

ANALYSE TEMPORELLE ET STRUCTURALE DE LA RELATION ORTHOPTÈRES - VÉGÉTATION*

Eric BONNET ⁽¹⁾, Askolds VILKS ⁽²⁾, Jean-François LENAIN ⁽³⁾ et Daniel PETIT ⁽²⁾

⁽¹⁾ S.E.L., 46 avenue Garibaldi, 87000 Limoges (E-mail bonnet@unilim.fr)

⁽²⁾ Laboratoire de B.C.V.E.L, Faculté des Sciences, Limoges.

⁽³⁾ L.A.S.E.H, Faculté des Sciences, Limoges.

SUMMARY

(original scientific paper)

TEMPORAL AND STRUCTURAL ANALYSIS OF THE RELATIONSHIPS BETWEEN ORTHOPTERA AND VEGETATION.

The authors carry out a study on a grasshopper community in a protected zone of the Limousin region. The relationship between the floristic composition of the stations and the grasshopper composition is evaluated over three months (July, August and September) with NMDS analysis and Mantel's test. Correlations (Spearman's rho) between vegetation factors (height, diversity, compacity and relative humidity) and the density of Orthoptera are also studied. Orthopteran community is more closely adjusted to floristic composition in August and September than in July. Density and diversity of Orthoptera are linked to vegetation compacity and diversity, and specially to the group Gramineae, Cyperaceae and Joncaceae. Results are commented according to the literature.

KEY WORDS : NMDS - Mantel's test - Orthoptera - Structure - Vegetation - Time - Biodiversity.

RÉSUMÉ

(travail original)

Les auteurs présentent une analyse d'un peuplement d'Orthoptères sur un site naturel protégé de la Haute-Vienne (Limousin). La relation entre la composition floristique des stations et la composition en Orthoptères est examinée sur trois mois (en juillet, août et septembre) par NMDS et test de Mantel. Les corrélations (rho de Spearman) entre descripteurs de la végétation (hauteur, diversité, compacité, humidité relative) et densité des Orthoptères sont aussi examinées. Le peuplement d'Orthoptères est mieux ajusté à la végétation en août et septembre qu'en juillet. La densité et la diversité des Orthoptères sont liées à la diversité et à la compacité des végétaux, et spécialement au groupe des graminées, cypéracées et joncacées. Les résultats sont discutés par rapport aux données de la littérature.

MOTS CLÉS : NMDS - Test de Mantel - Orthoptères - Structure - Végétation - Temps - Biodiversité.

INTRODUCTION

Une part importante du travail de l'écologiste consiste à essayer de mettre en évidence les principaux facteurs de structuration des communautés animales ou végétales. Plusieurs techniques statistiques sont disponibles pour mener à bien cette tâche. Cela consiste dans la plupart des cas à comparer deux types de variabilité : une liée à la communauté étudiée et l'autre liée aux facteurs que l'on cherche à tester. Nous proposons une analyse basée sur

deux techniques peu employées : une approche descriptive (NMDS plus analyse Canonique) et une approche inférentielle (test de MANTEL). Une approche plus classique par calcul de coefficients de corrélation (rho de SPEARMAN) entre variables structurantes et densité des Orthoptères est aussi présentée.

Parmi les facteurs de structure, on peut distinguer pour les animaux terrestres les facteurs de l'habitat (structure et composition de la végétation par exemple) et les facteurs interspécifiques *sensu lato* (prédation, compéti-

* Manuscrit reçu le 31 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 2 juin 1997.

tion, parasitisme). La composition et la structure de la végétation devraient influencer fortement la structure des communautés de consommateurs primaires (herbivores) et parmi ceux-ci les insectes, qui constituent une part très importante de la pyramide des consommateurs. Dans ce travail, nous nous intéressons plus particulièrement aux Orthoptères, insectes qui se trouvent préférentiellement dans les milieux ouverts (GUÉGUEN, 1983). Ils sont bien caractéristiques de ce type d'écosystème (VOISIN, 1979; PETIT, 1991; BONNET & PETIT, 1994) et constituent un sujet d'études pratique et indicateur (GUÉGUEN, 1989). La zone d'études choisie est un site Z.N.I.E.F.F (Zone Naturelle d'Intérêt Écologique Faunistique et Floristique) du nord de la Haute-Vienne (Limousin, France).

