorsque 0 < **b** < 1, la relation est négativement allométrique, le trait devenant proportionnellement plus petit à mesure que la taille du corps augmente. Lorsque **b** > 1, la relation est positivement allométrique, la taille du trait augmentant proportionnellement plus vite que celle du corps.

La normalisation de Thorpe permet de retirer l'effet de la taille sur un trait donné mesuré sur un ensemble d'individus à partir de l'équation suivante :

$Y^* = Y_i \, [X_0 / X_i]^{\mathbf{b}}$

où $Y^*$ est un trait donné normalisé, $Y_i$ est la valeur de ce trait pour un individu donné, $X_0$ est la taille de l'ensemble des individus mesurés, $X_i$ est la taille de l'individu correspondant à $Y_i$, et **b** l'exposant allométrique. Dans notre cas, nous avons appliqué cette équation séparément pour chaque groupe fonctionnel, de sorte que $X_0$ correspondait à la masse corporelle moyenne des individus de chaque groupe. L'exposant **b** a été calculé après avoir log-transformé les valeurs de $Y$ et de $X$ et selon le calcul suivant :

$\mathbf{b} = \log(Y_i) / \log(X_i)$

Nous avons appliqué cette méthode pour la surface, la longueur et la largeur des ailes, puis recalculé le ratio longueur sur largeur des ailes à partir des valeurs normalisées. Cela nous a donc permis de comparer la morphologie alaire des différents groupes fonctionnels tout en corrigeant pour les différences de taille existantes entre ces groupes. Nous avons comparé les valeurs de ces différents traits entre les groupes fonctionnels grâce au test de Kruskall-Wallis et à un test post-hoc de comparaisons par paires (test de Mann-Whitney).

## 4. Résultats

La majeure partie des traits mesurés sont faiblement corrélés entre eux (< 42 %) **(Figure 29)**. Toutefois, le ratio largeur sur longueur du pronotum est corrélé à 57 % avec la masse corporelle, suggérant que les plus grands individus auraient tendance à avoir un pronotum particulièrement large. D'autre part, les traits relatifs à la morphologie alaire sont bien corrélés à la masse corporelle et au ratio largeur sur longueur du pronotum. Globalement, les individus les plus grands et au thorax large auraient tendance à avoir une charge alaire élevée.

Les individus avec une charge alaire élevée possèderaient également des ailes plutôt fines et longues. Cette corrélation est à prendre avec précaution dans un premier temps, notamment parce que la longueur des différents membres est fortement corrélée à la masse corporelle (les plus grands individus possèdent notamment des ailes plus longues par simple effet de la taille).

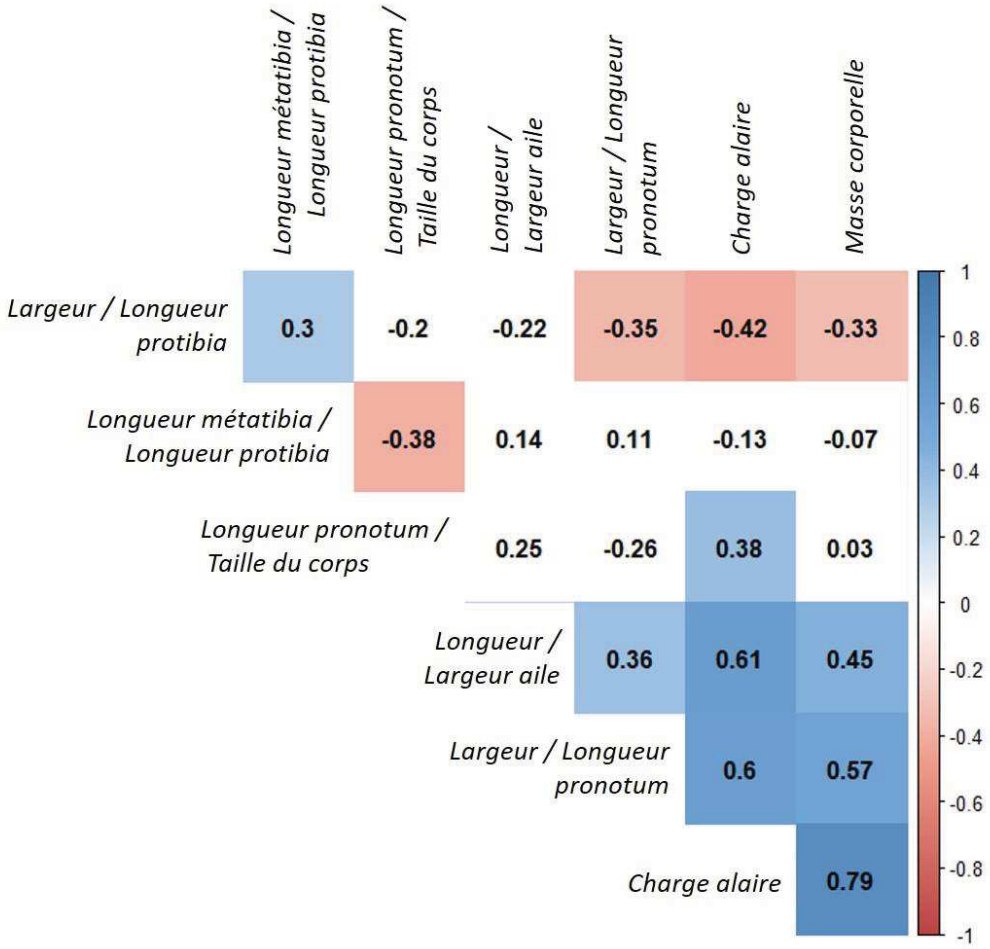


**Figure 29. Corrélation entre les différents traits utilisés dans les analyses.** Les nombres au sein des cases correspondent aux valeurs des coefficients de corrélation (Pearson) entre chaque paire de traits. Les cases colorées en bleu ou rouge représentent une corrélation significative entre deux traits (seuil α fixé à 0,05). Plus la couleur d'une case est bleue foncée, plus le coefficient de corrélation est proche de 1 (corrélation fortement positive). Plus la couleur d'une case est rouge, plus le coefficient de corrélation est proche de -1 (corrélation fortement négative).

Les individus mesurés présentent une masse corporelle moyenne de 0,03 g ± 0,06 g. Les plus petits individus (environ 0,001 g) appartiennent aux espèces *Esymus pusillus* et *Euheptaulacus carinatus*, deux endocoprides, et les plus grands (> 0,25 g) aux espèces *Ateuchetus laticollis* et

*Copris hispanus hispanus*, un télécopride et un grand paracopride. La **Figure 30** montre ainsi d'importantes différences de taille entre les différents groupes fonctionnels (test de Kruskall-Wallis ; $p < 0,001$) : les grands paracoprides et les télécoprides présentent une masse corporelle bien supérieure à celle des endocoprides et petits paracoprides. Le point isolé sur la **Figure 30** chez les grands paracoprides correspond à *C. hispanus hispanus*, une espèce pour laquelle seul un individu a été mesuré, mais qui constitue l'un des plus grands bousiers de France métropolitaine (Paulian & Baraud, 1982). Chez les endocoprides, les points isolés correspondent aussi à une espèce particulière, *Acrossus rufipes*. Celle-ci fait partie d'un faible nombre d'espèces particulièrement grandes chez les bousiers résidents, dont les valeurs de poids sont bien supérieures à la moyenne observée pour ce groupe.

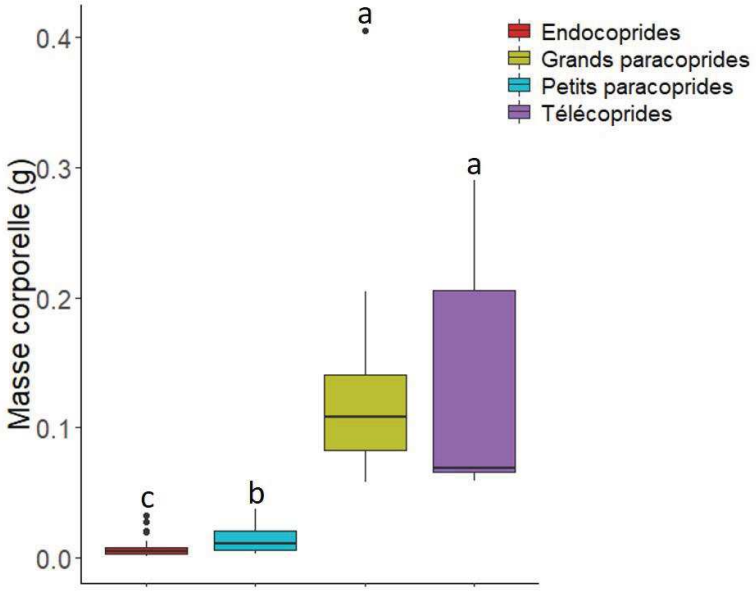


**Figure 30. Variation de la masse corporelle des coléoptères coprophages en fonction des groupes fonctionnels.** Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les valeurs observées dans les différents groupes, au seuil α de 0,05 (test de Mann-Whitney).

D'après l'ACP, les six traits morphologiques choisis expliquent 66 % de la variation morphologique du pool d'individus mesurés **(Figure 31)**. Le **Tableau 3** guide le lecteur pour comprendre le sens de variation des différents traits. L'axe 1 (40,1 % de la variation expliquée) oppose des individus aux protibias larges, à ailes larges et à faible charge alaire (valeurs positives) à des individus aux protibias relativement allongés, à ailes fines et à charge alaire élevée (valeurs négatives). L'axe 2 (25,9 % de la variation expliquée) oppose des individus aux

pattes arrière particulièrement longues en comparaison des pattes avant et possédant un pronotum peu développé par rapport au reste du corps (valeurs positives), à des individus aux pattes avant plus longues en comparaison des pattes arrière, et au pronotum particulièrement développé (valeurs négatives).

**Tableau 3. Interprétation du sens de variation des différents traits sur le plan de l'Analyse en Composantes Principales (Figure 31).** Sont mentionnés les pourcentages de contribution des différents traits aux deux axes de l'ACP.

| Trait | Axe1 (%) | Axe 2 (%) | Interprétation |
|---|---|---|---|
| Largeur / Longueur pronotum | 21 | 3 | Les valeurs positives indiquent un pronotum large. Les valeurs négatives indiquent un pronotum allongé. |
| Longueur pronotum / Longueur corps | 7 | 34 | Les valeurs positives indiquent un pronotum peu développé par rapport au reste du corps. Les valeurs négatives indiquent un pronotum particulièrement développé par rapport au reste du corps. |
| Largeur / Longueur protibia | 17 | 2 | Les valeurs positives indiquent un protibia large/court. Les valeurs négatives indiquent un protibia allongé/fin. |
| Longueur métatibia / Longueur protibia | 2 | 38 | Les valeurs positives indiquent un métatibia particulièrement long en comparaison du protibia. Les valeurs négatives indiquent un protibia particulièrement long en comparaison du métatibia. |
| Longueur / Largeur aile | 21 | 3 | Les valeurs positives indiquent des ailes larges. Les valeurs négatives indiquent des ailes allongées. |
| Charge alaire (g/mm²) | 35 | < 1 | Les valeurs positives indiquent une charge alaire faible. Les valeurs négatives indiquent une charge alaire élevée. |

Les endocoprides sont caractérisés par des protibias plutôt larges et courts, un pronotum peu développé par rapport au reste du corps, des ailes larges et une charge alaire faible. La plupart présentent des métatibias relativement plus longs par rapport aux protibias tandis que quelques individus présentent le ratio opposé. Les petits paracoprides sont caractérisés par des protibias plus allongés que ceux des endocoprides, et plus longs en comparaison des pattes arrière. Ils possèdent un pronotum particulièrement développé par rapport au reste du corps et une morphologie alaire intermédiaire entre les endocoprides et les grands para - télécoprides. Ces deux derniers groupes sont caractérisés par un pronotum large, une charge

alaire élevée et des ailes allongées. Certains télécoprides sont également caractérisés par des métatibias particulièrement longs en comparaison des protibias.

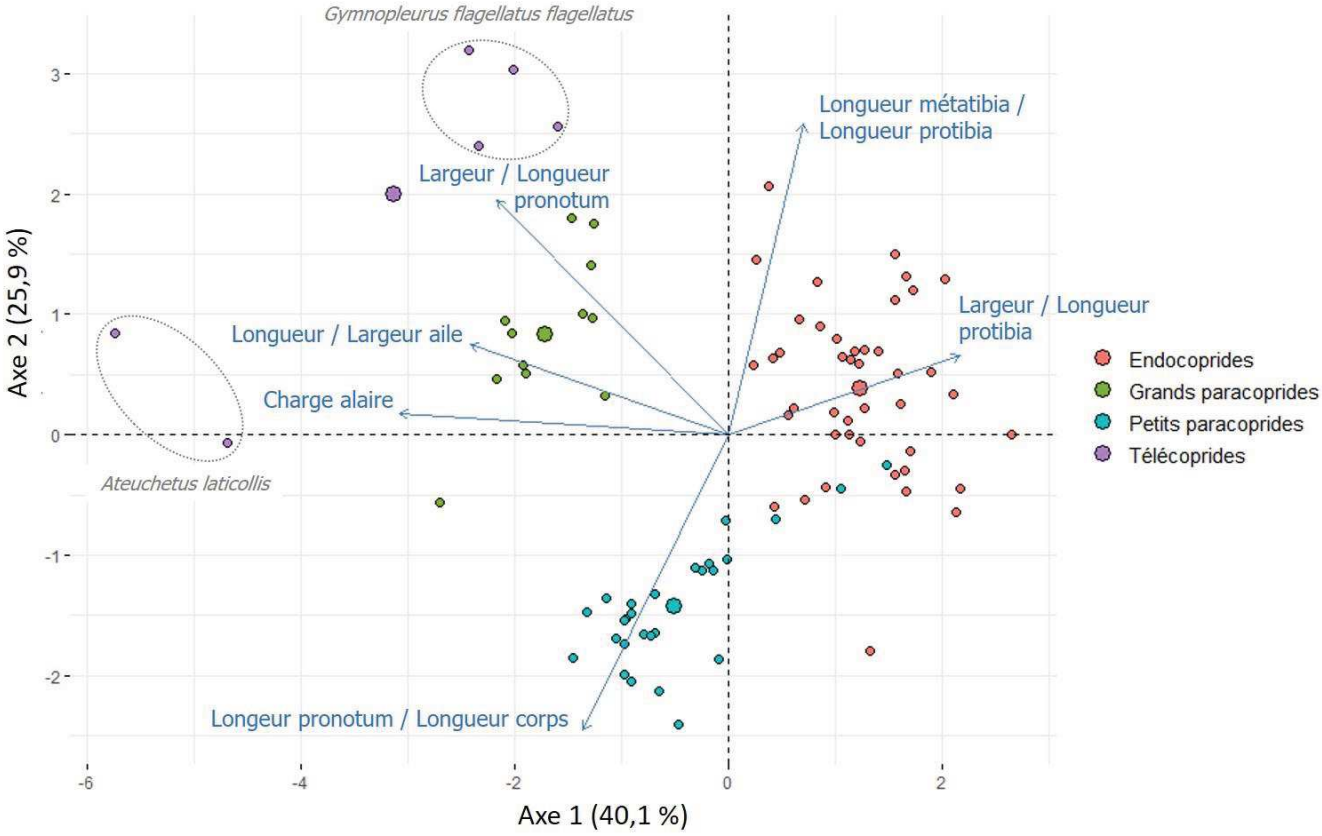


**Figure 31. Analyse en Composantes Principales (ACP) des traits utilisés pour caractériser la variation morphologique des coléoptères coprophages**. Les individus (N = 88 individus, 27 espèces) sont représentés avec un symbole et une couleur propre à chaque groupe fonctionnel (endocoprides, petits paracoprides, grands paracoprides, télécoprides). Voir **Tableau 3** pour l'interprétation des traits et la contribution de chacun aux deux axes de l'ACP. Les symboles de plus grande taille représentent le barycentre du groupe fonctionnel. Les deux espèces télécoprides mesurées (*Ateuchetus laticollis* et *Gymnopleurus flagellatus flagellatus*) ont été identifiées (voir **Discussion** de cette partie).

La **Figure 32** montre des patrons de morphologie alaire très distincts entre les groupes fonctionnels (test de Kruskall-Wallis ; $p < 0,001$ pour l'ensemble des traits testés), venant confirmer et préciser les résultats de l'ACP **(Figure 31)**. Pour la surface et la longueur des ailes, on obtient une réponse très contrastée entre les grands paracoprides et télécoprides d'un côté, et les endocoprides et petits paracoprides de l'autre. À masse corporelle standardisée, les grands paracoprides et télécoprides ont des ailes particulièrement plus développées (surface alaire élevée) et plus longues que les petits paracoprides et endocoprides. Ces

derniers possèdent des ailes courtes, larges et de faible surface. Les télécoprides se distinguent par leurs ailes significativement plus fines que les autres groupes fonctionnels. Enfin, les endocoprides ont la plus faible charge alaire tandis que les grands paracoprides et télécoprides ont la charge alaire la plus élevée. Les petits paracoprides possèdent des valeurs de charge alaire intermédiaires.

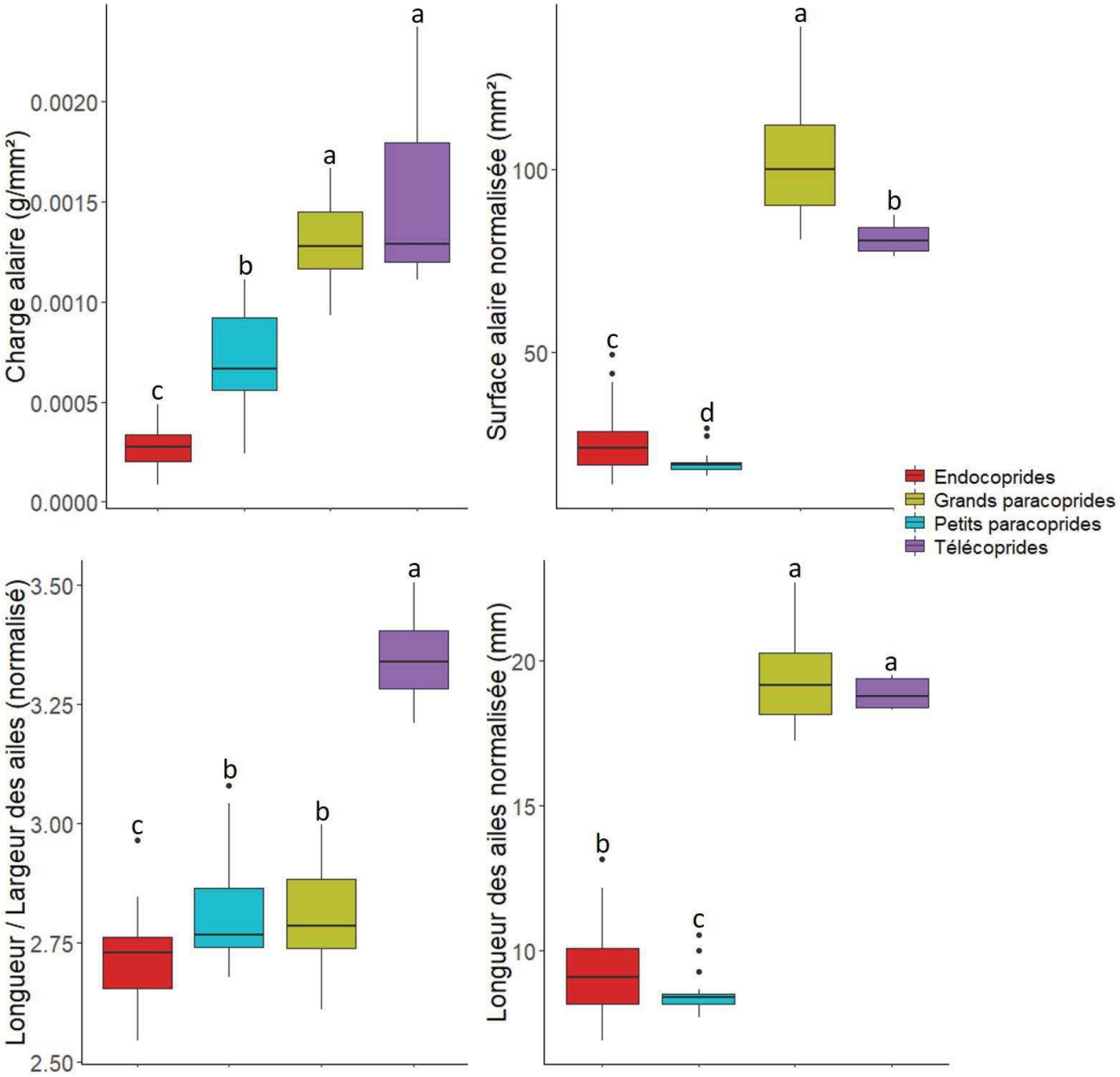


**Figure 32. Variation des traits décrivant la morphologie alaire des coléoptères coprophages selon les groupes fonctionnels.** Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les valeurs observées dans les différents groupes, au seuil α de 0,05 (test de Mann-Whitney).

## 5. Discussion

Nos résultats montrent que les traits choisis offrent une bonne représentation de la diversité morphologique des coléoptères coprophages. L'interprétation des distinctions morphologiques entre les individus au regard de leur appartenance aux différents groupes fonctionnels nous permet d'interpréter les patrons observés sur un plan biologique et écologique. Le résultat de l'ACP montre une discrimination assez claire entre trois grands ensembles d'individus : les endocoprides, les petits paracoprides, et les grands paracoprides – télécoprides. Dans la plupart des études qui abordent les communautés de bousiers sous l'angle des groupes fonctionnels, petits et grands paracoprides sont regroupés sans distinction de taille au sein d'un groupe unique, les paracoprides (Jankielsohn et al., 2001; Jay-Robert et al., 2008a; Numa et al., 2012; Campos & Hernández, 2015; Tonelli et al., 2019). Nous avons d'ailleurs appliqué cette méthode en **Partie 2**. Ici, nos résultats montrent une discrimination assez nette entre ces deux groupes d'espèces sur la base de plusieurs traits, notamment les traits relatifs à la morphologie alaire, à la longueur des pattes et à la morphologie du pronotum. En classant ces individus au sein d'un même groupe, on assume une similitude forte entre eux. Or, bien que ceci soit en partie vrai d'un point de vue écologique, les différences morphologiques observées ici indiquent très certainement des contraintes / exigences écophysiologiques différentes entre petits et grands paracoprides et de fait des capacités à occuper des niches écologiques différentes. Notre analyse, qui prend en compte une certaine variabilité phénotypique, permet de placer chaque individu sur des gradients continus de combinaisons de traits et donc de mieux refléter les stratégies écologiques au sein de l'assemblage.

Chez les insectes, le pronotum concentre les muscles liés à l'articulation des pattes (Cruse et al., 2009). Parce qu'ils passent l'essentiel de leur temps directement à l'intérieur des excréments (Hanski & Cambefort, 1991; Gittings & Giller, 1997), on peut faire l'hypothèse que les pattes avant courtes et larges des endocoprides facilitent leur déplacement dans la matière fécale. Parce qu'ils ne fouissent pas, l'allocation énergétique liée au développement d'une musculature importante des membres est probablement moindre chez ces animaux en comparaison des espèces fouisseuses, ce qui expliquerait la taille plutôt réduite de leur pronotum par rapport au reste du corps. Les petites espèces de bousiers paracoprides, en revanche, possèdent un pronotum particulièrement développé et des membres antérieurs

plus longs en comparaison des pattes arrières. Ces caractéristiques morphologiques pourraient être une adaptation à la vie souterraine, leur permettant de creuser des galeries et de les approvisionner en excréments ramenés depuis la surface. Les grandes espèces paracoprides et les télécoprides, qui possèdent aussi un mode de vie en partie souterrain, possèdent un pronotum large, indiquant également un investissement important dans la musculature associée à l'articulation des membres. Mais visiblement, la largeur et la taille du pronotum par rapport au reste du corps sont des traits peu corrélés, indiquant de fait différentes fonctionnalités pour les insectes.

Au contraire des paracoprides qui creusent directement leurs galeries sous les excréments, les télécoprides confectionnent des pilules qu'ils transportent à reculons, poussant la masse sphérique avec leurs pattes arrière (Halffter et al., 2011). Du fait de ce comportement, ils possèdent généralement des pattes postérieures particulièrement développées dont la forme courbée épouse celle de la pilule (Hanski & Cambefort, 1991). Sur l'ACP **(Figure 31)**, on remarque ainsi que les individus de l'espèce télécopride *Gymnopleurus flagellatus flagellatus,* corrélés à l'axe 2, ont des tibias arrière proportionnellement plus longs en comparaison des tibias avant. Cependant, deux individus de l'espèce *Ateuchetus laticollis*, également télécoprides, ne semblent pas reliés à ce trait à en juger par leur position près de l'axe 1. Ces deux espèces auraient pourtant, selon la bibliographie, une écologie et des comportements assez proches (Fabre, 1897). La seule différence notable est que, chez *G. flagellatus flagellatus*, les pilules ne sont confectionnées que pour la reproduction, tandis que chez *A. laticollis*, une pilule est systématiquement réalisée pour l'alimentation et la nidification (Fabre, 1897). Cependant, cette différence de comportement reste difficile à relier aux différences morphologiques observées. En se basant sur les connaissances disponibles pour d'autres espèces proches des mêmes genres, on peut faire l'hypothèse que les pattes avant plus développées chez *A. laticollis* permettent à cette espèce de creuser des terriers plus profonds que *G. flagellatus flagellatus* (Veenakumari & Veeresh, 1996). Ces résultats sont intéressants car ils permettent de distinguer ici deux espèces aux écologies très proches et habituellement classées au sein d'un même groupe fonctionnel (télécoprides), alors que l'observation de leur morphologie semble indiquer des différences de niches.

Les traits relatifs à la morphologie des ailes jouent visiblement un rôle non négligeable dans la ségrégation morphologique des individus et des groupes fonctionnels. Les grands

paracoprides et télécoprides possèdent des ailes plus développées que les petits paracoprides et endocoprides, ce qui doit favoriser la portance. Malgré cela, ils possèdent quand-même une charge alaire particulièrement élevée. Ceci résulte du fait que la masse de l'insecte augmente au cube (en fonction de la taille) alors que la surface portante augmente au carré. On observe ainsi généralement une corrélation entre la masse corporelle et la charge alaire chez les autres groupes d'animaux volants (ex., rhopalocères, Le Roy et al., 2019; hyménoptères, Darveau et al., 2005; chiroptères, Norberg, 1981; oiseaux, Sullivan et al., 2019). Le battement des ailes génère une portance due au flux d'air sur la surface de l'aile. À masse corporelle standardisée, les ailes les plus grandes déplacent plus d'air, de sorte qu'une charge alaire basse doit procurer plus de portance à une vitesse donnée (Le Roy et al., 2019). Ainsi, les individus avec une faible charge alaire pourraient voler lentement tout en produisant la portance nécessaire, alors que chez les individus plus lourds, une vitesse de battement d'ailes suffisante est requise pour générer cette portance. Les individus possédant une charge alaire élevée réalisent donc un vol rapide (Betts & Wootton, 1988; Berwaerts et al., 2002). Nos résultats suggèrent donc que les grands paracoprides et télécoprides devraient avoir un vol plus puissant en comparaison des autres groupes de bousiers. Le pronotum particulièrement large de ces insectes pourrait être associé au développement d'une masse musculaire importante pour permettre un battement rapide des ailes (Berwaerts et al., 2002; Attisano & Kilner, 2015). Au contraire, les endocoprides possèdent un pronotum étroit et devraient, au regard de leur morphologie alaire, avoir un vol plus lent. Nos observations ponctuelles de terrain lors des sessions d'échantillonnage semblent corroborer cette hypothèse mais aucune mesure empirique n'a pu être réalisée. Afin de préciser les implications fonctionnelles associées à différentes formes d'ailes et à des valeurs de charge alaire distinctes, il serait intéressant de mesurer la vitesse de vol sur un lot d'individus appartenant aux différents groupes fonctionnels de bousiers.

La réalisation d'un vol puissant du fait d'un battement des ailes rapide génère un coût énergétique important, susceptible de limiter la durée du vol (Le Roy et al., 2019). Ainsi, le vol des plus grandes espèces de bousiers pourrait être relativement coûteux et limité. Mais un vol puissant et rapide doit aussi permettre de couvrir des surfaces importantes dans un laps de temps donné, et donc de localiser rapidement les excréments. Ceci peut conférer un avantage compétitif aux grands paracoprides et télécoprides dans la préemption de la ressource (Hanski

& Cambefort, 1991; Tocco et al., 2019). D'autres auteurs pensent que les plus grandes espèces de bousiers bénéficient d'une supériorité compétitive grâce à leur capacité de thermorégulation (Bartholomew & Heinrich, 1978; Heinrich & Bartholomew, 1979). En effet, les individus capables de maintenir une température thoracique constante et au-dessus de la température ambiante sont en mesure d'éviter, lors du vol, la surchauffe liée au battement rapide des ailes, mais aussi les déperditions de chaleur (Heinrich, 1974). On peut ainsi faire l'hypothèse que les grandes espèces capables d'endothermie peuvent, en dépit du coût énergétique lié à leur poids, effectuer des vols prolongés en régulant leur température corporelle, et augmenter ainsi les surfaces prospectées pour la recherche de nourriture. Les plus petits bousiers comme les endocoprides, qui seraient des ectothermes stricts, ne pourraient probablement pas effectuer de vols trop longs en raison de pertes de chaleur importantes. Bartholomew & Heinrich (1978) démontrent également que les télécoprides capables d'endothermie peuvent maintenir une température corporelle élevée après le vol afin d'accomplir d'autres fonctions de façon efficace et rapide, telle que la confection et le transport des pilules pour l'alimentation ou la reproduction. De plus, cette particularité physiologique permet à certaines espèces d'être actives lorsque les températures sont plus basses, notamment le soir et le nuit (ex., *Geotrupes stercorarius*, Krogh & Zeuthen, 1941; *Scarabaeus sacer*, Verdú et al., 2012).

Il est généralement proposé que des ailes étroites limitent les turbulences liées au déplacement d'air lors du battement des ailes, réduisant ainsi le coût énergétique associé au vol (Le Roy et al., 2019). Chez les papillons, il a été aussi démontré que les espèces ayant des ailes fines et longues effectuent les vols les plus rapides et possèdent une forte capacité d'accélération (Betts & Wootton, 1988). Nos résultats montrent que les télécoprides, en plus de réaliser des vols théoriquement performants du fait de leur charge alaire élevée, possèdent les ailes les plus étroites en comparaison des autres groupes. La morphologie alaire que nous observons chez les deux espèces de notre jeu de données est similaire à celles d'autres bousiers télécoprides diurnes vivant en Afrique (ex., *Kheper lamarcki*, Tocco et al., 2019; *Gymnopleurus leei*, Tarasov & Génier, 2015). Les ailes de ces insectes présentent aussi la particularité d'avoir un lobe anal particulièrement développé **(Figure 33)**. Chez les odonates par exemple, la surface du lobe anal est plus élevée chez les espèces migratrices, chez qui les dépenses énergétiques doivent être optimisées (Suárez-Tovar & Sarmiento, 2016). Enfin, nous

avons observé sur le terrain que les élytres des grands fouisseurs sont davantage déployés au-dessus du corps lors du vol que chez les rouleurs. Étant donné les turbulences importantes liées au déploiement des élytres lors du vol, il est possible que les grands fouisseurs aient un vol moins aérodynamique (Johansson et al., 2012). On peut faire ainsi l'hypothèse que la morphologie alaire particulière des bousiers rouleurs doit permettre la réalisation d'un vol particulièrement performant (Tocco et al., 2019) et, en dépit d'une charge alaire élevée, moins coûteux en énergie en comparaison des grands fouisseurs.

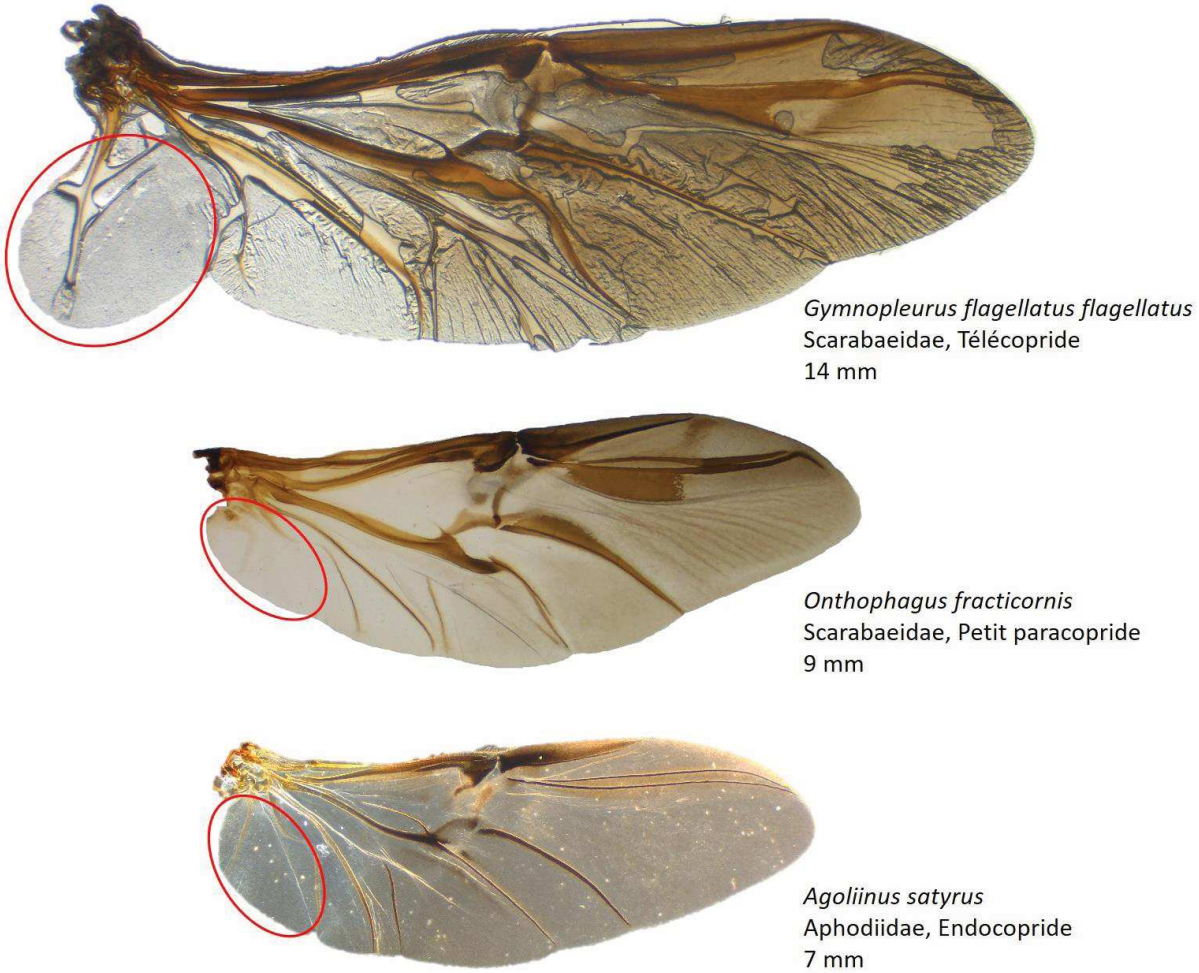


**Figure 33. Comparaison de la région anale (entourée en rouge) des ailes chez trois espèces de bousiers appartenant à des groupes fonctionnels distincts.** La longueur de chaque aile est également annotée. *Photos : William Perrin.*

## 6. Conclusion

Ce travail descriptif nous fournit un ensemble d'éléments permettant d'émettre des hypothèses sur la signification fonctionnelle des différents traits mesurés. Nous pensons cette analyse nécessaire avant d'étudier la réponse fonctionnelle des organismes à diverses pressions environnementales. Bien qu'il y existe une littérature abondante sur l'écologie et la biologie des coléoptères coprophages, l'interprétation fonctionnelle de leurs traits reste en partie théorique, faute de disposer d'études quantitatives qui relient ces traits aux fonctions réalisées. La relation entre le phénotype des bousiers et leur comportement reproducteur est, par exemple, assez bien comprise. Mais certaines distinctions morphologiques, notamment entre les espèces fouisseuses, indiquent des différences de niche. D'autre part, la relation entre la morphologie alaire et la capacité de déplacement chez ces insectes est encore très peu explorée. Pour l'heure, les informations dont nous disposons à partir de la bibliographie disponible pour d'autres arthropodes montrent que la performance du vol est l'affaire de compromis, du fait d'une interaction étroite entre la masse corporelle, la taille, la forme des ailes, et le comportement propre à chaque individu. Il est donc difficile de déterminer avec certitude la capacité de déplacement des différentes espèces de bousiers uniquement à partir des traits morphologiques étudiés sans une étude testant directement la fonction du vol chez ces insectes ainsi que leur comportement. Ce travail expérimental est encore lacunaire chez les arthropodes de façon générale et mérite d'être approfondi.

# **Partie 4 :** Quelles réponses des traits et de la diversité fonctionnelle des coléoptères coprophages à la pression de pâturage ?

*Nous résumons ci-après les points clés du deuxième article scientifique (en vue d'être soumis) de ce manuscrit, intitulé* « Trait-based responses of dung beetle assemblages to grazing intensity in contrasting bioclimatic contexts ».

Ce projet d'article fait suite aux résultats observés en **Partie 2**, et vise à approfondir nos connaissances des mécanismes qui conditionnent la réponse des coléoptères coprophages à la pression de pâturage. Pour cela, nous avons caractérisé les assemblages de bousiers par un lot de traits morphologiques **(Partie 3)** afin d'examiner la réponse fonctionnelle de ces communautés d'insectes à la pression de pâturage. L'utilisation de ces traits, reflétant la variété des stratégies écologiques au sein des assemblages, constitue une approche pertinente pour mieux comprendre par quels processus le pâturage influence la structure des peuplements de bousiers. D'autre part, parce que la réponse observée d'un assemblage à un processus donné dépend avant tout des traits portés par les individus, nous étudions la variation de traits mesurés à l'échelle individuelle. Dans un premier temps, nous examinons la variation de la moyenne des différents traits au sein des assemblages le long des transects de pâturage. Puis, nous observons les changements de la diversité des traits des coléoptères au sein des communautés afin de préciser les processus qui structurent les communautés. Pour cela, nous utilisons des indices de richesse, équitabilité et dispersion fonctionnelle. À nouveau, nous comparons les réponses observées entre les faunes de la steppe de Crau et du massif de la Vanoise afin d'évaluer si la réponse des insectes coprophages aux pratiques pastorales est généralisable à divers contextes bioclimatiques.

## Principaux résultats

Lorsqu'on examine la variation des différents traits en fonction de la pression de pâturage, on note une réponse similaire de la composition fonctionnelle des assemblages entre les deux zones d'étude. Ce résultat valide l'hypothèse générale selon laquelle les pressions

environnementales filtrent les organismes en fonction de leurs combinaisons de traits indépendamment de l'identité des espèces. Nous démontrons premièrement, à la fois dans la steppe et les Alpes, une diminution de la taille moyenne des individus au sein des communautés lorsque la pression de pâturage augmente. À l'inverse, les peuplements des zones les moins pâturées des parcours et alpages sont dominés par des individus de plus grande taille. Ce résultat est en phase avec nos observations précédentes, où nous constations que les espèces indicatrices des zones surpâturées étaient plutôt petites, tandis que les plus grandes étaient plutôt indicatrices des zones faiblement pâturées **(Partie 2)**. Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer ce résultat :

- Chez les arthropodes et y compris les bousiers, les grandes espèces ont généralement un cycle de vie plus long et ont de fait une fécondité plus faible en comparaison des petites espèces **(cf. Introduction)**. Une perturbation élevée du milieu, via le piétinement et la suppression du couvert végétal herbacé, est susceptible de perturber le développement ou le cycle de reproduction des grandes espèces.
- Dans les zones où la végétation est rase voire absente, les grandes espèces pourraient être plus accessibles pour certains prédateurs, et notamment les oiseaux, qui d'après nos observations viennent fréquemment se nourrir dans les habitats surpâturés. Une pression de prédation plus élevée sur les bousiers de grande taille dans ces habitats pourrait contribuer à diminuer leurs populations.
- Du fait de leur capacité de vol potentiellement plus performante **(Partie 3)**, les grandes espèces de bousiers bénéficieraient d'un avantage compétitif dans les zones faiblement pâturées où la ressource est rare. Il est possible que la présence de bousiers fouisseurs en grand nombre dans ces habitats compromette l'installation des petites espèces, en raison d'une compétition intense pour l'utilisation de la ressource.

Dans les deux zones d'étude, nos résultats montrent des réponses similaires de traits que nous pouvons relier, chez les bousiers, à différentes stratégies d'acquisition des ressources (taille des membres antérieurs et postérieurs, taille du pronotum). En particulier, les individus portant des caractéristiques morphologiques associées à la vie souterraine se raréfient sous une pression de pâturage élevée. Ce résultat renforce les hypothèses émises en **Partie 2** relative à la diminution de l'abondance des bousiers fouisseurs dans les habitats surpâturés

(pression importante du troupeau sur le sol du fait de la concentration du bétail sur de faibles surfaces).

Enfin, nous mettons en évidence des changements importants dans la diversité des traits des communautés le long des transects de pression de pâturage. Dans la steppe et les Alpes, la richesse fonctionnelle des traits – qui mesure le volume des valeurs de traits occupé par les individus d'un assemblage – est plus élevée sous une pression de pâturage modérée et diminue à la fois sous une pression faible et élevée de pâturage. La dispersion des traits – qui mesure à quel point les valeurs de traits qui prévalent dans un assemblage sont représentées par des combinaisons de traits divergentes – présente le même patron, en particulier dans les Alpes. Ces résultats révèlent une pression de sélection particulièrement forte à la fois sous un niveau faible (potentiellement lié à une faible disponibilité des ressources) et élevé de pression de pâturage (perturbation intense du milieu). Dans ces habitats, les individus qui coexistent auraient donc tendance à posséder des combinaisons de traits plus similaires, leur permettant de s'adapter aux conditions locales. À l'inverse, une certaine hétérogénéité des conditions d'habitat créées sous un niveau plus modéré de pâturage semble permettre la coexistence d'individus aux combinaisons de traits diverses, reflétant une plus grande potentialité de niches.

L'ensemble de ces résultats ouvre la porte vers des approches expérimentales plus fines, visant à mieux comprendre les implications fonctionnelles des différents traits chez les coléoptères coprophages.

# Trait-based responses of dung beetle assemblages to grazing intensity in contrasting bioclimatic contexts

William Perrin [a], Simone Fontana [b], Sylvain Coq [a], Laurent Berlioz [a], Marco Moretti [b], Pierre Jay-Robert [a]

[a] Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (UMR 5175 CEFE), Université Paul Valéry Montpellier 3, Université de Montpellier, École Pratique des Hautes Études (EPHE), Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Montpellier, France

[b] Biodiversity and Conservation Biology, Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf, Switzerland

William Perrin: wilm.perrin@yahoo.com **(corresponding author)**

Simone Fontana: simone.fontana@wsl.ch

Sylvain Coq: sylvain.coq@cefe.cnrs.fr

Laurent Berlioz: laurent.berlioz@etu.umontpellier.fr

Marco Moretti: mailto:marco.moretti@wsl.ch **(last author)**

Pierre Jay-Robert: pierre.jay-robert@univ-montp3.fr **(last author)**

## Abstract

Livestock grazing puts major anthropogenic pressure on biological communities worldwide. While it does not affect all species in the same way, it may have an influence on their functional traits. Focusing on these traits can thus help to identify the mechanisms underlying changes in community assembly along environmental gradients. In this study, we investigated how grazing intensity affects the trait composition and diversity of dung beetle assemblages in France, where these insects are closely associated with livestock. In particular, we addressed the effects of fine-scale variations in grazing pressure by sampling grazing intensity transects. These transects were defined inside pastures of two distinct biogeographical study areas: a Mediterranean lowland steppe and Western alpine meadows. We selected morphological traits expected to be sensitive to grazing intensity and measured these in 333

sampled individuals from 43 dung beetle species. Using individual-based data, we calculated mean responses in single trait and complementary trait diversity indices. Overall, we found strong shifts in trait composition and diversity of dung beetle assemblages along the grazing intensity transects. In both study areas, high grazing intensity negatively affected dung beetle body mass, as well as traits adapted to underground activity, probably due to increased soil disturbance. At low grazing intensity, larger species were favoured, perhaps due to their superior competitive ability and higher dispersal capacity. When considering trait richness and, to a lesser extent, trait dispersion, these peaked at moderate grazing intensity in both study areas. This pattern seems to reflect that an intermediate level of available resources and soil disturbance enables individuals with different autecological requirements to coexist. The findings showed that the traits we selected responded strongly to changes in grazing intensity. To improve the predictive power of trait-based approaches on dung beetles, potential functional traits that may influence individual survival and reproduction should be further tested.

Keywords: morphological traits, trait diversity, body size, Mediterranean, Alps

## Introduction

Since human societies now have the capacity to alter the dynamics of most terrestrial ecosystems (Ellis 2015), understanding the responses of organisms to land management is a major challenge of ecological research. Livestock farming is one of the most widespread human activities and is the dominant type of land use worldwide (Alkemade et al. 2013). In Europe over the last fifty years, the socioeconomic context has polarized livestock activities, with large areas left abandoned while practices are intensified in concentrated locations (Steinfeld et al. 2010). These trends in livestock management are likely to lead to profound changes in ecosystems (Stoate et al. 2009, Squires et al. 2018). Locally, herbivorous ungulates constitute a source of disturbance (Hobbs 2006), affecting the structure of pasture-living species assemblages through several processes such as trampling and selective plant biomass removal. These effects usually depend on the intensity, timing and duration of grazing (O'Neill et al. 2010), which together modulate the livestock pressure on various trophic levels of

communities (Kruess and Tscharntke 2002, Báldi et al. 2005, van Klink et al. 2015, Herrero-Jáuregui and Oesterheld 2018).

Environmental pressures such as livestock grazing are unlikely to affect all species identically, but are expected to be mediated by species' functional traits, which are any morphological, phenological, behavioural or physiological characteristics measurable at the individual level that influence the growth, survival and fitness of organisms (Violle et al. 2007). Land use management usually acts as an environmental filter, selecting for the organisms most adapted to local conditions.

Livestock grazing has been shown to constrain communities towards dominant species with stress-tolerant or stress-avoidance strategies (Díaz et al., 2001)Díaz et al. 2001), thus reducing functional divergence in persisting species assemblages (Chillo et al. 2017, Arnan et al. 2018). In plants, long-term livestock pressure usually selects for species that are short in height, with smaller, more tender leaves and a short lifecycle, allowing them to persist under conditions of repeated trampling and defoliation (Díaz et al. 2007).

Animals are also expected to be particularly sensitive to grazing intensity that directly modifies their physical habitat (i.e. vegetation structure and cover) and food resources (i.e. diversity and abundance of plants and prey) (van Klink et al. 2015, Val et al. 2019, Leal et al. 2019). Chillo et al. (2017) found that overgrazing in sand dunes reduced the diversity of traits related to resource acquisition strategies (e.g. diet, foraging strategy) in both small mammals and ant assemblages, thus selecting for the specialized strategies most adapted to a high level of disturbance.

In addition to changing the vegetation and soil conditions, grazing ungulates also provide faeces, used by many organisms for food or reproduction (Lee and Wall 2006). Of these, dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae) constitute one of the most characteristic species groups in grazed habitats, and are involved in the key ecosystem process of dung removal (Nichols et al. 2008). Dung beetles are easy to sample (Gardner et al. 2008), respond strongly to a wide range of anthropogenic pressures, and are well-suited for revealing functional community–land use relationships (Nichols et al. 2013, Audino et al. 2014, Beiroz et al. 2018). To exploit ephemeral and patchy dung pads, dung beetles display a wide range of feeding and breeding strategies, reducing competition between co-occurring species (Hanski

and Cambefort 1991). Some species develop entirely inside the dung (dung-dwellers), while others relocate dung fragments for feeding and breeding, either building tunnels under dung pads (tunnelers) or rolling dung balls some distance from the excrement (rollers) (Doube 1990). Generally, soil-digging species (tunnelers and rollers) have lower fecundity than dung-dwellers, which they offset with a higher level of parental care (i.e. resource provisioning for their larvae). These three nesting guilds thus reflect differences in species' reproductive rates (Halffter and Edmonds 1982) and in their sensitivity to habitat changes (Campos and Hernández 2015). However, classifying species according to these nesting guilds may limit our predictive power and mechanistic understanding of individual responses to environmental conditions. The natural history of many dung beetle species remains incomplete, and the classification of species in a given guild is often made from generalizations based on phylogenetic relatedness (Raine et al. 2018).

The ecology of some species groups may be, however, more complex than expected, and a large diversity of ecological strategies may exist within a guild (Gittings and Giller 1997). Recently it has been demonstrated that disentangling the dung beetle phenotype into continuous morphological traits is likely to be a good surrogate for the ecological diversity of dung beetle assemblages and would allow us to improve our mechanistic knowledge behind their responses to the environment (Inward et al. 2011, Raine et al. 2018). Since (i) morphological traits are good proxies of the niche position of a species within a community (Ricklefs and Travis 1980), and (ii) ecologists stress the need of using continuous measured traits (McGill et al. 2006), trait-based approaches should provide a useful tool to investigate dung beetle functional responses to grazing intensity.

Trait-based studies rely on two main approaches – single trait and multiple trait – to quantify the effects of stressors on various levels of biological organization (Lavorel et al. 2008). The former involves the analysis of single traits values, which allows the inference of the mechanisms by which land-use gradients affect the trait composition of communities (Lavorel and Garnier 2002). In line with this, the mean value of traits in a community is commonly used to investigate the reshuffling of community composition in response to various gradients (Ricotta and Moretti 2010, 2011). In the multiple-trait approach, the range, distribution and relative abundance of functional traits in organisms in a given species assemblage are characterized as descriptors of trait diversity in a community using multidimensional indices

(Mason et al. 2013). A number of indices have been proposed (Schleuter et al. 2010, Fontana et al. 2014), which can be categorized into the three complementary components of trait richness, trait evenness and trait dispersion (Mason et al. 2005, Laliberté and Legendre 2010). Since these components are assumed to be independent of each other (Mason et al. 2005, Villéger et al. 2008, Fontana et al. 2016) and reflect different mechanisms of community assembly (Mouchet et al. 2010), considering them simultaneously is recommended in order to obtain a more detailed and comprehensive description of functional structure. While trait richness and dispersion respond mainly to changes in portions of the multidimensional trait space that reflect the disappearance of unviable phenotypes (Cornwell et al. 2006, Laliberté and Legendre 2010, Mouillot et al. 2013, Fontana et al. 2016), trait evenness is considered a measure of niche partitioning, and therefore increases when resource scarcity results in a low overlap in multiple trait dimensions as a way to escape competition (Fontana et al. 2018, 2019, He et al. 2018). To date, empirical studies that use both multiple-trait and single-trait approaches simultaneously to mechanistically understand the effects of anthropogenic pressure on natural communities are rare (but see Eggenberger et al. 2019, Birkhofer et al. 2015, Chillo et al. 2017). Moreover, most studies have investigated these effects by using average trait values for species (Mouillot et al. 2013). In the standard multiple-trait indices (Villéger et al. 2008), weighting for species abundance implies that all individuals are considered identical in terms of trait values, which means that changes in trait distribution at the community level are only driven by changes in a species' relative abundance. However, the observed community-level changes across land-use gradients reflect individual responses. Recently developed indices allow the integration of intraspecific trait variation in trait-based studies (Carmona et al. 2016, Fontana et al. 2016). These indices are particularly relevant when working with continuous measured traits at an individual scale (Fontana et al. 2018): for example, morphological traits (Eggenberger et al. 2019).

In this study, we investigated whether variation in grazing intensity drives changes in functional trait composition (single trait) and the multidimensional trait space of dung beetle communities. We worked at a fine spatial scale of analysis that has been poorly studied (Jerrentrup et al. 2014, Chillo et al. 2017) to assess the effects of intra-pasture variations in grazing intensity. We sampled dung beetles at three grazing levels – low, moderate and high grazing intensity – in pastures with a long-term grazing history. Five traits were measured to

reflect various aspects of their functional ecology and to best represent the morphological diversity within the taxonomic group (Inward et al. 2011).

In our case, the most available type of faeces by far in the studied pastures was sheep droppings. Grazing intensity is likely to determine the amount of sheep droppings (resource availability) in the field (Jay-Robert et al. 2008c). In contexts of low grazing intensity, co-occurring dung beetle species are expected to compete for scarce resources. The resulting competitive interactions are expected to select for traits favouring foraging efficiency. Consequently, competitive filtering should decrease with increasing resource availability.

At the same time, soil trampling increases with grazing intensity, resulting in a high level of disturbance (e.g. soil compactness, bare soil patches, erosion, etc.) that often makes the habitat unsuitable for arthropods (Chappell et al. 1971, Bonte and Maes 2008, Cornelisse and Hafernik 2009). In dung beetles, some authors have previously recorded depleted populations of soil-nesting species in intensively grazed habitats (Hutton and Giller 2003, Negro et al. 2011). Therefore, a high level of disturbance is usually expected to prevent the persistence of large arthropod species (Ribera et al. 2001, Larsen et al. 2005, Simons et al. 2016). Based on these potential processes, we made two hypotheses about how trait composition might respond to grazing intensity:

1) that average body mass would decrease with increasing grazing intensity.
2) that morphological traits related to soil-nesting strategies would be filtered out at high grazing intensity (due to the high level of soil disturbance from livestock trampling).

With respect to multiple-trait variation, we expected that the pressure exerted by grazing intensity on dung beetle traits would be followed by changes in community trait diversity. Filtering caused by both resource availability and habitat disturbance at the extremities of the grazing gradient should reduce the range of trait values expressed in those communities and lead to a convergence towards homogeneous and well-adapted phenotypes. We thus made the following hypotheses:

3) that trait richness (the amount of trait space covered by all individuals) and trait dispersion (the prevalence of extreme trait values in the multidimensional trait space) decrease at low grazing intensity (filtering by dung-resource availability) and high

grazing intensity (filtering by soil-resource availability) and peak at moderate intensity (combination of droppings and soil resource availability).

4) that trait evenness (the regularity in the distribution of individuals in the trait space) increases at low and high grazing intensity (strong competition to access the available dung and/or soil resources) and decreases at moderate grazing intensity (lower competition due to more heterogeneous resource conditions).

We tested these hypotheses in pastures in two distinct bioclimatic areas: (i) a Mediterranean semi-arid lowland steppe, and (ii) 2000-m-altitude mountain pastures in the Western Alps. These two areas support different dung beetle communities: one typical of Mediterranean dry steppe grasslands (Tatin et al. 2014) and one adapted to the high-altitude climate of the Alps (Lumaret and Stiernet 1991). By comparing the responses observed between these two areas, we wanted to determine how far the trait-based responses of dung beetles to grazing intensity are generalizable across distinct environmental contexts.

## Material and methods

### Study areas and sampling design

We carried out our study in pastures in two protected areas in France that are highly distinct in terms of bioclimatic conditions: the Coussouls de Crau National Nature Reserve (hereafter, 'the steppe') and the Vanoise National Park (hereafter, 'the Alps'). The steppe is a vast area of dry grasslands (11,000 ha) located near the Mediterranean Sea (43°33'N, 4°51'E) at an altitude of less than 50 m a.s.l. (Tatin et al. 2013). The climate is typically Mediterranean, with a dry season in summer, and two periods of rainfall in spring and autumn (mean annual temperature: 14 °C; mean annual rainfall: 540 mm). In this semi-arid steppe, sheep grazing is a tradition that dates back centuries (Badan et al. 1995); today, some 40,000 sheep still graze the plain from the end of winter to early summer (Tatin et al. 2013). The grazing activity is organized in a patchwork of 70 contiguous pastures through which a shepherd conducts the herd. The Alps study area is located in the western Alps (45°14'N, 6°43'E) and has a typical alpine climate, with snowy winters and mild summers (mean annual temperature: 9.5 °C; mean annual rainfall: 965 mm). Every year 61,000 sheep graze the subalpine grasslands of the

Vanoise National Park, following a transhumant cycle: herds are brought up to the high-altitude pastures in early summer and moved down to the valleys and plains in autumn.

We selected two distinct pastures in each study area, locally named '*Petit Carton*' and '*Grosse du Couchant*' in the steppe, and '*Aussois*' and '*Barbier*' in the Alps. All the pastures have a long-term grazing history, experiencing uninterrupted grazing for at least 190 years in the steppe, and at least 68 years in the Alps (according to information provided by local range managers). The two pastures in each area were separated by 6.2 km in the steppe and 3.2 km in the Alps. Within each area, the two sampled pastures were characterized by a homogeneous grassland habitat dominated by herbaceous species and had a similar soil type (steppe: compacted clay soil from alluvial deposits of the paleo-Durance River; Alps: silica and silicate-rich substrates from crystalline rocks). One distinct sheep flock grazed each pasture during a four-month period on average each year (March–June in the steppe and July–October in the Alps).

In each pasture, we defined three areas characterized by different grazing intensity levels: low grazing intensity (LGI), moderate grazing intensity (MGI) and high grazing intensity (HGI). To identify these grazing intensity transects, we relied on the current livestock management used by local shepherds and herders. The LGI areas were located at the edge of pastures, where shepherds lead their flocks only occasionally, resulting in low droppings availability and low livestock-induced pressure. The MGI areas were located in the main diurnal grazing areas, where shepherds regularly lead their flocks throughout the grazing season. Here, the distribution of droppings is temporally regular but spatially heterogeneous, depending on preferential foraging areas, which vary depending on forage availability. The HGI areas were located within or near the overnight sites of the flock. In the Alps, these sites are relatively small outdoor fenced enclosures. In the steppe, most of the pastures benefit from a barn in which sheep are kept during the night. The livestock pressure around these barns is especially high (Devaux et al. 1983), and is expected to be comparable to that inside the enclosures in alpine pastures. In one of the steppe pastures, '*Grosse du Couchant*', the barn is too small for the flock and sheep stay overnight in a fenced enclosure, as in the Alps pastures. All of these HGI zones are characterized by intensive and repeated trampling (extended areas of bare soil) and a high load of droppings. In the '*Petit Carton*' steppe pasture, the HGI area was not the exact resting place (because it did not seem useful to sample insects in the barn itself) but its

surroundings, which were crossed by the flock twice a day. Once these grazing intensity (GI) transects were defined, we validated them by measuring the maximum height of herbaceous vegetation and the amount of sheep droppings in each GI area. The results showed that the maximum height of herbaceous vegetation significantly decreased while the amount of sheep droppings significantly increased with a rise in grazing intensity **(Tab. 1, Supplementary material Appendix 1, Fig. A1, A2)**.

**Table 1.** Mean maximum vegetation height (cm) and mean dung quantity (g^m²) at each level of grazing intensity in the steppe and the Alps.

| | **Mean max. vegetation height (cm) ± SD** | | | **Mean dung quantity (g^m²) ± SD** | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | LGI | MGI | HGI | LGI | MGI | HGI |
| **Steppe** | 56.1 ± 36.2 | 25.6 ± 13.2 | 12.2 ± 10.2 | 3.1 ± 8.1 | 11.0 ± 11.9 | 56.2 ± 21.2 |
| **Alps** | 47.2 ± 24.7 | 33.3 ± 12.8 | 9.7 ± 6.8 | 0.0 ± 0.0 | 14.6 ± 13.3 | 146.1 ± 58.6 |

## Dung beetle sampling

Within each LGI, MGI and HGI area in each of the four pastures, we collected dung beetles from one sampling plot (3 grazing levels x 4 pastures = 12 sampling plots in total) using five pitfall traps (method described by Veiga et al. 1989). In both study areas, HGI zones had a small surface area (less than 5000 m²), so in order to sample as homogeneous a habitat as possible in terms of grazing pressure and to standardize the sampling design for all GI zones, we placed CSR traps 10 m apart in accordance with the standard design used in temperate contexts (Lobo et al. 1998, Lobo et al. 2006, Jay-Robert et al. 2008a, 2008b, Frank et al. 2017). The traps consisted of plastic basins (Ø 20 cm, depth 15 cm) buried to the rim in the soil, filled with water and a few drops of neutral soap, and covered with a grid, on top of which we placed 300 g of fresh sheep droppings. We conducted our sampling during the period when dung beetle species richness is highest in the French Mediterranean (spring; Lumaret and Kirk 1991) and in the Western Alps (summer; Lumaret and Stiernet 1991), in 2018 and 2017 respectively. The traps were exposed for 72 hours on sunny days in April (steppe) and in August (Alps). Overall, 60 pitfall traps were set up (5 per level of grazing intensity x 3 GI levels x 2 pastures x 2 areas).

