

Phylogénie et biogéographie du genre afrotropical *Milichus* Péringuey, avec la description de cinq espèces et d'une sous-espèce nouvelles (Coleoptera, Scarabaeidae)

par Yves CAMBEFORT

Muséum national d'Histoire naturelle, Entomologie (EP 90 du CNRS), 45 rue Buffon, F - 75005 Paris

Résumé. - On décrit cinq espèces et une sous-espèce nouvelles du genre endémique afrotropical *Milichus* Péringuey, 1901 : *M. dudleyorum*, du Malawi ; *M. boucomonti*, de Tanzanie ; *M. durandi*, du Sénégal ; *M. dudleyae* et *M. dudleyi*, du Malawi ; *M. inaequalis lamottei*, de Guinée et Côte d'Ivoire. Un arbre phylogénétique du genre ainsi que quelques considérations biogéographiques sont ensuite présentés. Enfin, on donne un tableau de détermination des quinze espèces du genre, dont les génitalia mâles sont illustrés.

Summary. - Five new species and a new subspecies of the Afrotropical endemic genus *Milichus* Péringuey, 1901, are described as new : *M. dudleyorum*, from Malawi ; *M. boucomonti*, from Tanzania ; *M. durandi*, from Senegal ; *M. dudleyae* and *M. dudleyi*, both from Malawi ; *M. inaequalis lamottei*, from Guinea and Ivory Coast. A phylogenetic tree of the genus is proposed, with biogeographical considerations. An identification table is provided for the 15 known species in the genus, of which the male genitalia are illustrated.

Mots clés. - Coleoptera, Scarabaeidae, Onthophagini, *Milichus*, taxonomie, phylogénie, biogéographie, Afrique.

Très peu de temps après la description de deux nouvelles espèces de *Milichus* Péringuey, 1900 [1901] (NICOLAS & CAMBEFORT, 1994), le Dr Cornell Dudley, de Blantyre (Malawi), m'a envoyé trois autres espèces inédites de ce genre. S'y ajoute une quatrième, du Sénégal, que j'avais crue jusqu'à présent identique à *M. rhodesianus* Péringuey. Par ailleurs, une espèce confondue avec cette dernière figurait dans les collections du Muséum. Ce sont donc au total cinq espèces nouvelles qui viennent s'ajouter aux dix connues. En outre, les populations occidentales de *M. inaequalis* Boucomont semblent suffisamment différentes de la forme typique, décrite de l'est du Zaïre, pour justifier la création d'une nouvelle sous-espèce.

Milichus dudleyorum n. sp.

Mâle (holotype) : brun foncé, luisant, à faible reflet métallique, les élytres marqués de testacé à la base de l'interstrie 4, sur la totalité du 6, la base du 7, la moitié postérieure du 8 et l'apex des 2-8 ; pygidium également testacé. Pubescence claire très courte et peu visible, nulle sur le disque pronotal. Clypéus largement arrondi et à peine incisé à l'avant. Carène frontale en courbe régulière, arrondie à ses extrémités. Arrière de la tête largement concave, à ponctuation simple, fine et assez dense. Pronotum fortement rétus à l'avant, la partie médiane de la déclivité antérieure légèrement convexe, flanquée de deux aires latérales légèrement concaves. Ponctuation simple à ocellée, dense, assez forte à forte. Élytres à stries relativement larges, à points assez écartés, les interstries à ponctuation granuleuse relativement fine et dense, non confluyente. Pygidium à ponctuation réticulée, semblable à celle du pronotum mais plus dense. **Édage** : fig. 4 ; sac interne : fig. 18.

Femelle : très semblable au mâle, le pronotum régulièrement convexe à l'avant.

Longueur : 6,8-7,3 mm ; largeur : 3,8-4,1 mm.

HOLOTYPE : ♂, Malawi, Nkhata Bay District, Chintheche, VII.1991, *M. Chirwa* leg., coll. C.O. Dudley > MNHN, Paris. **PARATYPES**, 3 ♂ ♀ : *idem*, coll. Dudley, Blantyre et MNHN, Paris.

Cette espèce est assez voisine de *M. apicalis*, dont elle se distingue par l'interstrie 6 entièrement testacé et la ponctuation des interstries élytraux moins forte et moins dense. Elle est amicalement dédiée à Sandy et Cornell Dudley et à leur famille.

***Milichus boucomonti* n. sp.**

Mâle (holotype): brun à reflets métalliques, plus clair sur les élytres et le pygidium. Relativement luisant, recouvert d'une pubescence uniformément très courte. Clypéus en courbe régulière, sauf à l'avant où il apparaît légèrement tronqué.

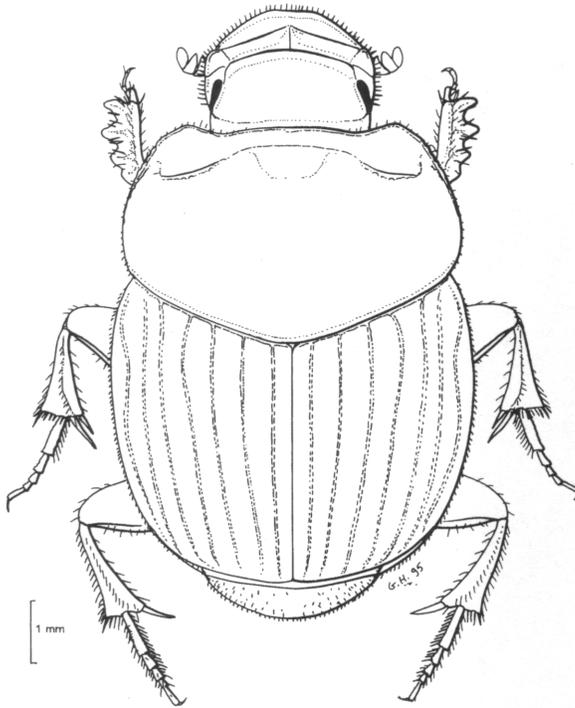


Fig. 1. – Habitus de *Milichus boucomonti* n. sp.