La plupart des travaux étudiant la relation Orthoptères - végétation ont été effectués sur le groupe des Caelifères (criquets). Caractériser l'habitat végétal des criquets est un souci des auteurs depuis longtemps (VESTAL, 1913; LENSINK, 1963). La répartition des criquets du point de vue du microhabitat n'est pas aléatoire. Il y a des préférences bien définies pour la plupart des espèces (JOERN, 1982). La composition taxonomique et la structure de la végétation jouent un rôle important dans la sélection des habitats par les criquets (ANDERSON, 1964). Le type d'habitat influence non seulement la présence des espèces, mais aussi leur abondance relative. Nous nous proposons d'étudier l'aspect temporel dans la structuration d'un peuplement d'Orthoptères et d'essayer de dégager l'influence de tel ou tel descripteur de la végétation (diversité, hauteur, compacité...). Ce genre d'approche a été très peu envisagé chez les Orthoptères (KEMP *et al.*, 1990) mais existe pour d'autres groupes animaux (BLONDEL, 1979; BARBAULT, 1992). Par exemple, il est connu que la stratification de la végétation influe sur le choix de l'habitat par les oiseaux (BERSIER & MEYER, 1994) et leur diversité (ERDELEN, 1984) tandis que la composition floristique intervient à plus petite échelle (BERSIER & MEYER, 1994).

MÉTHODES

SITES ET RELEVÉS

La tourbière du ruisseau des Duges (altitude 560 m, commune de Saint-Léger-la-Montagne) est située au nord du département de la Haute-Vienne (Limousin). C'est une zone protégée par un arrêté préfectoral de protection de biotope. Elle a la forme d'une cuvette avec des zones tourbeuses caractéristiques, entourée de zones boisées et de prairies plus ou moins humides. Ce site est particulièrement peu perturbé (fauchages et pâturages très légers), ce qui est important pour que les peuplements d'Orthoptères soient bien installés et équilibrés par rapport au milieu.

Quatorze stations (prairies, sous-bois et landes) sont inventoriées par des relevés phytosociologiques (méthode de BRAUN-BLANQUET, 1964). Les relevés entomologiques sont faits selon une méthodologie classique (GUÉGUEN, 1976). Pour plus de détails dans la méthodologie et les caractéristiques des stations prospectées, voir BONNET & PETIT (1996).

DESCRIPTEURS DES PEUPELEMENTS D'ORTHOPTERES

La densité (D...) et la diversité (S...) des insectes par milieu sont estimées en juillet, août et septembre 1994, en début de mois (DJUI, DAOU, DSEP et SJUI, SAOU, SSEP, respectivement). La densité est calculée sur la base des dénombrements des adultes et rapportée au m². Une matrice densité espèces - stations est construite pour chaque mois de l'étude. La diversité est estimée par l'indice de SHANNON (SHANNON, 1948) :

$$H' = - \sum_{i=1}^p \frac{n_i}{N} \log^2 \frac{n_i}{N} \quad (1)$$

avec p nombre total d'espèces, N nombre total d'individus par station, n_i nombre d'individus de l'espèce i.

DESCRIPTEURS DE LA VÉGÉTATION

Les descripteurs de la végétation sont estimés une seule fois pour toute la durée de l'étude : la vallée du ruisseau des Duges a été suffisamment arrosée pendant l'été 1994 pour qu'il n'y ait pas de changement majeur tout au long des trois mois de l'étude.

HAUTEUR

La hauteur moyenne de la végétation de chaque station (HAU) est estimée en centimètres.

HUMIDITÉ

Les stations sont rangées par ordre croissant de degré d'humidité d'après la composition floristique (par exemple *Quercus Fagetea* milieu sec indice 1, *Caricetea Fuscae* milieu humide indice 6). Ces indices relatifs (HUM) constituent des valeurs semi-quantitatives ordonnées (variables ordinales), sans progression métrique entre les valeurs.

COMPACTITÉ

Cet indice est calculé d'après les coefficients phytosociologiques d'abondance-dominance. Les coefficients attachés à chaque espèce sont convertis en pourcentages r_i de recouvrement (+ : 2 %, 1 : 7 %, 2 : 15 %, 3 : 35 %, 4 : 65 %, 5 : 80 %) et la somme \sum^n par station constitue

l'indice de compacité végétale. La compacité est ainsi estimée de façon totale [tous les végétaux (COT)], pour les "herbes" (joncacées, cypéracées et graminées = CHE), pour les graminées (COG) et enfin pour les dicotylédones (CFO).

DENSITÉ

La densité des espèces végétales est estimée pour chaque espèce par la valeur : $\frac{ri}{\sum ri}$ (comprise entre 0 et 1).

Une matrice densité espèces végétales - stations est construite.

DIVERSITÉ

La proportion p_i de chaque espèce végétale i par station, qui correspond au terme $\frac{ni}{N}$ de l'équation (1) est estimée

à partir des pourcentages relatifs r_i :

$$\frac{ni}{N} = \frac{ri}{\sum ri}$$

Cela nous permet d'estimer l'indice de SHANNON pour la flore par milieu. Ce calcul est fait pour toutes les espèces (SHT), pour les "herbes" (joncacées, cypéracées et graminées = SHE), pour les graminées (SHG) et enfin pour les dicotylédones (SFO).