## Dung beetle traits

We identified all the captured specimens to species level using the taxonomic key provided by Paulian and Baraud (1982) for French dung beetles and the recent nomenclature for Palearctic coleopterans provided by Löbl and Löbl (2016). We selected a maximum of 10 individuals per species (in some species less than 10 were available), resulting in a total of 333 individuals whose traits were measured. Due to the restricted number of individuals selected per species, we privileged the selection of females to reduce variability resulting from the strong sexual dimorphism present in some species (Paulian and Baraud 1982).

For each individual, we measured the following morphological traits: dry body mass, pronotum length, pronotum width, elytra length, front tibia length, front tibia width and back tibia length. Dry biomass was determined after drying beetles at 70 °C for 24 h, using a Sartorius CPA1245S analytical balance (Sartorius, Göttingen, Germany) with precision to 0.0001g. Other measurements were made with a Leica MZ75 microscope and Leica Application Suite V4.12 software (Leica, Wetzlar, Germany). We usually selected right members for the wing and leg measurements, but sometimes left members if the right member was damaged. Based on the literature (Hanski and Cambefort 1991; Nichols and Gardner 2011, Inward et al. 2011, Griffiths et al. 2015, Pessôa et al. 2017, Raine et al. 2018), we combined the different morphological traits to capture the ecological diversity of dung beetles. We thus calculated four ratios that we used in our analyses: back tibia to front tibia length, front tibia width to front tibia length, pronotum width to pronotum length, and pronotum length to pronotum + elytra length. We used the sum of pronotum length + elytra length as a proxy for body length (Radtke and Williamson 2005). These four trait combinations were expected to respond to grazing intensity in terms of amount of feeding resources and underground nesting opportunities **(Tab. 2)**. We used these four ratios to calculate the different trait-based metrics.

## Statistical analyses

We performed all the analyses with R software (version 3.6.0; R Development Core Team 2019).

Because (i) we did not measure all the sampled individuals and (ii) some species were represented by less than 10 individuals (e.g. rare species, individuals in poor condition and/or

with some body parts missing), we used a procedure to standardize across traps the number of individuals used for the calculation of trait-based metrics by taking into account relative species abundance at the same time. For each trap, we compiled a trait table containing all measurements available for all the individuals in the species present. In this table, each species could have a different number of individual trait measurements. We multiplied these to obtain the same number of rows (= least common multiple of measurement numbers) for each species. In this way, each species had the same absolute number of rows, but possibly a different variability in the measurements in these rows (e.g. for species with only two individuals measured, only these two values were multiplied). For each species, we then multiplied all species-specific rows by the species' abundance in the given trap. From this final trait table, we calculated several trait-based metrics (described below) by bootstrapping 10 individuals 999 times. In this way, the probability of selecting a given individual from this table reflected relative species abundance, and intraspecific trait variability was adequately taken into account by repeating the calculation 999 times (with the maximal resolution available, which was different for each species). We used the mean of the bootstrapped values of each trait-based metric for each trap in the statistical analyses.

We first investigated the trait composition of dung beetle communities by calculating the mean of each single trait **(Tab. 2)**. We then investigated the trait diversity of dung beetle communities using three independent and complementary multiple-trait indices that describe trait richness (trait onion peeling or TOP), trait evenness (trait even distribution or TED) (Fontana et al. 2016) and trait dispersion (FDis; Laliberté and Legendre 2010). To avoid including correlated traits in the calculation of trait diversity indices (Naeem and Wright 2003), we checked for correlations between the different trait ratios **(Supplementary material Appendix 2, Fig. A3)**. The ratio "pronotum width to pronotum length" was strongly correlated with body mass (Pearson's r of 0.58). We thus decided to remove body mass for the calculation of multiple-trait indices, so the maximum pairwise correlation between morphological traits was 0.44, which we considered an acceptable level of correlation.

The TOP index is the sum of all successive convex hull areas touching the individuals of a community in a multidimensional trait space. The TED index measures regularity in the distribution of individuals when compared with a perfectly even reference distribution. The FDis index is the mean distance of individuals to the centroid of trait distribution. The TOP and

**Table 2.** Summary of the traits used to characterize the trait composition and diversity of dung beetle species assemblages. For each trait, we provide an explanation of the variation measured and information about the ecological relevance of the trait according to the literature. Under each trait, the abbreviated name used in the results is given.

| Trait | What the trait represents/ Ecological relevance | Sources |
|---|---|---|
| **Dry body mass (g)**<br>(= Mean body mass (g)) | The size of an individual. The higher the value, the larger the individual.<br><br>Trait related to nutritional needs (requirement for adults and larvae), metabolic rate, dispersal capacity (correlated to wing loading) and reproductive rates (large species usually have lower fecundity). | Hanski and Cambefort 1991<br>Davis et al. 1999<br>Larsen et al. 2008<br>Nichols et al. 2009, 2013 |
| Ratio<br>**Back tibia length to Front tibia length**<br>(= Mean back:front tibia length) | The length of the back tibia compared to the front tibia. The higher the value, the longer the back tibia compared to the front one.<br><br>Soil-digging species are expected to have more developed front tibias than dung-dwelling species. Dung beetles that roll dung balls (rollers) usually have more developed back tibias. | Hanski and Cambefort 1991<br>Inward et al. 2011 |
| Ratio<br>**Front tibia width to Front tibia length**<br>(= Mean width:length front tibia) | The width of the front tibia compared to its length. The higher the value, the wider the front tibia.<br><br>Longer front tibias might reflect a greater aptitude to move materials (dung, soil) from underground to the soil surface. Broad front tibias might be required to move within the dung. | Hanski and Cambefort 1991<br>Inward et al. 2011 |
| Ratio<br>**Pronotum width to Pronotum length**<br>(= Mean width:length pron.) | The width of the pronotum. The higher the value, the wider the pronotum.<br><br>The pronotum carries muscles associated to legs (related to digging ability and dung manipulation) and wings (related to flight performance). | Berwaerts et al. 2002<br>Attisano and Kilner 2015<br>Pessôa et al. 2017 |
| Ratio<br>**Pronotum length to Body length**<br>(= Mean pron. length:body size) | The proportion of the pronotum compared to the rest of the body. The higher the value, the larger the pronotum compared to the rest of the body.<br><br>The pronotum carries muscles associated to legs (related to digging ability and dung manipulation) and wings (related to flight performance). | Berwaerts et al. 2002<br>Attisano and Kilner 2015<br>Pessôa et al. 2017 |

TED fulfil theoretical requirements that make them suitable for application to individual-based measurements and have been proved to be effective tools for integrating intraspecific variability in community analysis (Fontana et al. 2016, 2018, 2019). The TOP increases with the addition of original trait values in the multidimensional trait space. It is sensitive to the addition/exclusion of trait values located both in the middle and at the edges of the trait distribution (Fontana et al. 2016, Legras et al. 2018). Continuous variation in TED can signal organisms converging around certain trait combinations (low TED following data clustering) or spreading more regularly in the trait space (higher TED). The FDis increases when the most abundant organisms possess highly different trait combinations. We used the R script provided by Fontana et al. (2016) to compute the TOP and TED indices, and the R package 'FD' (Laliberté and Legendre 2010) (*dbFD* function) to compute the FDis index.

We assessed the effect of the 'grazing intensity' factor (with three levels: LGI, MGI, HGI) on the five multidimensional trait-based metrics and on the mean and variance of single traits using linear models with pitfall traps as sampling units. Because our aim was to compare the response of dung beetle communities to grazing between the two study areas, we fitted the models separately for the steppe and the Alps. Our sampling design featured two nested levels: two studied areas (steppe and Alps) with two pastures each. The identity of the sampled pastures in each area could be considered as a random factor. However, the number of independent pastures in both the steppe and the Alps (two in each) was insufficient to accurately estimate group-level variation (Gelman and Hill 2007). As a result, we used standard linear models, considering 'pasture identity' as a fixed effect. We interpreted the results holding the 'pasture identity' factor constant and focused on the 'grazing intensity' effect, which was the main process we were interested in investigating.

## Results

We collected a total of 11,733 dung beetles belonging to 52 species (see **Supplementary material Appendix 3, Tab. A1**, for a full species list with abundances recorded in each GI area and in each pasture). The species composition in the two study areas was very different, with only four Aphodiinae species in common (*Aphodius cardinalis, Calamosternus granarius, Colobopterus erraticus* and *Otophorus haemorrhoidalis*). Species richness was higher in the

steppe compared to the Alps (30 versus 26), but the mean number of captured individuals in the traps was substantially higher in the Alps (steppe, 48.8 ± 22.2; Alps, mean 342.3 ± 232.3). For all subsequent results, we removed 9 singleton species in order to not give too much importance to very rare species, thus retaining 43 species.

## Mean trait values in response to grazing intensity

We observed significant variation in the mean trait values along the grazing intensity transects **(Fig. 1)**. Overall, the results showed similar patterns between the steppe and the Alps. Dung beetles in LGI areas were, on average, larger than those in HGI areas **(Fig. 1a, 1f)** and had a broader pronotum **(Fig. 1d, 1i)**. They also had longer front tibias proportionally to the back tibias **(Fig. 1b, 1g)** and relatively thin front tibias **(Fig. 1c, 1h)**, while beetles of high grazing areas had rather longer back tibias proportionally to the broader front tibias. In the steppe, dung beetles had a larger-proportioned pronotum relative to their size in LGI and MGI areas **(Fig. 1e)**, while no significant variation was found for this trait in the Alps communities **(Fig. 1j)**.

## Variation of trait diversity indices in response to grazing intensity

We observed some significant variations in trait-diversity indices along the grazing intensity transects and similar trends between the two study areas **(Fig. 2)**. In both the steppe and the Alps, trait richness (TOP) peaked at moderate grazing intensity **(Fig. 2a, 2d)**. Trait dispersion (FDis) increased from LGI to MGI areas in the steppe **(Fig. 2b)**, whereas assemblages in HGI areas did not differ from those of MGI areas. In the Alps, trait dispersion clearly peaked at moderate grazing intensity **(Fig. 2e)**. Trait evenness (TED) tended to increase with increasing grazing intensity in the steppe **(Fig. 2c)**, although not in a significant way. In the Alps, this index did not show significant variation along the grazing intensity transect **(Fig. 2d)**.

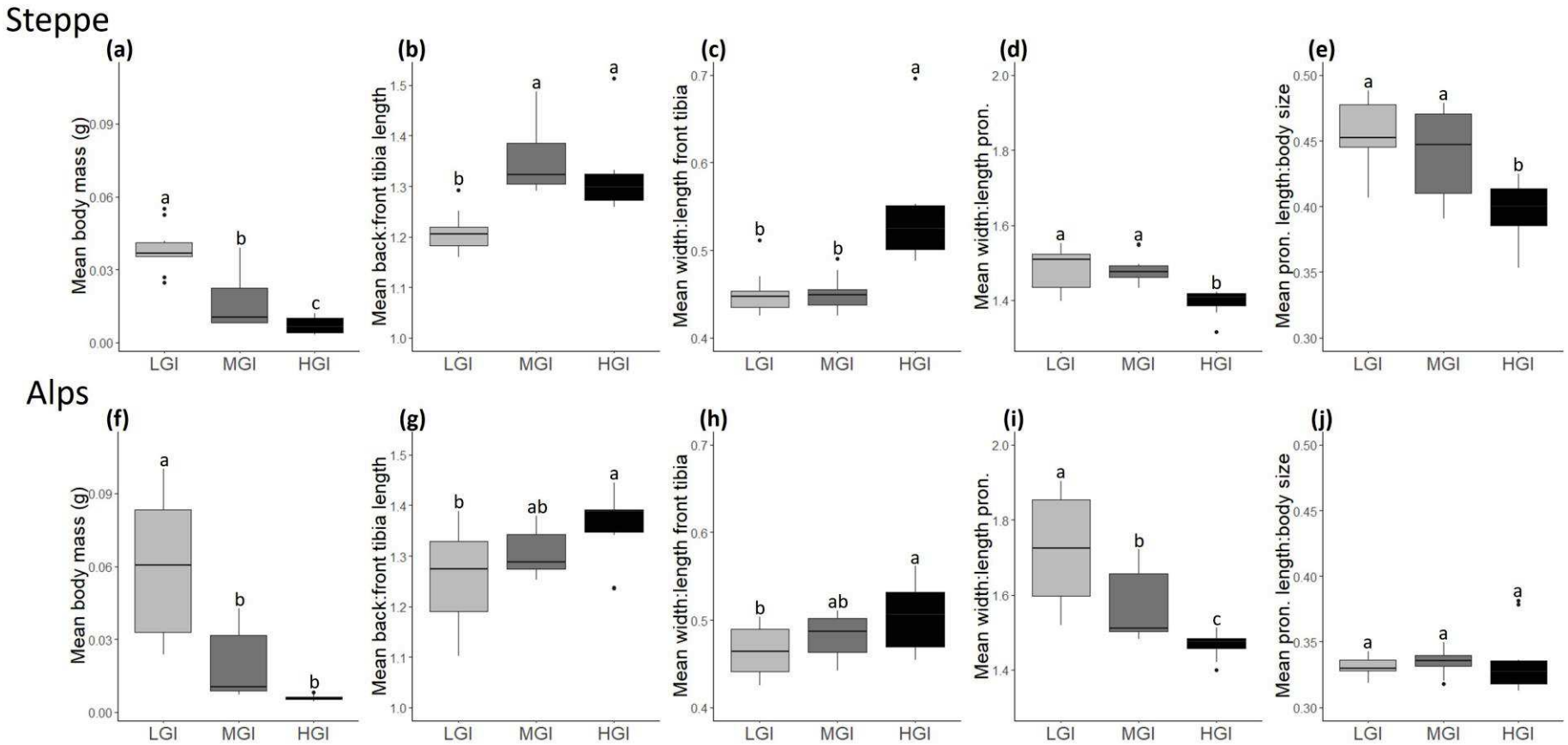


**Figure 1.** Variation in the mean of each trait used for the analyses **(Table 2)** along the grazing intensity transects in the steppe (top row) and the Alps (bottom row). For each response variable, three levels of grazing intensity (GI) were tested: Low (LGI), Moderate (MGI), and High (HGI). The letters (a, b, c) indicate significant differences between grazing intensity levels at α = 0.05 based on the models.

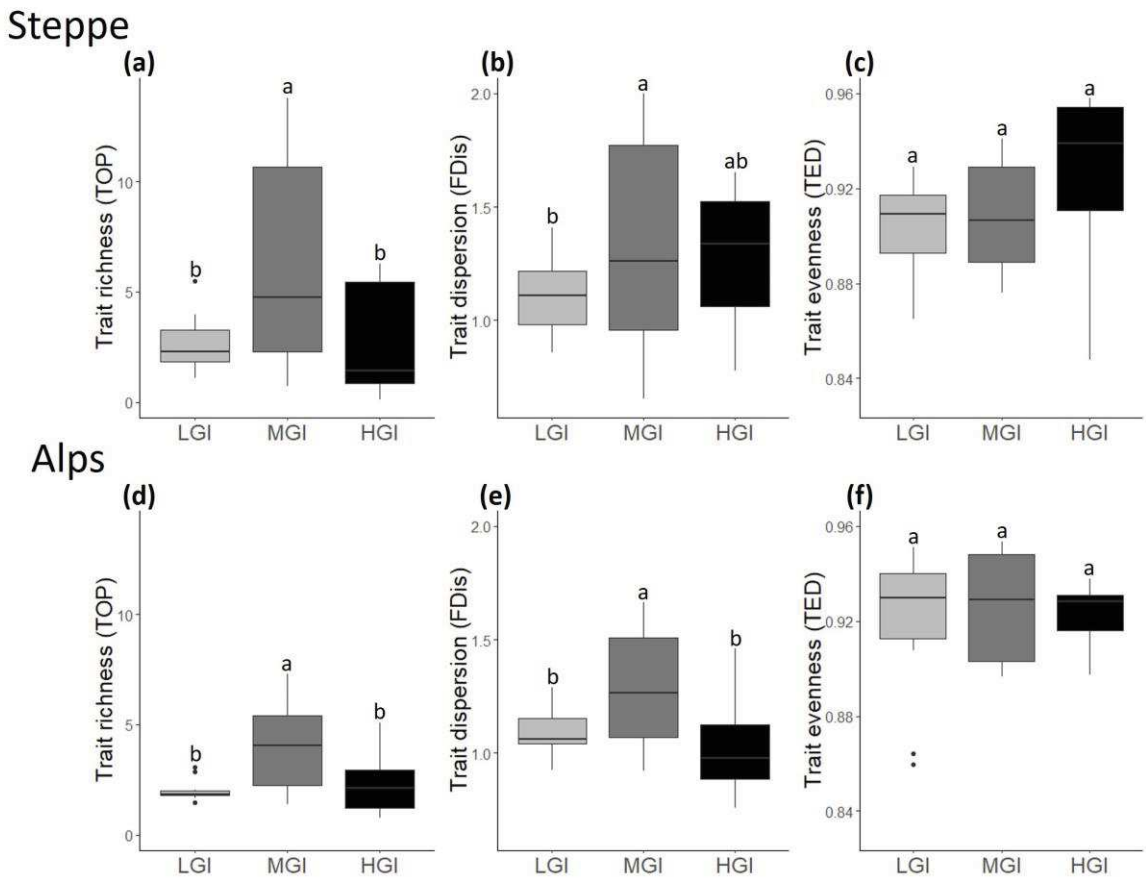


**Figure 2.** Variation in the trait richness (TOP), trait dispersion (FDis) and trait evenness (TED) along the grazing intensity transects in the steppe (top row) and the Alps (bottom row). For each response variable, three levels of grazing intensity (GI) were tested: Low (LGI), Moderate (MGI), and High (HGI). The letters (a, b, c) indicate significant differences between grazing intensity (GI) levels at α = 0.05 based on the models.

## Discussion

To date, only a few studies have simultaneously addressed changes in the trait composition and diversity of biological assemblages under land-use intensity (e.g. Birkhofer et al. 2015, Chillo et al. 2017, Eggenberger et al. 2019). However, combining these two aspects is valuable to make inferences about the mechanistic processes underlying organism responses to environmental gradients. Our results found that the trait composition of dung beetle assemblages shifted strongly between low and high grazing intensity. Overall, the response of the mean trait values to grazing pressure was relatively similar between the steppe and the Alps. These results suggest that fine-scale variation in grazing intensity may act as a selective

pressure on dung beetle traits in the same way, independent of the bioclimatic context. The observed changes in trait composition resulted in significant variations in trait diversity, especially trait richness and trait dispersion.

### Effects of grazing intensity on morphological dung beetle traits

In the two study areas, we revealed substantial – and often similar – changes in the trait composition of dung beetle species assemblages along the grazing intensity transects. The mean of all selected traits showed significant variations with increasing grazing intensity. In both the steppe and the Alps, the observed decline of dung beetle body mass with increasing grazing intensity is consistent with our first hypothesis. Three non-mutually exclusive factors may explain the observed changes in this trait.

Body mass (or, by extension, body size) is a central parameter in animal life histories, as it interacts with most fitness-related traits and metabolic rates (Peters 1983, Blanckenhorn 2000, Brown et al. 2004, Jetz et al. 2004). In various arthropod groups, a community's mean body mass is expected to decrease with increasing anthropogenic pressure and disturbance intensity more generally (Ribera et al. 2001, Larsen et al. 2005, Rader et al. 2014, Birkhofer et al. 2015, Merckx et al. 2018, Eggenberger et al. 2019, Wong et al. 2019). In general, large insects, including dung beetles, tend to have longer life cycles and lower fecundity, compensated by varying degrees of parental care (Hanski and Cambefort 1991). Conversely, smaller species usually have higher fecundity and can be more adapted to highly disturbed habitats. Thus, one might expect that the high frequency and disturbance intensity of grazing in the two study areas could disrupt the development and reproduction cycle of large individuals.

Grazing intensity influences trophic interactions via bottom-up effects, from changes in vegetation structure and diversity to plant eaters and finally to predators (van Klink et al. 2015, Vandegehuchte et al. 2017, Forbes et al. 2019). For example, empirical studies have shown that grazing influences the abundance and diversity of predators and parasitoids via changes in herbivorous invertebrate abundance (Kruess and Tscharntke 2002, van Klink et al. 2015, Vandegehuchte et al. 2017). In turn, changes in arthropod availability may affect the reproductive success of vertebrate predators such as birds (Vickery et al. 2001, Evans et al. 2006, Dennis et al. 2008). The foraging behaviour of many grassland birds is influenced by

sward height, which modifies prey accessibility; highly grazed areas are preferred by some bird species, possibly due to the increased accessibility of prey in short sward (as prey is easier to locate) (Atkinson et al. 2004). Both in the steppe and the Alps, patches of bare soil in highly grazed habitats are frequently visited by several bird species, such as corvids (e.g. the carrion crow *Corvus corone* and chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*) and steppe passerines (e.g. the wheatear *Oenanthe oenanthe*), which search for prey, including dung beetles, in sheep droppings (Young 2015 and personal observations). When vegetation is scarce, droppings and the insects exploiting them are easily visible. A second possible explanation for the decrease of mean body mass with increasing grazing intensity is that there may be an increase of predation pressure on large-bodied dung beetles, which are more detectable, as has been observed for other prey types such as caterpillars (Mänd et al. 2007, Remmel and Tammaru 2009). In areas of high grazing intensity the short sward may increase bird predation of large dung beetles, contributing to depleting their populations. However, this hypothesis remains to be tested in future studies.

Differences in dispersal capacity between dung beetle species according to their size (Roslin 2000) may provide a third explanation for the observed changes in mean body mass. Almost all temperate dung beetle species forage by flying, locating patchy and ephemeral dung resources using their olfactory capacity (Tribe and Burger 2011). Data provided by Larsen et al. (2008) show that dung beetle body mass is highly correlated with wing loading (ratio of body mass to wing surface). Overall, flying insects with high wing loading need a sufficient flight speed to generate lift and compensate for their weight. For this reason, they have a higher wingbeat frequency (Byrne et al. 1988, Le Roy et al. 2019), which results in better flight performance (Berwaerts et al. 2002). In dung beetles, flying performance could thus be correlated to body mass. If so, one might expect the largest individuals to be more efficient in resource acquisition than the smallest in resource-scarce environments, as they are able to fly faster and thus to more rapidly access the few resources available. This is the case in tropical contexts, where large-bodied dung beetles are known to be very active foragers, able to both detect and access food from long distances (Peck and Howden 1984, Nichols et al. 2013). As large species need more food to reproduce (Nichols et al. 2009), their dominance is expected to outcompete smaller dung beetles (exploitative competition) (Gittings and Giller 1999, Horgan and Fuentes 2005).

In a study conducted in Finland, Roslin (2000) found that small individuals mainly display dung pad to dung pad dispersal patterns. The large aggregation of sheep droppings in areas of high grazing intensity may thus create suitable conditions for small dung beetles, which may depend on a higher degree of resource connectivity.

In line with our second hypothesis, that morphological traits related to soil-nesting strategies would be filtered out at high grazing intensity, we found significant variations in traits related to soil-digging along the grazing intensity transects and in a similar way in both study areas. In particular, dung beetles in areas of low grazing intensity tended to have thinner and longer-proportioned front tibias compared to individuals at high grazing intensity sites, which had rather broad and shorter-proportioned front tibias. Well-developed front legs are considered a morphological adaptation for building underground nests during reproduction (Hanski and Cambefort 1991). This suggests that soil-digging dung beetles become scarcer under conditions of high grazing intensity. This result is in line with the findings of Jankielsohn et al. (2001) and Negro et al. (2011) in intensively grazed areas of the African savannah and the Italian Alps, respectively. The proposed mechanisms to explain this pattern is that repeated trampling could disrupt the physical characteristics of soil, creating unfavourable conditions for species that oviposit (e.g. in tiger beetles, Cornelisse and Hafernik 2009) or build underground tunnels. In a recent study, Dabrowski et al. (2019) showed that South African dung beetles are able to dig and reproduce in highly compacted soils, but the effects of soil compaction may change depending on the species considered. High intensity sheep trampling may complicate the persistence of some soil-digger dung beetles, but presently, little is known about the sensitivity of the different European dung beetles to physically altered soil conditions.

We also found that grazing intensity selected particular trait values associated to the shape of the pronotum. In both study areas, dung beetles sampled in low and moderate grazing zones had, on average, a broader pronotum than those of high grazing zones. In the steppe, they also had a larger-proportioned pronotum relative to the rest of the body. An insect's pronotum can be linked to several functions (Snodgrass 1927), thus several non-mutually exclusive hypotheses might explain the observed variation in pronotum shape. First, this part of the body carries muscles associated to wing movement. For example, high flight speed requires strong musculature, so individuals with the highest flight performance usually have a

more developed pronotum (Berwaerts et al. 2002, Attisano and Kilner 2015). This could be in line with our previous hypothesis that resource scarcity in low grazing intensity areas mostly selects for individual morphology that improves foraging efficiency. Secondly, since the foreleg muscles are also located in this region, individuals with a larger pronotum should have a greater ability to dig and move materials from underground to the soil surface (Pessôa et al. 2017). Thus, the selection for a thinner pronotum may also reflect the filtering pressure on soil-digging individuals at high grazing intensity.

### Effects of grazing intensity on trait diversity

Our investigation of trait-based responses to grazing intensity in dung beetles employed a multidimensional trait-based approach, which highlighted trait diversity changes along the grazing intensity transects.

The results validated the third hypothesis: in both the steppe and the Alps, dung beetle trait richness (TOP index: the amount of trait space covered by all individuals) was higher under moderate grazing intensity and lower under low and high grazing intensity. This reflects a decrease in the trait space occupied by individuals living in zones of high grazing intensity. According to the theory of habitat filtering, environmental pressures such as disturbance by grazing and trampling are likely to filter organisms without suitable trait values to cope with the local conditions (Weiher et al. 1998, Pakeman 2011, Mouillot et al. 2013). This may result in a reduced trait space, consisting of a restricted pool of the most adapted trait value combinations (Cornwell et al. 2006). Our findings demonstrated that livestock disturbance in intensively grazed zones selected for specific morphological characteristics, allowing the most adapted dung beetles to persist (e.g. small size, traits related to dung-dwelling). In the least grazed areas, livestock-induced disturbance was negligible, and therefore, the observed decline of trait richness in dung beetle communities is not likely to be attributed to flock pressure. One might expect, instead, that resource availability could play an important role in shaping the functional composition of dung beetle communities. In the studied pastures, this may even be a key factor, as dung beetles depend on one single type of resource, i.e. sheep droppings. When grazing intensity is low, resource scarcity arguably selects for a restricted range of resource use strategies that enhance foraging efficiency. As we mentioned previously, these strategies could be reflected in morphological traits such as body mass. In moderately grazed zones of pastures, intermediate levels of resource availability and

disturbance may create a wider range of potential niches, allowing the coexistence of individuals with different autecological requirements, which, in turn, increases the morphological trait space occupied by the dung beetle communities.

In the Alps, trait dispersion (FDis index: the prevalence of extreme trait values in the multidimensional trait space) clearly peaked at moderate grazing intensity, thus contributing to validate our third hypothesis. In mountain pastures, our hypothesis is that the pressure exerted by both livestock disturbance at high grazing intensity and low resource availability at low grazing intensity filtered out trait combinations towards the edges of the trait space. Consequently, most dung beetles living in these habitats displayed homogeneous or similar trait combinations, leading to overall trait convergence in these communities. This pattern is in line with the usual expectation that the most functionally distinct species are lost first in increasing environmental filtering (e.g. along land-use intensity gradients, Flynn et al. 2009). Conversely, moderate grazing intensity is likely to drive towards trait divergence. The heterogeneity of environmental conditions at this level of grazing allows the coexistence of numerous dung beetles with distinct ecological strategies.

Trait dispersion of steppe dung beetle assemblages was also lower at low grazing intensity and increased at intermediate grazing level. However, contrary to our predictions and to the observed pattern in the Alps, steppe dung beetle communities in HGI habitats did not show reduced trait dispersion compared to those sampled in MGI areas. This result may be explained in differences in grazing conditions between the high grazing zones of the two steppe pastures. In the '*Petit Carton*' site, the most abundant species collected in the HGI area displayed very distinct phenotypes. In this pasture, the communities sampled at HGI had significantly (Mann-Whitney test; $p = 0.01$) higher trait dispersion values (mean = 1.5 ± 0.10) than those of the same habitat in the other pasture*, 'Grosse du Couchant'* (mean = 1.03 ± 0.19). In the '*Petit Carton*' pasture, the HGI area was located next to the barn, while it was located in an outdoor enclosure in *'Grosse du Couchant'* – similar to the alpine pastures. In the former, the measured indicators of grazing intensity **(Supplementary material Appendix 1)** showed that livestock pressure around the barn was higher than in the rest of the pasture. However, it is likely that this pressure was not as high as that inside the outdoor enclosure sampled at *'Grosse du Couchant'*, with the result that the livestock-induced disturbance

intensity around the barn was probably not strong enough to reduce trait dispersion in the dung beetle communities, thus leading to the observed pattern.

We did not observe statistically significant variations of trait evenness (TED index: the regularity in the distribution of individuals in the trait space) along the grazing intensity transects. While no trend appeared in the Alps, in the steppe, we observed a trend towards decreasing trait evenness with decreasing grazing intensity. This pattern could lead to the partial rejection of our fourth hypothesis that trait evenness was expected to be higher at low and high grazing intensity, and lower at moderate grazing intensity. This trend suggests a certain degree of trait clustering and the dominance of a few trait combinations well-adapted to resource scarcity under conditions of low grazing intensity. Conversely, high grazing intensity tended to increase trait evenness, which is in line with our expectations. High TED values are usually the consequence of competition, causing individual phenotypes to spread more evenly along trait axes to better exploit available resources (e.g. He et al. 2018; Fontana et al. 2018). As mentioned, intensively grazed habitats are mostly occupied by dung-dwelling beetles that interact little with the soil substrate, thus mostly depending on dung quantity (Finn and Giller 2000). At high grazing intensity, substantial amounts of droppings are produced **(Supplementary material Appendix 1)**; such resource aggregation may create competition refuges for dung beetles (Horgan 2005). However, in our context, sheep droppings may be highly disrupted by repeated trampling. We thus hypothesize that the trend towards high trait evenness at higher grazing intensity in the steppe might represent a response to increased competition for dung resources difficult to access due to the high level of livestock-induced disturbance.

Overall, the species assemblages we sampled had very high trait evenness whatever the grazing intensity, and a reduced range of TED values (in the steppe, min= 0.85, max= 0.95, mean= 0.91 ± 0.03; in the Alps, min= 0.86, max= 0.95, mean= 0.92 ± 0.02). We suspect generalized and strong competitive interactions in the species assemblages we sampled, leading to the high TED values we observed and probably making it less likely to detect significant differences along the grazing intensity transects. These high trait evenness values may reflect the accepted theory that, in general, dung beetle communities are locally structured by intense intra-specific and inter-specific competition.

## Conclusion

Our study revealed comparable responses of dung beetles to grazing intensity in the Mediterranean steppe and the Alps, thus validating the assumption that environmental pressures filter out organisms based on their trait combinations. Our hypothesis is that grazing intensity affects dung beetle communities through two processes: (i) changes in resource availability and (ii) disturbance intensity. We found directional shifts in dung beetle body size and morphological traits related to the utilization of both dung and soil resources. Larger dung beetles may be favoured at low grazing intensity due to their foraging efficiency, while overgrazing is clearly detrimental for these individuals. The decreasing values of traits related to front tibia length and pronotum width at high grazing intensity may reflect the livestock-induced disturbance on soil-living beetles. Habitat heterogeneity and relaxation of filtering pressure at moderate grazing intensity allowed an increase in dung beetle trait diversity, as showed by trait richness and dispersion. These results offer new insights into the effects of grazing practices on dung beetle communities in temperate pastures.

As the observed responses of communities reflect selective pressures that first act on individuals (Violle et al. 2007, Carmona et al. 2016), our analysis of trait changes at this scale seems a relevant – but poorly investigated – approach. Manipulating insects is usually easy, facilitating the measurement of several traits at the individual scale (Moretti et al. 2017). Nevertheless, this type of work is not cost effective for ecologists and, most of the time, the trait values come – or are extrapolated – from the literature. In our case, we privileged individual-based measurements, but we did not measure all of the captured beetles. While aware that measuring more individuals would have allowed a higher resolution in intraspecific trait diversity, by our adaptive sampling procedure of individuals' traits, we were able to detect significant trends and to rely on these to test our hypotheses. To extend our results, it might be interesting to more deeply investigate the intraspecific level and to test the hypothesis that dung beetle species may respond to changes in grazing conditions through individual phenotypic plasticity (Raine et al. 2018).

Using sets of morphological traits is a relevant way to investigate the effects of environmental pressures, as the phenotype reflects an organism's niche (Ricklefs and Travis 1980). However, for many taxa, and especially the most diverse, such as insects, the trait–environment

response relationship is little understood. Moreover, many morphological characteristics have multiple functional roles, and revealing how morphology differentially affects performance in these roles – or whether a difference even occurs – can be difficult (Moen 2019). Thus we strongly recommend further laboratory and controlled experiments to describe the functional relevance of ecomorphological traits of temperate dung beetle communities. This is a fundamental step towards improving predictive trait-based studies with terrestrial arthropods (Brousseau et al. 2018).

## Acknowledgements

William Perrin received a PhD grant from University Paul-Valéry Montpellier 3, and a supplementary grant from this university to work on this project at the Swiss Federal Research Institute WSL. We would like to thank the Biodiversity and Conservation Biology Research Unit of the WSL for their welcome. The project also received financial support from the Vanoise National Park. We are particularly grateful to the staff at the Provence-Alpes-Côtes-d'Azur Conservatory of Natural Areas and the Vanoise National Park, especially Laurent Tatin, Fanny Sauguet, Guy-Noël Grosset and Franck Parchoux, for their cooperation and assistance in this study. We would also like to thank the shepherds and herders for their cooperation.

## Author contributions

PJR and MM contributed equally to this paper and are joint last authors.

## Permit(s)

Permission to collect dung beetles was given by managers of the two protected areas, the Coussouls de Crau National Nature Reserve and the Vanoise National Park.

## References

Alkemade, R. et al. 2013. Assessing the impacts of livestock production on biodiversity in rangeland ecosystems. – PNAS 110: 20900–20905.

Arnan, X. et al. 2018. Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. – Sci. Total Environ. 631–632: 429–438.

Atkinson, P. W. et al. 2004. What factors determine where invertebrate-feeding birds forage in dry agricultural grasslands? – Ibis 146: 99–107.

Attisano, A. and Kilner, R. M. 2015. Parental effects and flight behaviour in the burying beetle, Nicrophorus vespilloides. – Anim. Behav. 108: 91–100.

Audino, L. D. et al. 2014. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? – Biol. Conserv. 169: 248–257.

Badan, O. et al. 1995. Les bergeries romaines de la Crau d'Arles. Les origines de la transhumance en Provence. - Gallia 52, 263–310.

Báldi, A. et al. 2005. Effects of grazing intensity on bird assemblages and populations of Hungarian grasslands. – Agric. Ecosyst. Environ. 108: 251–263.

Beiroz, W. et al. 2018. Spatial and temporal shifts in functional and taxonomic diversity of dung beetles in a human-modified tropical forest landscape. – Ecol. Indic. 95: 518–526.

Berwaerts, K. et al. 2002. Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly Pararge aegeria. – Funct. Ecol. 16: 484–491.

Birkhofer, K. et al. 2015. Land-use effects on the functional distinctness of arthropod communities. – Ecography 38: 889–900.

Blanckenhorn, W. U. 2000. The Evolution of Body Size: What Keeps Organisms Small? - Q. Rev. Biol. 75: 385–407.

Bonte, D. and Maes, D. 2008. Trampling affects the distribution of specialised coastal dune arthropods. – Basic Appl. Ecol. 9: 726–734.

Brousseau, P.-M. et al. 2018. On the development of a predictive functional trait approach for studying terrestrial arthropods. – J. Animal Ecol. 87: 1209–1220.

Brown, J. H. et al. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. – Ecology 85: 1771–1789.

Byrne, D. N. et al. 1988. Relationship Between Wing Loading, Wingbeat Frequency and Body Mass in Homopterous Insects. – J. Exp. Biol. 135: 9–23.

Campos, R. C. and Hernández, M. I. M. 2015. Changes in the dynamics of functional groups in communities of dung beetles in Atlantic forest fragments adjacent to transgenic maize crops. – Ecol. Indic. 49: 216–227.

Carmona, C. P. et al. 2016. Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales. – TREE 31: 382–394.

Chappell, H. G. et al. 1971. The Effect of Trampling on a Chalk Grassland Ecosystem. – J. Appl. Ecol. 8: 869–882.

Chillo, V. et al. 2017. Functional diversity loss with increasing livestock grazing intensity in drylands: the mechanisms and their consequences depend on the taxa. – J. Appl. Ecol. 54: 986–996.

Cornelisse, T. M. and Hafernik, J. E. 2009. Effects of soil characteristics and human disturbance on tiger beetle oviposition. – Ecol. Entomol. 34: 495–503.

Cornwell, W. K. et al. 2006. A Trait-Based Test for Habitat Filtering: Convex Hull Volume. – Ecology 87: 1465–1471.

Dabrowski, J. et al. 2019. Dung beetles can tunnel into highly compacted soils from reclaimed mined sites in eMalahleni, South Africa. – Appl. Soil Ecol. 134: 116–119.

Davis, A. L. V. et al. 1999. Discontinuous Gas-Exchange Cycles in Scarabaeus Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Mass-Scaling and Temperature Dependence. – Physiol. Biochem. Zool. 72: 555–565.

Dennis, P. et al. 2008. The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland. – J. Appl. Ecol. 45: 279–287.

Devaux, J. P. and al. 1983. Notice de la carte phytosociologique de la Crau. - Biologie-Ecologie méditerranéenne 10, 5-54.

Díaz, S. et al. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? – J. Appl. Ecol. 38: 497–508.

Díaz, S. et al. 2007. Plant trait responses to grazing – a global synthesis. – Glob. Change Biol. 13: 313–341.

Doube, B. M. 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. – Ecol. Entomol. 15: 371–383.

Eggenberger, H. et al. 2019. Urban bumblebees are smaller and more phenotypically diverse than their rural counterparts. – J. Animal Ecol., DOI: 10.1111/1365-2656.13051

Ellis, E. C. 2015. Ecology in an anthropogenic biosphere. – Ecol. Monogr. 85: 287–331.

Evans, D. M. et al. 2006. Low intensity, mixed livestock grazing improves the breeding abundance of a common insectivorous passerine. – Biol. Lett. 2: 636–638.

Finn, J. A. and Giller, P. S. 2000. Patch size and colonisation patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. – Ecography 23: 315–327.

Flynn, D. F. B. et al. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. – Ecol. Lett. 12: 22–33.

Fontana, S. et al. 2014. Opportunities and challenges in deriving phytoplankton diversity measures from individual trait-based data obtained by scanning flow-cytometry. - Front. Microbiol, DOI: 10.3389/fmicb.2014.00324.

Fontana, S. et al. 2016. Individual-level trait diversity concepts and indices to comprehensively describe community change in multidimensional trait space. – Funct. Ecol. 30: 808–818.

Fontana, S. et al. 2018. Individual-level trait diversity predicts phytoplankton community properties better than species richness or evenness. – ISME J. 12: 356–366.

Fontana, S. et al. 2019. Light limitation increases multidimensional trait evenness in phytoplankton populations. - ISME J. 13: 1159–1167.

Forbes, E. S. et al. 2019. Synthesizing the effects of large, wild herbivore exclusion on ecosystem function. – Funct. Ecol. 33: 1597–1610.

Frank, K. et al. 2017. Land use affects dung beetle communities and their ecosystem service in forests and grasslands. – Agric. Ecosyst. Environ. 243: 114–122.

Gardner, T. A. et al. 2008. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests: Cost-effectiveness of biodiversity surveys. – Ecol. Lett. 11: 139–150.

Gelman, A. and Hill, J. 2006. Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models. - Cambridge University Press.

Gittings, T. and Giller, P. S. 1999. Larval dynamics in an assemblage of Aphodius dung beetles. – Pedobiologia 43, 439–452.

Gittings, T. and Giller, P. S. 1997. Life History Traits and Resource Utilisation in an Assemblage of North Temperate Aphodius Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). – Ecography 20: 55–66.

Griffiths, H. M. et al. 2015. Biodiversity and environmental context predict dung beetle-mediated seed dispersal in a tropical forest field experiment. – Ecology 96: 1607–1619.

Halffter, G. and Edmonds, D. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae), an Ecological Approach. – Mexico, Instituto de Ecologia, 177 p.

Hanski, I. and Cambefort, Y. 1991. Dung Beetle Ecology. – Princeton University Press.

He, P. et al. 2018. Scale dependent responses of pine reproductive traits to experimental and natural precipitation gradients. – Environ. Exp. Bot. 156: 62–73.

Herrero-Jáuregui, C. and Oesterheld, M. 2018. Effects of grazing intensity on plant richness and diversity: a meta-analysis. – Oikos 127: 757–766.

Hobbs, N. T. 2006. Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. - In: Danell, K. and al. (ed.), Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 261–288.

Horgan, F. G. 2005. Aggregated distribution of resources creates competition refuges for rainforest dung beetles. – Ecography 28: 603–618.

Horgan, F. G. and Fuentes, R. C. 2005. Asymmetrical competition between Neotropical dung beetles and its consequences for assemblage structure. – Ecol. Entomol. 30: 182–193.

Hutton, S. A. and Giller, P. S. 2003. The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. – J. Appl. Ecol. 40: 994–1007.

Inward, D. J. G. et al. 2011. Local and regional ecological morphology of dung beetle assemblages across four biogeographic regions. – J. Biogeogr. 38: 1668–1682.

Jankielsohn, A. et al. 2001. Effect of Habitat Transformation on Dung Beetle AssemblagesA Comparison Between a South African Nature Reserve and Neighboring Farms. – Environ. Entomol. 30(3):474-483

Jay-Robert, P. et al. 2008a. Temporal coexistence of dung-dweller and soil-digger dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in contrasting Mediterranean habitats. – Bull. Entomol. Res. 98: 303–316.

Jay-Robert, P. et al. 2008b. Spatial and Temporal Variation of Mountain Dung Beetle Assemblages and Their Relationships with Environmental Factors (Aphodiinae: Geotrupinae: Scarabaeinae). – Ann. Entomol. Soc. Am. 101: 58–69.

Jay-Robert, P. et al. 2008c. Relative efficiency of extensive grazing vs. wild ungulates management for dung beetle conservation in a heterogeneous landscape from Southern Europe (Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). – Biol. Conserv. 141: 2879–2887.

Jerrentrup, J. S. et al. 2014. Grazing intensity affects insect diversity via sward structure and heterogeneity in a long-term experiment. – J. Appl. Ecol. 51: 968–977.

Jetz, W. et al. 2004. The scaling of animal space use. – Science 306: 266–268.

van Klink, R. et al. 2015. Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. – Biol. Rev. 90: 347–366.

Kruess, A. and Tscharntke, T. 2002. Grazing Intensity and the Diversity of Grasshoppers, Butterflies, and Trap-Nesting Bees and Wasps. – Conserv. Biol. 16: 1570–1580.

Laliberté, E. and Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. – Ecology 91: 299–305.

Larsen, T. H. et al. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. – Ecol. Lett. 8: 538–547.

Larsen, T. H. et al. 2008. Understanding Trait-Dependent Community Disassembly: Dung Beetles, Density Functions, and Forest Fragmentation. – Conserv. Biol. 22: 1288–1298.

Lavorel, S. and Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. – Funct. Ecol. 16: 545–556.

Lavorel, S. et al. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! – Funct. Ecol. 22: 134–147.

Le Roy, C. L. et al. 2019. Adaptive evolution of butterfly wing shape: from morphology to behaviour. – Biol. Rev. 94: 1261–1281.

Leal, A. I. et al. 2019. Grazing improves habitat suitability for many ground foraging birds in Mediterranean wooded grasslands. – Agric. Ecosyst. Environ. 270–271: 1–8.

Lee, C. M. and Wall, R. 2006. Cow-dung colonization and decomposition following insect exclusion. – Bull. Entomol. Res. 96: 315–322.

Legras, G. et al. 2018. Functional richness: Overview of indices and underlying concepts. – Acta Oecol. 87: 34–44.

Löbl, I. and Löbl, D. 2016. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea and Byrrhoidea. Volume 3. Revised and Updated Edition. – Brill, Leiden-Boston.

Lobo, J. M. et al. 1998. Sampling dung beetles in the French Mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices. – Pedobiologia 42, 252-266.

Lobo, J. M. et al. 2006. Regional and local influence of grazing activity on the diversity of a semi-arid dung beetle community. – Divers. Distrib. 12: 111–123.

Lumaret, J. P. and Kirk A. A. 1991. South Temperate Dung Beetles, - In: Hanski, I., Cambefort, Y. (ed.), Dung Beetle Ecology. Princeton University Press, pp. 97-115.

Lumaret, J. P. and Stiernet, N. 1991. Montane Dung Beetles, - In: Hanski, I. and Cambefort, Y. (ed.), Dung Beetle Ecology. Princeton University Press, pp. 242-254.

Mänd, T. et al. 2007. Size dependent predation risk in cryptic and conspicuous insects. – Evol. Ecol. 21: 485.

Mason, N. W. H. et al. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. – Oikos 111: 112–118.

Mason, N. W. H. et al. 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients (M Zobel, Ed.). – J. Veg. Sci. 24: 794–806.

McGill, B. J. et al. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. – TREE 21: 178–185.

Merckx, T. et al. 2018. Body-size shifts in aquatic and terrestrial urban communities. – Nature 558: 113–116.

Moen, D. S. 2019. What Determines the Distinct Morphology of Species with a Particular Ecology? The Roles of Many-to-One Mapping and Trade-Offs in the Evolution of Frog Ecomorphology and Performance. – Am. Nat. 194: E81–E95.

Moretti, M. et al. 2017. Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. – Funct. Ecol. 31: 558–567.

Mouchet, M. A. et al. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules: Functional diversity measures. – Funct. Ecol. 24: 867–876.

Mouillot, D. et al. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. – TREE 28: 167–177.

Naeem, S. and Wright, J. P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. – Ecol. Lett. 6: 567–579.

Negro, M. et al. 2011. The impact of overgrazing on dung beetle diversity in the Italian Maritime Alps. – Environ. Entomol. 40: 1081–1092.

Nichols, E. S. and Gardner T. A. 2011. Dung Beetles as a Candidate Study Taxon in Applied Biodiversity Conservation Research, - In: Simmons, L. W. and Ridsdill-Smith, T. J. (ed.), Ecology and Evolution of Dung Beetles. Wiley Blackwell, pp. 267-297.

Nichols, E. S. et al. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. – Biol. Conserv. 141: 1461–1474.

Nichols, E. S. et al. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. – Oikos 118: 481–487.

Nichols, E. S. et al. 2013. Trait-dependent response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional scales. – Ecology 94: 180–189.

O'Neill, K. M. et al. 2010. Effects of Livestock Grazing on Grasshopper Abundance on a Native Rangeland in Montana. – Environ. Entomol. 39: 775–786.

Pakeman, R. J. 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. – J. Ecol. 99: 1143–1151.

Paulian, R. and Baraud, J. 1982. Faune des Coléoptères de France II - Lucanoidea et Scarabaeoidea. Encyclopédie Entomologique XLIII. - Éditions Lechevalier SARL, Paris.

Peck, S. B. and Howden, H. F. 1984. Response of a Dung Beetle Guild to Different Sizes of Dung Bait in a Panamanian Rainforest. – Biotropica 16: 235–238.

Pessôa, M. B. et al. 2017. Assemblage and functional categorization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) from the Pantanal. – PeerJ 5: e3978.

Peters, R. H. 1983. The ecological implications of body size. - Cambridge University Press.

R Development Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.

Rader, R. et al. 2014. The winners and losers of land use intensification: pollinator community disassembly is non-random and alters functional diversity. – Divers. Distrib. 20: 908–917.

Radtke, M. G. and Williamson, G. B. 2005. Volume and Linear Measurements as Predictors of Dung Beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) Biomass. – Ann. Entomol. Soc. Am. 98: 548–551.

Raine, E. H. et al. 2018. Tropical dung beetle morphological traits predict functional traits and show intraspecific differences across land uses. – Ecol. Evol. 8: 8686–8696.

Remmel, T. and Tammaru, T. 2009. Size-dependent predation risk in tree-feeding insects with different colouration strategies: a field experiment: Size-dependent predation of insect larvae. – J. Animal Ecol. 78: 973–980.

Ribera, I. et al. 2001. Effect of Land Disturbance and Stress on Species Traits of Ground Beetle Assemblages. – Ecology 82: 1112–1129.

Ricklefs, R. E. and Travis, J. 1980. A Morphological Approach to the Study of Avian Community Organization. – Auk 97: 321–338.

Ricotta, C. and Moretti, M. 2010. Assessing the functional turnover of species assemblages with tailored dissimilarity matrices. – Oikos 119: 1089–1098.

Ricotta, C. and Moretti, M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. – Oecologia 167: 181–188.

Roslin, T. 2000. Dung Beetle Movements at Two Spatial Scales. – Oikos 91: 323–335.

Schleuter, D. et al. 2010. A user's guide to functional diversity indices. – Ecol. Monogr. 80: 469–484.

Simons, N. K. et al. 2016. Multi-taxa approach shows consistent shifts in arthropod functional traits along grassland land-use intensity gradient. – Ecology 97: 754–764.

Snodgrass, R. E. 1927. Morphology and Mechanism of the Insect Thorax. – Smithsonian institution.

Squires, V. R. et al. 2018. Grasslands of the World: Diversity, Management and Conservation. – CRC Press.

Steinfeld, H. et al. 2013. Livestock in a changing landscape, volume 1: drivers, consequences, and responses. – Island Press.

Stoate, C. et al. 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. – J. Environ. Manage. 91: 22–46.

Tatin, L. et al. 2013. Ecologie et conservation d'une steppe méditerranéenne – La plaine de Crau. – QUAE, ISI Print.

Tatin, L. et al. 2014. First study focused on dung beetles in the Crau steppe. – Nature de Provence 1 – 12.

Tribe, G. D. and Burger, B. V. 2011. Olfactory Ecology, - In: Simmons, L. W. and Ridsdill-Smith, T. J. (ed.), Ecology and Evolution of Dung Beetles. Wiley Blackwell, pp. 267-297.

Val, J. et al. 2019. Recent grazing reduces reptile richness but historic grazing filters reptiles based on their functional traits. – J. Appl. Ecol. 56: 833–842.

Vandegehuchte, M. L. et al. 2017. Mammal-induced trophic cascades in invertebrate food webs are modulated by grazing intensity in subalpine grassland. – J. Animal Ecol. 86: 1434–1446.

Veiga, C. M. et al. 1989. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilitades en el studio de las communidades coprofagas de Scarabaeoidea (Col.). II; Analisis de efectividad. – Rev. Ecol. Biol. Sol. 26(1): 91–109.

Vickery, J. A. et al. 2001. The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. – J. Appl. Ecol. 38: 647–664.

Villéger, S. et al. 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. – Ecology 89: 2290–2301.

Violle, C. et al. 2007. Let the concept of trait be functional! – Oikos 116: 882–892.

Weiher, E. et al. 1998. Community Assembly Rules, Morphological Dispersion, and the Coexistence of Plant Species. – Oikos 81: 309–322.

Wong, M. K. L. et al. 2019. Trait-based ecology of terrestrial arthropods. – Biol. Rev. 94: 999–1022.

Young, O. P. 2015. Predation on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): a literature review. – Trans. Am. Entomol. Soc. (1890) 141: 111–155.

## Supplementary material

**Appendix 1.** Characterization of the grazing intensity transects.

**Appendix 2.** Correlation matrix of the studied dung beetle traits.

**Appendix 3.** Species list with abundances recorded in each GI area and in each pasture.

## **Appendix 1.** Characterization of the grazing intensity transects.

In each of the GI sampled zones (LGI = Low Grazing Intensity, MGI = Moderate Grazing Intensity and HGI = High Grazing Intensity) within each pasture, we measured the maximum height of herbaceous vegetation along four 5-m transects at distances of 1 m apart. A metal rod inserted in the soil marked the measurement point. We also collected sheep droppings in five 1-m² quadrats located 10 m apart. We then dried and weighed the droppings to obtain the dry weight of droppings per quadrat. Separately for each study area, we assessed the variation in maximum herbaceous vegetation height and dung quantity along the grazing intensity gradient. We tested the effect of grazing intensity with a Kruskal-Wallis test by ranks, and then used a non-parametric pairwise comparisons test (post-hoc Mann-Whitney U test) to reveal significant differences between the grazing intensity levels. We applied the Holm (1979) correction to estimate the p values given by the post-hoc tests.

In both study areas, the effect of grazing intensity on droppings quantity and herbaceous vegetation height was always significant at $p < 0.001$ (Kruskall-Wallis test). **Figures A.1** and **A.2** show the variation in these two variables along the grazing intensity gradient.

### Reference cited

Holm, S., 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scand. J. Stat*. 6, 65-70.

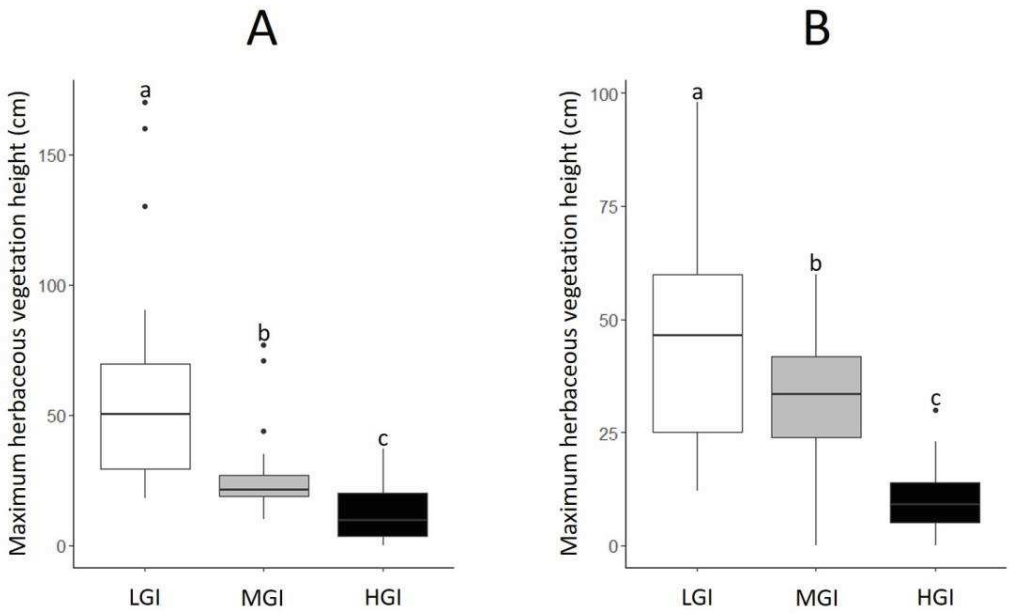


**Figure A.1.** Maximum herbaceous vegetation height [cm] along the grazing intensity gradient in the steppe (A) and the Alps (B). Different letters (a, b, c) indicate significant differences in vegetation height between the three levels of grazing intensity (Low: white, Moderate: grey, High: black), at α = 0.05 based on a non-parametric pairwise comparisons test (Mann-Whitney U test) and after Holm correction.

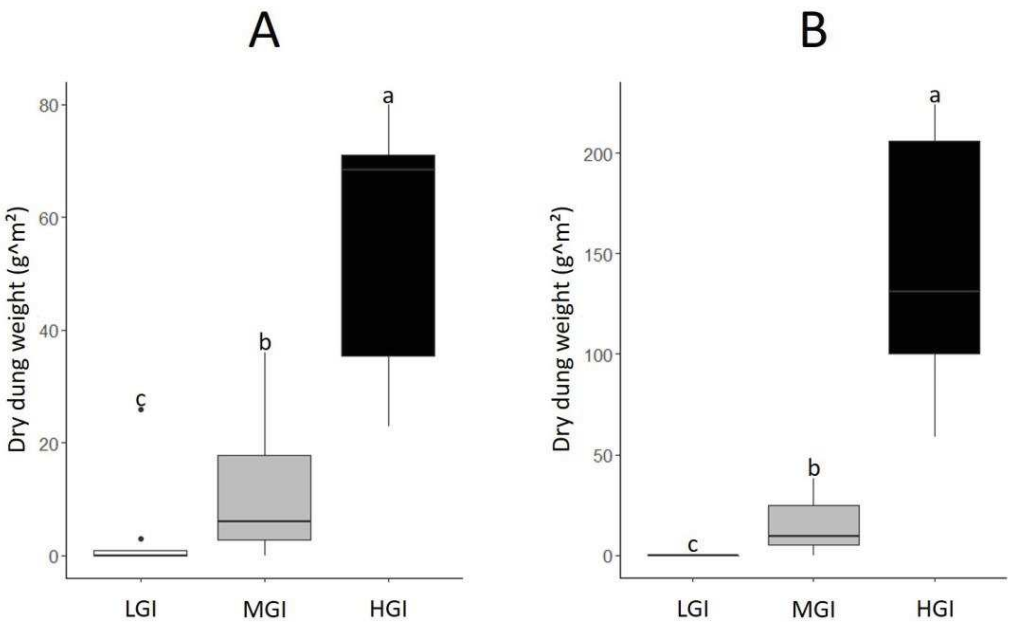


**Figure A.2.** Dry dung weight [g] collected inside the 1-m² quadrats along the grazing intensity gradient in the steppe (A) and the Alps (B). Different letters (a, b, c) indicate significant differences in dry dung mass between the three levels of grazing intensity (Low = LGI, Moderate = MGI and High = HGI), at α = 0.05 based on a non-parametric pairwise comparisons test (Mann-Whitney U test) and after Holm correction.

## **Appendix 2.** Correlation matrix of the studied dung beetle traits.

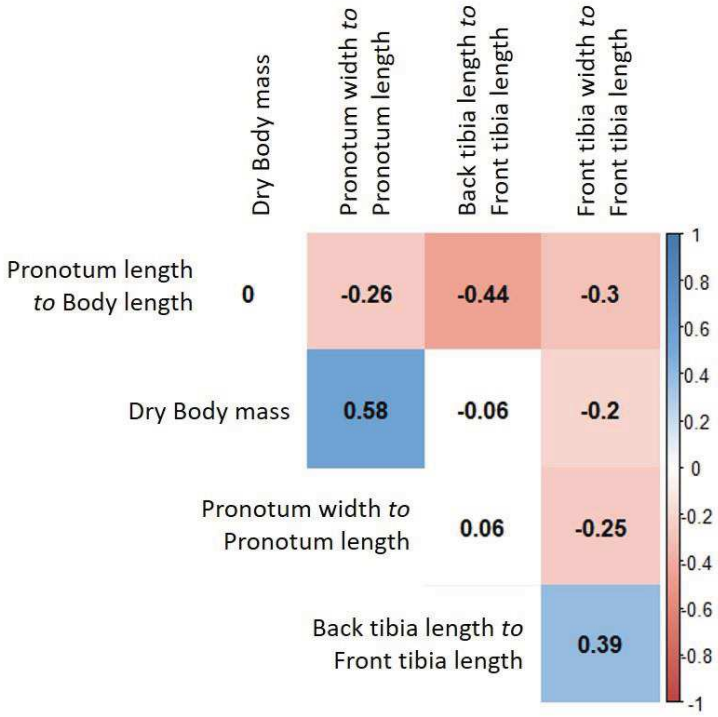


**Figure A.3.** Correlation matrix of the studied dung beetle traits. The numbers correspond to the values of the Pearson's correlation coefficients between each pair of traits. Squares in blue (positive correlations) or red (negative correlations) represent significant correlations between the pairs of traits ($\alpha = 0.05$).

