



HAL
open science

**Le Dectique verrucivore, *Decticus verrucivorus*
(Linnaeus, 1758), en France continentale : étude
morphologique et implications taxonomiques
(Orthoptera : Tettigoniidae)**

Louis Ton, Benoit Nabholz

► **To cite this version:**

Louis Ton, Benoit Nabholz. Le Dectique verrucivore, *Decticus verrucivorus* (Linnaeus, 1758), en France continentale : étude morphologique et implications taxonomiques (Orthoptera : Tettigoniidae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, 2023, 10.6084/m9.figshare.22825142.v1 . hal-04892506

HAL Id: hal-04892506

<https://hal.science/hal-04892506v1>

Submitted on 16 Jan 2025

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Le Dectique verrucivore, *Decticus verrucivorus* (Linnaeus, 1758), en France continentale : étude morphologique et implications taxonomiques (Orthoptera : Tettigoniidae).

Louis TON¹, Didier MORIN², Antoine FOUCARD³, Jean-Michel CATIL⁵ & Benoit NABHOLZ⁴

1 : Conservatoire d'Espaces Naturels d'Occitanie, 71 place Vauban, F-34000 Montpellier <louiston@ecomail.fr>

2 : 55 chemin de Montredon, F-07230 Lablachère <didier.morin190@gmail.com>

3 : Centre de Biologie pour la Gestion des Populations, CIRAD, 755 avenue du Campus Agropolis, CS 30016, F-34988 Montpellier sur Lez cedex <antoine.foucart@cirad.fr >

4 : Institut des Sciences de l'Évolution, Université de Montpellier, CNRS, IRD, campus Triolet, bâtiment 22, cc065, F-34095 Montpellier cedex 05 <benoit.nabholz@umontpellier.fr>

5 : Nature en Occitanie, Comité local du Gers, 12 rue du 8 mai, F-32000 Auch <jmcatil@yahoo.fr / jm.catil@natureo.org>

Résumé : *Decticus verrucivorus* (Linnaeus, 1758) est une espèce avec une large aire de répartition, très variable morphologiquement et polytypique. La France métropolitaine compte deux sous-espèces classiquement reconnues : *D. v. verrucivorus* L. 1758 et *D. v. monspeliensis* Rambur in Audinet-Serville, 1839, appelé Dectique de Montpellier. *D. v. monspeliensis* est connu du Gard et de l'Hérault. Ce taxon présente une phénologie précoce et occupe des habitats xérophiles de basse altitude. D'autres populations de basse altitude à phénologie précoce sont connues de nombreuses localités, ce qui entraîne un questionnement sur le statut taxonomique de celles-ci. Dans cet article, nous avons analysé la morphologie de 258 spécimens couvrant toute l'aire de répartition connue en France. Des analyses sur les mesures de morphométrie linéaire indiquent que l'espèce présente une grande variabilité morphologique qui est en partie expliquée par une dichotomie entre des individus méditerranéens (Gard, Hérault mais également Var et Vaucluse) et non-méditerranéens. La distance morphologique entre les individus n'est pas corrélée à la distance géographique. Une partie de la variation morphologique est expliquée par l'altitude, avec des individus d'altitude en moyenne plus petits que ceux de basse altitude. Cependant, la différence entre les populations méditerranéennes et non-méditerranéens n'est pas expliquée par l'effet de l'altitude. Les populations méditerranéennes à l'Est et à l'Ouest du Rhône présentent une faible différenciation mais nous ne disposons pas d'assez d'individus à l'Est pour tester plus profondément cette différenciation. Un ensemble de critères opérationnels est proposé pour l'identification de terrain. Nous avons également démontré que, pour une sauterelle de la taille du Dectique verrucivore, les mesures au pied à coulisse étaient aussi précises que celles réalisées avec une loupe binoculaire. Cela ouvre la voie à des études biométriques non-invasives réalisées directement sur le terrain. En conclusion, les populations méditerranéennes à l'est et à l'ouest du Rhône partagent une proximité morphologique qui permet de les regrouper dans la sous-espèce *D. v. monspeliensis*, jusqu'à ce que des études futures permettent de tester si une différence existe. En revanche, les populations xérophiles du Quercy, Haute-Garonne et du Gers peuvent être rattachées à la sous-espèce *D. v. verrucivorus*.

Mots clés : *Decticus verrucivorus verrucivorus*, *D. v. monspeliensis*, morphométrie, statistiques multivariées, pied à coulisses, taxonomie.

Abstract : *Decticus verrucivorus* (Linnaeus, 1758) is a wide-ranging, morphologically variable and highly polytypic species. There are two recognized subspecies in mainland France : *D. v. verrucivorus* L. 1758 and *D. v. monspeliensis* Rambur in Audinet-Serville, 1839. The latter has a range restricted to Gard and Hérault. This taxon exhibits an early phenology and occupies low altitude xerophytic habitat. Other lowland populations with early phenology are known from many localities, which raises questions about their taxonomic status. In this article, we analyzed the morphology of 258 specimens covering the entire known range in France. Analyses of linear morphometric measurements indicate that the species shows a great morphological variability which is partly explained by a dichotomy between Mediterranean (Gard, Hérault but also Var and Vaucluse) and non-Mediterranean individuals. The morphological distance between individuals is not correlated with geographical distance. Part of the morphological variation is explained by altitude, with high altitude individuals on average smaller than low altitude ones. However, the difference between Mediterranean and non-Mediterranean populations is not explained by the effect of altitude. The Mediterranean populations east and west of the Rhône river show little differentiation but we do not have enough individuals to properly test this differentiation further. A set of operational criteria is proposed for field identification. We also demonstrated that, for an Orthoptera of the size of the wart-biter, caliper measurements were as accurate as those made with a binocular magnifying glass. This paves the way for non-invasive biometric studies carried out directly in the field. In conclusion, the Mediterranean populations east and west of the Rhône river share a morphological proximity that allows them to be grouped in the same subspecies *D. v. monspeliensis*, until further investigation clarify if a real difference exists among those populations. In contrast, the xerophilous populations of Quercy, Haute-Garonne and Gers belong to *D. v. verrucivorus* subspecies.

Keywords : *Decticus verrucivorus verrucivorus*, *D. v. monspeliensis*, morphometry, multivariate analyses, caliper, taxonomy.

Note

Les annexes citées dans cette publication sont accessibles au lien suivant :

<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.22825142.v1>.

INTRODUCTION

1. REPARTITION MONDIALE DU DECTIQUE VERRUCIVORE

Le Dectique verrucivore *Decticus verrucivorus* (Linnaeus, 1758) est une des espèces de Tettigoniidae les plus largement réparties dans le monde, et se rencontre de l'Europe occidentale à la Chine (Götz, 1970 ; Liu & al., 2020). Il s'agit de la seule espèce polytypique du genre *Decticus* Serville, 1831. En Europe et au Moyen-Orient sont présents entre 9 (Orthoptera Species File, 2021) et 11 sous-espèces (Götz, 1970) (Figure 1). Citons également deux endémiques italiens, *Decticus aprutianus* Capra, 1936 et *Decticus loudoni* Ramme, 1933 qui sont morphologiquement très proches de *D. verrucivorus* et qui ont été considérés par le passé comme des sous-espèces de ce taxon (Götz, 1970).

2. LE DECTIQUE VERRUCIVORE EN FRANCE CONTINENTALE

En France, *Decticus verrucivorus* n'est présent que sur le continent, absent des DOM-TOM et de Corse. Trois sous-espèces y sont mentionnées : *D. v. verrucivorus* L. 1758, *D. v. monspeliensis* Rambur in Audinet-Serville, 1839, et *D. v. brevipennis* Götz, 1970. *D. v. brevipennis* a été « oublié » depuis sa description en 1970, puisqu'il n'a été considéré dans aucune publication traitant de la répartition de *D. verrucivorus* (DEFAUT & al., 2009 ; GARGOMINY & al., 2022 ; SARDET & al., 2015 ; ASCETE, 2021), à l'exception de l'Orthoptera Species File (2021). Dans la suite de cet article, nous nommerons donc « *D. v. monspeliensis* » les populations se rapportant à la description de Rambur, et « *D. v. verrucivorus* » toutes les autres populations françaises, dans la mesure où c'est ce nom qu'a retenu le référentiel taxonomique français (GARGOMINY & al., 2022). Le cas de *D. v. brevipennis* sera discuté à la fin de cet article.

Dans le sud de la France, une forme particulière de *D. verrucivorus* est mentionnée depuis longtemps dont la phénologie, la morphologie et l'écologie semblent distinctes de la sous-espèce nominale. Audinet-Serville la nomme « dectique languedocien » et la décrit en ces termes pour la première fois en 1839 : « Long. 15 à 18 lignes (34 à 40,5 mm). Corps gros, court pour sa grandeur, d'un gris jaunâtre. Prothorax ayant ses trois carènes bien prononcées ; la médiane atteignant le bord postérieur ainsi que l'antérieur. Élytres plus courts que l'abdomen, rétrécies vers leur extrémité, de la couleur du corps, avec une double série de taches blanchâtres, rangées longitudinalement entre des espaces brunâtres. Plus bas que les taches, on voit une petite ligne longitudinale blanche partant de la base et s'étendant au-

delà, plus ou moins. Chaque plaque ventrale de l'abdomen offre deux impressions régulières, arrondies, brunâtres. Oviscapte long de près d'un pouce, obscur à l'extrémité. Antennes de la couleur du corps ainsi que les pattes ; cuisses postérieures atteignant au-delà des deux premiers tiers de l'oviscapte. De Montpellier. Trois individus ; un communiqué par M. Rambur ; les autres de la collection de M. le comte Dejean. Nota : il n'est peut-être qu'une variété du *D.* à front blanc. ». Audinet-Serville considère donc d'emblée le « dectique languedocien » comme une bonne espèce en la nommant « *Decticus monspeliensis* », mais émet des doutes sur sa validité par rapport à *Decticus albifrons*. Ce rapprochement avec cette espèce plutôt qu'avec *D. verrucivorus* pourrait être dû au fait qu'Audinet-Serville n'a observé que des individus « gris-jaunâtres », et que *D. albifrons* est abondant dans les environs de Montpellier. Tous les auteurs suivants préféreront traiter ce taxon au rang sub-spécifique (Tab) (CHOPARD, 1952 ; DEFAUT & al., 2009 ; GÖTZ, 1970 ; HARZ, 1969 ; SARDET & al., 2015). Il s'agit d'un taxon à la phénologie plus précoce que la sous-espèce nominale, avec des adultes visibles de fin mai à début juillet. Concernant la répartition de cette sous-espèce, elle était considérée au départ comme strictement cantonnée à la région de Montpellier, d'où sa dénomination vernaculaire actuelle de « Dectique de Montpellier » (SARDET & al., 2015). Puis d'autres observations ont élargi son aire de répartition aux départements du Gard et de l'Hérault (Tab). Mais d'autres populations de *D. verrucivorus* situées à basse altitude font l'objet d'interrogations quant à leur statut sub-spécifique. Dans le sud-ouest de la France (Lot, Gers, Haute-Garonne), des populations officiellement rattachées à *D. v. verrucivorus* présentent une phénologie précoce et vivent dans des habitats variés comme des prairies de fauche (se rapprochant donc écologiquement de *D. v. verrucivorus*) ou des pelouses sèches de type Mesobromion (se rapprochant plus de *D. v. monspeliensis*). Dans les Bouches-du-Rhône, « quelques populations de *Decticus verrucivorus* sont en cours d'étude afin d'identifier la sous-espèce » (DEFAUT & al., 2009). Dans le Vaucluse, dans le Parc Naturel Régional du Luberon, *D. verrucivorus* est rare (FAVET, 1997), pouvant passer inaperçu du fait de sa phénologie précoce selon Y. Braud, après la découverte d'adultes en juin sur prairies sèches (FAVET & al., 2004). Il en va de même pour les populations vauclusiennes (V. Derreumaux *comm. pers.*).

Quoiqu'il en soit, les habitats de prédilection de *D. verrucivorus* sont, pour les deux sous-espèces, en régression globale du fait de l'intensification des pratiques agricoles et de l'artificialisation des sols (STOATE & al., 2009). Ces pressions impactent donc directement les populations françaises, et particulièrement celles situées à basse altitude : la Liste Rouge des Orthoptères de France (SARDET & DEFAUT, 2004) considère que les populations de plaine

Tableau 1. Évolution de la position taxonomique et de la connaissance de la répartition de *D. v. monspeliensis* en France continentale. / Evolution of the taxonomic position and knowledge of the distribution of *D. v. monspeliensis* in continental France.

Auteur(s)	Statut taxonomique	Répartition
Rambur in AUDINET-SERVILLE, 1839	<i>Decticus monspeliensis</i>	« de Montpellier »
CHOPARD, 1952	<i>Decticus verrucivorus</i> var. <i>monspeliensis</i>	« Environs de Montpellier »
HARZ, 1969	<i>Decticus verrucivorus monspeliensis</i>	« Région de Montpellier uniquement »
GÖTZ, 1970	<i>Decticus verrucivorus monspeliensis</i>	Entre Montpellier et la mer. Le long du fleuve Hérault à Agde et Pézenas, et peut-être à Nîmes.
DEFAUT & al., 2009	<i>Decticus verrucivorus monspeliensis</i>	Hérault et Gard (rare), peut-être dans les Bouches du Rhône.
SARDET & al., 2015	<i>Decticus verrucivorus monspeliensis</i>	Hérault et Gard (rare), peut-être dans les Bouches du Rhône.

