

AUTO-ÉCOLOGIE DES ORTHOPTÈRES DE LA RÉSERVE NATURELLE DU ROCHER DE LA JAQUETTE (PUY-DE-DÔME, FRANCE)

Emmanuel BOITIER

Société d'Histoire Naturelle Alcide-d'Orbigny

Reignat, F-63320 Montaigut-le-Blanc

emmari@club-internet.fr

Résumé. -Le peuplement des Orthoptères a été étudié en 1999 et 2000 dans la Réserve Naturelle du Rocher de la Jaquette (Puy-de-Dôme, France). L'altitude moyenne est de l'ordre de 1 000 m et les surfaces échantillonnées correspondent à des milieux mésophiles à xérophiles. Au total, 40 relevés ont permis de recenser 32 espèces, tout en consignait les paramètres structurels de la végétation en terme de recouvrement et de hauteur. Outre des exigences d'ordre apparemment thermique, les Orthoptères dans leur ensemble réagissent indubitablement et en premier lieu à la prise de hauteur de la végétation et à sa complexité, ou à l'inverse à leur diminution. Des comportements de spécialistes ou au contraire de généralistes, avec tout un panel de comportements intermédiaires, apparaissent alors clairement. L'auto-écologie des espèces est ainsi déterminée vis-à-vis de la physionomie de la végétation : pour chacune est précisée la valeur du barycentre et l'amplitude d'habitat le long du continuum. L'analyse multivariée apporte en complément un regard objectif sur une situation écologique nettement organisée et non purement aléatoire. Au final, la formation optimale à la Jaquette semble être la pelouse mésothermophile de hauteur moyenne, continue, de pente faible à modérée, bien exposée et comptant quelques arbustes. Située dans la partie supérieure de la Réserve, cette formation est en effet celle qui abrite le plus grand nombre d'espèces par relevé, avec des valeurs presque toujours supérieures ou égales à 10.

Mots clés. - Orthoptera, auto-écologie, structure de la végétation, Puy-de-Dôme, France.

INTRODUCTION

Dans le cadre d'une commande passée par la Société pour l'Étude et la Protection de la Nature dans le Massif Central, nous avons effectué en 1999 et 2000 un inventaire des Orthoptères (Ensifères et Caelifères) de la Réserve Naturelle du Rocher de la Jaquette, commune de Mazoires, dans le département du Puy-de-Dôme (région Auvergne, France).

Outre les aspects purement qualitatifs d'inventaire, qui ont fait l'objet d'un rendu initial, ce travail poursuit l'objectif d'évaluer si, dans le schéma général de la gestion des milieux naturels, les Orthoptères constituent des bio-indicateurs pertinents d'une part, et de juger de leurs réponses comportementales face à un contexte de déprise agricole d'autre part. A cette fin, les résultats obtenus à la Jaquette ont été mis en parallèle avec ceux obtenus

en 1999, et donc synchroniques, sur un autre site du département (estive dite de Temant), d'altitude équivalente et qui offre un scénario distinct de déprise : les caractéristiques environnementales diversifiées de ces deux sites autorisent alors une lecture plus globale du phénomène dans le cadre biogéographique de la moyenne montagne auvergnate (BOITIER, 2000).

L'objet de cet article est de présenter en détail les résultats obtenus sur l'auto-écologie des espèces et l'organisation spatiale du peuplement. Une part importante de l'appréhension biologique du phénomène de déprise rurale est en effet tributaire d'une investigation fine des relations entre les espèces et leur milieux de vie. Dans ce contexte, l'analyse des caractéristiques des peuplements d'Orthoptères hébergés par les différents stades de reconquête végétale peut vraisemblablement apporter des éléments utiles à toute fin diagnostique.

Description du site

Localisée dans la partie Sud du département, la Réserve Naturelle du Rocher de la Jaquette (45°25'N / 03°20'E), créée en 1976, est située dans la zone biogéographique dite du *Pays des Couzes*. Sa superficie est de 18,4 ha (presque 32 ha avec les terrains adjacents cogérés). L'altitude la plus basse est de 880 m, tandis que les points les plus élevés sont à la cote de ca. 1150 m. La pente moyenne y est très forte (75 %), le relief étant très accentué, avec de gros blocs rocheux et des falaises de gneiss. La variété des conditions physiques autorise une réelle diversité des groupements végétaux (d'après LEROY & MOREAU, 1997) :

- des groupements xérophiles et saxicoles des falaises et rochers :

Ils relèvent de l'association de l'*Androsacion vandellii*, à Amélanchier et Doradille septentrionale, sur les rochers proprement dits, du *Sedo-Veronicion*, groupement à Joubarbes sur arène, avec la Joubarbe d'Auvergne notamment et différents Orpins, et de la lande à Genêt purgatif, appartenant au *Sarothamnion scopariae*, qui s'accroche sur des sols squelettiques ;

- des pelouses pionnières des terrains rocheux :

Un groupement pionnier, relevant du *Thero-Airion*, est présent par plaques discontinues, le long des rochers. Il est caractérisé par de petites thérophytes telles la Canche précoce ou la Canche caryophyllée ;

- une mosaïque de micro-milieus de pelouses et de prairies thermophiles, mésophiles et très localement légèrement hygrophiles :

Ils occupent une surface restreinte, à la faveur de sols plus évolués. On distingue deux groupements thermophiles : une pelouse à Fétuque d'Auvergne du *Koelerio-Phleion*, à floraison colorée : Héliantheme commun, Œillet des Chartreux, Hippocrépis fer-à-cheval, etc., et une pelouse à Brachypode relevant d'un *Mesobromion* non calcaire, qui occupe le fond des petites dépressions. Les prairies mésophiles, de développement également réduit, relèvent d'un *Arrhenatherion* submontagnard, à base notamment d'Avoine élevée, Knautie des champs et Gaillet croiset. Pour finir, une petite résurgence d'eau de très faible surface, divisée par un chemin, s'identifie à la fois comme un *Molinion* et un *Agrostelia* à joncs et laïches ;

- des landes et manteaux pré-forestiers, qui constituent les formations végétales dominantes :

La lande à Genêt à balai et la ptéridaie occupent de grandes surfaces, sur sol profond et bien drainé. Ces groupements, relevant du *Sarothamnion*, font preuve d'une grande vitalité et ferment inexorablement le paysage. Ils sont percés de noisetiers, frênes, prunelliers, rosiers et aubépines, et évoluent vers un ourlet préforestier relevant des *Origanetalia*, où se signalent la floraison de la Digitale jaune, de la Campanule à feuilles rondes et du Dompte-venin en particulier. Les manteaux prennent la forme d'une fruticée de l'ordre du *Prunetalia* ;

- des formations arborées tendant vers la hêtraie :

Des boisements caducifoliés à humus doux se déclinent dans la partie inférieure de la Réserve sous deux formes : la hêtraie, avec différents faciès (chênaie-hêtraie à merisier, chênaie sessiliflore à Brachypode, faciès à Noisetier et à Frêne), et des boisements hygrophiles, le long du ruisseau de Badenclos. Ces derniers se partagent entre une frênaie-saulaie à Orme des montagnes et des éboulis siliceux et fonds de ravins à Fougères.

Le site de la Jaquette peut être caractérisé comme étant un bon représentant du faciès « chaud » de l'étage montagnard inférieur en Auvergne (faciès que symbolise bien la présence de la Joubarbe d'Auvergne *Sempervivum arvernense*), par opposition à des faciès plus tempérés. Dans l'ensemble, les milieux échantillonnés correspondent ainsi à des zones herbacées mésophiles à xérophiles, plus ou moins herbisonnantes.