## **Appendix 3.** Species list with abundances recorded in each GI area and in each pasture.

**Table A1.** In total, 11,733 individuals belonging to 52 species were collected in the 60 dung-baited pitfall traps (5 per sampling plot at each grazing intensity level, 15 per pasture, 30 per study area). The species common to the two areas are highlighted in grey.

| | Steppe | | | | | | Alps | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Scientific name** | **Pasture A** - '*Grosse du Couchant*' | | | **Pasture B** - '*Petit Carton*' | | | **Pasture C** - '*Barbier*' | | | **Pasture D** - '*Aussois*' | | |
| | **LGI** | **MGI** | **HGI** | **LGI** | **MGI** | **HGI** | **LGI** | **MGI** | **HGI** | **LGI** | **MGI** | **HGI** |
| *Acrossus depressus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 3 | 3 | 0 | 1 | 0 |
| *Acrossus luridus* | 0 | 10 | 1 | 18 | 28 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Acrossus rufipes* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 4 | 14 | 8 | 4 |
| *Agoliinus satyrus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 9 | 0 | 0 | 0 |
| *Agrilinus constans* | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Amidorus immaturus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 19 | 7 | 0 | 0 | 0 |
| *Amidorus obscurus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 205 | 913 | 649 | 21 | 153 | 357 |
| *Anoplotrupes stercorosus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 51 | 182 | 31 | 55 | 42 | 22 |
| *Aphodius cardinalis* | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Aphodius fimetarius* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 15 | 4 | 12 | 5 | 10 |
| *Aphodius foetidus* | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 19 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Ateuchetus laticollis* | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Biralus satellitius* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Bodilopsis rufa* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9 | 68 | 135 | 20 | 5 | 39 |
| *Bubas bubalus* | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Caccobius schreberi* | 2 | 9 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Calamosternus granarius* | 2 | 0 | 85 | 0 | 0 | 71 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 |
| *Calamosternus unicolor* | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Colobopterus erraticus* | 9 | 6 | 0 | 8 | 21 | 48 | 2 | 1 | 1 | 70 | 40 | 122 |
| *Coprimorphus scrutator* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Copris hispanus hispanus* | 5 | 2 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Esymus pusillus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 4 | 4 | 4 |
| *Eudolus quadriguttatus* | 6 | 4 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Euheptaulacus carinatus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 264 | 183 | 601 | 135 | 364 | 108 |
| *Euheptaulacus villosus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Euoniticellus fulvus* | 9 | 5 | 0 | 0 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Euoniticellus pallipes* | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Euorodalus paracoenosus* | 36 | 23 | 2 | 10 | 87 | 56 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Geotrupes stercorarius* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 1 | 0 | 10 | 0 | 3 |
| *Gymnopleurus flagellatus flagellatus* | 8 | 6 | 0 | 1 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Melinopterus consputus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Melinopterus tingens* | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Nialus varians* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus baraudi* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 254 | 59 | 10 | 1 | 3 | 0 |
| *Onthophagus fracticornis* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 853 | 1139 | 146 | 420 | 74 | 78 |
| *Onthophagus furcatus* | 1 | 12 | 1 | 0 | 7 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus joannae* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus lemur* | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus maki* | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus opacicollis* | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 37 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus ruficapillus* | 2 | 13 | 45 | 0 | 8 | 42 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus taurus* | 6 | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Onthophagus vacca* | 162 | 176 | 2 | 120 | 86 | 33 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Oromus alpinus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 1077 | 665 | 0 | 0 | 3 |
| *Otophorus haemorrhoidalis* | 2 | 4 | 0 | 2 | 12 | 15 | 5 | 0 | 2 | 9 | 1 | 1 |
| *Parammoecius corvinus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 15 | 0 | 0 | 0 | 381 |
| *Pleurophorus caesus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Pleurophorus mediterranicus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Rhodaphodius foetens* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| *Teuchestes fossor* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 4 | 2 | 0 |
| *Trypocopris vernalis ssp.* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 1 | 0 | 5 | 1 | 0 |
| *Trypocropris alpinus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

# **Partie 5 :** Quelles conséquences de la pression de pâturage sur les rôles fonctionnels assurés par les bousiers ?

## Conséquences de la pression de pâturage sur la dégradation des excréments

### 1. Introduction

Dans les **Parties 2** et **4**, nous avons abordé les effets de la pression de pâturage sur la composition et la structure taxonomique (basées sur l'identité des espèces) puis fonctionnelle (basées sur les traits des espèces) des communautés de coléoptères coprophages. Nous avons vu que la composition des communautés de bousiers était très sensible à la variabilité intra-parcellaire de l'intensité du pâturage. La capacité des différentes espèces à se maintenir sous une pression de pâturage donnée dépend en particulier de leurs combinaisons de traits, qui déterminent leur faculté à se développer dans les habitats perturbés par le surpâturage ou dans des milieux où la disponibilité des ressources est faible.

Si la diversité spécifique, l'abondance et les traits des individus reflètent les réponses des bousiers à la pression de pâturage, ces attributs des peuplements déterminent également les fonctions écologiques réalisées par ces insectes. La fonction majeure des bousiers dans leur écosystème réside dans leur capacité à décomposer les déjections de vertébrés (Nichols et al., 2008). Or l'effet d'un assemblage de coprophages sur la décomposition des excréments dépendra d'une multitude de facteurs et notamment de l'abondance (Tixier et al., 2015; Manning et al., 2016), de la richesse spécifique (Slade et al., 2011; Dangles et al., 2012), de la diversité fonctionnelle (Slade et al., 2007; Milotić et al., 2019), de la présence de groupes fonctionnels spécifiques (Kaartinen et al., 2013; Milotić et al., 2017) et d'espèces de grande tailles (Andresen, 2003; Larsen et al., 2005) dans cet assemblage. Ainsi, plusieurs auteurs démontrent qu'un changement dans la structure et/ou la composition des communautés de bousiers le long d'un gradient écologique donné peut s'accompagner d'une altération des fonctions que celles-ci exercent dans leur écosystème (Andresen, 2003; Larsen et al., 2005; Braga et al., 2013).

Dans un premier temps, nous nous intéressons donc aux conséquences de l'intensité du pâturage sur la décomposition des déjections. Pour cela, nous nous sommes en particulier intéressés aux alpages du Parc National de la Vanoise, ayant fait l'objet des analyses faunistiques réalisées dans les précédents chapitres. En particulier, nous souhaitons répondre aux questions suivantes : (i) Quelle est la contribution des coléoptères coprophages à la décomposition de ces excréments ? (ii) Comment cette contribution varie-t-elle en fonction de la pression de pâturage ? (iii) Peut-on relier la variation observée de la dégradation des excréments à celle de la structure des communautés de bousiers ?

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Plan d'échantillonnage

Les données analysées dans le cadre de cette étude proviennent des échantillonnages réalisés en 2017 dans les deux alpages du massif de la Vanoise **(cf. Introduction)** et incluent notamment les inventaires dont les données ont servi aux analyses présentées dans les Parties précédentes. Nous rappelons ici brièvement le plan d'échantillonnage détaillé dans la partie **Méthodologie** du manuscrit.

Dans chaque alpage (sites d'*Aussois* et du *Barbier*), nous avons caractérisé un transect de pression de pâturage comportant trois zones d'échantillonnage, celles-ci représentant trois niveaux distincts d'intensité de pâturage : Faible, Modéré, Élevé. Ces zones ont été définies avec les éleveurs et bergers de chaque alpage et grâce à une caractérisation des habitats (mesure de la hauteur de la végétation herbacée et de la quantité d'excrément dans chaque habitat, **cf. Méthodologie**). Le transect ainsi défini pour chaque alpage était à la fois représentatif de la conduite du troupeau en cours mais également des pratiques des années antérieures.

### 2.2. Échantillonnage des bousiers et mesure de la dégradation des excréments

Nous avons conduit notre expérimentation pendant la période maximale d'activité des bousiers en montagne, c'est-à-dire entre fin juillet et début août. À chaque niveau du transect de pression de pâturage, nous avons inventorié les communautés de coléoptères coprophages

grâce à cinq pièges de type Barber et suivant un protocole standardisé **(cf. Méthodologie)**. Les pièges ont été laissés actifs sur le terrain pendant 72 h. À chaque niveau du gradient, parallèlement aux captures, nous avons mesuré la décomposition d'excréments de brebis. Pour cela, nous avons comparé la dégradation de dépôts fécaux soumis à l'activité des coléoptères coprophages (« échantillons expérimentaux ») à celle de dépôts fécaux protégés de l'action des insectes (« échantillons témoins ») grâce à une cage en moustiquaire à mailles fines **(cf. Méthodologie)**. La masse de chaque échantillon (expérimental et témoin) a été standardisée à 300 g. Au bout de 15 jours, nous avons collecté la totalité de la matière fécale restant au sol pour chaque échantillon expérimental et témoin. Les restes de chaque échantillon ont été séchés à l'étuve puis brûlés au four à moufles afin de mesurer précisément la quantité de matière organique restante. Par la suite, nous parlerons de quantité de MOF (Matière Organique Fécale) *restante* et *décomposée.*

### 2.3. Traits des coléoptères coprophages

À partir des inventaires faunistiques réalisés, nous avons mesuré plusieurs traits sur un échantillon de 10 individus au maximum (1 – 10) pour chaque espèce recensée (tous pièges et sites confondus), totalisant 333 individus mesurés. Nous avons déterminé le poids sec de chaque individu après passage à l'étuve, et avons mesuré six traits morphologiques : longueur et largeur du pronotum, longueur des élytres, longueur et largeur du tibia avant et longueur du tibia arrière. Ces traits ont été combinés sous forme de ratios afin de décrire au mieux la variabilité phénotypique des assemblages, celle-ci reflétant les différences écologiques et comportementales entre les différentes espèces de bousiers (Inward et al., 2011; Pessôa et al., 2017; Raine et al., 2018) : largeur sur longueur du protibia, longueur du métatibia sur longueur du protibia, largeur sur longueur du pronotum et longueur du pronotum sur (longueur du pronotum + longueur des élytres) (voir **Partie 3** pour plus de détails sur le choix de ces traits et la méthode de mesure utilisée). Nous avons calculé la moyenne de chacun de ces quatre ratios au sein des assemblages. Pour cela, nous avons utilisé une méthodologie spécifique, tenant compte du fait que tous les individus capturés n'ont pas été mesurés. Nous invitons le lecteur à se reporter à la **Partie 4** pour plus d'informations sur cette méthode.

## 2.4. Descripteurs de la structure et de la composition des communautés

Nous avons mesuré et utilisé plusieurs descripteurs de la structure et de la composition des communautés de bousiers après avoir retiré les espèces singletons de nos inventaires, et en définissant chaque piège comme un assemblage. Pour cela, nous nous sommes basés sur la littérature existante pour choisir les descripteurs les plus pertinents au regard de leur importance dans la décomposition des matières fécales (Andresen, 2003; Larsen et al., 2005; Slade et al., 2007; Rosenlew & Roslin, 2008; Slade et al., 2011; Dangles et al., 2012; Braga et al., 2013; Kaartinen et al., 2013; Nervo et al., 2014; Tixier et al., 2015; Manning et al., 2016; Frank et al., 2017; Milotić et al., 2017; Manning & Cutler, 2018; Buse & Entling, 2019; Milotić et al., 2019).

Pour chaque assemblage, nous avons mesuré l'abondance et la richesse spécifique représentées par les individus collectés. À partir des quatre ratios de traits morphologiques mesurés, nous avons calculé la richesse, la dispersion et l'équitabilité des combinaisons de traits au sein des assemblages. Pour cela, nous avons utilisé trois indices conçus ou adaptés par Fontana et al. (2016) pour être calculés à partir de traits mesurés à l'échelle individuelle. L'indice TOP (Trait Onion Peeling), qui mesure la richesse des traits, correspond au volume multidimensionnel des valeurs de traits qu'occupent les individus d'une communauté. L'indice TED (Trait Even Distribution), qui mesure l'équitabilité des traits, évalue à quel point les individus d'une communauté sont régulièrement distribués les uns par rapport aux autres dans ce volume. L'indice FDis, qui mesure la dispersion des traits, calcule le barycentre d'une communauté à partir de toutes les valeurs de traits des individus, et évalue à quel point les valeurs de traits les plus représentées dans cette communauté sont proches ou éloignées du barycentre. Nous invitons le lecteur à se reporter à la **Partie 4** pour plus d'informations sur le calcul de ces trois indices.

En Europe, dans les pâturages d'altitude, toutes les espèces de bousiers n'ont pas un rôle équivalent dans le recyclage des matières fécales. Les bousiers dits endocoprides se nourrissent et se reproduisent directement dans la matière stercorale, tandis que les bousiers dits paracoprides relocalisent des portions d'excrément dans le sol pour nourrir leurs larves (Lumaret & Stiernet, 1991; Borghesio et al. 2014). Dans les alpages, les espèces paracoprides couvrent un large éventail de tailles, de 5 à 27 mm (Lumaret & Stiernet, 1991). Du fait de leurs besoins énergétiques plus importants, les paracoprides de grande taille relocalisent des

quantités de matière fécale beaucoup plus importantes. Si les paracoprides jouent généralement un rôle majeur dans la décomposition des excréments (Milotić et al., 2019), la présence d'espèces de grande taille augmente d'autant plus la quantité de déjection enfouie (Kaartinen et al., 2013). Ainsi, nous avons calculé l'abondance et la proportion des bousiers paracoprides dans chaque assemblage, ainsi que plus spécifiquement l'abondance des paracoprides de grande taille. Nous avons distingué les paracoprides des endocoprides à partir des connaissances dont nous disposons sur l'écologie des espèces inventoriées (Teichert, 1955; Landin, 1961; Lumaret & Stiernet, 1991; Gittings & Giller, 1997; Borghesio et al., 2014).

### 2.5. Analyses statistiques

Nous avons dans un premier temps comparé la quantité de MOF *restante* des échantillons expérimentaux à celle des échantillons témoins pour évaluer la contribution des coléoptères coprophages à la décomposition des excréments. Nous avons effectué cette comparaison dans chaque niveau de pression de pâturage (Faible, Modéré, Élevé) en rassemblant les données issues des deux alpages étudiés. Pour chaque niveau de pression de pâturage, nous avons testé l'effet du type d'échantillon (expérimental versus témoin) sur la quantité de MOF *restante* grâce à un test non paramétrique de comparaisons par paires (test de Mann-Whitney).

Nous avons ensuite analysé la variation de la quantité de MOF *décomposée* par les coléoptères coprophages le long du gradient de pression de pâturage. Pour estimer cette quantité de MOF *décomposée,* nous avons soustrait pour chaque échantillon expérimental d'un niveau de pâturage donné, la quantité moyenne de MOF *restante* des cinq échantillons témoins. Nous avons considéré cette différence comme la contribution réelle des coléoptères à la disparition des matières fécales. Nous avons testé l'effet du facteur « *pression de pâturage* » (trois niveaux d'intensité : Faible, Modéré, Élevé) en interaction avec le facteur « *identité du site* » (deux sites : *Aussois*, *Barbier*) sur la quantité de MOF *décomposée* grâce à un modèle linéaire. Parce que l'interaction entre ces deux facteurs était significative **(cf. Résultats)**, nous avons ensuite scindé l'analyse en testant l'effet du facteur « *pression de pâturage* » sur la quantité de MOF *décomposée* séparément pour chaque alpage grâce à un second modèle linéaire. Nous avons également testé les différences dans la quantité de MOF *décomposée* entre les deux alpages et pour chaque niveau de pression de pâturage grâce au test de Mann-Whitney.

Nous avons enfin analysé la variation des huit descripteurs mesurés sur les assemblages de bousiers (abondance, richesse spécifique, TOP, FDis, TED, poids moyen des individus, abondance et proportion des bousiers paracoprides) le long du gradient de pression de pâturage. L'objectif de cette analyse étant de confronter la variation de la structure et de la composition des assemblages à celle de la quantité de MOF *dégradée* par les insectes et ce en fonction du gradient de pâturage. Nous avons testé l'effet du facteur « *pression de pâturage* » en interaction avec le facteur « *identité du site* » sur chacun des huit descripteurs grâce à un modèle linéaire. Pour le cas particulier de l'abondance, nous avons utilisé un modèle linaire généralisé en corrigeant pour la surdispersion avec une distribution binomiale négative. Nous avons également testé les différences des valeurs observées des différents descripteurs entre les deux alpages étudiés et pour chaque niveau de pression de pâturage grâce au test de Mann-Whitney.

## 3. Résultats

Nous avons capturé un total de 10 268 individus appartenant à 26 espèces de coléoptères coprophages. Sur l'alpage d'*Aussois*, 2 622 individus appartenant à 19 espèces ont été capturés, contre 7 646 individus appartenant à 26 espèces sur l'alpage du *Barbier*.

### 3.1. Effet des coléoptères coprophages sur la décomposition des excréments

La **Figure 34** montre la quantité de MOF *restante* après 15 jours d'exposition sur le terrain. On remarque que la quantité de MOF *restante* à la surface du sol était significativement plus élevée (test de Mann-Whitney ; $p < 0,001$) pour les échantillons témoins en comparaison des échantillons expérimentaux. Ce résultat, montrant un effet significatif des coléoptères coprophages sur la dégradation des excréments, est observable quel que soit le niveau de pression de pâturage considéré.

### 3.2. Variation de la quantité de MOF *décomposée* en fonction de la pression de pâturage

En deux semaines, les coléoptères coprophages ont décomposé en moyenne 31 ± 13 g de MOF sèche. Le modèle linéaire réalisé montre un effet non significatif du facteur « *pression de pâturage* » sur la quantité de MOF *décomposée* ($df = 2$, $F = 1,79$, $p = 0,19$), mais l'effet de

l'interaction de ce facteur avec « l'*identité du site* » est significatif (df = 2, F = 8,89, p = 0,001). La **Figure 35** montre en effet que la quantité de MOF *décomposée* varie significativement le long du gradient de pression de pâturage, mais pas de la même façon dans les deux alpages étudiés. Dans l'alpage d'*Aussois*, l'effet de l'activité des bousiers a diminué avec l'augmentation de la pression du pâturage. À l'inverse, dans l'alpage du *Barbier*, la quantité de MOF *décomposée* a augmenté avec la pression de pâturage. On remarque aussi que la quantité de MOF *décomposée* était sensiblement supérieure sur l'alpage du *Barbier* (*Aussois*, moyenne = 22 ± 12 g ; *Barbier*, moyenne = 41 ± 5 g), et en particulier aux niveaux modérément et fortement pâturés **(Figure 35)**.

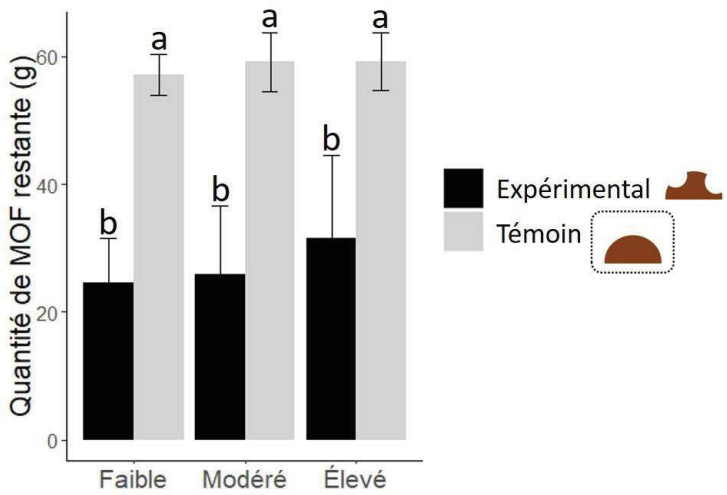


**Figure 34. Quantité de MOF *restante* des échantillons expérimentaux et témoins après 15 jours d'exposition sur le terrain et selon la pression de pâturage.** Des lettres différentes indiquent des différences significatives dans la quantité de MOF *restante* entre les deux types d'échantillons, pour un même niveau de pression de pâturage, au seuil α de 0,05 (test de Mann-Whitney).

### 3.3. Variation de la structure des communautés en fonction des sites et de la pression de pâturage

Le **Tableau 4** montre les résultats des modèles testant l'effet des facteurs « *pression de pâturage* » et « *identité du site* » ainsi que leur interaction sur les neuf descripteurs des communautés. Considérant le facteur « *identité du site* » constant, la pression de pâturage a un effet significatif sur l'ensemble des descripteurs hors mis la richesse spécifique et l'équitabilité des traits. Le facteur identité du pâturage a un effet significatif sur l'abondance, l'équitabilité des traits, l'abondance des paracoprides et des grands paracoprides. L'effet interactif de la pression de pâturage et de l'identité du site est significatif pour l'ensemble des

descripteurs hors mis la richesse spécifique, à nouveau, et la dispersion des traits (FDis). Ce résultat indique que la relation entre la plupart des descripteurs des communautés et la pression de pâturage est différente selon l'alpage considéré.

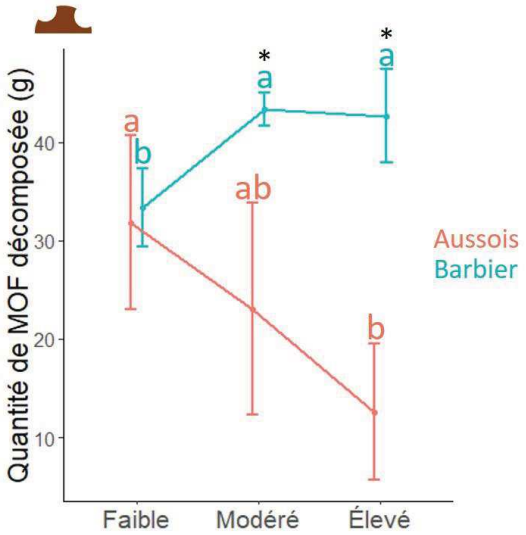


**Figure 35. Variation de la quantité de MOF décomposée par les bousiers en fonction de la pression de pâturage et selon les deux alpages étudiés.** Pour un même alpage, des lettres différentes indiquent des différences significatives dans la quantité de MOF *décomposée* entre les niveaux de pression de pâturage, au seuil α de 0,05 (modèle linéaire). Les étoiles indiquent des différences dans la quantité de MOF *décomposée* entre les deux alpages, pour un même niveau de pression de pâturage, au seuil α de 0,05 (test de Mann-Whitney).

**Tableau 4. Résultats des modèles linéaires testant les effets de la pression de pâturage, de l'identité du site et l'interaction de ces deux facteurs sur les différents descripteurs des communautés.** Les effets significatifs sont indiqués par les valeurs p annotée en gras. * L'abondance ayant été modélisée avec un modèle linéaire généralisé (distribution binomiale négative), il n'y a pas de valeur *F* associée.

| **Descripteurs des communautés** | **Pression de pâturage** | | **Identité du site** | | **Pression de pâturage * Identité du site** | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | F | p | F | p | F | p |
| Abondance * | - | **< 0,001** | - | **< 0,001** | - | **< 0,001** |
| Richesse spécifique | 3,04 | 0,066 | 3,15 | 0,088 | 0,53 | 0,594 |
| Richesse des traits (TOP) | 8,53 | **0,002** | 0,18 | 0,679 | 8,86 | **0,001** |
| Dispersion des traits (FDis) | 4,49 | **0,022** | 1,71 | 0,204 | 1,81 | 0,185 |
| Équitabilité des traits (TED) | 0,42 | 0,662 | 24,69 | **< 0,001** | 3,65 | **0,041** |
| Poids moyen des individus (g) | 25,09 | **< 0,001** | 0,25 | 0,619 | 2,06 | 0,149 |
| Abondance des paracoprides | 18,37 | **< 0,001** | 38,42 | **< 0,001** | 14,18 | **< 0,001** |
| Proportion des paracoprides (%) | 363,58 | **< 0,001** | 0,00 | 0,952 | 15,32 | **< 0,001** |
| Abondance grands paracoprides | 30,21 | **< 0,001** | 28,13 | **< 0,001** | 27,06 | **< 0,001** |

Par la suite, nous interpréterons uniquement la variation des descripteurs pour lesquels l'effet interactif de la pression de pâturage et de l'identité du site est significatif **(Tableau 4, Figures 36, 37)**. En effet, on peut légitimement penser que des réponses différentes des indicateurs de structure des communautés à la pression de pâturage peuvent expliquer les différences observées dans la décomposition de la MOF entre les alpages d'*Aussois* et du *Barbier* (cf. résultats précédents).

Les communautés de l'alpage du *Barbier* se caractérisent par une abondance de bousiers plus élevée que celle observée à *Aussois*, et ce quel que soit le niveau de pression de pâturage (**Figure 36.1**). Dans l'alpage d'*Aussois*, l'abondance des insectes augmente lorsqu'on passe d'une pression faible-modérée à une pression élevée de pâturage ; dans l'alpage du *Barbier* elle atteint au contraire des valeurs maximales au niveau modéré.

Les bousiers paracoprides étaient nettement plus abondants au *Barbier* qu'à *Aussois*, en particulier sous une pression faible-modérée de pâturage (**Figure 36.2**). Dans l'alpage d'Aussois, l'abondance de ces espèces chute d'une pression de pâturage faible à modérée-élevée. Dans l'alpage du Barbier, elle est constante sous un niveau faible et modéré de pâturage, puis chute considérablement dans la zone surpâturée, pour rejoindre des valeurs comparables à celles observées sur le site d'*Aussois* dans ce même habitat. Cela étant, la proportion de paracoprides dans les communautés varie globalement de façon similaire dans les deux alpages, diminuant progressivement avec l'augmentation de l'intensité de pâturage (**Figure 36.3**).

Les grandes espèces paracoprides présentent des abondances comparables entre les deux alpages aux deux extrémités du gradient, mais elles sont nettement plus abondantes sous une pression modérée au *Barbier* qu'elles ne le sont dans cet habitat sur l'alpage d'*Aussois* **(Figure 36.4)**. Dans ce site, les grands paracoprides se raréfient progressivement avec l'augmentation de la pression de pâturage ; dans l'alpage du *Barbier* ils atteignent au contraire un pic d'abondance à un niveau intermédiaire de pâturage.

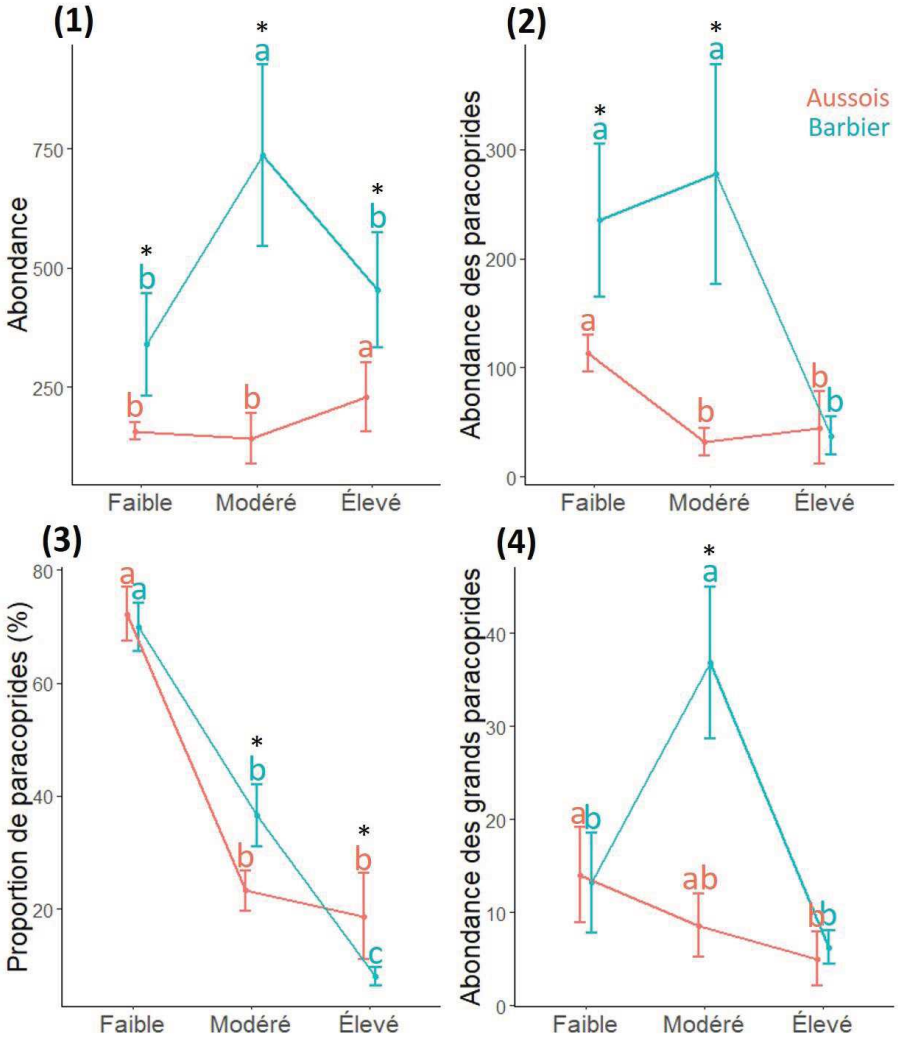


**Figure 36. Variation des descripteurs des communautés en fonction de la pression de pâturage et selon les deux alpages étudiés.** Pour un même alpage, des lettres différentes indiquent des différences significatives dans les valeurs observées entre les niveaux de pression de pâturage, au seuil α de 0,05 (modèle linéaire). Les étoiles indiquent des différences entre les deux alpages, pour un même niveau de pression de pâturage, au seuil α de 0,05 (test de Mann-Whitney).

Les peuplements des deux sites présentent une richesse des traits comparable quel que soit le niveau de pâturage considéré **(Figure 37.1)**. Tandis que la richesse des traits ne présente pas de tendance significative le long du gradient de pâturage dans l'alpage d'*Aussois*, elle atteint un niveau maximum à une pression modérée de pâturage dans l'alpage du *Barbier*. Dans les deux alpages la variation de la richesse des traits le long du gradient de pâturage est assez semblable à celle observée pour l'abondance des insectes **(Figures 36.1, 37.1)**.

Enfin, les peuplements d'*Aussois* présentent une équitabilité des traits supérieure à celle observée sur le site du *Barbier*, hors mis sous un niveau faible de pâturage **(Figure 37.2)**. Sur

ce site-là, l'équitabilité des traits des assemblages ne varie pas significativement en fonction du gradient de pâturage. À l'inverse, les peuplement d'*Aussois* présentent une équitabilité des traits plus élevée sous une pression faible-modérée qu'à pression forte de pâturage.

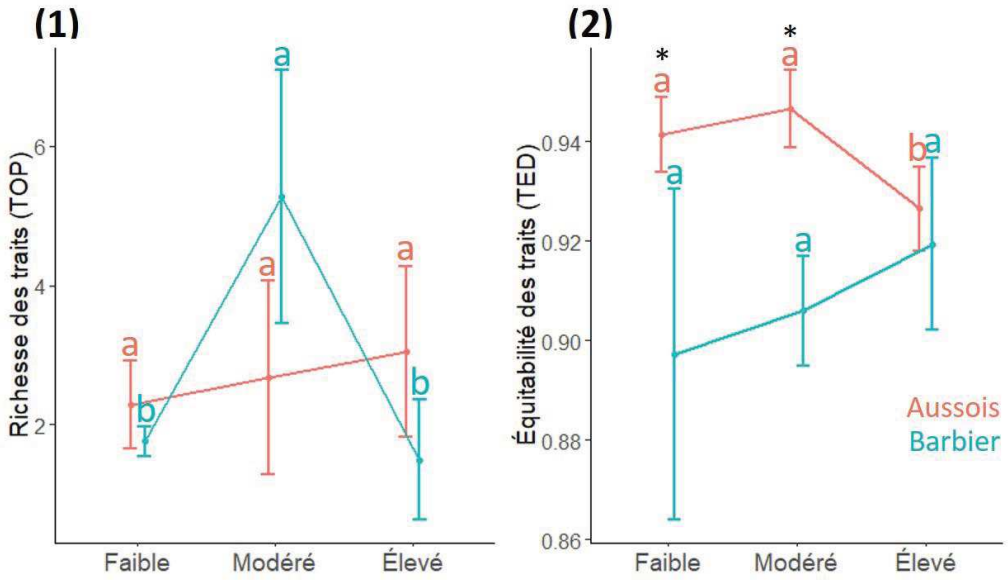


**Figure 37. Variation de la richesse des traits (TOP) et de l'équitabilité des traits (TED) en fonction de la pression de pâturage et selon les deux alpages étudiés.** Pour un même alpage, des lettres différentes indiquent des différences significatives dans les valeurs observées entre les niveaux de pression de pâturage, au seuil α de 0,05 (modèle linéaire). Les étoiles indiquent des différences entre les deux alpages, pour un même niveau de pression de pâturage, au seuil α de 0,05 (test de Mann-Whitney).

## 4. Discussion

Un certain nombre de groupes animaux peuvent intervenir dans la décomposition des déjections. C'est le cas de diptères dont les larves sont coprophages (Wu & Sun, 2010), ou encore des lombrics qui peuvent avoir un impact notable sur la dégradation de la matière fécale en intervenant depuis le sol sous-jacent (Holter, 1979). Dans les expérimentations telles que la nôtre, il arrive donc que d'autres communautés d'organismes contribuent à la décomposition observée des excréments (Dangles et al., 2012). Lors de notre échantillonnage, nous avons constaté une activité intense des bousiers, particulièrement visible durant les premières heures d'exposition des échantillons fécaux. Les crottins de brebis paraissaient déjà particulièrement décomposés au bout de 24h. Nous n'avons pas constaté la présence de pontes de diptères ou d'asticots dans les restes d'excréments, bien que ces observations

soient régulières lorsque les bousiers sont moins abondants ou moins actifs (Perrin, *obs. pers.*). Il est possible que les coléoptères, du fait de leur abondance élevée (> 10 000 individus collectés ; en particulier dans l'alpage du *Barbier*), aient pu avoir un impact sur la reproduction des mouches (Ridsdill-Smith & Matthiessen, 1984, Ridsdill-Smith & Matthiessen, 1988). Parallèlement, nous avons observé très peu de lombrics dans les dix premiers centimètres du sol sous-jacent aux excréments (12 pour l'ensemble des échantillons expérimentaux). Par conséquent, nous sommes relativement confiants dans le fait que la décomposition observée fut principalement la résultante de l'activité des bousiers.

La comparaison de la dégradation des échantillons fécaux témoins et expérimentaux montre une contribution significative des bousiers à la décomposition des excréments, et ce dans les deux alpages étudiés et quel que soit le niveau de pression du pâturage, puisque, sous l'effet des insectes, la quantité de matières fécales résiduelles est à peu près divisée par deux. Les valeurs de décomposition que nous avons observées au bout de 15 jours sont comparables à celles rapportées par Gray et al. (2014) à Bornéo après 24h d'exposition, et globalement supérieures à celles observées par Frank et al. (2017) en Allemagne après 48h. Dans les deux alpages étudiés, la quantité de matière fécale décomposée dépend du niveau de charge. Mais alors qu'à *Aussois* la décomposition diminue quand la charge pastorale augmente, dans l'alpage du *Barbier* on observe le patron inverse. Un tel contraste de réponse interroge. On doit d'abord constater que partout les expérimentations se sont déroulées avec succès et sous des conditions météorologiques comparables et a priori favorables. Dans les chapitres précédents, nos résultats ont été interprétés après avoir rassemblé les données récoltées dans les deux sites échantillonnés, et après avoir « soustrait » un potentiel effet de l'identité des sites. Cette approche, qui visait à comparer les patrons de réponse entre des communautés d'alpage et de milieu steppique, ne pouvait donc pas permettre de mettre en évidence une variation plus fine des réponses des communautés de bousiers aux particularités locales des parcours.

Lors de notre campagne de terrain (juillet - août 2017), nous avons fait en sorte d'échantillonner les deux alpages sélectionnés à la même période afin d'éviter un biais lié à un décalage temporel de l'activité des insectes. Cependant, les calendriers de pâturage (date de montée des troupeaux en estive, sélection des quartiers de pâturage, etc.) sont définis par les éleveurs et sont donc propres à chaque alpage. Dans le site d'*Aussois*, nous avons mis en

en place notre expérimentation dans un quartier de pâturage exploité au début de la saison d'estive, puis abandonné par le troupeau qui est conduit plus haut en altitude. Nous avons installé notre dispositif juste après le départ du troupeau, qui était resté sur place pendant au moins deux semaines avant notre arrivée. Les peuplements de bousiers présents, qui avaient bénéficié d'apports réguliers de ressource depuis un certain temps, étaient probablement à un stade avancé de leur cycle de reproduction. Les individus que nous avons capturés dans les trois zones qui caractérisaient le transect de pâturage provenaient donc de populations bien établies au moment de notre échantillonnage. Les peuplements de chacune de ces zones s'étaient logiquement mis en place en fonction des conditions locales de ces habitats qui reflétaient différents niveaux d'intensité de pâturage.

Sur le site du *Barbier*, notre expérimentation a coïncidé avec l'arrivée du troupeau en estive. Pour les bousiers, cette arrivée s'est traduite par un apport massif de ressource, la densité du troupeau étant sans commune mesure avec celle des ongulés sauvages (en particulier chamois et bouquetins) ayant fréquenté l'alpage au cours du printemps. Dans ces conditions, on peut imaginer qu'au moment de la mise en place du dispositif expérimental l'activité des insectes était fortement stimulée. On peut penser en particulier que le parcours du troupeau, encore très dense et ne s'étant pas déployé sur l'ensemble de l'estive, exerçait une forte attractivité sur les insectes présents alentour. Ceci se reflète d'ailleurs dans nos résultats, le nombre d'insectes capturés sur l'alpage du *Barbier* étant presque trois fois supérieur au nombre d'individus collectés sur l'alpage d'*Aussois*. Une fois notre expérimentation mise en place, le troupeau a pâturé plus particulièrement autour de la zone identifiée comme modérément pâturée. On peut donc s'attendre à ce qu'une concentration récurrente des animaux à cet endroit ait influencé notre échantillonnage, et en particulier le nombre de captures réalisées dans cette zone. Nos inventaires ont certainement pu être influencés par une entomofaune circulant activement à travers l'alpage (observation d'« essaims » d'*Euheptaulacus carinatus* par exemple). Un tel biais est susceptible de masquer, sur le site du *Barbier*, l'empreinte recherchée de la variabilité intra-parcellaire de l'intensité du pâturage.

Les réponses partiellement différentes des communautés de bousiers à la pression de pâturage peuvent donc être expliquées par la variabilité spatio-temporelle des pratiques entre les sites au moment de notre échantillonnage. Malgré ce biais, la mise en relation indirecte de la structure des assemblages et de la quantité de MOF *décomposée* peut nous permettre de

mettre évidence les déterminismes potentiels de la disparition des déjections, indépendamment pour chaque alpage. Dans les deux sites, la richesse spécifique des bousiers ne répondait pas significativement aux variations d'intensité du pâturage, et ne constituerait donc pas un élément responsable des changements observés dans la quantité de MOF *décomposée*. Si plusieurs études démontrent l'effet positif de la richesse des assemblages de bousiers sur la dégradation des excréments (ex., Slade et al., 2011, Dangles et al., 2012), l'absence d'effet a également été rapportée (Manning et al., 2017). Pour l'alpage d'*Aussois*, nous pouvons visiblement relier la diminution de la quantité de MOF *décomposée* lorsque la pression de pâturage augmente à la raréfaction des bousiers paracoprides et notamment des paracoprides de grande taille **(Figures 35, 36)**. Si l'abondance globale des bousiers augmente sous une pression forte de pâturage, la présence d'un plus grand nombre d'insectes ne compenserait pas la perte d'espèces dont les traits sont associés à un recyclage efficace des déjections (Symstad et al., 1998). Ce résultat est en phase avec plusieurs études précédentes, qui démontrent le rôle majeur des bousiers fouisseurs et en particulier des plus grandes espèces dans la dégradation des excréments (Andresen, 2003; Larsen et al., 2005; Slade et al., 2007, 2011; Nervo et al., 2014; Buse & Entling, 2019). Dans les alpages étudiés, ces dernières sont représentées par les famille des Geotrupidae (10 – 27 mm, Lumaret, 1990). Ces bousiers, qui comptent parmi les plus grands représentants de l'entomofaune coprophage européenne, relocalisent d'importantes quantités d'excrément dans le sol pour nourrir leurs larves (Klemperer, 1979). En milieu tempéré, ils participent à une grande part du recyclage des matières fécales (Kaartinen et al., 2013; Frank et al., 2017; Buse & Entling, 2019). Le déclin de ces grands paracoprides dans les peuplements a de fait un impact négatif sur le recyclage de la matière fécale (Andresen, 2003; Larsen et al., 2005). Enfin, l'équitabilité des traits élevée observée dans les communautés des zones faiblement et modérément pâturées **(Figure 37.2)** a pu également favoriser une utilisation optimisée de la ressource fécale par complémentarité des niches (Mason et al., 2005; Fontana et al., 2018).

Pour l'alpage du *Barbier*, la mise en relation de la variation de la quantité de MOF *décomposée* et des changements observés dans la structure des peuplements le long du gradient de pâturage est moins évidente **(Figures 35, 36, 37)**. Alors que l'on observe, comme dans l'alpage d'*Aussois*, une diminution de l'abondance paracoprides et de leur proportion dans les communautés lorsque l'intensité du pâturage du pâturage augmente **(Figure 36)**, cela ne

semble pas avoir de répercussions sur la disparition des déjections **(Figure 35)**. Toutefois, si la proportion d'espèces paracoprides diminue, leur abondance – tout comme le nombre global d'insectes capturés – reste très élevée à un niveau intermédiaire de pression de pâturage, où on observe une très forte décomposition de la MOF **(Figures 35 et 36)**. Les individus de cette communauté présentaient également une grande variété de comportements reproducteurs (indiquée par une richesse fonctionnelle élevée ; **Figure 37.1**), qui a pu aussi favoriser une utilisation efficace de la ressource (Milotić et al., 2019). Mais, alors que les valeurs de l'ensemble de ces descripteurs diminuent ensuite dans l'habitat fortement pâturé, la quantité de MOF *décomposée*, elle, reste élevée **(Figures 35, 36, 37)**. Il faut noter que l'abondance des coléoptères coprophages dans la zone surpâturée de l'alpage du *Barbier* était deux fois supérieure à celle observée dans la zone équivalente de l'alpage d'*Aussois*, où la quantité de MOF *décomposée* a été la plus faible (*Aussois*, moyenne 228 ± 72 g ; *Barbier*, moyenne 454 ± 121 g) **(Figure 36.1)**. Nous pouvons faire l'hypothèse qu'une abondance élevée des bousiers dans cet habitat – mais aussi à l'échelle de l'alpage de façon générale et causée par l'arrivée récente du troupeau au moment de notre étude – a pu compenser une homogénéisation des traits et la raréfaction de certains groupes fonctionnels dans les communautés. Dans ce sens, Manning & Cutler (2018) ont montré, en milieu semi-contrôlé, que l'abondance des bousiers peut être un facteur déterminant de la dégradation des excréments, plus important que le changement dans la composition spécifique.

## 5. Conclusion

Les contraintes liées à la variabilité des calendriers de transhumance, propres à chaque éleveur, sont difficiles à anticiper, et constituent nécessairement une source de biais des approches de terrain telle que la nôtre. Aussi, le nombre relativement faible de données disponibles n'a pas permis d'utiliser des outils d'analyse plus performants pour mettre directement en relation la pression du pâturage, la structure des communautés et la décomposition des déjections. Par exemple, grâce à un échantillonnage plus conséquent, un modèle de type SEM (Structural Equation Models) aurait été pertinent (ex., Chillo et al. 2017).

Si les données récoltées sur l'alpage du *Barbier* on put être biaisées lors de notre échantillonnage, les résultats obtenus sur l'alpage d'*Aussois* semblent refléter l'empreinte à

long terme de la variabilité intra-parcellaire de la pression de pâturage. Dans le cadre de ce travail de thèse, les résultats issus de ce site-là apparaissent donc plus pertinents. Dans le contexte d'Aussois, la sensibilité des espèces fouisseuses et de grande taille au surpâturage se répercute sur la disparition des matières fécales. On peut légitimement penser qu'une altération de la structure fonctionnelle des communautés de bousiers peut avoir un impact sur le fonctionnement plus global des milieux surpâturés, riches en excréments.

## **Quelles conséquences sur la composition chimique des sols sous-jacents aux excréments ?** *(Étude ciblée sur l'alpage d'Aussois)*

### 1. Introduction

En mélangeant la matière fécale aux horizons supérieurs du sol, plusieurs études ont démontré que les coléoptères coprophages peuvent accélérer la minéralisation de l'azote contenu dans les déjections en stimulant l'activité microbienne édaphique (Yokoyama et al., 1991, 1993), et augmenter la disponibilité des nutriments pour les plantes (Bang et al., 2005; Nichols et al., 2008). Ces insectes jouent également un rôle dans le cycle du carbone et peuvent réduire les pertes de carbone dues à la respiration microbienne (Menéndez et al., 2016). Dans des écosystèmes tels que les alpages, où l'abondance des grands herbivores engendre une production élevée d'excréments, les coléoptères coprophages contribuent ainsi à la redistribution spatiale des nutriments (Davis, 1996; Veldhuis et al., 2018). On peut penser qu'une altération des rôles fonctionnels fournis par ces insectes pourrait avoir des conséquences néfastes pour l'alimentation des troupeaux, qui dépendent du bon fonctionnement de ces habitats pour la productivité fourragère (Fynn & O'Connor, 2000; Maselli, 2004).

Dans leur méta-analyse Zhou et al. (2017) démontrent que, dans la plupart des cas, une augmentation de l'intensité du pâturage s'accompagne d'une altération du cycle de l'azote et du carbone. La dégradation du couvert végétal, le changement dans la structure des sols et l'augmentation de l'érosion sous une pression élevée de pâturage concourent à augmenter les pertes de ces nutriments dans les sols. À notre connaissance, le rôle que viennent jouer les coléoptères coprophages dans ce processus et dans le contexte de pratiques de pâturages n'a pas encore été exploré. Au regard de nos résultats sur l'alpage d'*Aussois*, on peut légitimement supposer que la raréfaction des espèces fouisseuses et de grande taille dans les milieux surpâturés peut s'accompagner d'une altération du cycle des nutriments et en particulier d'un plus faible enrichissement des sols. Suite aux effets observés de la pression de pâturage sur la dégradation des excréments, nous nous intéressons ici aux conséquences que peut avoir ce processus sur la composition chimique des sols.

## 2. Matériel et méthodes

Ayant mis en évidence un biais dans les données acquises sur l'alpage du *Barbier*, nous n'exploitons ici que les échantillons de sol prélevés sur l'alpage d'*Aussois* pour lequel, d'après nous, les données acquises reflètent davantage l'empreinte à long terme de la pratique du pâturage.

### 2.1. Prélèvement et analyse des échantillons de sol

Lors de la récolte des échantillons fécaux (expérimentaux et témoins) sur le terrain, nous avons prélevé une partie du sol sous-jacent aux excréments. Ce prélèvement, équivalent à un volume de 950 $cm^3$ au total, a été réalisé selon deux profondeurs : entre 0 et 5 cm puis entre 5 et 10 cm. Nous avons suspecté un potentiel biais sur la composition chimique des sols sous échantillons témoins en raison de la cage en moustiquaire qui recouvrait ces excréments (concentration de l'humidité par exemple). C'est pourquoi nous avons effectué, à chaque niveau du transect de pression de pâturage, cinq prélèvements dans des sols dits « nus » (sans moustiquaire ni excrément au-dessus) et cinq sous les cages en moustiquaire sans excrément. Ceci dans le but de mesurer un potentiel biais lié au simple ajout de la cage sur la composition du sol. Une fois prélevés les échantillons de sol ont été mis à sécher à l'air, triés, broyés puis analysés grâce à un analyseur élémentaire afin de connaître leur teneur en azote total et carbone organique total (exprimée en pourcentage) grâce à un analyseur élémentaire CHNH Flash (Série EA 1112, ThermoFinnigan). Pour plus de détails sur l'ensemble de ce protocole, nous renvoyons le lecteur à la partie **Méthodologie** de ce manuscrit.

### 2.2. Analyses statistiques

Les analyses ont été réalisées indépendamment pour les échantillons de sol prélevés entre 0 – 5 cm et 5 – 10 cm de profondeur. Dans un premier temps, nous avons analysé la variation de la quantité d'azote et de carbone des échantillons de sol nu le long du transect de pression de pâturage (test de Kruskall-Wallis). Le pourcentage d'azote et de carbone des deux tranches de profondeur a également été comparé pour chaque niveau de pression de pâturage (Faible, Modéré, Élevé). Nous avons ensuite évalué l'existence d'un biais éventuel lié à l'utilisation des cages en moustiquaire à la surface du sol. Pour ce faire, nous avons comparé les teneurs en azote et carbone des échantillons de sol nu à celles des échantillons de sol sous cage, et ce

dans chaque niveau du transect de pression de pâturage. Nous avons enfin comparé les teneurs en azote et carbone des sols prélevés sous échantillons fécaux expérimentaux (avec bousiers) de ceux prélevés sous échantillons fécaux témoins (sans bousiers), afin de mettre en évidence le rôle des coléoptères coprophages dans l'enrichissement du sol en nutriments. L'ensemble des comparaisons statistiques entre les groupes d'échantillons ont été réalisées grâce au test non-paramétrique de Mann-Whitney.

## 3. Résultats

### 3.1. Teneur en azote et carbone des sols

La **Figure 38** montre que les pourcentages d'azote et de carbone des échantillons de sol nu prélevés entre à – 5 cm de profondeur sont supérieurs à ceux prélevés entre 5 – 10 cm de profondeur. On constate une augmentation du pourcentage d'azote et de carbone des sols entre 0 – 5 cm de profondeur lorsque l'on passe d'une pression faible – modérée à une pression élevée de pâturage (test de Kruskall-Wallis ; azote, $p = 0,003$ ; carbone, $p = 0,012$). Les teneurs en azote et carbone des sols entre 5 – 10 cm de profondeur ne varient pas significativement en fonction de la pression de pâturage (test de Kruskall-Wallis ; azote, $p = 0,272$ ; carbone, $p = 0,427$).

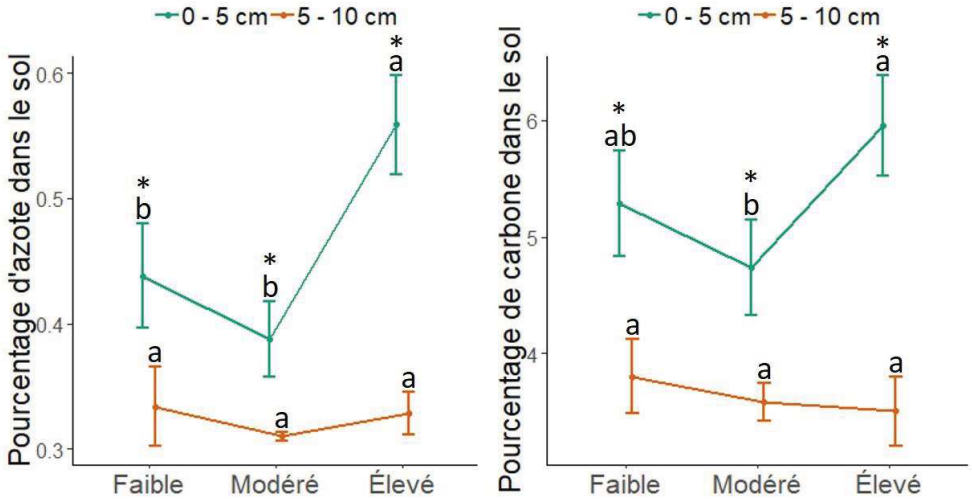


**Figure 38. Variation du pourcentage d'azote total et de carbone organique total des échantillons de sol nu prélevés entre 0 – 5 et 5 – 10 cm de profondeur et en fonction de la pression de pâturage.** Pour une même tranche de profondeur, des lettres différentes indiquent des différences significatives dans les valeurs observées entre les niveaux de pression de pâturage, au seuil α de 0,05 (test de Mann-Whitney). Les étoiles indiquent des différences dans les pourcentages observés entre les deux tranches de profondeur, pour un même niveau de pression de pâturage, au seuil α de 0,05 (test de Mann-Whitney).

### 3.2. Effet du dispositif d'exclusion des insectes sur la composition chimique des sols

Globalement, les variations observées du pourcentage de carbone et d'azote des sols suivent les mêmes tendances quel que soit le type d'échantillon (sol nu ou sol sous cage), le niveau de profondeur (0 – 5 cm ou 5 – 10 cm) et de pression de pâturage (Faible, Modéré, Élevé) considéré **(Figure 39)**. Nos résultats ne montrent pas de différences dans le pourcentage d'azote et de carbone entre les échantillons de sol nu et les échantillons de sol sous cage quel que soit le niveau de profondeur et le niveau de pression de pâturage considéré **(Figure 39)**.

### 3.3. Effet des coléoptères coprophages sur la composition chimique des sols et selon la pression de pâturage

À nouveau, les variations observées du pourcentage de carbone et d'azote des sols suivent les mêmes tendances quel que soit le type d'échantillon (sol prélevé sous échantillon expérimental ou témoin), le niveau de profondeur (0 – 5 cm ou 5 – 10 cm) et de pression de pâturage (Faible, Modéré, Élevé) considéré **(Figure 40)**. Nos résultats ne montrent pas de différences significatifs dans les pourcentages d'azote et de carbone entre les échantillons de

sols prélevés sous échantillons fécaux témoins et sous échantillons fécaux expérimentaux, et ce quel que soit le niveau de pression de pâturage et le niveau de profondeur considéré. On observe une augmentation de la quantité d'azote et de carbone pour les deux types d'échantillons à un niveau fort de pression de pâturage, exclusivement entre 0 – 5 cm de profondeur.

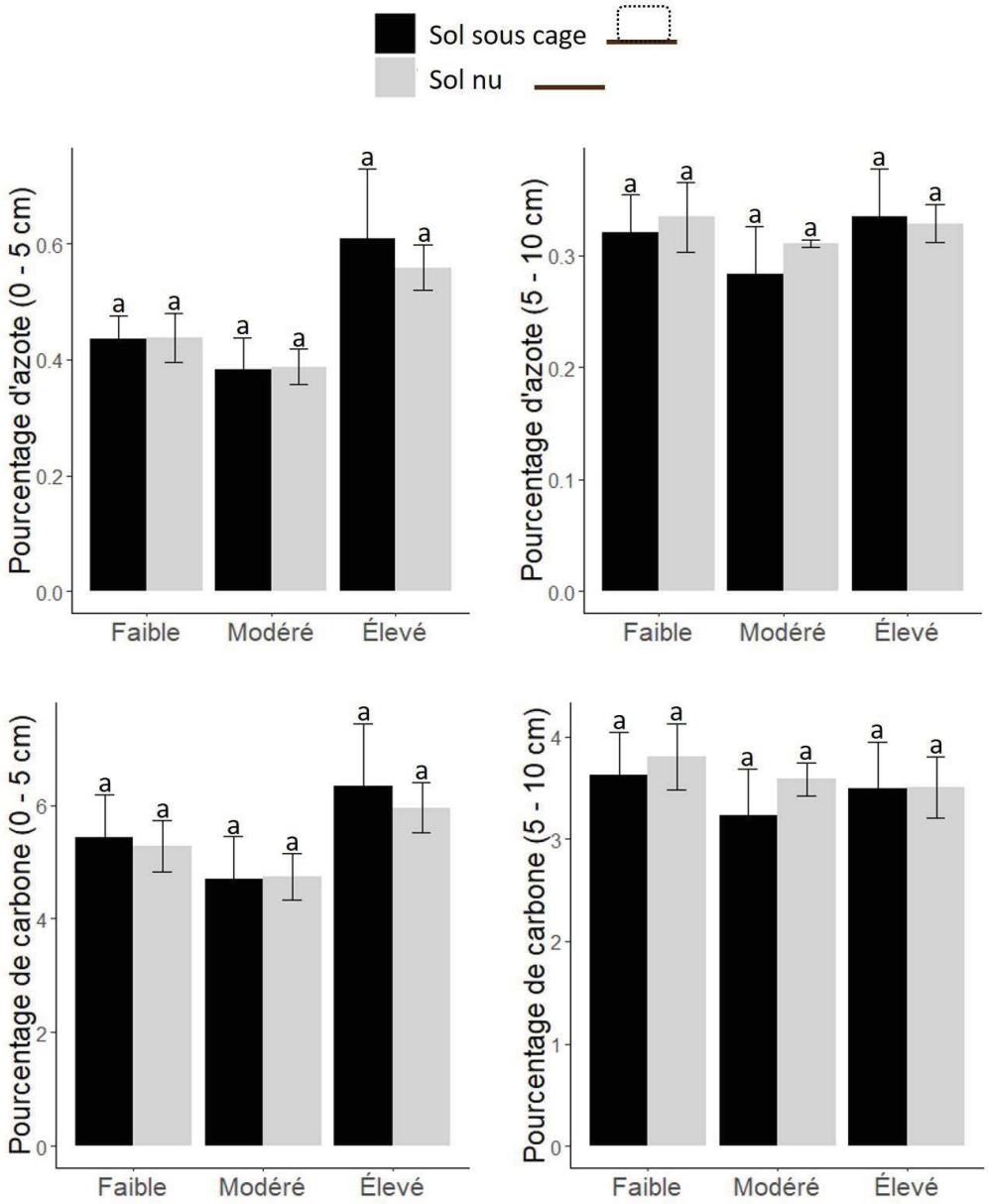


**Figure 39. Comparaison du pourcentage d'azote total et de carbone organique total des échantillons de sol nu et de sol sous cage prélevés entre 0 – 5 et 5 – 10 cm de profondeur et en fonction de la pression de pâturage.** Des lettres différentes indiquent des différences significatives dans le pourcentage d'azote ou de carbone entre les deux types d'échantillons, pour un même niveau de pression de pâturage, au seuil α de 0,05 (test de Mann-Whitney).

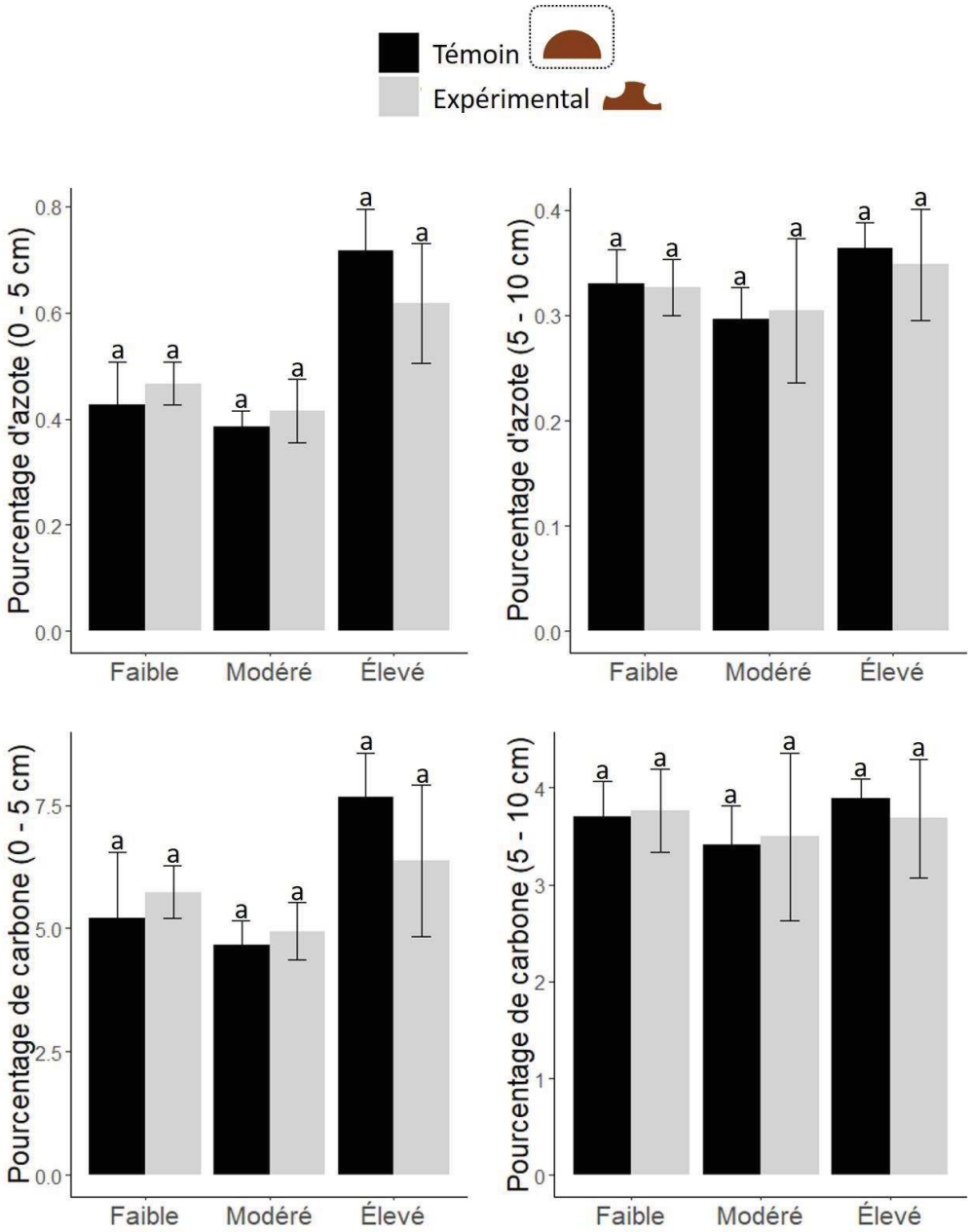


**Figure 40. Comparaison du pourcentage d'azote total et de carbone organique total des sols prélevés sous échantillons fécaux témoins et expérimentaux, entre 0 – 5 et 5 – 10 cm de profondeur et en fonction de la pression de pâturage.** Des lettres différentes indiquent des différences significatives dans le pourcentage d'azote ou de carbone entre les deux types d'échantillons, pour un même niveau de pression de pâturage, au seuil α de 0,05 (test de Mann-Whitney).