HOLOTYPE: ♂ (unique) étiqueté «Dtsch. O. Afrika» (= *Deutsche Ost-Afrika*, l'actuelle Tanzanie). Coll. A. Boucomont > MNHN, Paris.

Cette espèce est voisine de la paire *merzi/serratus*, localisée dans l'Afrique occidentale.

***Milichus durandi* n. sp.**

Mâle (holotype): testacé rembruni, plus clair sur le disque du pronotum, ainsi qu'à l'avant et à l'apex des interstries élytraux, surtout pairs, et le pygidium; plus obscur et à reflets vert métallique sur trois grosses taches situées sur la déclivité prothoracique antérieure. Relativement luisant, à pubescence courte mais bien distincte, surtout sur l'interstrie latéral. Clypéus subsinué à l'apex. Carène frontale arquée vers l'avant, arrondie en angle droit à ses extrémités. Vertex à reflet métallique vert clair, à ponctuation relativement fine et assez dense. Pronotum nettement rétus à l'avant, la déclivité antérieure avec une gibbosité médiane arrondie, flanquée de deux légères dépressions aplaties dont le bord postérieur s'élève en carène; bords latéraux fortement crénelés; ponctuation grosse et très dense, réticulée, très grosse contre le rebord antérieur et sur les côtés, les points

Arrière de la tête largement concave, à ponctuation simple, fine et assez dense. Pronotum fortement rétus à l'avant, la déclivité antérieure formée de trois facettes, la médiane presque exactement dans le plan transversal et limitée en haut par une carène arrondie; les latérales inclinées vers l'arrière et limitées en haut par des carènes obliques et aiguës. Bords latéraux fortement crénelés. Ponctuation grosse et dense, réticulée, très grosse contre le rebord antérieur et sur les côtés, plus fine sur les facettes latérales de la déclivité antérieure. Élytres à stries relativement étroites, les interstries à granulation forte, plus ou moins confluyente, relativement régulière, plus forte sur les impairs. Pygidium à ponctuation réticulée, comparable à celle du pronotum mais plus transverse. Édéage: fig. 9; le sac interne est du même type que le précédent.

Femelle inconnue.

Longueur: 9,4 mm; largeur: 5,3 mm.

confluents en un sillon indistinct situé derrière les extrémités latérales du rebord antérieur; plus fine et disparaissant à l'apex des dépressions latérales aplaties. Élytres à stries relativement étroites, les interstries à granules forts, non ou peu confluents sur les dorsaux, plus gros et en général bien séparés mais plus denses sur les latéraux. Pygidium à ponctuation du même type que sur le pronotum, mais plus grosse. Édéage: fig. 6. Le sac interne est du même type que les précédents.

Femelle: comme le mâle, mais l'avant du pronotum simplement convexe.

Longueur: 7,2-8,0 mm; *largeur*: 4,2-4,7 mm.

HOLOTYPE: ♂, Sénégal, Sébikotane, 14.XI.1945, *H. Durand leg* et coll. > MNHN, Paris.
PARATYPES, 22 ex.: *idem*, 26.VII.1945 (1 ex.), 28.X.1945 (16), 14.XI.1945 (2) et 17.VII.1947 (1); 1 ex., Sénégal, Hann, XI.1938; 1 ex., Sénégal, Sangalkam, VII.1971, *A. Villiers leg*. Tous au MNHN.

Espèce voisine de *M. rhodesianus* Péringuey dont elle se différencie par la ponctuation céphalique, pronotale et élytrale plus forte et plus dense ainsi que par la forme de l'édéage. Dédiée à la mémoire de son récolteur Henri Durand, spécialiste des Scarabaeidae coprophages.

Milichus dudleyae n. sp.

Mâle (holotype): brun de poix, éclairci sur l'apex des élytres et du pygidium, luisant, à pubescence jaune doré, relativement longue et bien visible surtout sur le pronotum. Bord antérieur du clypéus nettement échancré, avec deux dents assez aiguës. Carène frontale à courbure anguleusement arrondie, ses côtés presque droits. Vertex à ponctuation simple, forte et assez serrée. Pronotum marqué de deux impressions paires et symétriques, peu visibles, à rebords latéraux indistinctement crénelés, assez nettement rétus à l'avant, à ponctuation dense et forte, plus forte à l'arrière et sur les côtés, plus fine sur la déclivité antérieure. Élytres offrant chacun une impression oblique, large et peu visible; à stries assez étroites, luisantes, marquées de points enfoncés largement séparés; interstries plans, à granulations denses, irrégulières et confluentes. Pygidium à ponctuation réticulée, semblable à celle de l'arrière du pronotum, mais plus dense. Édéage: fig. 13. Le sac interne est du même type que l'espèce suivante.

Femelle inconnue.

Longueur: 4,5-5,6 mm; *largeur*: 2,6-3,3 mm.

HOLOTYPE: ♂, Malawi, Mughese Forest Reserve, 5.IV.1988, *C.O. Dudley leg.* et coll. > MNHN, Paris. PARATYPE: 1 ♂, *idem*, coll. C.O. Dudley, Blantyre.