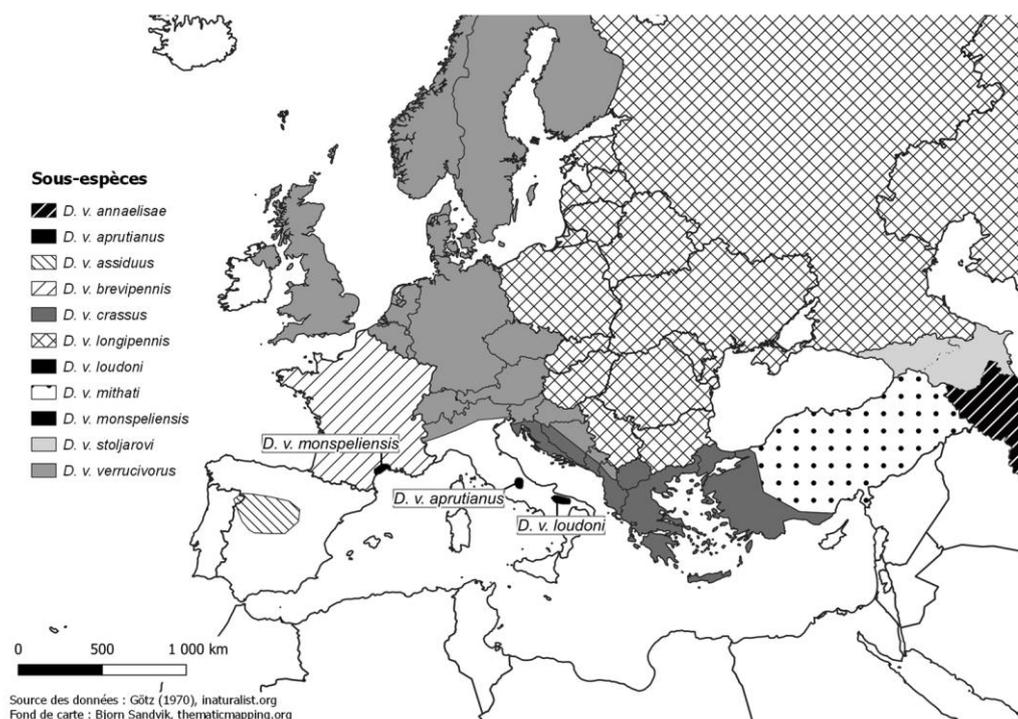


Figure. 1 : répartition simplifiée des différents taxons du complexe *Decticus verrucivorus* d'après GÖTZ (1970). / Distribution of the different taxa of the *Decticus verrucivorus* complex according to GÖTZ (1970).

Répartition toujours en vigueur aujourd'hui à l'exception de *D. v. aprutianus*, *D. v. loudoni*, et *D. v. annaelisae* élevés au rang d'espèce depuis (Orthoptera Species File, 2021) et de *D. v. monspeliensis* dont la répartition est élargie suite à cette étude. Carte conçue par les auteurs, d'après Götz (1970) / Distribution still accepted, excepted *D. v. aprutianus*, *D. v. loudoni* and *D. v. annaelisae*, considered now as real species (Orthoptera Species File, 2021) and *D. v. monspeliensis* whose geographic distribution has been modified according to the present study. Map designed by authors, according to Götz (1970)

de *D. v. verrucivorus* sont "fortement menacées d'extinction", et celles de *D. v. monspeliensis* comme "proche de l'extinction". La Liste rouge des orthoptères d'Occitanie (CATIL & COCHARD (coord.), 2022) considère *D. v. monspeliensis*

comme « en danger d'extinction » (EN) dans la région, laquelle contient à l'heure actuelle l'intégralité des populations de cette sous-espèce. Par ailleurs, les populations citées par Wilhelm Götz aux environs d'Agde et de Pézenas il y a une

cinquante années (GÖTZ, 1970) semblent avoir disparues, du moins pour la première (vérifié en 2021 par B. Nabholz et L. Ton). Il est donc urgent d'initier une étude pour clarifier la situation taxonomique de l'espèce en France, afin de définir des unités de conservation pertinentes (PALSBOELL & al., 2007). Ce statut de conservation défavorable nous a également incité à limiter l'impact de cette étude sur l'espèce. En effet, la majorité des études taxonomiques entomologiques sont basées sur des spécimens collectés. Nous nous attacherons donc à utiliser des spécimens déjà collectés ou, si ce n'est pas possible, à explorer des méthodes de mesures non létales pour *D. verrucivorus*.

Dans ce travail, nous avons réalisé une analyse biométrique afin de décrire la variation morphologique de *D. verrucivorus* et tenter de clarifier le statut taxonomique du maximum de population de France métropolitaine. Nous avons également testé si des mesures sur le terrain à l'aide d'un pied à coulisse s'avèrent aussi précises que des mesures en laboratoire sous loupe binoculaire.

MATERIEL ET METHODES

1. RECOLTE DES DONNEES MORPHOLOGIQUES

258 spécimens provenant de France continentale ont été mesurés (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Ils proviennent de prêts de collections appartenant à plusieurs entomologistes (Tab. 2).

Les mesures de biométrie linéaire (mesures de longueurs et largeurs) ont été effectuées grâce à une loupe binoculaire Perflex Pro 10 associée à un oculaire gradué Perflex WF 10X/22. Cet outil a été étalonné régulièrement. 14 critères morphologiques ont été mesurés (dont certains ont été abandonnés pour la suite de l'étude) :

- Largeur maximale de la tête
- Largeur du mentum (pièce buccale)
- Largeur antérieure du pronotum (organe dorsal protégeant le thorax)
- Largeur postérieure du pronotum
- Longueur du pronotum le long de la carène médiane (ligne longitudinale saillante)
- Longueur maximale de l'œil
- Hauteur maximale de la tête
- Longueur de l'élytre droite
- Longueur de l'aile droite
- Distance entre le vertex (extrémité de la tête) et l'extrémité distale des élytres
- Distance entre le vertex et le début des fémurs postérieurs
- Longueur du fémur postérieur droit
- Longueur de l'ovipositeur (organe propre aux femelles, servant à la ponte)
- Largeur de l'ovipositeur

La méthode de mesure de la longueur des élytres est visible sur la Fig. 2. L'Annexe 1 présente

les méthodes de mesure d'autres variables.

2. ANALYSES STATISTIQUES

Le script R ainsi que les jeux de données utilisées pour les analyses suivantes sont disponibles au lien suivant :

<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.22825142.v1>.

Tous les graphiques ont été générés avec le package « ggplot2 » (Wickam, 2016) grâce à la version 4.2.2 de R (R Core Team, 2022).

2.1. Variabilité intra-individuelles des mesures

Au préalable, un échantillon de trois populations pour un total de 39 individus ont été mesurés deux fois de manière aléatoire afin d'estimer le coefficient de variation des *i* mesures tel que :

$$\frac{\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (X_i - \bar{X})^2}{N-1}}}{\frac{\sum_{i=1}^N X_i}{N}} \times 100 \quad \text{avec } N = \text{nombre de mesures par individus} = 2$$

Cette formule, qui est le pourcentage du ratio de l'écart-type divisé par la moyenne, permet d'estimer de combien de % varient les mesures autour de la moyenne, ainsi que de comparer ces valeurs entre types de mesures puisque la mesure est sans échelle. Cela donne alors un aperçu des types de mesure les plus sujettes à variation, et donc vouées à être supprimées ou modifiées.

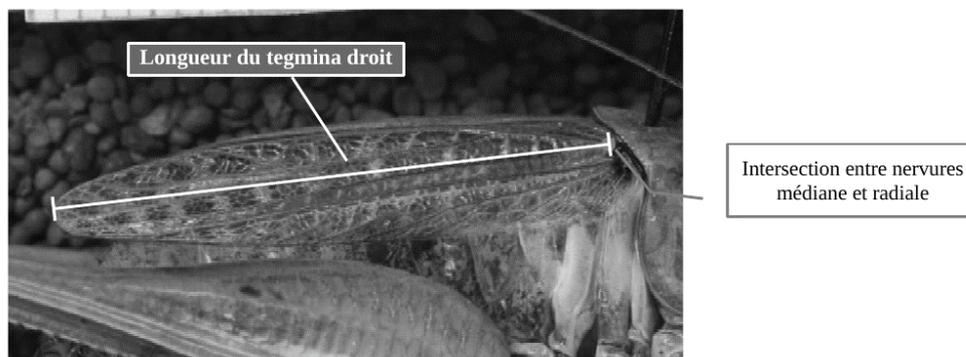
2.2 Comparaison de la précision de deux outils de mesure

Comme le nombre de spécimens en collections s'avère insuffisant pour certaines populations, un travail de terrain a été mené afin d'acquérir des données complémentaires. Dans la mesure où le statut de *D. verrucivorus* est défavorable pour certaines populations, les prélèvements doivent être si possible limités. Le pied à coulisse a l'avantage de permettre des mesures sur le terrain sans prélever d'individus. Toutefois, sa précision doit être comparée à celle de la loupe binoculaire au préalable. Ainsi, chacun des 39 spécimens utilisés pour l'estimation de la variabilité intra-individuelle des mesures (voir ci-dessus) a été mesuré à la fois au pied à coulisse (modèle Mitutoyo "ABS Digimatic" numérique) et à la loupe binoculaire. Ces mesures ont été visualisées sur une Analyse en Composantes Principales (ACP). Si les paires de mesures loupe binoculaire/pied à coulisse sont très rapprochées sur le graphique, cela signifie qu'il existe peu de variation entre les deux outils de mesure. Les coefficients de variation ont également été comparés entre les deux outils via des tests de différence de moyenne entre échantillons appariés.

**Tableau 2 : liste des spécimens en collection prêtés pour les mesures biométriques /
List of collection specimens loaned for biometric measurements.**

(INRA : Institut National de Recherche Agronomique ; OPIE : Office Pour les Insectes et leur Environnement ; CBGP : Centre de Biologie pour la Gestion des Populations).

Collection	Récolteur	Nombre de spécimens	Région géographique
Didier Morin	Didier Morin	90	Vosges, Corrèze, Cantal, Haute-Savoie, Hautes-Alpes, Alpes-de-Haute-Provence, Alpes-maritimes, Hautes-Pyrénées, Pyrénées-Orientales, Hérault, Gard, Lozère, Ardèche, Ariège
Benoit Nabholz	Benoit Nabholz	39	Hautes-Pyrénées, Haute-Savoie, Hérault, Gard, Vaucluse, Lozère
Nature en Occitanie (association)	Alexis Santalucia	30	Lot, Haute-Garonne, Gers
Antoine Foucart	Antoine Foucart	26	Hérault, Gard, Lozère
Bernard Defaut	Bernard Defaut	24	Hérault, Hautes-Alpes, Haute-Garonne, Ariège, Aveyron, Alpes-Maritimes, Haute-Savoie, Pyrénées-Orientales, Puy-de-Dôme,
CBGP	Roland Delmas	11	Hérault
Vincent Derreumaux	Vincent Derreumaux	9	Vaucluse
OPIE (association)	Stéphane Jaulin	9	Hautes-Pyrénées, Pyrénées-Orientales, Gard, Ardèche, Isère
CBGP	INRA	6	Pyrénées-Orientales, Aude, Gard, Alpes-Maritimes, Puy-de-Dôme
Nature en Occitanie (association)	Simon Combet	2	Tarn
Nature en Occitanie (association)	Jean-Michel Catil	2	Gers
Yoan Braud	Yoan Braud	2	Var, Bouches-du-Rhône
Nature en Occitanie (association)	Samuel Danflous	1	Tarn
Julien Barataud	Julien Barataud	1	Alpes-Maritimes
Bastien Louboutin	Bastien Louboutin	1	Hérault
TOTAL		253	



**Figure 2 : méthode de mesure de la longueur des élytres retenue dans cette étude /
Tegmina's length measurement method used in this study.**

En fonction des résultats, deux voies sont envisageables :

Si la précision est similaire entre les deux outils, aucun prélèvement n'est nécessaire et les mesures se font directement sur le terrain au pied à coulisse, suivi du relâcher des individus.

Si la précision de la loupe binoculaire est meilleure, des prélèvements d'individus s'avéreront nécessaires pour être mesurés au laboratoire. La quantité d'individus prélevés se fera uniquement après avoir jugé de la santé de la population (nombre de mâles chanteurs). Si les effectifs sont trop faibles, la priorité sera donnée à la conservation de la

population et aucun individu ne sera prélevé.

2.3 Analyse en Composantes Principales (ACP) itérative régularisée

Les données de biométrie linéaire des 258 spécimens ont été représentées sur une ACP itérative régularisée avec les packages ade4 (DRAY & DUFOUR, 2007), missMDA (JOSSE & HUSSON, 2016) et FactoMineR (Le & al., 2008). Ce type d'analyse multivariée reprend les bases de l'ACP en représentant les individus sur des axes synthétiques expliquant un maximum de variance, mais permet en plus de représenter des individus possédant des

valeurs manquantes (élytres cassés empêchant leur mesure, par exemple). Une imputation est réalisée sur ces données manquantes, en prenant en compte les ressemblances entre individus et les liaisons entre variables. Toutefois, une donnée imputée ne vaudra jamais une donnée réelle. Il est donc crucial d'estimer l'incertitude liée à cette imputation. Pour cela, la fonction MIPCA génère 100 tableaux de données avec des imputations différentes. Une incertitude est ainsi calculée sur chaque imputation de donnée manquante, et l'impact de ces incertitudes sur les composantes factorielles et la projection des variables est estimé (Annexe 6).