## 4. Discussion

L'augmentation observée de la quantité de carbone et d'azote des échantillons de sol nu mais aussi des échantillons fécaux – expérimentaux et témoins – avec l'augmentation du pâturage révèlent l'empreinte de la pression du pâturage : une intensité élevée induisant des apports

en matières fécales et urines logiquement plus importants. De façon générale, les quantités d'azote et de carbone varient plus dans la couche supérieure du sol (0 – 5 cm) en comparaison de l'horizon plus profond (5 – 10 cm). Ce résultat illustre l'activité microbienne intense dans les premiers centimètres sous la surface du sol, où les réseaux racinaires sont les plus denses (rhizosphère) (Mukerji et al., 2006). Par conséquent, plusieurs auteurs montrent que les changements observés dans la teneur en nutriments du sol sous les excréments ont principalement lieu à très faible profondeur, puis s'atténuent voire disparaissent au-delà d'une dizaine de centimètres (Nervo et al., 2017).

Le rôle des bousiers dans l'enrichissement du sol en nutriments est relativement bien documenté, y compris pour l'azote et le carbone (voir synthèse de Nichols et al. (2008) puis Nervo et al. (2017)). La plupart du temps, il est démontré que les bousiers augmentent la quantité de carbone et d'azote dans les sols. Nos résultats, de façon surprenante, montrent qu'en 15 jours, en comparaison d'excréments protégés de leur activité, l'intervention des coprophages n'a pas enrichi le sol en ces éléments.

Plusieurs études illustrent le rôle de transfert des nutriments réalisé par les bousiers entre la déjection et le sol sous-jacent. On observe ainsi généralement une diminution de l'azote total dans les déjections sous l'activité des insectes coprophages, suivie d'une augmentation des formes inorganiques de l'azote dans le sol (Yokoyama et al., 1991; Yamada et al., 2007; Nervo et al., 2017). On comprend ici que l'azote total contenu dans l'excrément a été transféré dans le sol puis minéralisé par les communautés bactériennes du sol, stimulées par le transfert de matière. Deux de ces études montrent cependant des résultats contrastés. Premièrement, Yokoyama et al. (1991) mesurent, en laboratoire, une augmentation de l'azote total et de l'azote inorganique dans le sol après 5 jours d'activité des bousiers ; le taux d'azote total du sol restant à un niveau élevé après un mois d'exposition des excréments. À l'inverse, Nervo et al. (2017) mesurent – dans un pâturage des Alpes italiennes – une augmentation de l'azote inorganique dans le sol mais pas de l'azote total après 1 mois d'exposition des déjections. Ces derniers ne discutent pas l'absence d'effet sur l'azote total, résultat similaire à ce que nous observons au bout de 15 jours. Dans l'expérience de Nervo et al. (2017) – ainsi que la nôtre – réalisées en conditions naturelles, il est possible que le niveau d'azote total ait pu augmenter dans les premiers jours après le dépôt des excréments, puis qu'il soit retombé à un niveau « normal » en raison d'une minéralisation intense réalisée par les communautés

microbiennes, suivie d'une immobilisation de l'azote par les plantes **(Figure 41)**. En effet, le processus de minéralisation peut être rapide, les pics d'azote inorganique ayant été mesurés entre 5 et 7 jours suivant l'exposition des excréments dans les expérimentations de Yokoyama et al. (1991) et Yamada et al. (2007). Au cours de notre étude, nous avons essuyé un petit épisode pluvieux suivi de journées chaudes et ensoleillées. Il est possible que cet épisode ait stimulé la croissance de la végétation herbacée et par conséquent accentué les demandes en azote, et/ou provoqué un lessivage du sol **(Figure 41)**.

Il a également été démontré que les bousiers peuvent faciliter le transfert du carbone contenu dans les déjections vers le sol sous-jacent (Yokoyama et al., 1991). Nous pouvons ainsi faire une hypothèse similaire à celle proposée pour l'azote, selon laquelle l'activité des bousiers aurait fortement stimulé la transformation du carbone, résultant par exemple en la formation de carbone organique labile **(Figure 41)**. Menéndez et al. (2016) montrent en effet que par leur activité, ces insectes peuvent stimuler la formation de carbone organique dissous dans le sol sous-jacent aux excréments.

La validation de ces hypothèses aurait nécessité de mesurer dans un premier temps la perte en azote et carbone dans les déjections, puis les formes labiles et minéralisées de l'azote et du carbone dans le sol sous-jacent. D'autres processus de transformation de l'azote et du carbone, qui induisent des pertes plutôt qu'un enrichissement du sol, pourraient également expliquer nos résultats. Par exemple, deux études ont démontré que, en stimulant l'activité microbienne, les bousiers peuvent augmenter significativement l'émission de $CO_2$ (dioxyde de carbone) et de $N_2O$ (protoxyde d'azote) (Iwasa et al., 2007; Penttilä et al., 2013). La présence de tels rejets, pour peu qu'ils soient importants, ont pu contribuer à homogénéiser les teneurs observées dans les sols prélevés sous les déjections.

D'un point de vue méthodologique, nous mettons en avant l'absence d'effet de la cage en moustiquaire sur la teneur en azote et carbone des sols. Nous sommes donc confiants dans le fait que les résultats observés pour les échantillons fécaux témoins ne reflètent pas un biais lié au matériel. Les quantités de sol que nous avons prélevé pour chaque échantillon (dimensions de la tarière utilisée, hauteur : 10 cm, Ø 11 cm, volume : 950 $cm^3$) étaient relativement importantes par rapport à la part utilisée dans les analyses. En effet, le volume extrait des sols prélevés pour les analyses de composition chimique est infime (env. 150 - 180 mg). Mais dans leur expérimentation, Yamada et al. (2007) obtiennent des résultats contrastés

avec des prélèvements bien plus importants que les nôtres (20 cm de diamètre et 10 cm de profondeur). Nous en déduisons que, bien que complexes à interpréter, nos résultats ne seraient pas dû à un potentiel biais méthodologique.

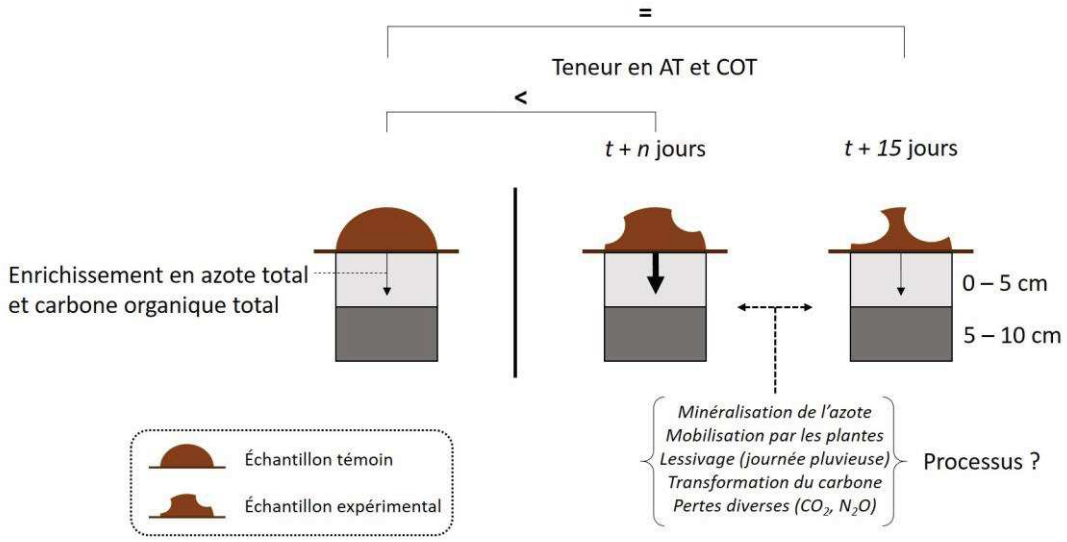


**Figure 41. Schéma hypothétique expliquant l'absence d'effet des bousiers sur la teneur en azote et carbone des sols sous-jacents aux excréments après 15 jours d'exposition.** Les teneurs en azote total et carbone organique total des sols ont pu augmenter rapidement suite à l'activité des coprophages, puis être retombées à des niveaux plus bas lors de nos prélèvements du fait de divers processus.

## 5. Conclusion

Globalement, sur l'alpage d'*Aussois*, nos résultats ne permettent pas de mettre en évidence un potentiel effet de la pression de pâturage sur la composition chimique des sols suite à une altération de la capacité des bousiers à décomposer les matières fécales. Ceci en raison d'une absence apparente d'effet des bousiers sur la teneur en azote et carbone des sols en comparaison des échantillons témoins. Cependant, au regard des résultats fournis par d'autres auteurs, l'absence de signal sur les éléments que nous avons mesurés ne signifie pas nécessairement l'absence d'un effet sur les formes labiles et minéralisées de l'azote et du carbone. S'il devait être reconduit, notre protocole devrait être ajusté afin de pouvoir réaliser des mesures à plusieurs pas de temps au cours de la durée d'exposition des excréments, à la fois dans les déjections et le sol sous-jacent, et sur une plus grande diversité de formes des nutriments. Ceci permettrait d'avoir une idée plus précise des flux d'azote et du carbone au cours du processus de décomposition des excréments.

# Discussion - Perspectives

Dans sa conception pratique, l'écologie de terrain impose naturellement certaines contraintes, comme l'accessibilité des sites d'étude (incluant des contraintes physiques mais aussi réglementaires), les conditions météorologiques au moment de l'échantillonnage, mais aussi des risques au bon déroulement du protocole (ex., perturbation des dispositifs expérimentaux par la faune sauvage). Le chercheur est ainsi exposé à un ensemble de variables susceptibles d'influencer la qualité des données récoltées, et se doit de les prendre en compte pour interpréter ses résultats. Dans sa conception plus théorique, le choix de l'échelle spatiale et temporelle à considérer pour répondre à une question de recherche est souvent complexe, et nécessite une bonne connaissance du système que l'on étudie (Wiens et al., 1986).

Dans le cadre de ce travail de thèse, nous avons fait le choix de travailler au plus proche du terrain, dans la logique de nos objectifs initiaux **(cf. Introduction)**. En particulier, nous avons souhaité obtenir des résultats qui aient un sens au regard des pratiques pastorales locales, et qui puissent constituer un lot de connaissances au bénéfice de la gestion des espaces naturels. Mais en plus d'avoir été confrontés aux contraintes précédemment citées, qui somme toute sont assez courantes, travailler dans le domaine pastoral et en relation étroite avec les aires protégées constituait un contexte particulier. Celui-ci a, entre autres choses, guidé la plupart de nos choix méthodologiques.

La gestion des systèmes pastoraux est largement adaptative. Parce qu'ils dépendent exclusivement du cycle naturel de la végétation pendant les saisons de pâturage, éleveurs et bergers doivent constamment ajuster leurs pratiques en fonction des contraintes environnementales. Cela impose notamment une certaine flexibilité des calendriers de pâturage, les choix pris par les pastoralistes pour la conduite des troupeaux étant quasiment effectués au jour le jour (Sauguet, *comm. pers.*). L'écologue qui explore ces systèmes doit ainsi pouvoir se caler sur cette dynamique, comportant un certain degré d'imprévisibilité. Sur le Causse Méjean, les pratiques pastorales à l'œuvre étaient très différentes de celles présentes en steppe de Crau et dans les Alpes, c'est pourquoi nous avons choisi d'exclure cette zone d'étude de nos analyses **(cf. Méthodologie)**. Cependant, le contexte de travail dans cette zone a aussi été compliqué par la déclaration, peu de temps avant notre campagne de terrain, de

l'emploi de produits antiparasitaires sur l'un des deux parcours initialement sélectionnés. En raison de cet imprévu, nous avons été contraints de travailler sur un seul des deux sites prévus au départ afin d'éviter un biais d'échantillonnage lié à l'emploi de biocides (Verdú et al., 2018).

Sur le terrain, nous avons travaillé en interaction directe avec les troupeaux pâturant les parcours, soit dans les conditions où l'activité des coléoptères coprophages est la plus intense. De fait, nous avons ajusté l'ensemble de nos expérimentations en fonction du mode de conduite du troupeau. Par exemple, limiter la durée de l'expérimentation qui visait à évaluer les rôles fonctionnels assurés par les bousiers à 15 jours résultait d'un compromis entre la durée optimale de ce type d'expérience pour avoir des résultats exploitables (Yokoyama et al., 1991; Frank et al., 2017; Nervo et al., 2017; Milotić et al., 2017) et la gêne que pouvait occasionner notre dispositif pour les bergers. Les surfaces d'échantillonnage dans chaque parcours et alpage (= surfaces recouvertes par nos pièges, échantillons fécaux, etc.) devaient être également réduites pour ne pas entraver la circulation du troupeau. Par conséquent, ceci limitait la quantité de réplicas – nombre d'échantillons possibles.

Le choix des sites d'étude a également fait l'objet de nombreuses discussions avec les partenaires des aires protégées. Sur ces territoires, la contribution des pratiques pastorales au maintien de la biodiversité est particulièrement importante. Les éleveurs peuvent être ainsi régulièrement sollicités par les gestionnaires des espaces naturels, et les terrains pâturés par leurs troupeaux peuvent faire l'objet d'un certain nombre de suivis. Du fait de la qualité des relations entre gestionnaires et pastoralistes, qui peuvent être parfois compliquées pour des raisons diverses (la présence du loup notamment), la disponibilité des sites était relativement réduite. D'autre part, dans chaque zone d'étude, sélectionner des pâturages comparables et susceptibles d'être considérés comme des réplicas était particulièrement compliqué du fait des décalages dans la temporalité des pratiques entre les différents parcours et alpages d'un territoire (exemple des alpages d'*Aussois* et du *Barbier* discuté en **Partie 5**).

Si ce retour d'expérience peut sembler trivial pour quiconque a l'habitude de travailler sur le terrain et en interaction avec les acteurs d'un territoire, il a soulevé chez nous plusieurs interrogations quant à l'adéquation entre nos intérêts pour des problématiques locales de gestion et nos intérêts scientifiques plus théoriques. Les objectifs posés par ce travail de thèse se situent en effet à l'interface entre des questionnements appliqués (ex., indicateurs de la pression de pâturage) et davantage conceptuels (ex., mécanismes de structuration des

communautés). Mais nous avons été limités dans l'utilisation de méthodes qui auraient permis de traiter certaines questions en écologie des communautés (ex., influence des processus spatiaux dans la structuration des communautés, Borcard et al., 2004) ou encore de préciser le lien entre la pression de pâturage, la structure des assemblages de bousiers et les rôles fonctionnels de ces insectes (ex., modèles d'équations structurelles, Lefcheck, 2016). Ces limitations, principalement dues à un manque de réplicas et à la structure inadaptée du plan d'échantillonnage mis en place, ont contraint le champ des possibles. Avec un peu de recul, on peut penser que l'ensemble de ces limites pourrait freiner la propension du chercheur à travailler dans de tels contextes. En écologie appliquée, ceci peut d'ailleurs constituer un facteur concourant à la diminution du nombre d'études réalisées à partir de travaux de terrain (Ríos-Saldaña et al., 2018). Cependant, nous pensons que l'analyse de données récoltées en conditions « naturelles » constitue une approche de première importance si l'on veut bien comprendre comment la biodiversité locale répond à divers processus environnementaux. Nous pensons qu'un retour d'expérience tel que le nôtre peut être utile pour les projets à venir, en incitant notamment à bien réfléchir à l'adéquation entre nos questions de recherche et les possibilités offertes par les conditions des sites étudiés.

Tout au long de ce travail, nous avons proposé un certain nombre d'hypothèses pour expliquer les processus par lesquels la pression de pâturage influence la structure et la composition des communautés de coléoptères coprophages. Cependant, la plupart de ces hypothèses méritent d'être davantage explorées pour être validées. Pour cela, nous manquons encore de connaissances sur la biologie et l'écologie de ces insectes ; celles-ci nous permettraient de mieux comprendre la sensibilité des bousiers aux gradients environnementaux. Ci-après, nous proposons donc quelques pistes de recherche qui, selon nous, seraient pertinentes pour approfondir nos connaissances. Ensuite, un des objectifs initiaux ayant motivé la réalisation de ces travaux est que nos résultats puissent être utiles à la gestion des espaces naturels. À cette fin, nous discutons de la place potentiellement pertinente des coléoptères coprophages dans les problématiques actuelles de gestion des habitats pastoraux.

## 1. Pistes de recherche

### 1.1. Description et mesure standardisée de la pression de pâturage

L'impact de la pression de pâturage sur les communautés biologiques et le fonctionnement des écosystèmes constitue une thématique de recherche largement explorée en écologie (ex., Kruess & Tscharntke, 2002; Jerrentrup et al., 2014; Zhou et al., 2017; Vandegehuchte et al., 2017; Herrero-Jáuregui & Oesterheld, 2018). La méthode la plus couramment utilisée pour caractériser la pression des troupeaux sur le milieu est le niveau de chargement en bétail (« stocking rate » en anglais) (Herrero-Jáuregui & Oesterheld, 2018). Cette mesure, quantifiée à l'échelle de la parcelle, donne un aperçu global de l'intensité du pâturage en fonction de la densité des animaux. Cependant, nos résultats montrent que des variations plus fines dans la distribution spatiale de cette intensité à l'échelle de l'espace pâturé ont un impact sur la structure et la composition des communautés biologiques. Des résultats comparables ont également été rapportés par Jerrentrup et al. (2014) chez les rhopalocères et les orthoptères. Il nous semble donc pertinent de considérer cette double échelle (pression « parcellaire » et hétérogénéité « intra-parcellaire ») afin de mieux comprendre la façon dont le pâturage influence la composition des peuplements d'espèces.

Dans notre travail, nous réalisons qu'une caractérisation plus fine des conditions d'habitat aurait permis de mieux comprendre les processus susceptibles d'influencer les communautés de bousiers. En plus de la hauteur de la végétation herbacée et de la densité en excréments, il aurait été pertinent de mesurer la température à la surface du sol, son humidité, et son degré de compaction (grâce à un pénétromètre par exemple). Dans l'interprétation de nos résultats, nous avons émis des hypothèses quant à l'influence de ces facteurs sans les avoir précisément mesurés. Or ils constituent autant de paramètres susceptibles d'influencer la persistance locale des coléoptères coprophages (Sowig, 1995; Dabrowski et al., 2019) (voir partie suivante).

Une caractérisation fine des conditions des habitats échantillonnés permettrait également de décrire la pression du pâturage sur une base quantitative et avec des variables continues, facilitant la comparaison de résultats provenant d'études conduites dans des environnements distincts. Le plus souvent, la description de la pression de pâturage dépend étroitement de nos connaissances des pratiques locales (Abdalla et al., 2018). De plus, les « gradients » de

pression de pâturages échantillonnés sont souvent définis par des catégories (ex., pression « Faible », « Modérée », « Élevée »). Notre travail repose typiquement sur cette approche, que nous avons jugée pertinente dans le cadre de nos recherches. Mais si nous avons veillé à ce que la caractérisation du pâturage soit la plus similaire possible entre nos différentes zones d'étude, ce n'est pas le cas d'auteurs différents et travaillant dans des contextes distincts. Or une pression identifiée comme « Faible » ou « Forte » dans un environnement donné ne le sera pas forcément dans un autre (Herrero-Jáuregui & Oesterheld, 2018). Cette caractérisation subjective, même si basée sur des critères quantitatifs, peut rendre nos résultats difficilement interprétables et comparables (ex., à partir de quel seuil considère-t-on que le niveau est suffisamment fort pour impacter négativement un assemblage donné ?).

L'influence prégnante du contexte local nécessite donc de trouver des méthodes de standardisation pour comparer les études entre elles (Abdalla et al., 2018; Herrero-Jáuregui & Oesterheld, 2018). Au regard de notre expérience, nous pensons qu'une caractérisation quantitative des habitats pâturés échantillonnés avec un lot de variables continues et transposables à différents contextes permettrait de standardiser l'évaluation de la pression de pâturage. Il ne faut toutefois pas omettre le renseignement des variables, y compris catégorielles, qui décrivent le contexte de la pratique de pâturage locale et le contexte environnemental, autant de facteurs susceptibles de moduler la réponse des assemblages biologiques (de Bello et al., 2006; Herrero-Jáuregui & Oesterheld, 2018; Abdalla et al., 2018; Török et al., 2018). Nous proposons ainsi la mesure et le renseignement des variables suivantes à deux échelles, premièrement à l'échelle parcellaire puis à l'échelle de l'habitat échantillonné :

- À l'échelle de la parcelle : climat local (en valeurs continues), type de milieu (ex., végétation dominante), type de sol, chargement en bétail, historicité des pratiques de pâturage (ex., temps depuis lequel le pâturage est présent sur le site, variation éventuelle de la taille du cheptel).
- À l'échelle de l'habitat échantillonné : hauteur de la végétation herbacée, proportion de sol nu, humidité du sol, température à la surface du sol (voire dans le sol selon la strate étudiée), quantité d'excréments, compaction du sol.

Ces descripteurs semblent pertinents pour la macrofaune terrestre et en particulier les arthropodes (van Klink et al., 2015; Cecil et al., 2019). En pratique, ils pourraient être combinés

pour former des axes d'ACP (Analyse en Composantes Principales) afin de caractériser des gradients de pression de pâturage. À ces variables s'ajoute aussi l'hétérogénéité de la hauteur de végétation au sein d'une parcelle, directement modulée par la variation de la pression de pâturage. Ce facteur joue généralement un rôle important dans la structuration des communautés d'arthropodes dans les pâturages (van Klink et al., 2015). Pour le mesurer, Jerrentrup et al. (2014) proposent une méthode simple à partir d'images satellitaires légèrement retravaillées, laissant apparaitre les contrastes de hauteur de végétation herbacée (différents niveaux de gris). À partir de ces contrastes, il est ensuite possible de calculer des proportions de différentes classes de hauteur de végétation (ex., végétation haute versus végétation rase).

### 1.2. Préciser les effets des conditions locales d'habitat

Nous l'avons vu, la capacité des différentes espèces de bousiers à se maintenir sous diverses conditions de pâturage dépend de leurs traits fonctionnels **(Partie 4)**. En particulier, les traits caractérisant le comportement nidificateur (degré d'interaction avec le sol lors de la reproduction) et la taille des individus. Nous avons proposé plusieurs processus par lesquels les variations de pression de pâturage induisent une réponse de ces traits : la perturbation du milieu, la disponibilité des ressources ou encore la pression de prédation. Afin de préciser ces hypothèses, il serait pertinent d'envisager d'autres études visant à mieux comprendre l'implication des traits des bousiers dans la capacité des individus et des espèces à persister selon différentes intensités de pâturage.

Le surpâturage apparait défavorable (i) aux plus grandes espèces dont les stratégies démographiques (faible fécondité) ne seraient pas compatibles avec une perturbation importante du milieu **(Partie 4)** et (ii) aux espèces fouisseuses, probablement en raison de conditions du sol défavorables à leur installation **(Parties 2 et 4)**. Les plus grandes espèces de nos inventaires, qui sont également fouisseuses, seraient doublement désavantagées dans les habitats surpâturés que nous avons échantillonnés. Une première question se pose : quel facteur prévaut sur la réponse de ces bousiers à l'intensité du pâturage ? Est-ce leur sensibilité à la perturbation directe induite par le troupeau (perturbation du cycle de vie) ? Ou bien est-ce l'impact indirect du piétinement sur les conditions du sol (compactage) ? Certaines espèces fouisseuses mais de petite taille, comme *Onthophagus ruficapillus* (4 -5 mm) et *O. opacicollis*

(5 – 8 mm), semblent pouvoir persister dans les milieux les plus fortement pâturés, et apparaissent d'ailleurs comme indicatrices de ces habitats **(Partie 2)**. L'hypothèse que les conditions du sol seraient plus défavorables aux grandes espèces qu'aux petites ne semble pas pertinente, sachant que les grandes espèces seraient logiquement capables de faire face à des sols plus compactés (ex., chez les lombrics, Cluzeau et al., 1992). Cependant, parce que l'activité d'enfouissement est coûteuse en énergie et en temps (Sowig, 1995), il est possible que les grandes espèces fouisseuses aient plus d'énergie à investir sur des sols difficiles à creuser, celles-ci devant fouir plus profondément pour nidifier (Klemperer, 1979; Doube, 1990; Dabrowski et al., 2019). D'autres facteurs comme l'humidité du sol, influencée par la pression de pâturage via la suppression du couvert végétal, pourraient agir de façon différente sur les différentes espèces fouisseuses selon leur niche préférentielle (Sowig, 1995).

Si l'impact du piétinement par le troupeau semble difficile à tester pour valider l'hypothèse de la perturbation directe sur les espèces de grande taille, l'effet des conditions du sol pourrait être étudié à la fois sur le terrain et en laboratoire. Premièrement, nous pourrions imaginer une expérience visant à comparer les taux d'émergence des petites et grandes espèces dans les habitats surpâturés et dans les milieux faiblement pâturés où, a priori, les conditions édaphiques sont plus favorables. Ceci grâce à des mésocosmes clos, disposés dans chaque condition d'habitat, et où des lots d'individus seraient placés au moment de la reproduction (printemps), avec un tas d'excrément en guise de ressource. À l'automne, la collecte des individus émergents permettrait d'évaluer la qualité des deux types d'habitat pour la reproduction des espèces ciblées.

Dans une étude récente, Dabrowski et al. (2019) démontrent que la compaction du sol est susceptible d'impacter négativement la profondeur des galeries souterraines de certaines espèces de bousiers. Nous pouvons ainsi faire l'hypothèse que les bousiers fouisseurs persistant dans les sols surpâturés peuvent être contraints dans leur capacité à fouir efficacement. De plus, un effet négatif de la pression de pâturage sur la faculté des bousiers à élaborer leur réseau de galeries pourrait avoir des conséquences fonctionnelles sur la structure du sol. En effet, les espèces fouisseuses ont généralement un effet positif sur la perméabilité du substrat, créant des conditions favorables à la croissance des plantes (Bang et al., 2005; Manning et al., 2016). Dans les pâturages, la compaction du sol par le troupeau constitue une problématique importante, limitant la perméabilité des sols (Greenwood &

McKenzie, 2001). De façon surprenante, l'impact des paramètres physiques du sol sur les galeries des bousiers et le rôle fonctionnel associé de ces structures sont encore très peu étudiés de façon empirique. Une perspective intéressante serait donc de mesurer l'impact du surpâturage sur l'activité souterraine des coléoptères coprophages, évaluant ainsi à la fois la réponse comportementale de ces insectes et les conséquences fonctionnelles de ces changements sur la structure du sol (cadre conceptuel des traits de réponse et d'effet, Lavorel & Garnier, 2002).

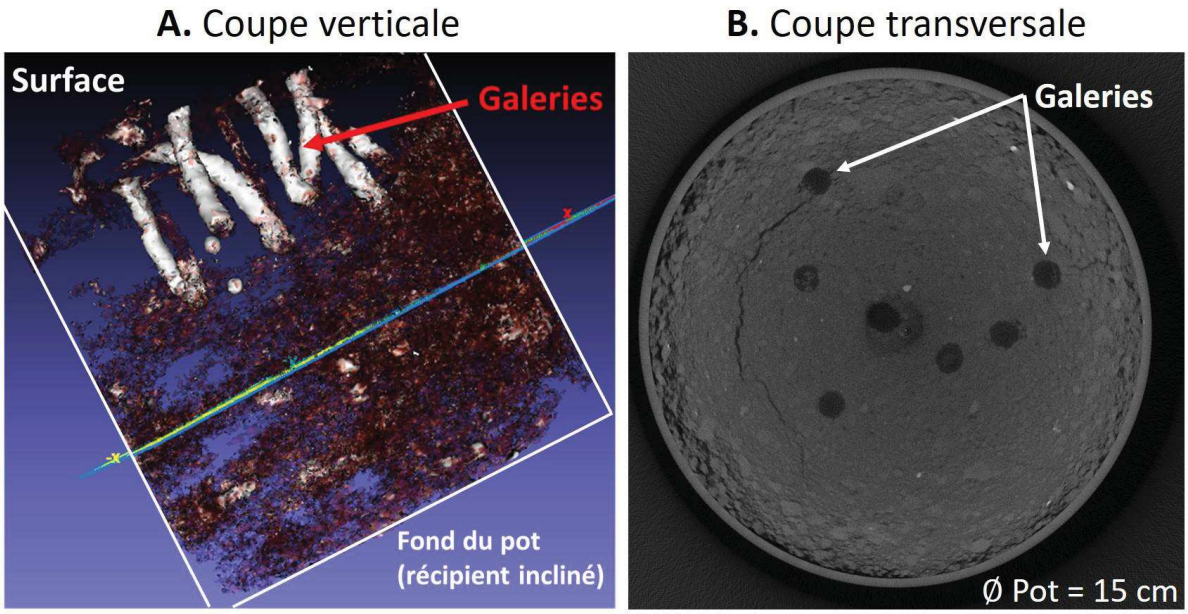


**Figure 42. Exploration des galeries des coléoptères coprophages grâce à la tomographie à rayons X.** (A) Représentation tridimensionnelle des systèmes de galeries (colorées en blanc) après 72h d'incubation d'activité des insectes. La couleur rouge représente la microporosité du sol. (B) Coupe transversale du microcosme avec entrées des galeries bien visibles.

Sur le schéma du protocole décrit précédemment, nous pourrions envisager d'extraire le sol sous-jacent au dépôt fécal à partir duquel les bousiers se sont reproduits, et caractériser la structure des galeries grâce à la tomographie à rayons X. Cette technique a été particulièrement utilisée chez les lombrics, et notamment pour évaluer l'effet du compactage du sol sur l'activité souterraine de ces animaux (Capowiez et al., 2012). Dans le cadre de cette thèse, nous avons testé l'application de cette méthode aux coléoptères coprophages grâce à la plateforme Montpellier Ressources Imagerie (MRI) de l'Université de Montpellier. Nous avons voulu évaluer notre capacité à détecter les galeries d'espèces du genre *Onthophagus*

(env. 10 mm) dans un sol particulièrement compacté (argileux). À partir d'un seul échantillon, les images obtenues montrent que les galeries sont très bien détectables **(Figure 42)**. Ce premier essai exploratoire constitue un premier pas encourageant pour l'utilisation de cette technique associée à nos questions de recherche.

### 1.3. Évaluer les rôles fonctionnels des bousiers : coupler le terrain à l'expérimental ?

Une partie de nos travaux a consisté à évaluer, directement sur le terrain, les conséquences de la pression de pâturage sur les rôles fonctionnels assurés par les bousiers **(Partie 5)**. Lors de nos expérimentations, nous avons été confronté à un certain nombre de biais et problèmes divers qui ont pu altérer la qualité de nos données voire les ont rendues inexploitables (cas de la steppe de Crau). Le contexte particulier des parcours (ex., présence et circulation des troupeaux) limitait notre capacité à déployer un grand nombre d'échantillons et également leur durée d'exposition. Ces limitations ne furent pas sans conséquences, car un nombre plus important de réplicas aurait permis d'accroitre notre pouvoir statistique et de compenser la perte ou l'altération d'échantillons (prédation par les oiseaux, dérangement humain). Avec du recul, nous réalisons ainsi la difficulté de se placer systématiquement en conditions naturelles. Dans des contextes de terrain où l'étude de certains paramètres s'avère difficile, il aurait été sans doute plus pertinent de coupler les données d'inventaires faunistiques à une approche semi-contrôlée pour mesurer les fonctions écologiques.

Dans leur étude, Rosenlew & Roslin (2008) ont étudié l'impact de la fragmentation des habitats pâturés sur la capacité des bousiers à dégrader les excréments. Pour cela, ils se sont appuyés sur un inventaire des bousiers réalisé dans deux régions de Finlande, différant dans leur niveau de fragmentation des habitats (Roslin & Koivunen, 2001). En mésocosme et dans une prairie homogène non pâturée, ces auteurs ont reproduit la composition des assemblages inventoriés dans les deux régions (en respectant la composition et les proportions des différentes espèces) et ont évalué leur impact respectif sur la décomposition des déjections. Les unités d'échantillonnage consistaient en de petits enclos dans lesquels les assemblages reconstitués étaient placés, chacun bénéficiant d'un excrément. Nous pensons qu'une telle approche pourrait être envisageable pour explorer les effets de la pression de pâturage sur le fonctionnement du milieu tout en limitant les biais imposés par les conditions du terrain, ceci en concevant des assemblages reflétant la composition des communautés observées sous les

différents niveaux de pression de pâturage. De plus, nous pourrions coupler les résultats issus d'une expérimentation de ce type avec ceux issus du terrain afin de comparer la magnitude de l'effet des assemblages « naturels » et des assemblages « artificiels » sur la décomposition des matières fécales.

### 1.4. Capacité et comportement de déplacement : deux traits clés à explorer

Nous avons vu que les bousiers de grande taille auraient un vol plus performant en raison d'une charge alaire importante **(Partie 3)**. En comparant la relation entre la charge alaire et les patrons de déplacement de deux espèces de bousiers sud-américains, Cultid-Medina et al. (2015) démontrent que l'espèce possédant la charge alaire la plus élevée effectue des trajets de plus grande distance. Or la faculté d'un individu à trouver rapidement des ressources dans un environnement donné lui confère logiquement un avantage lorsque celles-ci sont peu disponibles ou distribuées de façon hétérogène (Brown et al., 1994). Cette relation entre la taille des individus et la charge alaire expliquerait donc, selon nous, la dominance des individus de grande taille dans les communautés des zones faiblement pâturées où les ressources sont peu disponibles **(Partie 4)**. Si cette hypothèse semble pertinente, les vols performants effectués par les grandes espèces imposent toutefois des coûts énergétiques importants (Bartholomew & Casey, 1978). La performance de vol des bousiers de grande taille pourrait donc avoir ses limites et contraindre la durée pendant laquelle ces individus peuvent se déplacer (Le Roy et al., 2019).

Aujourd'hui, nous savons encore très peu de choses de l'utilisation de l'espace chez les coléoptères coprophages. Quelles sont les stratégies de prospection alimentaire des différentes espèces ? Quelles sont les distances et surfaces parcourues ? ; sont autant de facteurs qui vont conditionner la persistance locale d'une espèce mais aussi son potentiel à coloniser d'autres habitats et, par exemple, d'autres surfaces pâturées. À plus grande échelle, la faculté des différentes espèces de bousiers à se maintenir dans des paysages où les activités pastorales – et de fait les ressources – se sont progressivement fragmentées dépend étroitement de leur capacité de déplacement (Roslin & Koivunen, 2001; Baguette & Van Dyck, 2007). Depuis la moitié du 20ème siècle, plusieurs espèces se sont considérablement raréfiées en Europe en raison de l'abandon progressif du pastoralisme (Lobo, 2001; Carpaneto et al., 2007). Mieux comprendre la façon dont ces animaux utilisent leur environnement ouvre des

perspectives de recherche intéressantes, et notamment la possibilité d'étudier l'effet des dynamiques actuelles des pratiques de pâturage sur les populations et communautés de coprophages à différentes échelles.

En pratique, plusieurs méthodes complémentaires permettent d'étudier la capacité et le comportement de déplacement chez les insectes. La majeure partie des études ayant exploré les patrons spatiaux de déplacements chez les coléoptères coprophages ont eu recours à la Capture-Marquage-Recapture (CMR) (Roslin, 2000; Larsen & Forsyth, 2005; Arellano et al., 2008; Cultid-Medina et al., 2015; Silva & Hernández, 2015). En pratique, cette technique consiste à disposer un maillage de pièges (dont le plan dépend de la question posée) visant à récolter, marquer, puis recapturer à $t + x$ les individus identifiés. Dans les pâturages européens, la seule étude de ce type a été réalisée par Roslin (2000) en Finlande. Cet auteur montre que les plus petites espèces de bousiers effectuent la majeure partie de leurs déplacements sur de courtes distances et principalement entre les excréments, tandis que les plus grandes se déplacent davantage entre les pâturages. Ces résultats confirment à nouveaux nos hypothèses **(Partie 4)**. L'étude de Roslin (2000) a cependant été limitée à un petit nombre d'espèces et en particulier aux bousiers endocoprides (résidents des excréments) qui composent l'essentiel de l'entomofaune coprophage scandinave (Roslin, 2014). Dans le sud de l'Europe, une approche telle que la CMR permettrait de caractériser les patrons spatiaux de déplacement d'une plus grande diversité d'espèces possédant des stratégies écologiques plus diversifiées.

La CMR a l'inconvénient d'offrir une vision tronquée de l'utilisation de l'espace par les individus étudiés. En effet, les patrons spatiaux mis en évidence dépendent étroitement de la pression d'échantillonnage, de sa répartition (surface couverte) et du taux de recapture des individus. Les techniques de télémétrie (suivi d'un individu équipé d'un émetteur) ouvrent des possibilités intéressantes pour étudier le comportement de déplacement, permettant de mesurer l'activité d'individus à fine échelle spatiale et temporelle. La miniaturisation des émetteurs, initialement réservés aux vertébrés, permet depuis quelques années de transposer ces techniques aux insectes (Kissling et al., 2014). Chez les coléoptères coprophages, aucune étude de ce genre n'a été conduite à ce jour. Dans le cadre de cette thèse, nous avons tenté d'évaluer l'utilisation potentielle de la radio-télémétrie à très haute-fréquence (VHF) pour l'étude du déplacement chez l'une des plus grandes espèces de bousier

de France, *Ateuchetus laticollis* (jusqu'à 25 mm). Ce travail a été effectué grâce au stage de Lucille Bourouina (Master 1 Darwin à Montpellier, financement Labex CeMEB « Équipes de recherche junior – ERJ »). À partir d'un échantillonnage des populations d'*A. laticollis* en garrigue près de Montpellier, nous avons voulu déterminer l'influence du poids d'un modèle d'émetteur VHF (le plus petit du marché, **Figure 43**) sur la capacité d'envol d'individus de différentes classes de poids. Cette capacité d'envol a été définie comme le succès d'un individu à couvrir une certaine distance après l'envol, et a été étudiée en situation semi-contrôlée.

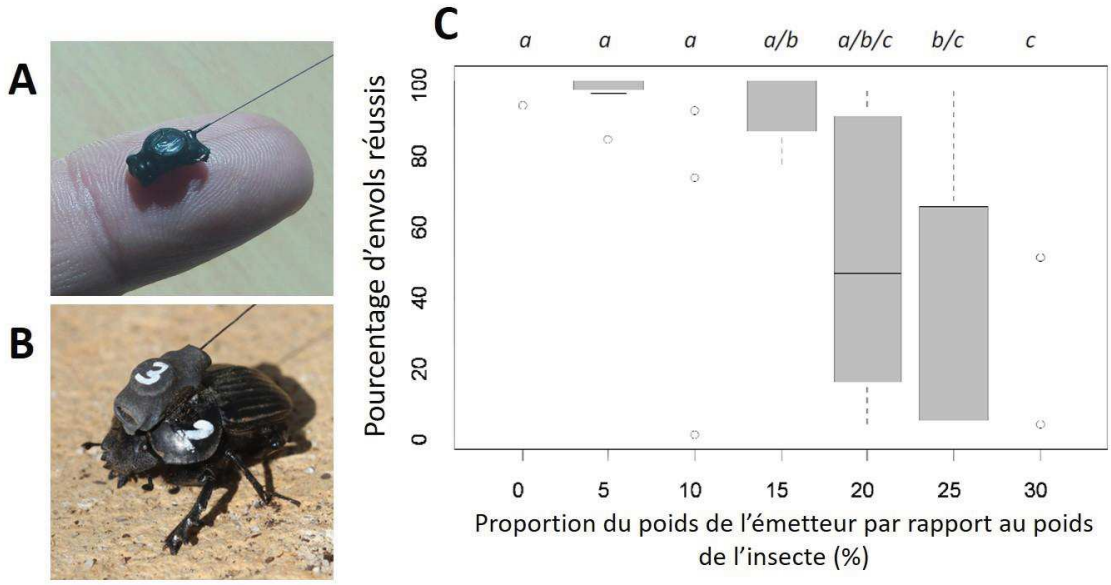


**Figure 43. Évaluation de l'effet du poids des émetteurs radio très haute fréquence (VHF) sur la capacité d'envol des bousiers.** Les essais (112 observations réalisées sur 8 individus) ont été effectuées à partir de prototypes (B) de l'émetteur VHF (radio très haute fréquence) utilisé (A) (modèle PIP41 PicoPip Tag, Biotrack, Wareham, Angleterre). (B) Variation du pourcentage d'envols réussis des individus selon la proportion du poids de l'émetteur par rapport à leur masse. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les différents groupes au seuil α = 0,05 (test de Mann-Whitney). *Photos : (A) William Perrin, (B) Lucille Bourouina*.

Nos observations montrent que l'émetteur testé était trop lourd pour que les individus de poids moyen (par rapport à la population échantillonnée, N = 166, moyenne = 0,68 ± 0,18 g) puissent s'envoler correctement. Seuls l'envol des individus de très grande taille, mais marginaux dans la population étudiée, n'était pas contraint par l'émetteur. Nous avons ainsi déterminé que le poids de l'émetteur (0,23 g) ne doit pas excéder 15 % du poids total de l'insecte **(Figure 43)**. Or ledit émetteur correspond à environ 34 % du poids des individus les

plus fréquemment rencontrés en conditions naturelles (= individus moyens de la population d'*Ateuchetus laticollis* échantillonnée). À l'évidence, les méthodes de radio-télémétrie ne semblent donc pas encore adaptées aux coléoptères coprophages européens. Certains bousiers de très grande taille, notamment présents en Afrique sub-saharienne (*Pachylomerus femoralis,* jusqu'à 44 mm, *Heliocopris sp*., jusqu'à 65 mm) pourraient constituer de bons modèles d'étude (Davis et al., 2008), en particulier dans des régions où l'utilisation pastorale des territoires peut offrir des problématiques comparables aux nôtres.

En laboratoire, certaines techniques permettent de mesurer indirectement les capacités de déplacement. Parmi elles, la technique du moulin de vol permet de mesurer, pendant un laps de temps donné, la vitesse de vol et ainsi d'estimer la distance potentielle de déplacement d'un individu (Naranjo, 2019). Réaliser de tels tests sur plusieurs lots d'individus appartenant à des espèces distinctes en termes de taille et de morphologie alaire permettrait de comparer les capacités potentielles de vol entre différents phénotypes. Pendant la dernière année de cette thèse, nous avons testé cette méthode sur les coléoptères coprophages grâce à Cyril Marty, stagiaire de Licence Ecologie et Biologie des Organismes (Cursus Ingénierie Écologie Naturaliste). Une difficulté de ce type de protocole est d'inciter les individus, suspendus à un bras rotatif, à effectuer un vol pendant un laps de temps suffisant pour que les données puissent être exploitées **(Figure 44)**. Nous en sommes encore à un stade expérimental, mais les premières observations sont encourageantes, ayant réussi à récolter des données sur plusieurs espèces de bousiers. Une fois un protocole opérationnel établi, la méthode du moulin de vol présente plusieurs avantages y compris sa facilité de réplication, l'opportunité d'acquérir des données sur un nombre relativement important d'individus et ce à moindre coût (Naranjo, 2019). Les insectes étudiés lors de ces tests peuvent également faire l'objet de mesures physiologiques (masse musculaire, masse graisseuse), permettant d'identifier les déterminismes de la variabilité interindividuelle observée.

Par la suite, il serait pertinent de considérer l'application de l'ensemble de ces techniques. À terme, notre capacité à relier la fonction de déplacement (mesurée en tant que capacité potentielle, vitesse de vol, distances parcourues) aux traits morphologiques et physiologiques mesurés à l'échelle des individus, et ce à travers différentes espèces, constituerait un pas important pour mieux comprendre l'interaction entre les coléoptères coprophages et leur environnement.

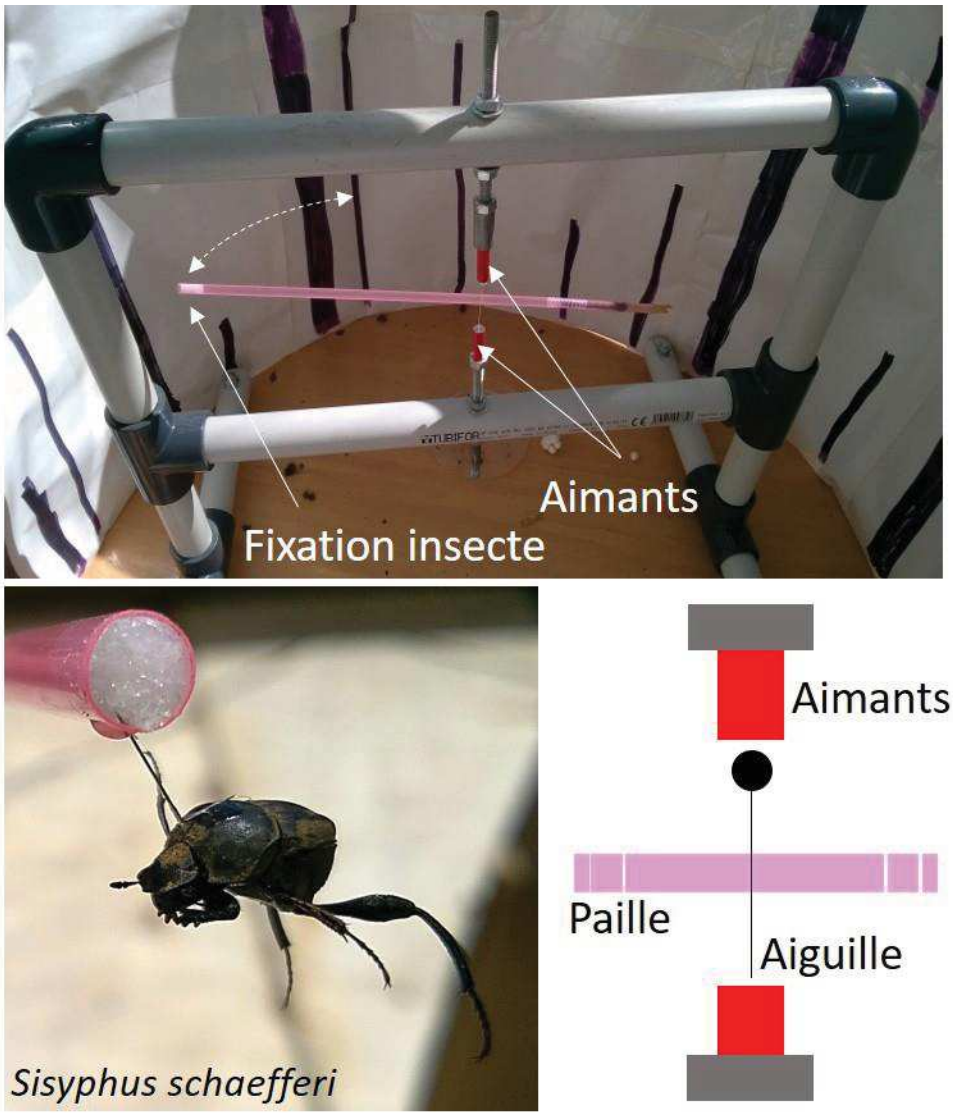


**Figure 44. Confection d'un moulin de vol pour l'étude de la capacité de vol chez les coléoptères coprophages.** Une paille en plastique est piquée en un endroit par une aiguille, elle-même cernée par deux aimants qui la maintiennent en gravitation. Le tout est maintenu grâce à un support simple fait de tubes en PVC assemblés. (B) L'insecte est fixé en une extrémité de la paille grâce à une minutie fixée à son pronotum. Pour contrebalancer le poids de l'insecte, un contrepoids est inséré à l'ouverture opposée de la paille en plastique et permet de maintenir le dispositif stable et parfaitement horizontal. La force exercée par le vol de l'insecte entrainera la rotation de la paille maintenue en son axe par les deux aimants. La mesure consiste à calculer, pendant un laps de temps donné, le nombre de tours effectués par l'insecte grâce à une caméra fixée au-dessus du dispositif. *Photos : Cyril Marty*.

### 1.5. Vers le concept de rareté fonctionnelle

Nos résultats suggèrent que les traits qui conditionnent la réponse des bousiers à la pression de pâturage (taille, traits liés au comportement reproducteur) peuvent également jouer un rôle dans le fonctionnement du milieu, en particulier sur la décomposition des déjections **(Partie 5)**. Ceci validerait l'hypothèse selon laquelle les mêmes traits peuvent simultanément

expliquer les réponses des espèces aux processus environnementaux ainsi que leurs effets sur l'écosystème (Lavorel & Garnier, 2002). En Scandinavie, Piccini et al. (2018) démontrent que les espèces les plus promptes à disparaître, les bousiers fouisseurs, sont également celles qui participent le plus aux fonctions écologiques.

Nos résultats suggèrent aussi que la raréfaction de certaines valeurs de traits au sein des communautés (grande taille, traits associés à la vie souterraine) altère la capacité globale de ces peuplements à décomposer la matière fécale **(Partie 5)**. Ces résultats sont en phase avec ceux de Rosenlew & Roslin (2008) et Kaartinen et al. (2013) obtenus en Europe du nord, qui montrent que la disparition des grandes espèces fouisseuses, représentées par les Géotrupinés, affecte considérablement la quantité d'excrément dégradée. Ils démontrent donc que la présence de certaines combinaisons de traits contribue disproportionnellement aux fonctions écologiques. Or, dans les régions nordiques, les Géotrupinés regroupent un nombre limité d'espèces, et leurs combinaisons de traits apparaissent relativement distinctes de la plupart des autres taxons (principalement des bousiers non-fouisseurs de petite taille) qui composent les peuplements (Roslin, 2014). C'est également le cas pour les alpages que nous avons étudiés, où la structure des communautés de bousiers rappelle fortement celle des peuplements d'Europe du nord (réponse à un climat froid) (Hanski & Cambefort, 1991). Il apparaitrait donc que, dans certains écosystèmes, la présence de bousiers rares d'un point de vue fonctionnel aurait une importance capitale dans le fonctionnement de l'écosystème.

Le concept de rareté fonctionnelle est récent et quantifie à quel point les combinaisons de traits portées par une espèce sont distinctes et uniques en comparaison des autres espèces qui composent la communauté (Grenié et al., 2017; Violle et al., 2017). De plus en plus adressé par les écologues, il permet d'examiner à quel point les espèces portant des combinaisons de traits originales contribuent au fonctionnement d'un écosystème (Violle et al., 2017). Du point de vue de la conservation, ce concept vise à dépasser l'objectif de préservation d'espèces rares (d'un point de vue taxonomique) en faveur d'une préservation des fonctionnalités écologiques potentiellement portées par des combinaisons de traits rares (Cadotte et al., 2011). Si quelques études ont montré que les espèces rares ou peu communes peuvent contribuer de façon importante au fonctionnement de l'écosystème, ou encore porter des rôles fonctionnels vulnérables (Lyons & Schwartz, 2001; Lyons et al., 2005; Mouillot et al., 2013), la contribution de la rareté fonctionnelle est encore très peu étudiée.

Parce qu'à la fois les traits de réponse et les traits d'effet sont globalement bien identifiés chez les coléoptères coprophages, nous pensons qu'ils peuvent constituer un bon modèle pour tester de façon empirique le concept de rareté fonctionnelle. Cette question peut notamment être adressée dans un contexte de conservation. Dans le sud de l'Europe, la guilde des bousiers télécoprides (rouleurs de pilules) compte peu d'espèces qui se sont extrêmement raréfiées au cours des 50 dernières années en raison de changements de pratiques et de l'utilisation de produits antiparasitaires (Lobo, 2001; Carpaneto et al., 2007; Verdú et al., 2015, 2018). En France, ces espèces sont aujourd'hui très localisées. En comparaison de la majeure partie des espèces qui composent les peuplements méditerranéens, les télécoprides peuvent être considérées comme rares d'un point de vue fonctionnel, ne serait-ce que par leur comportement nidificateur très particulier et leurs adaptations phénotypiques. En steppe de Crau, la persistance des activités d'élevage extensives ont permis à deux bousiers rouleurs, *Ateuchetus laticollis* et *Gymnopleurus flagellatus flagellatus*, qui étaient autrefois plus communs et répandus en Provence de se maintenir (Caillol, 1908). Une expérimentation visant à mesurer leur contribution aux fonctionnalités écologiques serait pertinente afin d'évaluer l'impact potentiel de la perte de ces espèces sur le fonctionnement de l'écosystème.

### 1.6. Quelle importance de l'échelle intraspécifique ?

Les réponses observées des communautés d'espèces aux changements d'habitats et autres gradients environnementaux sont la conséquence de variations populationnelles, elles-mêmes déterminées par les réponses des individus (Carmona et al., 2016). C'est pourquoi dans notre travail, nous avons inclus cette échelle individuelle pour observer la réponse fonctionnelle des coléoptères coprophages à la pression de pâturage **(Partie 4)**. Les traits, qu'ils soient comportementaux, physiologiques ou encore morphologiques, sont variables entre les espèces mais également au sein de celles-ci du fait d'une certaine plasticité des individus qui doivent s'adapter aux conditions locales et user de différentes stratégies pour exploiter les ressources (ex., Altermatt & Ebert, 2016; Eggenberger et al., 2019; Henn et al., 2018). Prendre en compte une telle variabilité intraspécifique semble aujourd'hui indispensable pour préciser nos connaissances des mécanismes qui structurent les communautés biologiques (Lepš et al., 2011) et les réponses des organismes aux processus environnementaux (Raine et al., 2018; Eggenberger et al., 2019).

À notre connaissance, trois études se sont penchées sur la variabilité intraspécifique des traits chez les coléoptères coprophages en lien avec des changements environnementaux (Alves & Hernández, 2017; Raine et al., 2018; Soto et al., 2019). Ces auteurs montrent une plasticité phénotypique des individus en réponse à la transformation des forêts tropicales en plantations (Alves & Hernández, 2017; Raine et al., 2018) et en pâturages (Soto et al., 2019). Suite à nos travaux, on peut légitimement s'interroger sur l'influence de la pression de pâturage sur la variabilité des traits à cette échelle. Nos résultats montrent que, alors que certaines espèces disparaissent sous des niveaux de pression de pâturage donnés, d'autres accusent des changements importants d'abondance mais persistent dans les habitats qui leurs sont défavorables **(Partie 2)**. Nous pouvons faire l'hypothèse que les individus de ces espèces montrent une certaine plasticité fonctionnelle, leur permettant de s'adapter à diverses conditions d'habitat. Tester cette hypothèse nécessitera de mesurer les individus des espèces présentes tout au long des transects de pression de pâturage, et de sélectionner les traits susceptibles de refléter cette plasticité en réponse à la pression de pâturage. D'après nos résultats, on peut penser que les caractères morphologiques liés au mode de vie souterrain (ex., pattes - conditions du sol) et au déplacement (ex., ailes – disponibilité de la ressource) peuvent constituer des traits pertinents, de même que la taille. Au sein d'une espèce, la taille des individus va dépendre de l'acquisition des ressources pendant le développement larvaire qui constitue la période principale de croissance chez les insectes holométaboles. De fait, en contraignant l'accès aux ressources et potentiellement les provisions effectuées par les adultes (ex., chez les fouisseurs), soit par une perturbation forte du milieu soit par une compétition intense pour les excréments, la pression de pâturage est susceptible d'exercer une pression de sélection sur la taille des individus (Moczek, 1998; Shafiei et al., 2001).

## 2. Quelles implications pour la gestion des espaces naturels ?

Le maintien d'une activité pastorale viable d'un point de vue écologique (préservation des entités paysagères et de la biodiversité) et socio-économique (soutien de l'élevage et de pratiques traditionnelles) constitue un enjeu crucial au sein des territoires que nous avons étudiés. Le bon état écologique des alpages et parcours est gage de durabilité des activités d'élevage (Andrighetto et al., 1993; Kosmas et al., 2016). Cet équilibre est cependant sensible,

tributaire de la dynamique des activités d'élevage mais également de problématiques plus globales comme le changement climatique (Dobremez et al., 2014).

La steppe de Crau regroupe les plus grands troupeaux ovins de France, avec des cheptels qui se chiffrent en milliers de têtes (Tatin et al., 2013). La taille moyenne des exploitations ovines est le double de la moyenne régionale (Provence-Alpes-Côte d'Azur) et également la plus élevée de France. Si les effectifs sont globalement stables, nous observons, depuis plus de vingt ans, une très légère tendance à l'augmentation de la taille des troupeaux liée à la diminution du nombre d'éleveurs (Tatin et al., 2013). D'autre part, le mode de conduite traditionnel tend à évoluer : certains troupeaux ne sont plus gardés et les places de pâturage sont clôturées (Tatin, *comm. pers.*). Cette modification des pratiques, bien qu'encore peu répandue, peut avoir un impact local important sur la structure de la végétation et la biodiversité des parcours. Dans les Alpes, une surface équivalent à 33 % de l'ensemble du massif est allouée au pastoralisme. En un peu plus de 20 ans, le massif de la Vanoise a perdu plus de la moitié de ses exploitations agricoles. Mais à l'inverse, le nombre d'animaux en alpage tend à augmenter depuis le milieu des années 1990, la courbe étant plus particulièrement accusée pour les bovins (+ 20 % entre 1996 et 2008)[17]. La tendance reflète donc une augmentation locale de la concentration des animaux au pâturage. Aujourd'hui, plus d'un million d'ovins, bovins, caprins et équins pâturent l'ensemble des espaces pastoraux alpins chaque année, les plus gros effectifs étant centrés sur la période estivale (80 % des effectifs sont constitués par les ovins transhumants). De plus, l'arrivée du loup depuis les années 1990 a contribué à une modification importante des pratiques (Garde et al., 2014), notamment une augmentation du gardiennage, de la conduite en parcs de pâturage et la mise en place de parcs de nuit. L'ensemble de ces chiffres et les tendances observées illustrent globalement une pression forte des activités d'élevage sur les milieux pastoraux, et justifient une attention particulière de la part des gestionnaires qui doivent préserver les fonctionnalités de ces écosystèmes.

L'été 2017 en Vanoise, période où nous avons effectué nos échantillonnages, était le 3ème été le plus chaud depuis 1959 (données Météo France). En alpage, la végétation du début du mois

[17] Ces sources proviennent d'un document interne au Parc National de la Vanoise : « Projet de charte du Parc National de la Vanoise – Situation du territoire 2013 - Agriculture et Pastoralisme », Version de travail du 3 septembre 2013.

de juillet était estimée en avance de 15 à 20 jours par rapport à une année moyenne[18]. La quantité d'herbe disponible pour les troupeaux était globalement jugée déficitaire par les éleveurs, ce qui a pénalisé la production laitière durant l'été. Cette saison d'estive particulièrement chaude intervenait également dans un contexte de fort déficit en précipitations hivernales (4ème hiver le plus sec dans les Alpes du nord depuis 1959). Dans l'écosystème semi-aride de Crau, la question climatique préoccupe également. Si la flore steppique est adaptée à un environnement sec, elle peut être en revanche sensible aux sécheresses printanières successives (correspondant à la pousse de l'herbage) (Tatin et al., 2013). Il apparaît aujourd'hui que certaines parties de la steppe sont trop fortement pâturées dès la fin de l'hiver, laissant apparaître des étendues rases avant même que le printemps soit bien installé (Schall, 2017). Le risque de surpâturage, à l'échelle des parcours, est bien réel et constitue aujourd'hui un phénomène préoccupant pouvant accentuer les effets du changement climatique.

