

# CARACTÉRISATION ECOLOGIQUE ET FAUNISTIQUE DES PEUPELEMENTS D'ORTHOPTÈRES EN MONTAGNE AUVERGNATE

Emmanuel BOITIER

*Société d'Histoire Naturelle Alcide-d'Orbigny*

*Reignat, F-63320 Montaigut-le-Blanc*

*emmari@club-internet.fr*

**Résumé.** 237 relevés réalisés entre 1999 et 2002 ont permis de caractériser écologiquement et faunistiquement les peuplements d'Orthoptères en montagne auvergnate. L'influence déterminante ou non de différents facteurs abiotiques (altitude, exposition, hygrotophie édaphique) et de la structure de la végétation a été examinée d'un point de vue global, avec la richesse spécifique comme variable à expliquer, et d'un point de vue autoécologique, en examinant la distribution des espèces à titre individuel. L'altitude est un facteur net d'appauvrissement spécifique : on constate en particulier une véritable discontinuité de part et d'autre de la cote théorique de 1300 m. Plus que par l'apparition substantielle d'éléments orophiles (d'un point de vue spécifique et fréquentiel), la prise d'altitude se caractérise bien davantage en montagne auvergnate par la disparition des éléments collinéens. Les résultats liés à l'exposition suggèrent une recherche active des expositions orientales (est et sud-est) et occidentales (ouest et sud-ouest) chez les Orthoptères en altitude, de même que l'analyse hygrotophique permet de noter une réorganisation spatiale des espèces en faveur de milieux plus frais en altitude, à l'inverse de ce que l'on observe en plaine. On constate par ailleurs que les Orthoptères s'accommodent (voire recherchent) des végétations de plus en plus hautes et de plus en plus fourrées au fur et à mesure de l'élévation altitudinale. Tous ces résultats généraux s'accordent pour désigner sinon un véritable tropisme de fraîcheur chez les Orthoptères en montagne auvergnate, mais au moins un évitement des milieux les plus secs et les plus ensoleillées, évitement d'autant plus marqué que l'on gagne les plus hautes altitudes. Par ailleurs, l'identité faunistique et écologique des différents peuplements a été établie : nous avons identifié six synusies montagnardes et une synusie subalpine. Nous avons comparé pour ce faire l'efficacité respective des méthodes mathématiques multivariées, d'une part, et de la méthode entomocénétique dérivée de la phytosociologie et mise au point par DEFAUT, d'autre part. Ces deux méthodes s'avèrent parfaitement complémentaires. Les peuplements d'Orthoptères, à l'instar des espèces végétales, ont également un fonctionnement propre et autonome dans un espace à n dimensions (paramètres environnementaux), et sont structurés par des lois fonctionnelles et évolutives. Au final, on peut donc bel et bien parler de véritables entités en ce qui concerne ces peuplements : ils constituent de ce fait un élément supplémentaire et informatif pour l'étude et la compréhension des écosystèmes d'altitude.

**Mots clé.** *Orthoptera* ; autoécologie ; synécologie ; peuplements ; altitude ; exposition ; hygrotophie ; structure de végétation ; Auvergne.

**Abstract.** We characterised ecological constraints and faunistic composition of Orthoptera communities in Auvergne mountains by the analysis of 237 samplings performed between 1999 and 2002. We tested the influence of vegetation structure and abiotic factors (altitude, exposition, edaphic hygrotophy) on global richness and on the distribution of each species. The main results concerning global specific richness (GSR) are as follows: (i) GSR clearly decreases with altitude, particularly above 1,300 m ASL where fauna composition and community parameters change. The decrease of GSR with growing altitude is mainly due to the reduction of collinean species, weakly balanced by orophile fauna. (ii) The Orthoptera are preferentially located in east (E and SE) or west (W or SW) orientation at higher altitudes but in south orientation at collinean stage. Likewise, GSR increases with increasing hygrotophy above 1,300 m ASL, in contrast to the situation observed below, where dry conditions are preferred. (iii) Elevating altitude is linked to an active finding of refugee in higher and more compact vegetation. Community structure and composition were studied with the help of two complementary methods: multivariate analyses (factor analysis and hierarchical classification) and Defaut's entomocenotic method (derived from the principles of phytosociology). We described six mountain synusies and one subalpine synusy. We demonstrated that each orthoptera community, as for plants, shows particular and autonomous reactions against the environmental parameter constraints in a n-dimension space, revealing functional and evolutive laws. As a result, these communities constitute important entities to a better defining and understanding of mountain ecosystems.

**Key words.** *Orthoptera* ; autoecology ; synecology ; communities ; altitude ; exposition ; hygrotophy ; vegetation structure ; Auvergne.

**Avertissement.** Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un *Diplôme d'Études et de Recherches* en sciences de la vie et de la terre, faculté des sciences et techniques de Limoges, laboratoire de biologie des populations, sous la direction de Monsieur Daniel PETIT, maître de conférences. Il est reproduit ici *in extenso*, tel qu'il a été examiné par le jury (en octobre 2003).

## INTRODUCTION

La chorologie végétale est directement perceptible par tout observateur si bien que la végétation est logiquement utilisée comme cadre bioclimatique universel (DEFAUT, 1998). Il existe aussi, moins directement discernable, une zonation animale et plus particulièrement entomologique. Les insectes étant des êtres ectothermes, la température de leur corps dépend essentiellement des conditions climatiques du milieu : ce sont à ce titre des indicateurs potentiels du climat. En zone montagneuse plus particulièrement, cette zonation est bien davantage apparente car la modification brusque des composantes environnementales induit des réponses nettes de la part des êtres vivants. Néanmoins, la perception précise de cette zonation suppose des investigations écologiques relativement fines.

Les Orthoptères (*Insecta, Orthoptera*) sont des insectes avant tout distribués dans les régions tropicales et subtropicales. En Europe, les espèces sont pour la plupart originaires de régions chaudes (notamment du bassin méditerranéen). De ceci nous pouvons déduire que dans une grande majorité, ce sont des insectes exigeants vis-à-vis de la température et que ce paramètre constitue pour un nombre élevé d'espèces un facteur bionimique essentiel (BELLMANN & LUQUET, 1995). En outre, il s'agit d'insectes largement répandus et généralement abondants, qui se distinguent généralement par leur fidélité à un type d'habitat précis (milieux ouverts à semi-ouverts presque exclusivement en régions tempérées) et par leur grande sensibilité à l'évolution des écosystèmes. Dans ce contexte, il semble raisonnable de considérer les Orthoptères comme des candidats pertinents à l'étude de la zonation animale en région montagneuse.

L'étude de l'autoécologie des Orthoptères en région montagneuse a déjà été abordée de manière détaillée dans plusieurs massifs de France métropolitaine : le Massif Central (VOISIN, 1979), les Alpes (DREUX, 1962) et les Pyrénées (MARTY, 1968). On dispose donc aujourd'hui d'une documentation de portée spécifique très approfondie. A l'échelle plus globale des peuplements, les informations concernant ces insectes sont en revanche beaucoup plus parcimonieuses et il n'est guère que les travaux de GRASSE (1929) et de DEFAUT (1994) qui s'y soient précisément attachés, respectivement à l'échelle globale du pays et dans la chaîne pyrénéenne. Plus récemment, MOSSOT (1999) a établi des listes d'espèces caractéristiques ainsi que des amplitudes altitudinales spécifiques en fonction des différents étages de végétation, dans le Parc National du Mercantour.

Il reste donc à l'évidence des connaissances à acquérir sur les aspects synécologiques et faunistiques des peuplements d'Orthoptères dans les zones montagneuses de notre pays. C'est dans ce cadre de recherche qu'entre le présent travail, appliqué géographiquement à l'étude des piémonts et massifs montagneux de la partie occidentale de l'Auvergne. Il concerne les régions naturelles suivantes : les Monts-Dore, la Chaîne des Puys, l'Artense, le Cézallier, le Pays des Couzes, dans le Puy-de-Dôme, et plus accessoirement les Monts du Cantal et le Devès. D'une manière tout à fait fortuite (liée à nos facilités de déplacement), la zone ainsi délimitée correspond à la

partie occidentale de l'ancienne "*civitas*" des Arvernes, devenue province de l'Auvergne, divisée en Basse (l'actuel département du Puy-de-Dôme et l'arrondissement de Brioude en Haute-Loire) et Haute Auvergne (aujourd'hui département du Cantal).

Notre objectif est le suivant :

- d'abord, parvenir à mesurer l'influence déterminante ou non de différents facteurs abiotiques simples (altitude, exposition, hygrotrophie édaphique) et de la structure de la végétation sur la biodiversité :
  - d'un point de vue global, avec la richesse spécifique comme variable à expliquer<sup>1</sup> ;
  - d'un point de vue autoécologique, en examinant la distribution des espèces à titre individuel ;
- ensuite, établir l'identité faunistique et écologique des différents peuplements et comparer à ce sujet l'efficacité respective des méthodes mathématiques multivariées, d'une part, et de la méthode entomocénétique dérivée de la phytosociologie mise au point par DEFAUT (1994 et mises à jour), d'autre part ;
- enfin, parvenir à établir une véritable carte d'identité biocénétique des différents peuplements montagnards auvergnats afin de voir comment ils s'inscrivent dans le schéma syntaxonomique général établi par DEFAUT (*ibid.*) ; soulignons d'emblée que ce dernier point n'a pu être finalisé dans le cadre des contraintes temporelles assujetties à ce travail.

Ce projet nous place évidemment dans une perspective cénétique : les espèces ne sont pas envisagées en tant que telles, mais dans le cadre des peuplements. Un peuplement est un ensemble d'êtres vivants d'un même aspect physiologique ou des individus d'un même taxon occupant en commun un milieu ou un espace donné (DA LAGE & METAILIE, 2000). Bien que le terme de peuplement doit être préféré lorsque les relations entre les espèces qui composent la "*communauté*" étudiée sont inconnues (DUFRENE, 1992, p. 92), nous parlerons plus volontiers par la suite de synusies, lesquelles sont des "*fractions de la biocénose dont les limites peuvent être d'ordres divers : écologique, taxonomique, physiologique ou temporel. Ici les limites sont à la fois taxonomiques car les espèces constitutives sont recrutées uniquement parmi les Orthoptères (Super-Ordre des Orthoptéroïdes pour être précis : Ensifera, Caellifera, Mantodea), et écologiques car ne sont pris en compte que les Orthoptères vivant en milieu épigé*" (DEFAUT, 1994, pp. 22-23).

La nouveauté de cette recherche réside dans le fait qu'elle n'a pas encore été abordée dans l'aire géographique ici délimitée ; elle pourrait apporter à terme des éléments nouveaux même pour ce qui est des unités syntaxonomiques de rang supérieur et permettra très probablement la réactualisation du schéma de l'étage montagnard et peut-être subalpin (B. Defaut, *comm. pers.*, 17.XII.2002). En outre, d'une manière générale, l'influence des paramètres abiotiques en montagne sur les Orthoptères (à la fois à

<sup>1</sup> Notre méthode d'investigation, choisie pour obtenir conjointement le nombre maximal de points d'échantillonnage (ou relevés, cf. *infra*) et leur répartition horizontale (géographique) et verticale (altitude) la plus vaste possible, ne nous a pas permis d'acquérir d'éléments sur la densité spécifique par unité de surface, autre paramètre descriptif fondamental des peuplements.

titre spécifique mais aussi à l'échelle des synusies) n'a été que peu abordée jusqu'à présent en France métropolitaine.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

Nous avons utilisé une méthode à base de relevés dans lesquels la liste des espèces contactées est étroitement associée à une analyse structurale de la végétation.

### 1. Période et conditions de prospection

Les prospections ont été réalisées durant le moment de l'année où les chances de rencontrer des individus adultes (imagos) sont les plus importantes, toutes espèces confondues. Pour le Massif Central, VOISIN (1979, p. 7) a défini cette "période utile" comme débutant en août et se terminant dès les premiers jours de septembre. Ceci sous-entend que nous n'avons pas pris en compte les stades larvaires dans ce travail, à de rares exceptions près, c'est-à-dire quand l'identification spécifique pouvait se faire sans équivoque.

Au cours de la journée, ce sont les heures les plus chaudes qui sont les plus propices aux inventaires d'Orthoptères car c'est au cours de cette période que ces insectes sont les plus actifs : dans la pratique, tous les relevés ont été réalisés entre 8 et 15 h T.U. En outre, les conditions météorologiques les plus favorables consistent en un ciel dégagé, un vent faible à nul et une température suffisamment élevée.

### 2. Choix des stations

Il est entendu par station, l'endroit précis sur le terrain où est effectué un inventaire orthoptérique.

Le choix des stations est réalisé selon leur homogénéité apparente. En pratique, une station doit être homogène quant à la structure de sa végétation (c'est-à-dire qu'elle doit concerner un seul biotope à la fois) sur une surface minimale de 100 m<sup>2</sup>. Cette valeur correspond à une surface sous laquelle VOISIN (1979, p. 11) conseille de ne pas descendre. Dans la pratique, nous avons essayé de travailler sur des surfaces supérieures à cette valeur autant que possible et, en réalité, nous avons souvent pu opérer sur des surfaces de l'ordre de 2500 m<sup>2</sup>.

Dans chaque station, l'observateur progresse lentement dans la zone ainsi choisie et identifie tous les Orthoptères qui y sont présents. La progression se fait ordinairement en spirale, de manière à éviter aux individus de déserrer la station en les "ramenant" en son centre.

### 3. Identification et abondance des espèces

L'identification des spécimens est effectuée à vue et/ou à l'ouïe. L'écoute et la reconnaissance de la stridulation des mâles est un complément très utile qui permet de repérer des espèces qui seraient passées inaperçues ; cette écoute est même indispensable pour identifier les deux espèces affines *Chorthippus biguttulus* et *Chorthippus mollis* dont la morphologie est quasiment identique. Les spécimens ne pouvant être identifiés sur le terrain sont capturés en vue d'un examen ultérieur. L'identification est réalisée à partir des clés proposées par RAGGE & REYNOLDS (1998) et par DEFAUT (1999).

Au cours des relevés, un indice d'abondance est attribué à chaque espèce contactée. Il est défini comme suit : indice \* (ou 1) = 1 ou 2 individus observés sur le périmètre ; indice \*\* (ou 2) = 3 à 10 individus ; indice \*\*\* (ou 3) = plus de 10 individus.

### Cas particulier des recherches nocturnes

En parallèle des recherches diurnes, nous avons ponctuellement cherché à compléter l'inventaire des espèces par des investigations crépusculaires et nocturnes. L'objectif était de chercher à contacter plus particulièrement les Ensifères (sauterelles et grillons), qui sont surtout actifs la nuit, en règle générale.

Si quelques espèces émettent des émissions audibles pour l'oreille humaine, la plupart des émissions se situent dans les hautes fréquences. Le matériel alors utilisé est un détecteur d'ultrasons (marque Pettersson Elektronik AB<sup>TM</sup>, modèle D 240x) qui permet de travailler à la fois en hétérodyne et en expansion de temps (x 10 et x 20 fois). Pour les espèces ne pouvant être identifiées sur le terrain, les émissions sont enregistrées (sur mini-disc numérique) et analysées ultérieurement à l'aide d'enregistrements de référence.

### 4. Analyse structurale de la végétation

L'analyse structurale est réalisée une fois l'inventaire des espèces terminé (afin de bien "s'imprégner" de la station). Elle est établie selon un formulaire contenant les entrées suivantes :

- Code de la station ;
- Département ;
- Commune ;
- Altitude ;
- Exposition : 8 octants (N, NE, E, SE, S, SW, W, NW) et terrain plat ;
- humidité stationnelle (en été) : 6 classes (HH, H, MH, MX, X et HX) ;
- Type de milieu ;
- Recouvrement végétal total (en %) ;
- Pourcentage de sol nu ;
- Recouvrement cryptogamique ;
- Recouvrement herbacé : bas (<10 cm de hauteur), moyen (10-50 cm), haut (50-100 cm) et très haut (>100 cm) ;
- Recouvrement arbustif : bas (<0,5 m), moyen (0,5-2 m) et haut (2-6 m) ;
- Recouvrement arboré ;
- Pourcentage des rochers et/ou cailloux ;
- Date du relevé ;
- Conditions météorologiques.

L'ensemble de ces opérations (du choix de la station, la réalisation de l'inventaire jusqu'à l'analyse structurale de la végétation) constitue un **relevé** proprement dit.

### Quelques précisions sur les paramètres

**Altitude** : elle est repérée directement sur le terrain à l'aide d'un altimètre ou ultérieurement sur carte IGN, avec une précision de 5 m ;

**Exposition** : elle est repérée directement sur le terrain à l'aide d'une boussole ou ultérieurement sur carte IGN. Nous avons considéré qu'un terrain était plat (exposition dite zénithale) si la pente moyenne de la station était inférieure ou égale à 10 % (soit une

distance séparant 2 courbes de niveaux contiguës supérieure ou égale à 2 mm sur le fond cartographique au 1/25000e).

Notons que pour un nombre suffisamment élevé de relevés (au moins 15 par espèce) un indice d'adret (cf. LEBRETON *et al.*, 2000, p. 78) est calculé : il exprime le rapport (en %) entre les nombres (corrigés) de relevés dans les secteurs SE, S et SW d'une part et NW, N et NE d'autre part, c'est-à-dire versants méridionaux *versus* versants septentrionaux *stricto sensu*. Plus cet indice est élevé et plus l'espèce considérée recherche les expositions ensoleillées, à l'inverse plus il est faible plus l'espèce fuit de telles expositions (il s'agit donc d'un gradient d'héliothermophilie). Afin de pallier la distribution aléatoire des expositions, une correction a été réalisée au niveau de chaque octant afin de ramener le nombre total de relevés à l'équirépartition ;

**Humidité stationnelle (en été)** : l'humidité stationnelle a été évaluée selon les préconisations de DEFAUT (1994, pp. 49-51). De la sorte, les stations sont catégorisées en 6 classes : **HH** hyperhygrophile (classe 1), **H** hygrophile (classe 2), **MH** mésohygrophile (classe 3), **MX** mésoxérique (classe 4), **X** xérique (classe 5) et **HX** hyperxérique (classe 6) : tableau 1.

La classe **HH** concerne les stations qui sont continuellement gorgées d'eau ou qui comptent de l'eau libre tout au long de la saison, tandis que la classe **H** désigne les stations à humidité temporaire (souvent en période hivernale et/ou vernal dans notre zone d'étude) ou qui sont humides seulement en profondeur. D'un point de vue de la végétation, les premières se caractérisent par des espèces uniquement hygrophiles, tandis que pour les secondes, la végétation hygrophile est discontinue et souvent répartie par tâches.

L'adret concerne classiquement les expositions SE, S et SW, et l'ubac les expositions NW, N et NE. Compte tenu des contraintes topographiques en région montagnarde, nous avons arbitrairement considéré que les expositions orientées à l'est devaient être rattachées à l'adret pour l'évaluation de l'hygrotophie édaphique, dans la mesure où ces zones bénéficient les premières de l'ensoleillement matinal. Ceci semble être important pour les Orthoptères : cela a déjà été évoqué par VOISIN (1981), à propos de *Metrioptera saussuriana*. A l'inverse, nous avons classé les expositions orientées à l'ouest comme appartenant à l'ubac.

**Type de milieu** : est ici consigné le grand type d'habitat avec référence éventuellement à une (ou plusieurs) espèce(s) végétale(s) dominantes (exemple : pelouse à genévrier, lande à callune...);

**Tableau 1 - Hygrotophie édaphique des stations selon le substrat et l'exposition (d'après DEFAUT, 1994).**

Recouvrement végétal	adret	plat	ubac
<i>Substrat perméable</i>			
< 30 %	HX	HX	X
30 à 70 %	HX	X	MX
> 70 %	X	MX	MX
<i>Substrat imperméable</i>			
< 30 %	HX	X	MX
30 à 70 %	X	MX	MX
> 70 %	MX	MH	MH

**Recouvrement végétal total** : ce recouvrement est la somme des recouvrements des strates cryptogamique, herbacée, arbustive et arborée ;

D'une manière générale, les recouvrements sont une estimation de la surface occupée par la projection au sol des différentes strates, avec un pas de 2,5 %. Pour ce faire, nous nous sommes utilement inspiré des schémas fournis par PRODON (1988, pp. 20-21). Par définition, le recouvrement total est de 100 % toutes strates confondues. La valeur (précise) de 2,5 % ne doit pas faire illusion : il ne s'agit ici que d'une estimation ; dans la pratique, nous avons considéré que tout élément présent (exemple : une tâche de sol nu) représentait au minimum 2,5 % de la surface totale, l'étude des Orthoptères amenant souvent, en effet, à raisonner et travailler en terme de micro-surfaces (notre expérience de terrain nous montre ainsi que dans le cas particulier de la famille des Tétrigidés, quelques dm<sup>2</sup> de sol dénudé suffisent à l'apparition de certaines espèces au sein d'une pelouse à couverture végétale globalement continue).

A partir de ces recouvrements, il est possible de calculer le barycentre g des hauteurs des strates de chaque relevé, défini comme suit.

#### **Mode de calcul du barycentre du toit de la formation**

Les différentes hauteurs de la végétation sont réparties en 6 classes :

- Classe 1** - Surface de sol nu plus surface des rochers et cailloux
- Classe 2** - Recouvrement cryptogamique
- Classe 3** - Recouvrement herbacé bas (<10 cm)
- Classe 4** - Recouvrement herbacé moyen (10-50 cm) plus recouvrement arbustif bas (<50 cm)
- Classe 5** - Recouvrement herbacé haut (50-100 cm) plus recouvrement herbacé très haut (>100 cm) plus recouvrement arbustif moyen (0,5-2 m)
- Classe 6** - Recouvrement arbustif haut (>2 m) plus recouvrement arboré.

Le calcul du barycentre g nous donne (R = recouvrement) :

$$g = [R \text{ Classe 1} + (2 \times R \text{ Classe 2}) + (3 \times R \text{ Classe 3}) + (4 \times R \text{ Classe 4}) + (5 \times R \text{ Classe 5}) + (6 \times R \text{ Classe 6})] / R \text{ total} (= 100 \%)$$

Cette valeur de g est alors catégorisée schématiquement selon quatre stades de hauteur :

**Stade I** : milieux très bas -  $g < 2,5$ .

Ce stade correspond à des stations à végétation rase discontinue, laissant apparaître le substrat à nu (terre et/ou roche), et pouvant présenter une surface cryptogamique (mousses, lichens) plus ou moins étendue. Il résulte soit d'un processus naturel (pelouses pionnières par exemple) ou d'un processus de dégradation d'origine animale (surpâturage combiné au piétinement) ou humaine (gyrobroyage, piétinement).

**Stade II** : milieux bas -  $2,5 < g < 3,5$ .

Ce stade correspond à des stations à végétation basse et continue ou presque. La strate dominante est la strate herbacée de moins de 10 cm de hauteur. Ce stade résulte souvent d'un pâturage plus ou moins intense, mais peut concerner dans de rares cas une végétation naturellement basse sise sur des sols très

superficiels, ou encore des milieux venant d'être fauchés.