Le parti pris de non intervention a été décidé par le gestionnaire du site. Aussi, depuis, 1976, aucune intervention anthropozoogène n'a été conduite mais un pâturage « sauvage » (non expressément autorisé, les limites de la Réserve n'étant pas matérialisées sur le terrain) a cours dans la partie nord (ovins principalement).

MÉTHODE DE TRAVAIL

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. 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 m². Dans la pratique, nous avons essayé de travailler sur des surfaces supérieures autant que possible, mais la mosaïque exiguë des milieux à la Jaquette nous a souvent contraint à nous en contenter. Cette valeur correspond à une surface en dessous de laquelle VOISIN (1979) conseille de ne pas descendre. Elle constitue sur le terrain un bon compromis entre la qualité de l'information recueillie et le temps nécessaire pour l'obtenir.

L'observateur progresse lentement dans la zone 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.

2. 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 certaines espèces affines (groupe *Chorthippus biguttulus* / *C. brunneus* / *C. mollis* par exemple). L'identification est réalisée à partir des clés proposées

par DEFAUT (1999). Précisons ici que nous avons identifié les espèces des genres *Calliptamus* et *Platycleis* uniquement à l'aide d'exemplaires mâles et femelles, respectivement.

Au cours des relevés, un indice d'abondance est attribué à chaque espèce contactée. Il est défini comme suit : indice I : 1 ou 2 individus observé(s) sur le péri-

mètre ; indice II : 3 à 10 individus ; indice III : plus de 10 individus.

3. 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 ;
- lieu-dit ;
- altitude ;
- pente ;
- exposition : *N, NE, E, SE, S, SW, W, NW et terrain plat* ;
- humidité stationnelle (en été) : *hygrophile (H), mésohygrophile (MH), mésophile (M), mésoxérophile (MX) et xérophile (X)* ;
- 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 ;
- température ambiante.

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

4. Exploitation des résultats

L'exploitation des résultats a été réalisée de deux manières complémentaires, l'une fortement subjective, c'est-à-dire dépendante du parti pris de l'observateur, l'autre nettement plus objective au moyen de l'analyse statistique.

Dans un premier temps donc, nous avons arbitrairement considéré que le paramètre principal régissant la répartition des Orthoptères sur le site était la hauteur de la végétation. C'est pourquoi nous avons cherché à savoir quelles pouvaient être leurs réponses comportementales face à l'évolution (naturelle ou anthropozoogène) du facteur "*Toit de la végétation*", mesuré par le barycentre *g* des hauteurs des strates de chaque relevé (cf. encadré page suivante pour la méthode de calcul de *g*). Ce paramètre est alors catégorisé et le continuum écologique correspond ici à l'ordination des espèces selon 4 stades de hauteur :

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

Ce stade correspond à des stations à végétation rase discontinuée, 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 (grobroyage, 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 myrtillaie). Ces stations bénéficient d'une pression de pâturage modérée à nulle, ce qui conduit généralement à leur envahissement par les ligneux.

* 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 plus rarement la strate herbacée de plus de 1 m (cas des ptéridaies par exemple). Ces stations bénéficient ordinairement d'une pression de pâturage nulle. Leur envahissement par les éléments ligneux est plus ou moins intense.

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 et moyenne), de diversité (indice de Shannon) et

d'équirépartition, ou encore de variabilité. Pour la définition de tous ces paramètres, on se reportera au travail de BLONDEL (1975), qui a utilement inspiré les bases méthodologiques du présent travail.

Le groupement des relevés et des espèces en classes n'est cependant pas optimal car tributaire du part pris de l'observateur comme nous venons de le souligner. Aussi, dans un second temps, avons nous soumis le jeu des données à une Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI) puis à une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH), effectuées avec le logiciel GTABM (QURIS, 1995).

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) :

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

Le recouvrement total est par définition 100 % toutes strates confondues.

RESULTATS GENERAUX

1. Inventaire et fréquence des espèces recensées

40 relevés ont été effectués, ce qui a permis d'identifier 32 espèces. La prospection des milieux arborés et pré-arborés a permis de repérer deux espèces supplémentaires (*Tettigonia cantans* et *Meconema thalassinum*), tandis que la présence (abondante) d'*Isophya pyrenaea* a été révélée postérieurement (saison 2002) grâce à l'utilisation d'un détecteur d'ultrasons. Cela porte le nombre total à 35 espèces¹. La richesse moyenne des relevés est de 9,2

± 2,1 espèces et leur altitude moyenne est de 1 028 m (extrêmes : 920-1 130 m).

L'espèce la plus fréquente est *Chorthippus biguttulus*, présente sur 83 % des relevés, devant *Chorthippus parallelus* avec 80 %. Les fréquences centésimales des espèces sont reportées dans le tableau 1. La fréquence moyenne des espèces est de 29 %. Le spectre des fréquences des espèces de la Réserve de la Jaquette révèle 2 espèces constantes ($F \geq 75 \%$), 5 espèces fréquentes ($50 \leq F < 75 \%$), 9 espèces assez fréquentes ($25 \leq F < 50 \%$) et 16 espèces peu fréquentes ($F < 25 \%$).

¹ On notera également la présence de la Mante religieuse *Mantis religiosa*. Ce total d'espèces est tout à fait remarquable compte-tenu de la surface des plus modestes de la Réserve, sans nul doute l'une des valeurs les plus élevées de France continentale.

Tableau 1 – Fréquence centésimale (en %) des 32 espèces recensées dans les relevés
(par ordre décroissant).

ESPÈCES	FRÉQUENCE	ESPÈCES	FRÉQUENCE
<i>Chorthippus biguttulus</i>	83	<i>Chorthippus apricarius</i>	20
<i>Chorthippus parallelus</i>	80	<i>Omocestus rufipes</i>	20
<i>Euchorthippus declivus</i>	73	<i>Calliptamus barbarus</i>	15
<i>Ephippiger ephippiger</i>	70	<i>Oedipoda caerulea</i>	15
<i>Stenobothrus lineatus</i>	63	<i>Dectivus verrucivorus</i>	13
<i>Platycleis albopunctata</i>	53	<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	13
<i>Metrioptera roeselii</i>	50	<i>Gryllus campestris</i>	10
<i>Stauroderus scalaris</i>	43	<i>Leptophyes punctatissima</i>	8
<i>Metrioptera bicolor</i>	40	<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	8
<i>Nemobius sylvestris</i>	38	<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	8
<i>Chrysochraon dispar</i>	35	<i>Calliptamus italicus</i>	5
<i>Gomphocerippus rufus</i>	35	<i>Chorthippus brunneus</i>	5
<i>Omocestus viridulus</i>	30	<i>Tetrix undulata</i>	5
<i>Platycleis tesselata</i>	30	<i>Chorthippus mollis</i>	3
<i>Pholidoptera griseoaptera</i>	28	<i>Metrioptera brachyptera</i>	3
<i>Chorthippus vagans</i>	25	<i>Tettigonia viridissima</i>	3

2. Ordination spatiale des espèces

Le tableau 2 présente les fréquences centésimales des espèces dans les 4 classes de hauteur, avec leur barycentre g4 et leur amplitude d'habitat AH4. Le nombre de relevés effectués dans chaque stade n'est pas identique, mais résulte *grosso modo* du prorata des milieux disponibles sur la zone d'étude. Le tableau 3 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 16 espèces dans les stade I et IV, et par un maximum à 25 et 26 espèces respectivement dans les stades III et II. La richesse moyenne est sensiblement équivalente dans les stades I, II et IV, mais augmente nettement dans le stade III, avec une valeur maximale de 9,8 espèces. La diversité est maximale pour les stade II et III. L'équirépartition des différents stades est élevée et ne montre guère de différence notable entre les stades : ces valeurs élevées révèlent un niveau d'équilibre (classiquement) optimal des peuplements d'Orthoptères et tendent à témoigner de la constance des facteurs écologiques des milieux ici occupés. Enfin, le coefficient de variabilité montre que les peuplements les plus homogènes sont ceux des stades II et III.