Cette espèce est voisine de la suivante avec laquelle elle forme un petit groupe très proche de *M. inaequalis* Boucomont et *lecourti* Nicolas & Cambefort. Elle est dédiée en amical hommage à Mrs Sandy Dudley.

Milichus dudleyi n. sp.

Mâle (holotype): brun foncé à léger reflet métallique, brun plus clair sur le pygidium, maculé de testacé à la base et à l'apex des interstries pairs, et, moins nettement, des impairs, relativement mat, à pubescence jaune doré, relativement longue et bien visible surtout sur le pronotum. Bord antérieur du clypéus nettement échancré, avec deux dents émoussées. Carène frontale à courbure subanguleuse, arrondie aux extrémités. Vertex à ponctuation simple, forte et serrée. Pronotum marqué de deux impressions paires et symétriques, peu visibles, à rebords latéraux indistinctement crénelés, assez nettement rétus à l'avant, à ponctuation dense et assez forte, surtout à l'arrière et sur les côtés, plus fine sur la déclivité antérieure. Élytres à stries assez étroites, luisantes, marquées de points enfoncés largement séparés; interstries subconvexes, à granulations denses, assez fortes et confluentes. Pygidium à ponctuation réticulée, dense, les points polygonaux. Édéage: fig. 14. Sac interne: fig. 21.

Femelle: très semblable au ♂, l'avant du pronotum légèrement gibbeux et maculé de testacé.

Longueur: 4,1-5,4 mm; *largeur*: 2,5-3,1 mm.

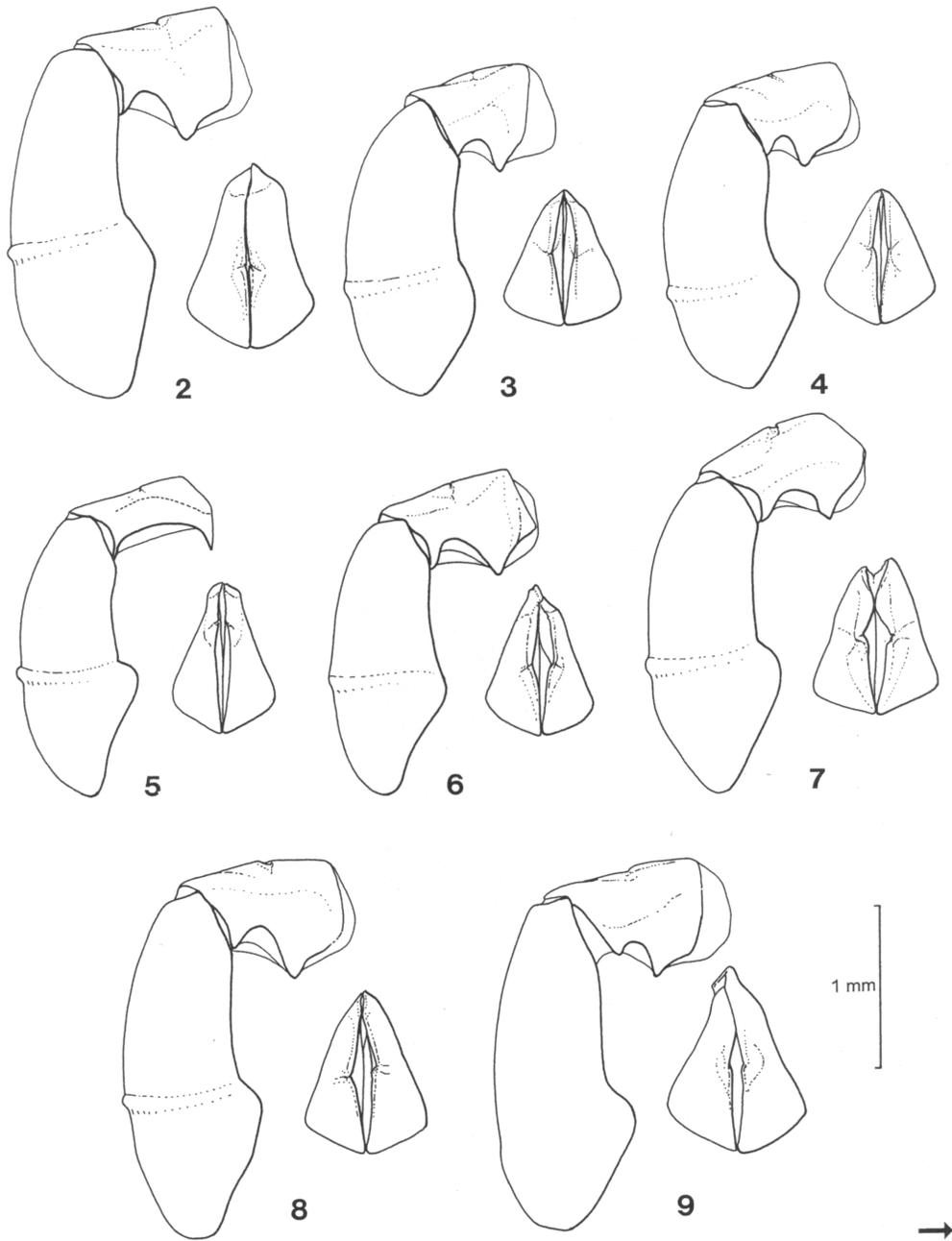
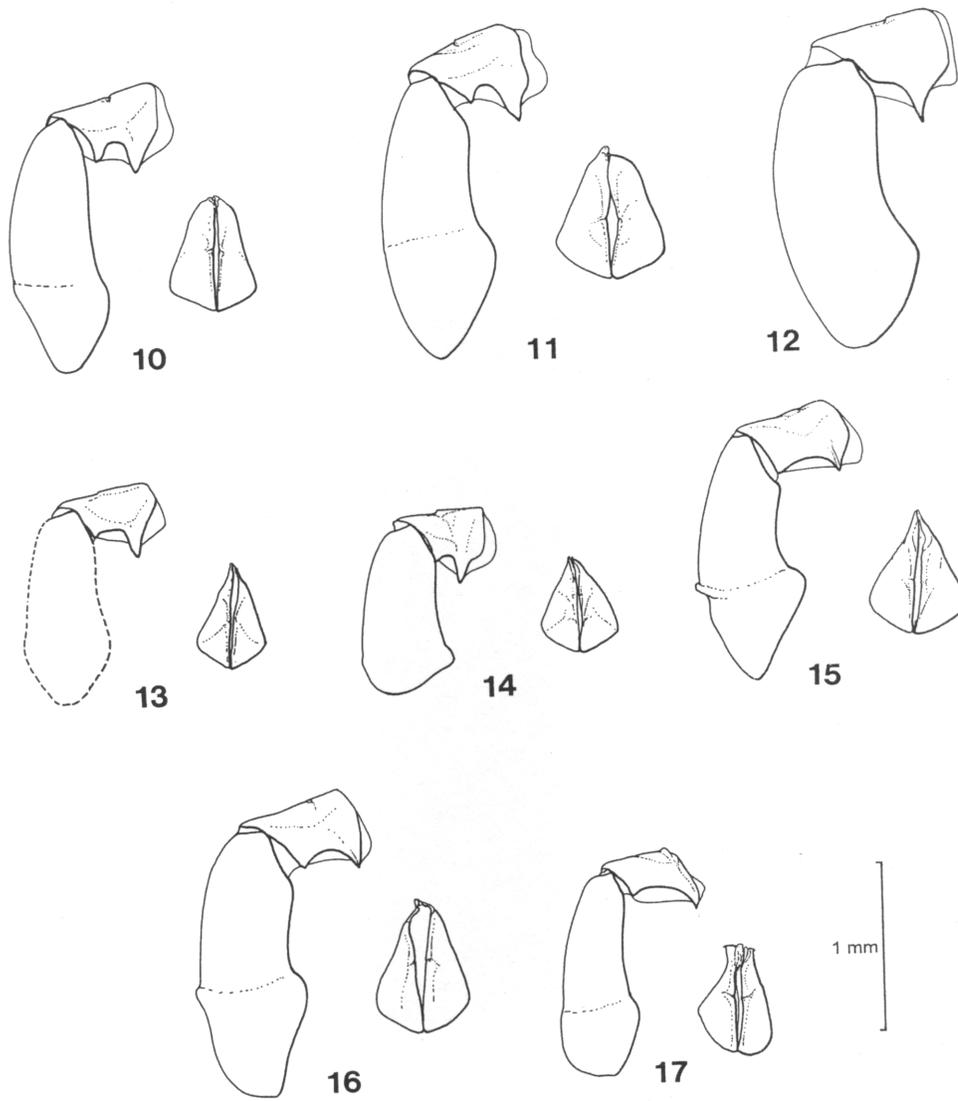