**Stade III** : milieux de hauteur moyenne -  $3,5 < g < 4,5$ .

Ce stade correspond à des stations à végétation moyenne et continue. La strate dominante est la strate herbacée de hauteur comprise entre 10 et 50 cm, ou bien une végétation arbustive dont la hauteur reste également inférieure à 50 cm (par exemple, cas de la callunaie et de la myrtille). Ces stations bénéficient d'une pression de pâturage modérée à nulle, ce qui conduit généralement à leur envahissement par les ligneux à plus ou moins long terme.

**Stade IV** : milieux hauts -  $g > 4,5$ .

Ce stade correspond à des stations à végétation haute et continue. La strate dominante est généralement la strate arbustive de hauteur supérieure à 50 cm ou la strate herbacée de plus de 1 m (cas des ptéridaies par exemple ou des prairies sur sols profonds, ou encore des végétations hygrophiles). Ces stations bénéficient ordinairement d'une pression de pâturage nulle. Leur envahissement par les éléments ligneux est plus ou moins conséquent.

De la sorte, et par cette catégorisation, les espèces sont commodément ordonnées le long de la succession choisie grâce aux notions mathématiques de fréquence, de barycentre et d'amplitude d'habitat. Il est de même aisé de préciser et comparer la structure des différents stades avec les notions de richesse (totale  $S$  et moyenne  $s$ ), de diversité (indice  $H'$  de SHANNON-WEAVER), ou encore de variabilité ( $V$ ). Les formules de calcul de ces paramètres sont présentées ci-dessous, elles sont tirées du travail de BLONDEL (1975), qui a utilement inspiré les bases méthodologiques de cette partie consacrée au toit de la formation végétale.

$$V = 100 S/s$$

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

où  $p_i$  est la quantité relative d'individus appartenant à l'espèce  $i$

## 5. Nombre de relevés

Nous disposons de 399 relevés standardisés que nous avons réalisés entre 1999 et 2002 en région Auvergne (au sens administratif). Sachant que l'étage collinéen est identifié jusque vers 750-900 m dans cette région, selon la topographie et l'exposition, de cet ensemble nous avons extrait un sous-groupe de relevés dits montagnards (au sens de l'écosystème montagne et non de l'étage de végétation) en sélectionnant :

- tous les relevés d'altitude supérieure ou égale à 900 m ;
- les relevés contenant des espèces montigènes (marqueurs de la classe des *Chorthippetea apricarii* sensu DEFAUT, 1994, à savoir notamment *Decticus verrucivorus*, *Metrioptera bicolor*, *Omocestus viridulus*, *Stenobothrus stigmaticus* et *Chorthippus apricarius*) parmi ceux dont l'altitude est inférieure à 900 m et supérieure ou égale à 750 m.

De la sorte, nous parvenons à un total de 237 relevés montagnards pris en compte dans ce travail. On notera toutefois que pour illustrer ponctuellement notre propos, nous pourrions être amené à nous servir des résultats obtenus pour les 162 relevés planitiaires.

## 6. Traitement des données

L'exploitation des résultats est opérée de deux manières : la première est purement statistique et fait appel aux analyses multivariées, tandis que la seconde est la méthode entomocénétique mise au point par DEFAUT (1994 et mises à jour). Notons que les calculs de corrélations, de régressions et les analyses de variances ont été réalisées avec le logiciel SYSTAT 7.0, SPSS Inc. (1997).

### 6.1. L'analyse multivariée

La matrice des données est soumise à une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) puis à une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH), réalisées avec le logiciel GTABM 4.0 (QURIS, 1995). A chaque relevé est associée la liste des espèces qui y ont été observées avec leur indice d'abondance. Les espèces présentes uniquement sur 1 (*Arcyptera fusca*, *Calliptamus italicus*, *Chorthippus mollis*, *Mantis religiosa*, *Omocestus rufipes* et *Tetrix subulata*), 2 (*Chorthippus dorsatus* et *Tettigonia cantans*), 3 (*Platycleis tessellata*, *Tettigonia viridissima* et *Oedipoda germanica*) et 4 relevés (*Pholidoptera griseoaptera*) ont été placées en lignes supplémentaires. Le tableau de contingence initial comprend donc 32 espèces et 237 relevés. Les variables descriptives des stations sont placées en colonnes supplémentaires : recouvrement végétal total (*vege*), surface de sol nu (*soln*), surface des rochers/cailloux (*roch*), recouvrement cryptogamique (*cryp*), surface herbacée basse (*hbas*), moyenne (*hmoy*), haute (*hhau*) et très haute (*hthau*), surface arbustive basse (*abas*) et moyenne (*amoy*), altitude (*alti*) et exposition (*expo*). Toutes les variables quantitatives sont ramenées au logarithme afin de niveler les écarts trop importants des valeurs. La seule variable qualitative (exposition) est catégorisée en 5 classes :

classe 1	N
classe 2	NE et NW
classe 3	E, plat et W
classe 4	SE et SW
classe 5	S

### 6.2. Description de la méthode entomocénétique de DEFAUT

Cette méthode d'analyse des peuplements orthoptériques a été mise au point par DEFAUT (1994) : elle est dérivée directement de cette utilisée en phytosociologie pour caractériser les associations végétales. Soulignons ici que l'application des méthodes de la phytosociologie à l'étude des peuplements d'insectes n'est pas le fait exclusif des orthoptéristes : QUEZEL & VERDIER (1953, in DAJOZ, 2002, p. 11) ont ainsi défini des associations de *Carabidae* ripicoles dans le Midi de la France.

NB : Les lignes qui suivent sont très largement empruntées à Bernard Defaut, notamment à travers les

nombreux échanges épistolaires que nous avons eu avec lui à ce sujet.

La méthode est basée sur l'analyse de relevés. Elle a pour but de caractériser des peuplements d'Orthoptères, ou plus exactement des synusies. "Par définition, une synusie orthoptérique est la collection de relevés qui se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux autres. La synusie doit alors apparaître nettement individualisée faunistiquement, écologiquement, dynamiquement et géographiquement" (DEFAUT, 1994, p. 23). Une synusie insuffisamment caractérisée (en raison principalement d'un nombre encore trop faible de relevés) est appelée provisoirement groupement.

"Sur le modèle de la hiérarchie phytosociologique, les synusies voisines sont réunies en alliance, les alliances voisines en ordre, les ordres voisins en classe, les classes voisines en division. A l'usage on remarque que la signification de l'alliance sera liée à l'écologie stationnelle, tandis que la signification des unités supérieures sera surtout bioclimatique et chorologique" (DEFAUT 1994, p. 23, et comm. pers., 12.XI.2003). De la sorte est constitué un schéma syntaxonomique pour les Orthoptères dans le domaine paléarctique occidental.

Dans la pratique, il faut en premier lieu diagonaliser le tableau des relevés, c'est-à-dire rapprocher entre eux les relevés paraissant proches faunistiquement puis écologiquement. "Un tableau se diagonalise complètement ; il faut aller jusqu'au stade où tous les relevés constitutifs des différentes synusies sont côte à côte, et où l'écologie de chaque synusie est cernée.

"Lorsqu'on a commencé à diagonaliser un tableau et qu'on a du mal à aller plus loin, il est temps d'ajouter en tête des colonnes correspondant aux stations, quelques indications utiles à la compréhension écologique des synusies : altitude, pourcentage de sol nu, recouvrement herbacé total (et éventuellement par strates), recouvrement ligneux (et éventuellement par strates), pente et exposition, humidité stationnelle.

"D'autre part il faut tenir compte aussi du nombre d'espèces par relevé. Il faut éviter, dans la mesure du possible, d'associer dans un même tableau de synusie, des relevés dont le nombre d'espèces est trop disparate, par exemple des relevés à 2 ou 3 espèces associés à des relevés à 9 ou 10 espèces. Lorsqu'il y a un très petit nombre d'espèces dans un relevé cela peut soit correspondre à un relevé incomplet (le temps a manqué), soit à un relevé effectué dans un milieu artificialisé, et dans ce cas les espèces présentes seront souvent des caractéristiques de rang supérieur, c'est à dire des espèces euryèces, soit à un relevé effectué dans une synusie pionnière, et dans ce cas il y aura une ou plusieurs espèces spécialisées.

"Le travail sur tableau est terminé lorsque toutes les synusies sont côte à côte, avec leurs relevés, et que chaque synusie a été différenciée des autres, non seulement faunistiquement mais aussi écologiquement. Tous les relevés du tableau doivent être interprétés, même les relevés incomplets et les relevés atypiques" (B. Defaut, comm. pers., 14.II.2002)

"A tous les niveaux de la hiérarchie sociologique (synusie, alliance, etc.), les unités sont distinguées les unes des autres, par des espèces dites caractéristiques. (...) Par convention, une espèce sera considérée comme caractéristique, disons de telle alliance, si elle atteint dans les relevés de cette alliance une fréquence nettement plus élevée que dans ceux des autres alliances relevant du même ordre" (DEFAUT 1994, p. 24).

"Pour pouvoir désigner les caractéristiques d'une nouvelle synusie il est nécessaire de construire d'abord un tableau synthétique montrant la composition faunistique de toutes les synusies qui composent l'alliance. Dans chaque colonne de ce tableau on inscrit le pourcentage obtenu par chacune des espèces constitutives d'une synusie déterminée. Lorsque le tableau est complètement renseigné (avec toutes les synusies de l'alliance) il est aisé de déterminer quelles

sont la ou les caractéristiques de la nouvelle synusie : les espèces caractéristiques seront celles qui ont une fréquence significativement plus élevée (de l'ordre de 30 ou 40 % supplémentaires) que dans les autres synusies ; par exemple si la fréquence de telle espèce est inférieure ou égale à 35 % dans les synusies antérieures de l'alliance mais qu'elle atteint 65 % (ou davantage) dans la nouvelle synusie, elle peut être valablement désignée comme espèce caractéristique de cette nouvelle synusie. Les espèces différentielles sont les espèces qui ont une fréquence significativement plus élevée dans deux (ou davantage) synusies du tableau d'alliance" (B. Defaut, comm. pers., 10.II.2002).

## RÉSULTATS

### 1. Richesse spécifique et autoécologie

#### 1.1. Inventaire et fréquence des espèces recensées

Les 237 relevés ont permis de recenser un total de 44 espèces. Leur richesse moyenne est de  $5,8 \pm 2,7$  espèces (extrêmes : 1-13). La distribution de la richesse spécifique des relevés est présentée dans la figure 1.

L'espèce la plus fréquente est *Chorthippus parallelus*, présente dans 73 % des relevés, précédant *Omocestus viridulus*, avec 67 %. Les fréquences centésimales des espèces sont reportées dans le tableau 2. La fréquence moyenne des espèces est de 13 %. Le calcul de la diversité H' sur ces indices fréquentiels donne une valeur de 4,577 bit.

#### 1.2. Influence de l'altitude

L'altitude moyenne des relevés est de  $1153 \pm 252$  m (extrêmes : [570] 790-1820) ; le relevé R249 ne se situe qu'à 570 m d'altitude, il a toutefois été pris en compte dans ce travail car le peuplement qu'il abrite présente très nettement un caractère montagnard (cf. infra). La richesse spécifique décroît très significativement avec l'élévation de l'altitude ( $r = -0,2578$ , ddl 235,  $p < 0,001$ ) : figure 2. Avec le modèle ainsi obtenu, de 750 m d'altitude au sommet du Puy de Sancy (point culminant du Massif Central avec 1885 m), on passe théoriquement de 6,91 à 3,85 espèces d'Orthoptère par relevé, soit une richesse divisée par près de deux. Une élévation de 100 m s'accompagne d'une perte de 0,27 espèce (ou d'une espèce pour 370 m de dénivellé, ce qui représente environ 2°C en terme d'amplitude thermique) dans notre zone d'étude. Bien que l'amplitude altitudinale n'y soit pas très importante (de l'ordre de 1100 m), les effets de l'altitude sont donc ressentis d'une manière très nette par les Orthoptères.

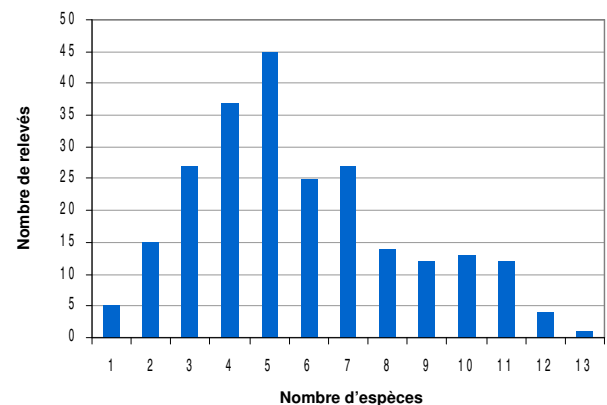


Figure 1 - Nombre d'espèces recensées par relevé (n = 237).

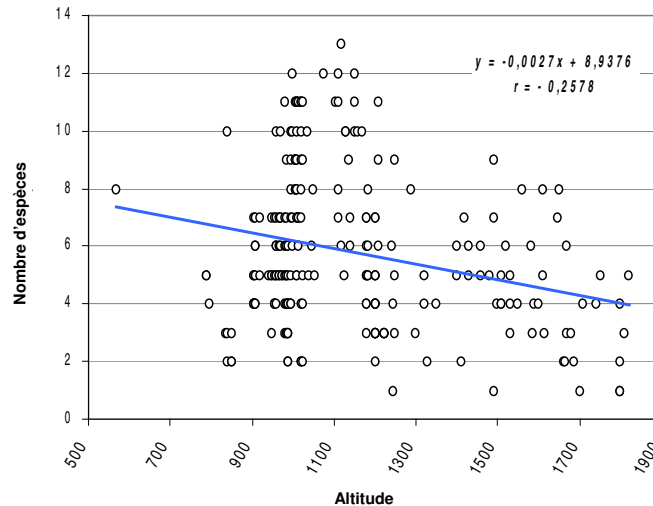


Figure 2 - Nombre d'espèces recensées par relevé en fonction de l'altitude (n = 237).

Tableau 2 - Fréquence centésimale des 44 espèces recensées dans les 237 relevés montagnards.

Espèces	F(%)	Espèces	F(%)
<i>Chorthippus parallelus</i>	73,0	<i>Chorthippus montanus</i>	7,2
<i>Omocestus viridulus</i>	67,1	<i>Tetrix undulata</i>	6,8
<i>Chorthippus biguttulus</i>	36,3	<i>Gryllus campestris</i>	6,3
<i>Metrioptera roeselii</i>	35,0	<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	5,9
<i>Stenobothrus lineatus</i>	33,8	<i>Platycleis albopunctata</i>	5,5
<i>Chrysochraon dispar</i>	31,6	<i>Calliptamus barbarus</i>	3,0
<i>Stauroderus scalaris</i>	26,6	<i>Chorthippus vagans</i>	2,5
<i>Chorthippus apricarius</i>	25,7	<i>Oedipoda caerulescens</i>	2,5
<i>Decticus verrucivorus</i>	21,5	<i>Gomphocerippus rufus</i>	2,1
<i>Metrioptera saussuriana</i>	21,1	<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	2,1
<i>Metrioptera bicolor</i>	19,8	<i>Pholidoptera griseoaptera</i>	1,7
<i>Ephippiger ephippiger</i>	18,1	<i>Oedipoda germanica</i>	1,3
<i>Chorthippus brunneus</i>	16,0	<i>Platycleis tessellata</i>	1,3
<i>Miramella subalpina</i>	14,3	<i>Tettigonia viridissima</i>	1,3
<i>Euthystira brachyptera</i>	12,7	<i>Chorthippus dorsatus</i>	0,8
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	12,2	<i>Tettigonia cantans</i>	0,8
<i>Stethophyma grossum</i>	12,2	<i>Calliptamus italicus</i>	0,4
<i>Euchorthippus declivus</i>	11,0	<i>Chorthippus mollis</i>	0,4
<i>Metrioptera brachyptera</i>	11,0	<i>Mantis religiosa</i>	0,4
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	9,3	<i>Omocestus rufipes</i>	0,4
<i>Polysarcus denticauda</i>	8,4	<i>Tetrix subulata</i>	0,4
<i>Nemobius sylvestris</i>	8,0	<i>Arcyptera fusca</i>	0,4

La catégorisation de l'élévation altitudinale en classes d'égale puissance (200 m) permet d'appréhender plus finement l'évolution des différents paramètres orthoptériques en fonction du facteur altitude : tableau 3. Soulignons ici que nous avons ajouté à la classe I (700 à 899 m) les relevés qui ne sont pas à proprement parler des relevés montagnards, tels que nous les avons définis (voir § 2.5).

On constate à partir de la classe IV une baisse très nette de plusieurs paramètres : richesse totale (divisée de plus de la moitié), richesse moyenne, diversité, tandis que la variabilité double, tous ces paramètres étant relativement constants depuis la classe I. Il est intéressant de remarquer ici que la cote de 1200-

1300 m correspond en Auvergne à la limite de l'habitat permanent traditionnel. En fait, les classes IV, V et VI se caractérisent par l'absence des éléments collinéens : plus que par l'apparition substantielle d'éléments orophiles (d'un point de vue spécifique et fréquentiel), la prise d'altitude se caractérise bien davantage en montagne auvergnate par la disparition de ces éléments collinéens. Les altitudes supérieures à 1300 m n'apportent pas d'espèces nouvelles en montagne auvergnate, tandis que les classes correspondantes ne comptent pas d'espèces exclusives : tableau 4.

**Tableau 3 - Paramètres descriptifs du peuplement dans les 6 classes d'altitude (n = 271 relevés).**

[I : 700 à 899 m ; II : 900 à 1099 m ; III : 1100 à 1299 m ; IV : 1300 à 1499 m ; V : 1500 à 1699 m ; VI : ≥ 1700 m]

	CLASSES					
	I	II	III	IV	V	VI
<b>Nombre de relevés</b>	45	115	59	17	25	10
<b>Richesse totale</b>	40	37	36	15	14	8
<b>Richesse moyenne ± sd</b>	6,62 ± 3,47	6,35 ± 2,50	6,25 ± 2,99	4,82 ± 2,04	4,52 ± 1,85	3,00 ± 1,63
<b>Diversité (bit)</b>	4,569	4,357	4,523	3,456	3,292	2,899
<b>Variabilité</b>	16,6	17,2	17,4	32,2	32,3	37,5
<b>Altitude moyenne (m)</b>	798	984	1184	1411	1591	1773

**Tableau 4 - Fréquences centésimales des espèces dans les 6 classes d'altitude (n = 271 relevés).**

Espèces	I	II	III	IV	V	VI
<i>Chorthippus albomarginatus</i>	13					
<i>Conocephalus fuscus</i>	11					
<i>Mantis religiosa</i>	13					
<i>Mecostethus alliaceus</i>	2					
<i>Oecanthus pellucens</i>	2					
<i>Phaneroptera falcata</i>	4					
<i>Tetrix ceperoi</i>	2					
<i>Tetrix depressa</i>	2					
<i>Omocestus rufipes</i>	13	1				
<i>Platycleis tessellata</i>	27	2				
<i>Calliptamus italicus</i>	11					
<i>Chorthippus mollis</i>	20		2			
<i>Tetrix subulata</i>	4	1				
<i>Euchorthippus declivus</i>	69	15	8			
<i>Pholidoptera griseoaptera</i>	4	3				
<i>Oedipoda caerulescens</i>	29	2	7			
<i>Platycleis albopunctata</i>	31	9	5			
<i>Chorthippus dorsatus</i>	2	2				
<i>Gryllus campestris</i>	11	10	2			
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	27	13	8			
<i>Gomphocerippus rufus</i>	2	4				
<i>Nemobius sylvestris</i>	13	13	5			
<i>Chorthippus biguttulus</i>	78	54	25	6	4	
<i>Tetrix undulata</i>	11	9	8			
<i>Tettigonia viridissima</i>	2	2	2			
<i>Metrioptera bicolor</i>	13	36	8			
<i>Calliptamus barbarus</i>	11	1	10			
<i>Chorthippus vagans</i>	4	3	5			
<i>Ephippiger ephippiger</i>	4	31	12			
<i>Stenobothrus lineatus</i>	33	48	34	18		
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	27	14	12	6	8	
<i>Metrioptera roeselii</i>	22	37	63			
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>		9	7			
<i>Metrioptera brachyptera</i>	2	12	19			
<i>Chorthippus montanus</i>	2	5	17			
<i>Chrysochraon dispar</i>	11	27	68	12	4	
<i>Stethophyma grossum</i>	7	4	37		8	
<i>Oedipoda germanica</i>			5			
<i>Tettigonia cantans</i>			3			
<i>Arcyptera fusca</i>			2			
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	2	1	5	6		
<i>Chorthippus parallelus</i>	87	93	34	76	68	60
<i>Chorthippus apricarius</i>		30	29	18	24	
<i>Chorthippus brunneus</i>	31	17	10	24	12	30
<i>Euthystira brachyptera</i>		13	12	18	20	
<i>Omocestus viridulus</i>	9	68	71	82	80	30
<i>Decticus verrucivorus</i>		25	22	24	12	20
<i>Stauroderus scalaris</i>		21	36	41	36	20
<i>Metrioptera saussuriana</i>		1	20	76	80	40
<i>Miramella subalpina</i>			8	53	60	50
<i>Polysarcus denticauda</i>			3	24	36	50



Il existe donc une véritable discontinuité écologique entre les classes I à III et les classes supérieures, c'est-à-dire de part et d'autre de la cote théorique de 1300 m. On peut se demander alors dans quelle mesure cette coupure des paramètres de peuplement observée entre les classes II et IV se reflète dans la composition faunistique ? A cette fin, les affinités faunistiques entre chacune des 6 classes d'altitudes définies ont été examinées par le calcul du coefficient d'association de JACCARD, qui tient compte de la présence/absence des espèces : tableau 5. Sa formule est la suivante :

$$\frac{a}{a + b + c}$$

**a** : nombre d'espèces communes aux classes d'altitude x et y

**b** : nombre d'espèces présentes uniquement dans la classe d'altitude x

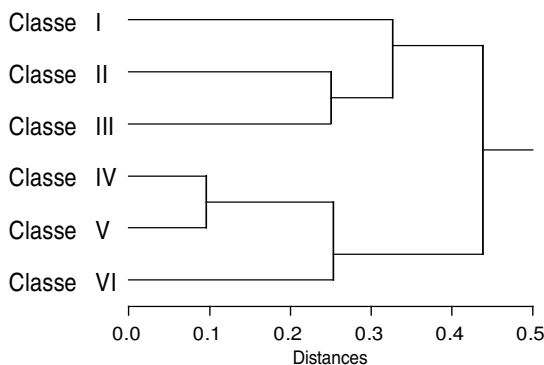
**c** : nombre d'espèces présentes uniquement dans la classe d'altitude y

Sa valeur est comprise entre 0 et 1, la similarité étant d'autant plus forte que celle-ci est proche de 1.

Le groupement à lien simple permet de dessiner l'arbre des distances : figure 3. Sa configuration confirme tout à fait la coupure des paramètres de peuplements, en individualisant très nettement les classes I à III des classes supérieures.