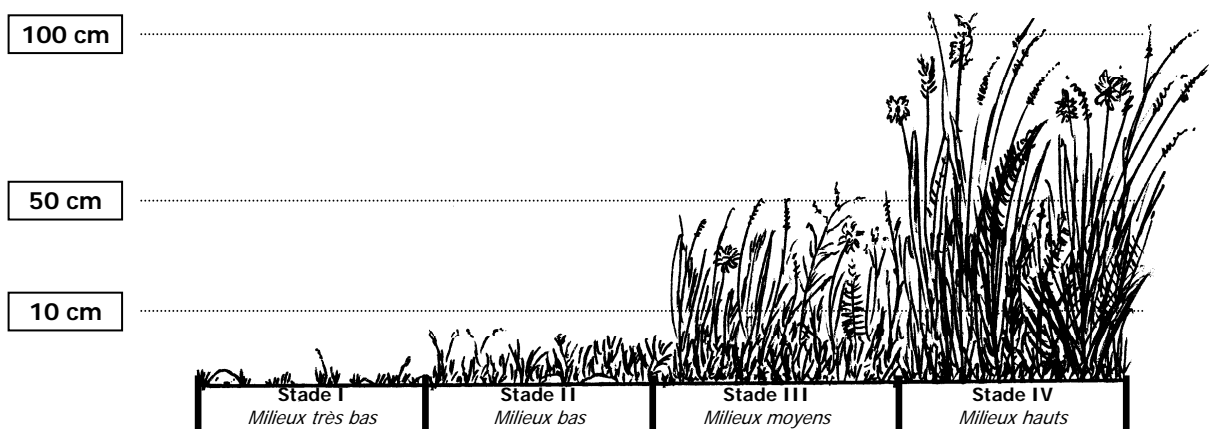
3. Barycentre et amplitude d'habitat

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.

L'indice g4 permet de distinguer 3 catégories d'espèces :

- les espèces à g4 faible (1,19 à 1,69) : 11 espèces (34 % du nombre total d'espèces). Ce sont des espèces géophiles qui ne tolèrent qu'un recouvrement végétal partiel (*Oedipoda caerulea*, *Tetrix undulata*, *Chorthippus brunneus* et *Gryllus campestris*) ou qui recherchent un couvert ras mais généralement continu (*Stenobothrus stigmaticus*, *Omocestus haemorrhoidalis*), ou encore la lande arbustive basse et rocheuse (*Stenobothrus stigmaticus*, *Calliptamus barbarus* et *Chorthippus vagans*). Toutes ces espèces sont absentes dans le stade IV ;
- les espèces à g4 moyen (2,00 à 2,96) : 11 espèces (34 %). Ce sont des espèces généralement euryèces : 5 d'entre-elles sont présentes dans les 4 stades (*Euchorthippus declivus*, *Chorthippus biguttulus*, *Platycleis albopunctata*, *Stenobothrus lineatus* et *Chorthippus parallelus*) ; leur large amplitude écologique leur permet de coloniser toutes les formations végétales échantillonnées quelle que soit la hauteur de la végétation. Les autres semblent plus particulièrement éviter les stades extrêmes (stades I et/ou IV) ;
- les espèces à g4 élevé (3,00 à 3,67) : 10 espèces (44 %). Ce sont les espèces qui recherchent une végétation bien développée, ligneuse ou non ; toutes réalisent généralement leur meilleure fréquence dans le stade IV.

Tableau 2 – 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	g4	AH4
<i>Oedipoda caerulescens</i>	80	18			1,19	1,61
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	40	9			1,19	1,61
<i>Chorthippus brunneus</i>	20	9			1,31	1,86
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	20	18			1,48	2,00
<i>Omocestus rufipes</i>	60	27	13		1,52	2,51
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	40	9	13		1,55	2,43
<i>Gryllus campestris</i>	20	27			1,58	1,98
<i>Platycleis tessellata</i>	80	36	25		1,61	2,66
<i>Tetrix undulata</i>	20	9	6		1,61	2,66
<i>Calliptamus barbarus</i>	40	9	19		1,69	2,55
<i>Chorthippus vagans</i>	60	27	25		1,69	2,75
<i>Calliptamus italicus</i>		18			2,00	1,00
<i>Chorthippus mollis</i>		9			2,00	1,00
<i>Euchorthippus declivus</i>	100	73	88	25	2,13	3,64
<i>Chorthippus biguttulus</i>	100	100	75	63	2,30	3,92
<i>Platycleis albopunctata</i>	40	64	63	25	2,38	3,76
<i>Stenobothrus lineatus</i>	60	64	69	50	2,45	3,97
<i>Chorthippus parallelus</i>	100	64	81	88	2,47	3,95
<i>Dectivus verrucivorus</i>		18	19		2,51	2,00
<i>Nemobius sylvestris</i>		36	56	25	2,90	2,84
<i>Stauroderus scalaris</i>		45	56	38	2,94	2,96
<i>Ephippiger ephippiger</i>		73	94	63	2,96	2,96
<i>Metrioptera brachyptera</i>			6		3,00	1,00
<i>Tettigonia viridissima</i>			6		3,00	1,00
<i>Omocestus viridulus</i>		27	31	50	3,21	2,89
<i>Metrioptera roeselii</i>		27	69	75	3,28	2,77
<i>Gomphocerippus rufus</i>		18	38	75	3,43	2,59
<i>Metrioptera bicolor</i>			69	63	3,48	2,00
<i>Leptophyes punctatissima</i>			13	13	3,50	2,00
<i>Chrysochraon dispar</i>		18	31	88	3,51	2,44
<i>Pholidoptera griseoaptera</i>			38	63	3,63	1,94
<i>Chorthippus apricarius</i>			25	50	3,67	1,89

Tableau 3 – Paramètres descriptifs du peuplement dans les 4 stades de hauteur de la formation.