Fig. 2 à 17. – Édéage des *Milichus* ♂, vu de profil et de dessus (sauf 12). – 2, *M. picticollis*; – 3, *M. apicalis*; – 4, *M. dudleyorum*; – 5, *M. jugatus*; – 6, *M. durandi*; – 7, *M. rhodesianus*; – 8, *M. annae*; – 9, *M. boucomonti*; – 10, *M. merzi*; – 11, *M. serratus*; – 12, *M. incisiceps*; – 13, *M. dudleyae*; – 14, *M. dudleyi*; – 15, *M. inaequalis inaequalis*; – 16, *M. inaequalis lamottei*; – 17, *M. lecourti*.



HOLOTYPE: ♂, Malawi, Mt Ndirande, Limbe, I.1985, *C.O. Dudley leg.* et coll. > MNHN, Paris. PARATYPES, 7 ♂♀: Malawi, Mt Soche, Limbe, XII.1981, XII.1989 et X.1990; Malawi, Blantyre, Michiru Mountain Park, 3/17.VI.1991; Malawi, Zomba Town, 1000 m, human dung, night trap, XII.1982; tous *C.O. Dudley leg.*, coll. *C.O. Dudley*, Blantyre, et MNHN, Paris.

Comme indiqué ci-dessus, cette espèce est très proche de la précédente. Elle est dédiée au Dr Cornell Dudley, de Blantyre (Malawi), en témoignage d'amitié et de reconnaissance pour sa générosité à l'égard du Muséum.