L'ensemble des valeurs des descripteurs de l'entomofaune et de la végétation est présenté dans le tableau I.

COMPARAISON ORTHOPTÈRES - VÉGÉTATION DANS LE TEMPS

Chaque station prospectée est caractérisée par la densité des Orthoptères et la densité estimée des espèces végétales. Afin d'apprécier l'ajustement entre Orthoptères et végétation, il faut comparer les mêmes objets décrits par les Orthoptères d'une part et par la végétation d'autre part, c'est-à-dire les stations. Pour cela, on construit 2 tableaux distincts de similarités entre stations à partir de 2 ensembles de descripteurs (O et F) qu'il est alors possible de comparer mois par mois. L'indice de similarité choisi est le coefficient rho de SPEARMAN, pour sa robustesse.

Nous prenons en outre deux précautions :

- Les espèces d'Orthoptères ayant une densité trop faible sont écartées (9 espèces sont retenues en juillet, 10 en août et 7 en septembre).

- Certaines stations en juillet et septembre ont une densité nulle en Orthoptères. Elles sont retirées de l'analyse pour pouvoir travailler avec les mêmes stations que dans les analyses de corrélations entre descripteurs. Par souci de symétrie, les mêmes stations sont supprimées dans les tableaux stations-densité des espèces végétales (soit 10 stations en juillet, 13 en août et 10 en septembre).

Pour comparer les matrices O et F mois par mois, nous avons choisi deux approches : une approche descriptive basée sur la comparaison d'analyses multivariées

TABLEAU I.- Valeur des descripteurs du peuplement d'Orthoptères et de la végétation par station. Pour les abréviations, voir le texte. Les valeurs manquantes pour l'indice de SHANNON correspondent aux stations où il y avait une seule espèce et un seul individu ou moins (calcul impossible).

Values of Orthopteran and vegetation descriptors by station. See text for details. Missing values for SHANNON index correspond to the stations for which calculations were not possible (1 specimen and 1 species or 0).

Station	Orthoptères						Végétation									
	DJUI	DAOU	DSEP	SJUI	SAOU	SSEP	SHT	COT	HAU	HUM	SHG	COG	SHE	CHE	SFO	CFO
1	0.67	0.73	0.33	1.83	1.31	0.96	2.56	187	70	5	0.72	72	1.67	156	0.89	31
2	1.40	0.67	1.33	1.65	2.24	1.75	2.77	173	20	6	0.56	24	1.66	83	0.51	21
3	1.00	1.07	0.87	1.23	0.89	1.66	2.83	172	25	1	1.31	111	1.63	126	1.2	46
4	0.87	2.13	0.00	1.56	1.65		2.91	193	60	5	1.07	89	1.52	124	1.39	69
5	2.83	0.17	0.00	0.00	0.99		2.72	54	20	1	1.21	32	1.4	34	0.37	4
6	0.53	0.87	0.80	2.14	1.97	1.47	3.5	186	90	6	0	15	1.57	99	1.34	57
7	0.13	0.13	0.07	0.99	0.99	0.00	2.17	163	60	4	0	7	0.73	44	1	100
8	0.33	0.33	0.13	1.51	0.72	0.00	2.66	147	35	5	0.56	37	0.84	46	0.76	30
9	0.40	0.67	0.33	0.65	1.48	0.96	2.16	145	35	5	1.01	100	1.3	109	0.53	21
10	0.00	0.13	0.20		0.99	0.00	1.75	103	40	4	0	7	0.68	22	0.69	72
11	0.00	0.20	0.13		0	0.99	1.73	120	30	3	0	7	0	7	1.13	104
12	0.07	0.27	0.07	0.00	0.81		2	139	40	4	0	15	0.57	22	0.42	17
13	0.07	0.07	0.00	0.00	0	0.00	1.46	107	60	2	0	7	0	7	1.07	98
14	0.00	0.13	0.07		0	0.00	1.57	115	65	5	0	80	0.47	84	0.63	22

(NMDS) et une approche inférentielle en testant l'ajustement des matrices par un test de randomisation (test de MANTEL).

APPROCHE MULTIVARIÉE : NMDS ET ANALYSE CANONIQUE

Les méthodes d'ordination cherchent à représenter un ensemble de données dans un espace de dimensions réduites tout en gardant un maximum de la variabilité de la matrice de départ. Les différentes techniques diffèrent dans la méthode d'optimisation de la représentation des données. Le principe du NMDS est simple : il s'agit d'ordonner les données dans un espace de dimensions réduites de façon à ce que les distances entre points reflètent au mieux les dissimilarités de la matrice de départ (SHEPARD, 1962; KRUSKAL, 1964). Il ne fait pas l'hypothèse d'une relation linéaire entre les variables mais simplement d'une relation monotone. L'ajustement se fait par approximations successives avec mesure du stress (variable mesurant la déviation par rapport à la monotonie). Dans notre cas, cette technique est particulièrement indiquée compte tenu de la forte proportion de valeurs nulles des matrices espèces (végétales et animales)-stations. Rappelons que les densités ont été volontairement normalisées par relevé, autant pour les Orthoptères que pour les végétaux : les proximités entre stations obtenues par NMDS sont de ce fait indépendantes de la quantité globale d'individus et ne dépendent plus que des proportions relatives des espèces entre elles à l'intérieur de chaque station, ce qui correspond bien à l'information que nous souhaitons analyser.