	STADES			
	I	II	III	IV
Nombre de relevés	5	11	16	8
Richesse totale	16	26	25	16
Richesse moyenne	8,6 ± 1,1	8,5 ± 1,8	9,8 ± 2,1	8,4 ± 2,6
Diversité	3,80	4,34	4,30	3,86
Equirépartition	0,95	0,92	0,93	0,97
Variabilité	53,8	32,5	39,4	52,7

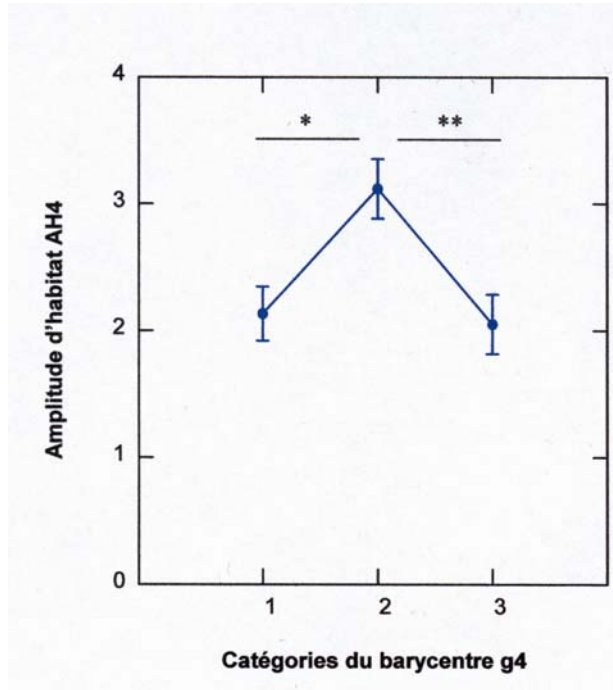


Figure1 – Variation des amplitudes d'habitat chez les 3 groupes d'espèces caractérisées par leur barycentre dans le gradient de hauteur de la végétation (ANOVA : * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$).

Si l'on considère à présent l'indice AH4, on peut considérer qu'il y a des différences significatives selon les 3 catégories de barycentre identifiées (ANOVA : $n = 32$, $F_{2,29} = 6,53$, $p < 0,01$). Dans le détail, il y a une différence entre les catégories 1 et 2 ($p < 0,05$) et entre 2 et 3 ($p < 0,01$) mais pas entre 1 et 3 ($p > 0,9$) : figure 1.

L'interdépendance des facteurs amplitude d'habitat et barycentre est ici nettement affirmée par la représentation directe du premier en fonction du second : figure 2. Cinq points isolés sont mis en évidence. Il s'agit de *Calliptamus italicus* ($g4 = 2,00$, $AH4 = 1,00$), *Chorthippus mollis* ($g4 = 2,00$, $AH4 = 1,00$), *Metrioptera brachyptera* ($g4 = 3,00$, $AH4 = 1,00$), *Tettigonia viridissima*

($g4 = 3,00$, $AH4 = 1,00$) et *Decticus verrucivorus* ($g4 = 2,51$, $AH4 = 2,00$). Si les premières sont des espèces rares sur le site (ce qui fausse sans doute la détermination de leur amplitude d'habitat), ce n'est pas tout à fait le cas de *D. verrucivorus* et il conviendra d'étudier plus précisément cette 'particularité'.

L'augmentation de la hauteur de la végétation sur la Réserve de la Jaquette s'accompagne donc d'abord d'une diminution de la spécialisation écologique des espèces, puis d'une augmentation de cette spécialisation.

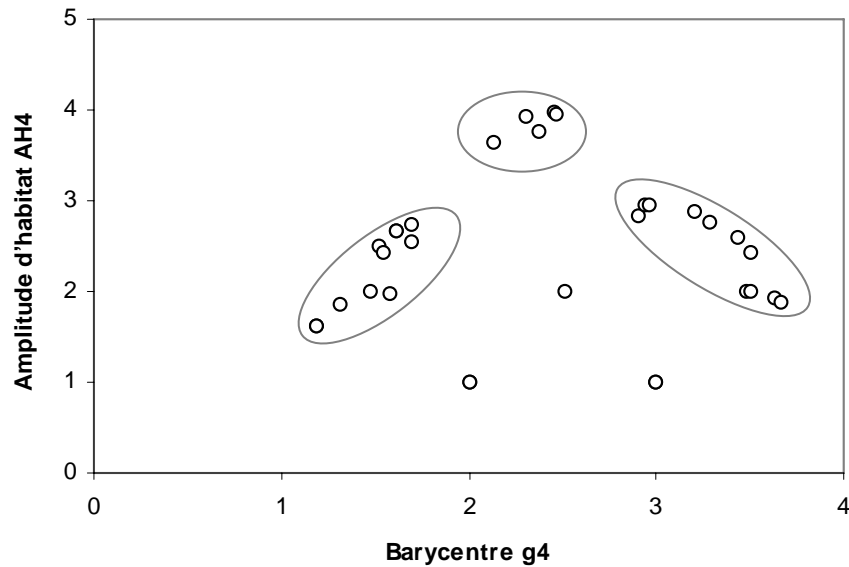


Figure 2 – Relation AH4-g4 pour les 32 espèces recensées.

4. Profil écologique du peuplement

4.1. L'AFCVI

La matrice des données (40 relevés x 32 espèces) a été soumise à une Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI). A chaque relevé est associée la liste des espèces qui y ont été observées avec leur indice d'abondance. Les espèces présentes dans une seule station (*Metrioptera brachyptera*, *Tettigonia viridissima* et *Chorthippus mollis*) ont été placées en lignes supplémentaires ; il en est de même de la strate herbacée très haute, présente sur un seul relevé et qui de ce fait a été placée en colonne supplémentaire. Les variables actives sont donc les 9 strates suivantes : sol nu, rochers/cailloux, surface cryptogamique, herbacé bas, moyen et haut, arbustif bas, moyen et haut. La représentation des espèces et des strates dans les plans F1-F2 et F1-F3 de l'AFCVI est tracée respectivement par les figures 3 et 4.

L'axe F1

L'axe F1 développe 19,2 % de l'inertie totale. 11 espèces contribuent pour 81,2 % à sa détermination : 4 taxons en coordonnées négatives (*Chorthippus apricarius* et *Metrioptera roeselii* 4,6 %, *Chrysochraon dispar* 4,4 % et *Omocestus viridulus* 3,4 %) s'opposent à 7 autres en coordonnées positives (*Platycleis tessellata* 16,9 %, *Oedipoda caerulescens* 12,6 %, *Chorthippus brunneus* 8,2 %, *Gryllus campestris* 7,8 %, *Omocestus haemorrhoidalis* 7,6 %, *Omocestus rufipes* 7,4 % et *Chorthippus biguttulus* 4,0 %).

Cet axe ordonne apparemment les espèces selon un gradient décroissant de hauteur de végétation ; de fait la relation F1/barycentre des relevés est nettement significative ($r = 0,7144$, ddl = 30, $p < 0,01$). Il oppose les strates moyennes à hautes et les espèces qui y sont associées, généralement mésophiles, aux strates basses à très basses, qui hébergent des espèces volontiers géophiles et généralement thermophiles. Aux contraintes d'ordre structural se joignent donc

probablement des exigences vis-à-vis de la température stationnelle, les formations végétales les plus basses, voire lacunaires, permettant une meilleure insolation.

L'axe F2

Cet axe emporte 13,5 % des informations du nuage. 6 espèces contribuent pour 81,7 % à sa détermination : *Stenobothrus stigmaticus* (26,4 %), *Chorthippus vagans* (17,9 %), *Stenobothrus nigromaculatus* (16,4 %) et *Calliptamus barbarus* (10,0 %) ont des coordonnées positives et s'opposent à 2 autres taxons à coordonnées négatives : *Gomphocerippus rufus* (8,1 %) et *Pholidoptera griseoptera* (3,9 %).

L'axe F2 conduit à une individualisation nette du peuplement de la lande rocheuse piquetée de mousses et lichens (qui correspond à la Jaquette à une lande à Callune, Genévrier commun et/ou à Genêt purgatif) : le degré d'affinité des espèces vis-à-vis de cette formation (de la fréquentation préférentielle à l'évitement systématique) engendre donc une nouvelle ordination. Dans le détail, une analyse plus fine laisse à penser que cet axe organise les espèces selon leur degré de tolérance face à la micro-fragmentation des biotopes, en opposant celles qui recherchent des effets de lisière où plusieurs strates de hauteurs diverses s'imbriquent, à celles qui recherchent des végétations plus monotones, mono- ou bistratifiées. Au final, l'axe F2 classe les espèces selon leurs préférences en terme de complexité de la végétation.