Cette analyse permet de dégager des groupes de variables corrélées et/ou indépendantes, et de visualiser des groupes d'individus morphologiquement proches.

2.4 Effet de la distance géographique

Deux matrices de distance euclidienne entre les spécimens mesurés ont été calculées : l'une à partir des coordonnées géographiques au format WGS84, l'autre à partir des coordonnées des deux premiers axes de l'ACP itérative régularisée sur la biométrie linéaire. À partir de ces matrices de distances euclidiennes, des matrices de distances ultramétriques ont été construites en utilisant quatre méthodes (Lien Simple, Lien Moyen, Lien Complet, Ward), afin de réaliser une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH), matérialisée par un dendrogramme (« arbre de distances »). La norme2 (fonction « cl_dissimilarity » du package « cluster » (MAECHLER & al., 2022)) a permis de trancher sur la méthode maximisant la fidélité entre matrices de distances euclidiennes et ultramétriques. Puis le niveau de fidélité de la matrice de distance ultramétrique retenue à la matrice de distance euclidienne initiale a été évalué en comparant la valeur de Norme2 à une valeur seuil (MERIGOT & al., 2010). Les CAH géographiques et morphologiques ont ensuite été comparées par un test de corrélation de Mantel afin de voir si les ressemblances morphologiques peuvent être expliquées par la proximité entre populations.

2.5 Effet de l'altitude

Un modèle linéaire a été construit afin d'étudier l'impact de l'altitude sur la morphologie des populations de *D. verrucivorus*. Nous avons sélectionné le meilleur modèle à l'aide de la fonction « setpAIC » (package MASS). Nous avons ensuite vérifié la validité du modèle en testant la normalité, l'hétéroscédasticité et l'autocorrélation des résidus à l'aide des fonctions « shapiro.test », « bptest » et « dwtest » (package « lmtest »). Les coordonnées des deux premiers axes de l'ACP ont été utilisées comme variables composites représentant la taille du corps (axe 1) et la taille des élytres (axe 2).

2.6 Analyse Factorielle Discriminante (AFD)

Une AFD correspond à une ACP sur les barycentres des groupes en pondérant par l'effectif des groupes, l'objectif étant de discriminer les groupes avec le moins de fonctions/axes (et donc de variables) possible. L'intérêt majeur de ce type d'analyse réside dans l'évaluation de la qualité de discrimination des groupes. On peut calculer la probabilité qu'un individu soit mal assigné à son groupe, et ainsi savoir si le taxon *D. v. monspeliensis* est bien délimité morphologiquement. Un autre intérêt est de pouvoir identifier quelles variables sont les plus discriminantes. Autrement dit, quelles variables nous informent le plus sur l'appartenance d'un individu à une population. Comme pour une ACP, les données de biométrie linéaire sont normées (centrées et réduites).

Une AFD cherche à maximiser la variance inter groupes et minimiser la variance intra groupes. Deux types de regroupements ont été comparés. Le premier regroupement est choisi manuellement et a pour but de tester l'homogénéité morphologique de *D. v. monspeliensis* :

- Groupe 1 (« Med_w_rhone ») : populations de basse altitude sous climat méditerranéen situées à l'ouest du Rhône (Hérault, Gard) et correspondant à l'aire de répartition de *D. v. monspeliensis* citée dans la littérature.
- Groupe 2 (« Med_e_rhone ») : populations de basse altitude sous climat méditerranéen situées à l'est du Rhône (partie méridionale de la région PACA), au statut taxonomique inconnu.
- Groupe 3 (« Non_med ») : autres populations situées hors de la zone méditerranéenne, en France continentale.

Le deuxième regroupement est automatiquement calculé par une méthode de partitionnement appelée « K-means », qui va définir le nombre de groupes optimaux à partir d'une classification hiérarchique.

La méthode de validation par « Jack-Knife » a été appliquée aux groupes précédemment cités d'une part, et aux groupes calculés par la méthode de partitionnement d'autre part. La méthode « Jack-Knife » revient à estimer la probabilité que l'on a de se tromper lorsqu'on assigne un individu à un groupe plutôt qu'à un autre. Cela permet alors de tester la robustesse de la délimitation de groupes morphologiques, comme les populations de *D. v. monspeliensis* par rapport aux populations de *D. v. verrucivorus*.

2.7 Choix d'un ratio discriminant des entités homogènes

L'utilisation d'un ratio (par exemple : longueur du pronotum / longueur fémurs postérieurs) pour discriminer morphologiquement des populations permet de se baser sur des différences en termes de proportions plutôt que de taille brute. Les résultats

de l'ACP permettront de connaître les variables non corrélées, pertinentes pour réaliser un ratio entre deux de ces variables. Les résultats de l'AFD feront ressortir les variables non corrélées discriminant le plus les groupes.

RESULTATS

1. VARIABILITE INTRA-INDIVIDUELLE DES MESURES A LA LOUPE BINOCULAIRE

13 critères ont été mesurés. La longueur des ailes n'a pas pu être mesurée car la loupe utilisée dans les locaux de Nature en Occitanie ne possédait pas de lampe permettant une vision des ailes par transparence à travers les élytres.

La plupart des mesures possèdent un coefficient de variation moyen dont la médiane est inférieure à 5 % et dont 95 % des données sont inférieures à 10 % (Fig. 3). Deux critères se démarquent (largeur de l'ovipositeur et largeur du mentum) avec une médiane supérieure à 5 % et certaines données extrêmes allant jusqu'à 20 %. Autrement dit, pour ces deux critères, les mesures peuvent osciller jusqu'à plus ou moins 20 % autour de la moyenne, du fait de l'imprécision des mesures. La largeur de l'ovipositeur et la largeur du mentum ont donc été retirées de la liste des critères mesurés pour la suite de l'étude. La façon de mesurer la hauteur maximale de la tête a, elle, été modifiée. En effet, la méthode initiale était basée sur des points de repères trop variables en fonction de l'épingleage du spécimen.

Afin de visualiser différemment cette comparaison entre les deux réplicats, nous avons réalisé une ACP représentant conjointement les deux réplicats et qui confirme les résultats obtenus avec le coefficient de variation (Annexes 2 et 3).

Les mesures varient donc en général de moins de 5 %, avec deux critères sortant du lot (Fig. 3). De plus, les deux réplicats de mesures discriminent de la même façon les trois populations (Annexes 2 et 3).

2. COMPARAISON DE LA PRECISION DU PIED A COULISSES ET DE LA LOUPE BINOCULAIRE

7 critères mesurés (sur 11) possèdent un coefficient de variation similaire entre les deux méthodes de mesure (Fig. 3, Tab. 3). 3 mesures sont plus variables au pied à coulisse : la largeur antérieure du pronotum, la longueur de l'œil et la longueur vertex-début fémurs postérieurs. De façon inattendue, le pied à coulisse est plus précis pour mesurer la longueur entre le vertex et l'extrémité des élytres.

Une ACP représentant les paires de mesure loupe binoculaire – pied à coulisse de chaque spécimen permet de comparer plus finement la fiabilité des deux outils de mesure et montre que les coordonnées des mesures effectuées au pied à coulisse sont presque toujours supérieures à celles effectuées à la loupe binoculaire (Annexes 4 et 5).

Comme ce décalage est constant et généralisé, les nuages de points des deux méthodes discriminent les populations de la même manière.

Enfin, les trois variables mesurées pour lesquelles la précision est significativement plus faible au pied à coulisse font partie du groupe de variables liées à la taille du corps. Or, les variables de ce groupe sont fortement corrélées entre elles (Annexes 4 et 5 : cercle des corrélations), autrement dit redondantes entre elles. Il est donc possible de ne pas mesurer certaines variables de ce groupe, tout en discriminant aussi efficacement les populations.

3. ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (ACP)

Le jeu de données sur lequel se base cette analyse et les suivantes présente une forte variabilité du nombre d'individus contenus dans chaque population. Le jeu de données est donc déséquilibré de ce point de vue-là. Or, cela peut modifier la représentation des individus sur une ACP. Des ACP équilibrées, où les populations contenaient trop peu d'individus, ont donc été réalisées. La comparaison avec les ACP non équilibrées ne montre aucune différence notable dans la représentation des populations. Ce sont donc les ACP non équilibrées qui sont présentées ci-dessous, car elles contiennent la totalité du jeu de données.

Les deux premiers axes expliquent environ 70 % de la variance totale (Fig. 4). Le premier axe explique entre trois et quatre fois plus de variance que le deuxième axe (~70 % et ~20 % respectivement). Sur le cercle des corrélations, on identifie deux groupes de variables indépendantes : l'un est lié aux organes de vol (longueur des ailes, des élytres, et entre le vertex et l'extrémité des élytres), tandis que l'autre est lié aux variables traduisant plutôt la taille du corps. Sur la projection des individus, on distingue deux grands groupes : le premier concerne les populations de basse altitude soumises à un climat méditerranéen marqué (Agde, Aumelas, Gard, Bas Vaucluse, Alpilles et Var) avec de fortes coordonnées pour l'axe 1, et de faibles coordonnées pour l'axe 2. Le deuxième groupe englobe les populations non méditerranéennes. Entre ces deux groupes, se situent les populations du Haut Vaucluse, des Préalpes d'Azur, de la Montagne de Lure. Nous désignerons par la suite les populations non méditerranéennes sous le vocable « non_med », les méditerranéennes à l'ouest du Rhône « med_w_rhone » et les méditerranéennes à l'est du Rhône « med_e_rhone ». Nous choisissons de distinguer les populations est et ouest-rhodaniennes afin de tester s'il existe des différences morphologiques entre le taxon historique « *monspeliensis* » (confiné à l'ouest du Rhône d'après la littérature existante) et les populations est-rhodaniennes rencontrant des conditions écologiques a priori très proches.

Les populations pyrénéennes et alpines apparaissent particulièrement hétérogènes, avec un

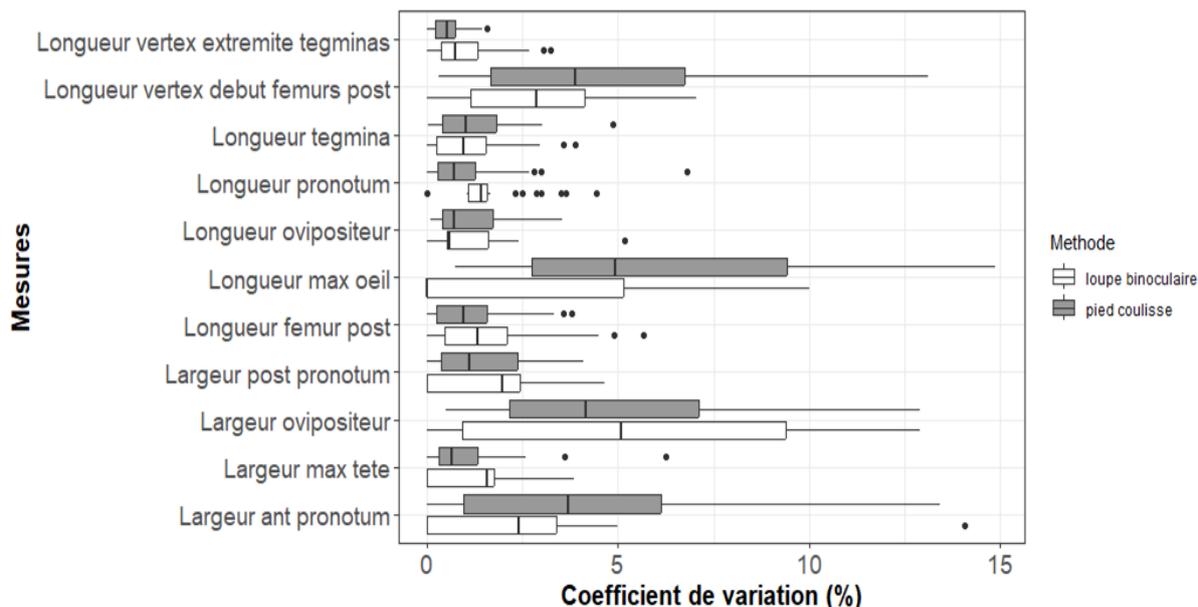


Figure 3 : boîtes à moustaches des coefficients de variation moyens calculés sur les différentes mesures morphologiques acquises avec la loupe binoculaire (gris) et le pied à coulisse (blanc). / Boxplots of the mean coefficients of variation calculated on the different morphological measurements acquired with the binocular microscope (grey) and the caliper (white).

La largeur de l’ovipositeur, bien que rejetée pour la suite de l’étude, est représentée ici à titre indicatif. / The width of the ovipositor was excluded from further analyses but illustrated here.

Tableau 3 : tests de comparaison de moyennes avec échantillons appariés effectués sur les coefficients de variation des données morphologiques acquises par loupe binoculaire et pied à coulisse. / Comparison of measurements made using binocular microscope and caliper.

La largeur de l’ovipositeur, bien que rejetée pour la suite de l’étude, est représentée ici à titre indicatif. / The width of the ovipositor was excluded from further analyses but illustrated here.