**Tableau 5 - Matrice des valeurs du coefficient de Jaccard entre les classes d'altitudes prises deux à deux.**

	I	II	III	IV	V	VI
I	1,0000					
II	0,6739	1,0000				
III	0,4902	0,6977	1,0000			
IV	0,1702	0,3333	0,4167	1,0000		
V	0,1489	0,3077	0,3889	0,8125	1,0000	
VI	0,0667	0,1538	0,2222	0,5333	0,5714	1,0000



**Figure 3 - Affinités faunistiques dans les 6 classes d'altitude (groupement à lien simple, distance euclidienne).**

### 1.3. Influence de l'exposition

Nous disposons de 143 relevés orientés et de 94 relevés en situation zénithale pour les relevés montagnards, et de 228 relevés orientés et de 171 relevés en situation zénithale au total pour l'Auvergne : tableau 6.

Le calcul de la corrélation entre le résidu de la relation altitude des relevés montagnards/nombre d'espèces par relevé et l'exposition montre une signification élevée ( $r = 0,3313$ , ddl 235,  $p < 0,001$ ). On en conclut que les paramètres altitude et exposition sont indépendants du point de vue de la richesse orthoptérique.

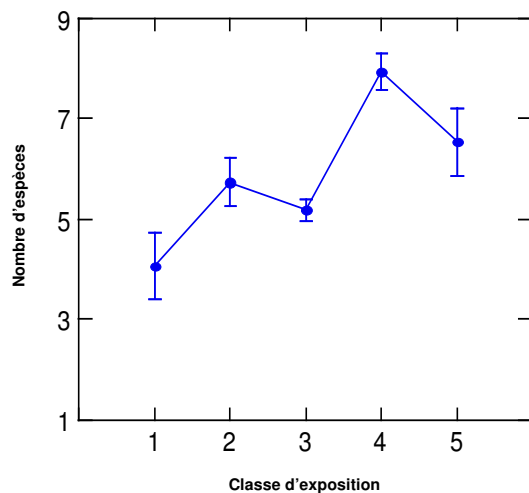
Cette richesse spécifique dépend très significativement de l'exposition (ANOVA,  $F_{4,232} = 13,181$ ,  $p < 0,001$ ). Ce sont les expositions méridionales qui abritent en moyenne le plus grand nombre d'espèces par relevé : figure 4. Cependant, d'une manière générale, les terrains plats diminuent (logiquement) en nombre au fur et à mesure de l'élévation altitudinale, du fait de la complexification de la topographie, la relation altitude moyenne des espèces et le pourcentage de relevés zénithaux (tableau 7) étant significative ( $r = -0,3526$ , ddl 30,  $p < 0,05$ ). Il existe donc néanmoins une liaison entre altitude et exposition qui crée inévitablement un biais dans l'interprétation des résultats.

On peut éliminer ce biais en considérant l'effet de l'exposition sur la richesse spécifique dans les six classes différentes d'altitude décrites précédemment. Mais comme certaines classes montrent une faible diversité d'exposition, il est préférable de procéder à un groupement des relevés en un nombre plus réduit de classes. Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence une coupure faunistique et écologique de part et d'autre de la cote théorique de 1300 m. Aussi, une classification en deux groupes altitudinaux, avec d'un côté les relevés des classes I à III (700 à 1299 m) et de l'autre ceux des classes IV à VI (1300 m et plus) respecte cette discontinuité et nous permet de reconsidérer les variations de la richesse faunistique : figure 5.

Il existe des différences significatives dans les deux nouvelles catégories d'altitude ainsi identifiées, à la fois sous l'altitude de 1300 m (ANOVA,  $F_{4,180} = 21,91$ ,  $p < 0,001$ ) mais aussi au-dessus (ANOVA,  $F_{4,47} = 3,07$ ,  $p < 0,05$ ). En fait, toutes les classes d'exposition, et tout particulièrement les classes IV et V, voient leur richesse spécifique moyenne par relevé fortement diminuer au-dessus de 1300 m. La classe III, qui

Octant	Nombre de relevés montagnards	Nombre de relevés total	Coefficient correcteur
N	14	23	1,239
NE	13	20	1,425
E	30	36	0,792
SE	29	51	0,559
S	13	33	0,864
SW	17	38	0,750
W	14	14	2,036
NW	13	13	2,192
Sous-total	143	228	-
Plat	94	171	-

**Tableau 6 - Distribution des relevés orientés et coefficients correcteurs (calculés à partir du nombre total de relevés).**



**Figure 4 - Variations de la richesse spécifiques par relevé dans les 5 classes d'exposition.**

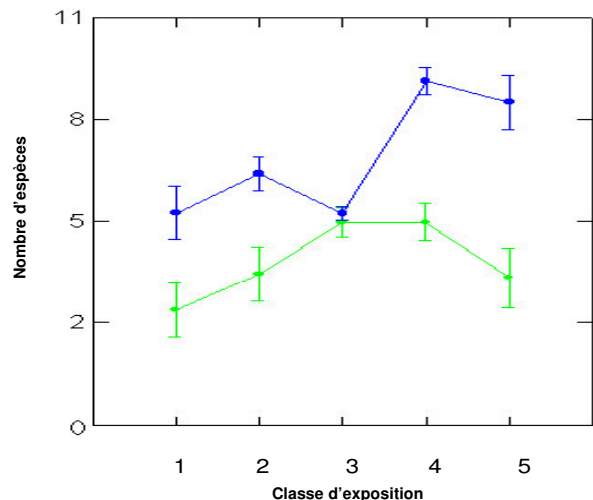
comprend les orientations est, ouest et zénithales (terrains plats, dont la fréquence diminue nettement en altitude, nous l'avons vu) fait toutefois exception. Elle conserve en effet une richesse spécifique moyenne par relevé relativement identique, à environ 5 espèces par relevé. Il est intéressant de noter que cette valeur est la plus faible sous l'altitude de 1300 m, mais qu'elle devient la valeur la plus importante au delà, en compagnie de la classe 4 (exposition sud-est et sud-ouest).

Ces résultats suggèrent fortement une recherche active des expositions orientales (est et sud-est) et occidentales (ouest et sud-ouest) chez les Orthoptères en altitude. Il y a tout lieu de penser que l'on assiste alors à une ordination assez fine des espèces en fonction de besoins particuliers en luminosité et en chaleur soit matinaux (versants du levant), soit dans l'après-midi et en fin de journée (versants du couchant). De la sorte, le comportement des espèces doit possiblement être affecté par cette microrépartition, entre des espèces actives tôt en journée et d'autres dont l'activité est plutôt décalée vers la seconde moitié de la journée. Nos impressions de terrain témoignent ainsi d'espèces stridulant d'autant plus fréquemment que la journée va en se terminant, et même durant la nuit (*Tettigonia cantans*, *Metrioptera saussuriana*...), et d'espèces se manifestant dès les premiers rayons de soleil (*Decticus verrucivorus*, *Stauroderus scalaris*...).

Le calcul de l'indice d'adret (IA) révèle grossièrement trois groupes d'espèces (tableau 7) :

- un premier groupe composé de 12 espèces à indice d'adret très faible à faible (IA = 14 à 46 %) ;
- un deuxième groupe composé de 12 espèces à indice moyen à élevé (IA = 53 à 69 %) ;
- enfin un dernier groupe composé de 8 espèces à indice très élevé (IA = 75 à 100 %).

Le premier groupe se compose d'espèces typiquement orophiles en Auvergne (*Miramella subalpina*, *Metrioptera saussuriana* et *Polysarcus denticauda*), d'espèces hygrophiles (*Stethophyma grossum*) à mésohygrophiles (*Chrysochraon dispar* et *Metrioptera roesellii*), et d'espèces habituellement banales dans les prairies en montagne auvergnate



**Figure 5 - Variations de la richesse spécifiques par relevé selon l'exposition et l'altitude**  
(en bas : ≥1300 m ; en haut : de 700 à 1299 m).

(*Stenobothrus stigmaticus*, *Omocestus viridulus*, *Decticus verrucivorus*, *Chorthippus parallelus*, *Chorthippus apricarius* et *Stenobothrus lineatus*). On remarquera donc que ce groupe s'articule autour d'espèces plus ou moins thermophobes, et, surtout, qu'il y apparaît un contingent notable d'espèces montigènes, appartenant à la classe des *Chorthippetea apricarii sensu* DEFAUT (1994).

Le deuxième groupe se structure autour d'espèces plutôt ubiquistes quant à l'exposition et d'espèces que l'on peut qualifier de mésothermophiles. Il regroupe majoritairement des éléments plutôt collinéens qui montent peu en altitude, à l'exception de *Stauroderus scalaris*, espèce nettement montagnarde. On y note aussi la présence de taxons à grande amplitude altitudinale (comme *Chorthippus brunneus* et *Chorthippus biguttulus*, voire *Ephippiger ephippiger*<sup>2</sup>), ce qui traduit, chez des êtres hétérothermes, une grande valence écologique.

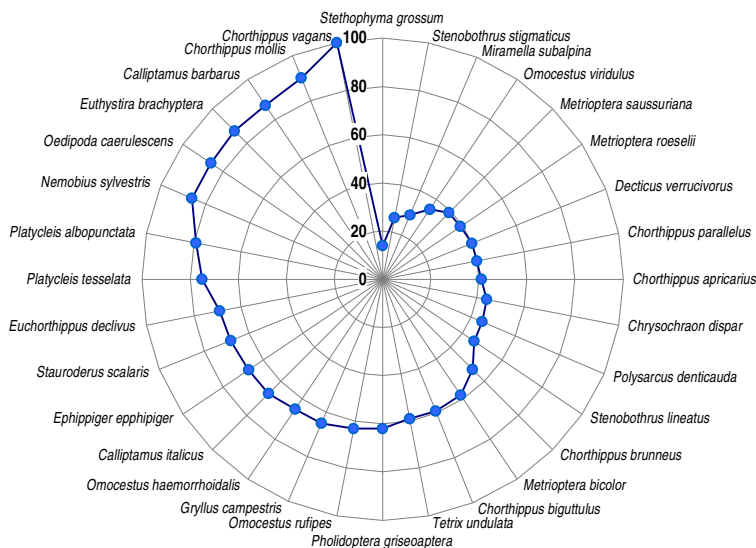
Le troisième groupe contient uniquement des éléments thermophiles, voire même xérothermophiles (*Oedipoda caerulescens*, *Calliptamus barbarus*, *Chorthippus mollis* et *Chorthippus vagans*) : il s'agit d'espèces planitiaires qui ne transgressent dans l'étage montagnard qu'à la faveur de conditions stationnelles particulières. Mais il y a une exception, notable, avec la présence d'*Euthystira brachyptera*. Ce criquet est une espèce boréo-montagnarde, à aire disjointe (DEFAUT, 1997), à l'instar de certaines espèces du premier groupe ; il se positionne ici comme une espèce héliothermophile d'altitude.

Il y a un phénomène intéressant qui se dégage à l'examen de ces indices d'adret spécifiques, c'est que d'une manière globale, plus les espèces sont montigènes et moins la prépondérance des expositions méridionales est importante. En d'autres termes, plus on monte en altitude et moins les Orthoptères craignent la fraîcheur. Cela est clairement traduit par la relation altitude moyenne des espèces et IA, qui est très nettement significative ( $r = -0,5639$ , ddl 30,  $p < 0,001$ ) : plus l'altitude moyenne des espèces est élevée et plus l'IA spécifique est bas (figures 6 et 7).

<sup>2</sup> Si dans le cadre de ce travail nous n'avons pu contacter cette espèce à plus de 1135 m dans nos relevés, nous avons signalé par ailleurs sa présence dans le massif du Puy Mary.

**Tableau 7 - Indice d'adret, altitude moyenne des relevés, pourcentage d'expositions zénithales (rapporté au nombre total de relevés), nombre total de relevés et nombre total de stations orientées pour les 44 espèces recensées. (NB : est pris en compte ici le total de 399 relevés réalisés en Auvergne, cf. supra).**

Espèces	Indice d'adret (%)	Altitude moyenne	% zénithales	n relevés	n orientées
<i>Stethophyma grossum</i>	14	957	73	51	14
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	26	947	48	42	22
<i>Miramella subalpina</i>	29	1539	6	34	32
<i>Omocestus viridulus</i>	35	1141	37	169	106
<i>Metrioptera saussuriana</i>	39	1445	16	50	42
<i>Metrioptera roeselii</i>	39	975	55	114	50
<i>Decticus verrucivorus</i>	40	1127	25	51	38
<i>Chorthippus parallelus</i>	40	974	40	265	159
<i>Chorthippus apricarius</i>	41	1098	21	67	53
<i>Chrysochraon dispar</i>	44	1013	58	101	42
<i>Polysarcus denticauda</i>	45	1582	0	20	20
<i>Stenobothrus lineatus</i>	46	969	28	110	79
<i>Chorthippus brunneus</i>	53	845	40	83	50
<i>Metrioptera bicolor</i>	58	901	26	70	52
<i>Chorthippus biguttulus</i>	59	826	33	192	129
<i>Tetrix undulata</i>	59	833	45	29	16
<i>Pholidoptera griseoptera</i>	62	835	22	18	14
<i>Omocestus rufipes</i>	63	693	22	32	25
<i>Gryllus campestris</i>	65	804	32	31	21
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	65	897	40	42	25
<i>Calliptamus italicus</i>	67	550	48	40	21
<i>Ephippiger ephippiger</i>	67	921	18	74	61
<i>Stauroderus scalaris</i>	68	1225	14	63	54
<i>Euchorthippus declivus</i>	69	745	35	122	79
<i>Platycleis tessellata</i>	75	670	43	53	30
<i>Platycleis albopunctata</i>	79	713	21	84	66
<i>Nemobius sylvestris</i>	86	804	40	47	28
<i>Oedipoda caerulescens</i>	86	650	32	68	46
<i>Euthystira brachyptera</i>	87	1185	27	30	22
<i>Calliptamus barbarus</i>	87	665	22	45	35
<i>Chorthippus mollis</i>	90	603	20	35	28
<i>Chorthippus vagans</i>	100	788	4	26	25
<i>Mantis religiosa</i>	-	513	56	27	12
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	-	1044	27	15	11
<i>Oedipoda germanica</i>	-	742	22	9	7
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	-	985	25	8	6
<i>Gomphocerippus rufus</i>	-	520	83	30	5
<i>Metrioptera brachyptera</i>	-	1078	81	26	5
<i>Tettigonia viridissima</i>	-	713	38	8	5
<i>Chorthippus dorsatus</i>	-	603	73	15	4
<i>Tetrix subulata</i>	-	436	89	18	2
<i>Chorthippus montanus</i>	-	1093	100	17	0
<i>Tettigonia cantans</i>	-	(1182)	0	2	2
<i>Arcyptera fusca</i>	-	(1155)	0	1	1



**Figure 6 - Indice d'adret (en %) des espèces.**

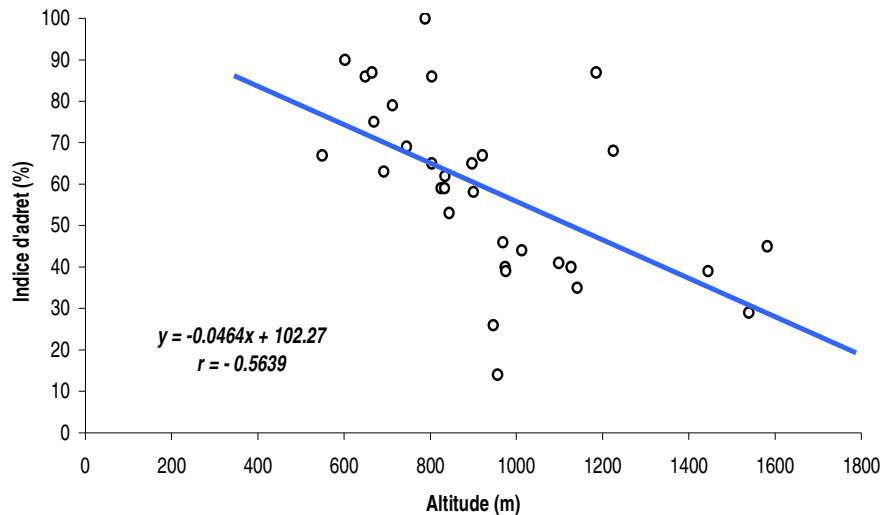


Figure 7 - évolution de l'indice d'adret en fonction de l'altitude.

L'analyse des variations de la richesse faunistique selon les secteurs et le calcul de l'indice d'adret (dont la pertinence est toutefois moindre du fait de l'exclusion de la classe III dans le mode de calcul) montre que l'effet de versant est une composante importante de la répartition des Orthoptères en altitude, dans notre zone d'étude.

#### 1.4. Influence de l'hygrotophie édaphique

La corrélation entre le résidu de la relation altitude/nombre d'espèces et l'hygrotophie (catégorisée en 6 classes, cf. *infra*) est très significative ( $r = 0,3373$ , ddl 235,  $p < 0,001$ ) : on en déduit que les paramètres altitude et hygrotophie sont indépendants vis-à-vis de la richesse faunistique des relevés. En outre, le résidu de cette corrélation d'une part, et l'exposition d'autre part, ont une interdépendance également significative d'un point de vue statistique ( $r = 0,1927$ , ddl 235,  $p < 0,01$ ). Cela signifie que les trois paramètres abiotiques que sont l'altitude, l'exposition et l'hygrotophie ont une action propre et indépendante sur la richesse en espèces des relevés.

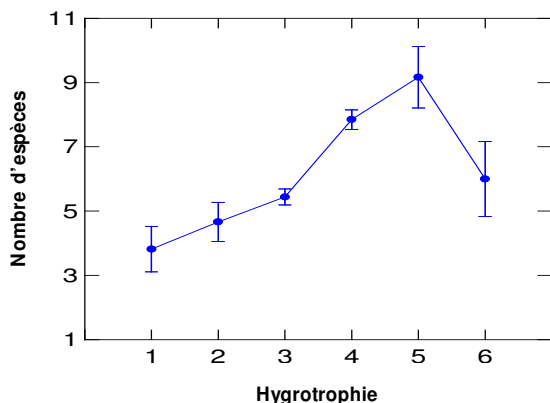


Figure 8 - Variations de la richesse spécifique moyenne par relevé en fonction des 6 classes d'hygrotophie (classe 1 : HH hyperhygrophile ; 2 : H hygrophile ; 3 : MH mésohygrophile ; 4 : MX mésoxérique ; 5 : X xérique et 6 : HX hyperxérique).

Il convient de s'attarder ici sur le cas des hauts-marais tourbeux, qui ont la particularité de montrer durant l'été une réelle mosaïque de faciès, franchement hygrophiles, mésohygrophiles ou encore mésoxériques, selon la plus ou moins grande épaisseur de la tourbe et des sphaignes, des fosses et dépressions aux zones envahies par la lande à éricacées. De fait il reste difficile de donner un indice global de l'hygrotophie et c'est la raison pour laquelle nous avons systématiquement noté ces stations avec l'indice MX à H. Mais cette notation peu précise n'est pas exploitable d'un point de vue statistique. Aussi, en définitive, les relevés correspondants ont été affublés de l'indice 3 (MH), solution médiane, car ce sont effectivement des biotopes humides une partie de l'année et dont la végétation compte bon nombre d'éléments boréo-montagnards. Nous avons néanmoins pu constater que l'attribution d'un indice 2 (H) ou bien d'un indice 4 (MX) ne modifiaient en rien les résultats présentés dans le paragraphe précédent.

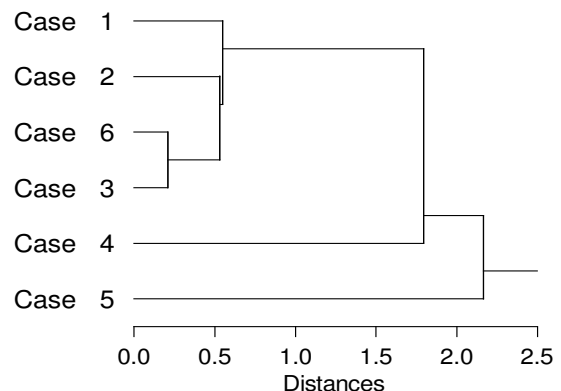
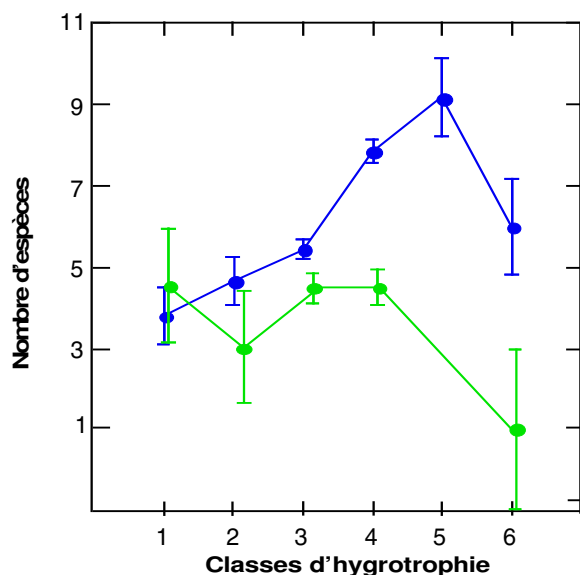


Figure 9 - Dendrogramme de la matrice de corrélation des catégories d'hygrotophie prises deux à deux (groupements à lien simple, distance euclidienne).

La richesse faunistique des relevés diffère significativement selon les catégories d'hygrotophie (ANOVA,  $F_{5,231} = 10,151$ ,  $p < 0,001$ ) : figure 8. L'analyse de la matrice de corrélation des catégories prises deux à deux montre que ce sont surtout les catégories 4 (MX) et 5 (X) qui se démarquent des autres catégories par leur richesse spécifique notablement plus élevée : figure 9.

D'une manière similaire à ce que nous avons réalisé pour le paramètre exposition, et même si l'hygrotophie et l'altitude sont des facteurs indépendants, il est intéressant d'examiner l'évolution de la richesse spécifique en fonction de l'hygrotophie dans les deux classes altitudinales précédemment retenues, c'est-à-dire de part et d'autre de la cote de 1300 m.

La figure 10 représente les variations obtenues. Il y a des différences de richesse spécifique très significatives entre les différentes catégories d'hygrotophie sous l'altitude de 1300 m (ANOVA,  $F_{5,179} = 13,3654$ ,  $p < 0,001$ ), mais pas au-delà de cette valeur (ANOVA,  $F_{4,47} = 0,9998$ ,  $p > 0,4$ ). On observe une homogénéisation des richesses spécifiques moyennes au-delà de 1300 m d'altitude, vers une valeur de l'ordre de 4 espèces par relevé, à l'exception de la classe 6, nettement déprimée (on notera aussi que la classe 5 est absente faute de relevés correspondants). Globalement, ce sont les milieux les plus secs (classes 4 à 6) qui voient leur richesse spécifique moyenne diminuer de la manière la plus accentuée. Cela plaide pour une réorganisation spatiale des espèces d'Orthoptères en altitude en faveur de milieux moins secs, et probablement plus frais, ce qui va dans le sens des résultats obtenus pour le paramètre exposition.



**Figure 9 - Variations de la richesse spécifique moyenne par relevé en fonction de l'hygrotophie et de l'altitude**  
(en bas :  $\geq 1300$  m ; en haut : de 700 à 1299 m).