Nous obtenons ainsi deux représentations des stations, une en fonction des végétaux et une en fonction des Orthoptères. Il n'est pas possible de comparer ces représentations telles quelles car les axes issus des deux NMDS ne sont évidemment pas les mêmes. L'analyse canonique (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984) permet d'obtenir une représentation commune aux deux analyses. Cette technique permet de comparer 2 groupes de variables mesurées sur les mêmes individus : dans notre cas, le premier groupe de variables est constitué par axes F_1 et F_2 obtenus par NMDS des densités des espèces végétales. Le deuxième groupe de variables est formé par les axes O_1 et O_2 obtenus par NMDS des densités d'Orthoptères. Une analyse canonique réalisée chaque mois permet de visualiser le lien entre ces deux représentations des stations et sa variation dans le temps. Lorsque les axes sont pratiquement confondus, cela signifie que les deux représentations sont très voisines et que deux stations proches par leur profil de densités végétales le sont aussi par leur profil de densités en Orthoptères. Une comparaison par analyse Procuste aurait aussi été possible.

APPROCHE INFÉRENTIELLE : TEST DE MANTEL

Ce test permet de comparer la similarité de deux matrices de type symétrique (MANTEL, 1967). Lorsque les éléments des matrices sont centrés et réduits, l'association entre les éléments a_{ij} et b_{ij} de deux matrices a et b est mesurée par le coefficient $\sum a_{ij}b_{ij}$ (MANLY, 1991). La signification de la valeur de ce coefficient est testée par comparaison avec la distribution statistique obtenue en permutant au hasard les vecteurs (lignes et colonnes) d'une des deux matrices. 5000 itérations ou randomisations sont un minimum pour un seuil de décision de $p = 0,05$. La position de la valeur initiale dans la distribution nous permet de calculer une probabilité associée à la similarité des matrices. Une probabilité inférieure à 0,05 indique une similarité significative des matrices.

Le test est réalisé mois par mois.

CORRÉLATIONS ENTRE DESCRIPTEURS

Les corrélations entre les descripteurs de l'entomofaune (DJUI, DAOU, DSEP, SJUI, SAOU, SSEP) et de la végétation (SHT, SHG, SFO, SHE, COT, COG, CFO, CHE, HAU, HUM) sont calculées (cf. TAB. III). Nous avons choisi là aussi le coefficient de corrélation sur les rangs de SPEARMAN (ρ), car il ne présuppose aucune distribution particulière des données et est bien adapté aux faibles effectifs (14 valeurs maximum par descripteur). La signification du coefficient a été testée par transformation en variables de STUDENT (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984; CAPERAA et VAN CUSTEN, 1989 : cf. théorème III-3-10, p. 267) : $t = \sqrt{n-2} \cdot \rho / \sqrt{1-\rho^2}$, avec $n-2$ degrés de liberté.

LOGICIELS

Le programme du test de MANTEL, développé en langage TurboBASIC™ sous le système d'exploitation MS-DOS™, est disponible sur simple demande aux auteurs (freeware). Les autres statistiques (corrélation de SPEARMAN, NMDS, analyse canonique) sont réalisées avec le logiciel SYSTAT™ (WILKINSON, 1990).

RÉSULTATS

COMPARAISON DES DENSITÉS DE L'ENTOMOFAUNE ET DE LA FLORE AU COURS DE LA SAISON

L'analyse canonique sur les axes de projection des NMDS (voir FIG. 1) montre que les cartes de l'analyse de la végétation et de l'entomofaune sont très similaires en août et septembre (O_1 et F_1 très proches de même que O_2 et F_2), mais beaucoup moins en juillet. On notera que les axes 1 et 2 sont perpendiculaires, signe que les axes de NMDS sont indépendants (covariance nulle).