	Coefficient de variation moyen		Nature du test	P-value associée au test	Significativité
	Loupe binoculaire	Pied à coulisse			
Largeur max tete	1,09	1,02	Student	0,77	ns
Longueur pronotum	1,4	1,04	Wilcoxon	0,054	ns
Largeur post pronotum	1,58	1,54	Student	0,77	ns
Largeur ant pronotum	1,97	4,15	Student	0,0045	**
Longueur max oeil	2,2	5,98	Student	0	***
Longueur tegmina	1,05	1,022	Student	0,5	ns
Longueur vertex extremite tegminas	0,96	0,56	Student	0,005	**
Longueur vertex debut femurs post	2,95	4,48	Student	0,03	*
Longueur femur post	1,58	1,11	Student	0,09	ns
Longueur ovipositeur	1,09	1,17	Student	0,86	ns
Largeur ovipositeur	5,58	4,76	Student	0,57	ns

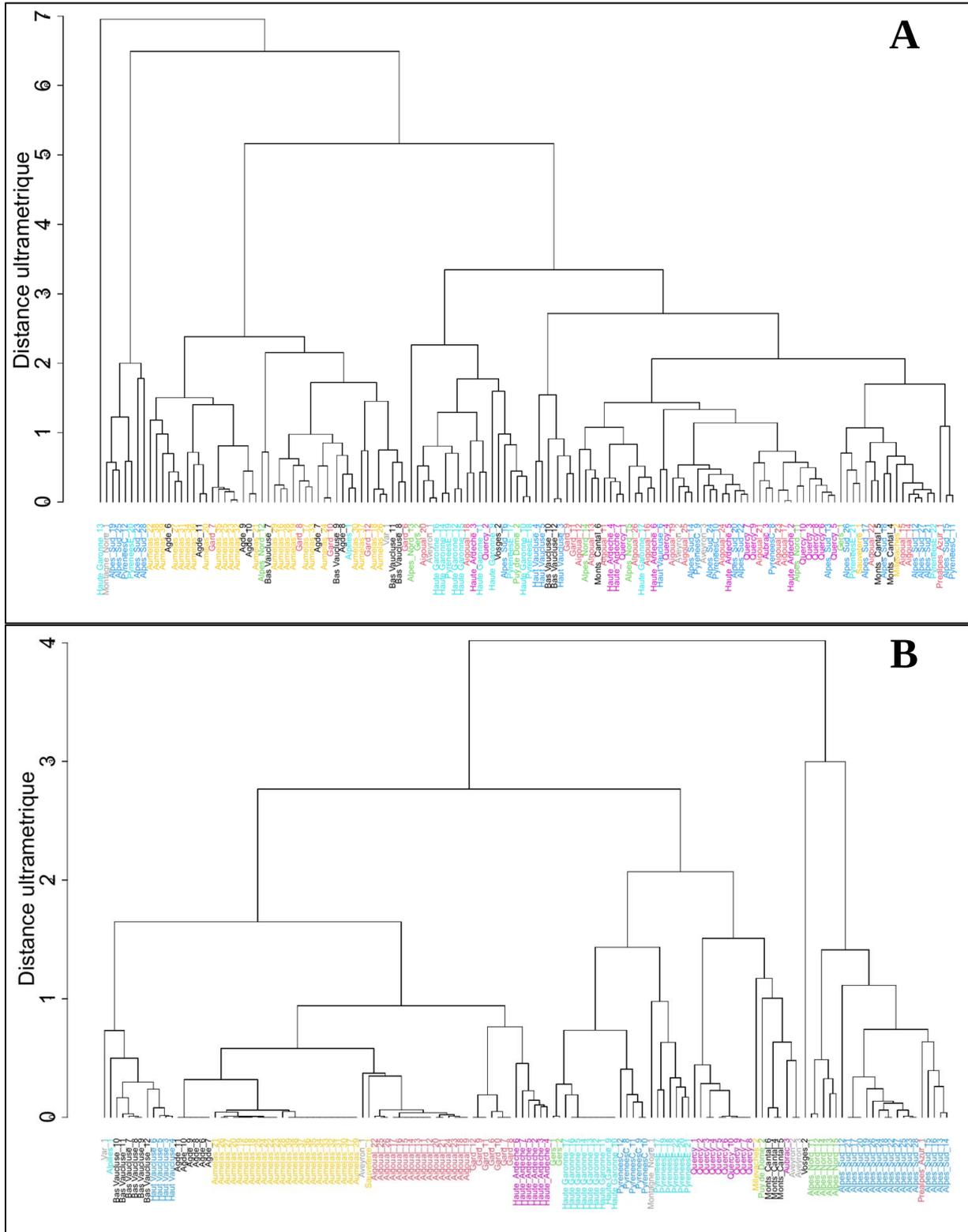


Figure 5 : Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) des mâles à partir de la matrice ultramétrique de la distance morphologique (A) et géographique (B). / Hierarchical Ascending Classification (HAC) of males based on the ultrametric matrix of morphological and geographical distance.

La méthode de classification retenue est le Lien Moyen. Chaque population possède sa propre couleur. / The classification method used is the Mean Link.

16% des individus mâles méditerranéens) du Bas et Haut Vaucluse et du Gard se retrouvent plus proches d'individus « non méditerranéens » que d'individus « méditerranéens ». Ce constat est également valable pour les femelles (5 sur 33, soit 15% des individus femelles méditerranéens). Au sein de chacun de ces deux taxons, des populations très distantes géographiquement se retrouvent très proches morphologiquement. C'est le cas par exemple des individus de l'Aigoual qui sont, d'après les dendrogrammes, plus proches morphologiquement des populations alpines et pyrénéennes (distante de 300 km au plus éloigné) que du Causse d'Aumelas (distant de 50 km). Notons qu'un individu de Haute-Garonne se retrouve morphologiquement isolé du reste du jeu de données, visible à gauche de la Fig. 5A.

5. EFFET DE L'ALTITUDE

Plusieurs modèles ont été testés pour étudier la corrélation entre altitude et variables morphologiques : effet de la population (Med_e_rhone, Med_w_rhone, Non_med), de l'altitude, effet de la population ET de l'altitude, en interaction ou non. Pour la taille du corps et la taille des organes du vol, nous avons utilisé les coordonnées de l'axe 1 et de l'axe 2 de l'ACP respectivement afin d'obtenir des variables composites. Cependant, les résultats sont similaires en utilisant directement la longueur du pronotum ou la longueur du fémur postérieur pour la taille du corps, et la longueur des élytres pour la taille des organes du vol. Pour faciliter l'interprétation des résultats, nous avons donc choisi de présenter les graphiques avec la taille du fémur postérieur (« fémur III », Fig. 6A) et avec la taille des élytres (Fig. 6B), uniquement pour les femelles (voir Annexe 8 pour les mâles). Les résultats avec les axes de l'ACP sont présentés en Annexe 9.

Les résultats sont différents pour les deux catégories de variables. Pour la taille du corps, le meilleur modèle retient un effet de l'altitude et des populations, mais également un effet d'interaction entre ces deux variables (c.à.d. que la relation entre la taille et l'altitude n'est pas la même dans les différentes populations). L'altitude est corrélée négativement avec la taille du corps mais on constate que la population Ouest-Méditerranéenne a des valeurs plus fortes en moyenne, et ne suit pas la même relation que les populations non-méditerranéennes et Est-Méditerranéennes. Autrement dit, la population Ouest-Méditerranéenne est bien individualisée et ne suit pas la même relation que les autres (Fig. 6). Au contraire, la population Est-Méditerranéenne n'est pas statistiquement différente de la population non-méditerranéenne. Le modèle explique plus de 70 % de la variation ($R^2 > 0.7$) à la fois pour les mâles et les femelles. La variation morphologique est importante car, chez les femelles de la population non-méditerranéenne, le pronotum est en moyenne 2 mm et le fémur

postérieur en moyenne 1 cm plus petits à haute altitude (> 2000m) qu'à basse altitude.

Pour la longueur des organes du vol, le meilleur modèle retient l'altitude et les populations, mais sans interaction. Pour les mâles, le modèle rejette les hypothèses de normalité, homoscedasticité et autocorrélation des résidus ce qui n'est pas le cas du modèle avec les femelles, qui rejette uniquement la normalité. Pour les organes du vol, la relation est à nouveau négative avec l'altitude mais les deux populations méditerranéennes sont clairement différentes de la population non-méditerranéenne (Fig. 6). Ici, les populations Ouest et Est-Méditerranéenne sont toutes les deux statistiquement différentes de la population non-Méditerranéenne. Le modèle explique moins de variance ($R^2 = 0.40$), ce qui peut être dû à la présence de quelques individus assez extrêmes et, de manière plus générale, montre qu'il existe plus de variation pour la taille des organes du vol que pour la taille du corps. Cependant, la relation négative est très marquée et, pour les femelles non-Méditerranéennes, les populations d'altitude (> 2000m) présentent en moyenne des élytres 15 mm plus petites que les populations de basses altitudes.

6. ANALYSE FACTORIELLE DISCRIMINANTE (AFD) ET K-MEANS

Le nombre optimal de groupes calculé par la méthode des K-means est au nombre de trois. La Fig. 7 permet de visualiser ces trois groupes sur l'ACP des mâles. Le cluster 3 regroupe la plupart des individus du taxon « méditerranéen », alors que les deux autres clusters se partagent le taxon « non méditerranéen », sans structure géographique particulière. Le taxon « méditerranéen » n'est pas totalement individualisé sur ce graphique, car 8 individus (soit 16% des individus mâles méditerranéens) du Bas et Haut Vaucluse et du Gard se retrouvent dans le cluster 1 « non méditerranéen ». Ce constat est également valable pour les femelles (5 sur 33, soit 15% des individus femelles méditerranéens) (Annexe 10).

Face à ce regroupement des populations méditerranéennes de basse altitude en une seule entité, que ce soit via des ACP, classifications hiérarchiques ascendantes ou par partitionnement, une AFD a été réalisée sur 3 groupes établis manuellement cette fois : un groupe « Med_w_rhone » regroupant les individus méditerranéens à l'ouest du Rhône, un groupe « Med_e_rhone » pour les individus méditerranéens à l'est du Rhône et un groupe « Non_med » pour le reste des individus. Le but de cette analyse est de vérifier l'absence de discrimination nette que suggère la Fig. 7 entre les populations méditerranéennes à l'ouest du Rhône (correspondant au taxon *D. v. monspeliensis* cité dans la littérature) et celles à l'est du Rhône. Une AFD a également été réalisé en

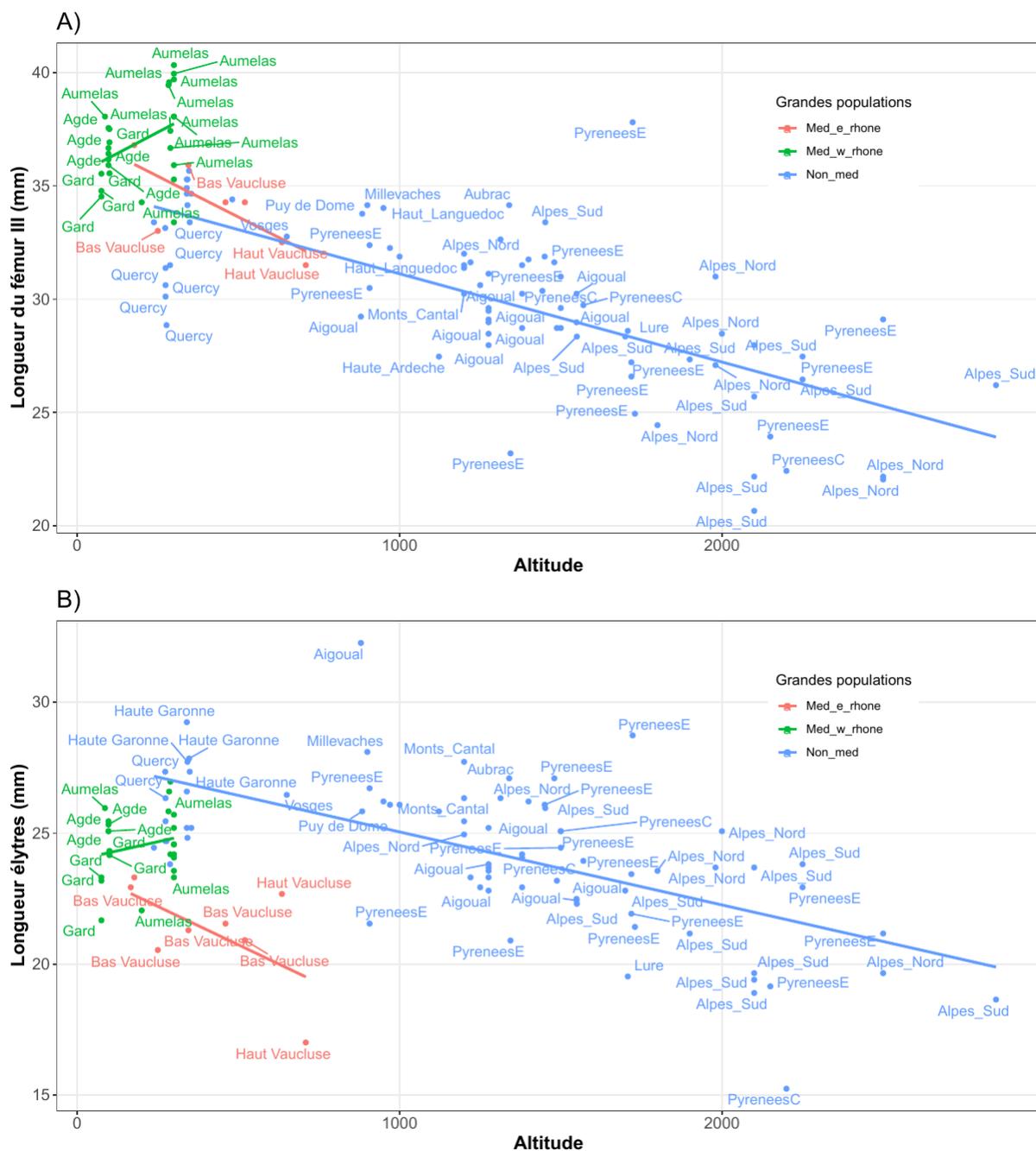


Figure 6 : Influence de l'altitude (m) sur la morphologie des femelles de *D. verrucivorus*, en distinguant la taille du corps, représentée ici par la longueur du fémur postérieur (A) et des organes du vol, représentés ici par la longueur des élytres (mm) (B). /

Influence of altitude (m) on the morphology of *D. verrucivorus* females, distinguishing between body size, represented here by the length of femur III (A) and flight organs, represented here by the length of the elytra (mm) (B).