L'axe F3

Ce troisième axe absorbe 11,4 % de l'inertie du nuage. 11 espèces contribuent pour 82,8 % à sa détermination : en coordonnées positives, *Omocestus viridulus* (9,6 %), *Stauroderus scalaris* (6,9 %), *Chorthippus apricarius* (6,5 %), *Stenobothrus lineatus* (5,0 %) et *Decticus verrucivorus* (4,3 %) s'opposent, en coordonnées négatives, à *Pholidoptera griseoptera* (14,6 %), *Chorthippus vagans* (10,1 %), *Nemobius*

sylvestris (8,7 %), *Calliptamus barbarus* (6,4 %), *Gomphocerrius rufus* (6,9 %) et enfin *Leptophyes punctatissima* (4,7 %).

F3 semble ordonner les espèces selon leurs préférences en terme de typologie de la végétation : celles qui recherchent préférentiellement l'élément ligneux s'opposent ainsi à celles qui sont plus spécialement inféodées à une végétation herbacée. On notera ainsi que le groupement de la pelouse mésothermophile de hauteur moyenne à haute, à forte richesse spécifique, s'individualise d'une manière sensible.

Les axes suivants

La totalité de l'inertie du nuage n'est pas expliquée par les 10 premiers axes (valeurs cumulées à F10 : 79,4 %), et il faut aller jusqu'à F4 pour dépasser la moitié de l'information totale ; à partir de cet axe on note un décrochement sensible : F4 8,1 %, F5 6,0 %, F6 5,3 %, F7 4,6 %, etc. L'AFCVI témoigne d'une situation particulièrement complexe, conditionnée par un nombre important de facteurs. Les corrélations canoniques étant assez élevées (F1 : 0,467, F2 : 0,326, F3 : 0,267, etc.), il s'agit d'une situation écologique complexe mais bien déterminée, qui montre que les peuplements d'Orthoptères relèvent d'une certaine organisation.

4.2. La CAH

Le dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH), élaboré à partir des 3 premiers facteurs de l'AFCVI, est représenté par la figure 5 : il expose les regroupements des espèces. L'histogramme des niveaux d'intégration montre que l'on peut retenir 8 classes ou groupes ; à cette hauteur la dispersion représente 94 % de la dispersion totale.

La première coupure est très nette et sépare d'emblée le groupe des espèces thermophiles (G8), liées ici à une végétation maigre (cas de *Calliptamus italicus*, *Omocestus rufipes*, *Omocestus haemorrhoidalis* et *Platycleis tessellata*), voire lacunaire (*Chorthippus brunneus*, *Gryllus campestris* et *Oedipoda caerulescens*), de toutes les autres espèces, qui sont liées à des formations plus étoffées. Parmi ces dernières, le cortège des espèces de la lande rocheuse basse est le premier à s'individualiser avec les groupes 1 et 2. Ce cortège est ensuite scindé entre d'une part les espèces qui, dans ce milieu de lande rocheuse, se positionne peut-être (selon l'AFCVI) davantage du côté

de l'élément ligneux ou plus généralement des surfaces encombrées (groupe 1 : *Chorthippus vagans* et *Calliptamus barbarus*) et, d'autre part, celles qui recherchent semble-t-il préférentiellement l'élément herbacé ou tout au moins les surfaces ouvertes (groupe 2 : *Stenobothrus stigmaticus* et *Stenobothrus nigromaculatus*). A ce sujet l'impression de terrain sépare plutôt ces quatre espèces entre celles qui recherchent la lande à Callune dominante (G2) et celles plus spécialement observées dans la lande à Genêt purgatif et/ou Genévrier commun dominants (G1).

Les autres espèces sont ensuite divisées en quatre groupes : G3 et G4 d'un côté et G5, G6 et G7 de l'autre, soit les espèces attachées à une végétation fournie et plutôt herbacée et celles plus regardantes vis-à-vis de la présence des ligneux. Les groupes G3 et G4 rassemblent les espèces liées à la pelouse mésophile. La ségrégation en deux groupes est probablement d'ordre thermique, puisque le groupe 3 compte 4 espèces montigènes se trouvant ici en limite altitudinale inférieure à l'échelle régionale (*Chorthippus apricarius*, *Omocestus viridulus*, *Decticus verrucivorus* et *Stauroderus scalaris*). Les groupes G6 et G7 rassemblent les espèces pour lesquelles la présence de l'élément ligneux est importante sinon indispensable. On distingue alors les « arbusti-ves strictes » (G7 : *Gomphocerrius rufus*, *Leptophyes punctatissima* et *Pholidoptera griseoptera*), qui sont ici totalement inféodées à la présence d'une surface minimale des arbustes, des « arbustives tolérantes » (G6), pour lesquelles la présence des arbustes peut être beaucoup plus clairsemée, mais néanmoins quasi indispensable. La place de *Platycleis albopunctata* peut apparaître ici surprenante a priori, mais cette espèce farouche tire un net profit de la proximité de l'élément ligneux en tant que zone de refuge et de ponte ; on notera en complément que l'analyse entomocénotique des relevés réalisés par nos soins en montagne auvergnate (en cours) révèle ici que l'enrichissement adoucit sensiblement le caractère montagnard du climat (les marqueurs des *Chorthippetea apricarii* étant peu affirmés), et donc favorise la présence des éléments plutôt planitiaires et thermophiles. Enfin, la position intermédiaire occupée par le groupe 5 (*Euchorthippus declivus* et *Chorthippus biguttulus*) reflète une certaine ubiquité, mais aussi et surtout des convergences auto-écologiques nettes, ces deux espèces étant associées dans près de 70 % des cas.