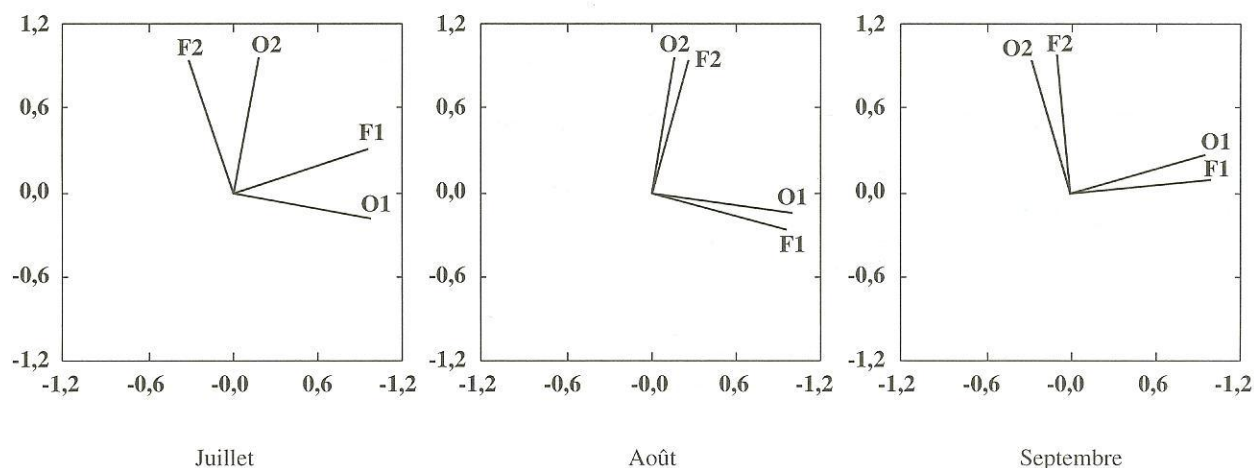


FIG. 1.— Corrélations canoniques des axes issus des NMDS des stations définies par la flore (axes F1 et F2) et par les Orthoptères (axes O1 et O2).

Canonical correlation for the NMDS analysis axes defined by the flora (F1 and F2 axes) and the Orthoptera (O1 and O2 axes).

A	DJUI	DAOU	DSEP	SJUI	SAOU	SSEP
DJUI						
DAOU	0.640					
DSEP	0.244	0.495				
SJUI	0.359	0.704	0.600			
SAOU	0.656	0.611	0.444	0.658		
SSEP	0.714	0.790	0.857	0.503	0.527	

B	DJUI	DAOU	DSEP	SJUI	SAOU	SSEP
SHT	0.824	0.809	0.362	0.688	0.725	0.640
COT	0.486	0.820	0.431	0.899	0.619	0.631
HAU	-0.342	-0.020	-0.161	0.381	0.034	-0.425
HUM	0.114	0.409	0.417	0.766	0.585	0.231
SHG	0.815	0.618	0.141	0.019	0.372	0.460
COG	0.515	0.647	0.219	0.221	0.236	0.318
SHE	0.855	0.777	0.571	0.762	0.788	0.608
CHE	0.567	0.777	0.449	0.697	0.547	0.436
SFO	-0.029	0.380	0.051	0.468	0.024	0.182
CFO	-0.443	-0.186	-0.095	0.253	-0.218	-0.232

TABLEAU II.— Valeurs des coefficients de corrélation de SPEARMAN pour les descripteurs du peuplement d'Orthoptères entre eux [A], pour les descripteurs de la végétation entre eux [C] et pour les coefficients croisés orthoptères-végétation [B]. Les chiffres en grisé sont significatifs au seuil de 5 % (variables de STUDENT).

Values for SPEARMAN's correlation coefficient for Orthopteran descriptors [A], vegetation descriptors [C] and between Orthoptera and vegetation descriptors [B]. Grey cells correspond to significant values at the 5% level (Student variable).

C	SHT	COT	HAU	HUM	SHG	COG	SHE	CHE	SFO	CFO
SHT										
COT	0.697									
HAU	-0.106	0.301								
HUM	0.335	0.591	0.386							
SHG	0.595	0.310	-0.455	-0.113						
COG	0.429	0.396	-0.103	0.205	0.778					
SHE	0.838	0.715	-0.069	0.401	0.675	0.539				
CHE	0.621	0.742	0.238	0.458	0.622	0.825	0.792			
SFO	0.284	0.512	0.421	0.018	-0.026	0.000	0.084	0.260		
CFO	-0.207	0.090	0.337	-0.192	-0.420	-0.503	-0.330	-0.240	0.770	

TAB. III.— Test de Mantel sur les matrices O et F pour les mois de juillet, août et septembre. R = coefficient de corrélation entre les matrices ; p = probabilité bilatérale associée à R.

Mantel's tests on O and F matrices for July, August and September. R = correlation coefficient between the two matrices ; p = two-tailed probability associated to R.

	R	Itérations	p
Juillet	0.313	10000	0.12
Août	0.576	10000	0.0002
Septembre	0.620	10000	0.0002

Le test de MANTEL (voir TAB. III) confirme le résultat de l'analyse canonique : les corrélations entre les matrices sont significatives en août et septembre, mais pas en juillet.