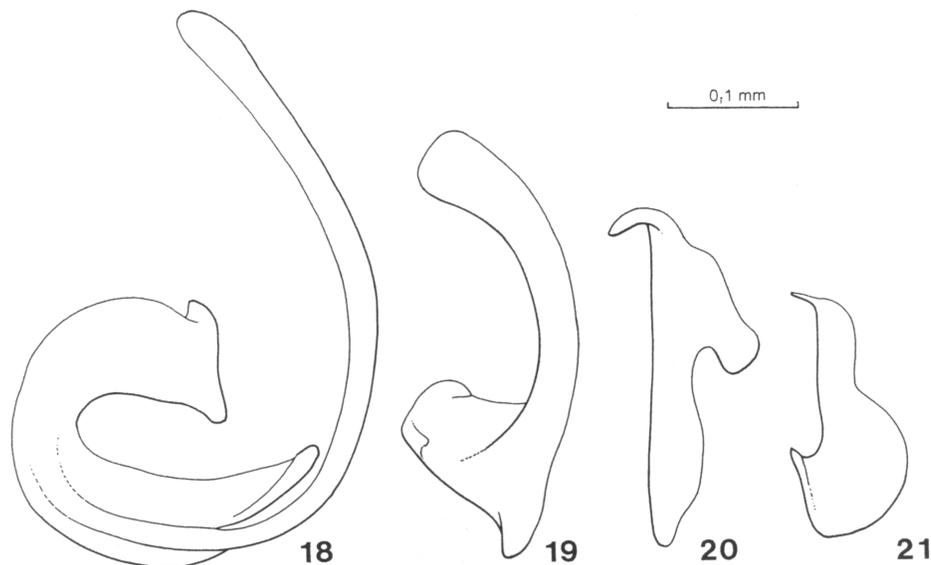


Fig. 18 à 21. – Lamelle copulatrice du sac interne de *Milichus* ♂. – 18, *M. dudleyorum*; – 19, *M. inaequalis inaequalis*; – 20, *M. merzi*; – 21, *M. dudleyi*.

Milichus inaequalis Boucomont, 1928, ssp. *lamottei* n. ssp.

Ce taxon se différencie de la sous-espèce nominative par les caractères suivants :

	ssp. <i>inaequalis</i>	ssp. <i>lamottei</i>
échancrure clypéale	en angle aigu, les dents clypéales relativement très longues	en angle obtus, les dents clypéales relativement courtes
punctuation des interstries élytraux	réticulée, les points en général bien séparés	rugueuse, les points confluent
fémurs moyens et postérieurs	testacés	bruns
édéage	fig. 15	fig. 16

Longueur : 4,6-5,9 mm ; largeur : 2,8-3,4 mm.

HOLOTYPE : ♂, Guinée, Mont Nimba, Ziéla (500 m), 2.V.1992, *M. Lamotte leg.*, MNHN, Paris. PARATYPES, 5 ex. : *idem*; Guinée, Sérédou (Macenta); Côte d'Ivoire, Parc national de Taï, station MATA-SEBSO, crotin d'éléphant, 29.VII.1981, *Y. Cambefort leg.* Tous au MNHN, Paris.

Il s'agit du représentant occidental d'une espèce décrite de l'est du Zaïre et se retrouvant en Uganda (NUMMELIN & HANSKI, 1989). Le type de Boucomont est une femelle (*cf.* JANSSENS, 1954), comme le cotype de sa collection (>MNHN).

ÉTABLISSEMENT D'UNE PHYLOGÉNIE

Le genre *Milichus* Péringuey, 1901, est exclusivement afrotropical. Dans l'immense ensemble des Onthophagini, il se caractérise par la morphologie particulière de la tête, qui offre un profond sillon transversal limité par deux carènes et interrompu par une carinule longitudinale médiane, l'ensemble formant un dispositif dans lequel viennent se loger les pattes antérieures repliées lorsque l'insecte est en position de défense (JANSSENS, 1954). Ce

dispositif est dû à plusieurs synapomorphies qui font de ce genre l'un des groupes monophylétiques les mieux définis des Onthophagini. Il est donc parfaitement légitime d'en effectuer l'analyse phylogénétique. Celle-ci est réalisée suivant les méthodes désormais usuelles d'analyse par micro-informatique (DARLU & TASSY, 1993). Pour effectuer une telle analyse, on a examiné 30 caractères morphologiques (Tableau I). Bien que le genre *Milichus* soit monophylétique et bien caractérisé, il n'est pas facile, dans l'état actuel de la connaissance des Onthophagini, de déterminer son groupe-frère. On a donc considéré un extra-groupe fictif, pour lequel tous les caractères retenus sont considérés comme plésiomorphes. La matrice de caractères ainsi obtenue (Tableau II) a été traitée par le logiciel PAUP, vers. 3.1 (SWOFFORD, 1992) en supposant que tous les caractères ont le même poids. Avec l'option «branch-and-bound», trois arbres équiprobables ont été extraits, d'une longueur de 62 pas (pour un minimum possible de 37 pas et un maximum de 117); indice de cohérence: 0,597; indice de rétention: 0,688. On a procédé alors à une pondération automatique suivant la méthode de Farris, d'après laquelle le poids des caractères est donné par le produit des indices de cohérence et de rétention obtenus pour chaque caractère lors de l'analyse précédente (DARLU & TASSY, 1993). Un seul arbre est ainsi finalement obtenu, dont les caractéristiques sont les suivantes: longueur: 29900 pas (minimum possible: 24954; maximum possible: 65876); indice de cohérence: 0,835; indice de rétention: 0,879 (fig. 22).