Dynamique des activités d'élevage et changements climatiques comptent aujourd'hui parmi les préoccupations majeures des gestionnaires d'espaces pastoraux. Ces deux facteurs interagissent sur l'équilibre des écosystèmes pâturés. Dans ce contexte, il apparait indispensable de mesurer et suivre les impacts de ces différents processus pour être capable de percevoir les signaux d'alerte sur des évolutions et des changements affectant le fonctionnement des pâturages (Dobremez et al., 2014). Dans les Alpes, et à l'initiative du Parc National des Ecrins (Hautes-Alpes), le programme « Alpages sentinelles » a ainsi vu le jour suite aux épisodes de forte sécheresse des années 2000. Ce programme vise à anticiper l'impact des aléas climatiques et à permettre les changements de pratiques pastorales tout en gérant durablement les milieux (Dobremez et al., 2014). Il s'appuie sur une série de protocoles de suivi à long terme visant à caractériser l'évolution de l'état des habitats pastoraux. Ce vaste dispositif, dans lequel s'insère le Parc National de la Vanoise, associe éleveurs et bergers, techniciens agricoles et pastoralistes, chercheurs et gestionnaires d'espaces protégés. En steppe de Crau, nous avons été conviés à un groupe de travail en décembre 2016 pour aborder les enjeux à venir liés à l'évolution des pratiques d'élevages dans cette région. À l'issu de deux ateliers, le Conservatoire d'Espaces Naturels PACA (gestionnaire

[18] Bilan alpages sentinelles 2017 du Parc National de la Vanoise, document disponible sur : http://www.vanoise-parcnational.fr/fr/des-actions/gerer-et-proteger-les-patrimoines/les-milieux/alpages-sentinelles-un-espace-de-dialogue.

de la réserve) a ainsi défini plusieurs « Coussouls sentinelles » sur lesquels un suivi à long terme des changements de pratique est mis en place sur la base de plusieurs indicateurs biologiques[19]. Le lancement de ces dispositifs de suivi dans les différents points chauds du pastoralisme montre une dynamique forte à l'échelle des territoires pour maintenir la viabilité des habitats pastoraux.

Le dispositif « Alpages sentinelles » constitue une opportunité pour les parcs nationaux de travailler sur les fonctionnalités d'écosystèmes en ne se restreignant pas au suivi d'espèces patrimoniales (Dobremez et al., 2014). L'alpage d'*Aussois* sur lequel nous avons travaillé fait partie de ce réseau. En 2019, plusieurs « Alpages sentinelles » ont également fait l'objet d'inventaires de bousiers dans différents Parcs de montagne, dans le cadre de travaux de recherche conduits par Camila Leandro et Pierre Jay-Robert (Université Paul-Valéry Montpellier 3). En steppe de Crau, les inventaires de bousiers réalisés depuis 2012 intègrent aujourd'hui certains des « Coussouls sentinelles ». Nos travaux s'inscrivent dans les objectifs opérationnels du plan de gestion 2015-2024 de la Réserve Naturelle Nationale des Coussouls de Crau (RNNCC), « Étudier le rôle fonctionnel des communautés d'insectes ». Au regard de nos travaux sur la sensibilité des coléoptères coprophages aux pratiques de pâturage et leur rôle dans la décomposition des déjections, nous pensons que ces insectes pourraient constituer un indicateur pertinent de suivi des pâturages sur le long terme. D'autre part, comme l'ensemble des organismes, les coléoptères coprophages sont sensibles aux conditions climatiques, et les changements en cours sont susceptibles de modifier leur distribution. Les paysages de plaine dans le sud de l'Europe, comme la steppe de Crau, pourraient s'appauvrir tandis que les zones d'altitude s'enrichiraient d'espèces thermophiles (Menéndez & Gutiérrez, 2004, Dortel et al., 2013). Nous pouvons faire l'hypothèse que ces changements dans la composition des faunes ne seront pas sans conséquence pour le fonctionnement des écosystèmes pâturés. S'il est bien conservé, le rôle assuré par les bousiers peut jouer un rôle dans la résilience des milieux pâturés. Dans ce sens, une étude récente réalisée en Australie montre qu'une espèce de bousier fouisseuse introduite depuis le sud de l'Europe, *Bubas bison*, peut atténuer le stress des plantes dû à la sécheresse en augmentant la rétention de l'eau dans le sol (Johnson et al., 2016).

[19] Compte rendu interne, « Atelier suivi du pâturage en Crau#2 », 18 décembre 2017.

L'inclusion des coléoptères coprophages dans les programmes de suivi à moyen et long terme des aires protégées, mais aussi dans des évaluations ponctuelles des habitats pastoraux, nécessite une appropriation de ce groupe par les gestionnaires de ces espaces. Nos travaux ont suscité un certain intérêt pour ces insectes chez quelques-uns des agents des Parcs et de la RNNCC. Cependant, cet intérêt reste limité y compris dans l'action et ce pour plusieurs raisons : (i) la difficulté pour les agents de s'engager dans des actions qui sortent des lignes directrices des plans de gestion, (ii) l'absence de statuts de protection ou d'évaluation de l'état de conservation de ces espèces (listes rouges UICN par exemple), (iii) une certaine difficulté à s'approprier un groupe taxonomique globalement peu connu en dehors des entomologistes ou des spécialistes, et (iv) un déficit de connaissances et d'éléments concrets accessibles pour les gestionnaires quant à l'importance des bousiers dans les écosystèmes pâturés (Leandro, 2018). Nous pensons que nos travaux et les connaissances qu'ils apportent peuvent constituer une base pour combler ce déficit, mais du chemin reste à faire. Par ailleurs, parce que l'étude d'une problématique telle que le pastoralisme implique inévitablement les pratiquants de cette activité, il nous semble primordial d'intéresser les acteurs du monde de l'élevage pour que nos travaux puissent bénéficier d'une certaine légitimité d'un point de vue sociétal. Cette reconnaissance est indispensable afin de pouvoir ancrer nos recherches au sein des problématiques locales.

### 2.1. Comment favoriser l'appropriation des coléoptères coprophages par les gestionnaires d'espaces naturels dans les programmes de suivi et d'évaluation ?

Nous n'aborderons pas ici la pluralité des moyens existants pour répondre à cet objectif. Au regard de l'expérience acquise à l'issue de cette thèse, il apparaît que susciter l'intérêt naturaliste, rendre les apports de connaissance accessibles et mettre au point des outils méthodologiques pratiques à mettre en place peuvent constituer des leviers pertinents.

Sur le terrain, l'identification des coléoptères coprophages n'est pas chose aisée et peut constituer un frein dans l'utilisation effective et pratique de ce groupe par les gestionnaires. La majorité de ces insectes sont de taille inférieure au centimètre et de couleur sombre, leur attrait est donc relativement limité. Toutefois, la diversité remarquable de leurs comportements et leur rôle directement visible dans la décomposition des déjections sur le terrain suscitent généralement une grande curiosité. À l'issue de nos inventaires, avoir rendu

compte de la diversité méconnue de ces espèces sur les sites gérés par les gestionnaires a motivé la reconduite de certains inventaires (ex., en steppe de Crau). Nous envisageons par la suite, en particulier auprès du Parc National de la Vanoise, d'organiser une formation accompagnée d'une sortie découverte. Ce type de rencontre constituera aussi l'occasion de tester l'utilisabilité d'indicateurs tels que ceux décrits par la suite. D'autre part, nous avons porté à connaissances nos résultats dans deux rapports d'étude qui seront prochainement accompagnés d'une plaquette illustrant des espèces facilement reconnaissables sur le terrain, d'un intérêt particulier d'un point de vue écologique (sensibilité aux pratiques, rareté, rôle fonctionnel). Ce type d'outil, principalement à destination des agents techniques, peut permettre par ailleurs de récolter des données dans des zones auxquelles nous avons généralement peu accès et de compléter la base actuelle des Scarabéidés Laparosticti de France (projet ScaraB'Obs, collaboration OSU-OREME, Leandro, 2018).

Pour pallier le problème d'identification taxonomique des insectes coprophages, une nouvelle méthode d'inventaire innovante visant à collecter l'ADN des bousiers sur le terrain a été mise au point grâce aux travaux de Camila Leandro et Pierre Jay-Robert. Cette méthode consiste en un piège (pot de type Barber enterré dans le sol) facile d'utilisation, capturant les bousiers vivants et collectant leur empreinte génétique grâce à une compresse située au fond du dispositif collecteur (Leandro et al., 2019). Les résultats acquis montrent une assez bonne représentation des peuplements locaux de bousiers capturés par ces pièges en comparaison de la méthode classiquement utilisée. Durant l'été 2019, plusieurs Parcs Nationaux de montagne se sont formés à l'utilisation de cette technique déployée à travers 22 alpages.

Via cette méthode, les gestionnaires peuvent, sans formation à l'identification, obtenir des informations à propos de la diversité et de l'identité des espèces composant les communautés de bousiers de leurs sites d'étude. L'avantage réside aussi dans la possibilité de relâcher les insectes capturés vivants, un point éthique important qui devrait être davantage considéré dans nos recherches en écologie, et qui prend toute son importance dans les échantillonnages réalisés au sein d'aires protégées (Costello et al., 2016).

Notre objectif serait de permettre aux utilisateurs, à partir de ces informations, d'évaluer la vulnérabilité des communautés de coprophages aux pratiques locales et de pouvoir en évaluer les conséquences sur leur capacité potentielle à recycler les matières fécales. Les connaissances apportées par cette thèse constituent des éléments pertinents pour parvenir à

cet objectif. En particulier, la réponse similaire observée à la pression de pâturage peut faciliter l'utilisation de ces insectes comme indicateurs de l'impact du pâturage dans des contextes géographiques variés **(Partie 2)**. Globalement, les espèces fouisseuses et de grande taille apparaissent comme les plus sensibles à l'intensification des pratiques **(Parties 2 et 4)**. Ce sont elles qui, également, optimisent la décomposition des déjections (Slade et al., 2007, Rosenlew & Roslin, 2008; Kaartinen et al., 2013; Milotić et al., 2017). Dans un habitat donné, la présence des Géotrupinés en alpage (ex., *Geotrupes stercorarius* et *Trypocopris vernalis*, indicateurs des habitats peu pâturés) et de grands Scarabéinés en plaine méditerranéenne (ex., *Copris hispanus hispanus*, indicateur des habitats peu pâturés, et *Ateuchetus laticollis*, uniquement recensé dans ces zones) peut, dans un premier temps, constituer un indicateur pertinent de l'intensité des pratiques **(Partie 2)**. Nous avons vu cependant que la réponse des bousiers au pâturage, ainsi que leur effet sur l'écosystème, sont majoritairement liés aux variations d'abondance de ces espèces **(Parties 2 et 5)**. La calibration des pièges ADN pour permettre d'estimer l'abondance des différentes espèces collectées en fonction de la proportion d'ADN collecté n'a pas encore été réalisée (Leandro et al., 2019). Pour des diagnostics ponctuels et selon les objectifs visés, nos résultats suggèrent que mesurer l'abondance de groupes fonctionnels clés peut suffire pour évaluer l'impact des pratiques. Si l'objectif est d'évaluer un tel impact sur la capacité des communautés à dégrader correctement les matières fécales, on peut faire l'hypothèse qu'une mesure précise de l'abondance des grandes espèces fouisseuses uniquement, à partir des individus collectés, peut constituer un indice sommaire mais pertinent. En pratique, nous pourrions prévoir l'utilisation d'un récipient collecteur muni d'un tamis retenant spécifiquement les grandes espèces **(Figure 45)**, à la manière d'expérimentations d'exclusion réalisées sur le terrain (Slade et al., 2007; Milotić et al. 2019). Le décompte des individus retenus par le tamis, et de ceux passés au travers des mailles, permettrait de mesurer la proportion des grands bousiers dans les peuplements, tout en permettant de relâcher les individus vivants. Pour être validé, un tel indicateur nécessitera cependant d'être testé sur le terrain mais nos résultats ajoutés à ceux d'autres recherches laissent à penser qu'il serait pertinent (Andresen, 2003; Larsen et al., 2005; Slade et al., 2007; Rosenlew & Roslin, 2008; Kaartinen et al., 2013; Milotić et al., 2017).

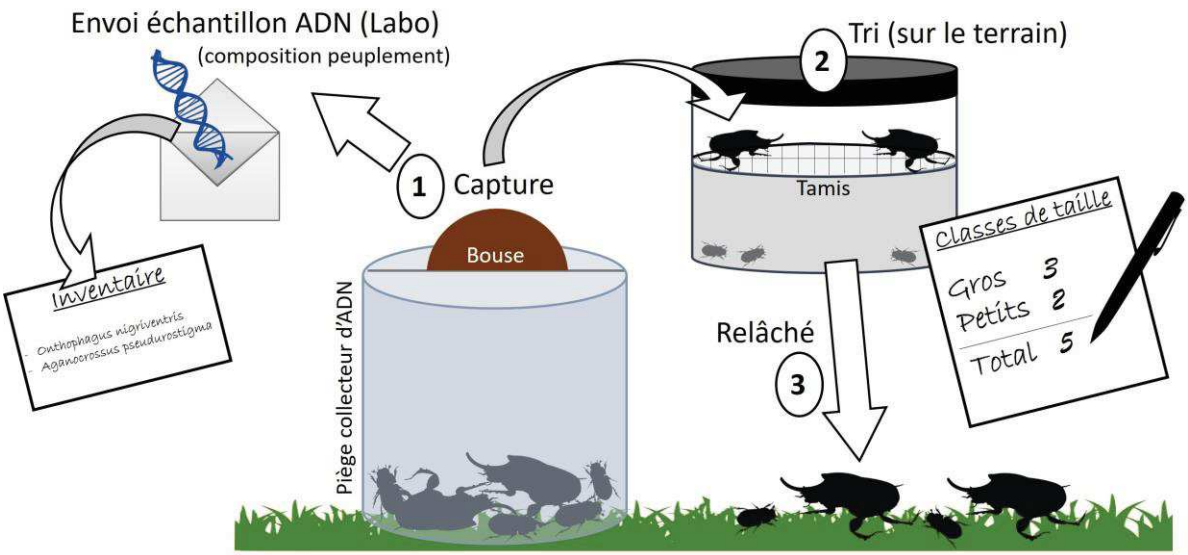


**Figure 45. Exemple d'un dispositif d'inventaire d'une communauté de coléoptères coprophages (simplifiée à deux espèces) à destination des gestionnaires d'espaces naturels.** (1) Les bousiers sont capturés et maintenus vivants grâce à un piège qui permet de collecter leur ADN (compresse au fond du pot, destinée à recueillir les tissus organiques) (voir texte). Ladite compresse est envoyée à un laboratoire spécialisé pour l'analyse des résultats. À l'issue de ce travail, une liste est fournie avec le nom des espèces. (2) Les insectes collectés sont triés grâce à un tamis qui sépare les individus en fonction de leur taille. On peut imaginer un nombre de filtres plus important, permettant distinguer plus de deux classes de taille (ex., deux tamis séparant petits, moyens, gros individus). Les individus séparés par classe de taille sont dénombrés (3) Les individus sont ensuite relâchés dans leur milieu. *Vecteurs : https://www.123rf.com/ et https://pixabay.com/*.

## 2.2. Comment associer les acteurs de l'élevage à la question des coléoptères coprophages ?

Lors de nos campagnes de terrain, nous avons été en interaction avec les bergers et éleveurs grâce auxquels nous avons pu élaborer nos plans d'échantillonnage. Ces rencontres furent l'occasion d'échanger, plus ou moins facilement, sur nos questions de recherche et nos motivations respectives. Nous n'avons pas senti d'intérêt particulier chez la plupart des éleveurs vis-à-vis de nos travaux, à l'exception d'une éleveuse faisant pâturer son troupeau sur le site de la *Grosse du Couchant*, et qui s'était portée volontaire pour recevoir nos expérimentations. Mais globalement, la participation des éleveurs à nos recherches, engagée par l'intermédiaire des aires protégées, s'est avant tout limitée à la mise à disposition des pâturages. Le rapport avec les bergers fut assez différent, la plupart ayant montré un intérêt particulier pour les bousiers lors de nos échantillonnages.

Le métier d'éleveur a considérablement évolué depuis la fin de la seconde guerre mondiale, suite à de forts bouleversements économiques ayant induit des changements profonds dans l'organisation du travail et les objectifs de productivité. Production, administration, gestion, subventions… Le métier d'éleveur s'apparente davantage à celui d'un entrepreneur, dont les marges de manœuvre sont faibles, entrainant une certaine déconnexion du terrain y compris dans des systèmes basés sur des modes de conduite traditionnels comme le pastoralisme. Le métier de berger a évolué également, mais globalement, ces personnes restent au contact de la nature, conduisant chaque jour le troupeau au pâturage. Ainsi, la différence observée dans la perception de notre travail entre éleveurs et bergers n'est pas si étonnante.

En 2017, un des éleveurs faisant pâturer son troupeau dans le PN des Cévennes nous a sollicité pour réaliser une expertise sur ses parcours, suite à un constat de non dégradation de matières fécales. En septembre 2018, nous avons présenté nos travaux à Aussois en présence d'agents et élus du PN de la Vanoise, d'une élue de la Chambre d'Agriculture de Savoie, d'éleveurs et des bergers avec qui nous avons travaillé. Le dialogue n'a pas été très nourri, à l'exception d'une question portant à nouveau sur la question du retour au sol d'excréments lors d'épandages sur prairies de fauche. Un éleveur a témoigné du fait que la dégradation des déjections était moins efficace aujourd'hui « qu'avant ». Ainsi, bien que l'intérêt naturaliste ne s'avère pas être un levier pertinent pour intéresser les acteurs de l'élevage (à l'inverse des acteurs associés au patrimoine naturel), les rôles écologiques associés aux bousiers peuvent constituer un moyen d'entrée plus pertinent. En effet, les conséquences que peuvent avoir l'accumulation de déjections pour le renouvellement de l'herbe peut constituer une source de préoccupation chez les pastoralistes.

De nos jours, les activités d'élevage sont de plus en plus contestées. Outre les questions liées à la production et à la consommation de viande pour l'homme, l'élevage occupe une place majeure dans les enjeux environnementaux (Dumont et al., 2019). Il est notamment accusé d'être une source importante de gaz à effet de serre (GES) et donc de concourir au changement climatique actuel (Gerber et al., 2013). En Europe, on estime que les GES émis par les troupeaux correspondaient à 12-17 % des émissions totales de l'Union Européenne en 2007 (Bellarby et al., 2013). Face à cela, les acteurs du monde de l'élevage tentent de valoriser leur activité et notamment de mettre en avant le rôle des herbivores dans la séquestration du carbone dans les prairies, à travers un apport direct en matière organique via les déjections

des herbivores (Hewins et al., 2018). L'Institut de l'Élevage plaide ainsi pour tempérer, en terme de bilan, l'impact du pâturage dans les émissions de GES en considérant son potentiel de compensation via les puits de carbone (Gac et al., 2010). Les synthèses de deux projets européens (Green Grass et Carbo Europe) montrent dans ce sens que la quantité de carbone stockée par la prairie permettrait globalement de compenser la quantité de méthane émise par les animaux pâturant cette même prairie (Soussana et al., 2007; Schulze et al., 2009). Cependant, cette relation n'apparait pas si simple (Powlson et al., 2011). Et d'autre part, le stockage de carbone dans les sols dépend logiquement de la cinétique de décomposition de la matière organique. C'est précisément à cette étape que les bousiers interviennent, mais aussi les lombrics (Sruthi & Ramasamy, 2018; Schon et al., 2019), en incorporant le carbone organique dans le sol tout en réduisant la perte de carbone à travers la respiration microbienne (Menéndez et al., 2016). Ainsi, nous pensons que le rôle joué par les insectes coprophages dans ce processus est susceptible de constituer un levier auprès des acteurs de l'élevage. Toutefois, un effort de recherche reste à faire afin de produire davantage de connaissances sur ces sujets. Il semble également plus pertinent de faire passer ces connaissances par des canaux plus institutionnels qui peuvent avoir un poids sur le plan sociétal, tels que les Chambres d'Agriculture et l'Institut de l'Élevage, que directement par les éleveurs.

### 2.3. Des recommandations pratiques à l'issu de nos résultats ?

Afin de maintenir des peuplements de coléoptères coprophages diversifiés et d'éviter l'altération de leurs rôles fonctionnels associés, nous ne pouvons qu'encourager à limiter au maximum les surfaces surpâturées. Cependant, les signaux négatifs que nous mettons en avant sur ces communautés d'insectes sont liés, dans notre contexte, à des cas relativement extrêmes de surpâturage restreints à de petites surfaces. D'autre part, les ovins ont généralement un impact moins important que les bovins dans les pâturages du fait de leur plus petite taille (Rook et al., 2004). Dans des systèmes plus intensifs, il est fort probable que des niveaux de surpâturage tels que ceux que nous avons observés couvrent de plus larges surfaces au sein des espaces pâturés et soient de fait plus problématiques.

Afin d'éviter une altération forte du milieu, les pastoralistes préconisent généralement de déplacer les zones d'attraction des troupeaux (ex., points d'eau, zones préférentielles

d'alimentation), induisant un surpâturage, afin de permettre à la végétation et au sol de l'habitat impacté de se régénérer (Bailey et al., 1998). Cela peut permettre d'éviter l'installation de zones surpâturées pérennes où les conditions d'habitat sont trop détériorées pour les espèces de bousiers importantes dans le recyclage des excréments, et d'encourager l'utilisation d'espaces peu pâturés par les herbivores domestiques. Ce mode de gestion est ainsi plus fréquent pour les troupeaux non conduits et laissés en libre évolution au pâturage (ex., parcours clôturés du Causse Méjean). Il doit cependant être effectué avec précaution afin d'éviter la formation de plusieurs zones détériorées à l'échelle de la parcelle, où les excréments pourraient être moins bien dégradés[20].

[20] La mise en place de zones temporaires à pression forte de pâturage (ex., où le troupeau est parqué dans des enclos de faible surface) peut être utilisée pour contenir la végétation arbustive (éviter la fermeture du milieu en forçant les animaux à consommer les petits ligneux). Cependant, d'après les retours d'un éleveur des Cévennes, une telle conduite peut induire un mauvais recyclage des excréments dans les enclos, même lorsque ceux-ci sont temporaires et mis en place en rotation dans la parcelle.

# Conclusion

En Europe, peu d'études se sont attachées à évaluer précisément la nature du lien étroit qui associe les coléoptères coprophages aux pratiques d'élevage, et ce en dehors de la question des produits antiparasitaires. Pourtant, au regard de l'importance de ces animaux dans le fonctionnement des écosystèmes pâturés, il nous a paru important de combler ces lacunes. Les connaissances que nous apportons grâce à ce travail concourent à mieux comprendre comment l'une de ces pratiques, le pastoralisme, influence ces peuplements d'insectes. Nos travaux, conduits dans des contextes bioclimatiques distincts, ont également permis une certaine extrapolation des résultats obtenus.

Nous avons vu comment l'hétérogénéité de la pression de pâturage, mesurée à l'échelle des parcours et alpages, module la composition et la diversité des communautés de bousiers. Les variations dans la disponibilité des ressources et dans l'intensité de la perturbation exercée par le troupeau induisent une structuration spatiale forte de ces peuplements d'insectes. Nous observons des changements dans la composition en espèces et dans l'abondance relative de ces espèces en fonction de la pression de pâturage. Une analyse centrée sur les traits fonctionnels des bousiers nous a permis d'émettre des hypothèses quant aux processus sous-jacents aux changements observés. En plaine méditerranéenne et dans les alpages d'altitude, le filtrage produit par la pression de pâturage s'exerce en particulier sur les traits liés au comportement nidificateur (degré d'interaction avec le sol lors de la reproduction) et la taille des individus. Un pâturage d'intensité modérée, accompagné d'une certaine hétérogénéité des conditions d'habitat, promeut une diversité fonctionnelle élevée des coléoptères coprophages.

Il apparait que les informations fournies par les groupes fonctionnels et les traits mesurés peuvent être complémentaires. L'utilisation d'un lot de traits mesurés permet de mesurer des facettes de la diversité des communautés biologiques (diversité fonctionnelle) inaccessibles autrement que par ce moyen. D'autre part, ces traits nous ont permis d'acquérir un niveau de précision que ne permet pas l'utilisation de groupes fonctionnels, et de caractériser un continuum des stratégies écologiques déployées par les individus composant les communautés. Cependant, nous observons que la discrimination des individus de nos peuplements, sur la base des traits que nous avons mesurés, reflète plutôt bien les différents

groupes fonctionnels de bousiers communément utilisés. Par conséquent, même s'ils agrègent et résument l'information apportée par les traits, la caractérisation de ces groupes peut considérablement enrichir une approche basée, par exemple, sur la taxonomie des espèces. L'utilisation de traits mesurés ou des groupes fonctionnels dépendra ainsi de nos questions et du niveau de précision exigé pour y répondre.

D'un point de vue plus écosystémique, les changements observés à l'échelle des communautés de bousiers ont visiblement des répercussions sur le fonctionnement du milieu. Malgré certains biais durant nos échantillonnages, et le manque de données pour généraliser nos résultats, la raréfaction des espèces fouisseuses et des individus de grande taille dans les habitats surpâturés peut affecter le recyclage des matières fécales. Nous mettons ainsi en évidence un lien direct entre les traits de réponse des bousiers à la pression du pâturage et leurs traits d'effet sur l'écosystème. La question d'un potentiel impact sur la composition chimique du sol reste pour l'instant en suspens et mérite d'être davantage explorée.

Notre préoccupation pour la suite réside dans une meilleure insertion de nos travaux dans les problématiques de gestion des espaces naturels. Du fait de leur sensibilité aux pratiques d'élevage, les bousiers constituent un groupe pertinent à intégrer dans les suivis des écosystèmes pastoraux. Les connaissances apportées par ce travail de thèse et le développement d'outils méthodologiques pratiques doivent permettre de parvenir à cet objectif. La conduite d'expérimentations à plus large échelle et dans une plus grande diversité de territoires, liant communautés de bousiers – pratiques pastorales – fonctions écologiques, permettrait de construire un corpus de connaissances solide pour développer des outils prédictifs à destination des gestionnaires.

Nous pensons que les connaissances que nous apportons doivent aussi alimenter le secteur de l'élevage, directement concerné par nos travaux. Cependant, notre expérience montre que le chemin pour y parvenir est complexe. Notre posture, en tant qu'écologues évaluant l'impact du pâturage sur la biodiversité – et donc quelque part, l'activité directe des éleveurs – ne facilite certainement pas la mise en place d'une relation de confiance. Cibler les préoccupations actuelles qui concernent le milieu de l'élevage d'un point de vue environnemental, telles que l'efficacité de la dégradation des excréments, peut constituer une porte d'entrée pour faciliter la prise en compte de la biodiversité dans les schémas de gestion.

Enfin, l'étude des bousiers m'a amené à reconsidérer la façon dont je percevais la relation qu'entretient l'homme avec son environnement. En Europe, la diversité de ces insectes est directement liée à l'expansion historique et au maintien des activités d'élevage. La plupart des espèces qui occupent les paysages peuvent donc être considérées en partie anthropophiles. Les bousiers invitent ainsi à remettre en question une vision classique dans le domaine de la conservation (aujourd'hui combattue mais toujours bien présente) où l'homme est souvent exclu de l'équation.

# Références bibliographiques


Abdalla, M., Hastings, A., Chadwick, D. R., Jones, D. L., Evans, C. D., Jones, M. B., … Smith, P. (2018). Critical review of the impacts of grazing intensity on soil organic carbon storage and other soil quality indicators in extensively managed grasslands. Agriculture, Ecosystems & Environment, 253, 62–81. doi: 10.1016/j.agee.2017.10.023

Adler, P. B., Fajardo, A., Kleinhesselink, A. R., & Kraft, N. J. B. (2013). Trait-based tests of coexistence mechanisms. Ecology Letters, 16(10), 1294–1306. doi: 10.1111/ele.12157

Alkemade, R., Reid, R. S., Berg, M. van den, Leeuw, J. de, & Jeuken, M. (2013). Assessing the impacts of livestock production on biodiversity in rangeland ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(52), 20900–20905. doi: 10.1073/pnas.1011013108

Altermatt, F., & Ebert, D. (2016). Reduced flight-to-light behaviour of moth populations exposed to long-term urban light pollution. Biology Letters, 12(4), 20160111. doi: 10.1098/rsbl.2016.0111

Alves, V. M., & Hernández, M. I. M. (2017). Morphometric Modifications in Canthon quinquemaculatus Castelnau 1840 (Coleoptera: Scarabaeinae): Sublethal Effects of Transgenic Maize? Insects, 8(4). doi: 10.3390/insects8040115

Amrhein, V., Greenland, S., & McShane, B. (2019). Scientists rise up against statistical significance. Nature, 567(7748), 305–307. doi: 10.1038/d41586-019-00857-9

Anderson, J. M., & Coe, M. J. (1974). Decomposition of elephant dung in an arid, tropical environment. Oecologia, 14(1–2), 111–125. doi: 10.1007/BF00344902

Andersson, M. B. (1994). Sexual Selection. Princeton University Press.

Andresen, E. (2003). Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. Ecography, 26(1), 87–97. doi: 10.1034/j.1600-0587.2003.03362.x

Andresen, E., & Laurance, S. G. W. (2007). Possible Indirect Effects of Mammal Hunting on Dung Beetle Assemblages in Panama. Biotropica, 39(1), 141–146. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00239.x

Andrighetto, I., Cozzi, G., Zancan, M., & Berzaghi, P. (1993). Avoidance of degradation of alpine pasture through grazing management: Investigations of change in vegetation nutrition characteristics as a consequence of sheep grazing at different periods of the growing season. Land Degradation & Development, 4(1), 37–43. doi: 10.1002/ldr.3400040105

Arellano, L., León-Cortés, J. L., & Ovaskainen, O. (2008). Patterns of abundance and movement in relation to landscape structure: a study of a common scarab (Canthon cyanellus

cyanellus) in Southern Mexico. Landscape Ecology, 23(1), 69–78. doi: 10.1007/s10980-007-9165-8

Ashton, I. W., Miller, A. E., Bowman, W. D., & Suding, K. N. (2010). Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms. Ecology, 91(11), 3252–3260. doi: 10.1890/09-1849.1

Attisano, A., & Kilner, R. M. (2015). Parental effects and flight behaviour in the burying beetle, Nicrophorus vespilloides. Animal Behaviour, 108, 91–100. doi: 10.1016/j.anbehav.2015.07.020

Badan, O., Congès, G., & Brun, J.-P. (1995). Les bergeries romaines de la Crau d'Arles. Les origines de la transhumance en Provence. Gallia, 52(1), 263–310. doi: 10.3406/galia.1995.3152

Baguette, M., & Van Dyck, H. (2007). Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. Landscape Ecology, 22(8), 1117–1129. doi: 10.1007/s10980-007-9108-4

Bailey, D. W., Dumont, B., & Wallis De Vries, M. F. (1998). Utilization of heterogeneous grasslands by domestic herbivores: Theory to management. Annales de Zootechnie, 47, 321-333.

Bang, H. S., Lee, J.-H., Kwon, O. S., Na, Y. E., Jang, Y. S., & Kim, W. H. (2005). Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. Applied Soil Ecology, 29(2), 165–171. doi: 10.1016/j.apsoil.2004.11.001

Bardgett, R. D., & Wardle, D. A. (2003). Herbivore-Mediated Linkages Between Aboveground and Belowground Communities. Ecology, 84(9), 2258–2268. doi: 10.1890/02-0274

Bardgett, R. D., Wardle, D. A., & Yeates, G. W. (1998). Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. Soil Biology and Biochemistry, 30(14), 1867–1878. doi: 10.1016/S0038-0717(98)00069-8

Bartels, P. J., Nelson, D. R., & Exline, R. P. (2011). Allometry and the removal of body size effects in the morphometric analysis of tardigrades. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 49(s1), 17–25. doi: 10.1111/j.1439-0469.2010.00593.x

Bartholomew, G. A., & Casey, T. M. (1978). Oxygen Consumption of Moths During Rest, Pre-Flight Warm-Up, and Flight In Relation to Body Size and Wing Morphology. Journal of Experimental Biology, 76(1), 11–25.

Bartholomew, G. A., & Heinrich, B. (1978). Endothermy in African Dung Beetles During Flight, Ball Making, and Ball Rolling. Journal of Experimental Biology, 73(1), 65–83.

Barton, P. S., Evans, M. J., Sato, C. F., O'Loughlin, L. S., Foster, C. N., Florance, D., & Lindenmayer, D. B. (2019). Higher-taxon and functional group responses of ant and bird assemblages to livestock grazing: A test of an explicit surrogate concept. Ecological Indicators, 96, 458–465. doi: 10.1016/j.ecolind.2018.09.026

Bellarby, J., Tirado, R., Leip, A., Weiss, F., Lesschen, J. P., & Smith, P. (2013). Livestock greenhouse gas emissions and mitigation potential in Europe. Global Change Biology, 19, 3-18.

Bernard, C. (1997). Fleurs et paysages des Causses, Editions du Rouergue, France.

Berwaerts, K., Dyck, H. V., & Aerts, P. (2002). Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly Pararge aegeria. Functional Ecology, 16(4), 484–491. doi: 10.1046/j.1365-2435.2002.00650.x

Betts, C. R., & Wootton, R. J. (1988). Wing Shape and Flight Behaviour in Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): A Preliminary Analysis. Journal of Experimental Biology, 138(1), 271–288.

Bishop, T. R., Robertson, M. P., Gibb, H., Rensburg, B. J. van, Braschler, B., Chown, S. L., … Parr, C. L. (2016). Ant assemblages have darker and larger members in cold environments. Global Ecology and Biogeography, 25(12), 1489–1499. doi: 10.1111/geb.12516

Blonder, B. (2018). Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology. Ecography, 41(9), 1441–1455. doi: 10.1111/ecog.03187

Bloor, J. M. G., Jay-Robert, P., Le Morvan, A., & Fleurance, G. (2012). Déjections des herbivores domestiques au pâturage : caractéristiques et rôle dans le fonctionnement des prairies. Inra Productions Animales, 25(1), 45-56.

Bogoni, J. A., Graipel, M. E., de Castilho, P. V., Fantacini, F. M., Kuhnen, V. V., Luiz, M. R., … Hernández, M. I. M. (2016). Contributions of the mammal community, habitat structure, and spatial distance to dung beetle community structure. Biodiversity and Conservation, 25(9), 1661–1675. doi: 10.1007/s10531-016-1147-1

Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C., & Tuomisto, H. (2004). Dissecting the Spatial Structure of Ecological Data at Multiple Scales. Ecology, 85(7), 1826–1832. doi: 10.1890/03-3111

Borghesio, L., Palestrini, C., & Passerin d'Entrèves, P. (2014). The dung beetles of Gran Paradiso National Park: a preliminary analysis (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea). Journal of Mountain Ecology, 6(0). Retrieved from http://www.mountainecology.org/index.php/me/article/view/23

Bornard, A., Mauro, B., Bernard-Brunet, C., Labonne, S., Crozic, P. (2007). Les végétations d'alpage de la Vanoise – Description agro-écologique et gestion pastorale, Editions Quae, France.

Bornemissza, G.F., (1976). The Australian dung beetle project 1965-1975. Australian Meat Research Committee Review, 30:1-32.

Bouché, M.B., 1971. Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. - In: Pesson, P., (Eds.), La Vie dans les sols, Gauthier-Villars, France, pp. 187-2019.

Braga, R. F., Korasaki, V., Andresen, E., & Louzada, J. (2013). Dung Beetle Community and Functions along a Habitat-Disturbance Gradient in the Amazon: A Rapid Assessment of Ecological Functions Associated to Biodiversity. PLoS ONE, 8(2), e57786. doi: 10.1371/journal.pone.0057786

Brousseau, P.-M., Gravel, D., & Handa, I. T. (2018). On the development of a predictive functional trait approach for studying terrestrial arthropods. Journal of Animal Ecology, 87(5), 1209–1220. doi: 10.1111/1365-2656.12834

Brown, J. S., Kotler, B. P., & Mitchell, W. A. (1994). Foraging Theory, Patch Use, and the Structure of a Negev Desert Granivore Community. Ecology, 75(8), 2286. doi: 10.2307/1940884

Buse, J., & Entling, M. H. (2019). Stronger dung removal in forests compared with grassland is driven by trait composition and biomass of dung beetles. Ecological Entomology, doi: 10.1111/een.12793

Buse, J., Šlachta, M., Sladecek, F. X. J., Pung, M., Wagner, T., & Entling, M. H. (2015). Relative importance of pasture size and grazing continuity for the long-term conservation of European dung beetles. Biological Conservation, 187, 112–119. doi: 10.1016/j.biocon.2015.04.011

Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. Journal of Applied Ecology, 48(5), 1079–1087. doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x

Cadotte, M. W., & Tucker, C. M. (2017). Should Environmental Filtering be Abandoned? Trends in Ecology & Evolution, 32(6), 429–437. doi: 10.1016/j.tree.2017.03.004

Caillol, H. (1908). Catalogue des Coléoptères de Provence, 2e Partie. Société des Sciences Naturelles de Provence & Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Marseille, France.

Campos, R. C., & Hernández, M. I. M. (2015). Changes in the dynamics of functional groups in communities of dung beetles in Atlantic forest fragments adjacent to transgenic maize crops. Ecological Indicators, 49, 216–227. doi: 10.1016/j.ecolind.2014.09.043

Capowiez, Y., Samartino, S., Cadoux, S., Bouchant, P., Richard, G., & Boizard, H. (2012). Role of earthworms in regenerating soil structure after compaction in reduced tillage systems. Soil Biology and Biochemistry, 55, 93–1 03.

Cardinale, B. J., Palmer, M. A., & Collins, S. L. (2002). Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. Nature, 415(6870), 426. doi: 10.1038/415426a

Carmona, C. P., Azcárate, F. M., Bello, F. de, Ollero, H. S., Lepš, J., & Peco, B. (2012). Taxonomical and functional diversity turnover in Mediterranean grasslands: interactions between grazing, habitat type and rainfall. Journal of Applied Ecology, 49(5), 1084–1093. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02193.x

Carmona, C. P., de Bello, F., Mason, N. W. H., & Lepš, J. (2016). Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales. Trends in Ecology & Evolution, 31(5), 382–394. doi: 10.1016/j.tree.2016.02.003

Carpaneto, G. M., Mazziotta, A., & Valerio, L. (2007). Inferring species decline from collection records: roller dung beetles in Italy (Coleoptera, Scarabaeidae). Diversity and Distributions, 13(6), 903–919. doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00397.x

Cecil, E. M., Spasojevic, M. J., & Cushman, J. H. (2019). Cascading effects of mammalian herbivores on ground-dwelling arthropods: Variable responses across arthropod groups, habitats and years. Journal of Animal Ecology, 88(9), 1319–1331. doi: 10.1111/1365-2656.13033

Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., … Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. Nature, 405(6783), 234–242. doi: 10.1038/35012241

Cherrill, A. J., & Brown, V. K. (1992). Ontogenetic Changes in the Micro-Habitat Preferences of Decticus verrucivorus (Orthoptera: Tettigoniidae) at the Edge of Its Range. Ecography, 15(1), 37–44. Retrieved from JSTOR.

Chillo, V., Ojeda, R. A., Capmourteres, V., & Anand, M. (2017). Functional diversity loss with increasing livestock grazing intensity in drylands: the mechanisms and their consequences depend on the taxa. Journal of Applied Ecology, 54(3), 986–996. doi: 10.1111/1365-2664.12775

Clusella Trullas, S., van Wyk, J. H., & Spotila, J. R. (2007). Thermal melanism in ectotherms. Journal of Thermal Biology, 32(5), 235–245. doi: 10.1016/j.jtherbio.2007.01.013

Cluzeau, D., Binet, F., Vertes, F., Simon, J. C., Riviere, J. M., & Trehen, P. (1992). Effects of intensive cattle trampling on soil-plant-earthworms system in two grassland types. Soil Biology and Biochemistry, 24(12), 1661–1665. doi: 10.1016/0038-0717(92)90166-U

Cody, M. L., Diamond, J., (Eds), 1975. Ecology and Evolution of Communities. Harvard University Press, England.

Cohen, M., & Lecompte, M. (1985). Le climat du Causse Méjan (830-1247 m) : montagnard et méditerranéen ? Méditerranée, 56(4), 31–35. doi: 10.3406/medit.1985.2331

Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., & Ackerly, D. D. (2006). A Trait-Based Test for Habitat Filtering: Convex Hull Volume. Ecology, 87(6), 1465–1471. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2

Costello, M. J., Beard, K. H., Corlett, R. T., Cumming, G. S., Devictor, V., Loyola, R., … Primack, R. B. (2016). Field work ethics in biological research. Biological Conservation, 203, 268–271. doi: 10.1016/j.biocon.2016.10.008

Crawley, M. J. (1997). Plant Ecology, 2nd ed., Blackwell Science, Oxford, UK.

Cristescu, B., & Boyce, M. S. (2013). Focusing Ecological Research for Conservation. Ambio, 42(7), 805–815. doi: 10.1007/s13280-013-0410-x

Cruse, H., Dürr, V., Schilling, M., & Schmitz, J. (2009). Principles of Insect Locomotion. In P. Arena & L. Patanè (Eds.), Spatial Temporal Patterns for Action-Oriented Perception in Roving Robots (pp. 43–96). doi: 10.1007/978-3-540-88464-4_2

Crutzen, P. J. (2002). Geology of mankind. Nature, 415(6867), 23. doi: 10.1038/415023a

Culot, L., Bovy, E., Zagury Vaz-de-Mello, F., Guevara, R., & Galetti, M. (2013). Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. Biological Conservation, 163, 79–89. doi: 10.1016/j.biocon.2013.04.004

Cultid-Medina, C. A., Martínez-Quintero, B. G., Escobar, F., & de Ulloa, P. C. (2015). Movement and population size of two dung beetle species in an Andean agricultural landscape dominated by sun-grown coffee. Journal of Insect Conservation, 19(4), 617–626. doi: 10.1007/s10841-015-9784-3

Cummins, K. W. (1974). Structure and Function of Stream Ecosystems. BioScience, 24(11), 631–641. doi: 10.2307/1296676

Dabrowski, J., Venter, G., Truter, W. F., & Scholtz, C. H. (2019). Dung beetles can tunnel into highly compacted soils from reclaimed mined sites in eMalahleni, South Africa. Applied Soil Ecology, 134, 116–119. doi: 10.1016/j.apsoil.2018.10.015

Dangles, O., Carpio, C., & Woodward, G. (2012). Size-dependent species removal impairs ecosystem functioning in a large-scale tropical field experiment. Ecology, 93(12), 2615–2625. doi: 10.1890/12-0510.1

Darveau, C.-A., Hochachka, P. W., Welch, K. C., Roubik, D. W., & Suarez, R. K. (2005). Allometric scaling of flight energetics in Panamanian orchid bees: a comparative phylogenetic approach. Journal of Experimental Biology, 208(18), 3581–3591. doi: 10.1242/jeb.01776

Davis, A. L. V. (1996). Seasonal dung beetle activity and dung dispersal in selected South African habitats: implications for pasture improvement in Australia. Agriculture, Ecosystems & Environment, 58(2), 157–169. doi: 10.1016/0167-8809(96)01030-4

Davis, A. L. V., Chown, S. L., McGeoch, M. A., & Scholtz, C. H. (2000). A comparative analysis of metabolic rate in six Scarabaeus species (Coleoptera: Scarabaeidae) from southern Africa: further caveats when inferring adaptation. Journal of Insect Physiology, 46(4), 553–562. doi: 10.1016/S0022-1910(99)00141-9

Davis, A. L. V., Frolov, A. V., & Scholtz, C. H. (2008). The African dung beetle genera. Protea Book House, Pretoria, South Africa.

de Bello, F. de, Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C. H., Boulangeat, I., Mazel, F., & Thuiller, W. (2013). Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. Ecography, 36(3), 393–402. doi: 10.1111/j.1600-0587.2012.07438.x

de Bello, F., Lepš, J., & Sebastià, M. T. (2006). Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. Ecography, 29(6), 801–810. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04683.x

de Castro-Arrazola, I. (2018). Dung beetle traits: a conceptual, experimental and biogeographical approach. Thèse de doctorat, Universidad de Grenada.

Devaux, J. P., Archiloque, A., Borel, L., Bourrelly, M., & Louis Palluel, J. (1983). Notice de la carte phytosociologique de la Crau. Biologie-Ecologie méditerranéenne, 10: 5–54.

Devictor, V., Julliard, R., & Jiguet, F. (2008). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. Oikos, 117(4), 507–514. doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16215.x

Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., … Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. Nature, 529(7585), 167–171. doi: 10.1038/nature16489

Díaz, S., Lavorel, S., McINTYRE, S. U. E., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., … Campbell, B. D. (2007). Plant trait responses to grazing – a global synthesis. Global Change Biology, 13(2), 313–341. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x

Díaz, S., Noy-Meir, I., & Cabido, M. (2001). Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? Journal of Applied Ecology, 38(3), 497–508. doi: 10.1046/j.1365-2664.2001.00635.x

Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution, 16(11), 646–655. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02283-2

Dobremez, L., Nettier, B., Legeard, J.-P., Caraguel, B., Garde, L., Vieux, S., … Della-Vedova, M. (2014). Sentinel Alpine Pastures: An original programme for a new form of shared governance to face the climate challenge. Journal of Alpine Research | Revue de Géographie Alpine, (102–2). doi: 10.4000/rga.2455

Dormont, L., Epinat, G., & Lumaret, J.-P. (2004). Trophic Preferences Mediated by Olfactory Cues in Dung Beetles Colonizing Cattle and Horse Dung. Environmental Entomology, 33(2), 370–377. doi: 10.1603/0046-225X-33.2.370

Dormont, L., Rapior, S., McKey, D. B., & Lumaret, J.-P. (2007). Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles. Chemoecology, 17(1), 23–30. doi: 10.1007/s00049-006-0355-7

Dortel, E., Thuiller, W., Lobo, J. M., Bohbot, H., Lumaret, J. P., & Jay-Robert, P. (2013). Potential effects of climate change on the distribution of Scarabaeidae dung beetles in Western Europe. Journal of Insect Conservation, 17(5), 1059–1070. doi: 10.1007/s10841-013-9590-8

Doube, B. M. (1990). A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. Ecological Entomology, 15(4), 371–383. doi: 10.1111/j.1365-2311.1990.tb00820.x

Dudley, R., & Srygley, R. (1994). Flight Physiology of Neotropical Butterflies: Allometry of Airspeeds During Natural Free Flight. Journal of Experimental Biology, 191(1), 125–139.

Dumont, B., Dupraz, P., Donnars, C., Aubin, J., Benoit, M., Bouamra-Mechemache, Z., Chatellier, V., Delaby, L., Delfosse, C., Dourmad, J. Y., Duru, M., Frappier, L., Friant-Perrot, M., Gaigné, C., Girard, A., Guichet, J. L., Havlik, P., Hercule, J., Hostiou, N., Huguenin-Elie, O., Klumpp, K., Langlais, A., Lemauviel-Lavenant, S., Le Perchec, S., Lepiller, O., Méda, B., Ryschawy, J., Sabatier, R., Savini, I., Veissier, I., Verrier, E., & Vollet, D. (2019). Impacts et services issus des élevages européens. Expertise scientifique collective, Éditions Quæ.

Edwards, P. B., & Aschenborn, H. H. (1987). Patterns of Nesting and Dung Burial in Onitis Dung Beetles: Implications for Pasture Productivity and Fly Control. Journal of Applied Ecology, 24(3), 837–851. doi: 10.2307/2403984

Eggenberger, H., Frey, D., Pellissier, L., Ghazoul, J., Fontana, S., & Moretti, M. (2019). Urban bumblebees are smaller and more phenotypically diverse than their rural counterparts. Journal of Animal Ecology, doi: 10.1111/1365-2656.13051

Ellis, E. C. (2015). Ecology in an anthropogenic biosphere. Ecological Monographs, 85(3), 287–331. doi: 10.1890/14-2274.1

Errouissi, F., Jay-Robert, P., Lumaret, J., & Piau, O. (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. doi: 10.1603/0013-8746(2004)097[0701:CASODB]2.0.CO;2

Fabre, J. H. (1897). Souvenirs entomologiques, 5ème série. Editions Delagrave, France.

Famoso, N. A., Hopkins, S. S. B., & Davis, E. B. (2018). How do diet and body mass drive reproductive strategies in mammals? Biological Journal of the Linnean Society, 124(2), 151–156. doi: 10.1093/biolinnean/bly038

Finn, J. A., & Giller, P. S. (2000). Patch size and colonisation patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. Ecography, 23(3), 315–327. doi: 10.1111/j.1600-0587.2000.tb00287.x

Finn, J. A., & Gittings, T. (2003). A review of competition in north temperate dung beetle communities. Ecological Entomology, 28(1), 1–13. doi: 10.1046/j.1365-2311.2002.00487.x

Fleurance, G., Duncan, P., Farruggia, A., Dumont, B., & Lecomte, T. (2011). Impact du pâturage équin sur la diversité floristique et faunistique des milieux pâturés. 11.

Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., … DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. Ecology Letters, 12(1), 22–33. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x

Fonderflick, J., Caplat, P., Lovaty, F., Thévenot, M., & Prodon, R. (2010a). Avifauna trends following changes in a Mediterranean upland pastoral system. Agriculture, Ecosystems & Environment, 137(3), 337–347. doi: 10.1016/j.agee.2010.03.004

Fonderflick, J., Lepart, J., Caplat, P., Debussche, M., & Marty, P. (2010b). Managing agricultural change for biodiversity conservation in a Mediterranean upland. Biological Conservation, 143(3), 737–746. doi: 10.1016/j.biocon.2009.12.014

Fontana, S., Petchey, O. L., & Pomati, F. (2016). Individual-level trait diversity concepts and indices to comprehensively describe community change in multidimensional trait space. Functional Ecology, 30(5), 808–818. doi: 10.1111/1365-2435.12551

Fontana, S., Thomas, M. K., Moldoveanu, M., Spaak, P., & Pomati, F. (2018). Individual-level trait diversity predicts phytoplankton community properties better than species richness or evenness. The ISME Journal, 12(2), 356–366. doi: 10.1038/ismej.2017.160

Forbes, E. S., Cushman, J. H., Burkepile, D. E., Young, T. P., Klope, M., & Young, H. S. (2019). Synthesizing the effects of large, wild herbivore exclusion on ecosystem function. Functional Ecology, 33(9), 1597–1610. doi: 10.1111/1365-2435.13376

Ford, H., Garbutt, A., Jones, L., & Jones, D. L. (2013). Grazing management in saltmarsh ecosystems drives invertebrate diversity, abundance and functional group structure. Insect Conservation and Diversity, 6(2), 189–200. doi: 10.1111/j.1752-4598.2012.00202.x

Frank, K., Hülsmann, M., Assmann, T., Schmitt, T., & Blüthgen, N. (2017). Land use affects dung beetle communities and their ecosystem service in forests and grasslands. Agriculture, Ecosystems & Environment, 243, 114–122. doi: 10.1016/j.agee.2017.04.010

Fuls, E. R. (1992). Ecosystem modification created by patch-overgrazing in semi-arid grassland. Journal of Arid Environments, 23(1), 59–69. doi: 10.1016/S0140-1963(18)30541-X

Fynn, R. W. S., & O'Connor, T. G. (2000). Effect of stocking rate and rainfall on rangeland dynamics and cattle performance in a semi-arid savanna, South Africa. Journal of Applied Ecology, 37(3), 491–507. doi: 10.1046/j.1365-2664.2000.00513.x

Gac, A., Dollé, J.B., Le Gall, A., Klumpp, K., Tallec, T., Mousset, J., Eglin, T., Bispo, A., Peyraud, J.L., & Faverdin, P. (2010). Le stockage de carbone par les prairies – Une voie d'atténuation de l'impact de l'élevage herbivore sur l'effet de serre, Institut de l'Élevage, Paris.

Gagic Vesna, Bartomeus Ignasi, Jonsson Tomas, Taylor Astrid, Winqvist Camilla, Fischer Christina, … Bommarco Riccardo. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 282(1801), 20142620. doi: 10.1098/rspb.2014.2620

García-Tejero, S., Taboada, Á., Tárrega, R., & Salgado, J. M. (2013). Land use changes and ground dwelling beetle conservation in extensive grazing dehesa systems of north-west Spain. Biological Conservation, 161, 58–66. doi: 10.1016/j.biocon.2013.02.017

Garde, L., Dimanche, M., & Lasseur, J. (2014). Permanence et mutations de l'élevage pastoral dans les Alpes du Sud. Journal of Alpine Research | Revue de géographie alpine, (102–2). doi: 10.4000/rga.2405

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., … Toussaint, J.-P. (2004). Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During Secondary Succession. Ecology, 85(9), 2630–2637. doi: 10.1890/03-0799

Gauthier-Clerc, M., Mesléard, F., Blondel, J., 2014. Sciences de la conservation. Editions de boeck.

Gerber, P. J., Steinfeld, H., Henderson, B., Mottet, A., Opio, C., Dijkman, J., Falcucci, A., & Tempio, G. (2013). Tackling Climate Change through Livestock. A Global Assessment of Emissions and Mitigation Opportunities, Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture, http://www.fao.org/docrep/018/i3437e/i3437e.pdf.

Gerisch, M., Agostinelli, V., Henle, K., & Dziock, F. (2012). More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. Oikos, 121(4), 508–515. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19749.x

Giller, P. S., & Doube, B. M. (1989). Experimental Analysis of Inter- and Intraspecific Competition in Dung Beetle Communities. Journal of Animal Ecology, 58(1), 129–142. doi: 10.2307/4990

Giller, P. S., & Doube, B. M. (1994). Spatial and Temporal Co-Occurrence of Competitors in Southern African Dung Beetle Communities. Journal of Animal Ecology, 63(3), 629–643. doi: 10.2307/5229

Gittings, T., & Giller, P. S. (1997). Life History Traits and Resource Utilisation in an Assemblage of North Temperate Aphodius Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Ecography, 20(1), 55–66. Retrieved from JSTOR.

Gray, C. L., Slade, E. M., Mann, D. J., & Lewis, O. T. (2014). Do riparian reserves support dung beetle biodiversity and ecosystem services in oil palm-dominated tropical landscapes? Ecology and Evolution, 4(7), 1049–1060. doi: 10.1002/ece3.1003

Greenwood, K. L., & McKenzie, B. M. (2001). Grazing effects on soil physical properties and the consequences for pastures: a review. Australian Journal of Experimental Agriculture, 41(8), 1231–1250. doi: 10.1071/ea00102

Grenié, M., Denelle, P., Tucker, C. M., Munoz, F., & Violle, C. (2017). funrar: An R package to characterize functional rarity. Diversity and Distributions, 23(12), 1365–1371. doi: 10.1111/ddi.12629

Griffiths, H. M., Louzada, J., Bardgett, R. D., Beiroz, W., França, F., Tregidgo, D., & Barlow, J. (2015). Biodiversity and environmental context predict dung beetle-mediated seed dispersal in a tropical forest field experiment. Ecology, 96(6), 1607–1619. doi: 10.1890/14-1211.1

Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. Journal of Ecology, 86(6), 902–910. doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x

Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X., & Briggs, J. M. (2008). Global Change and the Ecology of Cities. Science, 319(5864), 756–760. doi: 10.1126/science.1150195

Halffter, G., & Matthews, E. G. (1966). The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). Folia Entomologica Mexicana, Mexico.

Halffter, G., Halffter, V., & Favila, M. E. (2011). Food relocation and the nesting behavior in Scarabaeus and Kheper (Coleoptera: Scarabaeinae). Acta Zoologica Mexicana (N.S.), 27(2). doi: 10.21829/azm.2011.272755

Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., … Kroon, H. de. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. PLoS ONE, 12(10), e0185809. doi: 10.1371/journal.pone.0185809

Hanski, I., Cambefort, Y. (1991). Dung Beetle Ecology. Princeton University Press, USA.

Hartung, J. (2013). A short history of livestock production. - In: Aland, A., & Banhazi, T. (Eds.), Livestock housing, Modern management to ensure optimal health and welfare of farm animals, Vols. 1, pp. 21–34. doi: 10.3920/978-90-8686-771-4_01

Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., … Lawton, J. H. (1999). Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. Science, 286(5442), 1123–1127. doi: 10.1126/science.286.5442.1123

Heinrich, B. (1974). Thermoregulation in Endothermic Insects. Science, 185(4153), 747–756. doi: 10.1126/science.185.4153.747

Heinrich, B., & Bartholomew, G. A. (1979). Roles of Endothermy and Size in Inter- and Intraspecific Competition for Elephant Dung in an African Dung Beetle, Scarabaeus laevistriatus. Physiological Zoology, 52(4), 484–496.

Henn, J. J., Buzzard, V., Enquist, B. J., Halbritter, A. H., Klanderud, K., Maitner, B. S., … Vandvik, V. (2018). Intraspecific Trait Variation and Phenotypic Plasticity Mediate Alpine Plant Species Response to Climate Change. Frontiers in Plant Science, 9. doi: 10.3389/fpls.2018.01548

Herrero-Jáuregui, C., & Oesterheld, M. (2018). Effects of grazing intensity on plant richness and diversity: a meta-analysis. Oikos, 127(6), 757–766. doi: 10.1111/oik.04893

Hewins, D. B., Lyseng, M. P., Schoderbek, D. F., Alexander, M., Willms, W. D., Carlyle, C. N., … Bork, E. W. (2018). Grazing and climate effects on soil organic carbon concentration and particle-size association in northern grasslands. Scientific Reports, 8(1), 1–9. doi: 10.1038/s41598-018-19785-1

Hobbs, N. T. (2006). Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. - In: Danell, K., Bergstrom, R., Duncan, P., & Pastor, J. (Eds.), Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation, Cambridge University Press, UK, pp. 261–288.

Hodapp, D., Hillebrand, H., & Striebel, M. (2019). “Unifying” the Concept of Resource Use Efficiency in Ecology. Frontiers in Ecology and Evolution, 6. doi: 10.3389/fevo.2018.00233

Holter, P. (1979). Abundance and reproductive strategy of the dung beetle Aphodius rufipes (L.) (Scarabaeidae). Ecological Entomology, 4(4), 317–326. doi: 10.1111/j.1365-2311.1979.tb00591.x

Holter, Peter, & Scholtz, C. H. (2007). What do dung beetles eat? Ecological Entomology, 32(6), 690–697. doi: 10.1111/j.1365-2311.2007.00915.x

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., … Wardle, D. A. (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. Ecological Monographs, 75(1), 3–35. doi: 10.1890/04-0922

Hooper, D. U. (1998). The Role of Complementarity and Competition in Ecosystem Responses to Variation in Plant Diversity. Ecology, 79(2), 704–719. doi: 10.1890/0012-9658(1998)079[0704:TROCAC]2.0.CO;2

Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. A., Matulich, K. L., … O'Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. Nature, 486(7401), 105–108. doi: 10.1038/nature11118

Hooper, D. U., & Vitousek, P. M. (1997). The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes. Science, 277(5330), 1302–1305. doi: 10.1126/science.277.5330.1302

Horgan, F. G. (2005). Aggregated distribution of resources creates competition refuges for rainforest dung beetles. Ecography, 28(5), 603–618. doi: 10.1111/j.2005.0906-7590.04177.x

Horgan, F. G., & Fuentes, R. C. (2005). Asymmetrical competition between Neotropical dung beetles and its consequences for assemblage structure. Ecological Entomology, 30(2), 182–193. doi: 10.1111/j.0307-6946.2005.00673.x

Hubbell, S.P. (2001). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton, USA.