Les lignes sont les droites de régressions obtenues à l'aide d'un modèle linéaire ajusté sur chaque grande population. Les figures avec les axes de l'ACP utilisées comme variables morphologiques et les mâles sont disponibles en annexes. Regression lines were obtained using a linear model fitted to each large population. Figures with the PCA axes used as morphological variables and males are available as supplementary material.

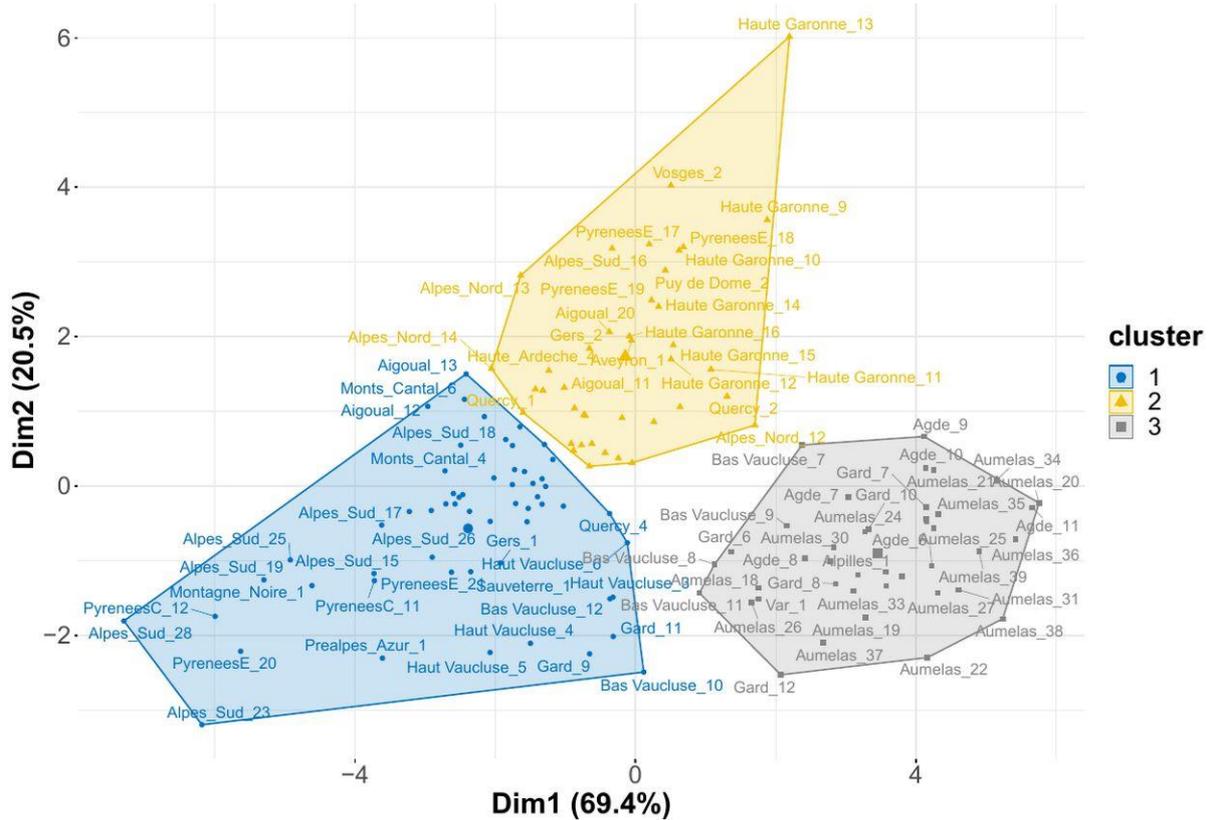


Figure 7 : Classification Hiérarchique sur l'ACP des données morphologiques des mâles. / Hierarchical classification on PCA of the morphological data of males.

Les 3 groupes les plus pertinents d'après la méthode des K-means sont représentés en couleur. / The 3 most relevant groups according to the K-means method are shown in colour.

utilisant les trois groupes identifiés par la méthode des K-means. La Fig. 8 représente les AFD réalisées sur les deux types de regroupement, pour les deux sexes, ainsi que les pourcentages d'erreurs de classement obtenus par une validation "Jack-Knife". Pour les groupes issus du partitionnement « K-means » (Fig. 8A et Fig. 8B), on note que le pourcentage d'erreur entre les clusters « non méditerranéens » 1 et 2 est assez élevée, et plus réduite entre le cluster méditerranéen 3 et les deux autres clusters "tempérés". Le cluster 3 « méditerranéen » est mieux délimité (moins d'erreurs d'assignation) chez les femelles que chez les mâles. Cela peut être dû à l'échantillon plus faible chez les femelles. Si on regarde les AFD réalisées à partir des groupes « Med_w_rhone » / « Med_e_rhone » / « Non_med », on remarque que le taux d'erreur entre « Med_e_rhone » et « Med_w_rhone » est élevé pour les mâles (13%, Fig. 8C), et assez faible pour les femelles (2,5%, Fig. 8D). En revanche, la discrimination est beaucoup plus nette entre les deux groupes méditerranéens et le groupe « Non_med », avec un pourcentage d'erreur nul dans la plupart des cas.

Enfin, l'étude des axes des AFD permet de connaître les variables expliquant le plus l'inertie

de ceux-ci, et discriminant donc le plus les groupes. Pour l'axe 2, les trois variables les plus discriminantes sont la largeur de la tête, la hauteur de la tête et la longueur du pronotum. Concernant l'axe 2, la longueur des élytres et des ailes discriminent autant.

DISCUSSION

1. LA LOUPE BINOCULAIRE, UN OUTIL DE MESURES STABLE ET FIABLE

Les doubles mesures effectuées sur un lot de 39 individus ont montré que la variabilité des mesures est très faible pour un même observateur. Les mesures pour lesquelles le coefficient de variation était inférieur à 5% ont été retenues pour la suite de l'étude, car ce seuil est largement utilisé dans les études scientifiques. De plus, les deux répliqués de mesures séparent de la même façon les trois populations sur l'ACP. La loupe binoculaire est donc, pour cette étude, considérée comme un outil de mesure stable et fiable. Ce résultat pouvait être attendu dans la mesure où la loupe binoculaire est largement utilisée et reconnue pour les travaux taxonomiques sur les orthoptères (CIPLAK & *al.*, 2009 ; DEFAUT & MORICHON, 2015 ; GÖTZ, 1970 ;

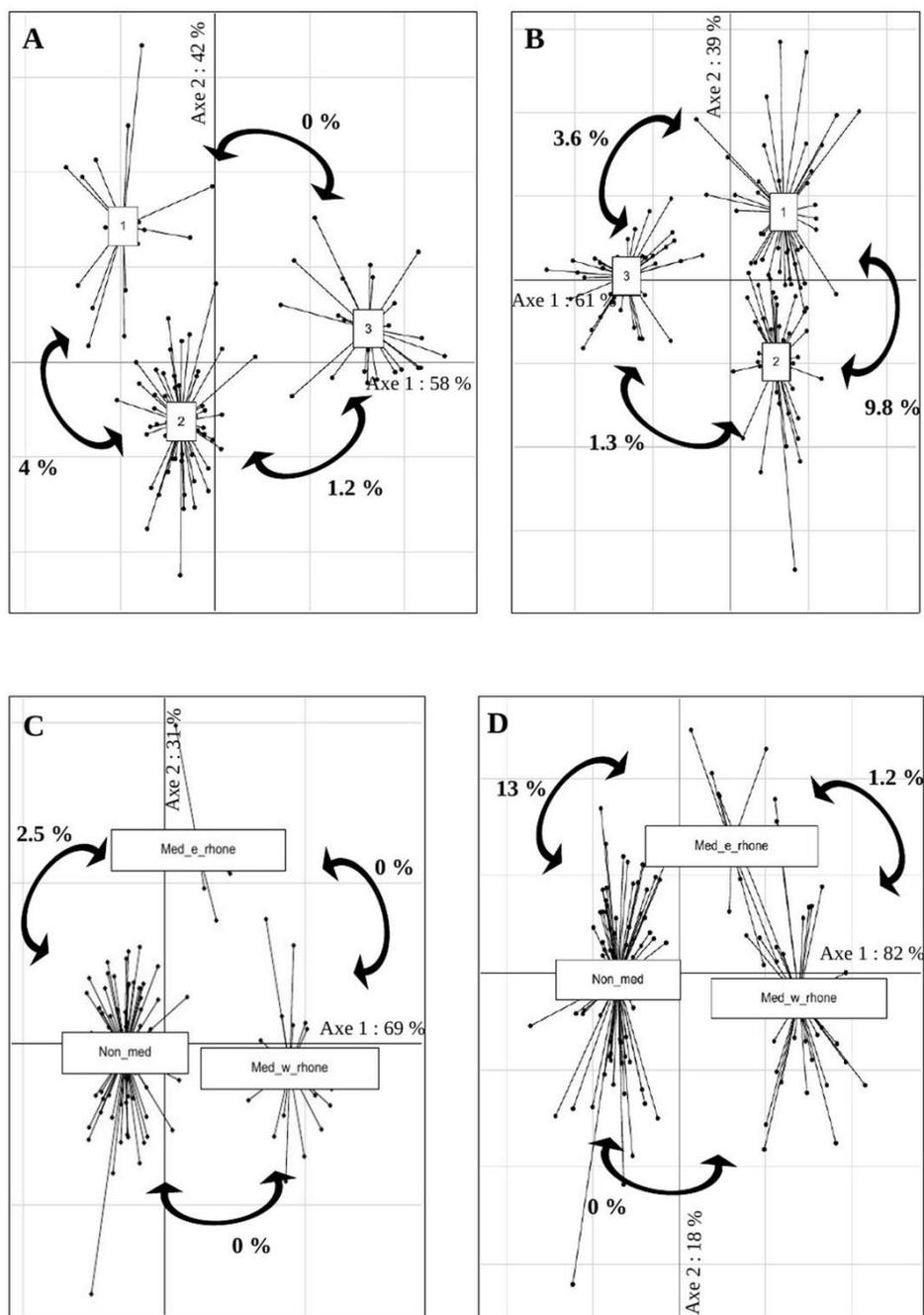


Fig. 8 : Analyses Factorielles Discriminantes (AFD) en utilisant des groupes suggérés par la méthode des K-means (A : femelle ; B : mâles) ou choisis arbitrairement (C : femelles ; D : mâles). / Discriminant Function Analysis (DFA) using groups suggested by the K-means method (A : females ; B : males) or representing the large populations (C: females ; D: males).

Les pourcentages associés aux flèches indiquent la proportion de classement dans un mauvais groupe. Un pourcentage important indique donc que les deux groupes sont mal discriminés. Les pourcentages associés aux axes donnent les pourcentages d'inertie expliqués par les axes de l'AFD. / The percentages associated with arrows indicate the proportion of individuals classified in a wrong group. The percentages associated with axes give the percentage of inertia explained by the DFA axes.

HELLER & CIPLAK, 2005). Un travail intéressant qui n'a pas été réalisé aurait pu être l'étude de la variabilité des mesures entre observateurs, afin d'estimer la reproductibilité des résultats de cette étude. En effet, même si une étude récente sur des

mesures de biométrie linéaire de fourmis a prouvé que l'effet observateur n'était pas significatif, l'étude de ce biais reste un aspect très mal connu chez les insectes (CSOSZ & *al.*, 2021).

2. LE PIED A COULISSE, UN OUTIL DE MESURE PERTINENT POUR LES POPULATIONS FRAGILES ?

Globalement, l'utilisation du pied à coulisse dans cette étude donne des mesures aussi fiables et stables qu'à la loupe binoculaire. Cependant, trois variables font exception : a) Largeur antérieure du pronotum. Les carènes latérales du pronotum sont peu marquées chez cette espèce, surtout à l'avant. Visuellement, des repères peuvent être pris à la loupe binoculaire ; mais au pied à coulisse, l'outil doit se caler physiquement sur des points précis. Ce type de mesure est donc plutôt adapté à des espèces aux carènes latérales marquées. b) Longueur de l'œil. Il s'agit de la plus petite variable mesurée (environ 3 mm). Il semblerait que cette gamme de valeur soit trop faible pour être mesurée de façon fiable sans outil de grossissement comme le permet la loupe binoculaire. c) Longueur vertex - début fémurs postérieurs. Au pied à coulisse, cette mesure est effectuée au surplomb de la tête, sans contact direct avec cet organe. Il en résulte que, suivant l'inclinaison du pied à coulisse, les mesures sont très variables.