Tableau I. – Caractères morphologiques retenus pour l'établissement d'une phylogénie

N°	Nom du caractère	États du caractère	Codage
1	Présence de 2 carènes céphaliques transversales reliées par une carinule longitudinale	Non Oui	0 1
2	Taille	4-6 mm 6-10 mm	0 1
3	Coloration foncière	Entièrement sombre Testacé obscur	0 1
4	Avant du clypéus du mâle	Peu profondément échancré Très profondément échancré	0 1
5	Ponctuation du disque céphalique	Relativement fine Relativement forte	0 1
6	Carène céphalique postérieure des mâles	Régulièrement arquée ou presque rectiligne Anguleuse ou subanguleuse	0 1
7	Carène céphalique postérieure des mâles	De hauteur régulière ou plus élevée au milieu Plus élevée à ses extrémités qu'au milieu	0 1
8	Extrémités de la carène céphalique postérieure des mâles	En angle obtus En angle droit voire aigu	0 1
9	Avant du pronotum des mâles	Régulièrement convexe Déprimé ou rétus	0 1
10	Disque pronotal	Régulièrement convexe Avec des dépressions symétriques	0 1
11	Rebords latéraux du pronotum	Non crénelés Crénelés	0 1
12	Ponctuation pronotale: densité	Relativement éparses Relativement denses	0 1
13	Ponctuation pronotale: forme des points	Insertion des soies centrale Insertion des soies périphérique	0 1
14	Pilosité du disque pronotal	Relativement nette Nulle ou indistincte	0 1
15	Coloration des fémurs postérieurs	Semblable à celle du corps Plus claire que celle du corps	0 1
16	Dents des tibias antérieurs	Grandes Petites	0 1

17	Stries élytrales	Relativement étroites	0
		Relativement larges	1
18	Interstries dorsaux	Plans	0
		Relativement convexes	1
19	Ponctuation des interstries élytraux	simple et fine	0
		points ocellés ou confluent	1
		granulations confluentes	2
		granulations ordonnées	3
20	Pilosité des interstries élytraux	Bien distincte	0
		Nulle ou indistincte	1
21	Ponctuation du pygidium	Relativement épars	0
		Relativement dense	1
22	Pilosité du pygidium	Bien visible	0
		Nulle ou indistincte	1
23	Suture méso-métasternale	Bien distincte	0
		Indistincte	1
24	Pilosité du disque métasternal	Bien visible	0
		Nulle ou indistincte	1
25	Mésépisternes	Plans	0
		Nettement concaves	1
26	Édéage	Type 0	0
		Type 1 (fig. 2-4, 6-12)	1
		Type 2 (fig. 5)	2
		Type 3 (fig. 13-17)	3
27	Ornementation du sac interne	Sans épines à la base	0
		Avec deux groupes d'épines à la base	1
28	Lamelle du sac interne	Type 0	0
		Type 1 (fig. 18)	1
		Type 2 (fig. 19)	2
		Type 3 (fig. 20)	3
		Type 4 (fig. 21)	4
29	Coloration du pygidium	Semblable à celle du dessus	0
		Différente de celle du dessus	1
30	Séparation entre le clypéus et les joues	Non	0
		Incision nette	1

Tableau II. Matrice des caractères

n° caractère	1								2								3												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
outgroup	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>annae</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>apicalis</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>boucomonti</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>dudleyae</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	3	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>dudleyi</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	2	0	1	0	1	0	0	3	0	4	0	0	0	0	0
<i>dudleyorum</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	3	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>durandi</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	3	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>inaequalis</i>	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>incisiceps</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	2	0	1	0	?	?	0	1	?	?	1	0	0	0	0	0
<i>jugatus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	3	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>lecourti</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>merzi</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>picticollis</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>rhodesianus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	3	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>serratus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0

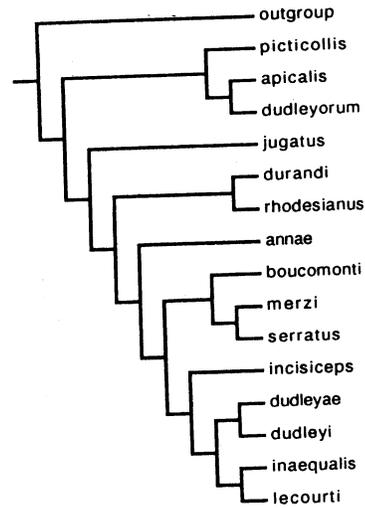


Fig. 22. – Arbre phylogénétique du genre *Milichus*.

BIOGÉOGRAPHIE

L'arbre phylogénétique obtenu fait ressortir les particularités suivantes: les espèces actuellement connues de *Milichus* se séparent en deux lignées. Dans la première ne figurent que trois espèces: *M. picticollis*, des savanes d'altitude d'Afrique orientale; *apicalis*, répandu à présent dans la quasi-totalité des savanes afrotropicales; et *dudleyorum*, qui ressemble beaucoup à ce dernier, dont il est sans doute un vicariant actuellement confiné au Malawi.

La seconde lignée comprend les onze autres espèces. L'arbre sépare d'abord *M. jugatus*, endémique des savanes sèches est-africaines, Éthiopie et Kenya (très abondant au P.N. Tsavo, dans les excréments d'éléphant: KINGSTON, 1977), puis la paire *durandi-rhodesianus*, dont la répartition est disjointe: Sénégal occidental pour le premier; du Kenya au Transvaal pour le second, et qui semble également ne se rencontrer que dans des zones de savanes ou forêts claires sèches (du type soudanien). En revanche, les neuf espèces restantes paraissent rechercher les zones plus humides: savanes du type guinéen, formations de transition forêt-savane, et forêts humides. *M. annae* se rencontre au nord-ouest et au sud-ouest du massif forestier congo-zaïrois (il est possible toutefois que sa répartition soit continue; en tout cas, les exemplaires connus sont bien semblables). On trouve ensuite trois espèces séparées en deux groupes géographiques: *M. boucomonti* au sud-est et la paire *M. merzi-serratus* au nord-ouest (Afrique occidentale), où *merzi* se rencontre en forêt et *serratus* en savane humide du type guinéen. Dans le groupe suivant, *M. incisiceps* semble se rencontrer également en savane humide ou «forêt claire» du type zambézien. Enfin, les quatre dernières espèces forment un ensemble assez homogène caractérisé par sa petite taille et son habitat forestier. Trois d'entre elles sont étroitement localisées dans certains lambeaux de forêt humide subsistant en Afrique orientale. *M. dudleyae* et *dudleyi* occupent ainsi quelques uns des innombrables îlots forestiers du Malawi, localisés sur des sommets peu élevés séparés par des aires cultivées (une répartition semblable est bien connue pour les espèces afrotropicales du genre *Charaxes*, PLANTRON, 1983). *M. inaequalis*, en revanche, possède une vaste répartition en forêt pluviale de basse altitude, où il se subdivise en deux taxons qui n'ont probablement qu'une valeur subsppécifique (ci-dessus). Enfin, *M. lecourti* possède une distribution relictuelle, dans des îlots forestiers d'altitude près du littoral du Kenya.