### 1.5. Influence de la hauteur et de la complexité de la végétation

Le tableau 8 présente les fréquences centésimales des espèces (disposant d'au moins cinq relevés,  $n = 32$ ) dans les quatre classes de hauteur précédemment définies, avec leur barycentre g4 et leur amplitude d'habitat AH4. Le tableau 9 est celui des paramètres descriptifs de la faune orthoptérique.

La richesse totale observée dans les 4 stades de la succession passe par un minimum à 27 espèces dans le stade IV et par un maximum à 37 espèces dans le stade III. La richesse moyenne est sensiblement équivalente dans tous les stades (de l'ordre de 5,5 espèces par relevé) : ses valeurs ne sont pas significativement différentes d'un stade à un autre (ANOVA,  $F_{3,233} = 0,6807$ ,  $p > 0,5$ ). La diversité est maximale pour le stade III. Enfin, le coefficient de variabilité montre que les peuplements sont globalement homogènes dans les quatre stades.

#### Barycentre et amplitude d'habitat

Le barycentre g4 précise la place des espèces le long du gradient végétal. L'amplitude d'habitat AH4 mesure la largeur de leur niche écologique pour le facteur toit de la formation. On soulignera d'emblée que la richesse spécifique des relevés n'est pas corrélée à l'indice g4 ( $r = 0,0075$ , ddl 235,  $p > 0,9$ ).

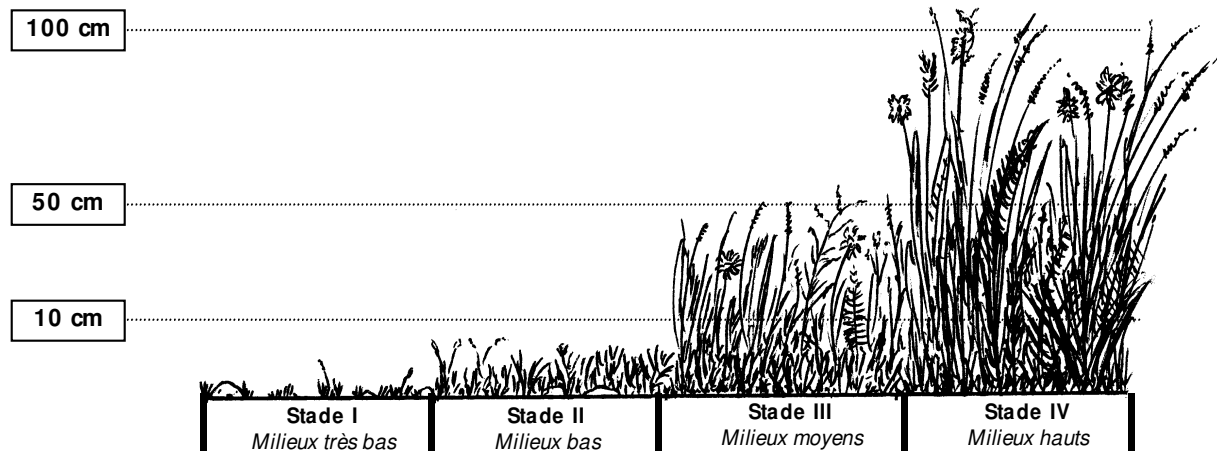
L'analyse conjointe de ces deux indices permet de distinguer trois catégories d'espèces (figure 11) :

- les espèces à g4 bas (1,05 à 2,03) et à AH4 faible à élevée (1,22 à 3,32) : 12 espèces (37,5 % du peuplement). Ce sont des espèces géophiles qui ne tolèrent qu'un recouvrement végétal partiel (*Myrmeleotettix maculatus*, *Oedipoda caerulescens*, *Chorthippus brunneus*, *Tetrix undulata*) ou qui recherchent un couvert bas, généralement continu, avec un accès facile au sol (*Stenobothrus stigmaticus*, *Gryllus campestris*, *Chorthippus biguttulus*, *Platycleis albopunctata*), ou encore la lande arbustive basse et rocheuse (*Calliptamus barbarus*, *Nemobius sylvestris*, *Chorthippus vagans* et *Stenobothrus nigromaculatus*). Ces espèces sont absentes dans le stade IV, ou alors n'y réalisent que des fréquences négligeables ;

- les espèces à g4 moyen (2,00 à 2,96) et à AH4 élevée (3,61 à 3,90) : 5 espèces (15,6 %). Ce sont des espèces relativement euryèces, présentes dans les quatre stades : *Euchorthippus declivus*, *Stenobothrus lineatus* et *Chorthippus parallelus*, *Chorthippus apricarius* et *Stauroderus scalaris* ; leur large amplitude écologique leur permet de coloniser toutes les formations végétales échantillonnées quelle que soit la hauteur de la végétation. Ce sont des éléments classiques des prairies et landes de la montagne auvergnate, à l'exception d'*Euchorthippus declivus* qui est une collinéenne thermophile disparaissant au-dessus de 1150 m. Il est d'ailleurs intéressant de constater ici que le fait de se situer en limite altitudinale n'a pas de répercussion apparemment sur la valence écologique de l'espèce en terme de hauteur de végétation ;

- les espèces à g4 élevé (2,81 à 3,66) et à AH4 moyenne (1,97 à 2,98) : 13 espèces (40,6 %). Ce sont les espèces qui recherchent une végétation herbacée bien développée voire exubérante. Toutes ces espèces sont absentes dans le stade I. D'une façon générale, elles présentent une niche écologique assez réduite, le nuage de points étant relativement condensé en

**Tableau 8 - Fréquences centésimales des espèces dans les 4 stades de hauteur de la formation. Les espèces sont classées par ordre de barycentre g4 croissant et AH4 désigne l'amplitude d'habitat.**



Espèces	I	II	III	IV	g 4	AH 4
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	33	2		1,05	1,22	
<i>Oedipoda caerulescens</i>	33	3		1,09	1,36	
<i>Calliptamus barbarus</i>	25	3	2		1,22	1,75
<i>Chorthippus vagans</i>	17	3	2		1,31	2,00
<i>Chorthippus brunneus</i>	75	34	7	2	1,46	2,42
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	17	12	4		1,62	2,65
<i>Tetrix undulata</i>	25	10	4	4	1,72	3,04
<i>Gryllus campestris</i>	17	14	3	2	1,75	3,04
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	25	22	11		1,75	2,84
<i>Chorthippus biguttulus</i>	92	62	28	11	1,78	3,19
<i>Platycleis albopunctata</i>	17	5	5	4	1,90	3,32
<i>Nemobius sylvestris</i>	8	12	9		2,03	2,96
<i>Gomphocerippus rufus</i>	8	2	4	2,14	2,53	
<i>Stenobothrus lineatus</i>	33	45	37	11	2,20	3,63
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>		22	7		2,25	1,75
<i>Euchorthippus declivus</i>	8	12	12	7	2,44	3,87
<i>Chorthippus parallelus</i>	50	88	74	57	2,51	3,90
<i>Stauroderus scalaris</i>	8	29	31	17	2,67	3,62
<i>Ephippiger ephippiger</i>		21	21	11	2,81	2,88
<i>Decticus verrucivorus</i>		19	30	9	2,82	2,70
<i>Chorthippus apricarius</i>	17	16	24	46	2,97	3,61
<i>Omocestus viridulus</i>		59	77	70	3,05	2,98
<i>Metrioptera brachyptera</i>		5	15	11	3,18	2,77
<i>Polysarcus denticauda</i>		2	13	7	3,22	2,37
<i>Metrioptera bicolor</i>		9	26	22	3,23	2,74
<i>Metrioptera saussuriana</i>		9	25	33	3,36	2,67
<i>Metrioptera roeselii</i>		12	40	61	3,43	2,56
<i>Euthystira brachyptera</i>		5	13	24	3,44	2,57
<i>Miramella subalpina</i>		3	17	24	3,46	2,46
<i>Chrysochraon dispar</i>		10	32	65	3,51	2,43
<i>Chorthippus montanus</i>		9	13	3,59	1,97	
<i>Stethophyma grossum</i>		2	12	30	3,66	2,08

**Tableau 9 - Paramètres descriptifs du peuplement dans les 4 stades de hauteur de la formation (n = 237 relevés).**

	I	II	III	IV
Nombre de relevés	12	58	121	46
Richesse totale	30	34	37	27
Richesse moyenne $\pm$ sd	5,4 $\pm$ 2,3	5,6 $\pm$ 2,9	6,0 $\pm$ 2,7	5,5 $\pm$ 2,3
Diversité (bit)	3,944	4,292	4,457	4,082
Variabilité	27,1	16,4	16,3	20,4
Altitude moyenne (m)	1017	1110	1176	1182
AH4 moyenne des espèces	2,83 $\pm$ 0,82	2,71 $\pm$ 0,68	2,78 $\pm$ 0,58	2,89 $\pm$ 0,54

hauteur. Il s'agit pour partie d'espèces liées à des biotopes humides (*Metrioptera roeselii*, *Chrysochraon dispar*, *Stethophyma grossum*, *Chorthippus montanus*), mais aussi d'espèces orophiles (*Metrioptera saussuriana*, *Miramella subalpina*, *Polysarcus denticauda*). On remarque aussi la présence d'éléments qui recherchent la strate ligneuse (*Ephippiger ephippiger*, *Metrioptera brachyptera*), mais aussi de taxons qui apprécient préférentiellement les prairies moyennes à végétation graminéenne continue (*Decticus verrucivorus*, *Omocestus viridulus*, *Metrioptera bicolor*). La dernière espèce, *Euthystira brachyptera*, pourrait pratiquement être rapportée à chacune des catégories ci-dessus définies.

On notera la position isolée de deux espèces par rapport à ces groupes, celle de *Gomphocerippus rufus* ( $g4 = 2,14$  ;  $AH4 = 2,53$ ) et d'*Omocestus haemorrhoidalis* ( $g4 = 2,25$  ;  $AH4 = 1,75$ ). Schématiquement, on peut dire qu'elles présentent une niche écologique sensiblement plus étroite que ce que leur permettrait théoriquement leur positionnement le long du continuum végétal.

L'interdépendance des facteurs barycentre et amplitude d'habitat est ici nettement affirmée mais n'est pas linéaire ( $r = 0,1857$ , ddl 30, n.s.). Si l'on considère ce dernier, on peut affirmer qu'il y a des différences significatives selon les trois catégories de barycentre identifiées (ANOVA,  $F_{2,27} = 11,858$ ,  $p < 0,001$ ). Dans le détail, il y a une différence entre les catégories 1 et 2 ( $p < 0,001$ ) et entre 2 et 3 ( $p < 0,001$ ), mais pas entre 1 et 3 ( $p > 0,9$ ) : figure 12.

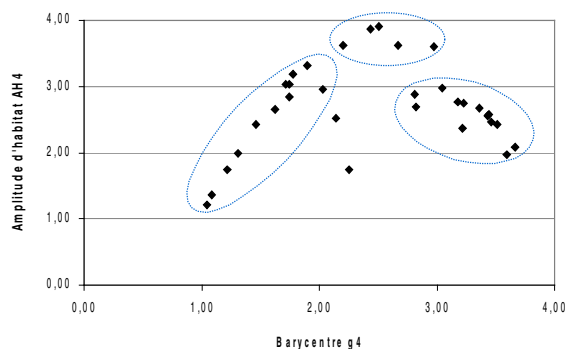
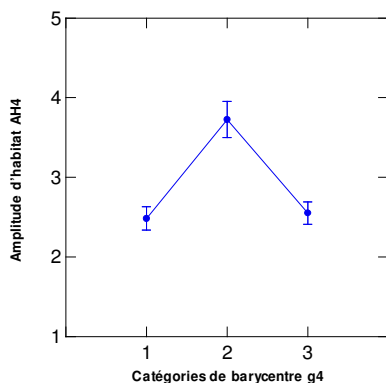


Figure 11 - évolution du barycentre g4 des espèces (n = 32) en fonction de l'amplitude d'habitat AH4 pour le facteur toit de la formation végétale.

Figure 12 - Variations des amplitudes d'habitat chez les trois groupes d'espèces caractérisées par leur barycentre dans le gradient de hauteur de la végétation



Il y a en définitive une évidente relation entre la position du gradient végétal et l'amplitude d'habitat des espèces : les espèces de barycentre intermédiaire possèdent une amplitude d'habitat significativement plus grande que celles dont le barycentre se situe dans les extrêmes. L'augmentation de la hauteur de la végétation en montagne auvergnate s'accompagne d'abord d'une diminution de la spécialisation écologique des espèces, puis d'une augmentation de cette spécialisation.

### Recouvrement des niches écologiques

Le recouvrement des niches écologiques pour le facteur toit de la formation a été calculé avec l'indice de SCHOENER, en effectuant la somme des minimums des fréquences centésimales ramenées à 100 entre les espèces prises deux à deux. Les valeurs obtenues ont été rassemblées dans une matrice triangulaire.

En fonction de l'appartenance des espèces à l'une des trois catégories d'amplitude d'habitat AH4 et de barycentre g4 présentées ci-dessus, nous avons consigné les différents recouvrements dans la catégorie requise. L'analyse de variance permet de déceler des différences significatives (ANOVA,  $F_{2,151} = 3,6684$ ,  $p < 0,05$ ). La comparaison des recouvrements dans les différentes catégories permet de constater que les espèces de la catégorie 1 (n = 12 espèces, à g4 bas et AH4 faible à élevée) sont associées à des recouvrements significativement moins importants que dans le cas des espèces de la catégorie 3 (n = 13 espèces, à g4 élevé et AH4 moyenne) : tableau 10 et figure 13. Les autres comparaisons ne permettent pas de déceler de différences significatives.

On notera par ailleurs que le barycentre g4 des espèces est significativement corrélé à l'indice d'adret :

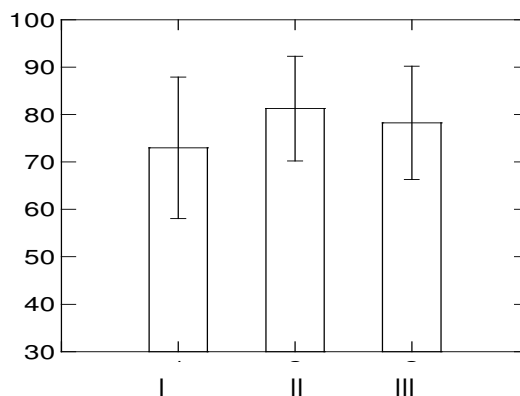


Figure 13 - Variations des recouvrements de niches écologiques pour le facteur toit de la formation (en %) en fonction des trois catégories d'espèces identifiées.

Tableau 10 - Matrice de probabilité des recouvrements de niches écologiques pour le facteur toit de la formation en fonction des trois catégories d'espèces identifiées (\*  $p < 0,05$ ).

	I	II	III
I	1,0000		
II	0,1525 (n.s.)	1,0000	
III	0,0435 (*)	0,7761 (n.s.)	1,0000

plus le barycentre augmente et plus cet indice diminue ( $r = -0,5750$ , ddl = 25,  $p < 0,01$ ). En toute logique, plus les végétations sont hautes et fournies et moins importante est l'insolation au niveau du sol. Le barycentre est également corrélé à l'altitude : plus l'altitude moyenne des espèces est grande et plus g4 est élevé ( $r = 0,6321$ , ddl 30,  $p < 0,001$ ), tandis que plus l'altitude des relevés est importante et plus cet indice g4 est également élevé ( $r = 0,1639$ , ddl 235,  $p < 0,02$ ). Cela sous-entend que les Orthoptères s'accommodent de végétations de plus en plus hautes et de plus en plus fournies au fur et à mesure de l'élévation altitudinale.

L'indice AH4 n'est significativement corrélé, quant à lui, ni avec l'indice d'adret ni avec l'altitude moyenne des espèces.

### 1.6. Aspects biogéographiques

En suivant les conceptions de THORENS & NADIG (1997) et de DEFAUT (1997), les 44 espèces recensées peuvent être réparties en plusieurs ensembles biogéographiques : figure 14 et tableau 11.

Les espèces **eurosibériennes** (la région eurosibérienne constitue une subdivision de l'Empire Holarctique) dominent en nombre ( $n = 23$ ) : elles sont réparties en Europe (hormis ses contrées arctiques et méditerranéennes) et dans l'ouest de la Sibérie. Parmi celles-ci nous pouvons distinguer les éléments boréo-montagnards à répartition actuelle disjointe : *Chorthippus apricarius*, *Chorthippus montanus*, *Decticus verrucivorus*, *Euthystira brachyptera*, *Metrioptera brachyptera*, *Omocestus haemorrhoidalis*, *Omocestus viridulus*, *Stauroderus scalaris*, *Stenobothrus nigromaculatus*, *Stenobothrus stigmaticus* et *Tettigonia cantans*. Cette disjonction d'aire (espèces présentes d'une part dans les régions boréales, d'autre part dans les étages inférieurs des

montagnes tempérées) est liée aux fluctuations de l'extension des glaciers au Quaternaire ; lors des glaciations, les espèces des milieux boréaux ont occupé les plaines aujourd'hui tempérées. Lors du réchauffement postglaciaire, la plupart des espèces ont regagné les hautes latitudes, tandis que certains représentants de ces mêmes espèces ont trouvé refuge dans les stations fraîches de montagne (DALAGE & METAILIE, 2000).

Les espèces du **Paléarctique**, qui correspond à l'Europe et à l'Asie, sont au nombre de sept : ce sont des taxons holopaléarctiques proprement dits ou, d'une manière un peu plus restreinte, eurasiatiques (c'est le cas de *Myrmeleotettix maculatus*).

Enfin, les espèces **européennes** (ou, tout au moins, dont l'aire de répartition englobe d'une manière très conséquente, sinon exclusive ou presque, ce

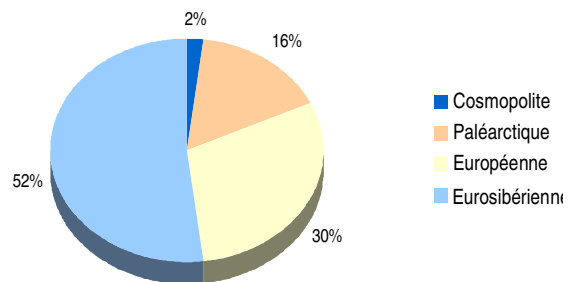


Figure 14 - Répartition biogéographique des 44 espèces recensées en montagne auvergnate

Tableau 11 - Chorologie des 44 espèces selon les conceptions de THORENS & NADIG (1997) et de DEFAUT (1997).

Répartition paléarctique	Répartition eurosibérienne	Répartition européenne	Répartition pratiquement cosmopolite
<i>Calliptamus italicus</i>	<i>Arcyptera fusca</i>	<i>Calliptamus barbarus</i>	<i>Mantis religiosa</i>
<i>Chorthippus biguttulus</i>	<i>Chorthippus apricarius</i>	<i>Ephippiger ephippiger</i>	
<i>Chorthippus brunneus</i>	<i>Chorthippus dorsatus</i>	<i>Euchorthippus declivus</i>	
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	<i>Chorthippus mollis</i>	<i>Gryllus campestris</i>	
<i>Oedipoda caerulescens</i>	<i>Chorthippus montanus</i>	<i>Metrioptera saussuriana</i>	
<i>Tetrix subulata</i>	<i>Chorthippus parallelus</i>	<i>Miramella subalpina</i>	
<i>Tettigonia viridissima</i>	<i>Chorthippus vagans</i>	<i>Nemobius sylvestris</i>	
	<i>Chrysochraon dispar</i>	<i>Oedipoda germanica</i>	
	<i>Decticus verrucivorus</i>	<i>Pholidoptera griseoptera</i>	
	<i>Euthystira brachyptera</i>	<i>Platycleis albopunctata</i>	
	<i>Gomphocerippus rufus</i>	<i>Platycleis tessellata</i>	
	<i>Metrioptera bicolor</i>	<i>Polysarcus denticauda</i>	
	<i>Metrioptera brachyptera</i>	<i>Tetrix undulata</i>	
	<i>Metrioptera roeseli</i>		
	<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>		
	<i>Omocestus rufipes</i>		
	<i>Omocestus viridulus</i>		
	<i>Stauroderus scalaris</i>		
	<i>Stenobothrus lineatus</i>		
	<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>		
	<i>Stenobothrus stigmaticus</i>		
	<i>Stethophyma grossum</i>		
	<i>Tettigonia cantans</i>		
<b>7 espèces (16 %)</b>	<b>23 espèces (52 %)</b>	<b>13 espèces (30 %)</b>	<b>1 espèce (2 %)</b>



continent, certaines étant également présentes dans le nord de l'Afrique) sont représentées ici par 13 taxons. Plusieurs patterns de distribution peuvent être distingués :

- les éléments qui sont présents partout ou presque dans l'aire considérée : *Gryllus campestris*, *Nemobius sylvestris*, *Pholidoptera griseoptera* ;
- les éléments répartis en Europe du sud : *Euchorthippus declivus* et *Calliptamus barbarus* ;
- les espèces centre-européennes, à prolongation vers le nord (*Tetrix undulata*), vers le sud (*Polysarcus denticauda*, *Oedipoda germanica*), vers l'ouest (*Platycleis albopunctata*, *Metrioptera saussuriana*), vers l'est (*Miramella subalpina*), voire conjointement vers le sud et l'ouest (*Ephippiger ephippiger*) ;
- enfin *Platycleis tessellata*, espèce sud et ouest-européenne.

## 2. Synécologie

### 2.1. L'AFC

On notera en préalable que toutes les corrélations entre l'altitude des relevés et les coordonnées des trois premiers axes de l'AFC sont significatives : tableau 12. Le paramètre altitudinal a donc une grande importance dans l'ordination des espèces en montagne auvergnate, ce qui paraît tout à fait logique et attendu d'une part, et ce qui est conforme aux résultats trouvés précédemment d'autre part.

#### L'axe F1

L'axe F1 développe 12,5 % de l'inertie totale. Neuf espèces ont une contribution supérieure à la moyenne et participent pour 81,8 % à la détermination de cet axe : quatre taxons en coordonnées positives (*Myrmeleotettix maculatus* 17,7 %, *Oedipoda caerulescens* 12,2 %, *Chorthippus brunneus* 12,2 % et *Chorthippus biguttulus* 7,1 %) s'opposent à cinq autres en coordonnées négatives (*Chrysochraon dispar* 9,0 %, *Stethophyma grossum* 7,7 %, *Chorthippus montanus* 7,2 %, *Metrioptera roeselii* 4,7 % et *Metrioptera brachyptera* 4,0 %). Les premières sont des éléments géophiles, voire saxicoles, en montagne auvergnate tandis que les dernières sont des espèces mésohygrophiles à hygrophiles, et plus ou moins thermophobes, liées à des biotopes à végétation herbacée fournie et bien développée. Quant aux variables, ce sont les surfaces herbacées basses et rocheuses (en coordonnées positives) d'une part, et le recouvrement herbacé haut d'autre part (en coordonnée négative), qui ont la plus forte contribution.