Pour conclure, le pied à coulisse est un outil de mesure fiable, qui peut permettre d'éviter les prélèvements d'individus sur des populations fragiles et menacées comme c'est le cas pour *D. v. monspeliensis*. Il existe toutefois plusieurs conditions. Les organes mesurés ne doivent pas être trop petits ; en dessous de 3 mm, la précision chute. De plus, les mesures doivent se faire au contact direct de l'individu. Si les bornes du pied à coulisse ne sont pas calées directement sur une partie du corps, mais simplement en surplomb, la précision des mesures diminue. Enfin, si possible, il ne faut pas mélanger deux méthodes de mesures. En effet, le pied à coulisse numérique donne en général des mesures légèrement supérieures à celles effectuées à la loupe binoculaire. Cela peut s'expliquer par le fait que les mesures ont été effectuées sur des individus secs et fragiles, et donc que les deux bornes du pied à coulisse ne pouvaient pas être au contact direct des organes mesurés pour éviter d'abîmer les individus. Il est possible que cette surestimation des mesures au pied à coulisse soit amoindrie sur des spécimens vivants, moins fragiles, mais cela reste à démontrer.

Ces résultats sont toutefois encourageants et demandent à être étendus à des mesures sur d'autres espèces d'orthoptères et particulièrement des criquets (*Caelifera*) de grande taille tels que *Locusta*, *Sphingonotus* et *Aiolopus* pour lesquels des questions de taxonomie sont posées.

3. STRUCTURATION MORPHOLOGIQUE DES POPULATIONS FRANÇAISES DE *D. VERRUCIVORUS*

Notre étude montre qu'il existe des variations morphologiques fortes chez *D. verrucivorus* en France. Cela est en accord avec SAMWAYS & HARZ

(1982) qui observent une diversité morphologique plus forte en Europe méridionale du fait de la complexité topographique de cette zone.

La très forte corrélation des variables de taille du corps entre elles reflète une relation d'allométrie statique chez *D. verrucivorus*, très courante chez tous les êtres vivants (STERN & EMLÉN, 1999), permettant au corps de conserver ses proportions indépendamment de sa taille. Cependant, cette allométrie n'est pas valable pour tous les organes du corps, et il est intéressant de noter que la taille des organes de vol (élytres et ailes) est indépendante de la taille des autres parties du corps (longueur du pronotum, largeur de la tête, longueur des fémurs, etc.). Cela peut poser la question de pressions de sélections s'exerçant différemment sur ces deux parties du corps. Ainsi, les individus méditerranéens possèdent en proportion des organes de vol plus courts, et sont donc plus microptères que les individus non méditerranéens.

Ces variations morphologiques ne sont pas distribuées géographiquement de façon aléatoire chez *D. verrucivorus* : elles sont structurées par certaines variables. Cette étude a permis de rechercher quelle(s) variable(s) pouva(en)t expliquer ces variations.

À l'échelle du pays, il ne s'agit pas de la distance géographique, comme le montre l'absence de corrélation entre les matrices de distances géographiques et morphologiques. Cependant, à une résolution spatiale plus fine, d'une région ou d'un département par exemple, on distingue une sous-structuration au sein de chaque taxon (« non_med », « med_e_rhone », « med_w_rhone »). Par exemple, pour les deux groupes méditerranéens, les populations (Gard, Aumelas, Quercy, Bas-Vaucluse, etc.) ne sont pas réparties de façon homogène sur l'ACP, mais plutôt le long d'un gradient de distance géographique (Fig. 4). Or, il est connu que la complexité topographique peut être un facteur majeur de séparation de populations d'orthoptères, conduisant à leur différenciation comme chez les espèces du complexe *Gomphocerippus saulcyi* (NOGUERALE & al., 2018), d'autant plus que les capacités de dispersion de *D. verrucivorus* sont limitées (TERRET, 2016). Notre étude montre que les variations morphologiques entre populations pourraient également être influencées par la température et le climat. En effet, les AFD montrent que les populations soumises à un climat méditerranéen strict forment une entité morphologique relativement homogène. De plus, il existe une corrélation négative entre taille du corps et altitude, phénomène visible ailleurs en Europe : au Moyen Orient, *D. v. annaelisae* est plus petit que *D. v. mithati*, et en Italie, *D. aprutianus* est plus petit que *D. loudoni* (GÖTZ, 1970). Or, en moyenne, la température décroît avec l'altitude. Enfin, les populations du Sud-Ouest de la France sont situées à une altitude basse

dans des habitats xériques (donc écologiquement proche des populations méditerranéennes), et contiennent les individus parmi les plus grands du taxon non méditerranéen. L'altitude pourrait aussi expliquer la position intermédiaire des populations de la Montagne de Lure, des Préalpes d'Azur et du Haut-Vaucluse entre les deux taxons climatiques « non méditerranéens » et « méditerranéens », car ces populations se situent à des altitudes plus proches du taxon « non méditerranéen », mais sous un climat à influence encore clairement méditerranéenne.

4. IMPLICATIONS TAXONOMIQUES

4.1 Concernant le taxon « méditerranéen »

La présente étude remet en cause les conclusions des plus anciennes publications, qui décrivaient les populations du bassin méditerranéen à l'ouest du Rhône comme une entité distincte de toutes les autres populations (AUDINET-SERVILLE, 1839 ; CHOPARD, 1951 ; GÖTZ, 1970). En revanche, elle confirme les suspicions d'auteurs plus récents (DEFAUT & al., 2009 ; SARDET & al., 2015) (V. Derreumaux, Y. Braud, *comm. pers.*) sur l'appartenance des populations est-rhodaniennes méditerranéennes à la sous-espèce *monspeliensis*.

Précisons tout de même que les analyses montrent une légère différenciation morphologique des populations méditerranéennes entre l'est et l'ouest du Rhône. Mais ce constat ne peut être validé statistiquement. En effet, les populations ouest et est-rhodaniennes présentent des recouvrements morphologiques non négligeables chez les mâles (13 %) (Fig. 8D), et forment un groupe distinct dans la majorité des cas (98%) des populations non méditerranéennes. Face à ce constat, nous recommandons de considérer les populations méditerranéennes comme une entité unique, et donc d'étendre le taxon *monspeliensis* aux populations méditerranéennes est-rhodaniennes, autrement dit à toutes les populations situées à l'étage méso-méditerranéen (altitude comprise en moyenne entre 0 et 600 m, et moyenne des minima du mois le plus froid > 0°C) (Fig. 9).

Par ailleurs, cette étude conclut clairement que les populations xérophiles de basse altitude du sud-ouest de la France (Quercy, Haute-Garonne, Gers) ne peuvent être rattachées morphologiquement au taxon méditerranéen, et se situent dans la gamme de variation du taxon « non méditerranéen ».

Il est intéressant de noter que certaines populations situées dans l'arrière-pays méditerranéen à l'est du Rhône (Haut-Vaucluse, Montagne de Lure, Préalpes d'Azur) sont morphologiquement intermédiaires entre les deux clades « méditerranéens » et « non méditerranéens ». Cela pourrait être dû, dans ces secteurs, à des échanges génétiques entre les populations méditerranéennes et non méditerranéennes, qui sont très proches géographiquement. La situation est différente à l'ouest du Rhône, où les populations

méditerranéennes et non méditerranéennes sont plus isolées (50 km au plus proche entre le Causse d'Aumelas et les Monts d'Orb dans l'Hérault, ou entre les garrigues nîmoises et le Mont Aigoual dans le Gard), et donc peu susceptibles de se mélanger, dans la mesure où le Dectique verrucivore possède une distance de dispersion faible (TERRET, 2016). Cette configuration différente pourrait expliquer les différences morphologiques entre les populations de *D. v. monspeliensis* situées de part et d'autre du Rhône. Par ailleurs, même s'il est possible de discriminer morphologiquement les populations méditerranéennes et non méditerranéennes avec des ratios, certaines analyses (AFD) indiquent que la séparation morphologique de ces deux entités reste tout de même ténue, d'autant plus qu'une méthode de partitionnement automatique ne regroupe pas le taxon méditerranéen dans sa globalité (Fig. 7). Toutes ces observations, combinées à l'absence de divergence acoustique (Julien Barataud *com. pers.*) entre populations en France (contrairement à *D. v. assiduus* (INGRISCH & al., 1992), *D. loudonii* et *D. aprutianus* (MASSA & al., 2012)) incitent donc à conserver le statut sub-spécifique de *D. v. monspeliensis*.

4.2 Concernant le taxon « non méditerranéen »

Hors de la zone méditerranéenne en France, il est communément admis que c'est la sous-espèce nominative du Dectique verrucivore *D. v. verrucivorus* qui est présente. Or, Götz (1970), dans sa vaste étude morphométrique de *Decticus verrucivorus* en Europe, a constaté que l'individu de Suède (localité-type de *D. v. verrucivorus*) était morphologiquement plus proche des populations d'Europe centrale (Allemagne surtout) que de France et des Alpes. C'est à partir de cette conclusion qu'il a décidé de décrire une autre sous-espèce, *D. v. brevipennis*, qui « se distingue de *D. v. verrucivorus* par la forme courte et robuste du corps et des élytres, et le pronotum pas ou peu rétréci latéralement vers le bord postérieur ». Ses ailes sont aussi longues que les élytres (GÖTZ, 1970). La localité type de cette sous-espèce se situe « au pied du Mont Pelvoux, dans l'Isère » et, selon l'auteur, sa répartition comprendrait toute la France non méditerranéenne, Alpes comprises puisque Götz inclue des individus de l'Alto Adige (nord-est de l'Italie). L'auteur éprouve néanmoins des difficultés à attribuer une sous-espèce aux populations alpines, qui présentent une grande diversité morphologique, et admet que la frontière entre *D. v. brevipennis* et *D. v. verrucivorus* est floue dans ce secteur.

D. v. brevipennis n'a jamais été repris dans les publications suivant sa description, et nous choisissons de faire de même pour plusieurs raisons. Premièrement, l'échantillon sur lequel Götz se base pour décrire cette nouvelle sous-espèce se base sur 63 spécimens : 12 de la Drôme, 10 des

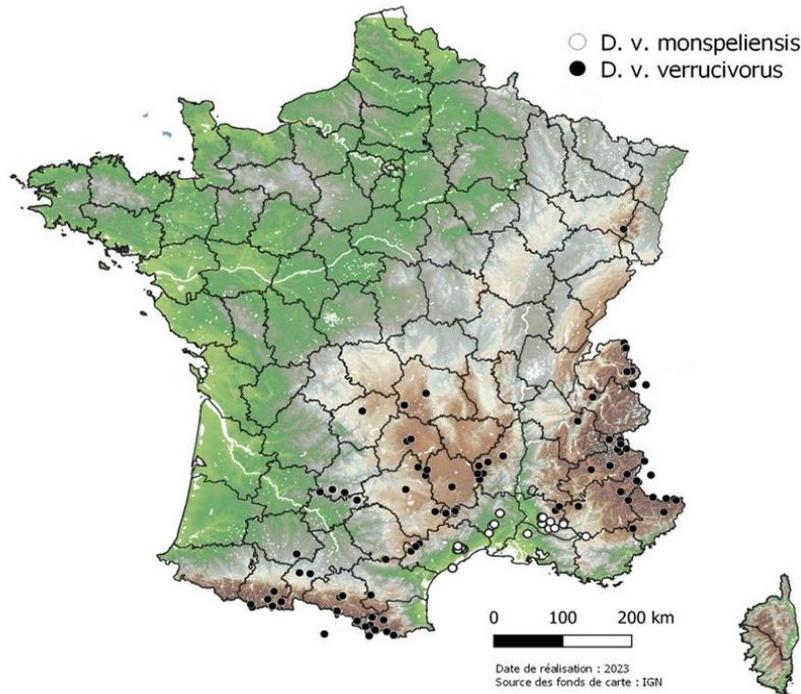


Figure 9 : identité sub-spécifique des spécimens mesurés, d'après les conclusions de la présente étude. / Sub-specific identity of the measured specimens, according to the results of this study.

Vosges et 41 de l'Alto-Adige (Italie). L'échantillon français trop restreint (d'un point de vue géographique comme numérique), ainsi que la confusion régnant sur les populations alpines empêchant Götz de définir des frontières nettes entre sous-espèces, ne nous permettent pas de comparer ses mesures biométriques aux nôtres. Deuxièmement, les différences morphologiques entre *D. v. verrucivorus* et *D. v. brevipennis* ne sont pas clairement établies par Götz, du moins pas mesurables quantitativement. Troisièmement, il semble peu probable qu'un changement de sous-espèce ait lieu à la frontière franco-allemande, dans la mesure où le climat et le paysage n'opèrent pas une nette transition entre ces deux pays, contrairement à ce qui peut être visible dans le bassin méditerranéen. Une étude plus poussée sur le sujet, incluant plus d'individus d'Europe centrale, permettrait de statuer sur l'appartenance sub-spécifique des populations non méditerranéennes de *D. verrucivorus* en France. Nous recommandons, en attendant, de conserver les vocables *D. v. verrucivorus* et *D. v. monspeliensis* communément admis sur le territoire français.

Une analyse de la structuration génétique pourrait apporter des résultats très intéressants sur l'histoire démographique et le flux de gènes entre populations. Malheureusement, une étude pilote utilisant la méthode moléculaire du ddRAD n'a pas fonctionné pour des raisons techniques mal comprises.

5. ÉLÉMENTS DE DISTINCTION MORPHOLOGIQUE ENTRE LES SOUS-ESPÈCES DE *D. VERRUCIVORUS* EN FRANCE

Toutes les mesures prises individuellement ne permettent pas de distinguer *D. v. verrucivorus* de *D. v. monspeliensis*, car il existe des chevauchements morphologiques entre ces deux sous-espèces (Tab). Cependant, il reste possible, la plupart du temps, de distinguer ces deux sous-espèces en combinant plusieurs mesures, en effectuant des ratios, car les deux sous-espèces présentent des différences en termes de proportions. Le choix de ces deux variables a été orienté par les analyses statistiques précédentes. L'ACP a fait ressortir deux groupes de variables indépendantes (organes de vol et autres organes), et l'AFD a permis de faire ressortir les variables les plus discriminantes, tout en gardant une vision pratique : il est plus pertinent de choisir une variable un peu moins discriminante mais plus simple à mesurer.