COMPARAISON DES DESCRIPTEURS DE L'ENTOMOFAUNE ET DE LA VÉGÉTATION

Le tableau II présente les corrélations (rho de SPEARMAN) entre les différents descripteurs.

DESCRIPTEURS DE L'ENTOMOFAUNE

La corrélation entre diversité et densité des Orthoptères est de plus en plus forte au cours de la saison : corrélations significatives en août et septembre (TAB. IIA).

DESCRIPTEURS DE LA VÉGÉTATION

Les corrélations entre descripteurs de la végétation sont exprimées dans le tableau IIC. D'une manière générale la diversité est liée à la compacité pour chaque catégorie (totale, herbes, dicotylédones, graminées). Les descripteurs des herbes et des dicotylédones sont liés entre eux, ainsi qu'aux estimateurs totaux. L'humidité n'est liée qu'à la compacité totale. Par exemple le sous-bois, milieu le plus sec, possède une végétation clairsemée, donc une compacité faible. La hauteur est indépendante des autres paramètres.

DESCRIPTEURS DE L'ENTOMOFAUNE ET DE LA VÉGÉTATION

Parmi les descripteurs de la végétation, des différences quant aux corrélations significatives avec les descripteurs de l'entomofaune apparaissent nettement tout au long des trois mois (TAB. IIB).

juillet.— Densité et diversité des insectes sont liées à la diversité et à la compacité totale des végétaux, à la diversité et la compacité des herbes. La densité des insectes est liée à la diversité des graminées. La diversité des insectes est liée à l'humidité.

Août.— Densité et diversité des insectes sont liées à la diversité et à la compacité totale des végétaux, à la diversité et compacité des herbes. La densité des insectes est liée à la diversité et à la diversité des graminées. La diversité des insectes est liée à l'humidité.

Septembre.— La diversité des insectes est liée à la diversité et à la compacité totale des végétaux. Densité et diversité des insectes sont liées à la diversité des herbes.

En résumé, la diversité et la densité des Orthoptères sont liées à la diversité et la compacité des végétaux. Parmi les végétaux, les "herbes" (joncacées, cypéracées et graminées) influencent à la fois la densité et la diversité des Orthoptères en juillet et août. La diversité des Orthoptères est liée à l'humidité en juillet et août. La hauteur de la végétation n'est jamais liée aux descripteurs des Orthoptères, pas plus que la diversité et la compacité des dicotylédones.

DISCUSSION

ANALYSE STATISTIQUE

De nombreuses méthodes d'analyses multidimensionnelles sont applicables pour l'étude des relations espèces-environnement (voir TER BRAAK, 1986 ; THIOLOUSE & CHESSEL, 1987 ; LEBRETON *et al.*, 1988 ; CHESSEL & MERCIER, 1993 ; FRANQUET et CHESSEL, 1994). Le NMDS, conçu à l'origine pour les données psychométriques peut être utilisé dans le cadre d'une problématique écologique (KENKEL & ORLOCI, 1986) pour laquelle il a déjà été utilisé avec succès (MORGAN & NORTH, 1980 ; WEST, 1984). Dans notre exemple, les résultats logiquement attendus (ajustement progressif entre végétation et communauté d'Orthoptères en août et septembre) sont bien démontrés par les techniques employées. Le test de MANTEL confirme les résultats descriptifs. La technique de randomisation a déjà été utilisée elle aussi pour des problématiques écologiques, comme par exemple l'analyse d'associations entre des distances génétiques, comportementales, morphologiques, écologiques et géographiques (MANLY, 1986 ; SMOUSE *et al.*, 1986 ; JACKSON & SOWERS, 1989 ; LEGENDRE & FORTIN, 1989).

RÉSULTATS BIOLOGIQUES

L'ajustement progressif de la communauté d'Orthoptères à la végétation peut sans doute s'expliquer comme une adaptation saisonnière. Il est logique que l'abondance des Orthoptères soit maximale lorsque leur habitat (la végétation) présente des conditions optimales de développement. On peut néanmoins s'interroger sur les paramètres qui sont les plus importants et les plus influents pour la structuration de la communauté d'Orthoptères.