Cet axe ordonne apparemment les espèces selon un gradient décroissant de hauteur et de recouvrement de la végétation ; de fait la relation F1/barycentre des relevés est très nettement significative ( $r = -0,7387$ , ddl 235,  $p < 0,001$ ). Il oppose les végétations herbacées étoffées, souvent humides, et les espèces qui y sont associées, aux stations à recouvrement végétal discontinu, qui hébergent des espèces volontiers géophiles. On pourrait aussi voir dans cet axe un

gradient croissant de xéricité, compte tenu de la contribution élevée des surfaces rocheuses.

#### L'axe F2

Cet axe emporte 10,7 % des informations du nuage. Dix espèces ont une contribution supérieure à la moyenne et contribuent pour 91,4 % à sa détermination : *Chorthippus montanus* (11,4 %), *Myrmeleotettix maculatus* (10,8 %), *Chrysochraon dispar* (10,6 %), *Stethophyma grossum* (8,6 %), *Metrioptera roeselii* (6,2 %), *Oedipoda caerulescens* (6,2 %), *Metrioptera brachyptera* (6,1 %) et *Chorthippus brunneus* (3,2 %) ont des coordonnées positives et s'opposent à trois autres taxons à coordonnées négatives : *Miramella subalpina* (13,1 %), *Metrioptera saussuriana* (8,3 %) et *Polysarcus denticauda* (6,9 %). Les variables les plus actives sont la surface cryptogamique et rocheuse, et le recouvrement des strates herbacées haute et très hautes, en coordonnées positives.

Plus qu'il ne gradue le nuage de points, cet axe isole surtout les trois espèces que sont *Polysarcus denticauda*, *Miramella subalpina* et *Metrioptera saussuriana*. Ce sont des taxons orophiles en montagne auvergnate, qui présentent l'altitude moyenne la plus élevée du contingent d'espèces, et qui ne quittent pas l'étage subalpin, sauf ponctuellement à la faveur de micro-conditions stationnelles particulières, alliant humidité et fraîcheur (cas des tourbières).

#### L'axe F3

Ce troisième axe absorbe 10,2 % de l'inertie du nuage. Dix espèces ont une contribution supérieure à la moyenne et contribuent pour 81,7 % à sa détermination : en coordonnées positives, *Miramella subalpina* (16,7 %), *Myrmeleotettix maculatus* (15,9 %), *Metrioptera saussuriana* (11,4 %), *Oedipoda caerulescens* (8,4 %), *Polysarcus denticauda* (7,0 %) et *Chorthippus brunneus* (6,2 %) s'opposent, en coordonnées positives, à *Euchorthippus declivus* (5,9 %), *Chorthippus vagans* (4,0 %), *Stenobothrus lineatus* (3,3 %) et *Ephippiger ephippiger* (3,2 %). Les variables qui ont la plus forte contribution sont la surface rocheuse, la strate herbacée haute, l'altitude et l'exposition, toutes en coordonnées positives.

Il n'est guère facile de circonscrire l'identité des ou du paramètre(s) qui ordonne(nt) les espèces le long de cet axe F3. Les espèces déterminantes comprennent en effet aussi bien des orophiles plus ou moins thermophobes (*Miramella subalpina*, *Metrioptera saussuriana* et *Polysarcus denticauda*) que des espèces planitiales et thermophiles (*Chorthippus vagans*, *Euchorthippus declivus*, *Oedipoda caerulescens*), qui ne transgressent dans l'étage montagnard qu'à la faveur de conditions stationnelles particulières. Cela témoigne donc d'une ordination altitudinale, mais on note également la présence d'éléments relativement ubiquistes quant à cette variable (*Stenobothrus lineatus*, *Chorthippus brunneus*). On notera en sus que la variable exposition devient nettement déterminante. Cela suggère une ordination fine en fonction de paramètres thermiques, sans qu'il soit toutefois possible d'en apprécier et évaluer la teneur.

**Tableau 12 - Valeur des corrélations entre l'altitude des relevés et les coordonnées des 3 premiers axes de l'AFC.**

F1	F2	F3
$r = -0,1726$	$r = -0,3653$	$r = 0,6598$
$p < 0,01$	$p < 0,001$	$p < 0,001$

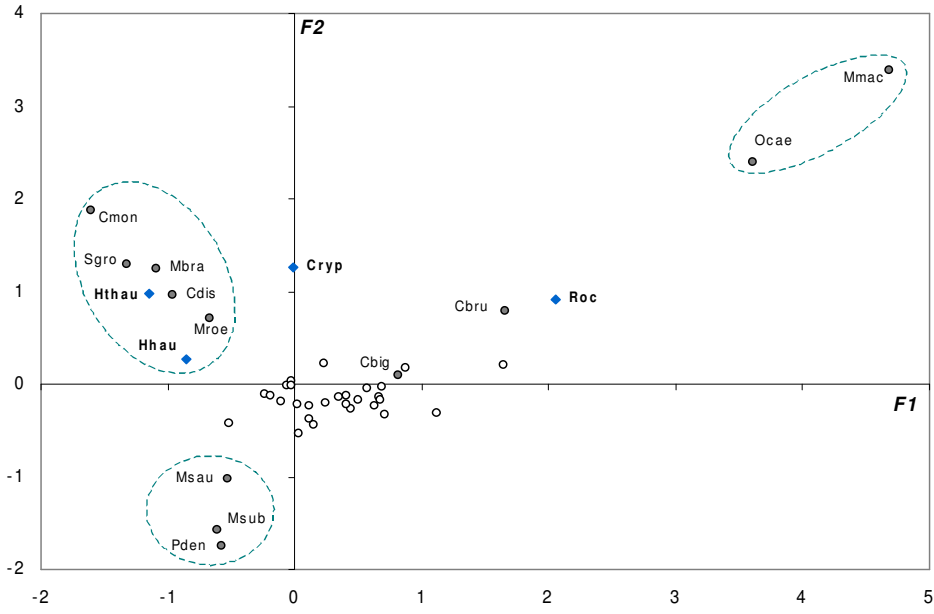


Figure 14 - Représentation des espèces et des strates dans le plan F1-F2 de l'ACF.

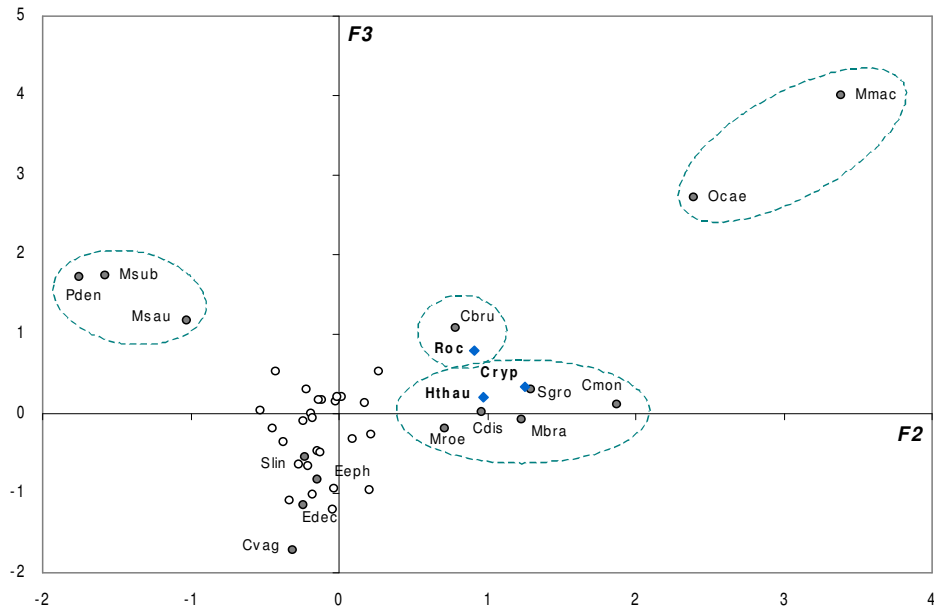


Figure 15 - Représentation des espèces et des strates dans le plan F2-F3 de l'ACF.

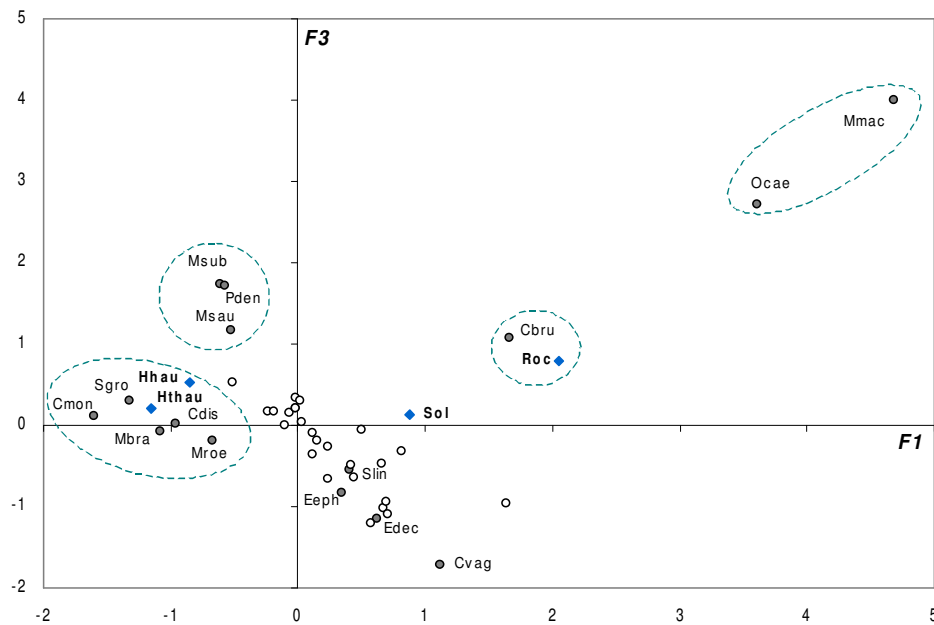


Figure 16 - Représentation des espèces et des strates dans le plan F1-F3 de l'ACF.

NB : Chaque étiquette est composée de la première lettre du nom générique accolée aux 3 premières du nom spécifique.  
Seules les espèces dont la contribution est supérieure à la moyenne sont mentionnées.

**2.2. La CAH**

Le dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH), élaboré à partir des 6 premiers facteurs de l'AFC (valeurs propres cumulées à F6>50 %), est représenté par la figure 18 : il expose les regroupements des espèces. L'analyse des niveaux d'intégration montre que l'on peut retenir 9 classes ou groupes ; à cette hauteur la dispersion représente 93 % de la dispersion totale.

La première coupure sépare cinq espèces mésohygrophiles à hygrophiles, divisées en deux groupes. La dichotomie semble ici avant tout écologique, et probablement structurelle, avec d'un côté les espèces très liées aux hauts-marais à éricacées (G1: *Chorthippus montanus* et *Metrioptera brachyptera*) et de l'autre des espèces propres aux autres milieux tourbeux ou paratourbeux, aux prairies humides, aux marécages... (G2 : *Chrysochraon dispar*, *Metrioptera roeselii* et *Stethophyma grossum*).

La deuxième coupure sépare un groupe de deux espèces xérothermophiles (G3 : *Myrmeleotettix maculatus* et *Oedipoda caerulescens*), liées à des milieux écorchés à végétation très lacunaire.

La troisième coupure met en exergue un groupe d'espèces typiquement orophiles, presque toujours confinées à de hautes altitudes et, plus prosaïquement, à l'étage subalpin en région Auvergne (G4 : *Metrioptera saussuriana*, *Miramella subalpina* et *Polysarcus denticauda*).

La quatrième coupure sépare deux ensembles constitués par les groupes G5 et G6 d'une part, et de G7, G8 et G9 d'autre part.

G5 et G6 rassemblent des espèces plutôt thermophiles dans l'ensemble, qui montent ordinairement peu en altitude. Le groupe G5, composé de deux espèces éminemment xérothermophiles (*Calliptamus barbarus* et *Chorthippus vagans*) se détache nettement. Le groupe G6 se compose surtout d'éléments recherchant les prairies assez denses, de hauteur moyenne, et qui supportent voire recherchent même un envahissement modéré des ligneux (*Ephippiger ephippiger*, *Metrioptera bicolor*, *Euchorthippus declivus*, *Nemobius sylvestris*, *Gomphocerippus rufus* et *Platycleis albopunctata*). Ce sont des éléments plutôt collinéens, résolument thermophiles à altitude moyenne, et qui disparaissent généralement vers 1200 m en Auvergne : nous avons vu avec *Ephippiger ephippiger* (cf. note 2 p. 52) qu'il pouvait exister des nuances d'ordre géographique à cette affirmation, qui n'a donc rien d'absolu. L'isolement relatif de cette dernière et de *Metrioptera bicolor* par rapport aux quatre autres espèces rend compte d'une valence écologique moins exigüe en montagne auvergnate.

G7 est composé d'espèces somme toute assez banales dans les prairies et les landes montagnardes auvergnates (G7 : *Chorthippus apricarius*, *C. parallelus*, *Decticus verrucivorus*, *Omocestus viridulus*, *Euthystira brachyptera* et *Stauroderus scalaris*). Ce sont pour la plupart des éléments boréomontagnards à aire disjointe. Ils se retrouvent peu ou prou dans l'essentiel des biotopes ici échantillonnés.

Le groupe G8 révèle des espèces plutôt confinées à des milieux à végétation basse (indice g4<2,2) et à plus ou moins grande sécheresse édaphique. On y note la présence d'espèces relativement ubiquistes : *Chorthippus biguttulus*, *Gryllus campestris*, *Tetrix*

*undulata* (pourvu, pour cette dernière, qu'existe une surface minimale de sol dénudé ou très accessible) et *Stenobothrus lineatus*, qui sont plus fréquentes en plaine, mais aussi d'éléments boréomontagnards (*Omocestus haemorrhoidalis*, *Stenobothrus nigromaculatus* et *S. stigmaticus*), dont la fréquence maximale se situe à altitude moyenne en Auvergne. On doit sans doute pouvoir y distinguer également une logique d'ordre structurel, entre les taxons qui recherchent les végétations herbacées basses (*Chorthippus biguttulus* et *Gryllus campestris*), voire volontiers lacunaires (G5 : *Tetrix undulata*), à amplitude d'habitat large (indice AH>3) et ceux qui apprécient une végétation où alternent des faciès de landes et de pelouses basses (*Omocestus haemorrhoidalis*, *Stenobothrus stigmaticus* et *S. nigromaculatus*), et qui sont plus sténotopes en terme de niche écologique (AH4<3).

On notera pour finir la place particulière et isolée occupée par *Chorthippus brunneus* (G9), espèce géophile à grande amplitude altitudinale.

**3. L'analyse entomocénotique**

La diagonalisation complète de la matrice des données permet de faire ressortir 11 groupes d'espèces : tableau 13.

**GROUPE 1** : Ce groupe est caractérisé par la fréquence élevée de *Myrmeleotettix maculatus*, *Oedipoda germanica*, *O. caerulescens* et *Chorthippus brunneus* ; les deux premières sont exclusives à ce groupe. On note aussi la présence significative de *Calliptamus barbarus*. Il s'agit d'espèces géophiles et volontiers xérothermophiles. Les relevés présentent une richesse spécifique faible à moyenne (5 à 8 espèces) ; le relevé R207 paraît à ce titre incomplet avec une seule espèce et c'est son altitude supérieure qui doit probablement ici être limitante. Les conditions stationnelles sont ici hyperxériques avec une importance substantielle des surfaces rocheuses et caillouteuses. L'exposition relève majoritairement de secteurs méridionaux.

**GROUPE 2** : Ce deuxième groupe est caractérisé par la disparition complète ou presque de *Myrmeleotettix maculatus*, *Oedipoda germanica*, *O. caerulescens* et *Chorthippus brunneus*. *Calliptamus*

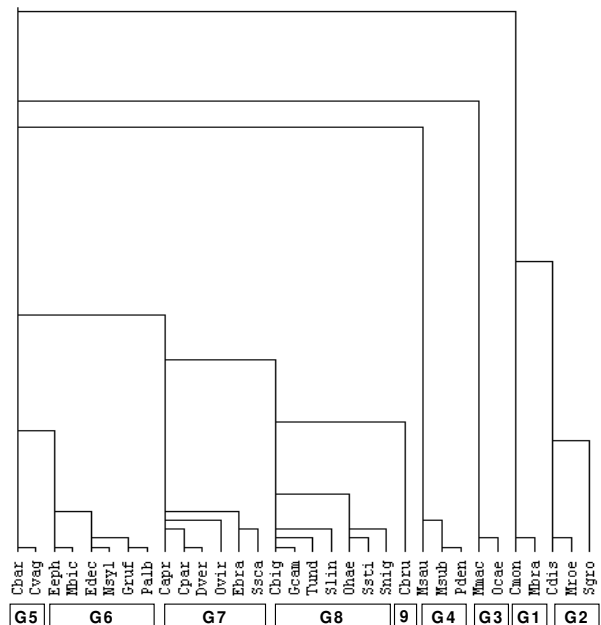


Figure 17 - Dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique des espèces élaboré à partir des 6 premiers facteurs de l'AFC.

*barbarus* gagne très nettement en fréquence tandis qu'apparaissent, avec une fréquence tout aussi élevée, *Chorthippus vagans*, *Euchorthippus declivus*, *Platycleis albopunctata*, *Stenobothrus nigromaculatus* et *Ephippiger ephippiger*. La richesse spécifique est importante (8 à 13 espèces). Les altitudes sont moyennes tandis que l'exposition reste préférentiellement dans les secteurs méridionaux. La surface rocheuse demeure élevée mais l'on note également l'apparition significative de la strate arbustive. Nous sommes ici dans un contexte de lande xérique écorchée.

**GROUPE 3** : Les conditions stationnelles se modifient sensiblement au profit de la surface herbacée qui devient très nettement dominante et souvent exclusive. *Calliptamus barbarus*, *Chorthippus vagans* et *Stenobothrus nigromaculatus* disparaissent, alors que se maintiennent, en haute fréquence, *Euchorthippus declivus*, *Platycleis albopunctata* et *Ephippiger ephippiger*. On note l'apparition substantielle des espèces prairiales *Metrioptera bicolor* et *M. roeselii*. La richesse spécifique demeure très bonne (6-7 à 12 espèces). L'humidité édaphique, du fait du plus grand recouvrement végétal, se situe désormais dans un contexte mésoxérique (23 stations sur 32), voire mésohygrophile (9 stations). Il s'agit de pelouses denses et continues, sises à altitude moyenne, et orientées préférentiellement dans les secteurs méridionaux et orientaux. Les relevés R97 à R158 paraissent incomplets en raison d'un faible nombre d'espèces, tandis que l'adhésion à ce groupe des relevés R315 et R328 reste incertaine (en raison de l'absence des espèces à haute fréquence désignées ci-dessus).

**GROUPE 4** : Si *Ephippiger ephippiger* et *Metrioptera bicolor* se maintiennent dans ce groupe avec des fréquences relativement élevées, on note en revanche la disparition complète ou presque d'*Euchorthippus declivus* et de *Platycleis albopunctata*. On remarquera également que *Decticus verrucivorus*, *Stauroderus scalaris* et *Stenobothrus lineatus* se raréfient notablement. Cela est dû à l'apparition conséquente des arbustes, qui procure notamment une plus grande humidité stationnelle : les stations mésoxériques deviennent minoritaires (7 stations sur 19), au profit des stations mésohygrophiles (12 stations). Dans le même temps, les expositions zénithales deviennent numériquement plus importantes. La richesse spécifique est en retrait (4 à 10 espèces) et l'altitude reste moyenne. Nous nous situons ici dans une variante arbustive du groupe 3, qui se distingue par la disparition d'espèces et non par l'apparition de nouveaux taxons (situation régressive).

**GROUPE 5** : Ce groupe se distingue par la disparition complète ou presque d'*Ephippiger ephippiger* et la raréfaction notable de *Metrioptera bicolor*. On peut en revanche observer la réapparition, avec une fréquence nettement plus élevée, de *Metrioptera roeselii* par rapport au groupe précédent. La richesse spécifique est faible (4 à 7 espèces). L'humidité édaphique se situe désormais dans un contexte très largement mésohygrophile. La végétation est ici exclusivement de type herbacé. Ce groupe constitue à l'évidence une variante mal exposée du groupe 3, avec disparition ou raréfaction sensible des espèces les plus héliothermophiles (comme *Ephippiger*

*ephippiger*, *Platycleis albopunctata*, *Metrioptera bicolor*, *Stauroderus scalaris* et *Euchorthippus declivus*) et le maintien d'une espèce comme *Metrioptera roeselii*, plutôt thermophile. Les relevés R36 à R118 paraissent incomplets en raison d'un faible nombre d'espèces : on y note en particulier l'absence ou la faible fréquence de taxons comme *Omocestus viridulus*, *Chorthippus apricarius*, *Decticus verrucivorus* et *Stenobothrus lineatus*, qui sont des espèces habituellement banales dans les prairies en montagne auvergnate. Mais cette absence ou nette raréfaction, conjuguée à la présence dans presque un relevé sur deux de *Nemobius sylvestris*, et en considérant, en outre, que les expositions sont pour leur grande majorité zénithales, invitent peut-être à considérer ce sous-groupe de 11 relevés comme un groupement à part entière ?

**GROUPE 6** : Ce sixième groupe est caractérisé par la fréquence élevée d'*Ephippiger ephippiger*, *Metrioptera brachyptera*, *Metrioptera bicolor*, *Stenobothrus nigromaculatus* et *Omocestus haemorrhoidalis*. La richesse spécifique est importante (8 à 11 espèces). Les altitudes sont moyennes. L'exposition concerne pour 7 cas sur 13 un secteur méridional et dans les 7 autres cas est zénithale. L'hygrotophie édaphique est uniquement mésoxérique. Il s'agit de landes basses : à l'évidence, ce groupe procède du groupe 2 dont il constitue une évolution moins xérique avec une végétation plus fermée, ce qui conduit à la disparition des éléments les plus xéothermophiles (comme *Calliptamus barbarus* et *Chorthippus vagans*) au profit de l'élévation de la fréquence d'espèces plus thermophiles (comme *Metrioptera brachyptera* et *Omocestus haemorrhoidalis*). Les relevés R61 et R239 doivent sans doute être considérés comme affines : la strate arbustive y disparaît et la richesse spécifique augmente. Ils composent probablement un groupement différent, mais leur faible nombre rend impossible sa caractérisation.

**GROUPE 7** : Ce groupe est caractérisé par la fréquence élevée de *Metrioptera brachyptera*, *Metrioptera roeselii*, *Chrysochraon dispar* et *Chorthippus montanus* ; cette dernière espèce est exclusive à ce groupe. On note également la fréquence assez conséquente de *Stethophyma grossum*, et l'apparition ponctuelle d'espèces orophiles (en Auvergne) comme *Metrioptera saussuriana* et *Euthystira brachyptera*. Les espèces banales de l'orthoptérofaune des prairies montagnarde auvergnates (*Chorthippus apricarius*, *Chorthippus parallelus*, *Decticus verrucivorus*, *Stenobothrus lineatus* et *Stauroderus scalaris*) disparaissent, ou presque, à l'exception notable d'*Omocestus viridulus*, qui conserve une fréquence élevée. La richesse spécifique est faible (3 à 8 espèces). Il s'agit d'un groupe qui colonise les haut-marais à éricacées, où l'humidité stationnelle en été varie de H à MX, selon l'épaisseur des sphaignes, sis à altitude moyenne et sur terrain plat. Un relevé de plaine s'y rattache complètement (R249), avec apparition d'espèces collinéennes (*Pholidoptera griseoaptera* et *Mantis religiosa*), mais pas disparition complète des montagnardes (présence ici d'*Omocestus viridulus* à une altitude basse record pour l'Auvergne).