Finalement, le ratio (Longueur des élytres) / (Longueur du pronotum) a été retenu à la fois pour le fort pouvoir discriminant de ces deux variables, mais aussi pour leur simplicité de mesure, notamment au pied à coulisse. Ainsi, *D. v. monspeliensis* est plus microptère que *D. v. verrucivorus*, avec un ratio (Longueur des élytres) / (Longueur du pronotum) inférieur à 2,5 chez les mâles, et 2,4 chez les femelles (supérieur à 2,5 chez les mâles de *D. v. verrucivorus*, supérieur à 2,25 chez les femelles) (Fig. 10 et Tab. 4). Coupler ce

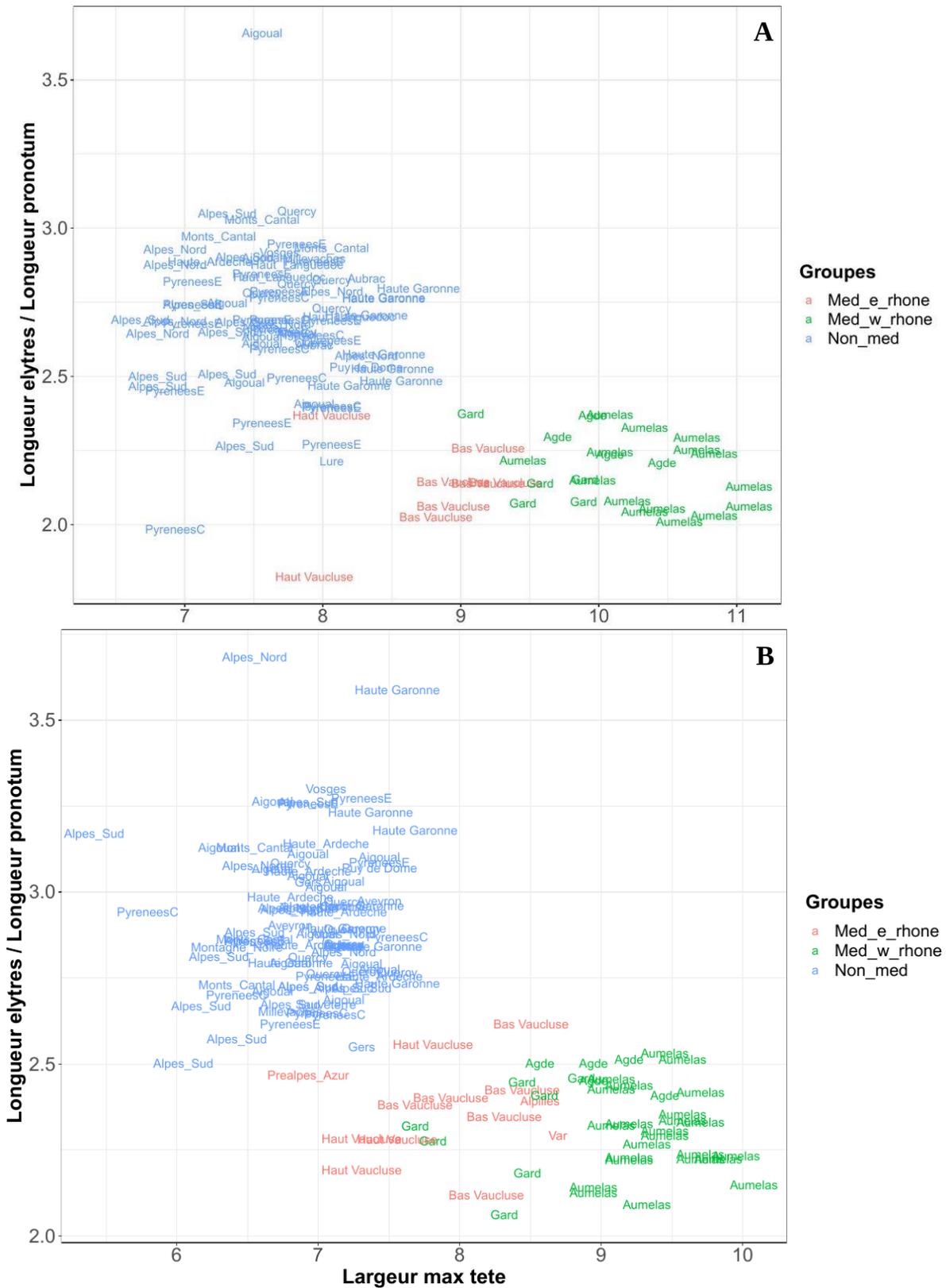


Fig. 10 : discrimination des trois grands groupes géographiques (Med_e_rhone, Med_w_rhone, Non_med) par l'utilisation de ratios de critères morphologiques pour les femelles (A) et les mâles (B). / Discrimination of the three main geographical groups (Med_e_rhone, Med_w_rhone, Non_med) by using morphological female (A) and male (B) data.

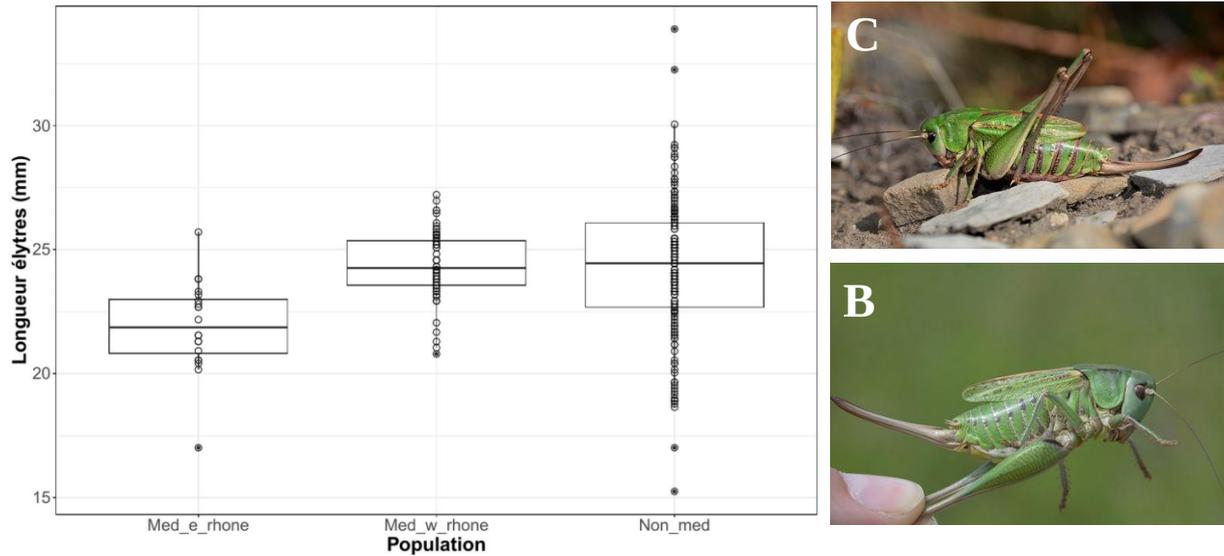


Fig. 11 : A : comparaison de la longueur des élytres entre les trois grandes entités géographiques de *D. verrucivorus* en France continentale. B : femelle de *D. v. monspeliensis* du Gard (100 m). C : femelle de *D. v. verrucivorus* des Alpes-Maritimes (2500 m). / A : comparison of elytral length between the three main geographical populations of *D. verrucivorus* in continental France. B: female of *D. v. monspeliensis* from Gard (100 m). C: female of *D. v. verrucivorus* from the Alpes Maritimes (2500 m).

On note que les chevauchements sont très importants, que ce soit en termes de valeur brute (A) comme de valeur relative par rapport à la longueur du corps (B et C). / It can be seen that the overlaps are very large, both in terms of gross value (A) and relative value to body length (B and C).

Tableau 4 : éléments de diagnose pour *D. v. monspeliensis* et *D. v. verrucivorus* / Diagnostic morphological criteria to identify *D. v. monspeliensis* and *D. v. verrucivorus*.

Il existe une marge d'erreur concernant le rapport élytres/pronotum, précisée dans le tableau. / The error rate is mentioned for the ratio elytra/pronotum.

	Mâles		Femelles	
	<i>D. v. monspeliensis</i>	<i>D. v. verrucivorus</i>	<i>D. v. monspeliensis</i>	<i>D. v. verrucivorus</i>
Altitude (m)	0-500	200-3000	0-500	200-3000
Longueur pronotum (mm)	8-11,5	6-10	9-12,5	7-11
Largeur postérieure pronotum (mm)	5-8	4-6	5,25-7,5	4,5-6,5
Largeur antérieure pronotum (mm)	3,25-5,5	2,5-5	3,75-5,5	3-5
Largeur max tête (mm)	7-10	5,5-8	8-11	6,5-9
Longueur max œil (mm)	2-3	1,5-2,5	2,4-3,3	1,8-2,8
Longueur élytres (mm)	19-27,5	17-34	17-27	15-32,5
Longueur ailes (mm)	18-25	16-33	15-27	15-32,5
Longueur fémur postérieur (mm)	30-37,5	17,5-33	31-40	20-37,5
Longueur ovipositeur (mm)	NA	NA	21-27,5	15-24
Longueur élytres / Longueur pronotum	<2,5 Erreur = 7 %	>2,5 Erreur = 7 %	<2,4 Erreur = 14 %	>2,25 Erreur = 14 %

Tableau 5 : discussion des éléments de diagnose avancés dans la littérature existante et non discriminants dans la présente étude. / Discussion of the elements of diagnosis put forward in the existing literature and not discriminating in the present study.

Éléments de diagnose	Auteur(s)	Commentaire
Élytres généralement < 24 mm et ne couvrant pas tout l'abdomen (<i>D. v. monspeliensis</i>), généralement >24 mm et couvrant tout l'abdomen (<i>D. v. verrucivorus</i>).	(Audinet-Serville, 1839 ; Sardet & al., 2015)	Élytres pouvant atteindre 27 mm. Chez <i>D. v. verrucivorus</i> , élytres ne couvrant pas toujours l'abdomen, dépendant de la corpulence de l'individu (femelle pleine d'œufs par exemple) (Fig. 1).
Individus bruns-jaunâtres.	(Audinet-Serville, 1839)	Individus fréquemment verts.
Pronotum mâle 10.4-11 mm, femelle 11-11.5 mm, élytres mâle 21-23 mm, femelle 21.4-23.7 mm (<i>D. v. monspeliensis</i>) Pronotum mâle 7-9.5 mm, femelle 8-11 mm, élytres mâle 24-32 mm, femelle 24-37 mm (<i>D. v. verrucivorus</i>).	(Harz, 1969)	Il existe plus de chevauchements entre sous-espèces dans notre étude, notamment pour les élytres (Fig. 1).

ratio à une troisième variable (ici la largeur de la tête) permet de presque supprimer ces chevauchements, notamment pour les femelles (Fig. 10). Il faut cependant garder à l'esprit l'existence d'individus extrêmes (comme ce mâle aux organes de vol très développés de Haute-Garonne, bien visible sur les différentes représentations graphiques) ainsi que de populations morphologiquement intermédiaires (Vaucluse, Préalpes d'Azur, Montagne de Lure). L'altitude peut alors aider à discriminer les sous-espèces (Tab. 4).

Pour conclure, il apparaît possible mais délicat (combinaison d'au moins trois critères morphologiques) de distinguer les deux sous-espèces de *D. verrucivorus* sur la base de leur morphologie. Certains éléments cités dans la littérature pour différencier les deux sous-espèces ne sont pas apparues discriminantes sur les bases des individus mesurés dans notre étude (Tab. 5). Par exemple, la longueur brute des élytres mentionnée par AUDINET-SERVILLE (1839), HARZ (1969), SARDET & al. (2015) est soumise dans notre étude à de trop forts chevauchements entre *D. v. monspeliensis* et *D. v. verrucivorus*, et la valeur seuil de 24 mm (SARDET & al., 2015) n'est pas discriminante dans notre jeu de données (Fig. 11A). De plus, le fait que les élytres ne recouvrent pas la totalité de l'abdomen (SARDET & al., 2015) n'est pas l'apanage de *D. v. monspeliensis* (Fig. 11B et Fig. 11C). Nous déconseillons donc d'utiliser les critères listés dans la Tab. 5 pour distinguer les sous-espèces de *D. verrucivorus*.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Cette étude constitue une première étape indispensable pour préciser le statut taxonomique des populations de *D. verrucivorus*. Il apparaît qu'en l'état des connaissances actuelles, les populations languedociennes dénommées *D. v. monspeliensis* ne sont pas morphologiquement si « uniques » que ce que pouvaient laisser penser les premières publications sur le sujet. Les pressentiments d'auteurs plus récents sont confirmés, car les populations méditerranéennes de basse altitude situées de part et d'autre du Rhône forment une entité morphologique homogène, que nous recommandons de nommer *D. v. monspeliensis*.

L'élargissement de la répartition de cette sous-espèce suite à cette étude ne remet pas pour autant en cause le caractère menacé de ce taxon. Considéré comme « en danger » d'extinction à l'ouest du Rhône (CATIL & COCHARD (coord.), 2022), les populations de *D. v. monspeliensis* situées en PACA semblent tout aussi fragmentées et menacées, même si officiellement non évaluées (CEN PACA, 2019).