La composition des peuplements d'Orthoptères varie avec le type de leur habitat, défini comme des communautés distinctes de végétation (KEMP *et al.*, 1990). Plus précisément, EVANS (1988) montre que la diversité des Orthoptères est liée à la diversité floristique. Ce lien est sans doute dû au régime alimentaire des espèces puisque le même auteur montre aussi un lien entre l'abondance des Orthoptères forbivores (i.e. se nourrissant d'espèces végétales autres que les graminées) et la biomasse de ces végétaux. Toutefois, il n'a pas pu montrer l'existence d'une telle relation pour les espèces graminivores. Notre travail comble précisément cette lacune. En effet, nous avons montré une influence des monocotylédones sur le peuplement d'Orthoptères, dont la plupart des espèces inventoriées sont de régime graminivore (LE GALL, 1989 ; BONNET & PETIT, 1996). La quasi-absence d'espèces forbivores sur le site d'études explique sans doute pourquoi les forbes ne semblent pas influencer le peuplement d'Orthoptères. Dans cette étude, la hauteur ne semble pas intervenir, ce qui peut sembler paradoxal, compte tenu du mode de vie des Orthoptères. L'explication pourrait être dans l'estimation trop simple de ce paramètre. Un indice de complexité de structure spatiale (et non de simple hauteur) plus élaboré donnerait sans doute de meilleurs résultats. D'autres facteurs seraient intéressants à analyser, tels que la composition du sol, dont certains auteurs (QUINN *et al.*, 1991) ont montré l'importance.

En résumé, il ressort que la diversité du groupe joncacées, cypéracées et graminées est particulièrement importante pour la diversité et la densité des Orthoptères, ainsi que l'humidité pour la diversité. Ces résultats sont intéressants pour la mise en place de mesures de gestion de la biodiversité sur des sites protégés.

La structuration progressive de la communauté d'Orthoptères pourrait s'expliquer en partie par des micro-migrations des stades larvaires, des adultes jeunes et âgés. Ces micro-migrations ont été démontrées pour des espèces variées, tant chez les Caelifères (*Mecostethus grossus*, *Chorthippus albomarginatus* et *Myrmeleotettix maculatus* voir GUÉGUEN, 1976) que chez les Ensifères (*Decticus verrucivorus* voir BELOVSKY & SLADE, 1993). Par ailleurs, il resterait à étudier si l'effet de la prédation, dont l'influence structurante sur un peuplement d'Orthoptères a été montrée (BELOVSKY & SLADE, 1993), s'exerce par l'intermédiaire des facteurs de l'habitat tels que ceux que nous avons mis en évidence. De même, d'autres facteurs structurants tels que la compétition interspécifique (SCHOENER, 1983 ; RITCHIE & TILMAN, 1992), la phylogénie, la coévolution (JOERN & LAWLOR, 1980) et le parasitisme pourraient dépendre des facteurs de l'habitat.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier A. BELLIDO (station biologique de Paimpont), A. Guéguen (Université de Rennes) ainsi que les trois lecteurs anonymes pour leurs nombreuses suggestions d'amélioration de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, N.L., 1964.— Some relationships between grasshoppers and vegetation. *Annals of the entomological society of America*, 57 : 737-742.
- BARBAULT, R., 1992.— *Écologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*. Masson ed., Paris, 273 pp.
- BELOVSKY, G.E. & SLADE, J.B., 1993.— The role of vertebrate predators in a grasshopper community. *Oikos*, 68 : 193-201.
- BERSIER, L.F. & MEYER, D.R., 1994.— Bird Assemblages in Mosaic Forests - The Relative Importance of Vegetation Structure and Floristic Composition Along the Successional Gradient. *Acta Oecologica*, 15 : 561-576.
- BLONDEL, J., 1979.— *Biogéographie et écologie*. Masson ed., Paris, 173 pp.
- BONNET, E. & PETIT, D., 1994.— A propos de deux espèces d'Orthoptères remarquables en Haute-Vienne : *Calliptamus italicus* et *Aiolopus thalassinus*. *Annales Scientifiques du Limousin*, 10 : 67-73.
- BONNET, E. & PETIT, D., 1996.— Densité, diversité et biomasse des Orthoptères de la tourbière de la source du ruisseau des Dauges. *Annales Scientifiques du Limousin*, sous presse.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1964.— *Pflanzensoziologie* (3^e ed.). Springer ed., Vienne, 865 pp.
- CAPERAA, P. & VAN CUTSEN, B., 1989.— *Méthodes et modèles en Statistique non paramétrique. - t.1 : exposé fondamental*. Dunod ed., 357 pp.
- CHEssel, D. & MERCIER, P., 1993.— Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. In : LEBRETON, J.-D. & ASSELAIN, B., eds. *Biométrie et environnement*. Paris, Masson, 15-44.
- ERDELEN, M., 1984.— Bird communities and vegetation structure : correlations and comparisons of simple and diversity indices. *Oecologia*, 61 : 277-284.
- EVANS, E.W., 1988.— Grasshopper (Insecta : Orthoptera : Acrididae) assemblages of tallgrass prairie : influences of fire frequency, topography and vegetation. *Canadian journal of Zoology*, 66 : 1495-1501.
- FRANQUET, E. & CHEssel, D., 1994.— Approche statistique des composantes spatiales et temporelles de la relation faune-milieu. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie/Life sciences*, 317 : 202-6.
- GUÉGUEN, A., 1976.— *Recherches écologiques sur les Orthoptères des zones d'inculture de basse altitude. Cas particulier de Chrysochraon dispar*. Thèse de 3^e cycle, Université de Rennes, 176 pp + annexes.
- GUÉGUEN, A., 1983.— *Criquets, Sauterelles et espèces voisines*. Atlas Visuels Payot, Lausanne, 64 pp.
- GUÉGUEN, A., 1989.— Cartographie et qualités bioindicatrices des Orthoptères. In : *Utilisation des inventaires d'invertébrés pour l'identification and la surveillance d'espaces de grand intérêt faunistique*. Ed. Secrétariat de la Faune et de la Flore. pp 135-139.
- JACKSON, D.A. & SOWERS, K.M., 1989.— Are probability estimates from the permutation model of Mantel's test stable? *Canadian Journal of Zoology*, 67 : 766-769.
- JOERN, A., 1982.— Vegetation structure and microhabitat selection in grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). *Southwest Naturalist*, 27 : 197-209.