**GROUPE 8** : Par rapport au groupe précédent, ce huitième groupe se signale par la disparition complète de *Chorthippus montanus* et de *Metrioptera brachy-*

*ptera*. On note en revanche l'augmentation sensible de la fréquence de *Stethophyma grossum*, en premier lieu, mais aussi de *Chorthippus parallelus* et de *Chorthippus apricarius*. La richesse spécifique est faible (3 à 7 espèces). L'humidité stationnelle est plus accusée, tandis que la strate arbustive a disparu, ou presque. Il s'agit ici de marécages montagnards, zones tourbeuses, prairies denses humides, marais de transition. Le relevé R322 semble incomplet. Il est à noter un sous-groupe (relevés R216 à R269), marqué par l'apparition de *Metrioptera saussuriana*, et à moindre mesure de *Miramella subalpina*, et la disparition de *Metrioptera roeselii*. On constatera qu'à ce titre le relevé R216 joue véritablement un rôle de transition, avec 10 espèces recensées. On peut s'interroger sur l'appartenance de ces relevés au groupe 8 : il s'agit selon nous d'un faciès plus alticole, qui marque la séparation entre le montagnard et le subalpin. Cela n'est pas véritablement apparent au niveau de toutes les altitudes des relevés de ce sous-groupe, mais sur le terrain, les stations en question sont plutôt en situation particulière car elles possèdent toutes un réservoir d'altitude contigu. Prenons deux exemples :

- le R321 est à 1200 m d'altitude : les sommets directement environnants ne dépassent la station que d'une centaine de mètres tout au plus, soit 1300 m environ (il n'y a donc pas de réservoir d'altitude) ;

- le R211 n'est qu'à 1140 m, pourtant dans son environnement immédiat les sommets dépassent les 1700 m, il y a donc un réservoir d'altitude, ce qui explique la présence d'un taxon subalpin comme *Metrioptera saussuriana* ; on notera à ce sujet que cette espèce colonise à basse altitude des biotopes beaucoup plus humides et à végétation plus fournie (microclimat froid) qu'ordinairement (c'est-à-dire aux altitudes optimales), ce qui lui permet une certaine compensation thermique.

Il reste à décider si ces relevés particuliers correspondent véritablement à un faciès, à une sous-synusie ou à une synusie autonome : les différences faunistiques (deux espèces qui disparaissent et une qui apparaît) et écologiques (changement d'étage bioclimatique) sont suffisamment fortes pour qu'on se pose la question.

**GROUPE 9** : Ce groupe se singularise d'emblée par des altitudes véritablement supérieures, ce qui explique l'apparition en haute fréquence d'espèces comme *Polysarcus denticauda*, *Metrioptera saussuriana* et *Miramella subalpina*, et à moindre mesure d'*Euthystira brachyptera*. On y remarque une proportion notable d'espèces aptères ou microptères. On note par ailleurs que toutes les expositions concernent le secteur oriental (11 cas sur 27) et les secteurs méridionaux (15 cas), à une exception près (le relevé R298, exposée au NW) : on peut y voir sans doute la recherche d'un certain climat d'abri (R298 est "protégé" immédiatement à l'ouest par une pente boisée d'altitude supérieure, il ne faillit donc pas en définitive à la règle). Cela laisse à penser que les versants occidentaux présentent des conditions de vie limites pour les Orthoptères ici, et cela va l'encontre de ce que nous aurions pu penser *a priori*, à savoir que les peuplements d'Orthoptères orophiles en Auvergne recherchaient préférentiellement les versants les plus mal exposés, compte tenu des altitudes modestes. Mais on peut également sans doute rapporter ce phénomène à la recherche délibérée de l'ensoleil-

lement matinal, pour ces stations où la topographie est particulièrement accusée. Ce groupe est donc typiquement orophile, au sens où il recherche exclusivement l'étage subalpin. La richesse spécifique est assez faible (3 à 9 espèces). L'humidité édaphique révèle des stations équitablement réparties entre le mésoxérique et le mésohygrophile, mais on notera que la rudesse des pentes procure généralement un fort effet de lessivage. Le recouvrement herbacé est dominant, le recouvrement arbustif étant toléré tant qu'il ne dépasse pas la moitié de la surface, en moyenne. Les relevés R192 à R190 paraissent incomplets.

**GROUPE 10** : Par rapport au groupe précédent, ce dixième ensemble de relevés se caractérise par la disparition complète ou presque de *Polysarcus denticauda* et d'*Euthystira brachyptera*. On y note également la baisse sensible de la fréquence de *Chorthippus apricarius* et de *Stauroderus scalaris*. *Miramella subalpina* et *Metrioptera saussuriana* se maintiennent en revanche à des fréquences analogues. La richesse spécifique est en retrait (2 à 4 espèces). Les stations mésohygrophiles l'emportent largement (12 cas sur 15). On peut sans doute voir dans ce groupe une variante mal exposée du groupe 9, aucune orientation ne concernant le secteur oriental ou les secteurs d'adret. A ce titre, la disparition complète ou presque de *Polysarcus denticauda* et d'*Euthystira brachyptera* semble significative puisque ce sont effectivement deux espèces à indice d'adret plutôt élevé parmi le contingent des espèces montagnardes *stricto sensu* (cf. *supra*).

**GROUPE 11** : Ce dernier groupe s'individualise par une richesse spécifique extrêmement faible (2 à 6 espèces). *Chorthippus brunneus* y réalise une fréquence élevée. On peut noter également les faibles fréquences de taxons comme *Omocestus viridulus*, *Chorthippus apricarius*, *Decticus verrucivorus* et *Stenobothrus lineatus*. Les orientations concernent en premier lieu des terrains plats ou en ubac. La couverture végétale, majoritairement herbacée, est souvent discontinue, avec apparition fréquente de tâches de sol dénudé. L'humidité édaphique révèle des stations équitablement réparties entre le mésoxérique et le mésohygrophile.

Quatre relevés au total n'ont pu être intégrés dans les différents groupes. R315 et R328 peuvent de prime abord se rapprocher du groupe 3, mais il leur manque les espèces qui ont été identifiées comme en étant caractéristiques : *Euchorthippus declivus*, *Platycleis albopunctata*, *Stenobothrus nigromaculatus*, *Ephippiger ephippiger*, *Metrioptera bicolor* et *Metrioptera roeselii* (R315 se distingue en outre par l'apparition d'*Oedipoda caerulea*, en rapport avec un recouvrement rocheux de 10 %). Il reste difficile cependant de les considérer comme étant des relevés incomplets, en raison de leur richesse respective de 8 et 10 espèces, en totale adéquation avec celle des relevés composant le groupe.

R214 et R238, placés ici en situation intermédiaire entre les groupes 8 et 9, révèlent des espèces orophiles (*Metrioptera saussuriana*, *Miramella subalpina* et *Euthystira brachyptera*) : R238 possède même en propre *Arcyptera fusca* dont c'est la seule station actuellement connue en Auvergne (BOITIER, 2003). Ils sont en outre dépourvus d'éléments résolument (xéro)thermophiles ou hygrophiles.

**Tableau 13** (pages suivantes) - **Matrice brute diagonalisée des données.** Les relevés incomplets (inc) ou affines (aff) sont repérés. Les valeurs repérées en rouge sont atypiques. Les espèces dont les indices d'abondance sont repérés en bleu sont identifiées comme étant caractéristiques ou différentielles.





**Tableau de synthèse**

Le tableau 14 synthétise les fréquences des espèces recensées dans les 11 groupes ainsi définis. Il permet aisément la désignation des espèces caractéristiques et/ou différentielles par simple comparaison globale des fréquences dans les différents groupes.

Les groupes G2, G3, G6, G7, G8, G9 et G11 peuvent valablement être désignés comme étant des synusies en raison d'un nombre suffisant de relevés (certes sans doute encore un peu faible néanmoins pour G2 et G6, mais ces deux synusies sont très bien

identifiées faunistiquement et écologiquement) et de la présence d'espèces caractéristiques et / ou différentielles. A l'inverse, les groupes G1, G4, G5 et G10 ne peuvent être pour l'instant considérés que comme étant des groupements en raison soit d'un nombre encore insuffisant de relevés (G1, qui semble toutefois bien défini écologiquement et faunistiquement), soit, nous l'avons déjà souligné, par la disparition complète ou presque d'espèces caractéristiques et / ou différentielles par rapport aux synusies proches (évolution régressive).

**Tableau 14 - Fréquence des espèces (classées par ordre alphabétique) dans les 11 groupes identifiés.** Les fréquences des espèces caractéristiques et/ou différentielles sont en gras, ces dernières étant mises en italique.

	G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7	G8	G9	G10	G11
<i>Calliptamus barbarus</i>	50	71	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Calliptamus italicus</i>	.	14	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Chorthippus apricarius</i>	.	14	36	50	45	22	5	32	38	10	12
<i>Chorthippus biguttulus</i>	100	86	68	55	55	78	.	6	.	.	48
<i>Chorthippus brunneus</i>	100	14	7	5	.	.	.	3	.	.	85
<i>Chorthippus dorsatus</i>	.	.	4	.	5	.	.	.	.	.	.
<i>Chorthippus mollis</i>	.	.	.	.	.	11	.	.	.	.	.
<i>Chorthippus montanus</i>	.	.	.	.	.	.	86	.	.	.	.
<i>Chorthippus parallelus</i>	.	57	96	100	90	89	19	55	83	60	91
<i>Chorthippus vagans</i>	.	86	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Chrysochraon dispar</i>	.	14	36	30	30	11	81	90	13	.	.
<i>Decticus verrucivorus</i>	.	14	50	20	50	44	.	10	33	20	6
<i>Ephippiger epphipiger</i>	.	71	57	70	10	67	.	.	.	.	.
<i>Euchothippus declivus</i>	.	71	50	5	.	22	.	.	.	.	.
<i>Euthystira brachyptera</i>	.	.	14	30	5	11	19	10	38	.	.
<i>Gomphocerippus rufus</i>	.	14	14	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Gryllus campestris</i>	.	29	14	.	5	11	.	.	.	.	15
<i>Metrioptera bicolor</i>	.	29	61	65	40	67	.	.	.	.	.
<i>Metrioptera brachyptera</i>	.	.	4	5	.	44	81	.	.	.	.
<i>Metrioptera roeselii</i>	.	14	54	25	60	11	76	74	4	.	6
<i>Metrioptera saussuriana</i>	.	.	4	.	.	.	14	23	96	100	6
<i>Miramella subalpina</i>	.	.	.	.	.	.	.	10	67	80	3
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	100	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Nemobius sylvestris</i>	.	43	29	10	.	11	.	.	.	.	3
<i>Oedipoda caerulea</i>	100	.	4	.	.	.	.	.	.	.	3
<i>Oedipoda germanica</i>	75	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	.	14	25	15	5	67	.	.	.	.	6
<i>Omocestus rufipes</i>	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Omocestus viridulus</i>	.	.	82	90	90	89	76	77	88	80	39
<i>Pholidoptera griseoptera</i>	.	.	11	.	.	.	5	.	.	.	.
<i>Platycleis albopunctata</i>	25	43	29	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Platycleis tessellata</i>	.	.	11	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Polysarcus denticauda</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	67	10	.
<i>Stauroderus scalaris</i>	.	71	71	15	15	44	.	6	63	30	9
<i>Stenobothrus lineatus</i>	25	100	86	40	60	78	5	3	8	10	24
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	.	71	.	.	.	78	.	.	.	.	.
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	.	57	21	5	15	33	10	.	8	20	15
<i>Stethophyma grossum</i>	.	.	.	.	.	.	29	71	.	.	.
<i>Tetrix subulata</i>	25	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tetrix undulata</i>	.	14	14	10	.	.	5	10	.	.	9
<i>Tettigonia viridissima</i>	.	14	.	5	.	.	.	3	.	.	.
Étage bioclimatique	SX3-4?	BM	BM	BM	BM	BM	BM	BM/BS	BS	BS	BM/BS
Humidité édaphique	HX	X	MX	.	.	MX	MX à HH	H à HH	MX à MH	.	MX
Nombre moyen d'espèces	6,00	10,29	9,54	6,50	5,80	8,89	5,14	4,84	6,04	4,20	3,82
Nombre total d'espèces	9	24	28	20	16	20	15	16	13	10	17
Altitude moyenne	1103	1071	1032	978	992	1026	1117	1158	1534	1472	1144
g moyen	1,51	3,04	3,74	.	.	3,49	4,30	4,47	4,11	4,11	3,04
sd g	0,28	0,82	0,44	.	.	0,68	0,48	0,48	0,46	0,50	0,65
Nombre de relevés	4	7	28	20	20	9	21	31	24	10	33
Diversité H'	2,97	4,25	4,31	.	.	3,99	3,23	3,28	3,32	.	3,27



**Tableau 15 - Correspondance entre les groupes d'espèces constitués par analyses multivariées (AFC/CAH) et par la méthode entomocénétique (ME).**

N° de groupe AFC/CAH	Espèces significatives	N° de groupe ME	Espèces caractéristiques et différentielles	Correspondance
1	<i>C. montanus</i> <i>M. brachyptera</i>	7	<i>C. montanus</i> <i>M. brachyptera</i>	<b>Très bonne</b>
2	<i>C. dispar</i> <i>M. roeselii</i> <i>S. grossum</i>	8	<i>C. dispar</i> <i>M. roeselii</i> <i>S. grossum</i>	<b>Excellente</b>
3	<i>M. maculatus</i> <i>O. caerulescens</i>	1	<i>M. maculatus</i> <i>O. caerulescens</i> <i>O. germanica</i>	<b>Excellente</b>
4	<i>M. saussuriana</i> <i>P. denticauda</i> <i>M. subalpina</i>	9	<i>M. saussuriana</i> <i>P. denticauda</i> <i>M. subalpina</i>	<b>Excellente</b>
5	<i>C. barbarus</i> <i>C. vagans</i>	2	<i>C. barbarus</i> <i>C. vagans</i> <i>E. ephippiger</i> <i>E. declivus</i> <i>P. albopunctata</i> <i>S. nigromaculatus</i>	<b>Très bonne</b>
6	<i>E. ephippiger</i> <i>M. bicolor</i> <i>E. declivus</i> <i>N. sylvestris</i> <i>G. rufus</i> <i>P. albopunctata</i>	3	<i>E. ephippiger</i> <i>M. bicolor</i> <i>E. declivus</i> <i>M. roeselii</i> <i>P. albopunctata</i>	<b>Bonne</b>
7	<i>C. apricarius</i> <i>C. parallelus</i> <i>D. verrucivorus</i> <i>O. viridulus</i> <i>E. brachyptera</i> <i>S. scalaris</i>	-		<b>Aucune</b>
8	<i>C. biguttulus</i> <i>G. campestris</i> <i>T. undulata</i> <i>S. lineatus</i> <i>O. haemorrhoidalis</i> <i>S. stigmaticus</i> <i>S. nigromaculatus</i>	6	<i>O. haemorrhoidalis</i> <i>S. nigromaculatus</i> <i>M. brachyptera</i> <i>M. bicolor</i> <i>E. ephippiger</i>	<b>Bonne</b>
9	<i>C. brunneus</i>	11	<i>C. brunneus</i>	<b>Excellente</b>

#### 4. Comparaison des résultats

Le traitement du tableau de contingence initial traité par analyse multivariée permet la structuration des espèces et des relevés en fonction principalement de l'altitude, de la hauteur/complexité de la végétation et probablement de facteurs d'ordre thermique (et donc par voie de cause à effet de l'exposition, de la pente et de la perméabilité du substrat). On note ainsi l'émergence de 9 groupes principaux d'espèces, certains pouvant être de nouveau divisés en sous-entités.

De son côté, l'analyse entomocénétique permet de mettre en évidence 7 synusies bien caractérisées, ainsi que 4 groupements supplémentaires. Parmi ces derniers, un (G1) est bien déterminé écologiquement et faunistiquement, mais il souffre encore d'une manque de relevés pour être pérennisé, tandis que les autres sont des groupements régressifs (disparition complète ou presque d'espèces caractéristiques et/ou différentielles). On peut donc retenir au final 8 groupes principaux.

Les correspondances entre les groupes ainsi identifiés sont synthétisées dans le tableau 15. Elles montrent à l'évidence un fort degré de convergence entre les deux méthodes. D'une part, aux 9 groupes identifiés par les analyses multivariées, il est toujours possible de faire correspondre sans équivoque ceux identifiés par la méthode entomocénétique, à une notable exception près (groupe 7). Ensuite, les espèces caractéristiques (au sens synsystème) de la méthode entomocénétique sont toujours désignées comme espèces significatives dans les analyses multivariées.

Les espèces qui cumulent à la fois une fréquence générale élevée et une présence dans toutes les synusies ou presque sont identifiées comme formant un groupe à part par les analyses multivariées (groupe 7). Il s'agit ici précisément d'espèces somme toute assez banales dans les milieux montagnards en Auvergne. De fait, leur poids dans la structuration de la matrice de données est somme toute assez faible. L'analyse entomocénétique ne permet pas de considérer ces espèces comme formant une synusie distincte, puisque qu'on les retrouve dans l'essentiel des biotopes ici prospectés. Les analyses multivariées peuvent donc utilement servir dans ce cas justement à trier d'emblée les espèces communes et répandues dans un jeu de données : elles seront inévitablement positionnées dans la partie centrale de la matrice diagonalisée.

En définitive, les deux méthodes paraissent véritablement complémentaires, pas d'une manière simultanée toutefois, mais de façon successive. En effet, les analyses multivariées sont un excellent outil de tri initial de la matrice de données : elles permettent de mettre en exergue les espèces caractéristiques de synusie et d'identifier également les espèces qui sont présentes avec une fréquence relativement importante dans chacune ou presque de ces synusies. Elles permettent donc d'une part de fiabiliser la désignation de ces deux catégories d'espèces, mais aussi de gagner du temps dans l'analyse et ce d'autant plus que la matrice des données est volumineuse. C'est de ce point de vue un outil de décision et d'orientation particulièrement utile puisqu'il reste toujours difficile devant un important tableau de données d'initier la diagonalisation : on ne sait pas comment l'aborder et par où commencer ; la tentation, pas toujours efficace,

étant alors dans ce cas de se focaliser sur les espèces paraissant patrimoniales (qui est un paramètre bien plus culturel qu'écologique).

Il semble qu'il soit illusoire de vouloir demander plus à ces analyses mathématiques. Leur principe même fait que chaque espèce se voit attribuer en quelque sorte un poids (même si sa contribution reste faible, par exemple *Tetrix undulata*) mais aussi un seul "rôle" structurant. Par voie de conséquence, les espèces différentielles, qui par définition sont communes au minimum à deux synusies, ne peuvent être identifiées. Le cas des espèces rares est aussi à mettre en exergue. L'exemple d'*Oedipoda germanica* est à ce titre parlant : cette espèce ne peut avoir ici aucun poids statistique du fait du trop faible nombre de relevés qui la comptent. Mais sa présence caractérise très efficacement et exclusivement une synusie particulière. La non prise en compte des taxons rares n'est pas nécessairement un choix conceptuel, mais la conséquence de l'usage d'outils d'analyse statistique pour lesquels de très faibles effectifs apparaissent comme des "bruits" qui perturbent les traitements (MASSELOT & NEL, 2003). Cette limitation nuit donc à la précision de l'analyse. En effet, ces espèces rares sont souvent proches de leurs limites écologiques et constituent souvent un matériel plus sensible et donc plus riche d'enseignements (syn)écologiques que les taxons abondants.

La méthode entomocénétique se veut plus nuancée et donc plus précise ; le fait que son ossature (nombre de synusies, espèces caractéristiques) puisse être construite avec fiabilité à l'aide des analyses multivariées lui confère une légitimité mathématique et donc scientifique.

## DISCUSSION

### 1. Influence des paramètres environnementaux

#### 1.1. Sur la faune orthoptérique d'un point de vue global

##### *L'altitude*

Malgré des altitudes et des dénivelés modestes, la richesse orthoptérique est significativement affectée par l'élévation altitudinale en montagne auvergnate. Nous avons ainsi pu mesurer globalement la perte spécifique à 0,3 espèce pour 100 m d'élévation, soit une espèce pour 370 m de dénivelé (ce qui équivaut à une amplitude thermique de 2°C, pour une valeur moyenne de 0,55°C/100 m généralement admise : OZENDA, 2002, p. 17). Localement, cette valeur peut être supérieure : c'est le cas dans la vallée glaciaire de Chaudesfour. Dans cette vallée orientée ouest-est et dont la topographie est accusée (1135-1185 m), nous avons obtenu un modèle qui montre une perte de 0,6 espèce pour 100 m d'élévation, soit une espèce pour 180 m de dénivelé environ (BOITIER, 2002), soit une espèce par degré d'amplitude thermique. Ces observations s'accordent avec de nombreux travaux antérieurs qui ont également montré une baisse de la richesse spécifique au fur et à mesure de l'élévation altitudinale chez les invertébrés (voir notamment revue in MCCOY, 1990 ; WETTSTEIN & SCHMID, 1999 ; GRYNES & VETTAS, 2002 ; SANDERS, 2002 ; BREHM & FIELDER, 2003).

L'appréciation des paramètres descriptifs en fonction de l'élévation altitudinale révèle une véritable

discontinuité écologique et faunistique, de part et d'autre de la cote théorique de 1300 m. En fait, plus que par l'apparition substantielle d'éléments orophiles (que l'on peut circonscrire ici seulement à *Miramella subalpina*, *Metrioptera saussuriana* et *Polysarcus denticauda*), la prise d'altitude au-dessus de cette cote se caractérise bien davantage en Auvergne par la disparition des éléments collinéens, qui réussissent jusque là à s'affranchir peu ou prou des conditions bioclimatiques montagnardes. Aux altitudes supérieures à 1300 m, la richesse totale est ainsi divisée de moitié, tandis qu'on ne constate ni l'apparition d'espèces nouvelles, ni la présence d'espèces exclusives. C'est sans doute un clivage suffisamment clair pour considérer que l'étage subalpin commence grossièrement vers 1300 m pour les Orthoptères en Auvergne, c'est-à-dire à une altitude de l'ordre de 200 à 300 m en deçà de ce qui est traditionnellement admis pour la végétation (voir notamment LUQUET, 1926, pp. 236-239 ; OZENDA, 1985, pp. 290-291 ; BILLY, 1988). Cela va dans le sens des observations de DEFAUT (1994, pp. 73-74) qui constate que dans les Pyrénées françaises, les étages orthoptériques sont décalés de 200 ou 300 m vers le bas par rapport aux étages de végétation, soit d'un demi-étage en moyenne. Cet auteur nous a depuis précisé (*comm. pers.*, 14.III.2003) que dans les Pyrénées centrales et occidentales, le passage du montagnard au subalpin se produit vers  $1500 \pm 100$  m d'altitude, selon l'exposition. Comme les massifs auvergnats se situent à environ 400 km plus au nord, on pourrait s'attendre théoriquement à un décalage altitudinal de l'ordre de près de 200 m vers le bas : la valeur de 1300 m correspond parfaitement à cette assertion. D'un point de vue spécifique, de bons marqueurs de cet étage subalpin orthoptérique en Auvergne pourraient par exemple être *Miramella subalpina*, par son apparition, et *Metrioptera roeselii*, par sa disparition.