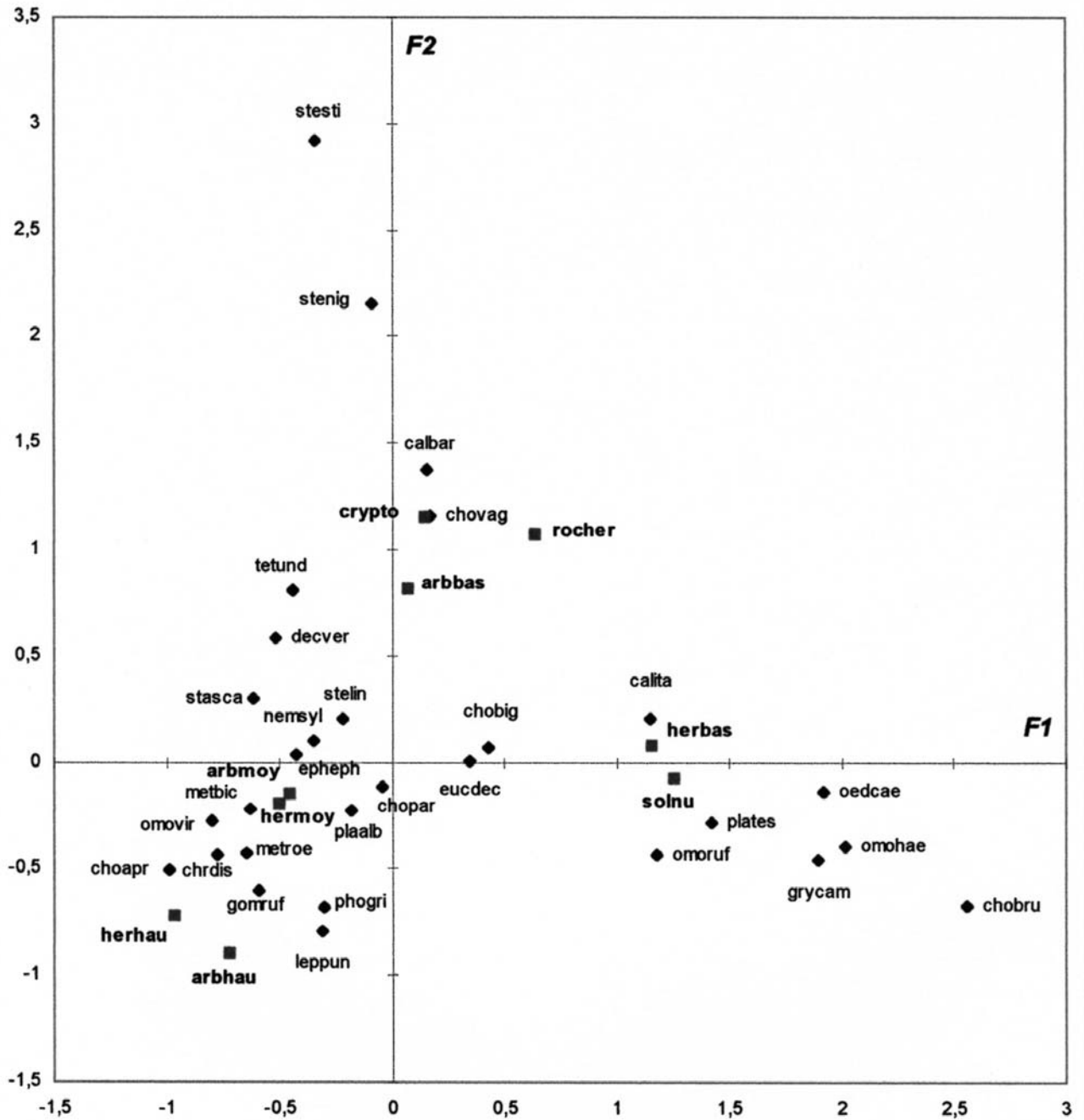


Figure 3 – Représentation des espèces et des strates dans le plan F1-F2 de l'AFCVI.

Chaque étiquette est composée des 3 premières lettres du nom générique accolées aux 3 premières du nom spécifique.

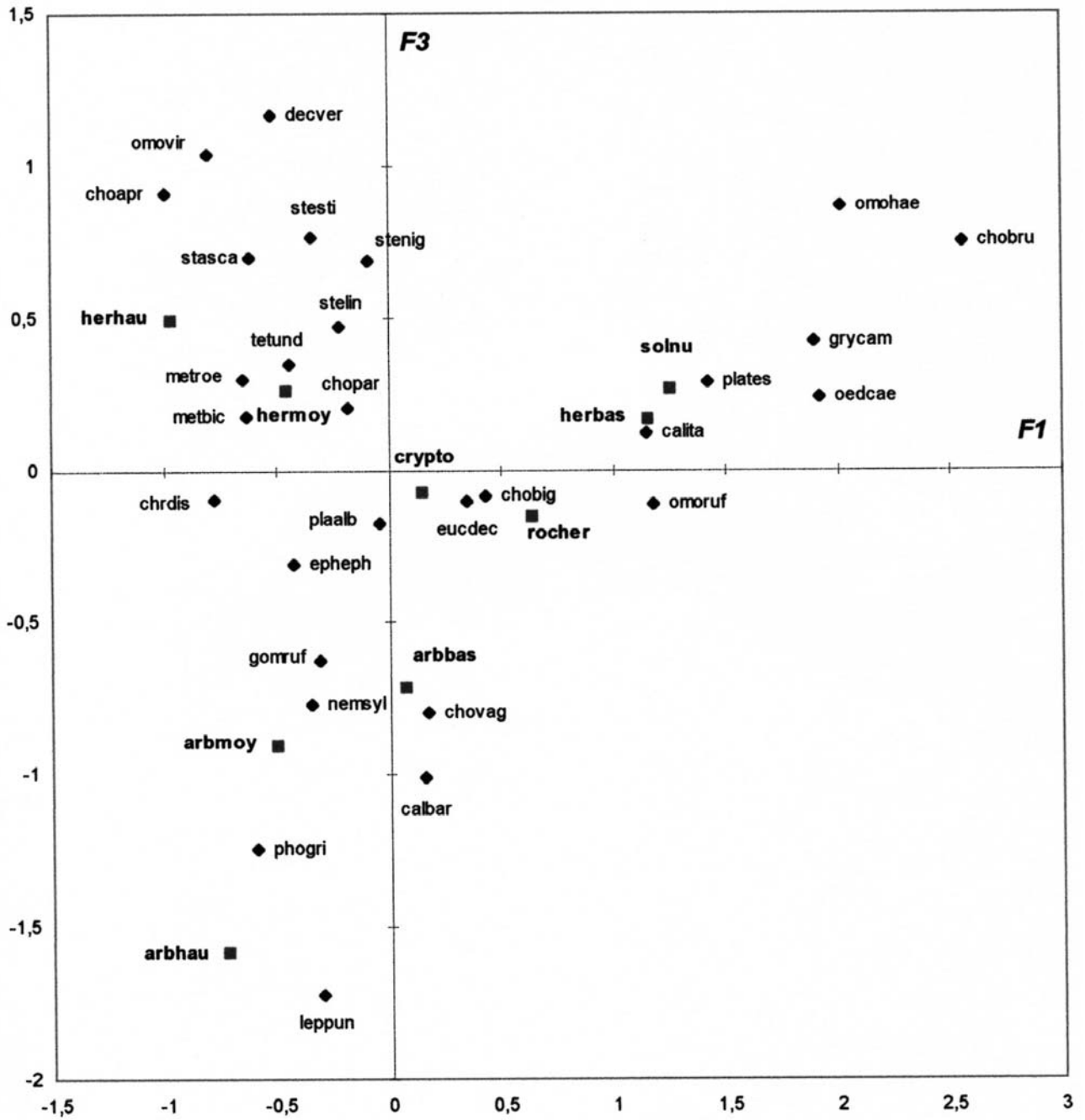


Figure 4 – Représentation des espèces et des strates dans le plan F1-F3 de l'AFCVI.

Chaque étiquette est composée des 3 premières lettres du nom générique accolées aux 3 premières du nom spécifique.