Cette fragmentation importante est surprenante dans la mesure où les habitats fréquentés par le taxon méditerranéen sont très diversifiés et largement répandus (pelouses sèches, fourrés à chêne kermès, friches). Une étude portant sur les exigences écologiques fines du taxon méditerranéen s'avère donc urgente.

La mise en évidence d'un effet de l'altitude sur la structuration morphologique de *D. verrucivorus*

doit inciter à mieux comprendre quels facteurs agissent sur cette variation. Des variations de taille en fonction de l'altitude sont connues chez d'autres espèces d'orthoptères. Une étude sur des criquets sud-américains montre aussi une corrélation négative entre l'altitude et la taille corporelle (BIDAU & MARTI, 2007). CIPLAK & *al.* (2008) ont étudié trois espèces d'orthoptères en Turquie où deux montrent une diminution de la taille avec l'altitude (*Oedipoda miniata* et *Poecilimon birandi*) alors que *Gomphocerippus vagans* ne présente pas de variation morphologique (CIPLAK & *al.*, 2008). L'altitude n'est pas le seul facteur qui influence la taille des orthoptères. Par exemple, *Poecilimon thessalicus* montre des variations entre les massifs montagneux corrélées à l'humidité, avec des populations plus petites dans les environnements plus secs (LEHMANN & LEHMANN, 2008). Ces variations phénotypiques peuvent être la résultante d'une plasticité phénotypique ou d'une adaptation locale à l'altitude. La température plus faible à haute altitude peut limiter le développement des individus, ou un développement plus rapide pour boucler le cycle biologique dans une saison plus courte pourrait être une adaptation à l'altitude. Une expérience d'élevage en environnement contrôlé pourrait permettre de tester cette hypothèse, comme cela a été réalisé sur *Omocestus viridulus* (BERNER & *al.*, 2004). Ce type d'expérience pourrait également être particulièrement intéressante pour comparer la morphologie de *D. v. verrucivorus* avec celle de *D. v. monspeliensis* dans un environnement identique.

Rappelons aussi le fait que les populations provençales (Alpilles, Var) et de la moitié nord de la France (dont certaines aujourd'hui disparues) concernent trop peu, voire pas d'individus dans cette étude. La raison à cela est que les collections étudiées proviennent d'entomologistes agissant surtout dans la moitié sud de la France. Un échantillonnage plus poussé dans ces populations serait recommandable, tout comme s'efforcer d'équilibrer le jeu de données entre mâles et femelles. En effet, notre jeu de données comprend plus de mâles, car plus facilement repérables lorsqu'ils chantent, et donc plus aisés à capturer. Souignons, en revanche, que l'échantillon global est conséquent (258 spécimens) et couvre la majeure partie de l'aire de répartition française méridionale de l'espèce. Cela a permis de mettre en évidence des phénomènes intéressants comme le lien entre l'altitude et la taille des individus. Un échantillon plus restreint, plus localisé géographiquement, n'aurait pu permettre de révéler des tendances graduelles comme ici.

Enfin, l'étude des relations entre les différentes populations méditerranéennes (plus particulièrement entre *D. v. monspeliensis* et les espèces italiennes *D. loudonii* et *D. aprutianus*) permettrait de mieux

comprendre l'histoire de la diversification de cette espèce polytypique qu'est *D. verrucivorus*.

Remerciements

Un grand merci à Monette et Bernard Defaut pour leur accueil chaleureux dans leur demeure ariégeoise. Une journée qui nous a permis de préciser les mesures qui ont été retenues pour réaliser cette étude. Merci à Bernard pour son expertise et sa générosité.

Merci à Stéphane Jaulin (pour l'OPIE), Bernard Defaut, Holger Schielzeth, Bruno Massa, Julien Barataud, Yoan Braud, Vincent Derreumaux, Pierre-Henri Fabre et Bastien Louboutin pour leurs prêts de spécimens.

Merci également à Éric Sardet et Julien Barataud pour leurs relectures, conseils et suggestions qui ont nourri des échanges forts intéressants.

Enfin, précisons que cette étude a pu voir le jour dans le cadre du projet intitulé « Les orthoptères de début de saison dans le sud-est de France : amélioration des connaissances et précision du statut taxonomique de *Decticus verrucivorus monspeliensis* Rambur in Audinet-Serville, 1839 », initié par B. Nabholz en 2020. Ce projet est né d'une volonté d'étudier la biodiversité locale, dans la région de Montpellier. Il fait partie des 23 projets retenus par l'Appel à projets INPN 2020 pour la contribution à la connaissance naturaliste, renouvelé tous les ans depuis 2018, et visant à combler les lacunes taxonomiques, écologiques et phénologiques sur la biodiversité française. L'obtention de financements via cet appel à projets a permis la réalisation d'un stage effectué par L. Ton (Master 1 Ingénierie en Écologie et Gestion de la Biodiversité), concentré sur cette étude, en 2021.

REFERENCES

- ASCETE, 2021. *Liste des Orthoptères de France*. 12 p.
- BERNER Daniel, Christian KÖRNER & Wolf U. BLANCKENHORN, 2004. Grasshopper populations across 2000 m of altitude: is there life history adaptation? *Ecography*, **27** (6) : 733–740.
- AUDINET-SERVILLE Jean-Guillaume, 1839. *Histoire naturelle des insectes. Orthoptères*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 827 p.
- BIDAU Claudio J. & Dardo A. MARTÍ, 2007. Clinal Variation of Body Size in *Dichroplus pratensis* (Orthoptera: Acrididae) : Inversion of Bergmann's and Rensch's Rules. *Annals of the Entomological Society of America*, **100** (6) : 850–860.
- CATIL Jean-Michel & Pierre-Olivier COCHARD (coord.), 2022. *Liste rouge des Orthoptères d'Occitanie*. Rapport d'évaluation. Nature en Occitanie, Toulouse, 237 p.

- CONSERVATOIRES D'ESPACES NATURELS DE PACA, 2019. *Liste rouge régionale des orthoptères de Provence-Alpes-Côte d'Azur*. CEN PACA, La Brillane ; 20 p.
- CHOPARD Lucien, 1952. *Faune de France n°56. Orthoptéroïdes*. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Office Central de Faunistique, Paris, 351 p.
- CIPLAK Battal, Klaus-Gerhard HELLER & Fer WILLEMSE, 2009. Review of the genus *Eupholidoptera* (Orthoptera, Tettigoniidae) : Different genitalia, uniform song. *Zootaxa*, **2156** : 1–77.
- CIPLAK Battal, Deniz SIRIN, M. Sait TAYLAN & Sarp KAYA, 2008. Altitudinal size clines, species richness and population density : case studies in Orthoptera. *Journal of Orthoptera Research*, **17** (2) : 157–163.
- CSŐSZ Sándor, Bernhard SEIFERT, István MIKÓ, Brendon E. BOUDINOT, Marek L. BOROWIEC, Brian L. FISHER, Matthew PREBUS, Jayanthi PUNIAMOORTHY, Jean-Claude RAKOTONIRINA, Nicole RASOAMANANA, Roland SCHULTZ, Carolyn TRIETSCH, Jonah M. ULMER & Zoltán ELEK, 2021. Insect morphometry is reproducible under average investigation standards. *Ecology and Evolution*, **11** (1) : 547–559.
- DEFAUT Bernard & David MORICHON, 2015. *Faune de France n° 97. Criquets de France (Orthoptera Caelifera) volume 1, fascicules a & b*. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, 687 p.
- DEFAUT Bernard, Éric SARDET & Yoan BRAUD (coordinateurs au titre de l'ASCETE), 2009. *Catalogue permanent de l'entomofaune française, fascicule 7, Orthoptera : Ensifera et Caelifera*. U.E.F. éditeur, Dijon, 94 p.
- DRAY Stéphane & Anne-Béatrice DUFOUR, 2007. The ade4 Package : Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22** (4) : 1–20.
- FAVET Claude, 1997. Contribution à la connaissance des insectes du parc naturel régional du Luberon. Ordre des Orthoptera : 1 - Ensifera. *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence*, **48** : 35–47.
- FAVET Claude, Yoan BRAUD, P. FRAPA & Michèle LEMONNIER-DARCEMONT, 2004. Contribution à l'inventaire des insectes du parc naturel régional du Luberon (France, Vaucluse et Alpes-de-Haute-Provence). 4 : Actualisation du catalogue des orthoptéroïdes : dermoptères, dictyoptères, phasmoptères, orthoptères, isoptères. *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence*, **55** : 91–104.
- GARGOMINY Olivier, S. TERCERIE & C. RÉGNIER, 2022. *TAXREF v16.0, référentiel taxonomique pour la France*. UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNH), Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 10 p.
- GÖTZ Wilhelm, 1970. Zur Grossenvariation in Formenkreis *Decticus verrucivorus* (Orthoptera, Saltatoria, Tettigoniidae). *Zoologischen Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden*, **31** : 139–91.
- HARZ Kurt, 1969. *Die Orthopteren Europas*. Vol. 2, DR. W. Junk N.V. ed. La Hague, 939 p.
- HELLER Klaus-Gerhard & Battal CIPLAK, 2005. Review of the south-west Asian genus *Scotodrymadusa* (Orthoptera, Tettigoniidae) : systematics, phylogeny and biogeography of an eremial lineage. *Insect Systematics & Evolution*, **36** (3) : 317–342.
- INGRISCH Sigfrid, Fer WILLEMSE & Klaus-Gerhard HELLER, 1992. Eine neue Unterart des Warzenbeißers *Decticus verrucivorus* (Linnaeus 1758) aus Spanien (Ensifera: Tettigoniidae). *Entomologische Zeitschrift*, **102** : 173–182.
- JOSSE Julie & François HUSSON, 2016. missMDA : A Package for Handling Missing Values in Multivariate Data Analysis. *Journal of Statistical Software*, **70** (1) : 1–31.
- LE Sébastien, Julie JOSSE & François HUSSON, 2008. FactoMineR : An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, **25** (1) : 1–18.
- LEHMANN Gerlind U. C. & Arne W. LEHMANN, 2008. Variation in body size among populations of the bushcricket *Poecilimon thessalicus* (Orthoptera : Phaneropteridae) : an ecological adaptation. *Journal of Orthoptera Research*, **17** (2) : 165–169.
- LIU Fei, Liusheng CHEN, Chunxiang LIU, 2020. Taxonomic Studies of the genus *Decticus* Serville, 1831 from China (Orthoptera : Tettigoniidae: Tettigoniinae), based on Morphology and Songs. *Zootaxa*, **4860** (4) : 563–576.
- MAECHLER Martin, Peter ROUSSEEUW, Anja STRUYF, Hubert MIA Kurt Hornik, 2022. *Cluster : Cluster Analysis Basics and Extensions. Version 2.1.4.*, 79 p.
- MASSA Bruno, Paolo FONTANA, Filippo M. BUZZETTI, ROY KLEUKERS & Baudewijn ODÉ, 2012. *Fauna d'Italia n°48, Orthoptera*. Calderini, 563 p.
- MERIGOT Bastien, Jean-Pierre DURBEC, Jean-Claude GAERTNER, 2010. On goodness-of-fit measure for dendrogram-based analyses. *Ecology*, **91** (6) : 1850–1859.
- NOGUERALE Víctor, Pedro J. CORDERO & Joaquín ORTEGO, 2018. Integrating genomic and phenotypic data to evaluate alternative phylogenetic and species delimitation hypotheses in a recent evolutionary radiation of grasshoppers. *Molecular Ecology*, **27** (5) : 1229–1244.
- ORTHOPTERA SPECIES FILE, 2021. species *Decticus verrucivorus* (Linnaeus, 1758) [site internet]. URL : <http://orthoptera.speciesfile.org/Common/basic/Taxa.aspx?TaxonNameID=1142924> (consulté le 04/26/21).

- PALSBØLL Per J., Martine BÉRUBÉ & Fred W. ALLENDORF, 2007. Identification of management units using population genetic data. *Trends in Ecology & Evolution*, **22** (1) : 11–16.
- R CORE TEAM R., 2022 : *A language and environment for statistical computing. Version 4.2.2*. R Foundation for Statistical Computing
- SAMWAYS Michael J. & Kurt HARZ, 1982. Biogeography of Intraspecific Morphological Variation in the Bush Crickets *Decticus verrucivorus* (L.) and *D. albifrons* (F.) (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Biogeography*, **9** (3) : 243–254.
- SARDET Éric & Bernard DEFAUT, 2004. Les orthoptères menacés en France. Liste rouge nationale et listes rouges par domaines biogéographiques. *Matériaux orthoptériques et entomocénétiques*, **9** : 125–137.
- SARDET Eric, Christian ROESTI & Yoan BRAUD, 2015. *Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Biotope, Mèze, 304 p.
- STERN David L. & Douglas J. EMLÉN, 1999. The developmental basis for allometry in insects. *Development*, **126** (6) : 1091–1101.
- STOATE C., A. BÁLDI, P. BEJA, N. D. BOATMAN, I. HERZON, A. VAN DOORN, G. R. DE SNOO, L. RAKOSY & C. RAMWELL, 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. *Journal of Environmental Management*, **91** (1) : 22–46.
- TERRET Pierre, 2016 – Étude d’une population de Dectiques verrucivores (*Decticus verrucivorus*) dans une pelouse sèche calcicole d’altitude dans le massif du Jura français (Orthoptera, Ensifera, Tettigoniidae). *Revue scientifique Bourgogne-Nature*, **23** : 151–168.
- WICKAM Hadley, 2016 – *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, 182 p.