Hutton, S. A., & Giller, P. S. (2003). The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. Journal of Applied Ecology, 40(6), 994–1007. doi: 10.1111/j.1365-2664.2003.00863.x

Huxley, J. S. (1924). Constant Differential Growth-Ratios and their Significance. Nature, 114(2877), 895. doi: 10.1038/114895a0

Inward, D. J. G., Davies, R. G., Pergande, C., Denham, A. J., & Vogler, A. P. (2011). Local and regional ecological morphology of dung beetle assemblages across four biogeographic regions. Journal of Biogeography, 38(9), 1668–1682. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02509.x

Iwasa, M., Maruo, T., Ueda, M., & Yamashita, N. (2007). Adverse effects of ivermectin on the dung beetles, Caccobius jessoensis Harold, and rare species, Copris ochus Motschulsky and Copris acutidens Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeidae), in Japan. Bulletin of Entomological Research, 97(6), 619–625. doi: 10.1017/S0007485307005329

Iwasa, Mitsuhiro, Nakamura, T., Fukaki, K., & Yamashita, N. (2005). Nontarget Effects of Ivermectin on Coprophagous Insects in Japan. Environmental Entomology, 34(6), 1485–1492. doi: 10.1603/0046-225X-34.6.1485

Jankielsohn, A., Scholtz, C. H., & Louw, S. V. (2001). Effect of Habitat Transformation on Dung Beetle AssemblagesA Comparison Between a South African Nature Reserve and Neighboring Farms. Environmental Entomology, 30(3), 474–484. doi: 10.1603/0046-225X-30.3.474

Jay-Robert, P., Errouissi, F., & Lumaret, J. P. (2008a). Temporal coexistence of dung-dweller and soil-digger dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in contrasting Mediterranean

habitats. Bulletin of Entomological Research, 98(3), 303–316. doi: 10.1017/S0007485307005615

Jay-Robert, P., Niogret, J., Errouissi, F., Labarussias, M., Paoletti, E., Luis, M. V., & Lumaret, J.-P. (2008b). Relative efficiency of extensive grazing vs. wild ungulates management for dung beetle conservation in a heterogeneous landscape from Southern Europe (Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). Biological Conservation, 141(11), 2879–2887. doi: 10.1016/j.biocon.2008.09.001

Jerrentrup, J. S., Wrage-Mönnig, N., Röver, K.-U., & Isselstein, J. (2014). Grazing intensity affects insect diversity via sward structure and heterogeneity in a long-term experiment. Journal of Applied Ecology, 51(4), 968–977. doi: 10.1111/1365-2664.12244

Johansson, L. C., Engel, S., Baird, E., Dacke, M., Muijres, F. T., & Hedenström, A. (2012). Elytra boost lift, but reduce aerodynamic efficiency in flying beetles. Journal of The Royal Society Interface, 9(75), 2745–2748. doi: 10.1098/rsif.2012.0053

Johnson, S. N., Lopaticki, G., Barnett, K., Facey, S. L., Powell, J. R., & Hartley, S. E. (2016). An insect ecosystem engineer alleviates drought stress in plants without increasing plant susceptibility to an above-ground herbivore. Functional Ecology, 30(6), 894–902. doi: 10.1111/1365-2435.12582

Joimel, S., Schwartz, C., Maurel, N., Magnus, B., Machon, N., Bel, J., & Cortet, J. (2019). Contrasting homogenization patterns of plant and collembolan communities in urban vegetable gardens. Urban Ecosystems, 22(3), 553–566. doi: 10.1007/s11252-019-00843-z

Kaartinen, R., Hardwick, B., & Roslin, T. (2013). Using citizen scientists to measure an ecosystem service nationwide. Ecology, 94(11), 2645–2652. doi: 10.1890/12-1165.1

Kadiri, N., Lobo, J. M., & Lumaret, J.-P. (1997). Conséquences de l'interaction entre préférences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera: Scarabaeoidea). Acta Oecologica, 18(2), 107–119. doi: 10.1016/S1146-609X(97)80068-9

Kalinkat, G., Jochum, M., Brose, U., & Dell, A. I. (2015). Body size and the behavioral ecology of insects: linking individuals to ecological communities. Current Opinion in Insect Science, 9, 24–30. doi: 10.1016/j.cois.2015.04.017

Kaplan, J. O., Krumhardt, K. M., & Zimmermann, N. (2009). The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. Quaternary Science Reviews, 28(27–28), 3016–3034. doi: 10.1016/j.quascirev.2009.09.028

Kearney, M., & Porter, W. P. (2006). Ecologists have already started rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution, 21(9), 481–482. doi: 10.1016/j.tree.2006.06.019

Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science, 3(2), 157–164. doi: 10.2307/3235676

King, K. L., & Hutchinson, K. J. (1976). The Effects of Sheep Stocking Intensity on the Abundance and Distribution of Mesofauna in Pastures. Journal of Applied Ecology, 13(1), 41–55. doi: 10.2307/2401928

King, K. L., Hutchinson, K. J., & Greenslade, P. (1976). The Effects of Sheep Numbers on Associations of Collembola in Sown Pastures. Journal of Applied Ecology, 13(3), 731–739. doi: 10.2307/2402250

Kissling, W. D., Pattemore, D. E., & Hagen, M. (2014). Challenges and prospects in the telemetry of insects. Biological Reviews, 89(3), 511–530. doi: 10.1111/brv.12065

Klemperer, H. G. (1979). An analysis of the nesting behaviour of Geotrupes spiniger Marsham (Coleoptera, Scarabaeidae). Ecological Entomology, 4(2), 133–150. doi: 10.1111/j.1365-2311.1979.tb00569.x

Klumpp, K., Fontaine, S., Attard, E., Roux, X. L., Gleixner, G., & Soussana, J.-F. (2009). Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. Journal of Ecology, 97(5), 876–885. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01549.x

Komac, B., Pladevall, C., Domènech, M., & Fanlo, R. (2015). Functional diversity and grazing intensity in sub-alpine and alpine grasslands in Andorra. Applied Vegetation Science, 18(1), 75–85. doi: 10.1111/avsc.12119

Körner, C. (1993). Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. – In: Schulze, E. D., & Mooney, H. A., (Eds.), Biodiversity and ecosystem function. Springer, Germany, pp. 117– 140.

Kosmas, C., Karamesouti, M., Kounalaki, K., Detsis, V., Vassiliou, P., & Salvati, L. (2016). Land degradation and long-term changes in agro-pastoral systems: An empirical analysis of ecological resilience in Asteroussia - Crete (Greece). Catena, 147, 196–204. doi: 10.1016/j.catena.2016.07.018

Kraft, N. J. B., Valencia, R., & Ackerly, D. D. (2008). Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. Science, 322(5901), 580–582. doi: 10.1126/science.1160662

Kraft, N. J. B., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015a). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Functional Ecology, 29(5), 592–599. doi: 10.1111/1365-2435.12345

Kraft, N. J. B., Godoy, O., & Levine, J. M. (2015b). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. Proceedings of the National Academy of Sciences, 112(3), 797–802. doi: 10.1073/pnas.1413650112

Krogh, A., & Zeuthen, E. (1941). The Mechanism of Flight Preparation in Some Insects. Journal of Experimental Biology, 18(1), 1–10.

Kruess, A., & Tscharntke, T. (2002). Grazing Intensity and the Diversity of Grasshoppers, Butterflies, and Trap-Nesting Bees and Wasps. Conservation Biology, 16(6), 1570–1580. doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.01334.x

Laiolo, P., Dondero, F., Ciliento, E., & Rolando, A. (2004). Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. Journal of Applied Ecology, 41(2), 294–304. doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00893.x

Laliberté, E., Wells, J. A., DeClerck, F., Metcalfe, D. J., Catterall, C. P., Queiroz, C., … Mayfield, M. M. (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. Ecology Letters, 13(1), 76–86. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01403.x

Landin, B. O. (1961). Ecological studies on dung beetles (Col. Scarabaeidae). Opuscula Entomologica (Supplementum), 19, 1-277.

Larrère, R., Lizet, B., Berlan-Darqué, M. (2009). Histoire des parcs nationaux: comment prendre soin de la nature. Editions Quae.

Larsen, T. H., Lopera, A., & Forsyth, A. (2008). Understanding Trait-Dependent Community Disassembly: Dung Beetles, Density Functions, and Forest Fragmentation. Conservation Biology, 22(5), 1288–1298. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.00969.x

Larsen, T. H., Williams, N. M., & Kremen, C. (2005). Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. Ecology Letters, 8(5), 538–547. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00749.x

Lavelle, P. (1983). The Structure of Earthworm Communities. - In: Satchell, J. E., (Eds.), Earthworm Ecology from Darwin to Vermiculture, Chapman and Hall, London, UK, p. pp. 449-466.

Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology, 16(5), 545–556. doi: 10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. D. A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. Trends in Ecology & Evolution, 12(12), 474–478. doi: 10.1016/S0169-5347(97)01219-6

Lavorel, Sandra, Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., … Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field – methodology matters! Functional Ecology, 22(1), 134–147. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x

Le Roy, C. L., Debat, V., & Llaurens, V. (2019). Adaptive evolution of butterfly wing shape: from morphology to behaviour. Biological Reviews, 94(4), 1261–1281. doi: 10.1111/brv.12500

Leandro, C., (2018). Conservation de l'entomofaune ordinaire : enjeux scientifiques et sociétaux. Thèse de doctorat, Université Paul-Valéry Montpellier 3.

Leandro, C., Dejean, T., Valentini, A., Jean, P., & Jay-Robert, P., (2019). Capturing eDNA to study coprophilous insects: a path towards non-lethal monitoring. *En révision*, Insect Conservation and Diversity.

Lefcheck, J. S. (2016). piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. Methods in Ecology and Evolution, 7(5), 573–579. doi: 10.1111/2041-210X.12512

Lepart, J., Marty, P., & Fonderflick, J. (2011). Dynamique des paysages agro-pastoraux des Causses et biodiversité, Fourrages, 208, 343-352.

Lepart, J., Marty, P., & Rousset, O. (2000). Les conceptions normatives du paysage. Le cas des Grands Causses. Natures Sciences Sociétés, 8(4), 15–25. doi: 10.1016/S1240-1307(01)80003-0

Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P., & Doležal, J. (2011). Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. Ecography, 34(5), 856–863. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06904.x

Liu, N., Kan, H. M., Yang, G. W., & Zhang, Y. J. (2015). Changes in plant, soil, and microbes in a typical steppe from simulated grazing: explaining potential change in soil C. Ecological Monographs, 85(2), 269–286. doi: 10.1890/14-1368.1

Lleonart, J., Salat, J., & Torres, G. J. (2000). Removing Allometric Effects of Body Size in Morphological Analysis. Journal of Theoretical Biology, 205(1), 85–93. doi: 10.1006/jtbi.2000.2043

Lobo, J. M., Lumaret, J. P., & Jay-Robert, P. (1998). Sampling dung beetles in the French Mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices. Retrieved from https://www.scienceopen.com/document?vid=4938fcf6-1087-4b5f-84d7-21030c647430

Lobo, J. M. (2001). Decline of roller dung beetle (Scarabaeinae) populations in the Iberian peninsula during the 20th century. Biological Conservation, 97(1), 43–50. doi: 10.1016/S0006-3207(00)00093-8

Lobo, J. M., Hortal, J., & Cabrero-Sañudo, F. J. (2006). Regional and local influence of grazing activity on the diversity of a semi-arid dung beetle community. Diversity and Distributions, 12(1), 111–123. doi: 10.1111/j.1366-9516.2006.00194.x

Lobo, J. M., Lumaret, J.-P., & Jay-Robert, P. (2002). Modelling the Species Richness Distribution of French Dung Beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and Delimiting the Predictive Capacity of Different Groups of Explanatory Variables. Global Ecology and Biogeography, 11(4), 265–277. Retrieved from JSTOR.

Loreau, M., & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature, 412(6842), 72. doi: 10.1038/35083573

Lu, X., Kelsey, K. C., Yan, Y., Sun, J., Wang, X., Cheng, G., & Neff, J. C. (2017). Effects of grazing on ecosystem structure and function of alpine grasslands in Qinghai–Tibetan Plateau: a synthesis. Ecosphere, 8(1), e01656. doi: 10.1002/ecs2.1656

Lumaret, J. P. (1990). Atlas des Coléoptères Scarabeides Laparosticti de France. Inventaire de Faune et de Flore, 1.

Lumaret, J. P., & Iborra, O. (1996). Separation of trophic niches by dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in overlapping habitats. Pedobiologia, 40(5), 392–404.

Lumaret, J. P., & Lobo, J. M. (1996). Geographic Distribution of Endemic Dung Beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palaearctic Region. Biodiversity Letters, 3(6), 192–199. doi: 10.2307/2999676

Lumaret, J. P., & Kadiri, N. (1995). The influence of the first wave of colonizing insects on cattle dung dispersal. Pedobiologia, 39: 406-517

Lumaret, J. P., & Kirk, A. A. (1991). South temperate dung beetles. - In: Hanski, I., Cambefort, Y., (Eds.), Dung Beetle Ecology, Princeton University Press, USA, pp. 97-115.

Lumaret, J. P., & Stiernet, N. (1991). Montane Dung Beetles. - In: Hanski, I., Cambefort, Y., (Eds.), Dung Beetle Ecology, Princeton University Press, USA, pp. 242-254.

Lumaret, J. P., Kadiri, N., & Bertrand, M. (1992). Changes in Resources: Consequences for the Dynamics of Dung Beetle Communities. Journal of Applied Ecology, 29(2), 349–356. doi: 10.2307/2404504

Lyons, Kelly G., & Schwartz, M. W. (2001). Rare species loss alters ecosystem function – invasion resistance. Ecology Letters, 4(4), 358–365. doi: 10.1046/j.1461-0248.2001.00235.x

Lyons, K. G., Brigham, C. A., Traut, B. H., & Schwartz, M. W. (2005). Rare Species and Ecosystem Functioning. Conservation Biology, 19(4), 1019–1024. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00106.x

Macagno, A. L. M., & Palestrini, C. (2009). The maintenance of extensively exploited pastures within the Alpine mountain belt: implications for dung beetle conservation (Coleoptera: Scarabaeoidea). Biodiversity and Conservation, 18(12), 3309. doi: 10.1007/s10531-009-9643-1

MacArthur, R. H., & Wilson E. O. (1967). The theory of island biogeography. Princeton University Press, USA.

Maciejewski, L., Seytre, L., Van Es, J., Dupont, P. (2015). État de conservation des habitats agropastoraux d'intérêt communautaire, Méthode d'évaluation à l'échelle du site. Guide d'application. Version 3. Rapport SPN 2015 - 43, Service du patrimoine naturel, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Mallon, D. P., & Zhigang, J. (2009). Grazers on the plains: challenges and prospects for large herbivores in Central Asia. Journal of Applied Ecology, 46(3), 516–519. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01654.x

Manning, P., & Cutler, G. C. (2018). Ecosystem functioning is more strongly impaired by reducing dung beetle abundance than by reducing species richness. Agriculture, Ecosystems & Environment, 264, 9–14. doi: 10.1016/j.agee.2018.05.002

Manning, P., Slade, E. M., Beynon, S. A., & Lewis, O. T. (2016). Functionally rich dung beetle assemblages are required to provide multiple ecosystem services. Agriculture, Ecosystems & Environment, 218, 87–94. doi: 10.1016/j.agee.2015.11.007

Manning, P., Slade, E. M., Beynon, S. A., & Lewis, O. T. (2017). Effect of dung beetle species richness and chemical perturbation on multiple ecosystem functions. Ecological Entomology, 42(5), 577–586. doi: 10.1111/een.12421

Markert, B. A., Breure, A. M., Zeichmeister, H. G. (2003). Bioindicators & bio-monitors: principles, concepts, and applications. Elsevier, Amsterdam.

Martin, T. G., & Possingham, H. P. (2005). Predicting the impact of livestock grazing on birds using foraging height data. Journal of Applied Ecology, 42(2), 400–408. doi: 10.1111/j.1365-2664.2005.01012.x

Martin-Piera, F., Lobo, J. M. (1996). A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. Miscellania Zoologica, 19(1): 13–31.

Marvier, M., Kareiva, P., & Neubert, M. G. (2004). Habitat Destruction, Fragmentation, and Disturbance Promote Invasion by Habitat Generalists in a Multispecies Metapopulation. Risk Analysis, 24(4), 869–878. doi: 10.1111/j.0272-4332.2004.00485.x

Maselli, D. (2004). Improving Sustainable Grazing Management in Mountain Rangelands of the Hindu Kush–Himalaya. Mountain Research and Development, 24(2), 124–133. doi: 10.1659/0276-4741(2004)024[0124:ISGMIM]2.0.CO;2

Mason, N. W. H., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D., & Argillier, C. (2008). Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. The Journal of Animal Ecology, 77(2), 285–296. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01350.x

Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos, 111(1), 112–118. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x

Maxwell, S. L., Fuller, R. A., Brooks, T. M., & Watson, J. E. M. (2016). Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. Nature News, 536(7615), 143. doi: 10.1038/536143a

Maurer, B. A., McGill, B. J. (2011). Measurement of species diversity. - In Magurran, A. E., McGill, B. J., (Eds.), Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment, 55-65 p. Oxford University Press, Oxford, UK.

McGill, B., Enquist, B., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution, 21(4), 178–185. doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002

McLaughlin, A., & Mineau, P. (1995). The impact of agricultural practices on biodiversity. Agriculture, Ecosystems & Environment, 55(3), 201–212. doi: 10.1016/0167-8809(95)00609-V

Méndez, V., Wood, J. R., & Butler, S. J. (2018). Resource diversity and provenance underpin spatial patterns in functional diversity across native and exotic species. Ecology and Evolution, 8(9), 4409–4421. doi: 10.1002/ece3.3998

Menéndez, R., & Gutiérrez, D. (2004). Shifts in habitat associations of dung beetles in northern Spain: Climate change implications. Écoscience, 11(3), 329–337.

Menéndez, R., Webb, P., & Orwin, K. H. (2016). Complementarity of dung beetle species with different functional behaviours influence dung–soil carbon cycling. Soil Biology and Biochemistry, 92, 142–148. doi: 10.1016/j.soilbio.2015.10.004

Milchunas, D. G., & Lauenroth, W. K. (1993). Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments. Ecological Monographs, 63(4), 327–366. doi: 10.2307/2937150

Miller, E. T., Wagner, S. K., Harmon, L. J., & Ricklefs, R. E. (2016). Radiating despite a Lack of Character: Ecological Divergence among Closely Related, Morphologically Similar Honeyeaters (Aves: Meliphagidae) Co-occurring in Arid Australian Environments. The American Naturalist, 189(2), E14–E30. doi: 10.1086/690008

Milotić, T., Baltzinger, C., Eichberg, C., Eycott, A. E., Heurich, M., Müller, J., … Hoffmann, M. (2019). Functionally richer communities improve ecosystem functioning: Dung removal and secondary seed dispersal by dung beetles in the Western Palaearctic. Journal of Biogeography, 46(1), 70–82. doi: 10.1111/jbi.13452

Milotić, T., Quidé, S., Van Loo, T., & Hoffmann, M. (2017). Linking functional group richness and ecosystem functions of dung beetles: an experimental quantification. Oecologia, 183(1), 177–190. doi: 10.1007/s00442-016-3756-5

Moczek, A. P. (1998). Horn polyphenism in the beetle Onthophagus taurus: larval diet quality and plasticity in parental investment determine adult body size and male horn morphology. Behavioral Ecology, 9(6), 636–641. doi: 10.1093/beheco/9.6.636

Moretti, M., Dias, A. T. C., Bello, F. de, Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., … Berg, M. P. (2017). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. Functional Ecology, 31(3), 558–567. doi: 10.1111/1365-2435.12776

Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends in Ecology & Evolution, 28(3), 167–177. doi: 10.1016/j.tree.2012.10.004

Mukerji, K. G., Manoharachary, C., & Singh, J. (Eds.). (2006). Microbial Activity in the Rhizosphere. Retrieved from https://www.springer.com/gp/book/9783540291824

Murty, D., Kirschbaum, M. U. F., Mcmurtrie, R. E., & Mcgilvray, H. (2002). Does conversion of forest to agricultural land change soil carbon and nitrogen? a review of the literature. Global Change Biology, 8(2), 105–123. doi: 10.1046/j.1354-1013.2001.00459.x

Naeem, S. (1998). Species Redundancy and Ecosystem Reliability. Conservation Biology, 12(1), 39–45. doi: 10.1111/j.1523-1739.1998.96379.x

Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H., & Woodfin, R. M. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. Nature, 368(6473), 734. doi: 10.1038/368734a0

Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H., & Woodfin, R. M. (1995). Empirical Evidence that Declining Species Diversity May Alter the Performance of Terrestrial Ecosystems. Philosophical Transactions: Biological Sciences, 347(1321), 249–262. Retrieved from JSTOR.

Naranjo, S. E. (2019). Assessing Insect Flight Behavior in the Laboratory: A Primer on Flight Mill Methodology and What Can Be Learned. Annals of the Entomological Society of America, 112(3), 182–199. doi: 10.1093/aesa/say041

Nash, M. S., Whitford, W. G., Bradford, D. F., Franson, S. E., Neale, A. C., & Heggem, D. T. (2001). Ant communities and livestock grazing in the Great Basin, U.S.A. Journal of Arid Environments, 49(4), 695–710. doi: 10.1006/jare.2001.0824

Nervo, B., Caprio, E., Celi, L., Lonati, M., Lombardi, G., Falsone, G., … Rolando, A. (2017). Ecological functions provided by dung beetles are interlinked across space and time: evidence from 15N isotope tracing. Ecology, 98(2), 433–446. doi: 10.1002/ecy.1653

Nervo, B., Tocco, C., Caprio, E., Palestrini, C., & Rolando, A. (2014). The Effects of Body Mass on Dung Removal Efficiency in Dung Beetles. PLOS ONE, 9(9), e107699. doi: 10.1371/journal.pone.0107699

Nichols, E., Gardner, T. A., Peres, C. A., & Spector, S. (2009). Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. Oikos, 118(4), 481–487. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17268.x

Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A. L., Escobar, F., Favila, M., & Vulinec, K. (2007). Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. Biological Conservation, 137(1), 1–19. doi: 10.1016/j.biocon.2007.01.023

Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezquita, S., & Favila, M. E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. Biological Conservation, 141(6), 1461–1474. doi: 10.1016/j.biocon.2008.04.011

Nichols, E., Uriarte, M., Bunker, D. E., Favila, M. E., Slade, E. M., Vulinec, K., … Spector, S. H. (2013). Trait-dependent response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional scales. Ecology, 94(1), 180–189. doi: 10.1890/12-0251.1

Norberg, U. M. (1981). Allometry of Bat Wings and Legs and Comparison with Bird Wings. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 292(1061), 359–398. doi: 10.1098/rstb.1981.0034

Noy-Meir, I., Gutman, M., & Kaplan, Y. (1989). Responses of Mediterranean Grassland Plants to Grazing and Protection. Journal of Ecology, 77(1), 290–310. doi: 10.2307/2260930

Numa, C., Verdú, J. R., Rueda, C., & Galante, E. (2012). Comparing Dung Beetle Species Assemblages Between Protected Areas and Adjacent Pasturelands in a Mediterranean Savanna Landscape. Rangeland Ecology & Management, 65(2), 137–143. doi: 10.2111/REM-D-10-00050.1

Olff, H., & Ritchie, M. E. (1998). Effects of herbivores on grassland plant diversity. Trends in Ecology & Evolution, 13(7), 261–265. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01364-0

Paulian, R., Baraud, J. (1982). Faune des Coléoptères de France II - Lucanoidea et Scarabaeoidea. Encyclopédie Entomologique XLIII, Editions Lechevalier SARL, Paris, France.

Peck, S. B., & Forsyth, A. (1982). Composition, structure, and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera; Scarabaeidae). Canadian Journal of Zoology, 60(7), 1624–1634. doi: 10.1139/z82-213

Penttilä, A., Slade, E. M., Simojoki, A., Riutta, T., Minkkinen, K., & Roslin, T. (2013). Quantifying Beetle-Mediated Effects on Gas Fluxes from Dung Pats. PLOS ONE, 8(8), e71454. doi: 10.1371/journal.pone.0071454

Perrin, W., Jay-Robert, P., Buatois, B., & Tatin, L. (2019). A Comparative Analysis of Dung Beetle Assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae, Aphodiinae) Attracted to Sheep

and Little Bustard Excrement in Southern France. The Coleopterists Bulletin, 73(1), 185–192. doi: 10.1649/0010-065X-73.1.185

Pessôa, M. B., Izzo, T. J., & Vaz-de-Mello, F. Z. (2017). Assemblage and functional categorization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) from the Pantanal. PeerJ, 5, e3978. doi: 10.7717/peerj.3978

Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. Ecology Letters, 9(6), 741–758. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x

Petchey, O. L., O'Gorman, E. J., & Flynn, D. F. B. (2009). A functional guide to functional diversity measures. - In: Naeem, S., Hector, A., Loreau, M., & Perrings, C., (Eds.), Biodiversity, Ecosystem Functioning, & Human Wellbeing, Oxford University Press, UK, pp. 49–59.

Petchey, O. L., Hector, A., & Gaston, K. J. (2004). How Do Different Measures of Functional Diversity Perform? Ecology, 85(3), 847–857. doi: 10.1890/03-0226

Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., … Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. Basic and Applied Ecology, 15(3), 194–206. doi: 10.1016/j.baae.2014.03.007

Piccini, I., Nervo, B., Forshage, M., Celi, L., Palestrini, C., Rolando, A., & Roslin, T. (2018). Dung beetles as drivers of ecosystem multifunctionality: Are response and effect traits interwoven? Science of The Total Environment, 616–617, 1440–1448. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.10.171

Powlson, D. S., Whitmore, A. P., & Goulding, K. W. T. (2011). Soil carbon sequestration to mitigate climate change: a critical re-examination to identify the true and the false. European Journal of Soil Science, 62(1), 42–55. doi: 10.1111/j.1365-2389.2010.01342.x

Price, J., Tamme, R., Gazol, A., Bello, F. de, Takkis, K., Uria-Diez, J., … Pärtel, M. (2017). Within-community environmental variability drives trait variability in species-rich grasslands. Journal of Vegetation Science, 28(2), 303–312. doi: 10.1111/jvs.12487

R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.

Raine, E. H., Slade, E. M. (2019). Dung beetle–mammal associations: methods, research trends and future directions. Proceedings of the Royal Society B, 286: 20182002.

Raine, E. H., Gray, C. L., Mann, D. J., & Slade, E. M. (2018). Tropical dung beetle morphological traits predict functional traits and show intraspecific differences across land uses. Ecology and Evolution, 8(17), 8686–8696. doi: 10.1002/ece3.4218

Raine, E. H., Mikich, S. B., Lewis, O. T., Riordan, P., Vaz-de-Mello, F. Z., & Slade, E. M. (2018). Extinctions of interactions: quantifying a dung beetle–mammal network. Ecosphere, 9(11), e02491. doi: 10.1002/ecs2.2491

Redecker, B., Finck, P., Härdtle, W., Riecken, U., & Schröder, E. (Eds.) (2002). Pasture landscapes and nature conservation. Springer, Berlin, Germany.

Reichenow, A. (1913). Die vögel: handbuch der systematischen ornithologie (Vol. 1). F. Enke.

Reinhardt, K., Köhler, G., Maas, S., Detzel, P., & Spence, J. R. (2005). Low Dispersal Ability and Habitat Specificity Promote Extinctions in Rare but Not in Widespread Species: The Orthoptera of Germany. Ecography, 28(5), 593–602.

Ricklefs, R. E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. Science (New York, N.Y.), 235(4785), 167–171. doi: 10.1126/science.235.4785.167

Ricklefs, R. E., & Miles, D. B. (1994). Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. - In: Wainwright, P.C., & Reilly, S.M., (Eds.), Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology, University of Chicago Press, USA, pp. 13–41.

Ricklefs, R. E., & Travis, J. (1980). A Morphological Approach to the Study of Avian Community Organization. The Auk, 97(2), 321–338. doi: 10.1093/auk/97.2.321

Ridsdill-Smith, T. J., & Matthiessen, J. N. (1988). Bush fly, Musca vetustissima Walker (Diptera: Muscidae), control in relation to seasonal abundance of scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in south-western Australia. Bulletin of Entomological Research, 78(4), 633–639. doi: 10.1017/S0007485300015480

Ridsdill-Smith, T. J., & Matthiessen, J. N. (1984). Field assessments of the impact of night-flying dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the bush fly, Musca Vetustissima Walker (Diptera: Muscidae), in south-western Australia. Bulletin of Entomological Research, 74(2), 191–195. doi: 10.1017/S0007485300011330

Ríos-Saldaña, C. A., Delibes-Mateos, M., & Ferreira, C. C. (2018). Are fieldwork studies being relegated to second place in conservation science? Global Ecology and Conservation, 14, e00389. doi: 10.1016/j.gecco.2018.e00389

Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., … Valkenburgh, B. V. (2015). Collapse of the world's largest herbivores. Science Advances, 1(4), e1400103. doi: 10.1126/sciadv.1400103

Rook, A. J., Dumont, B., Isselstein, J., Osoro, K., WallisDeVries, M. F., Parente, G., & Mills, J. (2004). Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures – a review. Biological Conservation, 119(2), 137–150. doi: 10.1016/j.biocon.2003.11.010

Root, R. B. (1967). The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. Ecological Monographs, 37(4), 317–350. doi: 10.2307/1942327

Rosenlew, H., & Roslin, T. (2008). Habitat fragmentation and the functional efficiency of temperate dung beetles. Oikos, 117(11), 1659–1666. doi: 10.1111/j.1600-0706.2008.16904.x

Rosenzweig, M.L. (1995). Species Diversity in Space and Time. Cambridge University Press, UK.

Roslin, T. (2000). Dung Beetle Movements at Two Spatial Scales. Oikos, 91(2), 323–335.

Roslin, T., Forshage, M., Ødegaard, F., Ekblad, C., & Liljeberg, G. (2014). Nordens dyngbaggar. Hyonteistarvike TIBIALE, Oy, Helsingfors.

Roslin, T., & Koivunen, A. (2001). Distribution and abundance of dung beetles in fragmented landscapes. Oecologia, 127(1), 69–77. doi: 10.1007/s004420000565

Rotem, G., Gavish, Y., Shacham, B., Giladi, I., Bouskila, A., & Ziv, Y. (2016). Combined effects of climatic gradient and domestic livestock grazing on reptile community structure in a heterogeneous agroecosystem. Oecologia, 180(1), 231-242.

Roy, D. B., & Thomas, J. A. (2003). Seasonal variation in the niche, habitat availability and population fluctuations of a bivoltine thermophilous insect near its range margin. Oecologia, 134(3), 439–444. doi: 10.1007/s00442-002-1121-3

Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2004). Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry. Oxford University Press, UK, DOI:10.1093/acprof:oso/9780198528609.001.0001

Sattler, T., Duelli, P., Obrist, M. K., Arlettaz, R., & Moretti, M. (2010). Response of arthropod species richness and functional groups to urban habitat structure and management. Landscape Ecology, 25(6), 941–954. doi: 10.1007/s10980-010-9473-2

Schall, A. (2017). La Crau dernière steppe pierreuse. Biotope Editions, France.

Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. Ecological Monographs, 80(3), 469–484. doi: 10.1890/08-2225.1

Schon, N. L., Curtin, D., Beare, M. H., Mackay, A. D., Gray, R. A., Dodd, M. B., & Koten, C. van. (2019). Earthworm induced transfer of dung-carbon into soil particle size fractions. New Zealand Journal of Agricultural Research, 0(0), 1–8. doi: 10.1080/00288233.2019.1656648

Schulze, E. D., Luyssaert, S., Ciais, P., Freibauer, A., Janssens, I. A., Soussana, J. F., … Gash, J. H. (2009). Importance of methane and nitrous oxide for Europe's terrestrial greenhouse-gas balance. Nature Geoscience, 2(12), 842–850. doi: 10.1038/ngeo686

Shafiei, M., Moczek, A. P., & Nijhout, H. F. (2001). Food availability controls the onset of metamorphosis in the dung beetle Onthophagus taurus (Coleoptera: Scarabaeidae). Physiological Entomology, 26(2), 173–180. doi: 10.1046/j.1365-3032.2001.00231.x

Simmons, L. W., & Ridsdill-Smith, T. J. (2011). Ecology and evolution of dung beetles. Wiley-Blackwell, New Jersey, USA.

Silva, P. G. da, & Hernández, M. I. M. (2015). Spatial Patterns of Movement of Dung Beetle Species in a Tropical Forest Suggest a New Trap Spacing for Dung Beetle Biodiversity Studies. PLOS ONE, 10(5), e0126112. doi: 10.1371/journal.pone.0126112

Sirami, C., Nespoulous, A., Cheylan, J.-P., Marty, P., Hvenegaard, G. T., Geniez, P., … Martin, J.-L. (2010). Long-term anthropogenic and ecological dynamics of a Mediterranean landscape: Impacts on multiple taxa. Landscape and Urban Planning, 96(4), 214–223. doi: 10.1016/j.landurbplan.2010.03.007

Slade, E. M., Mann, D. J., & Lewis, O. T. (2011). Biodiversity and ecosystem function of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. Biological Conservation, 144(1), 166–174. doi: 10.1016/j.biocon.2010.08.011

Slade, E. M., Mann, D. J., Villanueva, J. F., & Lewis, O. T. (2007). Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. The Journal of Animal Ecology, 76(6), 1094–1104. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01296.x

Slade, E. M., Riutta, T., Roslin, T., & Tuomisto, H. L. (2016). The role of dung beetles in reducing greenhouse gas emissions from cattle farming. Scientific Reports, 6, 18140. doi: 10.1038/srep18140

Soares, B. E., Ruffeil, T. O. B., & Montag, L. F. de A. (2013). Ecomorphological patterns of the fishes inhabiting the tide pools of the Amazonian Coastal Zone, Brazil. Neotropical Ichthyology, 11(4), 845–858. doi: 10.1590/S1679-62252013000400013

Soto, C. S., Giombini, M. I., Giménez Gómez, V. C., & Zurita, G. A. (2019). Phenotypic differentiation in a resilient dung beetle species induced by forest conversion into cattle pastures. Evolutionary Ecology, 33(3), 385–402. doi: 10.1007/s10682-019-09987-y

Soussana, J. F., Allard, V., Pilegaard, K., Ambus, P., Amman, C., Campbell, C., … Valentini, R. (2007). Full accounting of the greenhouse gas (CO2, N2O, CH4) budget of nine European grassland sites. Agriculture, Ecosystems & Environment, 121(1), 121–134. doi: 10.1016/j.agee.2006.12.022

Sowig, P. (1995). Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. Ecography, 18(2), 147–154. doi: 10.1111/j.1600-0587.1995.tb00335.x

Sruthi, S. N., & Ramasamy, E. V. (2018). Enrichment of soil organic carbon by native earthworms in a patch of tropical soil, Kerala, India: First report. Scientific Reports, 8(1), 1–7. doi: 10.1038/s41598-018-24086-8

Stark, J., Lehman, R., Crawford, L., Enquist, B. J., & Blonder, B. (2017). Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? A test in montane and alpine meadows. Oikos, 126(11), 1650–1659. doi: 10.1111/oik.04311

Steffen, W., Crutzen, P. J., & McNeill, J. R. (2007). The Anthropocene: Are Humans Now Overwhelming the Great Forces of Nature? 36(8), 8.

Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. Ecology Letters, 17(7), 866–880. doi: 10.1111/ele.12277

Suárez-Tovar, C. M., & Sarmiento, C. E. (2016). Beyond the wing planform: morphological differentiation between migratory and nonmigratory dragonfly species. Journal of Evolutionary Biology, 29(4), 690–703. doi: 10.1111/jeb.12830

Suggitt, A. J., Gillingham, P. K., Hill, J. K., Huntley, B., Kunin, W. E., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. Oikos, 120(1), 1–8. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18270.x

Sullivan, T. N., Meyers, M. A., & Arzt, E. (2019). Scaling of bird wings and feathers for efficient flight. Science Advances, 5(1), eaat4269. doi: 10.1126/sciadv.aat4269

Swenson, N. G. (2011). The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. American Journal of Botany, 98(3), 472–480. doi: 10.3732/ajb.1000289

Symstad, A. J., Tilman, D., Willson, J., & Knops, J. M. H. (1998). Species Loss and Ecosystem Functioning: Effects of Species Identity and Community Composition. Oikos, 81(2), 389–397. doi: 10.2307/3547058

Tarasov, S., & Génier, F. (2015). Innovative Bayesian and Parsimony Phylogeny of Dung Beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) Enhanced by Ontology-Based Partitioning of Morphological Characters. PLoS ONE, 10(3), e0116671. doi: 10.1371/journal.pone.0116671

Tatin, L., Becker, E., Sauguet, F., & Jay-Robert, P. (2014). Première étude ciblée sur les Coléoptères coprophages dans la steppe de Crau. Nature de Provence, 1. www.cen-paca.org (accessed 1 January 2018).

Tatin, L., Wolff, A., Boutin, J., Colliot, E., Dutoit, T., and coordinateurs. (2013). Écologie et Conservation d'une Steppe Méditerranéenne – La Plaine de Crau. Editions QUAE, ISI Print, La Plaine Saint-Denis, France.

Teichert, M. (1955). Biologie und Brutfürsorgemassnahmen von Geotrupes mutator Marsh, und Geotrupes stercorarius L. (Col.Scarab.). Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, 5: 187-218.

Teulier, L., Weber, J.-M., Crevier, J., & Darveau, C.-A. (2016). Proline as a fuel for insect flight: enhancing carbohydrate oxidation in hymenopterans. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 283(1834). doi: 10.1098/rspb.2016.0333

Thornton, P. K. (2010). Livestock production: recent trends, future prospects. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 365(1554), 2853–2867. doi: 10.1098/rstb.2010.0134

Thorpe, R. S. (1975). Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the Ringed Snake Natrix natrix (L.). Biological Journal of the Linnean Society, 7(1), 27–43. doi: 10.1111/j.1095-8312.1975.tb00732.x

Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., … Swackhamer, D. (2001). Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change. Science, 292(5515), 281–284. doi: 10.1126/science.1057544

Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and Ecosystem Functioning. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 45(1), 471–493. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917

Tilman, D., Reich, P. B., & Isbell, F. (2012). Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. Proceedings of the National Academy of Sciences, 109(26), 10394–10397. doi: 10.1073/pnas.1208240109

Tixier, T., Bloor, J. M. G., & Lumaret, J.-P. (2015). Species-specific effects of dung beetle abundance on dung removal and leaf litter decomposition. Acta Oecologica, 69, 31–34. doi: 10.1016/j.actao.2015.08.003

Tocco, C., Dacke, M., & Byrne, M. (2019). Eye and wing structure closely reflects the visual ecology of dung beetles. Journal of Comparative Physiology A, 205(2), 211–221. doi: 10.1007/s00359-019-01324-6

Tonelli, M., Verdú, J. R., & Zunino, M. (2019). Grazing abandonment and dung beetle assemblage composition: Reproductive behaviour has something to say. Ecological Indicators, 96, 361–367. doi: 10.1016/j.ecolind.2018.09.010

Tonelli, M., Verdú, J. R., & Zunino, M. (2018). Effects of the progressive abandonment of grazing on dung beetle biodiversity: body size matters. Biodiversity and Conservation, 27(1), 189–204. doi: 10.1007/s10531-017-1428-3

Tonelli, M., Verdú, J. R., & Zunino, M. E. (2017). Effects of grazing intensity and the use of veterinary medical products on dung beetle biodiversity in the sub-mountainous landscape of Central Italy. PeerJ, 5, e2780. doi: 10.7717/peerj.2780

Török, P., Penksza, K., Tóth, E., Kelemen, A., Sonkoly, J., & Tóthmérész, B. (2018). Vegetation type and grazing intensity jointly shape grazing effects on grassland biodiversity. Ecology and Evolution, 8(20), 10326–10335. doi: 10.1002/ece3.4508

Tribe, G. D., & Burger, B. V. (2011). Olfactory Ecology. - In: Simmons, L. W., & Ridsdill-Smith, T. J., (Eds.), Ecology and Evolution of Dung Beetles, Wiley Blackwell, pp. 267-297.

Tronquet, M., (Coord.), (2014). Catalogue des Coléoptères de France. Association Roussillonnaise d'Entomologie, Pixartprinting, France.

Val, J., Travers, S. K., Oliver, I., Koen, T. B., & Eldridge, D. J. (2019). Recent grazing reduces reptile richness but historic grazing filters reptiles based on their functional traits. Journal of Applied Ecology, 56(4), 833–842. doi: 10.1111/1365-2664.13324

van Klink, Roel, Nolte, S., Mandema, F. S., Lagendijk, D. D. G., Wallis De Vries, M. F., Bakker, J. P., … Smit, C. (2016). Effects of grazing management on biodiversity across trophic levels– The importance of livestock species and stocking density in salt marshes. Agriculture, Ecosystems & Environment, 235, 329–339. doi: 10.1016/j.agee.2016.11.001

van Klink, R., van der Plas, F., van Noordwijk, C. G. E., Wallis De Vries, M. F., & Olff, H. (2015). Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. Biological Reviews, 90(2), 347–366. doi: 10.1111/brv.12113

Vandegehuchte, M. L., Schütz, M., de Schaetzen, F., & Risch, A. C. (2017). Mammal-induced trophic cascades in invertebrate food webs are modulated by grazing intensity in subalpine grassland. Journal of Animal Ecology, 86(6), 1434–1446. doi: 10.1111/1365-2656.12744

Veenakumari, K., Veeresh, G. K. (1996). Notes on the feeding and breeding behaviour of Gymnopleurus gemmatus Harold and Gymnopleurus miliaris (F.) (Coleoptera: Scarabaeidae). The journal of the Bombay Natural History Society, 93, 13-19.

Veiga, C. M., Lobo, J. M., & Martin-Piera, F. (1989). Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las communidades coprofagas de Scarabaeoidea (Col.). II; Analisis de efectividad. Revue d'Écologie et de Biologie du Sol, 26(1): 91–109.

Veldhuis, M. P., Gommers, M. I., Olff, H., & Berg, M. P. (2018). Spatial redistribution of nutrients by large herbivores and dung beetles in a savanna ecosystem. Journal of Ecology, 106(1), 422–433. doi: 10.1111/1365-2745.12874

Verdú, J. R., Alba-Tercedor, J., & Jiménez-Manrique, M. (2012). Evidence of Different Thermoregulatory Mechanisms between Two Sympatric Scarabaeus Species Using Infrared Thermography and Micro-Computer Tomography. PLoS ONE, 7(3). doi: 10.1371/journal.pone.0033914

Verdú, J. R., Cortez, V., Ortiz, A. J., González-Rodríguez, E., Martinez-Pinna, J., Lumaret, J.-P., … Sánchez-Piñero, F. (2015). Low doses of ivermectin cause sensory and locomotor disorders in dung beetles. Scientific Reports, 5, 13912. doi: 10.1038/srep13912

Verdú, J. R., Lobo, J. M., Sánchez-Piñero, F., Gallego, B., Numa, C., Lumaret, J.-P., … Durán, J. (2018). Ivermectin residues disrupt dung beetle diversity, soil properties and ecosystem functioning: An interdisciplinary field study. Science of The Total Environment, 618, 219–228. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.10.331

Verdú, J. R., Numa, C., & Hernández-Cuba, O. (2011). The influence of landscape structure on ants and dung beetles diversity in a Mediterranean savanna—Forest ecosystem. Ecological Indicators, 11(3), 831–839. doi: 10.1016/j.ecolind.2010.10.011

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! Oikos, 116(5), 882–892. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x

Violle, C., Thuiller, W., Mouquet, N., Munoz, F., Kraft, N. J. B., Cadotte, M. W., … Mouillot, D. (2017). Functional Rarity: The Ecology of Outliers. Trends in Ecology & Evolution, 32(5), 356–367. doi: 10.1016/j.tree.2017.02.002

Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. Science, 277(5325), 494–499. doi: 10.1126/science.277.5325.494

Wainwright, P.C., & Reilly, S.M., (Eds.). (1994). Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology, University of Chicago Press, USA.

Walker, B. H. (1992). Biodiversity and Ecological Redundancy. Conservation Biology, 6(1), 18–23. doi: 10.1046/j.1523-1739.1992.610018.x

Wallis De Vries, M. F. W. D., Parkinson, A. E., Dulphy, J. P., Sayer, M., & Diana, E. (2007). Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 4. Effects on animal diversity. Grass and Forage Science, 62(2), 185–197. doi: 10.1111/j.1365-2494.2007.00568.x

Wallis De Vries, M. F. (2016). Grazing and biodiversity: from selective foraging to wildlife habitats. (116), 12.

Whittaker, R. H. (1965). Dominance and Diversity in Land Plant Communities: Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. Science, 147(3655), 250–260. doi: 10.1126/science.147.3655.250

Wiens, J. A., Rotenberry, J. T., & Van Horne, B. (1986). A Lesson in the Limitations of Field Experiments: Shrubsteppe Birds and Habitat Alteration. Ecology, 67(2), 365–376. doi: 10.2307/1938579

Williams, M., Zalasiewicz, J., Haff, P., Schwägerl, C., Barnosky, A. D., & Ellis, E. C. (2015). The Anthropocene biosphere. The Anthropocene Review, 2(3), 196–219. doi: 10.1177/2053019615591020

Wilson, J. B. (1999). Guilds, Functional Types and Ecological Groups. Oikos, 86(3), 507–522. doi: 10.2307/3546655

Wong, M. K. L., Guénard, B., & Lewis, O. T. (2019). Trait-based ecology of terrestrial arthropods. Biological Reviews, 94(3), 999–1022. doi: 10.1111/brv.12488

Woodward, F. I., & Diament, A. D. (1991). Functional Approaches to Predicting the Ecological Effects of Global Change. Functional Ecology, 5(2), 202–212. doi: 10.2307/2389258

Wu, X., & Sun, S. (2010). The Roles of Beetles and Flies in Yak Dung Removal in an Alpine Meadow of Eastern Qinghai-Tibetan Plateau. Ecoscience, 17(2), 146–155. doi: 10.2980/17-2-3319

Xu, M., Xie, F., & Wang, K. (2014). Response of Vegetation and Soil Carbon and Nitrogen Storage to Grazing Intensity in Semi-Arid Grasslands in the Agro-Pastoral Zone of Northern China. PLOS ONE, 9(5), e96604. doi: 10.1371/journal.pone.0096604

Yamada, D., Imura, O., Shi, K., & Shibuya, T. (2007). Effect of tunneler dung beetles on cattle dung decomposition, soil nutrients and herbage growth. Grassland Science, 53(2), 121–129. doi: 10.1111/j.1744-697X.2007.00082.x

Yan, Y., Yan, R., Chen, J., Xin, X., Eldridge, D. J., Shao, C., … Xu, L. (2018). Grazing modulates soil temperature and moisture in a Eurasian steppe. Agricultural and Forest Meteorology, 262, 157–165. doi: 10.1016/j.agrformet.2018.07.011

Yokoyama, K., & Kai, H. (1993). Distribution and flow of nitrogen in cow dung-soil system colonized by paracoprid dung beetles. Edaphologia, 50, 1–10.

Yokoyama, K., Kai, H., Koga, T., & Aibe, T. (1991). Nitrogen mineralization and microbial populations in cow dung, dung balls and underlying soil affected by paracoprid dung beetles. Soil Biology & Biochemistry, 23(7), 649–653.

Yoshihara, Y., & Sato, S. (2015). The relationship between dung beetle species richness and ecosystem functioning. Applied Soil Ecology, 88, 21–25. doi: 10.1016/j.apsoil.2014.12.001

Zeder, M. A. (2008). Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin: Origins, diffusion, and impact. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(33), 11597–11604. doi: 10.1073/pnas.0801317105

Zhou, G., Zhou, X., He, Y., Shao, J., Hu, Z., Liu, R., … Hosseinibai, S. (2017). Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: a meta-analysis. Global Change Biology, 23(3), 1167–1179. doi: 10.1111/gcb.13431

Zhou, Z. C., Gan, Z. T., Shangguan, Z. P., & Dong, Z. B. (2010). Effects of grazing on soil physical properties and soil erodibility in semiarid grassland of the Northern Loess Plateau (China). Catena, 82(2), 87–91. doi: 10.1016/j.catena.2010.05.005

# ANNEXE 1

The Coleopterists Bulletin, 73(1): 185–192. 2019.

SCIENTIFIC NOTE

# A Comparative Analysis of Dung Beetle Assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae, Aphodiinae) Attracted to Sheep and Little Bustard Excrement in Southern France

William Perrin, Pierre Jay-Robert, Bruno Buatois
CEFE, Univ. Paul Valéry Montpellier 3, Univ. Montpellier, EPHE, CNRS, IRD,
Montpellier, FRANCE
william.perrin@univ-montp3.fr

and

Laurent Tatin
Conservatoire d'espaces naturels de Provence-Alpes-Côte d'Azur
Ecomusée de la Crau, 13310 Saint-Martin de Crau, FRANCE

DOI.org/10.1649/0010-065X-73.1.185

Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae, Aphodiinae) feed and reproduce mainly on herbivorous mammal dung in grassland landscapes (Hanski and Cambefort 1991). However, their feeding habits can be more complex than this. Some species are often more generalist, and they have been shown to be opportunistic in a range of geographical regions (Halffter and Matthews 1966; Gittings and Giller 1997; Scholtz 2009). In tropical regions, decaying food sources are highly diverse, and numerous dung beetle species feed and reproduce on carrion, rotting fruit, or fungi (Davis and Sutton 1997; Falqueto *et al.* 2005). In fact, several scarabaeine species are not truly 'dung beetles' due to their restricted specialization in consuming a non-dung resource such as living or dead millipedes or insects (Silveira *et al.* 2006; Larsen *et al.* 2009; Forti *et al.* 2012). On islands or other places where mammals are scarce or historically absent, dung beetles are able to exploit excrement provided by non-mammal vertebrates such as birds and reptiles. For example, in New Zealand, *Saphobius edwardsi* (Sharp) has evolved a generalist diet of both dung and carrion that include resources provided by marine bird colonies (Stavert *et al.* 2014b). However, to our knowledge, such atypical behavior has not been observed in landscapes where herbivorous mammals are abundant.

The vast Crau plain lies near the Camargue Delta in southern France. Today, only fragmented patches of steppeland remain, consisting of a total surface area of 11,000 ha, a fraction of the 50,000-ha plain that existed in the 16$^{th}$ century. The climate is Mediterranean, with low rainfall (400–500 mm per year with maximum precipitation in spring and autumn), hot summers (a dry season from July to August), and mild winters (mean annual temperature: 14° C). On average, the sun shines 3,000 hours per year, and the prevailing winds blow from the northwest at a velocity of at least 30km/hour about 90 days per year (for details see Tatin *et al.* 2013). The ground is an impermeable and cohesive clay soil mixed with pebbles, making underground water difficult for plants to access (Devaux *et al.* 1983). Evidence of sheep grazing in antiquity and the Middle Ages was revealed by archaeological studies (Badan *et al.* 1995). Currently, some 40,000 sheep continue to graze this semi-arid pastureland (Tatin *et al.* 2013). In addition to climatic and edaphic constraints, grazing pressure has largely contributed to the development of the area's steppe-like flora, composed mainly of *Brachypodium retusum* (Pers.) (P. Beauv.) (Poaceae) and *Thymus vulgaris* (L.) (Lamiaceae), as well as *Asphodelus fistulosus* (L.) (Asphodelaceae) and *Stipa capillata* (L.) (Poaceae).

Since 2012, field work has been carried out in the Crau plain to increase knowledge about the dung beetle fauna of this ecosystem. So far, 50 species have been inventoried (Tatin *et al.* 2014; W. Perrin, personal observation), revealing a great abundance of species adapted to these dry conditions, and presumably linked to the presence of sheep excrement (Hortal-Muñoz *et al.* 2000; Sánchez-Piñero and Ávila 2004). On the plain, sheep coexist with specialized steppic birds. One of these, the little bustard, *Tetrax tetrax* (Linnaeus), is a terrestrial species that weighs approximately 800 g and is over 40 cm in height (Fig. 1). Its diet is mainly herbivorous, but it also feeds on insects when these are available (Cramp and Simmons 1980). Like other



Downloaded From: https://bioone.org/journals/The-Coleopterists-Bulletin on 18 Jun 2019
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use Access provided by bibCNRS INEE

**Figs. 1–2. 1)** Male little bustard, *Tetrax tetrax*, on the Crau plain, southeastern France (photograph by Serge Mercier); **2)** Adult *Gymnopleurus flagellatus flagellatus* feeding (bottom) and making a dung ball (top) on little bustard cecal excrement (photograph by Pierre Jay-Robert).

birds that feed on grasses (*e.g.*, geese and grouse), the little bustard produces both fecal and cecal excrement. One study (Moss 1983) found that wild tetraonid bird excrement consisted of 15% cecal excrement. The ceca of tetraonids contain a high density of anaerobic bacteria that aid in the digestion of plant fibers (Thornburn and Willcox 1965; Rehman *et al.* 2007), in a process similar to symbiotic digestion in ruminants. Moss and Parkinson (1972) showed that cecal excrement contains more potassium, phosphorus, sodium, nitrogen and soluble tannin, but less cellulose, calcium, and lignin than 'woody' fecal excrement. Thus, given a food intake similar to that of herbivorous mammals, the little bustard's cecal excrement could be a suitable food source for dung beetles.

In April 2012, several adults of *Gymnopleurus flagellatus flagellatus* (Fabricius) were observed feeding and making dung balls on little bustard cecal excrement (Fig. 2). Similar observations were made in 2016 and 2017. *Gymnopleurus flagellatus flagellatus* is a roller dung beetle found in open, dry habitats grazed by domestic ungulates. It primarily feeds on sheep and cattle dung (Caillol 1908), which constitute the main available resources over the majority of its geographic range (Montreuil 2011). Among the species of Gymnopleurini, dung balls, which are shaped, rolled, and buried by males and females, are used to feed the larvae. Populations of the four species of *Gymnopleurus* Illiger known to occur in France (*G. flagellatus flagellatus*, *G. geoffroyi* (Fuessly), *G. mopsus* (Pallas), and *G. sturmii* (MacLeay)) dramatically declined over the 20$^{th}$ century, probably due to the progressive abandonment of grazing in the Mediterranean region (Caillol 1908; Lumaret and Kirk 1991). To date, the Crau plain seems to be the last area where *G. flagellatus flagellatus* remains locally abundant in France (Fadda 2007; Tatin *et al.* 2014; Ponel *et al.* 2014). To our knowledge, no information exists about *Gymnopleurus* species' consumption of or reproduction on non-mammal feces, but our repeated observations led us to believe that little bustard cecal excrement could be a trophic resource for feeding and probably nesting, at least for *G. flagellatus flagellatus*, in the Crau plain.

In Mediterranean rangelands, the centuries-old practice of extensive sheep grazing favored a close dependency of dung beetles on sheep excrement (Lumaret and Kirk 1991; Hortal-Muñoz *et al.* 2000; Jay-Robert *et al.* 2008). Despite this long-term coexistence between coprophagous insects and domestic ungulates, one might expect that large terrestrial birds would provide a suitable resource for beetles, especially in dry environments where sheep excrement dessicates in a few hours (Lumaret 1995). Thus, our study's first question concerned the possibility that little bustard cecal excrement provides an alternative resource for dung beetles in the specific environment of the Crau plain. We were also interested in the mechanisms underlying the selection of cecal excrement. In dung beetles, resource selection mainly depends on the detection of volatile organic compounds (VOCs) emitted from fecal materials (Frank *et al.* 2017). Previous studies demonstrated that differences in the chemical composition of volatile emissions might allow flying adults to distinguish feces types and exhibit preferences (Dormont *et al.* 2010; Stavert *et al.* 2014a; Frank *et al.* 2017; Wurmitzer *et al.* 2017). Thus, a secondary question was whether cecal excrement contains VOCs that are potentially attractive to dung beetles.

In April 2015, we conducted a food-choice experiment to compare the attraction of dung beetles to

Downloaded From: https://bioone.org/journals/The-Coleopterists-Bulletin on 18 Jun 2019
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use Access provided by bibCNRS INEE

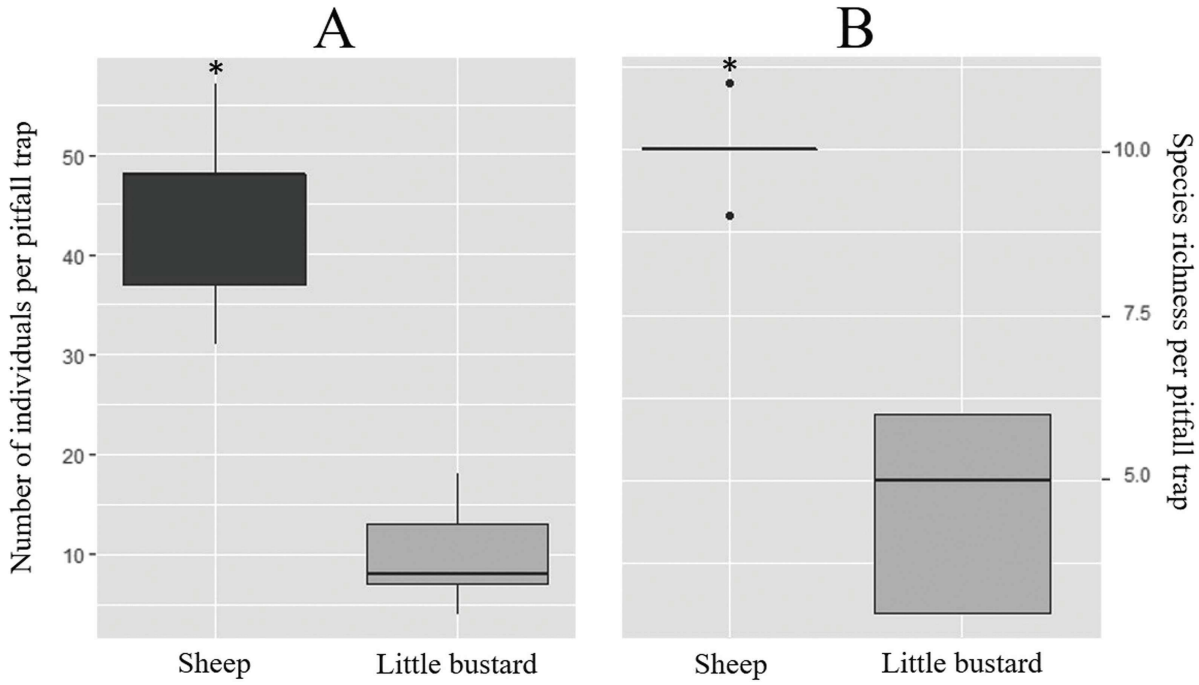


**Fig. 3.** Number of dung beetle individuals (A) and species richness (B) in pitfall traps baited with sheep excrement *vs* little bustard cecal excrement. The horizontal bar inside each box represents the median. Whiskers show the minimum and maximum values. An asterisk indicates a significant difference (Mann-Whitney U-test).

pitfall traps baited with sheep *vs* little bustard cecal excrement. The experiment was conducted in spring as this period corresponds to the peak of abundance and species richness of French Mediterranean dung beetles (Lumaret and Kirk 1991). As bait, fresh sheep excrement was collected from a farm, and fresh cecal excrement was collected in the foraging areas of little bustards. Shepherds from whose farms the sheep excrement was collected attested that their sheep had not received parasiticides; thus, the sheep excrement used in traps was free of drug residues. Both excrement types were homogenized to avoid possible differences in the physical and chemical composition of the baits. The beetles were collected using CSR pitfall traps (Veiga *et al.* 1989), each consisting of a plastic basin (Ø 14 cm, depth 15 cm) buried to its rim in the soil. The top of each trap was covered by a plastic funnel that permitted the entry but not the exit of beetles (Dormont *et al.* 2004). The basin was covered by a grid supporting 300 g of either sheep fecal excrement or little bustard cecal excrement.

The trapping design consisted of placing 10 traps (five baited with sheep excrement and five with cecal excrement) in pairs (sheep *vs* cecal excrement); paired traps were spaced one meter apart. This trap pairing allowed the attractiveness of sheep *vs* cecal excrement to be compared (Dormont *et al.* 2007). The five pairs of traps were placed randomly in the field, with each pair separated by 10 m. The spacing was minimized to restrict the area where traps were placed ($<500$ m$^2$) in order to sample as homogeneous a habitat as possible, since the distribution of birds was both unequal and hard to estimate and because it has been demonstrated that the availability of natural resources impacts sampling efficacy with baited traps (Lobo *et al.* 1998). The short distance between the traps would suggest that the attractiveness of pairs was not independent (Larsen and Forsyth 2005; da Silva and Hernàndez 2015). Nevertheless, considering that our principal objective was specifically to compare the attractiveness of the two excrement types, this non-independence was considered acceptable. In the dry Crau plain, feces can be subject to rapid desiccation that limits their exploitation by beetles to a few hours (Lumaret 1995). Thus, paired traps were left in the field for six days, with the bait renewed three times (first after 36 hours, and then twice after 48 hours). Beetles were captured alive and subsequently killed to allow further identification using guides and the nomenclature in the Catalogue of Palearctic Coleoptera (Löbl and Löbl 2016). Species richness and abundance were recorded per trap. Statistical comparisons were performed with the Mann-Whitney U-test (R Development Core Team 2005).

In parallel with the beetle trapping, we sampled little bustard cecal excrement to analyze its VOC composition. We randomly sampled in the same location where trapping was conducted nine cecal pats just after birds defecated. To prevent

Downloaded From: https://bioone.org/journals/The-Coleopterists-Bulletin on 18 Jun 2019
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use Access provided by bibCNRS INEE

contamination, cecal samples were individually packed in bags made of Nalophan® (Kalle®, Essex, UK), a non-reactive plastic (Dormont *et al.* 2010). VOCs were sampled directly in the field after collection with the solid-phase microextraction method, using 65 μm polydimethylsiloxane/divinylbenzene fibers (Supelco®). The VOC extraction protocol was as described by Dormont *et al.* (2010). The VOC composition of the nine cecal samples was analyzed by gas chromatography–mass spectrometry (GC–MS QP2010Plus Shimadzu, Kyoto, Japan). Compounds were identified by comparison of their spectrum and retention index with a database (National Institute of Standards and Technology, nist.gov) and literature (Adams 2007). Peaks were quantified using GCMS Solution Software® (Shimadzu, Kyoto, Japan). The mean relative importance of each compound was calculated for the nine samples.