La prise d'altitude n'est donc guère un facteur de diversité et d'originalité orthoptérique en montagne auvergnate, mais au contraire un facteur net d'appauvrissement. Quoi qu'il en soit, à altitude égale,

**Tableau 16 - Comparaison des résultats faunistiques entre les Pyrénées françaises (d'après DEFAUT, 1994) et l'Auvergne (présent travail), par étage orthoptérique.**

	Pyrénées françaises	Auvergne
<b>ÉTAGE MONTAGNARD</b>		
Nombre de relevés	44	175
Nombre total d'espèces	40	40
Nombre d'espèces par relevé moyen	8	7
<b>ÉTAGE SUBALPIN</b>		
Nombre de relevés	58	52
Nombre total d'espèces	40	15
Nombre moyen d'espèces par relevé	8	6
<b>ÉTAGE ALPIN</b>		
Nombre de relevés	12	-
Nombre total d'espèces	23	-
Nombre moyen d'espèces par relevé	6	-

quelle est la place des montagnes auvergnates par rapport aux autres massifs alpins et pyrénéens ? Le tableau 16 résume les différents paramètres faunistiques observés dans les Pyrénées françaises (d'après DEFAUT, 1994) et l'Auvergne pour les différents étages orthoptériques.

En pondérant l'analyse avec le nombre de relevés réalisés dans chacun des étages, on constate que l'étage orthoptérique subalpin dans les Pyrénées présente une diversité spécifique élevée, sans commune mesure avec la situation en Auvergne. Les valeurs obtenues dans les Pyrénées pour cet étage sont d'ailleurs sensiblement les mêmes que celles obtenues dans l'étage montagnard, ce qui, encore une fois, n'est pas le cas en Auvergne. En revanche, on constate que les résultats propres à l'étage montagnard sont plutôt similaires entre les deux massifs. Pour les deux étages orthoptériques que ces massifs ont en commun, il n'est guère que le nombre moyen d'espèces par relevé qui puisse être jugé équivalent. Cela est d'abord dû à la similitude des méthodes d'échantillonnage employées, mais il est aussi fort probable que le nombre moyen d'espèces par milieu homogène d'une surface minimale soit une sorte de constante biologique quel que soit le massif montagneux envisagé.

La comparaison avec les Alpes demeure plus délicate, faute de travaux similaires pouvant permettre une comparaison fiable. On notera toutefois que VOISIN (1986) a fourni des richesses moyennes en fonction de tranches altitudinales pour un secteur de Vanoise. Ainsi pour l'intervalle 1500-1800 m, une valeur de moyenne de  $13,1 \pm 0,8$  espèces d'Orthoptères par relevé est obtenue. Nos propres résultats montrent une valeur pour cette même tranche de  $4,1 \pm 1,9$  espèces en Auvergne ( $n = 66$ ), pour un total de 14 espèces. La différence paraît suffisamment éloquente.

Au final, on doit sans doute pouvoir parler de subalpin appauvri en Auvergne en ce qui concerne la richesse spécifique en Orthoptères, sorte de pendant faunistique à ce qui a été déjà constaté au niveau de la flore, même à l'échelle plus globale du Massif Central ; OZENDA (1994, p. 200) parle ainsi d'un subalpin sporadique et appauvri au-dessus de 1500 m. Bien entendu, il conviendrait de vérifier ce constat sur le plan, tout aussi important, de l'abondance des individus, au moyen d'investigations densimétriques. Par ailleurs, il serait grandement utile d'obtenir des informations à ce niveau au sujet d'autres invertébrés à des fins de comparaison (Rhopalocères et Coléoptères Carabidés par exemple).

### L'exposition

Même appauvri, le peuplement des Orthoptères en montagne auvergnate n'en présente pas moins des réponses comportementales claires qui découlent directement de l'influence structurante de l'élévation altitudinale.

Ainsi en ce qui concerne plus particulièrement l'exposition des stations, nous constatons qu'au-dessus de 1300 m, les espèces semblent fuir l'exposition sud. Nos résultats suggèrent une recherche active des expositions orientales (est et sud-est) et occidentales (ouest et sud-ouest) chez les Orthoptères en altitude, créant une nouvelle ordination des espèces en fonction de besoins en luminosité et en chaleur soit matinaux (versants du levant), soit dans l'après-midi et en fin de

journée (versants du couchant). Le fait n'est pas totalement nouveau. VOISIN (1979, p. 332) avait par exemple déjà remarqué qu'aucune espèce ne semble préférer les stations vraiment exposées au sud dans le Massif Central, et que les Orthoptères qui manifestent une préférence quelconque pour l'orientation de leurs stations se répartissent en deux groupes : "*ceux qui ont leur orientation préférentielle dans les secteurs sud-ouest et nord-ouest, et ceux pour qui cette orientation se trouve dans les secteurs sud-est et nord-est*". Quelques années plus tard (VOISIN, 1981), il commente à ce titre l'exemple de *Metrioptera saussuriana*, qui évite les stations exposées au sud et préfère celles exposées au nord et à l'est. De fait, nous affinons l'analyse de ce phénomène en précisant une altitude charnière. On remarquera ici que d'une manière inattendue, LEBRETON *et al.* (2000, p. 237) arrivent à des constations similaires en Vanoise, mais non pas au sujet d'invertébrés mais à l'étude de vertébrés homéothermes (avifaune).

Une possibilité d'interprétation serait qu'en exposition sud en altitude élevée, la neige fond plus vite ce qui engendre une protection thermique plus faible, et donc paradoxalement plus de danger pour la survie des œufs, qui sont, chez les Orthoptères, majoritairement déposés dans les végétaux et le sol. En exposition sud, la fonte plus rapide fait que la terre et les débris marcescents des végétaux subissent des froids plus violents (étant exposés plus rapidement, et sans doute plus fréquemment, au processus de gel/dégel) que les autres expositions. Ce phénomène est probablement exacerbé dans un massif d'altitude modeste. En effet, si le nombre de jours et la hauteur de neige ne paraissent guère souffrir de la comparaison, à altitude égale, avec les Alpes, c'est avant tout la grande inconstance et la précarité de la couverture neigeuse qui caractérisent les reliefs de l'Auvergne (LAGEAT & NEBOIT-GUILHOT, 1989). A de plus basses altitudes, l'exposition sud est l'une des plus recherchées car il n'y a pas de problème d'enneigement. Cela correspond aussi à la répartition logique et attendue : les expositions méridionales abritent plus d'espèces car les Orthoptères sont globalement thermophiles, nous l'avons souligné en introduction.

### **L'hygrotophie**

Ce sont les stations mésoxériques et xériques qui abritent, en moyenne, les richesses spécifiques les plus élevées en montagne auvergnate. Toutefois, ce pattern général s'estompe au-dessus de la cote théorique de 1300 m : les milieux secs voient leur richesse spécifique moyenne diminuer de la manière la plus accentuée. Cela plaide pour une réorganisation spatiale des espèces en faveur de milieux plus frais en altitude.

### **La végétation**

Du point de vue spécifique, c'est-à-dire presque "individuel" (du moins pour l'écologue), il y a des différences de richesse totale et (donc) de diversité entre les différents stades de hauteur de la formation végétale, le nombre maximal d'espèces ayant été trouvé dans les milieux que nous avons définis comme moyens. Les espèces ne se répartissent donc pas au hasard dans le continuum végétal : il est ainsi statistiquement possible de les catégoriser selon les

valeurs de leur barycentre (qui précise leur place le long du gradient végétal) et de leur amplitude d'habitat (qui mesure la largeur de leur niche écologique pour le facteur toit de la formation), deux paramètres dont l'interdépendance est nettement affirmée. Des comportements de spécialistes ou au contraire de généralistes apparaissent alors clairement. La hauteur de la végétation et sa complexité (en terme de strates) influent donc sur la répartition spatiale des espèces à l'échelle stationnelle en montagne auvergnate. D'une manière générale, l'augmentation de la hauteur de la végétation en montagne auvergnate s'accompagne d'abord d'une diminution de la spécialisation écologique des espèces, puis d'une augmentation de cette spécialisation. Il est important de préciser ici la nécessité de l'emploi d'un véritable indice de complexité de structure, tel celui utilisé dans ce travail, plutôt qu'une simple mesure de la hauteur moyenne de la végétation qui n'apporte pas à ce sujet de résultats tangibles (BONNET *et al.*, 1997). Mais nous envisageons ici l'espace montagnard comme une entité globale et non comme un espace graduel : en d'autres termes, quid de l'influence de l'élévation altitudinale ? Le barycentre des espèces le long du gradient végétal est nettement lié à l'altitude : plus l'altitude moyenne des relevés d'une espèce est grande et plus cet indice est élevé. De même, plus l'altitude des relevés est grande et plus cet indice de barycentre l'est aussi. Ces indications suggèrent que les Orthoptères s'accommodent (voire recherchent) des végétations de plus en plus hautes et de plus en plus fournies au fur et à mesure de l'élévation altitudinale. Dans ce cas précisément, l'incidence de la structure de la végétation sur la répartition des espèces n'est-elle pas en définitive qu'un sous-produit de l'influence de l'altitude ?

D'autre part, que penser des valeurs de la richesse moyenne et (par voie de conséquence) de la variabilité, qui traduisent une certaine homogénéité d'ensemble ? Rappelons à ce sujet que la richesse faunistique des relevés n'est pas corrélée à la valeur du barycentre des strates de végétation. Peut-on en déduire de ces paramètres plus "collectifs" que cette homogénéité traduit une sorte de prépondérance des facteurs abiotiques sur la structure de la végétation pour ce qui concerne la distribution spatiale des Orthoptères ? Où est-ce seulement le fruit d'une certaine homogénéisation générale de la végétation en montagne auvergnate, qui tend vers des espaces avant tout herbacés et globalement continus en surface (cf. le nombre très faible de relevés ayant pu être réalisés dans le stade I) ? De ce fait, les milieux montagnards sont-ils plus "prévisibles" (*dixit* l'expression de LEBRETON *et al.*, 2000, p. 295) car de structure plus simplifiée et moins hétérogène que leurs homologues de plaine en Auvergne ? Il faudrait pour s'en assurer pouvoir disposer d'un nombre bien plus conséquent de relevés et surtout que ce nombre s'approche au mieux de l'équirépartition dans les différentes tranches altitudinales.

\* \* \*

Tous ces résultats généraux, liés à l'altitude, à l'exposition, à l'hygrotophie édaphique et à la structure et au toit de la formation végétale, s'accordent pour désigner sinon un véritable tropisme de fraîcheur chez les Orthoptères en montagne auvergnate, mais au

moins un évitement des milieux les plus secs et ensoleillés, évitement d'autant plus marqué que l'on gagne les plus hautes altitudes (et d'une manière très nette à partir de 1300 m). On peut sans doute y voir une manifestation de la loi de BEI BIENKO, qui s'applique ici, rappelons-le, à une faune des montagnes d'Auvergne qui est essentiellement d'origine eurosibérienne (VOISIN, 1979, p. 341 ; présent travail), et qui stipule que dans la partie centrale de son aire de distribution, une espèce occupe des milieux divers (sa fréquence y est maximale ou presque), alors que sur les marges, elle se cantonne de plus en plus dans des milieux particuliers, plus ou moins thermophiles en allant vers les pôles ou plus haut et humides (c'est-à-dire plus ou moins cryophiles) en allant vers l'équateur. Cela va à l'encontre, il faut le souligner, des résultats de VOISIN (1979, p. 330), qui a toutefois étudié les paramètres température et humidité d'une manière plus approfondie.

Aussi, malgré des altitudes modestes (le point culminant de l'Auvergne, et du Massif Central, est le Puy de Sancy avec 1885 m), la faune des Orthoptères des montagnes auvergnates tend vers une certaine cryophilie altitudinale, bien que nos recherches n'aient pas permis de trouver d'espèces cryophiles proprement dites, suivant parfaitement en cela les constatations de VOISIN (1979, p. 323). D'autre part, la limite inférieure de l'étage orthopté-rique subalpin, qui débute ici aux alentours de 1300 m selon la topographie et l'exposition, lui permet tout de même de réaliser une puissance de quelques 600 m, c'est-à-dire une valeur en tout point conforme à celle établie dans les Pyrénées françaises (DEFAUT, 1994, p. 87) : nous pouvons donc considérer qu'en terme d'amplitude altitudinale, l'étage subalpin est complet en Auvergne pour les Orthoptères (à l'encontre de ce que nous diraient les botanistes, par exemple). Autrement dit, les conditions environnementales semblent propices dans cette région montagneuse à l'installation d'une véritable faunule subalpine, qui ne se traduit dans les faits que par un contingent appauvri d'espèces.

## 1.2. Sur la position relative des synusies

L'analyse de l'influence des principaux paramètres pris deux à deux (altitude, exposition, nombre d'espèces, hygrotrophie et barycentre des strates de

**Tableau 17 - Comparaison des résultats cénologiques entre les Pyrénées françaises (d'après Defaut, 1994) et l'Auvergne (présent travail), par étage orthoptérique.**

	Pyrénées françaises	Auvergne
<b>ÉTAGE MONTAGNARD</b>		
Nombre de relevés	44	175
Nombre de synusies (et ou de groupements)	2 (1)	6 (1)
Nombre moyen d'espèces par relevé	23	20
<b>ÉTAGE SUBALPIN</b>		
Nombre de relevés	58	52
Nombre de synusie	3	1
Nombre moyen ou total d'espèces par synusie	22-23	14
<b>ÉTAGE ALPIN</b>		
Nombre de relevés	12	-
Nombre de synusies	1	-

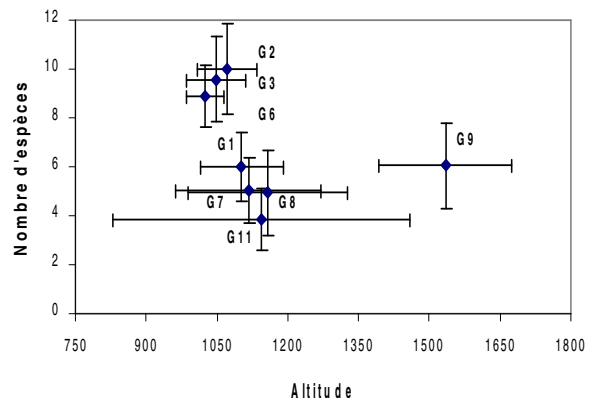
végétation) sur les synusies identifiées permet plusieurs combinaisons : étudions celles concernant la richesse spécifique. Parmi celles-ci, on constate une diminution drastique de cette richesse des synusies en fonction de l'altitude (synusie subalpine G9 exclue) : figure 19. Cette dernière est nettement détachée des autres synusies : l'élévation altitudinale est un facteur net d'appauvrissement du nombre de synusies en montagne auvergnate. A ce sujet, le tableau 17 résume les différents paramètres cénologiques observés dans les Pyrénées françaises (d'après DEFAUT, 1994) et l'Auvergne pour les différents étages orthoptériques. Toujours en pondérant l'analyse avec le nombre de relevés réalisés dans chacun des étages, on constate que ce que nous avons énoncé pour la richesse spécifique se vérifie également pour ce qui concerne les synusies : on peut raisonnablement parler là aussi de subalpin appauvri en Auvergne. A l'étage montagnard, le nombre moyen d'espèces par synusie est sensiblement équivalent, mais le nombre de synusies identifiées à ce jour dans les Pyrénées est un peu en retrait (cela étant probablement dû à un nombre bien plus faibles de relevés). La comparaison intermassifs ne peut malheureusement être poussée plus en avant, car nous n'avons pas d'informations sur les richesses des synusies alpines.

Au sujet de l'hygrotrophie édaphique, ce sont les synusies mésoxériques et xériques qui abritent les plus grandes richesses spécifiques en moyenne : figure 20. Si l'on considère maintenant le barycentre des strates de végétation, on constate globalement que ce sont les synusies qui se situent en position médiane (valeur de barycentre comprise en 3 et 4 *grosso modo*) qui sont les plus riches en espèces : figure 21. Enfin, au niveau de l'exposition, on constate que d'une manière générale, plus les synusies occupent des stations bien ensoleillées et plus elles sont riches d'espèces : figure 22.

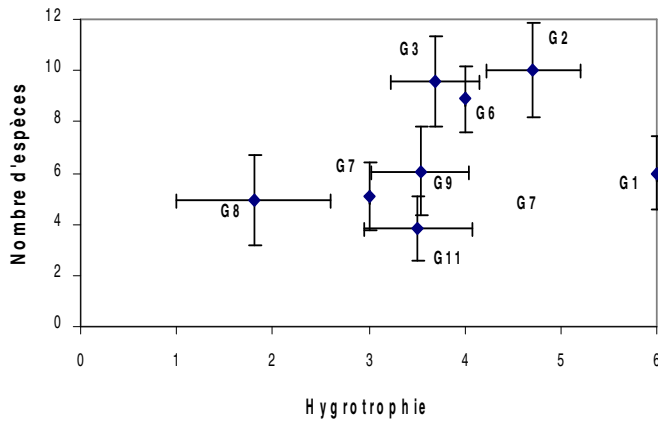
Au final, et en ce qui concerne la richesse spécifique, la distribution relative des synusies en fonction des principaux facteurs environnementaux suit de près celle affectant la faune orthoptérique d'un point de vue global. On peut donc bel et bien parler de véritables entités en ce qui concerne les synusies : les peuplements d'Orthoptères, intégrateurs des espèces, sont aussi des éléments propres au sein de l'écosystème montagne.

## Le cas particulier des groupements supposés régressifs

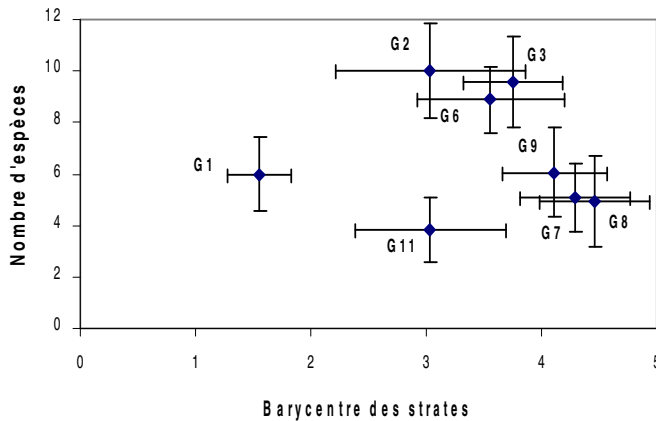
Nous avons vu que la méthode entomocénologique, par les nuances que n'autorisent pas les analyses



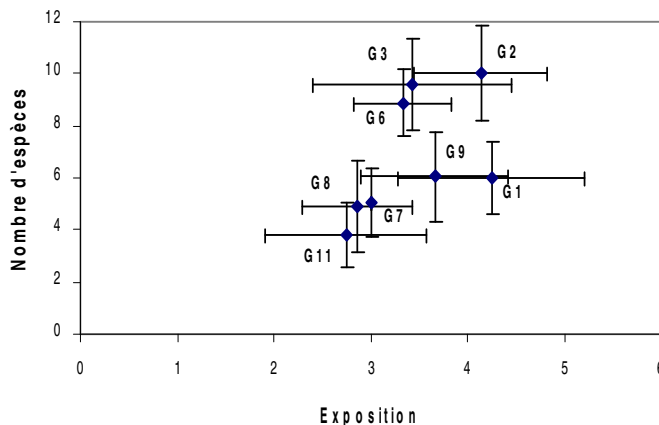
**Figure 19 - Position relative des huit synusies identifiées en fonction de leur richesse spécifique et de l'altitude (valeurs moyennes et écart-types).**



**Figure 20 - Position relative des huit synusies identifiées en fonction de leur richesse spécifique et de l'hygrotrophie (valeurs moyennes et écart-types).**



**Figure 21 - Position relative des huit synusies identifiées en fonction de leur richesse spécifique et du barycentre des strates de végétation (valeurs moyennes et écart-types).**



**Figure 22 - Position relative des huit synusies identifiées en fonction de leur richesse spécifique et de l'exposition (valeurs moyennes et écart-types).**

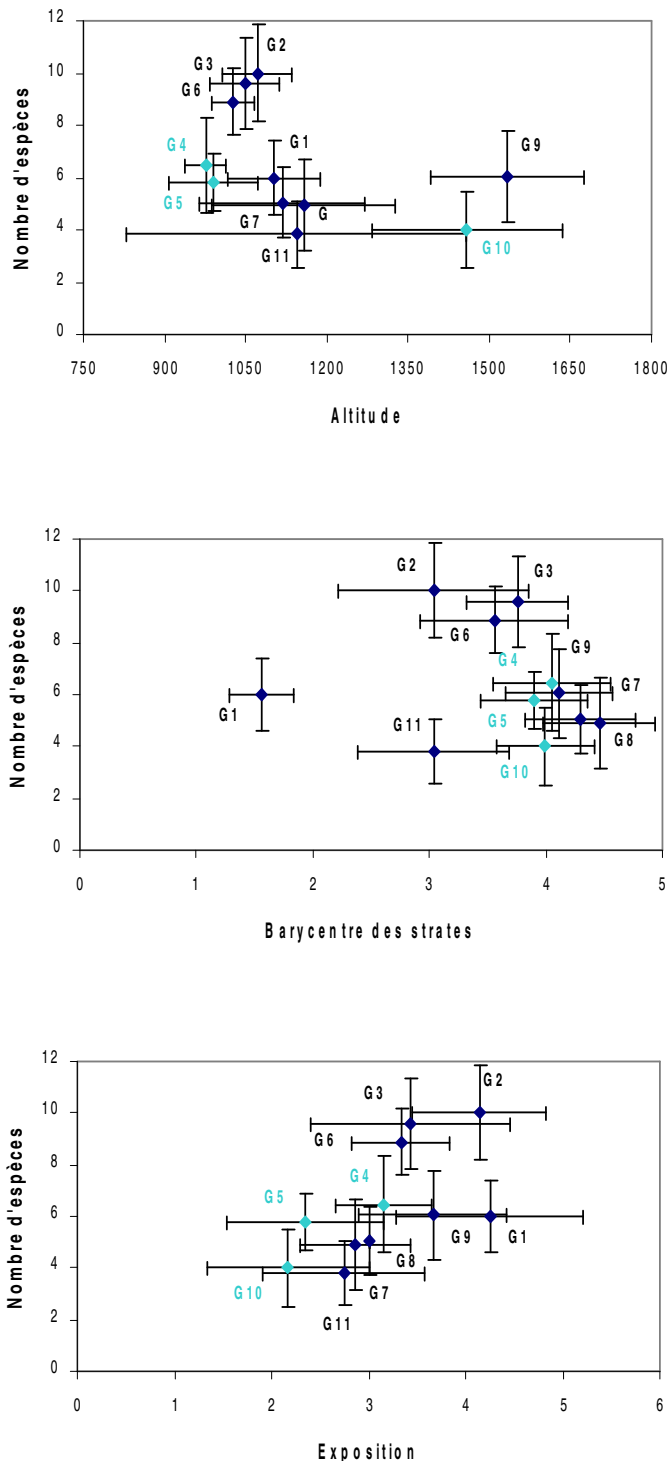
multivariées, permettait l'identification de groupements originaux, supposés être des formes de dégradation (en terme de richesse spécifique) d'une synusie proche. Ainsi nous avons considéré les groupements G4 et G5, comme étant respectivement une variante arbustive et une variante mal exposée de la synusie G3, et le groupement G10 comme étant une variante mal exposée de la synusie G9. D'un point de vue conceptuel, s'agit-il d'entités propres ou de formes de dégradation ? La figure 23 permet de juger de la position relative de ces groupements par rapport à leur synusie affine d'une part, et par rapport à l'ensemble des synusies d'autre part.