Parmi les enseignements apportés par cette analyse phylogénétique, le plus intéressant est la discontinuité que présentent certains groupes, discontinuité parfois sensible au sein d'une même espèce (*M. annae* et *inaequalis*). On note aussi un phénomène de «différenciation centripète»: dans la lignée *jugatus-lecourti*, on trouve d'abord des espèces de savanes sèches, puis de savanes humides, et enfin de forêt pluviale. Tout se passe comme si, à la faveur des extensions (et régressions) successives de la forêt (cf. CAMBEFORT, 1991), une lignée originellement localisée aux savanes sèches se soit progressivement adaptée à la forêt pluviale, cette adaptation semblant s'être faite en deux fois (mais peut-être simultanément): d'une part, *M. merzi*, séparé de *M. serratus*; d'autre part, les quatre espèces *dudleyae*, *dudleyi*, *inaequalis* et *lecourti*.

Ces quatre dernières espèces occupent la forêt humide et forment un groupe à part, mais ni particulièrement primitif, ni radicalement opposé aux espèces de savane. En fait, ce groupe semble ne s'être différencié qu'à une date relativement récente, à partir d'une souche qui peuplait probablement la savane humide et les «forêts claires» des types guinéen et zambézien. La disjonction partielle (?) de l'aire de *M. annae*, ainsi que celle,

totale, de la triade *M. boucomonti-merzi/serratus* semble indiquer le partage d'une aire de savane humide par suite d'une extension de la forêt, *M. merzi* s'étant par la suite cantonné à la forêt humide. Ceci pose le problème de l'âge des espèces de *Milichus*. Même si le genre date sans doute du Tertiaire, comme c'est le cas pour la plupart des genres actuels de la famille, il est probable que les espèces sont beaucoup plus récentes. J'aurais tendance à penser que leur répartition actuelle, et donc peut-être leur existence même, reflète les derniers bouleversements climatiques survenus en Afrique. Par exemple, la disjonction (?) intra-spécifique observée dans l'espèce *M. annae*, disjonction qui n'a pas entraîné de différenciation taxonomique, pourrait dater du dernier épisode (actuel) de rétraction des savanes et d'expansion de la forêt pluviale: on sait en effet que le climat de l'Afrique est devenu plus humide vers 12 000 B.P., après la phase aride du Pléistocène terminal qui avait elle-même commencé vers 20 000 B.P. (cf. par exemple GASSE *et al.*, 1980). En revanche, la séparation des deux sous-espèces de *M. inaequalis* serait antérieure, et daterait cette fois d'une phase de rétraction de la forêt pluviale, peut-être de la phase aride du Pléistocène terminal. Le climat de l'Afrique a continué à fluctuer au cours de l'Holocène, même si c'est dans de moindres proportions, et on ne peut exclure que la séparation de certains taxons soit encore plus récente. Je rappelle à ce sujet que, dans un autre groupe de Coléoptères (les Paussidae), les travaux de NAGEL (1986, 1987) ont montré qu'une isolation de 5000 ans seulement suffisait à individualiser certaines espèces. La séparation *dudleyae/dudleyi* serait peut-être de cet ordre de grandeur.

TABLEAU DE DÉTERMINATION DES ESPÈCES

1	Pronotum et interstrie élytraux glabres	2
–	Pronotum et interstries élytraux à pubescence bien visible	4
2	Corps bien testacé, à ponctuation fine et éparse; édéage: fig. 2	<i>picticollis</i> (Gerstaecker, 1871)
–	Corps non ou à peine taché de testacé, à ponctuation dense	3
3	Sixième interstrie élytral taché de testacé à la base; interstries élytraux à ponctuation râpeuse, assez forte et très dense; édéage: fig. 3	<i>apicalis</i> (Fähræus, 1857)
–	Sixième interstrie élytral entièrement testacé; ponctuation des interstries élytraux moins forte et moins dense; édéage: fig. 4	<i>dudleyorum</i> n. sp.
4	Rebord latéral du pronotum non crénelé; édéage: fig. 5	<i>jugatus</i> d'Orbigny, 1907
–	Rebord latéral du pronotum crénelé	5
5	Interstries élytraux à granules assez denses ou denses, bien séparés et distincts	6
–	Interstries élytraux à ponctuation ou granulation confluyente	7
6	Ponctuation céphalique et pronotale forte et dense, réticulée sur les interstries élytraux; édéage: fig. 6	<i>durandi</i> n. sp.
–	Ponctuation céphalique et pronotale moins dense, non réticulée sur les interstries élytraux; édéage: fig. 7	<i>rhodesianus</i> Péringuey, 1905
7	Pygidium à pilosité nulle ou indistincte; édéage: fig. 8	<i>annae</i> Nicolas & Cambefort, 1994
–	Pygidium à pilosité bien distincte	8
8	Avant du clypéus peu profondément échancré; mésépisternes nettement concaves	9
–	Avant du clypéus profondément échancré; mésépisternes plans	11
9	Stries élytrales relativement étroites; interstries plans; édéage: fig. 9	<i>boucomonti</i> n. sp.
–	Stries élytrales assez larges; interstries relativement convexes	10
10	Extrémités de la carène céphalique postérieure presque en angle aigu; dents du tibia antérieur petites; pilosité du disque métasternal bien visible; édéage: fig. 10	<i>merzi</i> Cambefort, 1983
–	Extrémités de la carène céphalique postérieure en angle obtus; dents du tibia antérieur grandes; pilosité du disque métasternal indistincte; édéage: fig. 11	<i>serratus</i> d'Orbigny, 1907
11	Ponctuation céphalique relativement fine; disque pronotal régulièrement convexe; coloration du	