A total of 271 dung beetles belonging to 16 species were captured in the traps. Significantly more species were attracted to sheep excrement than to little bustard cecal excrement (mean 10.0±0.7 SD species on sheep excrement *vs* mean 4.6±1.5 SD on little bustard cecal excrement; W = 25, $p$ = 0.01) (Fig. 3). Fifty beetles belonging to eight species were caught in traps baited with little bustard cecal excrement, in contrast to 221 individuals belonging to 16 species in traps baited with sheep excrement (Table 1). A similar difference was found for the number of individuals per trap (mean 44.2±9.1 SD on sheep excrement *vs* mean 10.0±5.5 SD on little bustard cecal excrement; W = 25, $p$ = 0.01) (Fig. 3). Five species exhibited a significant preference for sheep excrement: *Euoniticellus fulvus* (Goeze), *Euorodalus paracoenosus* (Balthasar and Hrubant), *Onthophagus vacca* (Linnaeus), *G. flagellatus flagellatus* and *Ateuchetus laticollis* (Linnaeus) (Table 1). No species exhibited a preference for little bustard excrement. The least selective species were *Onthophagus emarginatus* (Mulsant) (38% of the species' individuals were found on bustard cecal excrement) and *Onthophagus furcatus* (Fabricius) (31% of the species' individuals were found on bustard cecal excrement). Concerning our focal subspecies, *G. flagellatus flagellatus*, only 13% of individuals were caught in the traps with bustard cecal excrement.

Chemical analysis of the little bustard cecal excrement revealed 36 VOCs (Table 2). Of these, *p*-cymene and gamma-terpinene were the major components, representing 31.2% and 23.5% of the average blend composition, respectively. Five other principal VOCs, in descending order of presence, were *p*-cresol (6.4%), carvacrol (6.1%), dodecane (4.1%), limonene (3.3%), and camphene (2.9%).

Numerous studies have shown that dung beetles are attracted by different kinds of vertebrate feces (Fincher *et al.* 1970; Young 1981; Martin-Piera and Lobo 1996; Dormont *et al.* 2007; Bogoni *et al.* 2014; Jones *et al.* 2012; Stavert *et al.* 2014a). But most of the cases of attraction to non-mammal feces have been in tropical regions, where other vertebrates such as reptiles or amphibians may provide a substantial amount of resources for dung beetles

**Table 1.** Number of dung beetles trapped with sheep *vs* little bustard cecal excrement by species. An asterisk indicates a significant preference (Mann-Whitney U-test) for a type of excrement by the species. The percentage of individuals that chose each type of excrement is shown.

| | # on dung type | | | % choice | |
|---|---|---|---|---|---|
| **Species** | **Sheep** | **Little bustard** | **Total** | **Sheep** | **Little bustard** |
| *Acrossus luridus* (Fabricius) | 3 | 2 | 5 | 60 | 40 |
| *Aphodius foetidus* (Herbst) | 7 | 0 | 7 | 100 | 0 |
| *Esymus merdarius* (Fabricius) | 3 | 0 | 3 | 100 | 0 |
| *Euorodalus paracoenosus* (Balthasar and Hrubant) | **17*** | **0** | 17 | 100 | 0 |
| *Melinopterus tingens* (Reitter) | 1 | 0 | 1 | 100 | 0 |
| *Otophorus haemorrhoidalis* (Linnaeus) | 1 | 1 | 2 | 50 | 50 |
| *Copris hispanus hispanus* (Linnaeus) | 1 | 0 | 1 | 100 | 0 |
| *Caccobius schreberi* (Linnaeus) | 6 | 0 | 6 | 100 | 0 |
| *Onthophagus emarginatus* Mulsant | 20 | 12 | 32 | 62 | 38 |
| *Onthophagus furcatus* (Fabricius) | 33 | 15 | 48 | 69 | 31 |
| *Onthophagus maki* (Illiger) | 1 | 0 | 1 | 100 | 0 |
| *Onthophagus ruficapillus* Brullé | 2 | 0 | 2 | 100 | 0 |
| *Onthophagus vacca* (Linnaeus) | **38*** | **7** | 45 | 84 | 16 |
| *Euoniticellus fulvus* (Goeze) | **10*** | **2** | 12 | 83 | 17 |
| *Gymnopleurus flagellatus flagellatus* (Fabricius) | **67*** | **10** | 77 | 87 | 13 |
| *Ateuchetus laticollis* (Linnaeus) | **11*** | **1** | 12 | 92 | 8 |
| **Total** | **221** | **50** | **271** | | |

Downloaded From: https://bioone.org/journals/The-Coleopterists-Bulletin on 18 Jun 2019
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use Access provided by bibCNRS INEE

**Table 2.** Mean relative proportion of volatile organic compounds (VOCs) emitted by little bustard cecal excrement ($n = 9$ samples).

| VOCs | Mean relative proportion (%) | Standard deviation |
|---|---|---|
| *p*-Cymene | 31.24 | 11.45 |
| gamma-Terpinene | 23.52 | 9.30 |
| p-Cresol | 6.44 | 3.65 |
| Carvacol | 6.07 | 6.96 |
| Dodecane | 4.15 | 7.16 |
| Limonene | 3.28 | 1.76 |
| Camphene | 2.99 | 1.03 |
| Myrcene | 2.07 | 0.86 |
| Borneol | 2.39 | 2.28 |
| 3,7-Dimethyl-1,6-octadiene | 2.22 | 2.16 |
| alpha-Pinene | 1.59 | 0.57 |
| Decane | 1.42 | 2.80 |
| (*E*)-beta-Caryophyllene | 1.42 | 1.34 |
| Bornylacetate | 1.22 | 1.73 |
| alpha-Thujene | 1.19 | 0.47 |
| alpha-Terpinene | 1.14 | 0.89 |
| Octan-3-one | 1.01 | 1.20 |
| Linalool | 0.82 | 0.43 |
| Tetradecane | 0.81 | 1.28 |
| Oct-1-en-3-ol | 0.72 | 0.87 |
| Indole | 0.62 | 0.59 |
| beta-Pinene | 0.40 | 0.32 |
| 5-Methylundecane | 0.35 | 0.78 |
| 5-Methyltetradecane | 0.34 | 0.06 |
| Octan-3-ol | 0.32 | 0.12 |
| delta-3-Carene | 0.27 | 0.11 |
| Sabinene | 0.25 | 0.13 |
| Thymolmethylether | 0.24 | 0.14 |
| Camphor | 0.21 | 0.25 |
| (*E*)-beta-Ocimene | 0.17 | 0.12 |
| gamma-Elemene | 0.16 | 0.20 |
| Terpinen-4-ol | 0.14 | 0.09 |
| (*Z*)-beta-Ocimene | 0.08 | 0.11 |
| Tricyclene | 0.07 | 0.05 |
| (*E*)-Hept-2-enal | 0.03 | 0.06 |
| Benzaldehyde | 0.01 | 0.03 |

(Young 1981). In the Western Palearctic, dung beetle assemblages mostly use herbivore dung to feed and reproduce, and species only sporadically occur in carnivorous (*e.g.*, wolf or fox) or omnivorous (*e.g.*, bear or wild boar) feces (Carpaneto and Fabbri 1984; Martin-Piera and Lobo 1996). To our knowledge, our study is the first proven case of the attraction and consumption of avian cecal excrement by dung beetles in Europe.

The high attractiveness of sheep excrement to Mediterranean dung beetles was previously observed in a study by Dormont *et al.* (2007), which showed that sheep excrement was twice as attractive as cattle dung, three times more attractive than red deer pellets, and four times more attractive than horse dung. Today, it remains difficult to know which VOCs, or blend of VOCs, are responsible for resource selection preferences in dung beetles. In little bustard cecal excrement, we found that *p*-cymene and gamma-terpinene accounted for the major portion of odor bouquets. These compounds are typical of aromatic plant species such as cumin *(Cuminum cyminum* L., Apiaceae) and thyme (*Thymus vulgaris* L., Thymelaeaceae) (Bagamboula *et al.* 2004; Li and Jiang 2004). Dormont *et al.* (2010) found *p*-cymene in sheep and cattle dung. We also found VOCs typical of fecal odors, such as *p*-cresol and indole, though the latter existed in a very small proportion (mean $0.62 \pm 0.59\%$). These VOCs are characteristic of mammal feces and found in the excrement of herbivores (*e.g.*, sheep, cattle, horse, and rabbit), omnivores (*e.g.*, human, wild boar, and pig), and carnivores (*e.g.*, lion and dog) (Goodrich *et al.* 1981; Arnould *et al.* 1998; Zagler 2009; Dormont *et al.* 2010). They have been shown to elicit a strong olfactory response in the Japanese dung beetle, *Geotrupes auratus* (Motschulsky) (Inouchi *et al.* 1988). Bustard cecal excrement also

Downloaded From: https://bioone.org/journals/The-Coleopterists-Bulletin on 18 Jun 2019
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use Access provided by bibCNRS INEE

contains alcohols such as oct-1-en-3-ol and octan-3-ol, which are typically associated with fungal odors (Venkateshwarlu *et al.* 1999). Interestingly, in a previous study, these compounds were also identified in excrement of the weka, *Gallirallus australis* (Sparrman), which is very attractive to species of *Saphobius* Sharp in New Zealand (Stavert *et al.* 2014a).

Frank *et al.* (2017) showed that the nutritional composition of feces taken from mammals with different diets did not predict their variation in attractiveness to dung beetles, suggesting a primary role of dung volatiles irrespective of food quality. Our results indicate that the VOC bouquet contained in sheep excrement is more attractive than that in little bustard cecal excrement. Aside from this 'attractiveness' factor, several other chemical and physical properties of feces may influence resource selection by dung beetles. Nitrogen content and moisture (*i.e.*, fluid *vs* dry matter availability) have been shown to impact the reproductive success of coprophagous insects (MacQueen *et al.* 1986; Ridsdill-Smith 1986; Aschenborn *et al.* 1989; Davis 1989; Edwards 1991). Feces texture and water content may be critical parameters in dry environments, because they affect the desiccation rate and the extent of odor emission (Halffter and Edmonds 1982; Lumaret 1995). In the dry Crau plain, one might expect that this is a determinant in resource selection by dung beetles. A bird's cecum plays a main role in its absorption of water (Clench and Mathias 1995), and cecal excrement might be significantly more humid than fecal excrement (Gasaway *et al.* 1976). Thus, water contained in bustard cecal excrement could be an important factor determining its use by adult dung beetles that feed principally on the liquid component of dung (Holter 2016).

Our observations of *G. flagellatus flagellatus* making dung balls from bustard cecal excrement clearly indicate reproductive behavior. Yet, although the reproduction of dung beetles in sheep excrement is well documented, we do not know if larval *G. flagellatus flagellatus* (or the other dung beetles we trapped with bustard excrement) could successfully develop in cecal excrement. This information would be valuable for better understanding the respective roles of sheep and bustards for dung beetles in the Crau plain.

In line with the conclusions of many papers about resource selection by dung beetles, our observations seem to indicate that interactions between these insects and vertebrates are flexible. In the Crau plain, flocks of sheep are only present in the spring and autumn. In some places, they graze there only for a few weeks, limiting the availability of sheep excrement. In contrast, little bustard cecal excrement remains available throughout the year (L. Tatin, personal observation). Dung beetles may benefit from this resource throughout their activity period, which extends before and after the sheep grazing period. This plasticity in feeding behavior, previously illustrated by many authors (*e.g.*, Barbero *et al.* 1999; Jones *et al.* 2012; Stavert *et al.* 2014a, b), may be useful when the optimal resource is not available; in this way, little bustard cecal excrement may constitute an alternative resource. From the point of view of the bustards, dung beetles may also be beneficial. We know that little bustards feed on insects during the breeding season and that chicks are fed mostly with insects during their first weeks of life (Jiguet 2002). Thus, it may be that dung beetles represent an abundant food resource for bustards. Further research is needed to shed more light on these interactions.

## Acknowledgments

We would like to thank the personnel of the Conservatoire d'espaces naturels Provence-Alpes-Côte d'Azur for field assistance and for allowing us to conduct this research in the Réserve Naturelle Nationale des Coussouls de Crau. The chemical analyses were carried out using the technical facilities at the Platform for Chemical Analysis in Ecology (PACE) at the CEMEB LabEx (Mediterranean Centre for the Environment and Biodiversity Laboratory of Excellence, Montpellier, France).

## References Cited

**Adams, R. P. 2007.** Identification of Essential Oil Components by Gas Chromatography/Mass Spectroscopy, 4th edition. Allured Publishing, Carol Stream, IL.

**Arnould, C., C. Malosse, J. P. Signoret, and C. Descoins. 1998.** Which chemical constituents from dog feces are involved in its food repellent effect in sheep? Journal of Chemical Ecology 24(3): 559–576.

**Aschenborn, H. H., M. L. Loughnan, and P. B. Edwards. 1989.** A simple assay to determine the nutritional suitability of cattle dung for coprophagous beetles. Entomologia Experimentalis et Applicata 53(1): 73–79.

**Badan, O., J.-P. Brun, and G. Congés. 1995.** Les bergeries romaines de la Crau d'Arles: Les origines de la transhumance en Provence. Gallia 52: 263–310.

**Bagamboula, C. F., M. Uyttendaele, and J. Debevere. 2004.** Inhibitory effect of thyme and basil essential oils, carvacrol, thymol, estragol, linalool and p-cymene towards *Shigella sonnei* and *S. flexneri.* Food Microbiology 21(1): 33–42.

**Barbero, E., C. Palestrini, and A. Rolando. 1999.** Dung beetle conservation: Effects of habitat and resource selection (Coleoptera: Scarabaeoidea). Journal of Insect Conservation 3: 75–84.

**Bogoni, J. A., and M. I. M. Hernández. 2014.** Attractiveness of native mammal's feces of different trophic

Downloaded From: https://bioone.org/journals/The-Coleopterists-Bulletin on 18 Jun 2019
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use Access provided by bibCNRS INEE

guilds to dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). Journal of Insect Science 14(1), 299. DOI: 10.1093/jisesa/ieu161.

**Caillol, H. 1908.** Catalogue des Coléoptères de Provence, 2e Partie. Société des Sciences Naturelles de Provence & Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Marseille, France.

**Carpaneto, G. M., and M. Fabbri. 1984.** Coleotteri Scarabaeidae e Aphodiidae coprofagi associti agli escrementi dell'orso marsicano (*Ursus arctos marsicanus* Altobello) nel parco nazionale d'Abruzzo. Bollettino dell'Associazione Romana di Entomologia 38 (1983): 31–45.

**Clench, M. H., and J. R. Mathias. 1995.** The avian cecum: A review. The Wilson Bulletin 107(1): 93–121.

**Cramp, S., and K. E. L. Simmons. 1980.** Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Oxford University Press, Oxford, UK.

**da Silva, P. G., and M. I. M. Hernández. 2015.** Spatial patterns of movement of dung beetle species in a tropical forest suggest a new trap spacing for dung beetle biodiversity studies. PLoS One 10(5), e0126112.

**Davis, A. L. V. 1989.** Nesting of Afrotropical *Oniticellus* (Coleoptera: Scarabaeidae) and its evolutionary trend from the soil to dung. Ecological Entomology 14: 11–21.

**Davis, A. J., and S. L. Sutton. 1997.** A dung beetle that feeds on fig: Implications for the measurement of species rarity. Journal of Tropical Ecology 13: 759–766.

**Devaux, J. P., A. Archiloque, L. Borel, M. Bourrelly, and J. Louis Palluel. 1983.** Notice de la carte phytosociologique de la Crau. Biologie-Ecologie méditerranéenne 10: 5–54.

**Dormont, L., G. Epinat, and J. P. Lumaret. 2004.** Trophic preferences mediated by olfactory cues in dung beetles colonizing cattle and horse dung. Environmental Entomology 33(2): 370–377.

**Dormont, L., S. Rapior, D. B. McKey, and J. P. Lumaret. 2007.** Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles. Chemoecology 17: 23–30.

**Dormont, L., P. Jay-Robert, J. M. Bessière, S. Rapior, and J. P. Lumaret. 2010.** Innate olfactory preferences in dung beetles. Journal of Experimental Biology 213(18): 3177–3186.

**Fadda, S. 2007.** Distribution et dynamique des communautés de Coléoptères en écosystèmes multi-perturbés: Le cas des écosystèmes de pelouses sèches. PhD dissertation. Université Paul Cézanne, Marseille, France.

**Falqueto, S. A., F. Z. Vaz-De-Mello, and J. H. Schoereder. 2005.** Are frugivorous Scarabaeidae less specialist? Ecología Austral 15: 17–22.

**Fincher, G. T., T. B. Stewart, and R. Davis. 1970.** Attraction of coprophagous beetles to feces of various animals. Journal of Parasitology 56: 378–383.

**Forti, L. C., I. M. P. Rinaldi, R. D. S. Camargo, and R. T. Fujihara. 2012.** Predatory behavior of *Canthon virens* (Coleoptera: Scarabaeidae): A predator of leafcutter ants. Psyche 2012, 921465. DOI: 10.1155/2012/921465.

**Frank, K., A. Brückner, A. Hilpter, M. Heethoff, and N. Blüthgen. 2017.** Nutrient quality of vertebrate dung as a diet for dung beetles. Scientific Reports 7, 12141.

**Gasaway, W. C., R. G. White, and D. F. Holleman. 1976.** Digestion of dry matter and absorption of water in the intestine and cecum of rock ptarmigan. The Condor 78: 77–84.

**Gittings, T., and P. S. Giller. 1997.** Life history traits and resource utilisation in an assemblage of north temperate *Aphodius* dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidea). Ecography 20: 55–66.

**Gittings, T., and P. S. Giller. 1998.** Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. Ecography 21(6) 581–592.

**Goodrich, B. S., E. R. Hesterman, K. S. Shaw, and R. Mykytowycz. 1981.** Identification of some volatile compounds in the odor of fecal pellets of the rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. Journal of Chemical Ecology 7(5): 817–827.

**Halffter, G., and W. D. Edmonds. 1982.** The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae): An Ecological and Evolutive Approach. Instituto de Ecología, México, DF, Mexico.

**Halffter, G., and E. G. Matthews. 1966.** The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera-Scarabaeidae). Folia Entomológica Mexicana 12–14: 1–312.

**Hanski, I., and Y. Cambefort (editors). 1991.** Dung Beetle Ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ.

**Holter, P. 2016.** Herbivore dung as food for dung beetles: Elementary coprology for entomologists. Ecological Entomology 41: 367–377.

**Hortal-Muñoz, J., F. Martín-Piera, and J. M. Lobo. 2000.** Dung beetle geographic diversity variation along a Western Iberian latitudinal transect (Coleoptera: Scarabaeidae). Annals of the Entomological Society of America 93(2): 235–243.

**Inouchi, J., T. Shibuya, and T. Hatanaka. 1988.** Food odor responses of single antennal olfactory cells in the Japanese dung beetle, *Geotrupes auratus* (Coleoptera: Geotrupidae). Applied Entomology and Zoology 23: 167–174.

**Jay-Robert, P., J. Niogret, F. Errouissi, M. Labarussias, E. Paoletti, M. Vazquez Luis, and J. P. Lumaret. 2008.** Relative efficiency of extensive grazing vs. wild ungulates management for dung beetle conservation in a heterogeneous landscape from southern Europe (Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). Biological Conservation 141: 2879–2887.

**Jones, A. G., S. A. Forgie, D. J. Scott, and J. R. Beggs. 2012.** Generalist dung attraction response in a New Zealand dung beetle that evolved with an absence of mammalian herbivores. Ecological Entomology 37(2): 124–133.

**Jiguet, F. 2002.** Arthropods in diet of little bustards *Tetrax tetrax* during the breeding season in western France. Bird Study 49: 105–109.

**Larsen, T. H., and A. Forsyth. 2005.** Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. Biotropica 37(2): 322–325.

Downloaded From: https://bioone.org/journals/The-Coleopterists-Bulletin on 18 Jun 2019
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use Access provided by bibCNRS INEE

**Larsen, T. H., A. Lopera, A. Forsyth, and F. Génier. 2009.** From coprophagy to predation: A dung beetle that kills millipedes. Biology Letters 5(2): 152–155.

**Li, R., and Z. T. Jiang. 2004.** Chemical composition of the essential oil of *Cuminum cyminum* L. from China. Flavour and Fragrance Journal 19(4): 311–313.

**Löbl, I., and D. Löbl. 2016.** Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea and Byrrhoidea. Volume 3. Revised and updated edition. Brill, Leiden, Netherlands.

**Lobo, J. M., J. P. Lumaret, and P. Jay-Robert. 1998.** Sampling dung beetles in the French Mediterranean area: Effects of abiotic factors and farm practices. Pedobiologia 42: 252–266.

**Lumaret, J. P. 1995.** Desiccation rate of excrement: A selective pressure on dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) [pp. 105–118]. *In*: Time Scales of Biological Responses to Water Constraints, The Case of Mediterranean Biota (J. Roy, J. Aronson, and F. di Castri). SBP Academic Publishing, Amsterdam, Netherlands.

**Lumaret, J. P., and A. A. Kirk. 1991.** South temperate dung beetles [pp. 97–115] *In:* Dung Beetle Ecology (I. Hanski and Y. Cambefort, editors). Princeton University Press, Princeton, NJ.

**Martin-Piera, F., and J. M. Lobo. 1996.** A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. Miscellània Zoològica 19(1): 13–31.

**MacQueen, A., M. M. H. Wallace, and B. Doube. 1986.** Seasonal changes in favourability of cattle dung in central Queensland for three species of dung-breeding insects. Journal of the Australian Entomological Society 25: 23–29.

**Moss, R. 1983.** Gut size, body weight, and digestion of winter foods by grouse and ptarmigan. Condor 85: 185–193.

**Moss, R., and J. A. Parkinson. 1972.** The digestion of heather (*Calluna vulgaris*) by red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). British Journal of Nutrition 27: 285–293.

**Montreuil, O. 2011.** Les Gymnopleurini d'Iran (Coleoptera, Scarabaeidae). Bulletin de la Société entomologique de France 116: 405–419.

**Ponel, P., L. Berville, C. Santelli, C. Pérez, Y. Buchot, S. Decock, V. Andrieu-Ponel, and T. Tatoni. 2014.** Coléoptères et autres insectes: L'exceptionnel intérêt entomologique du Mas de Gonon. Études Vauclusiennes 82: 59.

**R Development Core Team. 2005.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org.

**Rehman, H. U., W. Vahjen, W. A. Awad, and J. Zentek. 2007.** Indigenous bacteria and bacterial metabolic products in the gastrointestinal tract of broiler chickens. Archives of Animal Nutrition 61(5): 319–335.

**Ridsdill-Smith, T. J. 1986.** The effect of seasonal changes in cattle dung on egg production by two species of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in south-western Australia. Bulletin of Entomological Research 76: 63–68.

**Sánchez-Piñero, F., and J. M. Ávila. 2004.** Dung-insect community composition in arid zones of south-eastern Spain. Journal of Arid Environments 56: 303–327.

**Scholtz, C. H. 2009.** Section B. Physiological and Behavioural Ecology [pp. 119–225]. *In*: Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria.

**Silveira, F. A. O., J. C. Santos, L. R. Viana, S. A. Falqueto, F. Z. Vaz-de-Mello, and G. W. Fernades. 2006.** Predation on *Atta laevigata* (Smith 1858) (Formicidae Attini) by *Canthon virens* (Mannerheim 1829) (Coleoptera Scarabaeidae). Tropical Zoology 19(1): 1–7.

**Stavert, J. R., B. A. Drayton, J. R. Beggs, and A. C. Gaskett. 2014a.** The volatile organic compounds of introduced and native dung and carrion and their role in dung beetle foraging behaviour. Ecological Entomology 39(5): 556–565.

**Stavert, J. R., A. C. Gaskett, D. J. Scott, and J. R. Beggs. 2014b.** Dung beetles in an avian-dominated island ecosystem: Feeding and trophic ecology. Oecologia 176(1): 259–271.

**Tatin, L., E. Becker, F. Sauguet, and P. Jay-Robert. 2014.** Première étude ciblée sur les Coléoptères coprophages dans la steppe de Crau – First study focused on dung beetles in the Crau steppe. Nature de Provence 1. www.cen-paca.org (accessed 1 January 2018).

**Tatin, L., A. Wolff, J. Boutin, E. Colliot, T. Dutoit, and coordinateurs. 2013.** Ecologie et Conservation d'une Steppe Méditerranéenne – La Plaine de Crau. Editions QUAE, ISI Print, La Plaine Saint Denis, France.

**Thornburn, C. C., and J. S. Willcox. 1965.** The caeca of the domestic fowl and digestion of the crude fibre complex I. Digestibility trials with normal and caecectomised birds. British Poultry Science 6(1): 23–31.

**Veiga, C. M., J. M. Lobo, and F. Martin-Piera. 1989.** Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las communidades coprofagas de Scarabaeoidea (Col.). II; Analisis de efectividad. Revue d'Écologie et de Biologie du Sol 26(1): 91–109.

**Venkateshwarlu, G., M. V. Chandravadana, and R. P. Tewari. 1999.** Volatile flavour components of some edible mushrooms (Basidiomycetes). Flavour and Fragrance Journal 14: 191–194.

**Wurmitzer, C., N. Blüthgen, F.-T. Krell, B. Maldonado, F. Ocampo, J. K. Müller, and T. Schmitt. 2017.** Attraction of dung beetles to herbivore dung and synthetic compounds in a comparative field study. Chemoecology 27: 75–84.

**Young, O. P. 1981.** The attraction of Neotropical Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) to reptile and amphibian fecal material. The Coleopterists Bulletin 35: 345–348.

**Zagler, V. 2009.** Dung scent profiles or single scent compounds: What do dung beetles use to detect their food? PhD dissertation. Universität Wien, Wien, Austria.

(Received 18 March 2018; accepted 20 January 2019. Publication date 25 March 2019.)

Downloaded From: https://bioone.org/journals/The-Coleopterists-Bulletin on 18 Jun 2019
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use Access provided by bibCNRS INEE

# ANNEXE 2

Agriculture, Ecosystems and Environment 289 (2020) 106740

Contents lists available at ScienceDirect

Agriculture, Ecosystems and Environment

journal homepage: www.elsevier.com/locate/agee

# Response of dung beetle assemblages to grazing intensity in two distinct bioclimatic contexts

William Perrin[a,*], Marco Moretti[b], Alan Vergnes[a], Daniel Borcard[c], Pierre Jay-Robert[a]

[a] Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (UMR 5175 CEFE), Université Paul Valéry Montpellier 3, Université de Montpellier, École Pratique des Hautes Études (EPHE), Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Montpellier, France
[b] Biodiversity and Conservation Biology, Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf, Switzerland
[c] Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal Québec, H3C 3J7, Canada

ARTICLE INFO

*Keywords:*
Pastoralism
IndVal
Nesting guilds
Scarabaeoidea
Alps
Mediterranean

ABSTRACT

Given the impact of livestock on ecosystems worldwide, it is necessary to understand the effects of grazing practices on biodiversity in order to improve the sustainability of pasture management practices. In a pasture, spatio-temporal variability in livestock activity results in a heterogeneous distribution of defoliation, trampling and excreta. To date, fine-scale analyses of grazing intensity have been rare, and the geographical extent of the studies often limited. In this study, we addressed this gap by analysing the influence of contrasting intra-pasture grazing intensity on the structure and composition of dung beetle assemblages. To do this, we studied a three-level grazing intensity gradient in two distinct bioclimatic contexts, a Mediterranean steppe and the Alps, which also allowed us to determine if dung beetle responses to grazing intensity are related to bioclimatic conditions. The observed dung beetle responses showed an imprint of the bioclimatic context and the local pasture conditions, and species composition and relative abundance showed strong variations along the grazing intensity gradient in both study areas. Species assemblages from the most and least grazed parts of pastures differed strongly. By altering habitat conditions, changing dung availability and modifying competitive interactions, fine-scale heterogeneity in grazing intensity led to substantial variations in the abundance of dung beetle nesting guilds. In both study areas an increase in grazing intensity was detrimental to the largest species and the soil-digging species (which bury dung in underground nests), whereas dung-dwelling species (which reproduce inside dung pads) were favoured. We discuss the combined use of nesting guilds and body mass as potential features to generalize the application of dung beetles as indicators of grazing practices.

## 1. Introduction

Livestock grazing has been shown to be one of the main anthropogenic factors that have structured biodiversity for centuries in many regions worldwide (Alkemade et al., 2013). In European grasslands today, large wild ungulates have been largely replaced by domestic mammals (Bradshaw et al., 2003), which are now the most important grazers and one of the largest land-use sectors in rural economies. In the European Union, pastureland covers one-third of the area used for agriculture (European Commission, 2015). The extensive management of livestock supports rich biodiversity (Redecker et al., 2002) and is consequently promoted by European policy (Kerven and Behnke, 2011). However, the socioeconomic context drives polarization in livestock activities, with large areas left abandoned while practices are intensified in concentrated locations (Mazoyer and Roudart, 2002; Steinfeld et al., 2013). These trends in grazing intensity and livestock management are likely to cause profound changes in ecosystems (Squires et al., 2018; Stoate et al., 2009) and may have negative effects on biodiversity. The abandonment of the traditional practice of extensive grazing on rangelands reduces landscape heterogeneity, which leads to a decline in species diversity, specifically for specialist species of open habitats (García-Tejero et al., 2013; Hodgson et al., 2005; Sirami et al., 2010; Wenzel et al., 2006). Additionally, increasing livestock stocking rates may reduce species diversity (e.g. in insects, Kruess and Tscharntke, 2002; and plants, Pizzio et al., 2016), create unfavourable conditions for grassland breeding species (e.g. in birds, Paine et al., 1996) and disrupt ecosystem functioning, for example, by altering soil properties (Zhou et al., 2017).

In terrestrial ecosystems, arthropods are among the most diverse and numerous organisms, with an importance in ecosystem function

* Corresponding author.
*E-mail addresses:* william.perrin@univ-montp3.fr (W. Perrin), marco.moretti@wsl.ch (M. Moretti), alan.vergnes@univ-montp3.fr (A. Vergnes), daniel.borcard@umontreal.ca (D. Borcard), pierre.jay-robert@univ-montp3.fr (P. Jay-Robert).

https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106740
Received 6 April 2019; Received in revised form 29 October 2019; Accepted 30 October 2019
0167-8809/ © 2019 Elsevier B.V. All rights reserved.

inversely proportional to their small size (Wilson, 1987). A review by van Klink et al. (2015) showed that livestock effects on arthropod diversity are modulated by grazing intensity. For example, the most diverse arthropod assemblages seem to be found in heterogeneous pastures created by intermediate grazing intensity. Most of the reported results concerned predators (e.g. spiders and ground beetles) and phytophagous insects (e.g. butterflies and grasshoppers) directly affected by grazing mammals through the modification of the physical habitat (vegetation structure and cover) and plant food resources (diversity and abundance of consumed plant species) (van Klink et al., 2015). In addition to changing the structure and composition of vegetation, herbivorous mammals provide faeces (dung pads) used by many organisms for food or reproduction (Hanski and Cambefort, 1991). Of these organisms, dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae) are an important group involved in the key ecosystem processes of dung removal and burial (Milotić et al., 2019; Slade et al., 2007) as well as secondary seed dispersal (Griffiths et al., 2016). Without such recycling, pastures become covered by patches of grass with lower digestibility and nutritive value, rapidly becoming unsuitable for grazing (Gittings et al., 1994). To exploit ephemeral and patchily dispersed dung pads, dung beetle assemblages display a diversity of feeding and breeding strategies, reducing competition between co-occurring species (Hanski and Cambefort, 1991). In this way, dung beetles can be classified into two types of nesting guilds, based on the main strategy used by a species to exploit dung resources (Jay-Robert et al., 2008a): dung-dwellers, which develop entirely inside the dung, or soil-diggers, which relocate dung fragments in the soil for feeding and breeding. These guilds are a useful way to understand the processes by which dung beetles respond to land-use management gradients (Campos and Hernández, 2015; Jankielsohn et al., 2001; Numa et al., 2012; Tonelli et al., 2019).

Compared to herbivorous and predator arthropods, few studies have addressed the effects of grazing intensity on dung beetle assemblages in temperate regions (van Klink et al., 2015), although dung beetles are known to be good indicators of changes in environmental conditions and of various anthropogenic pressures (Audino et al., 2014; Bicknell et al., 2014; McGeoch et al., 2002; Spector, 2006). In Western Europe, these insects are closely linked to domestic ungulates in open landscapes (Buse et al., 2015; Jay-Robert et al., 2008b; Lobo et al., 2006; Macagno and Palestrini, 2009). The preference of some species for shrubby and woody habitats can allow them to be used as indicators of changes in landscape structure due to grazing abandonment (Tonelli et al., 2019; Verdú et al., 2011). The studies conducted by Tonelli et al. (2019, 2018) in Italian pastures highlighted the negative effects of grazing abandonment on dung beetles, reducing alpha diversity, evenness and dung beetle biomass, as a result of insufficient dung inputs to sustain diverse assemblages. Equally, an increase in intensive farming has also been shown to be detrimental to dung beetle diversity, mainly due to habitat deterioration (soil trampling) from high grazing intensity (Hutton and Giller, 2003; Negro et al., 2011). These studies used a research approach that compared distinct pastures with different stocking rates or grazing management methods. However, distinct pastures may differ by more properties than stocking rate (e.g. the possible presence of wild ungulates in abandoned pastures, differences in vegetation structure, use of anthelmintic drugs), which makes the effects of grazing mammals per se difficult to assess. Within a pasture, spatio-temporal variability in livestock activity (e.g. foraging, resting areas), which depends on the type of livestock management employed, results in a spatially irregular distribution of defoliation, trampling and nutrient input (from dung and urine production). One might expect that the heterogeneous availability of dung and varying perturbation intensity within a pasture may affect the structure and composition of dung beetle assemblages. But while this intra-pasture variation in grazing intensity may be a more appropriate scale of analysis, it is rarely considered (however, see Chillo et al., 2017; Jerrentrup et al., 2014). Likewise, the potential use of dung beetles as indicators of local grazing practices at this fine scale of analysis has not been assessed.

In this study, we investigated for the first time the effects of contrasting intra-pasture grazing intensity on dung beetle assemblages, addressing the following questions: (i) How does grazing intensity affect the composition and structure (richness, evenness) of dung beetle assemblages at this scale? (ii) How does grazing intensity affect the abundance of the two nesting guilds, i.e. dung-dwelling and soil-digging species? (iii) Can we define indicator species for the impact of local grazing practices?

To explore these questions, we used a three-level grazing intensity gradient within extensively managed pastures with grazing practices that were as similar as possible. To our knowledge, very few previous studies have compared the effects of grazing on arthropod communities in distinct bioclimatic regions (Báldi et al., 2013; Batáry et al., 2010, 2007; Kőrösi et al., 2012; and one on dung beetles in a tropical context, Barragán et al., 2014) so we also compared two very distinct bioclimatic areas in France: a Mediterranean semi-arid lowland steppe, and mountain pastures (2000 m a.s.l.) in the Western Alps. These two areas support different dung beetle communities: one typical of Mediterranean dry steppe grasslands (Tatin et al., 2014) and one adapted to the high-altitude climate of the Alps (Lumaret and Stiernet, 1991). By comparing the dung beetle assemblage/grazing intensity relationship between the two areas, we wanted to determine if the effects of grazing depend on local conditions and species identity or if they are similar across ecological contexts. We also expected that investigating contrasting contexts would improve the ability of using dung beetles as indicators for grazing intensity.

## 2. Material & methods

### 2.1. Study areas and sampling design

The study was carried out in pastures in two protected areas in France that differ markedly in terms of bioclimatic conditions: the Coussouls de Crau National Nature Reserve and the Vanoise National Park (Fig. 1). The Coussouls de Crau Reserve (hereafter, “the steppe”) is a vast area of dry grasslands (11,000 ha) located near the Mediterranean Sea (43°33′N, 4°51′E) at an altitude of less than 50 m a.s.l. (Tatin et al., 2013). The climate is typically Mediterranean, with a dry season in summer, two periods of rainfall in spring and autumn, and winds above 50 km $h^{-1}$ > 110 days a year (Devaux et al., 1983). In this plain, evidence of sheep grazing goes back to antiquity (Badan et al., 1995). Today, some 40,000 sheep still graze this semi-arid rangeland from the end of winter to early summer (Tatin et al., 2013). The grazing activity is organized in a patchwork of 70 contiguous pastures (grazing areas) through which a shepherd conducts his/her flock. During the night, the sheep are kept in a barn or in an outdoor fenced enclosure, depending on the flock size. The Vanoise National Park (hereafter, “the Alps”) is located in the western Alps (45°14′N, 6°43′E) and has a typical alpine climate, with snowy winters and mild summers. The topography of the Alps has favoured high-altitude pastoralism (above 2000 m in elevation). Every year 61,000 sheep graze the alpine pastures of the National Park, following a transhumant cycle: herds are brought up to the alpine pastures in early summer and moved down to the valleys and plains in autumn. Shepherds conduct their flocks across the pasture during the day, and the sheep are kept in outdoor fenced enclosures at night. In both areas, grazing follows traditional management practices that have been used for centuries: the livestock primarily graze on the native vegetation of natural grasslands, except during the cold season when the animals stay in barns.

In each study area we selected two distinct pastures (Fig. 1) with a comparable long-term grazing regime (Appendix A). The small number of pasture replicates is due to the scarcity of sites where we were sure that no antiparasitic treatment had been administered to the sheep for at least three months prior to sampling (Beynon et al., 2012; Sands and Wall, 2018; Verdú et al., 2018). The two pastures were located 6.2 km

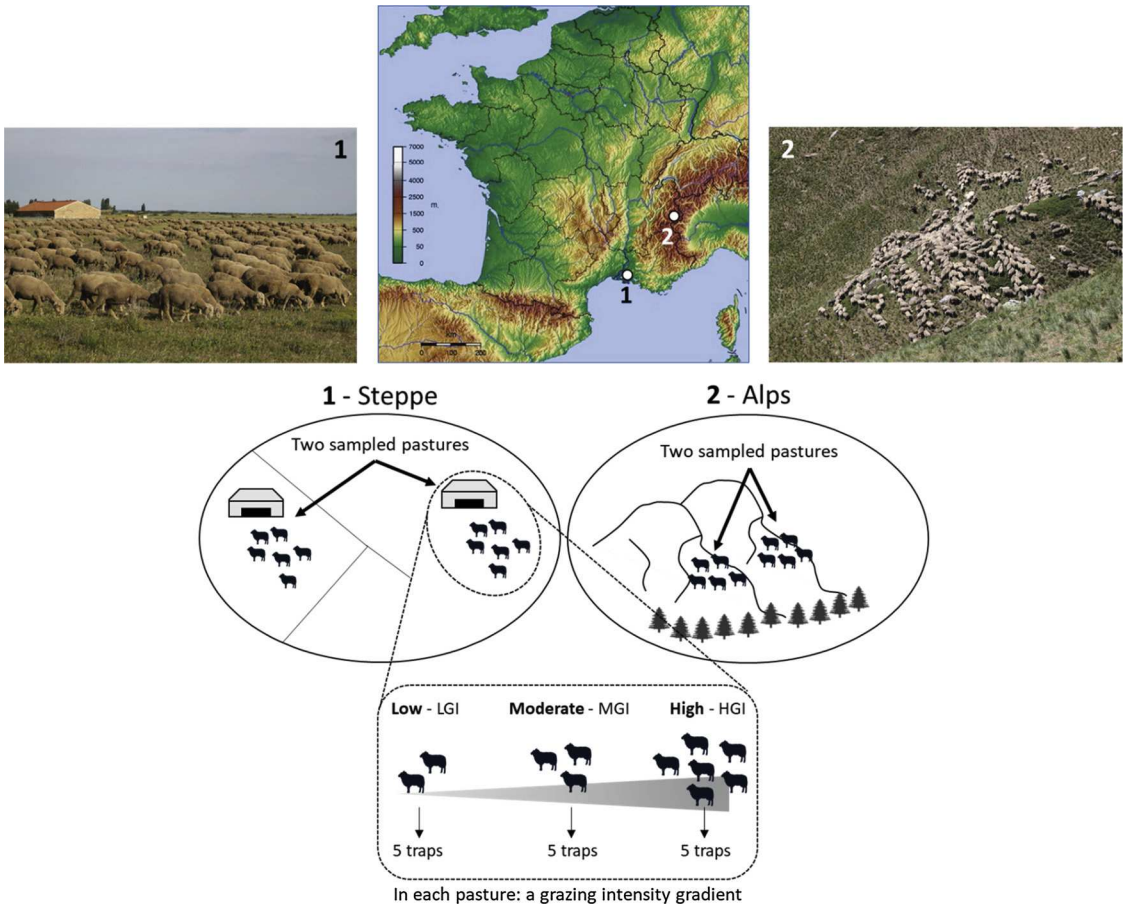


**Fig. 1.** Location of the two study areas representing two distinct bioclimatic contexts, (1) the Coussouls de Crau National Nature Reserve (steppe) near the Mediterranean Sea, and (2) the Vanoise National Park (Alps) in the northern French Alps (map of France: https://upload.wikimedia.org/). Illustration of sheep flocks in these two areas (photographs ©William Perrin) and schematic representation of the sampling design and the grazing intensity gradient. In each study area, two distinct pastures were sampled. Within each pasture, we defined three distinct zones representing three levels of grazing intensity, ranging from low (LGI) to moderate (MGI) to high (HGI) (although we show the grazing intensity gradient for just one pasture, the same sampling design was carried out in each of the four pastures). Within each level of grazing intensity, we selected a sampling plot where dung beetles were collected with five pitfall traps.

apart in the steppe, and 3.2 km apart in the Alps; within a study area, both pastures had similar environmental conditions (Appendix A). One distinct sheep flock grazed each pasture during a four-month period on average (March–June in the steppe and July–October in the Alps).

Based on detailed knowledge of local grazing practices provided by herders and shepherds, in each pasture, we selected three zones characterized by different grazing intensity (GI), which we defined as Low (LGI), Moderate (MGI) and High (HGI) (Fig. 1). In all the studied pastures, certain zones were little exploited by shepherds. In the Alps, LGI zones corresponded to areas that are usually difficult to access or had limited visibility, principally due to steep terrain. In the steppe, there are no physical boundaries between contiguous pastures, so the LGI zones were located at pasture edges, where shepherds only occasionally take their flock to avoid the risk of grazing on neighbouring grazing areas. In these LGI zones, we assumed that the availability of sheep droppings was low. The MGI zones were located in main diurnal grazing zones, where shepherds regularly herd their flock each day to graze. There, dropping distribution was temporally regular but spatially heterogeneous, depending on the preferential foraging areas, which vary throughout the grazing season (depending on forage availability). The HGI zones were located within or near the overnight site of the flock. These zones are characterized by intensive and repeated trampling and a high load of droppings. As each pasture contained only one overnight site (i.e. one HGI zone available to sample), it was not possible to replicate the different grazing conditions within a pasture. The mean distances between the different GI zones are shown in Appendix B (Tables B.1, B.2).

In all the pastures, both in the steppe and the Alps, the vegetation was herbaceous and homogeneous across the different GI zones; isolated shrubs were found only in the least grazed zones of pastures. To validate our a priori characterization of the different GI zones, we measured the maximum height of herbaceous vegetation and the amount of sheep droppings in the representative plots where dung beetles were sampled (the protocol is detailed in Appendix C). We assumed that these descriptors (height of herbaceous vegetation and quantity of droppings) were good surrogates of grazing intensity levels between the different GI zones (Noy-Meir et al., 1989; Rotem et al., 2016; Xu et al., 2014). Moreover, they were relevant to the purpose of our study: (i) dropping availability is a key factor determining the coexistence of dung beetle species at a fine spatial scale (Finn and Giller, 2000; Horgan, 2005) and (ii) herbaceous height depends on the intensity of herbivory and on the severity of disturbance induced by sheep herds. The results showed that the maximum height of herbaceous vegetation significantly decreases while the amount of sheep droppings significantly increases in line with higher grazing intensity (Appendix C; Figures C.1, C.2; Table C.1).

### 2.2. Dung beetle sampling

Within each LGI, MGI and HGI zone in each pasture we selected one sampling plot where dung beetles were collected using five pitfall traps (type CSR, described by Veiga et al., 1989) (Fig. 1). In both study areas,

HGI zones had a small surface area (less than 5000 $m^2$). Therefore, in order to sample as homogeneous a habitat as possible in terms of grazing pressure, we placed the CSR traps 10 m apart in accordance with the standard design used in temperate contexts (Frank et al., 2017; Jay-Robert et al., 2008a, 2008b; Lobo et al., 2006, 1998). The pitfall traps consisted of plastic basins (Ø 20 cm, depth 15 cm) buried to the rim in the soil, filled with water and a few drops of neutral soap, and covered with a grid, on top of which we placed 300 g of fresh sheep droppings. The traps were left open for 72 h on sunny days during the time when dung beetle species richness and abundance is highest in the French Mediterranean (Jay-Robert et al., 2008a) and the Alps (Jay-Robert et al., 2008b): the sampling was conducted from 23 to 26 April 2018 in the steppe and from 28 July to 4 August 2017 in the Alps. Overall, 60 pitfall traps were set up (5 per level of grazing intensity × 3 GI levels per pasture × 2 pastures × 2 areas). The 15 traps used in each pasture were assumed to allow a close to exhaustive representation of the composition of local species pools (Lobo et al., 1998). All captured individuals were identified to species level using the taxonomic key provided by Paulian and Baraud (1982) and the nomenclature provided by Löbl and Löbl (2016).

### 2.3. Sampling completeness

Since the number of species captured in a given trap is expected to be sensitive to the number of individuals sampled (Chao et al., 2005), we calculated two estimators of asymptotic species richness based on species-incidence data, in order to test the completeness of our assemblage samples. We calculated Chao2 (Chao, 1987), which is considered a robust estimator of minimum richness, and ICE based on estimated sampling coverage, i.e. the proportion of assemblage richness represented by the species in a set of replicated incidence samples (Lee and Chao, 1994). We used improved versions (iChao2 and ICE-1) of these indices as these increase accuracy when the heterogeneity of species abundance is relatively high (this was the case with our dataset) (Chiu et al., 2014; Lee and Chao, 1994). We used the SpadeR software (Chao et al., 2015) to compute these two species richness estimators.

### 2.4. Patterns in species assemblage composition

We analysed the assemblage-level responses using a Multivariate ANOVA based on a Redundancy Analysis (RDA) (Legendre and Legendre, 2012) calculated on species abundance matrices from the steppe and the Alps separately, using pitfall traps as sampling units. Redundancy Analysis is a constrained ordination method related to principal component analysis (Legendre and Anderson, 1999; Legendre and Legendre, 2012). An RDA-based MANOVA allows testing the influence of selected factors and their interaction on multivariate response matrices (in this case, species assemblages) and representing the results in triplots as in a standard RDA. The difference in community composition between the steppe and the Alps was very large, requiring no statistical tests (only 4 common species out of 52; Appendix D). So in order to avoid a uselessly complicated ANOVA design that would have included problematic permutation testing procedures (Anderson and Braak, 2003), we ran the test separately for each study area. In this test, we analysed the influence of two predictors on the structure of dung beetle assemblages: (i) "*pasture identity*" (two levels), and (ii) "*grazing intensity*" (three levels: LGI, MGI or HGI). We recoded these two factors as orthogonal Helmert contrasts, enabling us to test the predictors and their interaction (Borcard et al., 2018) and reflecting our crossed sampling design within each study area (levels of grazing intensity crossed with the two pastures in each study area; Fig. 1). Before applying the RDA-based MANOVA, we Hellinger-transformed the abundance of species to reduce the effect of extreme values and minimize the effect of double absences in the species matrices (Legendre and Gallagher, 2001). We tested the assumption of homogeneity of group dispersions (variance–covariance matrices) for the two factors with Anderson (2006)'s permutation test. The significance of "*pasture identity*" and "*grazing intensity*", as well as their interaction, was assessed with pseudo-*F* permutation tests. In our case, in the presence of only two replicates for the "*pasture identity*" factor, the application of a crossed design and the consequent definition of an interaction term was a technical choice that allowed us to verify, through the interaction test, whether the effect of grazing intensity was the same in the two pastures. Since the interaction was significant, the effect of grazing intensity had to be assessed separately in each pasture. Consequently, separate one-way RDA-based MANOVAs were performed on each pasture, with "*grazing intensity*" as an explanatory factor, and R-squared values were calculated to show the percentage of variance explained. We used the R package "vegan" (Oksanen et al., 2018) (R Development Core Team, 2019) to test multivariate homogeneity of variance (using the *betadisper* function) and fit the RDA-based MANOVAs (using the *rda* and *anova* functions).

### 2.5. Number of individuals, rarefied species richness, Pielou's evenness and nesting guilds

For each pitfall trap, we measured (i) the number of captured individuals, (ii) the rarefied species richness based on the minimum number of dung beetles sampled in a trap (i.e. 15 in the steppe and 94 in the Alps), allowing us to minimize density effects (Gotelli and Colwell, 2010), and (iii) Pielou's evenness (1966). For the calculation of rarefied species richness, we removed one trap that captured only five individuals to avoid standardizing species richness from an insufficient number of individuals. However, we retained this trap to estimate variation in the other response variables studied, since removing or keeping it had no effect on models parameters. We also recorded the number of individuals belonging to the two nesting guilds, dung-dwellers and soil-diggers. Dung-dwellers develop entirely inside the dung, which they use as both a food and nesting resource (Hanski and Cambefort, 1991). Several dung-dwelling species may also lay eggs at the dung–soil interface, enabling larvae to move into the top layer of soil depending on the environmental conditions (Gittings and Giller, 1997; Landin, 1961; Lumaret and Kirk, 1991). Soil-diggers relocate dung fragments and pack them into the soil for feeding and breeding purposes. Underground nests can either be located directly beneath a dung pad or at some distance from it, as the dung can be extracted and the dung balls rolled to another location (Hanski and Cambefort, 1991). The larvae develop in a dung brood ball, or brood mass, which is packed in a chamber or at the end of a tunnel, depending on the species. In European dung beetles, small and medium-sized soil-diggers usually nest at a depth between 3 and 15 cm, while the largest species can dig nests deeper than 30 cm (Klemperer, 1979; Lumaret, 1983).

We assessed the effect of grazing intensity on the five response variables (number of captured individuals, rarefied species richness, Pielou's evenness, number of dung-dwellers and number of soil-diggers) using regressions, with pitfall traps as sampling units. Our sampling design featured two nested levels: two studied areas (steppe and Alps), each of which had two pastures (Fig. 1). As mentioned above, the three levels of grazing intensity (LGI, MGI and HGI) were crossed with the pasture identity. Because our aim was to compare the response of dung beetle communities to grazing between the two study areas and the difference in the community composition between these areas was evident, the models were fitted separately in each study area (as was done for the RDA-based MANOVAs). We thus removed the highest level of the hierarchical structure (i.e. the study area). In each model, we tested the effects of "*grazing intensity*" (fixed factor with three levels: LGI, MGI, HGI) on the five response variables described above. One can consider the "*pasture identity*" as a random factor, as the pastures we sampled were chosen from a large number of pastures in each study area. However, the insufficient number of independent pastures in each study area (n = 2) prevented us from applying mixed models with this factor as a random effect, as mixed model estimation requires a

reasonable number of random-effects levels. Gelman and Hill (2006) argue that when the number of groups is small (less than five), there is not enough information to accurately estimate group-level variation. As a result, multilevel models in this context typically gain little relative to standard models. Thus, we used standard linear and generalized linear models, considering the "*pasture identity*" as a fixed effect. In the Results section, we focus on the effects of the "*grazing intensity factor*" – the results for the "*pasture identity*" factor are presented in Appendix E. Generalized linear models allow the use of non-Gaussian error distribution, which was especially useful for count data in our case (i.e. number of individuals, dung-dwellers and soil-diggers). We systematically corrected for Poisson overdispersion using a negative binomial family (Gardner et al., 1995). We used the R packages "stats" (using the *lm* and *glm* functions) and "MASS" (Venables and Ripley, 2002) (using the *glm.nb* function) to fit the models.

### 2.6. Indicator species analysis

To identify indicator species for grazing intensity, we calculated the IndVal index (Dufrêne and Legendre, 1997). The IndVal combines the degree of specificity (highest when the species is present in a given habitat type but not elsewhere) and fidelity (highest when the species is present in all sites of a given habitat type). The closer the IndVal value is to 1, the higher the specificity and/or fidelity of a species to a given level or pair of levels of grazing intensity. We calculated this index on non-transformed species abundance matrices, using pitfall traps as sampling units, to individual levels of grazing intensity and their combinations (i.e. LGI/MGI and MGI/HGI) based on the approach by De Cáceres and Legendre (2009). We ran the analysis separately for each studied area (steppe and Alps), and assessed the statistical significance of the IndVal values by means of a permutation test with a 5% rejection threshold (Dufrêne and Legendre, 1997). We associated each selected indicator species with its species-specific nesting guild and mean body mass. The latter was measured by randomly selecting between 4 and 10 individuals per species (depending on the number available) and weighing them after drying them at 70 °C for 24 h. We used this information to improve the ecological interpretation of the results and make it more accessible for non-specialists of dung beetles. We used the R package "indicspecies" (using the *multipatt* function) to find indicator species for different grazing intensity levels (De Cáceres and Legendre, 2009).

## 3. Results

### 3.1. Dung beetle inventories

We collected a total of 11,733 dung beetles belonging to 52 species (see Table 1 and Appendix D for the complete list of the sampled species). While species richness was higher in the steppe, the number of individual beetles captured was seven times higher in the Alps (Table 1). The species composition in the two study areas was very different, with only four species in common (*Aphodius cardinalis, Calamosternus granarius, Colobopterus erraticus* and *Otophorus haemorrhoidalis*; Appendix D). The five most abundant species were *C. granarius*, *C. erraticus*, *Euorodalus paracoenosus*, *Onthophagus ruficapillus* and *O. vacca* in the steppe; and *Amidorus obscurus*, *Euheptaulacus carinatus*, *Oromus alpinus*, *Onthophagus fracticornis* and *Parammoecius corvinus* in the Alps (Appendix D). In the Alps, we collected four large species of the Geotrupinae subfamily (*Geotrupes stercorarius, Anoplotrupes stercorosus, Trypocopris vernalis* and *T. alpinus*), which are absent in the steppe ecosystem. The iChao 2 and ICE-1 species richness values show that our sampling was relatively exhaustive, representing 75–98% of the estimated species richness in the study area considered (Table 1).

### 3.2. Patterns in species assemblage composition

For all the subsequent analyses, we removed 9 singleton species, retaining 43 species. In both study areas, the RDA-based MANOVAs showed a significant effect on dung beetle species assemblages of "*pasture identity*" (steppe, $F_{1, 28} = 7.67$, $p = 0.001$; Alps, $F_{1, 28} = 60.75$, $p = 0.001$) and of "*grazing intensity*" (steppe, $F_{2, 27} = 22.10$, $p = 0.001$; Alps, $F_{2, 27} = 42.85$, $p = 0.001$). The interaction between these two factors was also significant in the steppe ($F_{2, 27} = 4.46$, $p = 0.001$) and the Alps ($F_{2, 27} = 29.93$, $p = 0.001$), meaning that the effect of grazing intensity on species assemblages differed significantly according to the pasture considered. Thus, we ran RDAs constrained by the grazing intensity factor and plotted the results (triplots) separately for each pasture in each study area. In the steppe, grazing intensity explained 74.8% and 58.7% of the total variation in species assemblages respectively in pastures A and B (Fig. 2). Most of the variation was explained by the first axis of each RDA, which gathered 78–93% of the variation explained by the constraining factor. In both steppe pastures, the first axis of the triplots clearly differentiated the two endpoints of the grazing intensity gradient, showing the HGI plots on the left, and the MGI and LGI plots on the right of the ordination planes. In steppe pasture A, species assemblages of the HGI plot were more distinct from the other plots than in pasture B. Moreover, the MGI and LGI plots were not particularly contrasted along the second axis, which explained a low percentage of variation (5%). In pasture B, the second axis explained a larger percentage of variation (13%) and showed contrast between the MGI and LGI plots.

In the Alps, grazing intensity explained 89.9% and 82.9% of the total variation in species assemblages respectively in pastures C and D (Fig. 3). As in the steppe, most of the variation was explained by the first RDA axis (70–80%), which clearly differentiated the LGI plots on the left and HGI plots on the right of the ordination planes. The second axis of each RDA triplot differentiated the MGI plots from the other grazing intensity levels.

A comparative analysis of the results indicated that (i) the grazing intensity gradient structured the dung beetle species assemblages in all the studied pastures; (ii) in each studied area, the level of differentiation between assemblages along the gradient was dependent on the pasture considered; and (iii) species assemblages showed more contrast due to grazing intensity in the Alps than in the steppe.

### 3.3. Number of individuals, rarefied species richness and Pielou's evenness according to grazing intensity

When the "*pasture identity*" factor was held constant, "*grazing intensity*" had differing effects on the response variables reflecting dung beetle community structure. In the steppe, the number of captured individuals and the rarefied species richness did not show any significant response to grazing intensity (Fig. 4A). Pielou's evenness was higher in HGI plots compared to LGI plots, but values of MGI plots were no

**Table 1**
Summarized statistics for dung beetles sampled in the steppe and the Alps. Mean values represent the mean number of individuals or species sampled per pitfall trap. *Percentage of species richness (in parentheses) inventoried according to estimates based on the iChao2 and ICE-1 indices.

| Study area | Nb. indiv. | Mean indiv. ± SD | Nb. sp. | Mean sp. ± SD | iChao2 (%) * | ICE-1 (%) * |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Steppe | 1,465 | 48.8 ± 22.2 | 30 | 8 ± 3.0 | 40.2 (75) | 35.8 (84) |
| Alps | 10,268 | 342.3 ± 232.3 | 26 | 11.1 ± 2.3 | 26.4 (98) | 28.2 (92) |

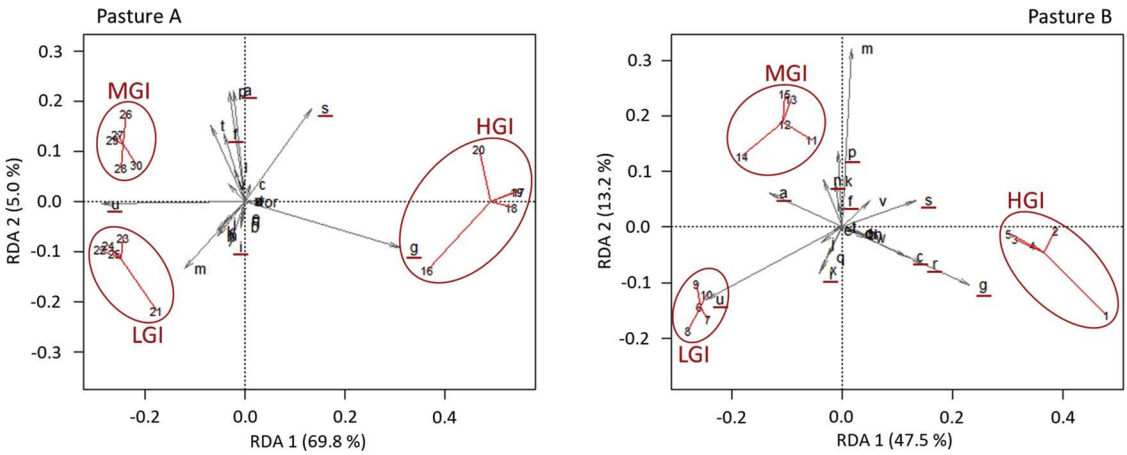


**Fig. 2.** Triplots of RDA-based MANOVAs for the two pastures (A and B) sampled in the steppe area. Numbers represent the traps, whose "wa" scores are related to the centroids of the grazing intensity factor (three levels: Low = LGI, Moderate = MGI and High = HGI) by means of straight lines, in scaling 1. Ellipses represent the three distinct grazing intensity levels in each pasture. Letters represent the species. The percentage of variation explained by the RDAs is shown for each axis. Underlined letters correspond to indicator species found in the IndVal analysis (Table 2): *Acrossus luridus* (a); *Aphodius foetidus* (c), *Caccobius schreberi* (f), *Calamosternus granarius* (g), *Copris hispanus hispanus* (i), *Gymnopleurus flagellatus flagellatus* (n), *Onthophagus furcatus* (p), *Onthophagus opacicollis* (r), *Onthophagus ruficapillus* (s), *Onthophagus vacca* (u). See Appendix D for letters identifying the other species on the triplots.

different from the other two levels of grazing intensity. In the Alps, the number of captured individuals was higher in MGI and HGI plots and lower in LGI plots (Fig. 4B). The rarefied species richness was higher in LGI plots than in MGI and HGI plots. An inverse relationship was observed for Pielou's evenness, which progressively and significantly increased with grazing intensity.