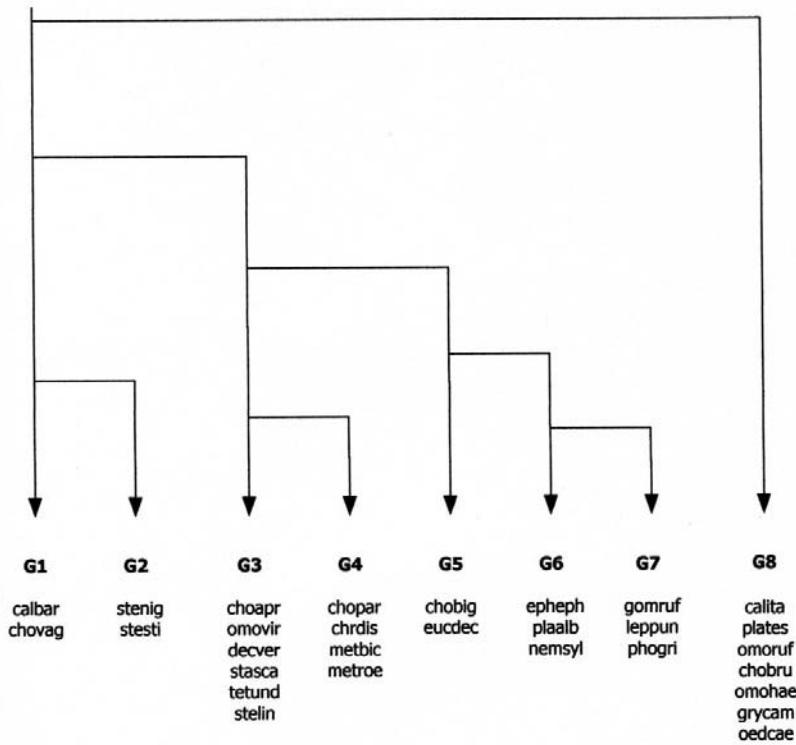
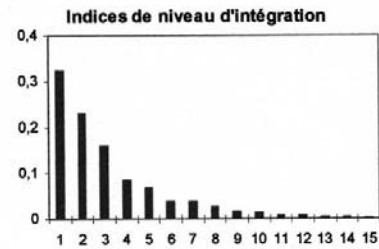


Figure 5 – Dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique des espèces.



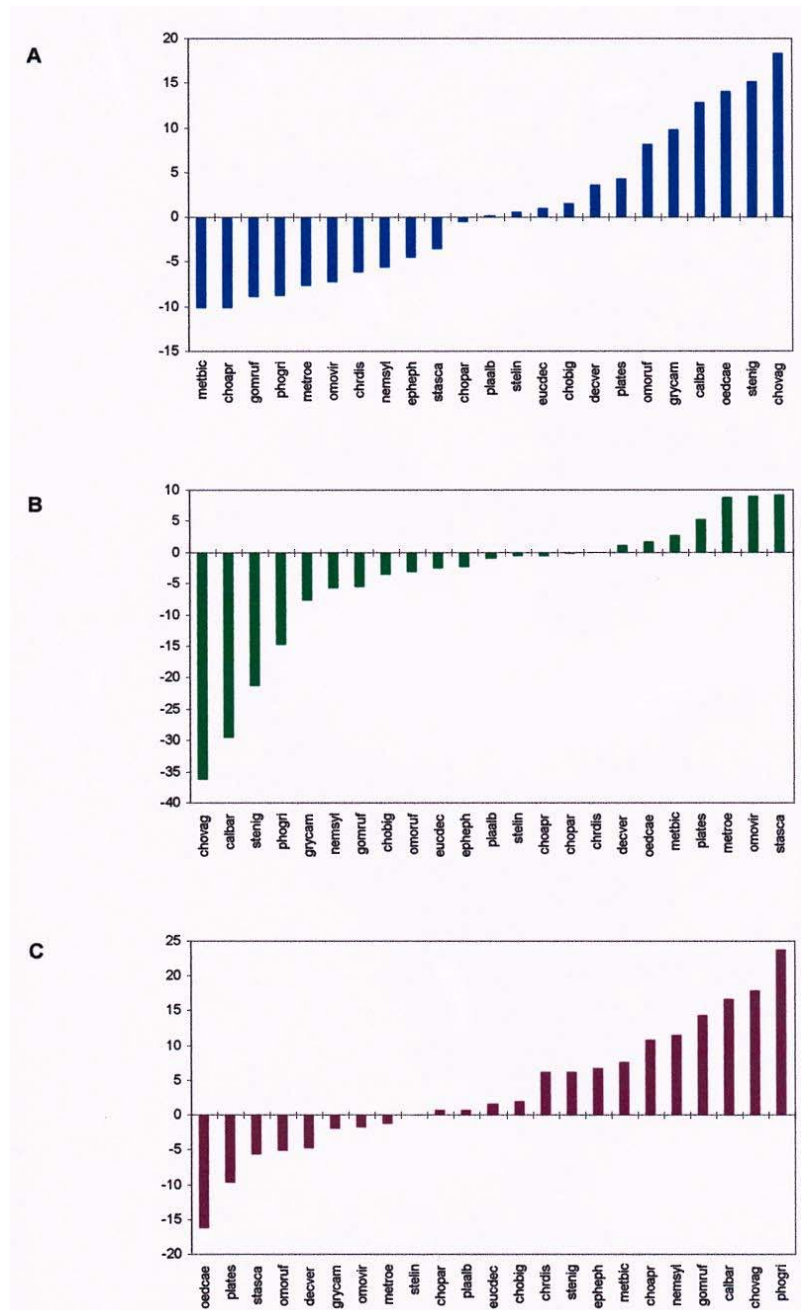
5. Auto-écologie des espèces

La figure 6 représente les affinités des espèces à $F > 10\%$ ($n = 23$) par rapport aux différents types de formation : (i) sol nu, rochers/cailloux et recouvrement cryptogamique, (ii) végétation herbacée, (iii) végétation arbustive. Pour ce faire, nous avons comparé les recouvrements moyens de ces trois types pour l'ensemble du site à ceux obtenus pour les différentes espèces. De la sorte, la différence entre la valeur obtenue pour les stations d'une espèce donnée et celle de l'ensemble des stations est un indice d'affinité. Il est alors possible d'ordonner graphiquement les taxons suivant un gradient décroissant d'affinité pour les trois types de formation : plus l'indice s'élève au-dessus de zéro et plus le choix est positif, c'est-à-dire que l'espèce

recherche préférentiellement ce type de formation. A l'inverse une valeur négative signale un évitement d'autant plus marqué que celle-ci est importante. La fiabilité statistique de cet indice d'affinité a été calculée par le test du χ^2 : 12 espèces présentent une valeur statistique significative avec un risque de 5% (*Platycleis tessellata*, *Gryllus campestris* et *Omocestus rufipes*), de 1% (*Nemobius sylvestris* et *Metrioptera bicolor*) et de 1‰ (*Chorthippus vagans*, *Calliptamus barbarus*, *Oedipoda caerulea*, *Stenobothrus nigromaculatus*, *Gomphocerippus rufus* et *Pholidoptera griseoaptera*). On peut dire que ces espèces ne trouvent dans la Réserve que globalement peu de zones à leur convenance.

Figure 6 – Affinités des espèces avec les différents types de formation
(A – sol nu, rochers et recouvrement cryptogamique ;
B – végétation herbacée ;
C – végétation arbustive).

L'affinité est d'autant plus élevée que la valeur est supérieure à zéro.



DISCUSSION

L'analyse des paramètres descriptifs nous permet de bien déceler les caractéristiques du peuplement. Ainsi la richesse spécifique maximale est observée dans les formations basses et moyennes (stade II et III). On trouve donc la plus grande variété d'espèces dans les milieux herbacés continus, non ou peu arbustifs, et les landes arbustives basses, partiellement rocheuses ou non, mais comptant toujours des micro-surfaces herbeuses. La diversité est maximale dans les stades II et III et la richesse moyenne est la plus importante dans le stade III : on atteint là une valeur élevée avec $9,8 \pm 2,1$ espèces. En terme de variabilité, les stades II et III présentent les peuplements les plus homogènes.