- pygidium différente de celle du dessus; édéage: fig. 12 *incisiceps* Janssens, 1954
- Ponctuation céphalique relativement forte; disque pronotal marqué d'impressions symétriques, superficielles; coloration du pygidium identique à celle du dessus 12
- 12 Carène céphalique postérieure ♂ anguleuse ou subanguleuse; coloration des fémurs postérieurs semblable à celle du corps; sac interne sans épines à la base 13
- Carène céphalique postérieure ♂ régulièrement arquée ou presque rectiligne; coloration des fémurs postérieurs plus claire que celle du corps; base du sac interne armée d'épines 14
- 13 Dents clypéales relativement aiguës; interstries élytraux plans; édéage: fig. 13 *dudleyae* n. sp.
- Dents clypéales émoussées; interstries élytraux subconvexes; édéage: fig. 14 *dudleyi* n. sp.
- 14 Dessus noir, plus ou moins taché de testacé obscur; avant du pronotum ♂ abruptement rétus; stries élytrales relativement étroites; interstries à ponctuation réticulée ou rugueuse; édéage: fig. 15-16 *inaequalis* Boucomont, 1928
- Dessus taché de testacé clair; avant du pronotum ♂ régulièrement convexe; stries élytrales assez larges; interstries à granulations confluentes; édéage: fig. 17 *lecourti* Nicolas & Cambefort, 1994

AUTEURS CITÉS

- BOUCOMONT A., 1928. - Coprophaga Africana. 4^e note. *Revue de Zoologie africaine*, 15 (4): 415-425.
- CAMBEFORT Y., 1983. - Nouveaux *Scarabaeidae* s. str. de Côte-d'Ivoire et de pays voisins [Coleoptera]. *Revue française d'Entomologie*, (Nouvelle Série), 5 (1): 7-9.
- 1991. - *Biogeography and evolution*. In I. Hanski & Y. Cambefort (éd.) *Dung beetle ecology*. Princeton (U.S.A.): Princeton University Press: 51-67.
- DARLU P. & TASSY P., 1993. - *Reconstruction phylogénétique: Concepts et méthodes*. Paris: Masson, xvi + 245 pp.
- GASSE F., ROGNON P., & STREET F.A., 1980. - Quaternary history of the Afar and Ethiopian Rift lakes. In M.A.J. Williams & H. Faure (éd.), *The Sahara and the Nile*. A.A. Balkema, Rotterdam, p. 361-400.
- JANSSENS A., 1954. - Révision du genre *Milichus* Péringuey (Coleoptera, Scarabaeidae, Onthophagini). *Annales du Musée du Congo*, Tervuren, in-4°, Zoologie, 1: 395-399.
- KINGSTON T.J., 1977. - *Natural manuring by elephants in the Tsavo National Park, Kenya*. Thèse de Ph. D., Université d'Oxford.
- NAGEL P., 1986. - Die Methode der Arealsystemanalyse als Beitrag zur Rekonstruktion der Landschaftgenese im tropischen Africa. *Geomethodica*, 11: 145-176.
- 1987. - *Arealsystemanalyse afrikanischer Fühlerkäfer (Coleoptera, Carabidae, Paussinae)*. Franz Steiner Verlag Wiesbaden GmbH, Stuttgart, 233 p.
- NICOLAS J.-L. & CAMBEFORT Y., 1994. - Deux nouvelles espèces du genre *Milichus* Péringuey [Coleoptera, Scarabaeidae]. *Revue française d'Entomologie*, (Nouvelle Série), 16 (1): 41-44.
- NUMMELIN M. & HANSKI I., 1989. - Dung beetles of the Kibale Forest, Uganda: Comparison between virgin and managed forest. *Journal of tropical Ecology*, 5: 349-352.
- PÉRINGUEY L., 1901. - Descriptive catalogue of the Coleoptera of South Africa (Lucanidae and Scarabaeidae). *Transactions of the South African Philosophical Society*, 12 (1) [1900]: 1-563, pl. I-IX, p. i-viii.
- 1905. - Sixth contribution to the South African Coleopterous fauna. Description of new species of Coleoptera in the collection of the South African Museum. *Annals of the South African Museum*, 3 [1904]: 167-300, pl. XIII.
- PLANTROU J., 1983. - *Systématique, biogéographie et évolution des Charaxes africains (Lepidoptera, Nymphalidae)*. École normale supérieure, Publications du Laboratoire de Zoologie, n° 25, 493 p.
- SWOFFORD D.L., 1992. - PAUP: *Phylogenetic analysis using parsimony*, Version 3.1. Illinois Natural History Survey, Champaign.