Du point de vue de l'altitude, ces groupements confirment le pattern général qui veut que le nombre de synusies subalpines est notablement amoindri. En revanche, si G10 la confirme, G4 et G5 vont à l'encontre de l'assertion générale selon laquelle la richesse des synusies va en diminuant au fur et à mesure de l'accroissement de l'altitude. Au sujet du barycentre des strates de végétation, on remarque que ces groupements confirme la tendance générale, à savoir que ce sont les synusies qui se situent en position médiane qui sont les plus riches spécifiquement. Enfin, pour ce qui concerne l'exposition, on constate que le schéma global d'une plus grande richesse spécifique dans les stations les plus ensoleillées est respecté.

L'examen des zones de recouvrements des amplitudes de ces groupements par rapport à leurs synusies affines respectives, révèle :

- pour G4 par rapport à G3 : un recouvrement faible pour la richesse et l'altitude, moyen (de l'ordre de 50 % grosso modo) pour le barycentre et total pour l'exposition ;
- pour G5 par rapport à G3 : un recouvrement inexistant pour la richesse, moyen pour l'altitude, le barycentre et l'exposition ;
- pour G10 par rapport à G9 : un recouvrement faible pour le barycentre, moyen pour la richesse, l'altitude et l'exposition.

Aussi, il y a sans doute une ségrégation d'ordre altitudinal entre G4 et G3, en plus (ou au lieu ?) d'une variante d'ordre végétale (passage de l'herbacé dominant à l'arbustif dominant). A l'inverse, on peut peut-être soupçonner la prédominance d'une variable végétale (augmentation du barycentre) entre G10 et G9, plutôt qu'un effet délétère de l'exposition. La position de G5 par rapport à G3 ne permet pas d'avancer d'hypothèse, si ce n'est que la variable exposition n'est sans doute pas la



**Figure 23 - Position relative des groupements G4, G5 et G10 par rapport aux huit synusies identifiées en fonction de leur richesse spécifique d'une part, de l'altitude, du barycentre des strates et de l'exposition d'autre part (valeurs moyennes et écart-types)**

seule prépondérante. Nous noterons pour finir que les positions de G4 et de G5 sont largement recouvrantes selon les différents paramètres environnementaux, ce qui traduit une évidente affinité.

Dans tous les cas, et par rapport à leurs synusies affines, ces groupements ne présentent globalement que des recouvrements faibles à moyens avec une richesse spécifique amoindrie : cela ne plaide pas pour une certaine forme de dégradation. Le cas des synusies G7 et G8, qui sont des synusies de zones humides véritablement proches est à ce sujet éloquent : les recouvrements sont dans ce cas totaux ou presque. En ce qui concerne maintenant le nombre de synusies subalpines, le barycentre des strates et l'exposition, ces groupements suivent la tendance générale des autres synusies. Il n'y a guère que l'évolution de la richesse des synusies en fonction de l'altitude qui témoigne d'un comportement atypique de G4 et de G5. Cela suffit-il pour considérer ces groupements présumés régressifs comme des entités autonomes ? En d'autres termes, peut-on les considérer comme de vraies synusies, alors qu'elles se distinguent non seulement par la disparition d'espèces mais aussi par l'absence d'espèces caractéristiques ?

A ce niveau de l'analyse, la réponse paraît délicate. Peut-être faut-il voir tout simplement là une limite concrète de la méthode entomocénétique qui deviendrait d'une utilisation malaisée dans un contexte spécifique relativement pauvre ? On remarquera à ce sujet que récemment, DEFAUT (2001) n'a pu conclure à l'existence de véritables synusies (mais à celle de groupements uniquement) en région Nord-Pas-de-Calais, non pas en raison d'un nombre insuffisant de relevés mais à cause de leur réelle pauvreté spécifique, tout en soulignant que l'identification de la classe concernée s'avérait problématique en raison notamment de la raréfaction avérée de certaines espèces et, plus globalement, d'un "contingent orthoptérique boréomontagnard initial (...) appauvri artificiellement, peut-être par des pratiques agricoles très perturbatrices". Il faudra encore y réfléchir.

## 2. Comportement des synusies dans les différentes conditions environnementales

L'analyse des corrélations entre les différents paramètres environnementaux propres à chaque synusie (ou du moins celles dont le nombre de relevés est au moins égal à 20 pour des raisons de validité statistique) montre qu'elles ont toutes des comportements différents : tableau 18. Chaque synusie est donc définie par sa composition faunistique mais aussi par son comportement dans un espace à n

dimensions (paramètres environnementaux). On mesure ainsi quelles sont les synusies aussi par son comportement dans un espace à  $n$  dimensions (paramètres environnementaux). On mesure ainsi quelles sont les synusies qui se trouvent en conditions limites de réalisation, tandis que d'autres ont une logique propre. On pourrait alors émettre l'hypothèse que ces synusies représentent des assemblages d'espèces ayant sinon une histoire commune, du moins des exigences écologiques précises et discrètes. Si on se trouvait face à un continuum d'exigences écophysiologiques entre les espèces, alors on n'observerait pas de synusies à proprement parler, c'est-à-dire des peuplements d'espèces bien circonscrits écologiquement et faunistiquement. Il existe donc visiblement des hiatus, qui sont autant de point de démarcation entre synusies proches.

### 3. Apport et intérêt global des deux méthodes de définition biocénotique

Nos résultats montrent sans équivoque que les analyses multivariées (AFC et CAH) et la méthode entomocénotique de DEFAULT sont tout à fait complémentaires : les synusies définies par cette dernière ont une réalité objective car statistiquement validée.

L'intérêt de l'approche méthodologique utilisée ici consiste en son originalité, dans le sens où elle est résolument combinatoire. En outre, elle ne se

préoccupe pas au préalable de l'autoécologie des espèces, cela ayant déjà été fait par de nombreux auteurs, et en particulier dans les massifs montagneux (DREUX, 1962 ; MARTY, 1968 ; VOISIN, 1979), mais uniquement des aspects purement faunistiques (présence/absence des espèces, richesse spécifique des relevés), qui permettent tout de même d'accéder au niveau d'organisation supérieure, celui des biocénoses et de la synécologie. Ces paramètres faunistiques sont relativement simples à obtenir sur le terrain pour qui maîtrise bien l'identification *in situ* des Orthoptères.

Les synusies d'Orthoptères présentent une composition interne et globale, et sont structurées par des lois fonctionnelles et évolutives. Elles constituent de ce fait un élément supplémentaire et autonome pour l'étude et la compréhension des écosystèmes d'altitude, en apportant une information qui n'est absolument pas redondante avec les enseignements tirés de l'étude de la végétation, bien que la méthode entomocénotique soit directement issue de la phytosociologie. Il est en effet maintenant suffisamment manifeste que les synusies orthoptériques ne se superposent pas aux associations végétales, mais qu'elles dépendent bien davantage de la structure de la végétation (voire ponctuellement même de son absence, plus ou moins totale). Le simple fait que les étages orthoptériques soient décalés vers le bas (de 200 à 300 m environ) par rapport aux étages de végétation correspondants, suffit à le pressentir.

**Tableau 18 - Matrice de probabilité des corrélations de Pearson entre les différents paramètres par synusie** (\* :  $p < 0,05$  ; \*\* :  $p < 0,01$  et \*\*\* :  $p < 0,001$ ). Le (-) signale une corrélation négative et le (+) une corrélation positive.

SYNUSIE G3					
n = 26	Altitude	Exposition	Hygrotrrophie	Barycentre	Espèces
Altitude	-				
Exposition	*** (+)	-			
Hygrotrrophie	n.s.	*** (+)	-		
Barycentre	n.s.	n.s.	n.s.	-	
Espèces	n.s.	** (+)	* (+)	* (+)	-
SYNUSIE G7					
n = 21	Altitude	Exposition	Hygrotrrophie	Barycentre	Espèces
Altitude	-				
Exposition	.	-			
Hygrotrrophie	.	.	-		
Barycentre	* (+)	.	.	-	
Espèces	* (-)	.	.	n.s.	-
SYNUSIE G8					
n = 21	Altitude	Exposition	Hygrotrrophie	Barycentre	Espèces
Altitude	-				
Exposition	.	-			
Hygrotrrophie	.	.	-		
Barycentre	* (+)	.	.	-	
Espèces	* (-)	.	.	n.s.	-
SYNUSIE G9					
n = 24	Altitude	Exposition	Hygrotrrophie	Barycentre	Espèces
Altitude	-				
Exposition	n.s.	-			
Hygrotrrophie	n.s.	*** (+)	-		
Barycentre	n.s.	n.s.	n.s.	-	
Espèces	n.s.	** (-)	n.s.	n.s.	-
SYNUSIE G11					
n = 33	Altitude	Exposition	Hygrotrrophie	Barycentre	Espèces
Altitude	-				
Exposition	n.s.	-			
Hygrotrrophie	n.s.	n.s.	-		
Barycentre	* (+)	n.s.	*** (-)	-	
Espèces	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-



## CONCLUSION

Au terme de ce travail, il apparaît qu'un certain nombre de points gagneraient à être approfondis, voire même tout simplement finalisés.

D'abord, il est évident que les synusies montagnardes auvergnates identifiées ici doivent à présent faire l'objet d'une description biocénotique complète, qui comprendrait notamment le tableau cénotique, la situation et la description précises des stations, la répartition géographique de la synusie et ses implications biogéographiques, son écologie, sa composition faunistique, les affinités avec les synusies déjà décrites ailleurs en France, voire en Europe, la phénologie des espèces et la physionomie du peuplement (espèces dominantes au fil de la saison). En somme, le travail d'ordre synsystématique reste proprement à réaliser afin de voir comment les synusies auvergnates s'inscrivent dans le schéma général établi par DEFAUT (1994 et mises à jour).

L'analyse plus en avant du phénomène d'appauvrissement de l'orthoptérofaune subalpine en Auvergne nécessiterait notamment une étude de la mise en place locale des faunes et une évaluation de l'incidence de la dégradation anthropozoogène (attestée par les botanistes sur les sommets régionaux : voir en particulier LUQUET, 1926 ; SCHUMACKER & SAPALY, 1997 ; BILLY, 1988, 2000), etc. Cela passerait notamment par un travail préalable de recherche bibliographique beaucoup plus approfondi que ce que nous avons pu réaliser pour l'instant. Du point de vue des espèces, il serait probablement intéressant de chercher à savoir comment s'effectuent les modalités de partage spatio-temporel des ressources. En effet, dans un environnement montagnard où la durée de la saison favorable est éminemment réduite par rapport aux zones de plaine, il y a une pression de sélection qui engendre des phénologies raccourcies et donc des réponses spécifiques. L'aptérisme et le brachyptérisme résultent, par exemple, de stratégies adaptatives : les individus sont favorisés car l'énergie nécessaire au développement des ailes et des muscles de vol peut être utilisée dans d'autres processus dans un environnement relativement hostile (DAJOZ, 2002, p. 110), comme la reproduction. Dans un contexte spécifique appauvri, quelles sont ces réponses ? Sont-elles convergentes ou non avec celles reconnues dans d'autres massifs montagneux ?

Il serait également intéressant de chercher à voir s'il existe des différences intramassifs en Auvergne sur les aspects écologiques ici étudiés (que ce soit à l'échelle spécifique et à celle des synusies), par la multiplication des relevés. Les plus hauts sommets auvergnats, d'origine volcanique, se sont mis en place de façon étalée dans le temps, mais de manière continue, du Miocène à l'Holocène (de 20 MA à 6000 ans BP). Mais à cette continuité temporelle s'oppose une discontinuité spatiale : les reliefs, loin de composer une unique entité géographique, constituent au contraire plusieurs petits massifs nettement différenciés les uns des autres, topographiquement, géologiquement et climatiquement. Dans ce contexte de quasi-insularité, il n'est pas surprenant que, par exemple, des phénomènes de micro-endémisme aient vu le jour chez les insectes en particulier (BOITIER *et al.*,

2003). Le modèle général présenté dans ce travail, qui emprunte l'essentiel de son identité aux massifs occidentaux du département du Puy-de-Dôme, se reproduit-il par exemple à l'identique sur le stratovolcan cantalien ou bien encore dans la bordure orientale de l'Auvergne comme au massif du Mézenc ? En particulier, la richesse de la faune subalpine varie-t-elle dans ces différents massifs ? Quelle est leur autocorrélation selon leurs distances respectives les uns des autres, etc. ?

**Remerciements.** La réalisation de ce travail n'aurait pu se faire sans le concours précieux de plusieurs personnes, que nous tenons à remercier ici très chaleureusement :

Daniel PETIT, qui a accepté que je rejoigne son laboratoire pour mener à bien ce projet et qui a été très attentif à son déroulement, ne ménageant jamais ses efforts pour apporter aides et conseils, et qui a grandement contribué à l'amélioration de ce travail tant d'un point de vue théorique (concepts) que pratique (approche statistique).

Bernard DEFAUT, d'abord pour suivre et conseiller d'une manière toute amicale mais néanmoins sérieuse ma propre formation d'entomologiste orthoptériste, ensuite pour avoir su avec patience et obligeance diriger mon apprentissage de sa méthode entomocénologique.

Mon employeur, la Société d'Histoire Naturelle ALCIDE-D'ORBIGNY, qui m'a permis de libérer du temps pour réaliser ce mémoire et qui a pris en charge les frais occasionnés, assumant de la sorte pleinement sa volonté de soutenir les vocations des naturalistes.

La famille BARATAUD, d'abord pour son amitié, mais aussi pour avoir accepté de m'offrir une très confortable étape entre le Puy-de-Dôme et la Haute-Vienne.

Bien entendu, Mariline et Margaud, qui ont supporté de bonne grâce les nombreuses heures passées devant l'ordinateur vouées à cette passion insensée des Orthoptères, au détriment bien souvent de prometteuses promenades.

## RÉFÉRENCES

- BELLMANN (H.) & (G.-C.) LUQUET, 1995 - *Guide des Sauterelles, Grillons et Criquets d'Europe occidentale*. Delachaux et Niestlé édit., Lausanne et Paris, 384 p.
- BILLY (F.), 1988 - La végétation de la Basse Auvergne. *Bulletin de la Société botanique de France*, n° spécial **9**, 416 p.
- BILLY (F.), 2000 - Prairies et pâturages en Basse-Auvergne. *Bulletin de la Société botanique de France*, n° spécial **20**, 259 p.
- BLONDEL (J.), 1975 - L'analyse des peuplements d'oiseaux, éléments d'un diagnostic écologique. I. La méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (E.F.P.). *Terre et Vie*, **29** : 533-589.
- BOITIER (E.), 2000 - Éléments sur la faune des Orthoptères du massif du Puy Mary (Monts du Cantal). *Arvernsis*, **13-14** : 14-23.
- [BOITIER (E.), 2002 - *Les peuplements d'Orthoptères de la Réserve Naturelle de la Vallée de Chaudefour (Puy-de-Dôme) Année 2001-2002*. Rapport miméographié. Réserve Naturelle de la Vallée de

- Chaufour, Parc Naturel Régional des Volcans d'Auvergne, DIREN Auvergne et Alcide-d'Orbigny, Clermont-Ferrand, novembre 2002, 44 p.]
- BOITIER (E.), 2003 - Catalogue synoptique préliminaire des Orthoptères d'Auvergne (*Orthoptera, Ensifera, Caelifera*). *Arvernensis*, Clermont-Ferrand, **25-26** : 1-44.
- BOITIER (E.), BACHELARD (P.) & (B.) CALMONT, 2003 - L'apport du volcanisme à la diversité entomologique en Auvergne. *Le Courrier de la Nature*, **203** : 30-32.
- BONNET (E.), VILKS (A.), LENAIN (J.-F.) & (D.) PETIT, 1997 - Analyse temporelle et structurale de la relation orthoptères - végétation. *Ecologie*, **28** (3) : 209-216
- BREHM (G.) & (K.) FIELDLER, 2003 - Faunal composition of geometrid moths change with altitude in an Andean montane rain forest. *Journal of Biogeography*, **30**: 431-440.
- DAJOZ (R.), 2002 - *Les Coléoptères Carabidés et Ténébrionidés : écologie et biologie*. TEC & DOC édit., Londres, Paris et New-York, 522 p.
- DA LAGE (A.) & (G.) MÉTAILIÉ, 2000 - *Dictionnaire de biogéographie végétale*. CNRS édit., Paris, 579 p.
- DEFAUT (B.), 1994 - *Les synusies orthoptériques en région paléarctique occidentale*. Association des Naturalistes de l'Ariège édit., La Bastide-de-Sérou, 275 p.
- DEFAUT (B.), 1997 - Synopsis des Orthoptères de France. *Matériaux entomocénétiques*, numéro hors-série : 1-74.
- DEFAUT (B.), 1998 - Projet de cartographie phytoclimatique en région Midi-Pyrénées : argumentaire. *Matériaux entomocénétiques*, **3** : 53-58.
- DEFAUT (B.), 1999 - *La détermination des Orthoptères de France*. Bernard Defaut édit., Bédéilhac, 86 p.
- DEFAUT (B.), 2001 - Étude des synusies orthoptériques dans les habitats naturels herbacés du Nord de la France. *Matériaux entomocénétiques*, **6** : 49-83.
- DREUX (P.), 1962 - Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes françaises. I. Études des populations régionales. II. Études écologiques des espèces. Thèse de doctorat d'état, Faculté des Sciences de l'Université de Paris. Masson édit., Paris, *Annales de Sciences naturelles et de Zoologie*, (12) 3, **1961** : 323-766.
- DUFRENE (M.), 1992 - *Biogéographie et écologie des communautés de Carabidae en Wallonie*. Dissertation doctorale, Université catholique de Louvain, 194 p.
- GRASSÉ (P.-P.), 1929 - Étude écologique et biogéographique sur les Orthoptères français. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, **63** (4) : 489-539.
- GRYTNES (J.-A.) & (O.-R.) VETTAS, 2002 - Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan Altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist*, **159** (3): 294-304.
- LAGEAT (Y.) & (R.) NEBOIT-GUILHOT, 1989 - Les contraintes physiques en moyenne montagne. L'exemple de l'Auvergne. *Revue d'Auvergne*, **103** (3-4) : 249-271.
- LEBRETON (P.), LEBRUN (P.), MARTINOT (J.-P.), MIQUET (A.) & (H.) TOURNIER, 2000 - Approche écologique de l'avifaune de Vanoise. *Travaux scientifiques du Parc National de la Vanoise*, **XXI** : 7-304.
- LUQUET (A.), 1926 - *Essai sur la géographie botanique de l'Auvergne. Les associations végétales du massif des Monts-Dores*. Thèse de doctorat. Faculté des Sciences de Paris, Etablissements A. Brilliard édit., St-Dizier, 266 p.
- MAC COY (E.-D.), 1990 - The distribution of insects along elevational gradient. *Oikos*, **58**: 313-322.
- MARTY (R.), 1968 - *Recherches écologiques et biochimiques sur les Orthoptères des Pyrénées*. Thèse de doctorat d'état. Faculté des Sciences de l'Université de Toulouse, 419 p.
- MASSELOT (G.) & (A.) NEL, 2003 - Les Odonates sont-ils des taxons bio-indicateurs ? *Martinia*, **19** (1) : 7-40.
- MOSSOT (M.), 1999 - Les peuplements d'Orthoptères du Parc National du Mercantour (Alpes-Maritimes, Alpes-de-Haute-Provence). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **104** (2) : 149-166.
- OZENDA (P.), 1985 - *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson édit., Paris, 330 p.
- OZENDA (P.), 1994 - *Végétation du continent européen*. Delachaux et Niestlé édit., Lausanne et Paris, 271 p.
- OZENDA (P.), 2002 - *Perspectives pour une géobiologie des montagnes*. Presses polytechniques et universitaires romandes édit., Lausanne, 195 p.
- PRODON (R.), 1988 - *Dynamique des systèmes avifaune-végétation après déprise rurale et incendies dans les Pyrénées méditerranéennes siliceuses*. Thèse de Doctorat d'Etat. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 333 p.
- QURIS (R.), 1995 - *GTABM gestionnaire de tableaux multiples, version 4.0*. CNRS URA 373, Université de Rennes I, Station biologique de Paimpont (35380), 54 p.
- RAGGE (D.-R.) & (W.-J.) REYNOLDS, 1998 - *The songs of the Grasshoppers and Crickets of Western Europe*. Harley Books edit., Colchester, 591 p.
- RAGGE (D.-R.) & (W.-J.) REYNOLDS, 1998 - *A sound Guide to the Grasshoppers and Crickets of Western Europe*. 2 disques compacts + livret 20 p. Harley Books edit., Colchester.
- SANDERS (N.-J.), 2002 - Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, **25**: 25-32.
- SCHUMACKER (R.) & (J.) SAPALY, 1997 - Catalogue critique des Hépatiques (*Anthocerotophytae* et *Marchantiophytae*) de l'Auvergne (Cantal et Puy-de-Dôme, France). *Documents de la station scientifique des Hautes-Fagnes*, **25** : 1-134.
- S.P.S.S. INC., 1997 - *SYSTAT 7.0 for Windows, statistics and graphics*.
- THORENS (P.) & (A.) NADIG, 1997 - *Atlas de distribution des Orthoptères de Suisse*. Centre suisse de cartographie de la faune édit., Neuchâtel, 236 p.
- VOISIN (J.-F.), 1979 - *Autoécologie et biogéographie des Orthoptères du Massif Central*. Thèse de doctorat d'état. Université Pierre et Marie Curie (Paris-VI), 354 p.
- VOISIN (J.-F.), 1981 - Observations écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères du Massif

- Central. 1. *Metrioptera saussuriana* (Frey-Geßner), 1872 (*Orth. Tettigoniidae, Decticinae*). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 86 (5-6) : 115-120.
- VOISIN (J.-F.), 1986 - Évolution des peuplements d'Orthoptères dans le canton d'Aime (Savoie). *Travaux scientifiques du Parc National de la Vanoise*, **XV** : 229-254.
- WETTSTEIN (W.) & (B.) SCHMID, 1999 - Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. *Journal of Applied Ecology*, **36**: 363-373.