When the "*grazing intensity*" factor was held constant, there were no significant differences in the number of captured individuals, rarefied species richness or Pielou's evenness between the two sampled pastures in the steppe (Appendix E, Figure E.1). In the Alps, there were significantly more individuals sampled in pasture C, whereas the rarefied species richness was higher in pasture D (Appendix E, Figure E.1).

### 3.4. Nesting guild abundance according to grazing intensity

When the "*pasture identity*" factor was held constant, "*grazing intensity*" had similar effects on the nesting guild abundance in the two study areas. The results of the models showed that, in both study areas, the abundance of dung-dwellers significantly increased between LGI and HGI plots (Fig. 5). The MGI plots occupied an intermediate position between the two other levels in the steppe, but MGI and HGI plots did not differ from each other in the Alps. The abundance of soil-diggers significantly decreased between LGI and HGI plots in the Alps, whereas in the steppe, no significant variation was observed (Fig. 5). However, because the p value between MGI and HGI plots was close to 0.05 (0.0573), we cannot completely exclude a possible effect of grazing, and thus a tendency towards a decrease in soil-diggers between moderate and high grazing intensity zones (Amrhein et al., 2019).

When the *"grazing identity"* factor was held constant, there were more dung-dwellers caught in pasture B than in pasture A in the steppe, while there was no difference in the number of soil-diggers (Appendix E, Figure E.2). In the Alps, there were significantly more dung-dwellers and soil-diggers captured in pasture C than in pasture D (Appendix E, Figure E.2). This pattern can be explained by the greater overall abundance observed in pasture C (Appendix E, Figure E.1).

### 3.5. Indicator species

In the steppe, half of the species collected (excluding singletons) were retained as indicators of grazing intensity (Table 2). Six species

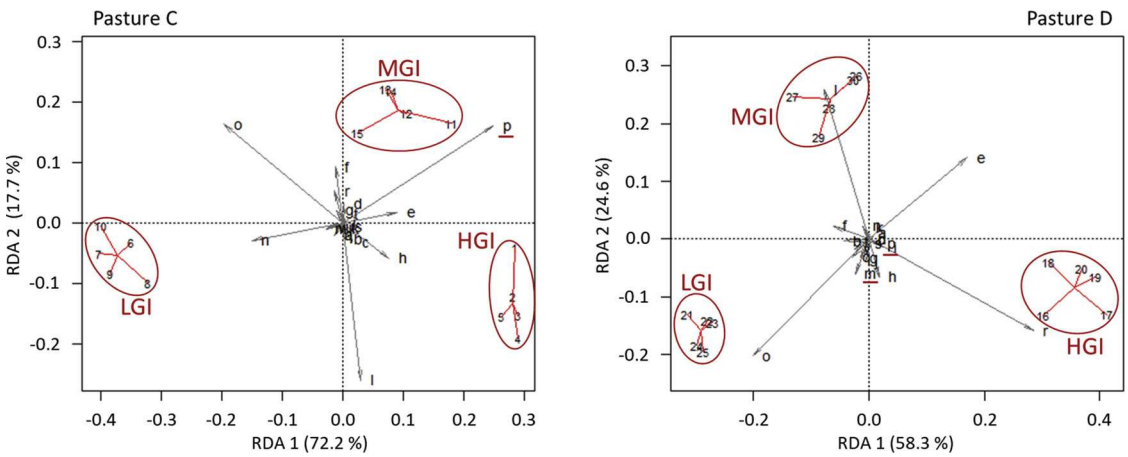


**Fig. 3.** Triplots of RDA-based MANOVAs for the two pastures (C and D) sampled in the Alps area. Numbers represent the traps, whose "wa" scores are related to the centroids of the grazing intensity factor (three levels: Low = LGI, Moderate = MGI and High = HGI) by means of straight lines, in scaling 1. Ellipses represent the three distinct grazing intensity levels in each pasture. Letters represent the species. The percentage of variation explained by the RDAs is shown for each axis. Underlined letters correspond to indicator species found in the IndVal analysis (Table 2): *Geotrupes stercorarius* (m), *Oromus alpinus* (p). See Appendix D for letters identifying the other species on the triplots.

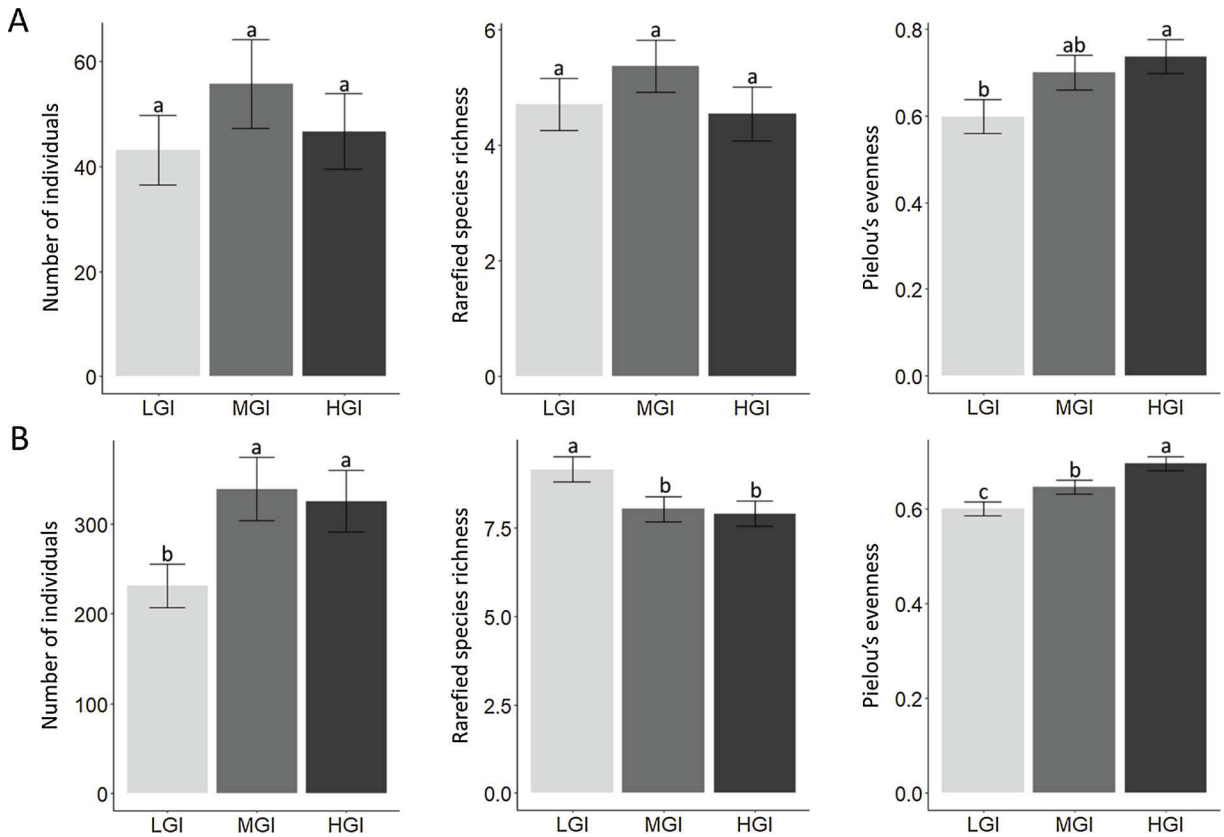


**Fig. 4.** Variation in the number of individuals, rarefied species richness and Pielou's evenness between the three levels of grazing intensity in the steppe (A) and the Alps (B). Different letters (a, b, c) indicate significant differences between grazing intensity levels at α = 0.05 based on the models. Vertical bars represent standard errors produced by the generalized linear models with a negative binomial family (for the number of individuals) and linear models with a Gaussian family (for rarefied species richness and Pielou's evenness).

were indicators for individual grazing intensity levels, and six others for combined levels. *Copris hispanus hispanus*, by far the largest beetle of the 12 indicator species identified, was the only indicator species for LGI plots. We found that the body mass of indicator species belonging to the soil-digger guild decreased between LGI/MGI plots and MGI/HGI plots. Including both nesting guilds, indicator species for the LGI/MGI combination covered a relatively large range of body mass values, from 2.8 ± 0.8 g to 67.7 ± 13 g. Only soil-diggers were associated with MGI plots and the MGI/HGI combination, while indicators for HGI plots were mostly dung-dwellers.

Of the 22 species collected in the Alps (excluding singletons), only 4 (18%) were selected as indicators of grazing intensity (Table 2). In this area, we only found species indicators for LGI plots and the combination MGI/HGI plots. Two large soil-digging species (*Geotrupes stercorarius* and *Trypocopris vernalis*) were associated with low grazing intensity, while the only species associated with MGI/HGI plots was a small dung-dweller (*Oromus alpinus*), 30–50 times lighter. One species, *Otophorus haemorrhoidalis*, collected in both study areas, was found to be an indicator for LGI plots only in the Alps. The position of some of the indicator species found is shown on the ordination planes of the RDAs in Figs. 2 and 3.

## 4. Discussion

Overall, our results show that the intra-pasture variation in grazing intensity exerted by domestic ungulates strongly structured dung beetle species assemblages. Beyond the effects of the bioclimatic context and the local pasture conditions, the dung beetle communities showed strong response patterns to variation in grazing intensity in the two study areas. Whereas species assemblages were more contrasted along the grazing intensity gradient in the alpine pastures, the observed differences reflected substantial variation in nesting guild abundance in both areas. This result is all the more significant since less than 10% of the species were common between the steppe and the Alps. Furthermore, taking nesting guild into account offers deeper insights about the effects of grazing on dung beetle assemblages.

### 4.1. Sampling effectiveness

The iChao2 and ICE-1 estimates showed that by sampling during the peak of dung beetle activity we were able to obtain a quite exhaustive representation of local species assemblages inhabiting the studied pastures. According to Lobo et al. (2006), as the emergence of dung beetles during their maximum activity period depends on the habitat conditions of the previous year at the same period, we assumed that targeting these activity peaks would be relevant for investigating the effects of various grazing conditions. In the steppe, we collected 64% of the total dung beetle species richness known to occur in the area, based on inventories conducted in the Coussouls de Crau National Nature Reserve over five years of successive sampling in eight different pastures during spring and autumn (Tatin et al., 2014 and unpublished results). In the Alps, we recorded 70% of the total species richness previously inventoried in the total area of the Vanoise National Park based on intensive sampling carried out across all seasons (Lumaret and Stiernet, 1991). Previous large surveys conducted in France both in Mediterranean ecosystems (Jay-Robert et al., 2008a) and in the western Alps (Jay-Robert et al., 2008b) have shown that the seasonal activity of Scarabaeinae species is mainly restricted to spring/early summer (depending on elevation) and that only Aphodiinae species were temporally segregated, with an activity period from early spring to late

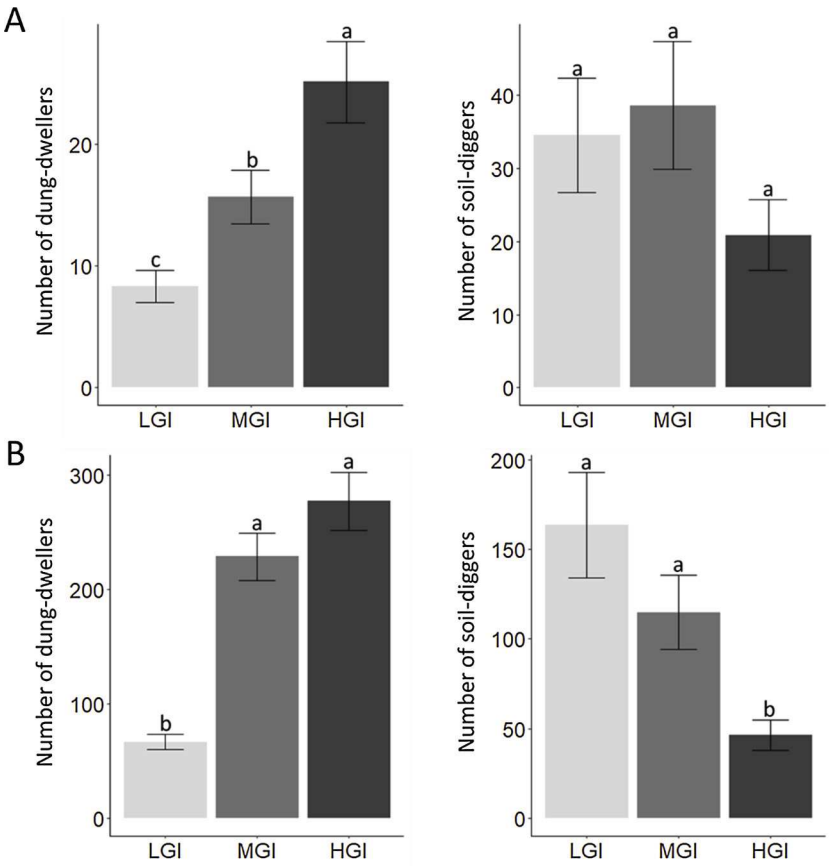


**Fig. 5.** Variation in the number of dung-dwellers and soil-diggers between the three levels of grazing intensity in the steppe (A) and the Alps (B). Different letters (a, b, c) indicate significant differences between grazing intensity levels at α = 0.05 based on the models. Vertical bars represent standard errors produced by the generalized linear models with a negative binomial family.

autumn (and even winter at the lowest elevations). Consequently, sampling in spring/summer was effective for studying diverse assemblages composed of a mixture of coexisting dung-dweller and soil-digger species.

### *4.2. Intra-pasture variation in grazing intensity shapes the structure and composition of dung beetle assemblages*

In central Italy, Tonelli et al. (2017) previously found significant contrasts in the composition of dung beetle assemblages between pastures subjected to low and moderate grazing intensity. Our results

**Table 2**
Results of the IndVal analysis with indicator species for each level of grazing intensity (GI) or combinations of two levels (Low–Moderate = LGI-MGI and Moderate–High = MGI-HGI). Only species with a significant IndVal value (p ≤ 0.05) are shown. The values for specificity and fidelity are indicated, as well as nesting guild and mean dry body mass.

| Steppe | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Grazing intensity | Species | Nesting guild | Mean body mass (mg) ± SD | Specificity | Fidelity | IndVal | p-Value |
| LGI | *Copris hispanus hispanus* | Soil-digger | 452.2 ± 108.4 | 0.80 | 0.60 | 0.69 | 0.0052 |
| LGI - MGI | *Onthophagus vacca* | Soil-digger | 34.1 ± 5.0 | 0.94 | 1.00 | 0.97 | 0.0020 |
| | *Acrossus luridus* | Dung-dweller | 12.0 ± 2.8 | 0.92 | 0.70 | 0.80 | 0.0356 |
| | *Gymnopleurus flagellatus flagellatus* | Soil-digger | 67.7 ± 13.0 | 1.00 | 0.55 | 0.74 | 0.0104 |
| | *Euoniticellus fulvus* | Soil-digger | 13.8 ± 4.1 | 1.00 | 0.50 | 0.71 | 0.0262 |
| | *Eudolus quadrigutattus* | Dung-dweller | 2.8 ± 0.8 | 1.00 | 0.45 | 0.67 | 0.0400 |
| MGI | *Onthophagus furcatus* | Soil-digger | 4.9 ± 1.4 | 0.86 | 0.90 | 0.88 | 0.0002 |
| | *Caccobius schreberi* | Soil-digger | 9.1 ± 2.2 | 0.85 | 0.60 | 0.71 | 0.0118 |
| MGI - HGI | *Onthophagus ruficapillus* | Soil-digger | 6.4 ± 1.6 | 0.98 | 0.80 | 0.89 | 0.0020 |
| HGI | *Calamosternus granarius* | Dung-dweller | 3.1 ± 0.9 | 0.99 | 1.00 | 0.99 | 0.0002 |
| | *Aphodius foetidus* | Dung-dweller | 6.9 ± 2.4 | 0.95 | 0.60 | 0.76 | 0.0022 |
| | *Onthophagus opacicollis* | Soil-digger | 15.8 ± 3.0 | 1.00 | 0.50 | 0.71 | 0.0048 |
| Alps | | | | | | | |
| Grazing intensity | Species | Nesting group | Mean body mass (mg) ± SD | Specificity | Fidelity | IndVal | p-Value |
| LGI | *Geotrupes stercorarius* | Soil-digger | 163.5 ± 60.2 | 0.81 | 0.80 | 0.80 | 0.0006 |
| | *Trypocopris vernalis* | Soil-digger | 92.1 ± 26.2 | 0.83 | 0.70 | 0.76 | 0.0016 |
| | *Otophorus haemorrhoidalis* | Dung-dweller | 3.1 ± 1.0 | 0.78 | 0.60 | 0.68 | 0.0122 |
| MGI - HGI | *Oromus alpinus* | Dung-dweller | 3.1 ± 0.7 | 1.00 | 0.60 | 0.68 | 0.0190 |

reveal that such differences also exist within pastures. This corroborates studies showing that differences in the composition and structure of terrestrial arthropod assemblages often reflect fine-scale habitat heterogeneity (Gonçalves-Souza et al., 2015; Weiss et al., 2016). In our case, as the vegetation in the different GI zones was similar (grasslands without shrubs, see "Material & methods"), we suggest that fine-scale variation in habitat conditions in terms of droppings availability and disturbance intensity (especially trampling) might be the main cause of the observed changes. The difference in species composition between pastures might explain the significant interaction between pasture identity and grazing intensity. However, the similar patterns showed by the multivariate analyses between the steppe and the Alps suggest that the grazing intensity gradient had a similar effect whatever the bioclimatic context. In each pasture, the multivariate analyses show that species assemblages were significantly different across the three levels of the grazing intensity gradient. In addition, the RDA-based MANOVAs show that the sampled zones that were spatially closest (Appendix B) were clearly distinguished from one another. Dung beetles are known to have a high dispersal capacity, necessary to find ephemeral and patchily distributed dung pads (Roslin and Viljanen, 2011). They are able to forage over hundreds of metres (Roslin, 2000), across distances exceeding those separating our sampling plots. However, despite the capacity of the observed species to colonize the spatially closest sampled zones, thus possibly inducing positive spatial autocorrelation between them, the observed patterns show a greater imprint of the local grazing conditions.

The increased droppings availability in moderately and highly grazed zones of pastures allowed more individuals to coexist in the Alps. This corroborates the results of Lumaret et al. (1992) showing that the abundance and biomass of dung beetles strongly depend on the quantity of trophic resources. If ungulate grazing is considered a disturbance process (Hobbs, 2006), one might expect that an increase in grazing intensity would promote the coexistence of a few well-adapted and numerically dominant species, with the other species remaining in low numbers (Grime, 1973), resulting in decreasing evenness. Surprisingly, we observed that the evenness of species assemblages significantly increased along the grazing intensity gradient in both study areas. This result may be explained by a level of disturbance resulting from grazing that was still not strong enough, even in the most intensively grazed zones sampled. However, resource scarcity favoured the dominance of a lower number of species in the least intensively grazed zones, which is likely to explain the decrease in species evenness. Theoretically, the most competitive and/or efficient species are more suited for exploiting limited resources (Connell, 1978). In our surveys, two dung beetles belonging to the *Onthophagus* genus were particularly abundant in the least grazed habitats: *O. vacca* accounted for almost 70% of the abundance in LGI plots in the steppe, and *O. fracticornis* represented half of the abundance in LGI plots in the Alps (Appendix D). In central Italy, Tonelli et al. (2018) obtained similar results, finding that *Onthophagus* were among the most common species in an abandoned pasture. Taken together, these findings suggest that *Onthophagus* species are efficient foragers, allowing them to maintain their population in habitats where dung is relatively scarce, such as in the least grazed zones of pastures.

Although both study areas shared many similar results, the species assemblages observed in the Alps were more differentiated along the grazing intensity gradient than in the steppe, reflecting differences in livestock management. While herd sizes were similar in both study areas, sheep density was more than twice as high in the Alps as in the steppe (11.8 vs 4.7 sheep/ha; Appendix A). As higher livestock density results in higher droppings input and soil trampling, this is likely to increase habitat heterogeneity within the pasture, leading to contrasting habitat conditions between moderate and low grazing zones, and thus increasing the differences in dung beetle assemblages. Hence, the lower livestock density in the steppe is likely to explain that dung beetle assemblages inhabiting low and moderate grazing zones were more similar to each other than they were to assemblages in high grazing zones.

Previous studies have reported a decrease in observed species richness with an increase in grazing intensity for different arthropod taxa such as grasshoppers, butterflies, hymenopterans and moths, mainly due to homogenization of vegetation structure and diversity, but also to changes in trophic interactions (Enkhtur et al., 2017; Kruess and Tscharntke, 2002). On this question, we found contrasting results between the two study areas. While in the Alps rarefied species richness decreased with an increase in grazing intensity in moderate and high grazing zones of pastures, in the steppe, the turnover in species composition along the grazing intensity gradient did not lead to significant changes in rarefied species richness. Several processes may explain the differences we observed between the two study areas. Of these, specific historical anthropogenic processes (i.e. the history of local grazing practices) and abiotic constraints (e.g. climate) are very likely to separately drive the establishment of current dung beetle species assemblages and the interspecific interactions that take place in the steppe and the Alps. In the Cévennes National Park, an intermediate location between the steppe and the Alps (44°20′N, 3°50′E; 800 m a.s.l.), Jay-Robert et al. (2008c) observed higher species richness and temporal turnover in the dung beetle assemblages of grazed shrubland than in those of grazed grasslands, where dung resources were twice as high. In this region of low mountains, dung beetle diversity was thus more limited by the homogeneous structure of the herbaceous habitat than by resource availability. Considering that short vegetation covers the steppe whatever the grazing intensity (Devaux et al., 1983), one may hypothesize that habitat heterogeneity was too low to make a difference to the number of coexisting species throughout the grazing intensity gradient.

### 4.3. Nesting guilds reflect the effects of grazing intensity

Differences in dung beetle nesting guild abundance in abandoned and moderately grazed pastures have been reported in southern Europe (Tonelli et al., 2019). Our findings showed that such differences also occur in response to fine-scale variation in grazing intensity within pastures. The shifts observed in nesting guild abundance support the previously discussed differences in the overall structure and composition of dung beetle assemblages along the grazing intensity gradient. The similarity in the trends observed between the steppe and the Alps indicates that the filtering effect exerted by grazing pressure selects species according to particular traits, allowing them to persist at different levels of grazing intensity.

Dung-dwellers were significantly more abundant in zones of high and moderate grazing intensity than in those of low grazing intensity, whereas the abundance of soil-diggers tended to decrease when grazing intensity increased. In overgrazed habitats, vegetation is permanently short. Hard trampling increases soil compactness and creates patches of bare soil, leading to a warmer underground microclimate and promoting water evaporation (Greenwood and McKenzie, 2001; Lu et al., 2017; Yan et al., 2018; Zhou et al., 2010). Significant changes in soil moisture and physical conditions may compromise the ability of some soil-digger species to dig efficiently (Dabrowski et al., 2019) or the suitability of the underground habitat for their larvae (Sowig, 1996, 1995). Hutton and Giller (2003) and Negro et al. (2011) also observed a decrease in the abundance of soil-diggers in overgrazed and intensively managed pastures in lowland Ireland and the Italian Alps, respectively. Because of their autecological requirements, dung-dwellers might be less sensitive to soil properties than soil-diggers; however, the quantity of available resources is an important factor driving their abundance (Lumaret et al., 1992). Their dwelling behaviour does not involve food relocation, so the maintenance of local populations depends solely on the presence of dung and the preservation of this resource during larval development (Gittings and Giller, 1999, 1997).

Typically, dung pads are an ephemeral and patchily distributed

resource. Several studies support the hypothesis that strong competition for local resources occurs both between coexisting individuals and dung beetle species (Finn and Gittings, 2003; Giller and Doube, 1994, 1989; Gittings and Giller, 1999). In addition, sheep droppings are a relatively scarce resource for dung beetles, occurring in much smaller quantities and drying out rapidly compared to cattle dung, which can gather hundreds of individuals (Finn and Gittings, 2003; Lumaret, 1995; Lumaret et al., 1992). Soil-diggers are usually known to be faster at resource acquisition than dung-dwellers (Hanski and Cambefort, 1991), which could explain their dominance in the least grazed parts of pastures. Highly abundant at low grazing intensity, the previously mentioned *Onthophagus* species are soil-diggers that build ramified tunnels below droppings or dung pads. The foraging efficiency of soil-diggers allows them to rapidly access and secure the few resources available, conferring an advantage in resource-scarce environments. Because of their high competitiveness in resource acquisition, an increase in soil-digger abundance is likely to lead to more competitive interactions (Connell, 1978) and to prevent the installation of dung-dwellers. In the Alps, the largest soil-diggers we collected – *Geotrupes stercorarius* and *Anoplotrupes stercorosus* (Geotrupinae) – were much more abundant in low grazing zones (Appendix D). Geotrupinae species are fast burrowers able to build deep tunnels filled with large faecal masses in only 24 h (Klemperer, 1979). Gittings and Giller (1999) showed that, by rapidly removing dung pads from the surface of the ground, Geotrupinae abundance can negatively impact the reproductive success of dung-dwellers. This intense exploitative competition may be one of the factors explaining the decrease of dung-dwellers we observed in the least grazed parts of pastures.

For arthropods, the heterogeneity in vegetation structure and abiotic conditions created by a moderate level of grazing often promotes more diverse assemblages than at low and high grazing levels, favouring the occurrence of species with different habitat requirements (van Klink et al., 2015). Our results partially support this general finding: although species richness did not peak at intermediate grazing intensity, both dung-dwellers and soil-diggers were found in high abundance in moderate grazing zones of pastures. Moderate sheep grazing results in a patchy distribution of droppings and heterogeneous soil conditions and vegetation cover, creating a variety of habitats suitable for species with diverse nesting strategies. With a moderate level of habitat disturbance, one could hypothesize that a balance exists between competitive exclusion and loss of competitive dominants through disturbance, these conditions favouring the coexistence of competitive species (soil-diggers) and disturbance-tolerant species (dung-dwellers) (Connell, 1978; Mackey and Currie, 2001).

### *4.4. Can dung beetles be relevant indicators of grazing intensity effects?*

As expected, given the strong compositional difference in dung beetle assemblages between the steppe and the Alps, we found different indicator species in each study area. Nevertheless, the body mass and nesting behaviour of indicator species highlighted a similar trend: irrespective of species identity, the largest soil-digger indicator species were associated with relatively low grazing intensity, while the indicator species for higher grazing intensity were mostly either small soil-diggers or small dung-dwellers. The indicator species for moderate grazing levels covered a large range of body mass values and belonged to both nesting guilds. This pattern was especially well defined in the steppe since soil-diggers were almost twice as diverse in the Mediterranean lowland as in the alpine highland (14 vs 8 soil-digger species in the steppe and in the Alps, respectively; Jay-Robert et al., 1997).

Generally, the smallest dung beetle species are known to be more fecund than the largest (Halffter and Edmonds, 1982; Hanski and Cambefort, 1991). Compared to soil-diggers, dung-dwellers show higher fecundity and ovipositing rates (Halffter and Edmonds, 1982; Hanski and Cambefort, 1991; Gittings and Giller, 1997). In Scarabaeinae soil-diggers, the largest species are usually less fecund, compensated by a high level of parental care. In the steppe, the largest soil-digger indicator species, *Copris hispanus hispanus* and *Gymnopleurus flagellatus flagellatus*, were indicators of low and low/moderate grazing intensity, respectively. They have a lower reproductive rate compared to the smaller soil-diggers (*Onthophagus* species; Halffter and Edmonds, 1982) that we found as indicators of higher grazing intensities. It is possible that these large soil-diggers are less able to produce a replacement clutch if repeated trampling destroys the previous one (as Simons et al. (2016) concluded about the response of various arthropods to flooding intensity). Additionally, the largest species are known to forage across larger areas than the smallest species, thus suggesting greater dispersal capacity for large dung beetles (Peck and Howden, 1984; Roslin, 2000, 2001). This may confer these beetles with a greater ability to maintain their populations in the least grazed parts of pastures where resource availability is low. Nevertheless, there are very few quantitative descriptions of dung beetle dispersal and foraging behaviour, preventing detailed hypotheses. As we did not analyse body-size patterns exactly along the grazing intensity gradient, these interpretations should be taken with caution. Further studies are needed to more accurately determine the relationship between the biology of dung beetle species and their ability to persist subject to distinct levels of grazing.

Other studies have previously identified several of our indicator species as characteristic of comparable habitat conditions in Europe. In Ireland, Hutton and Giller (2003) found that *Geotrupes stercorarius*, one of the largest soil-diggers occurring in northern temperate dung beetle communities, was significantly more abundant in extensively managed pastures (on organic farms). In the French Alps, we found this species was an indicator for the least grazed zones of pastures. We can hypothesize that *Geotrupes stercorarius* is able to maintain its population in resource-scarce environments thanks to its foraging efficiency, avoiding the most trampled habitats with high soil disturbance. In the Mediterranean region, (Lumaret and Iborra, 1996) found high numbers of *Aphodius foetidus* and *Calamosternus granarius* inhabiting dropping accumulations where sheep rest. We corroborated this observation in the steppe, where we found that these two species were indicators for the most grazed zones of pastures. *Calamosternus granarius*, which is a cosmopolitan species originating from the Palearctic region, ranks among the smallest of the dung-dwellers in Europe and is considered a generalist feeder (Gittings and Giller, 1997). Brown (1940), Sears (1978) and Ratcliffe (1991) showed that this species feeds on a variety of faeces, carrion and compost material. The generalist diet of *Calamosternus granarius* is likely to allow individuals to consume and to breed on the accumulated manure produced by livestock in overgrazed areas.

Given the wide distribution of *Geotrupes stercorarius* (introduced in North America; Brown, 1940), *Calamosternus granarius* (introduced in North America, Australia and the Afro-tropical region; de Jong et al., 2014) and *Aphodius foetidus* (widely distributed in Western Europe; Lumaret, 1990), we would recommend extending their use as indicators of grazing practices to other regions. However, species found to be indicators in a given area may not be transposable elsewhere because of changes in species pool composition across distinct bioclimatic contexts. Practically speaking, the use of a set of indicator species may thus be restricted to a particular locality or region (Zettler et al., 2013), so our IndVal results are likely difficult to generalize if only species identity is considered. Integrating species traits (as we did with nesting guild and body mass) improves the ecological interpretation of IndVal results. This suggests a way to bypass dung beetle taxonomy, which requires specialist knowledge. Dung beetles collected in the field can be easily classified as dung-dwellers or soil-diggers in different weight classes (or size, which is easier to measure and correlates with body mass), avoiding the need for difficult species identification training. The use of body size and nesting guilds as indicator measures would be an easier method for conservation practitioners, improving the use of

dung beetles as indicators for impacts of local grazing practices. To increase the scope of our results and the usability of this method, we recommend comparing findings from studies carried out in different bioclimatic contexts and across a higher number of pastures.

## 5. Conclusion

Working at an intra-pasture scale and selecting sheep-grazed pastures with similar grazing histories, we were able to analyse the processes by which the pressure of domestic ungulates can substantially modify the composition and structure of dung beetle assemblages. Our results suggest that, by altering habitat conditions, changing droppings availability and modifying competitive interactions, fine-scale variation in grazing intensity leads to substantial variations in nesting guild abundance. High grazing intensity is detrimental to soil-diggers and the largest dung beetle species. Whereas some of these species (e.g. *Gymnopleurus flagellatus flagellatus*) have historically declined in Western Europe due to a progressive decrease in extensive grazing practices (Caillol, 1908; Carpaneto et al., 2007; Lobo, 2001), local intensification of livestock farming may not compensate for grazing abandonment on surrounding lands. Conversely, small dung-dwellers are favoured in highly grazed habitats, where sheep droppings are predictable and highly available. These results show that grazing intensity acts as an environmental filter on dung beetle assemblages, selecting species according to particular traits. In order to better understand the mechanisms by which grazing practices influence the structure of these assemblages, further studies could integrate life-history trait approaches (e.g. Chillo et al., 2017).

## Declaration of Competing Interests

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

## Acknowledgements

William Perrin received a PhD grant from University Paul-Valéry Montpellier 3. We thank the Vanoise National Park for a supplementary financial support for this project. We are very grateful to the staff at the Provence-Alpes-Côtes-d'Azur Conservatory of Natural Areas and the Vanoise National Park, especially Laurent Tatin, Fanny Sauguet, Guy-Noël Grosset and Franck Parchoux, for their cooperation and assistance in this study. We would also like to thank the shepherds and herders for their cooperation; this study could not have been carried out without them. The comments of the two anonymous reviewers were also very valuable and contributed to improving the manuscript.

## Appendices A–E. Supplementary data

Supplementary material related to this article can be found, in the online version, at doi:https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106740.

## References

Alkemade, R., Reid, R.S., Berg, M., van den Leeuw, J., de Jeuken, M., 2013. Assessing the impacts of livestock production on biodiversity in rangeland ecosystems. PNAS 110, 20900–20905. https://doi.org/10.1073/pnas.1011013108.

Amrhein, V., Greenland, S., McShane, B., 2019. Scientists rise up against statistical significance. Nature 567, 305–307. https://doi.org/10.1038/d41586-019-00857-9.

Anderson, M., Braak, C.T., 2003. Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. J. Stat. Comput. Simul. 73, 85–113. https://doi.org/10.1080/00949650215733.

Anderson, M.J., 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. Biometrics 62, 245–253. https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x.

Audino, L.D., Louzada, J., Comita, L., 2014. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? Biol. Conserv. 169, 248–257. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.023.

Badan, O., Congès, G., Brun, J.-P., 1995. Les bergeries romaines de la Crau d'Arles. Les origines de la transhumance en Provence. Gallia 52, 263–310. https://doi.org/10.3406/galia.1995.3152.

Báldi, A., Batáry, P., Kleijn, D., 2013. Effects of grazing and biogeographic regions on grassland biodiversity in Hungary – analysing assemblages of 1200 species. Agric. Ecosyst. Environ. 28–34. https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.03.005.

Barragán, F., Moreno, C.E., Escobar, F., Bueno-Villegas, J., Halffter, G., 2014. The impact of grazing on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. J. Biogeogr. 41, 1991–2002. https://doi.org/10.1111/jbi.12351.

Batáry, P., Báldi, A., Sárospataki, M., Kohler, F., Verhulst, J., Knop, E., Herzog, F., Kleijn, D., 2010. Effect of conservation management on bees and insect-pollinated grassland plant communities in three European countries. Agric. Ecosyst. Environ. 136, 35–39. https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.11.004.

Batáry, P., Báldi, A., Szél, G., Podlussány, A., Rozner, I., Erdős, S., 2007. Responses of grassland specialist and generalist beetles to management and landscape complexity. Divers. Distrib. 13, 196–202. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2006.00309.x.

Beynon, S.A., Peck, M., Mann, D.J., Lewis, O.T., 2012. Consequences of alternative and conventional endoparasite control in cattle for dung-associated invertebrates and ecosystem functioning. Agric. Ecosyst. Environ. 162, 36–44. https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.08.010.

Bicknell, J.E., Phelps, S.P., Davies, R.G., Mann, D.J., Struebig, M.J., Davies, Z.G., 2014. Dung beetles as indicators for rapid impact assessments: Evaluating best practice forestry in the neotropics. Ecol. Indic. 43, 154–161. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.02.030.

Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2018. Numerical Ecology with R, 2nd ed. Use R! Springer International Publishing.

Bradshaw, R.H.W., Hannon, G.E., Lister, A.M., 2003. A long-term perspective on ungulate–vegetation interactions. For. Ecol. Manag. 181, 267–280. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00138-5.

Brown, W.J., 1940. Notes on the american distribution of some species of coleoptera common to the european and North American continents. Can. Entomol. 72, 65–78. https://doi.org/10.4039/Ent7265-4.

Buse, J., Šlachta, M., Sladecek, F.X.J., Pung, M., Wagner, T., Entling, M.H., 2015. Relative importance of pasture size and grazing continuity for the long-term conservation of European dung beetles. Biol. Conserva. 187, 112–119. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.04.011.

Caillol, H., 1908. Catalogue Des Coléoptères De Provence, 2e Partie. Société des Sciences Naturelles de Provence, Marseille, pp. 359–456.

Campos, R.C., Hernández, M.I.M., 2015. Changes in the dynamics of functional groups in communities of dung beetles in Atlantic forest fragments adjacent to transgenic maize crops. Ecol. Indic. 49, 216–227. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.09.043.

Carpaneto, G.M., Mazziotta, A., Valerio, L., 2007. Inferring species decline from collection records: roller dung beetles in Italy (Coleoptera, Scarabaeidae). Divers. Distrib. 13, 903–919. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00397.x.

Chao, A., 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. Biometrics 43, 783–791. https://doi.org/10.2307/2531532.

Chao, A., Ma, K.H., Hsieh, T.C., 2015. SpadeR: Species Prediction and Diversity Estimationwith R. R Package Version 0.1.0. URL. http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/.

Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Shen, T.-J., 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. Ecol. Lett. 8, 148–159. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00707.x.

Chillo, V., Ojeda, R.A., Capmourteres, V., Anand, M., 2017. Functional diversity loss with increasing livestock grazing intensity in drylands: the mechanisms and their consequences depend on the taxa. J. Appl. Ecol. 54, 986–996. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12775.

Chiu, C.-H., Wang, Y.-T., Walther, B.A., Chao, A., 2014. An improved nonparametric lower bound of species richness via a modified good–turing frequency formula. Biometrics 70, 671–682. https://doi.org/10.1111/biom.12200.

Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199, 1302–1310. https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302.

Dabrowski, J., Venter, G., Truter, W.F., Scholtz, C.H., 2019. Dung beetles can tunnel into highly compacted soils from reclaimed mined sites in eMalahleni, South Africa. Appl. Soil Ecol. 134, 116–119. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.10.015.

De Cáceres, M.D., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. Ecology 90, 3566–3574. https://doi.org/10.1890/08-1823.1.

Devaux, J.P., Archiloque, A., Borel, L., Bourrelly, M., Palluel, J.L., 1983. Notice de la carte phytosociologique de la Crau. Biologie-Ecologie méditerranéenne 10, 5–54.

Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and Indicator species:the need for a flexible asymmetrical approach. Ecol. Monogr. 67, 345–366. https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2.

Enkhtur, K., Pfeiffer, M., Lkhagva, A., Boldgiv, B., 2017. Response of moths (Lepidoptera: Heterocera) to livestock grazing in Mongolian rangelands. Ecol. Indic. 72, 667–674. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.08.053.

European Commission, 2015. Statistiques Sur La Structure Des Exploitations Agricoles. Available from:https://ec.europa.eu/eurostat/statistics-explained/index.php?title=Farm_structure_statistics/fr#Informations_suppl.C3.A9mentaires_Eurostat, (accessed 01 January 2019). .

Finn, J.A., Giller, P.S., 2000. Patch size and colonisation patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. Ecography 23, 315–327.

Finn, J.A., Gittings, T., 2003. A review of competition in north temperate dung beetle communities. Ecol. Entomol. 28, 1–13. https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00487.x.

Frank, K., Hülsmann, M., Assmann, T., Schmitt, T., Blüthgen, N., 2017. Land use affects dung beetle communities and their ecosystem service in forests and grasslands. Agric. Ecosyst. Environ. 243, 114–122. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.04.010.

García-Tejero, S., Taboada, Á., Tárrega, R., Salgado, J.M., 2013. Land use changes and ground dwelling beetle conservation in extensive grazing dehesa systems of northwest Spain. Biol. Conserv. 161, 58–66. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.02.017.
Gardner, W., Mulvey, E.P., Shaw, E.C., 1995. Regression analyses of counts and rates: Poisson, overdispersed Poisson, and negative binomial models. Psychol. Bull. 118, 392–404.
Gelman, A., Hill, J., 2006. Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models. Cambridge University Press, Cambridge, England.
Giller, P.S., Doube, B.M., 1994. Spatial and temporal co-occurrence of competitors in southern african dung beetle communities. J. Animal Ecol. 63, 629–643. https://doi.org/10.2307/5229.
Giller, P.S., Doube, B.M., 1989. Experimental analysis of inter- and intraspecific competition in dung beetle communities. J. Animal Ecol. 58, 129–142. https://doi.org/10.2307/4990.
Gittings, T., Giller, P.S., 1999. Larval dynamics in an assemblage of Aphodius dung beetles. Pedobiologia 43, 439–452.
Gittings, T., Giller, P.S., 1997. Life history traits and resource utilisation in an assemblage of north temperate Aphodius dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Ecography 20, 55–66.
Gittings, T., Giller, P.S., Stakelum, G., 1994. Dung decomposition in contrasting temperate pastures in relation to dung beetle and earthworm activity. Pedobiologia 38, 455–474.
Gonçalves-Souza, T., Araújo, M.S., Barbosa, E.P., Lopes, S.M., Kaminski, L.A., Shimizu, G.H., Santos, A.J., Romero, G.Q., 2015. Fine-scale beta-diversity patterns across multiple arthropod taxa over a neotropical latitudinal gradient. Biotropica 47, 588–594. https://doi.org/10.1111/btp.12242.
Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2010. Estimating species richness. In: Magurran, A.E., McGill, B.J. (Eds.), Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment. Oxford University Press, United Kingdom, pp. 39–54.
Greenwood, K.L., McKenzie, B.M., 2001. Grazing effects on soil physical properties and the consequences for pastures: a review. Aust. J. Exp. Agric. 41, 1231–1250. https://doi.org/10.1071/ea00102.
Griffiths, H.M., Bardgett, R.D., Louzada, J., Barlow, J., 2016. The value of trophic interactions for ecosystem function: dung beetle communities influence seed burial and seedling recruitment in tropical forests. Proc. Biol. Sci. 283. https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1634.
Grime, J.P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature 242, 344. https://doi.org/10.1038/242344a0.
Halffter, G., Edmonds, W.D., 1982. The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae): an Ecological and Evolutive Approach. Instituto De Ecología Publication 10 México D.F., Man and the Biosphere Program UNESCO.
Hanski, I., Cambefort, Y., 1991. Dung Beetle Ecology. Princeton University Press.
Hobbs, N.T., 2006. Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. In: Danell, K., Bergstrom, R., Duncan, P., Pastor, J. (Eds.), Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 261–288.
Hodgson, J.G., Montserrat-Martí, G., Tallowin, J., Thompson, K., Díaz, S., Cabido, M., Grime, J.P., Wilson, P.J., Band, S.R., Bogard, A., Cabido, R., Cáceres, D., Castro-Díez, P., Ferrer, C., Maestro-Martínez, M., Pérez-Rontomé, M.C., Charles, M., Cornelissen, J.H.C., Dabbert, S., Pérez-Harguindeguy, N., Krimly, T., Sijtsma, F.J., Strijker, D., Vendramini, F., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Romo-Díez, A., de Torres Espuny, L., Villar-Salvador, P., Zak, M.R., 2005. How much will it cost to save grassland diversity? Biol. Conserv. 122, 263–273. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.016.
Horgan, F.G., 2005. Aggregated distribution of resources creates competition refuges for rainforest dung beetles. Ecography 28, 603–618. https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04177.x.
Hutton, S.A., Giller, P.S., 2003. The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. J. Appl. Ecol. 40, 994–1007. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2003.00863.x.
Jankielsohn, A., Scholtz, C.H., Louw, S.V., 2001. Effect of Habitat Transformation on Dung Beetle Assemblages: A Comparison Between a South African Nature Reserve and Neighboring Farms. Env. Entomol. 30, 474–483. https://doi.org/10.1603/0046-225X-30.3.474.
Jay-Robert, P., Errouissi, F., Lumaret, J.-P., 2008a. Temporal coexistence of dung-dweller and soil-digger dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in contrasting Mediterranean habitats. Bull. Entomol. Res. 98, 303–316. https://doi.org/10.1017/S0007485307005615.
Jay-Robert, P., Lobo, J.M., Lumaret, J.-P., 1997. Altitudinal turnover and species richness variation in european montane dung beetle assemblages. Arct. Antarct. Alp. Res. 29, 196–205. https://doi.org/10.1080/00040851.1997.12003232.
Jay-Robert, P., Lumaret, J.-P., Lebreton, J.-D., 2008b. Spatial and Temporal Variation of Mountain Dung Beetle Assemblages and Their Relationships with Environmental Factors (Aphodiinae: Geotrupinae: Scarabaeinae). Ann. Entomol. Soc. Am. 101, 58–69. https://doi.org/10.1603/0013-8746(2008)101[58:SATVOM]2.0.CO;2.
Jay-Robert, P., Niogret, J., Errouissi, F., Labarussias, M., Paoletti, É., Luis, M.V., Lumaret, J.-P., 2008c. Relative efficiency of extensive grazing vs. wild ungulates management for dung beetle conservation in a heterogeneous landscape from Southern Europe (Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). Biol. Conserv. 141, 2879–2887. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.001.
Jerrentrup, J.S., Wrage-Mönnig, N., Röver, K.-U., Isselstein, J., 2014. Grazing intensity affects insect diversity via sward structure and heterogeneity in a long-term experiment. J. Appl. Ecol. 51, 968–977. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12244.
de Jong, Y., Verbeek, M., Michelsen, V., Bjørn, P., de, P., Los, W., Steeman, F., Bailly, N., Basire, C., Chylarecki, P., Stloukal, E., Hagedorn, G., Wetzel, F., Glöckler, F., Kroupa, A., Korb, G., Hoffmann, A., Häuser, C., Kohlbecker, A., Müller, A., Güntsch, A., Stoev, P., Penev, L., 2014. Fauna Europaea – all European animal species on the web. Biodivers. Data J. 2, e4034. https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e4034.
Kerven, C., Behnke, R., 2011. Policies and practices of pastoralism in Europe. Pastoralism 1, 28. https://doi.org/10.1186/2041-7136-1-28.
Klemperer, H.G., 1979. An analysis of the nesting behaviour of Geotrupes spiniger Marsham (Coleoptera, Scarabaeidae). Ecol. Entomol. 4, 133–150. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1979.tb00569.x.
van Klink, R., van der Plas, F., van Noordwijk, C.G.E., Wallis De Vries, M.F., Olff, H., 2015. Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. Biol. Rev. 90, 347–366. https://doi.org/10.1111/brv.12113.
Kőrösi, Á., Batáry, P., Orosz, A., Rédei, D., Báldi, A., 2012. Effects of grazing, vegetation structure and landscape complexity on grassland leafhoppers (Hemiptera: Auchenorrhyncha) and true bugs (Hemiptera: Heteroptera) in Hungary. Insect Conserv. Divers. 5, 57–66. https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00153.x.
Kruess, A., Tscharntke, T., 2002. Grazing Intensity and the Diversity of Grasshoppers, Butterflies, and Trap-Nesting Bees and Wasps. Conserv. Biol. 16, 1570–1580. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01334.x.
Landin, B.O., 1961. Ecological studies on dung beetles (Col. Scarabaeidae). Opuscula Entomologica (Supplementum) 19, 1–277.
Lee, S.M., Chao, A., 1994. Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture models. Biometrics 50, 88–97.
Legendre, P., Anderson, M.J., 1999. Distance-Based Redundancy Analysis: Testing Multispecies Responses in Multifactorial Ecological Experiments. Ecol. Monogr. 69, 1–24. https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0001:DBRATM]2.0.CO;2.
Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical Ecology, 3rd edition. Elsevier, Amsterdam.
Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. Oecologia 129, 271–280. https://doi.org/10.1007/s004420100716.
Löbl, I., Löbl, D., 2016. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea and Byrrhoidea, vol. 3 Brill, Leiden-Boston Revised and Updated Edition.
Lobo, J.M., 2001. Decline of roller dung beetle (Scarabaeinae) populations in the Iberian peninsula during the 20th century. Biol. Conserv. 97, 43–50. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00093-8.
Lobo, J.M., Hortal, J., Cabrero-Sañudo, F.J., 2006. Regional and local influence of grazing activity on the diversity of a semi-arid dung beetle community. Divers. Distrib. 12, 111–123. https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00194.x.
Lobo, J.M., Lumaret, J.-P., Jay-Robert, P., 1998. Sampling dung beetles in the French Mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices. Pedobiologia 42, 252–266.
Lu, X., Kelsey, K.C., Yan, Y., Sun, J., Wang, X., Cheng, G., Neff, J.C., 2017. Effects of grazing on ecosystem structure and function of alpine grasslands in Qinghai-Tibetan Plateau: a synthesis. Ecosphere 8, e01656. https://doi.org/10.1002/ecs2.1656.
Lumaret, J.-P., 1990. Atlas Des Coléoptères Scarabeides Laparosticti de France. Muséum National d'Histoire Naturelle. Secrétariat de la Faune et la Flore, pp. 1.
Lumaret, J.-P., 1983. Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française: relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces (Col.). Bull. Soc. entomol. Fr. 88, 481–495.
Lumaret, J.-P., 1995. Desiccation rate of excrement: A selective pressure on dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea). In: Roy, J., Aronson, J., di Castri, F. (Eds.), Time Scales of Biological Responses to Water Constraints, The Case of Mediterranean Biota. SBP Academic Publishing, Amsterdam, Netherlands.
Lumaret, J.-P., Iborra, O., 1996. Separation of trophic niches by dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in overlapping habitats. Pedobiologia 40, 392–404.
Lumaret, J.-P., Kirk, A.A., 1991. South Temperate Dung Beetles. In: Hanski, I., Cambefort, Y. (Eds.), Dung Beetle Ecology. Princeton University Press, pp. 97–115.
Lumaret, J.-P., Stiernet, N., 1991. Montane Dung Beetles. In: Hanski, I., Cambefort, Y. (Eds.), Dung Beetle Ecology. Princeton University Press, pp. 242–254.
Lumaret, J.-P., Kadiri, N., Bertrand, M., 1992. Changes in resources: consequences for the dynamics of dung beetle communities. J. Appl. Ecol. 29, 349–356. https://doi.org/10.2307/2404504.
Macagno, A.L.M., Palestrini, C., 2009. The maintenance of extensively exploited pastures within the Alpine mountain belt: implications for dung beetle conservation (Coleoptera: Scarabaeoidea). Biodivers. Conserv. 18, 3309. https://doi.org/10.1007/s10531-009-9643-1.
Mackey, R.L., Currie, D.J., 2001. The Diversity-Disturbance Relationship: Is It Generally Strong and Peaked? Ecology 82, 3479–3492. https://doi.org/10.2307/2680166.
Mazoyer, M., Roudart, L., 2002. Histoire des agricultures du monde : du Néolithique à la crise contemporaine. Seuil, Paris.
McGeoch, M.A., Rensburg, B.J.V., Botes, A., 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. J. Appl. Ecol. 39, 661–672. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00743.x.
Milotić, T., Baltzinger, C., Eichberg, C., Eycott, A.E., Heurich, M., Müller, J., Noriega, J.A., Menendez, R., Stadler, J., Ádám, R., Bargmann, T., Bilger, I., Buse, J., Calatayud, J., Ciubuc, C., Boros, G., Jay-Robert, P., Kruus, M., Merivee, E., Miessen, G., Must, A., Ardali, E., Preda, E., Rahimi, I., Rohwedder, D., Rose, R., Slade, E.M., Somay, L., Tahmasebi, P., Ziani, S., Hoffmann, M., 2019. Functionally richer communities improve ecosystem functioning: Dung removal and secondary seed dispersal by dung beetles in the Western Palaearctic. J. Biogeogr. 46, 70–82. https://doi.org/10.1111/jbi.13452.
Negro, M., Rolando, A., Palestrini, C., 2011. The impact of overgrazing on dung beetle diversity in the Italian Maritime Alps. Environ. Entomol. 40, 1081–1092. https://doi.org/10.1603/EN11105.
Noy-Meir, I., Gutman, M., Kaplan, Y., 1989. Responses of Mediterranean Grassland Plants to Grazing and Protection. J. Ecol. 77, 290–310. https://doi.org/10.2307/2260930.
Numa, C., Verdú, J.R., Rueda, C., Galante, E., 2012. Comparing Dung Beetle Species

Assemblages Between Protected Areas and Adjacent Pasturelands in a Mediterranean Savanna Landscape. Rangeland Ecol. Manag. 65, 137–143. https://doi.org/10.2111/REM-D-10-00050.1.
Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Eduard Szoecs, E., Wagner, H., 2018. Vegan: Community Ecology Package. R Package Version 2.5-2. https://CRAN.R-project.org/package=vegan.
Paine, L., Undersander, D.J., Sample, D.W., Bartelt, G.A., Schatteman, T.A., 1996. Cattle trampling of simulated ground nests in rotationally grazed pastures. Rangeland Ecol. Manag. 49, 294–300.
Paulian, R., Baraud, J., 1982. Faune des coléoptères de France II - lucanoidea et scarabaeoidea. Encyclopédie Entomologique XLIII. Editions Lechevalier SARL, Paris.
Peck, S.B., Howden, H.F., 1984. Response of a dung beetle guild to different sizes of dung bait in a Panamanian rainforest. Biotropica 16, 235–238.
Pielou, E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. J. Theor. Biol. 13, 131–144. https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0.
Pizzio, R., Herrero-Jáuregui, C., Pizzio, M., Oesterheld, M., 2016. Impact of stocking rate on species diversity and composition of a subtropical grassland in Argentina. Appl. Veg. Sci. 19, 454–461. https://doi.org/10.1111/avsc.12229.
R Development Core Team, 2019. R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.
Ratcliffe, B.C., 1991. The scarab beetles of Nebraska. Bulletin of the University of Nebraska State Museum. pp. 12.
Redecker, B., Härdtle, W., Finck, P., Riecken, U., Schröder, E. (Eds.), 2002. Pasture Landscapes and Nature Conservation. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
Roslin, T., 2001. Large-scale spatial ecology of dung beetles. Ecography 24, 511–524.
Roslin, T., 2000. Dung beetle movements at two spatial scales. Oikos 91, 323–335.
Roslin, T., Viljanen, H., 2011. Dung Beetle Populations: Structure and Consequences. In: Simmons, L.W., Ridsdill-Smith, T.J. (Eds.), Ecology and Evolution of Dung Beetles. Wiley-Blackwell, pp. 220–243.
Rotem, G., Gavish, Y., Shacham, B., Giladi, I., Bouskila, A., Ziv, Y., 2016. Combined effects of climatic gradient and domestic livestock grazing on reptile community structure in a heterogeneous agroecosystem. Oecologia 180 (1), 231–242.
Sands, B., Wall, R., 2018. Sustained parasiticide use in cattle farming affects dung beetle functional assemblages. Agric. Ecosyst. Environ. 265, 226–235. https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.06.012.
Sears, M.K., 1978. Damage to golf course fairways by Aphodius granarius (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). Proc. Entomol. Soc. Ont. 109, 48.
Simons, N.K., Weisser, W.W., Gossner, M.M., 2016. Multi-taxa approach shows consistent shifts in arthropod functional traits along grassland land-use intensity gradient. Ecology 97, 754–764. https://doi.org/10.1890/15-0616.1.
Sirami, C., Nespoulous, A., Cheylan, J.-P., Marty, P., Hvenegaard, G.T., Geniez, P., Schatz, B., Martin, J.-L., 2010. Long-term anthropogenic and ecological dynamics of a Mediterranean landscape: Impacts on multiple taxa. Landsc. Urban Plan. 96, 214–223. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.03.007.
Slade, E.M., Mann, D.J., Villanueva, J.F., Lewis, O.T., 2007. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. J. Anim. Ecol. 76, 1094–1104. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01296.x.
Sowig, P., 1996. Brood care in the dung beetle Onthophagus vacca (Coleoptera: Scarabaeidae): the effect of soil moisture on time budget, nest structure, and reproductive success. Ecography 19, 254–258. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1996.tb01252.x.
Sowig, P., 1995. Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. Ecography 18, 147–154. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00335.x.
Spector, S., 2006. Scarabaeine Dung Beetles (coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An Invertebrate Focal Taxon for Biodiversity Research and Conservation. Coleopt. Bull. 60, 71–83. https://doi.org/10.1649/0010-065X(2006)60[71:SDBCSS]2.0.CO;2.
Squires, V.R., Dengler, J., Hua, L., Feng, H., 2018. Grasslands of the World: Diversity, Management and Conservation. CRC Press.
Steinfeld, H., Mooney, H.A., Schneider, F., Neville, L.E., 2013. Livestock in a Changing Landscape, Volume 1: Drivers, Consequences, and Responses. Island Press.
Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. J. Environ. Manag. 91, 22–46. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.07.005.
Tatin, L., Becker, E., Sauguet, F., Jay-Robert, P., 2014. First study focused on dung beetles in the Crau steppe. Nature de Provence 1–12. (accessed 01 January 2019). http://www.cen-paca.org/images/5_publications/nature/n2/14CoprophagesTAP01_2014.pdf.
Tatin, L., Wolff, A., Boutin, J., Colliot, E., Dutoit, T., coordinateurs, 2013. Ecologie Et Conservation d'une Steppe Méditerranéenne – La Plaine De Crau. Editions QUAE, ISI Print.
Tonelli, M., Verdú, J.R., Zunino, M., 2019. Grazing abandonment and dung beetle assemblage composition: Reproductive behaviour has something to say. Ecol. Indic. 96, 361–367. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.010.
Tonelli, M., Verdú, J.R., Zunino, M., 2018. Effects of the progressive abandonment of grazing on dung beetle biodiversity: body size matters. Biodivers. Conserv. 27, 189–204. https://doi.org/10.1007/s10531-017-1428-3.
Tonelli, M., Verdú, J.R., Zunino, M.E., 2017. Effects of grazing intensity and the use of veterinary medical products on dung beetle biodiversity in the sub-mountainous landscape of Central Italy. PeerJ 5, e2780. https://doi.org/10.7717/peerj.2780.
Veiga, C.M., Lobo, J.M., Martin-Piera, F., 1989. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilitades en el studio de las communidades coprofagas de Scarabaeoidea (Col.). II; Analisis de efectividad. Rev. Ecol. Biol. Sol. 26 (1), 91–109.
Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. Modern Applied Statistics With S, fourth edition. Springer, New York.
Verdú, J.R., Lobo, J.M., Sánchez-Piñero, F., Gallego, B., Numa, C., Lumaret, J.-P., Cortez, V., Ortiz, A.J., Tonelli, M., García-Teba, J.P., Rey, A., Rodríguez, A., Durán, J., 2018. Ivermectin residues disrupt dung beetle diversity, soil properties and ecosystem functioning: An interdisciplinary field study. Sci. Total Environ. 618, 219–228. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.331.
Verdú, J.R., Numa, C., Hernández-Cuba, O., 2011. The influence of landscape structure on ants and dung beetles diversity in a Mediterranean savanna-Forest ecosystem ecosystem. Ecol. Indic. 11, 831–839. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.10.011.
Weiss, M., Procházka, J., Schlaghamerský, J., Cizek, L., 2016. Fine-Scale Vertical Stratification and Guild Composition of Saproxylic Beetles in Lowland and Montane Forests: Similar Patterns despite Low Faunal Overlap. PLoS One 11, e0149506. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149506.
Wenzel, M., Schmitt, T., Weitzel, M., Seitz, A., 2006. The severe decline of butterflies on western German calcareous grasslands during the last 30 years: A conservation problem. Biol. Conserv. 128, 542–552. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.022.
Wilson, E.O., 1987. The Little Things That Run the World (The Importance and Conservation of Invertebrates). Conserv. Biol. 1, 344–346.
Xu, M., Xie, F., Wang, K., 2014. Response of Vegetation and Soil Carbon and Nitrogen Storage to Grazing Intensity in Semi-Arid Grasslands in the Agro-Pastoral Zone of Northern China. PLoS One 9, e96604. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096604.
Yan, Y., Yan, R., Chen, Jiquan, Xin, X., Eldridge, D.J., Shao, C., Wang, X., Lv, S., Jin, D., Chen, Jinqaing, Guo, Z., Chen, B., Xu, L., 2018. Grazing modulates soil temperature and moisture in a Eurasian steppe. Agric. For. Meteorol. 262, 157–165. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.07.011.
Zettler, M.L., Proffitt, C.E., Darr, A., Degraer, S., Devriese, L., Greathead, C., Kotta, J., Magni, P., Martin, G., Reiss, H., Speybroeck, J., Tagliapietra, D., Hoey, G.V., Ysebaert, T., 2013. On the Myths of Indicator Species: Issues and Further Consideration in the Use of Static Concepts for Ecological Applications. PLoS One 8, e78219. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078219.
Zhou, G., Zhou, X., He, Y., Shao, J., Hu, Z., Liu, R., Zhou, H., Hosseinibai, S., 2017. Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: a meta-analysis. Glob. Change Biol. 23, 1167–1179. https://doi.org/10.1111/gcb.13431.
Zhou, Z.C., Gan, Z.T., Shangguan, Z.P., Dong, Z.B., 2010. Effects of grazing on soil physical properties and soil erodibility in semiarid grassland of the Northern Loess Plateau (China). Catena 82, 87–91. https://doi.org/10.1016/j.catena.2010.05.005.