La formation optimale à la Jaquette semble donc être la pelouse mésothermophile de hauteur moyenne, continue, de pente faible à modérée, bien exposée et comptant quelques arbustes. Située dans la partie supérieure de la Réserve, cette formation est en effet celle qui abrite le plus grand nombre d'espèces par relevé, avec des valeurs presque toujours supérieures ou égales à 10.

Les milieux hauts sont moins diversifiés (stade IV), ces milieux étant ordinairement arbustifs. Ce stade présente de faibles valeurs en ce qui concerne les paramètres descriptifs. Toutefois, le stade IV permet à six espèces de réaliser de loin leur meilleure fréquence, notamment *Gomphocerrius rufus*, *Chrysochraon dispar* et *Pholidoptera griseoptera*, et se caractérise

par l'équirépartition la plus élevée, ce qui traduit un peuplement finalement très équilibré.

Enfin, les milieux très bas présentent une richesse moyenne supérieure à celles des milieux bas (stade II) ainsi qu'une bonne équirépartition, tandis que leur diversité est la plus faible de tous les stades et que leur variabilité est la plus importante. C'est une situation quelque peu paradoxale qui laisse à penser que ces milieux (pionniers et/ou écorchés à végétation discontinue et lacunaire) n'ont pas atteint leur optimum, ou du moins leur stabilité. De fait, il s'agit de milieux qui sont en évolution rapide et permanente dans le cadre du processus de reconquête ligneuse. Gageons également que pour les zones pâturées, l'action et la progression des troupeaux rend toujours mouvante la micro-répartition des Orthoptères, le pâturage ayant une nette action déprimante sur la densité orthoptérique, notamment par le piétinement (GUÉGUEN, 1996).

Au final, et d'un point de vue méthodologique, le traitement statistique des données par analyses multivariées confirme les résultats obtenus dans un premier temps par la catégorisation arbitraire de la végétation en différentes classes. Ainsi la hauteur de la végétation et sa complexité (en terme de strates) influent en premier lieu sur la répartition spatiale des espèces. 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).

CONCLUSION

Les résultats de ce travail montrent que les Orthoptères sont d'excellents indicateurs, qui réagissent indubitablement, et d'une manière nettement organisée, à la prise de hauteur de la végétation et à sa complexité (forme, recouvrement), ou à l'inverse à sa diminution. Ils viennent donc appuyer davantage les conclusions déjà émises par d'autres auteurs : cf. revue *in* LUQUET (*op. cit.*) et DESFRENNE (1999). Des comportements de spécialistes ou au contraire de généralistes, avec tout un panel de comportements intermédiaires, apparaissent alors clairement. A ce titre, les Orthoptères sont un excellent matériel biologique de diagnostic des milieux pastoraux où sont mis en place des actions de gestion et de conservation. En outre, s'agissant d'indicateurs à une échelle très fine (de l'ordre de quelques mètres) et d'insectes généralement répandus et abondants, les Orthoptères sont en mesure de renseigner sur l'évolution (régressive ou non) de leurs biocénoses sur de micro-territoires.

Dans ce cadre, et bien qu'à priori d'ordre local, les résultats auto-écologiques du présent travail pourront probablement être vérifiés et utilisés à une échelle géographique plus élargie au moins départementale, voire régionale. D'ores et déjà les comparaisons effectuées avec un autre site du département (estive de Ternant), ayant la même altitude moyenne et symbolisant quant à lui davantage le faciès végétal « tempéré » de l'étage montagnard intérieur (BOITIER, *op. cit.*), montrent que l'effet « espèce » est prépondérant sur l'effet « site » en terme d'amplitude d'habitat et valident donc la méthodo-

logie utilisée, qui reste légère et rapide à mettre en oeuvre.

D'autre part, ils pourraient être utilement complétés par une analyse locale des relations Orthoptère / diversité floristique pour apprécier par exemple le rôle des différentes espèces de Graminées ou d'arbustes dans l'ordination du peuplement – BONNET *et al.* (*op. cit.*) ont montré à ce sujet le rôle prépondérant, très probablement d'ordre trophique, du groupe Joncacées, Cypéracées et Graminées sur la diversité et la densité des peuplements d'Orthoptères d'une tourbière limousine.

Dans le contexte d'une problématique de gestion patrimoniale comme c'est le cas pour la Réserve de la Jaquette, le croisement des résultats obtenus sur ces deux paramètres de l'habitat (structure et composition de la végétation) autoriserait sans doute un contrôle quasi-optimal de la biodiversité du peuplement d'Orthoptères, avec sa pérennité comme objectif, nonobstant les différents facteurs limitants voire délétères entrant également en jeu (prédation, parasitisme, compétition inter- et intraspécifique, conditions climatiques, etc.).

Remerciements. – Il s'adressent aux différents organismes (Société pour l'Etude et la Protection de la Nature dans le Massif Central, Parc Naturel Régional des Volcans d'Auvergne, Réserves Naturelles de France, Ministère de l'Environnement-DIREN Auvergne) qui ont d'une part commandité la réalisation de cette étude auprès de la Société d'Histoire Naturelle Alcide-d'Orbigny, et d'autre part autorisé sa publication. Daniel PETIT a obligeamment relu le manuscrit et a significativement contribué à son amélioration ; il a en outre réalisé les tests statistiques concernant le barycentre et l'amplitude d'habitat (sur SYSTAT 7.0, SPSS Inc. 1997).

REÉFÉRENCES

- 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 – Le peuplement des Orthoptères dans un contexte de déprise agricole en moyenne montagne auvergnate : étude de deux secteurs dans le Puy-de-Dôme. *Le Grand Duc*, **56** : 2-13.
- BONNET E., VILKS A., LENAIN J.-F. & PETIT D., 1997 – Analyse temporelle et structurale de la relation orthoptères - végétation. *Ecologie*, **28** (3) : 209-216.
- DEFAUT B., 1999 – *La détermination des Orthoptères de France*. Ed. à compte d'auteur, 83 p.
- DESFRENNE K., 1999. *Les Orthoptères indicateurs de la gestion agropastorale* – Rapport ENITA, Université de Rennes 1 : 42 p. et annexes.
- GUEGUEN A., 1996. Effet du pâturage sur le peuplement d'Orthoptères d'un alpage des Alpes du sud. *In* MAURIN H. *et al.* (édit.) – *Inventaire et cartographie des invertébrés comme contribution à la gestion des milieux naturels français*. Actes du séminaire tenu à Limoges les 17-19 novembre 1995. Coll. Patri-moines Naturels, vol. 25. Paris, Service du Patrimoine Naturel / IEGB / MNHN : 125-135.

- LEROY T. & MOREAU D., 1997 – *Réserve naturelle du Rocher de la Jaquette (Mazoures, Puy-de-Dôme). Projet de plan de gestion 1998-2002*. Rapport Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, 97 p. et annexes.
- LUQUET G.-C., 1992-1993 – Chorologie des peuplements d'Acridiens du Mont-Ventoux (Vaucluse) en fonction de l'étagement de la végétation (*Orth., Caelifera Acridoidea*). *Ent. Gall.*, **3** (1), 1992 : 33-48 ; **3** (2), 1992 : 84-100 ; **3** (3), 1992 (1993) : 139-156 ; **3** (4), 1992 (1993) : 199-241.
- 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.
- VOISIN J.-F., 1979 – *Autoécologie et biogéographie des Orthoptères du Massif Central*. Thèse de Doctorat d'Etat, Paris VI, 360 p.