- JOERN, A. & LAWLOR, L.R., 1980.— Food and microhabitat utilization by grasshoppers from arid grasslands : comparaison with neutral models. *Ecology*, 61 : 591-599.
- KEMP, W.P., HARVEY, S.J. & O'NEILL, K.M., 1990.— Patterns of vegetation and grasshopper community composition. *Ecologia*, 83: 299-308.
- KENKEL, N.C. & ORLOCI, L., 1986.— Applying metric and non-metric multidimensional scaling to ecological studies : some new results. *Ecology*, 67: 919-928.
- KRUSKAL, J.B., 1964.— Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, 29 : 1-27.
- LE GALL, P., 1989.— Le choix des plantes nourricières et la spécialisation trophique chez les *Acridoidea* (Orthoptères). *Bulletin d'Écologie*, 20,3 : 245-261.
- LEBRETON, J.-D., CHESSEL, D., RICHARDOT-COULET, M. & YOCCOZ, N., 1988.— L'analyse statistique des relations espèces-milieux par l'analyse canonique des correspondances. *Acta Oecologica-Ecologia generalis*, 9 : 137-151.
- LEGENBRE, L. & LEGENDRE, P., 1984.— *Écologie numérique. La structure des données écologiques*. Collection d'écologie 13. Masson : Presses Univ. Québec. 335 pp.
- LEGENBRE, P. & FORTIN, M.-J., 1989.— Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80 : 107-138.
- LENSINK, B.M., 1963.— Distributional ecology of some Acrididae (Orthopt.) in dunes of Voorne, Netherlands. *Tijdschrift Voor Entomologie*, 106 : 357-443.
- MANLY, B.F.J., 1986.— Randomization and regression methods for testing for associations with geographical, environmental and biological distances between populations. *Researches in Population Ecology*, 28 : 201-218.
- MANLY, B.F.J., 1991.— *Randomization and Monte Carlo methods in biology*. Chapman and Hall eds., London, 281 pp.
- MANTEL, N., 1967.— The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27 : 209-229.
- MORGAN, B.J.T. & NORTH, P.M., 1980.— On using Cluster-Analysis and Multidimensional Scaling for describing animal movements and bird territories. *Biometry Journal*, 22 : 525-533.
- PETIT, D., 1991.— Evaluation de la richesse faunistique de la vallée de la Planchetorte, sud de Brive (Corrèze). *Annales Scientifiques du Limousin*, 7 : 41-59.
- QUINN, M.A., REUTER, R.L., KEPNER, D.D., WALGENBACH, R.A., BOHLS, P.D., POOLER, R.N., FOSTER, K.C. & SWAIN, J.L., 1991.— Habitat characteristics and grasshopper community dynamics on mixed-grass rangeland. *Canadian Entomologist*, 123: 89-106.
- RITCHIE, M.E. & TILMAN, D., 1992.— Interspecific competition among grasshoppers and their effect on plant abundance in experimental field environments. *Ecologia*, 89 : 524-532.
- SCHOENER, T.W., 1983.— Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, 122 : 240-285.
- SHANNON, C.E., 1948.— The mathematical theory of communication. In C.E. SHANNON & W. WEAVER (eds.), *The mathematical theory of communication* (pp 3-91). Univ. of Illinois Press, Urbana.
- SHEPARD, R.N., 1962.— The analysis of proximities : multidimensional scaling with an unknown distance function. *Psychometrika*, 27 : 125-199, 219-246.
- SMOUSE, P.E., LONG, J.-C. & SOKAL, R.R., 1986.— Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoologist*, 35 : 627-632.
- TER BRAAK, C.F.J., 1986.— Canonical correspondence analysis : a new eigen vector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67 : 1167-1179.
- THIOLOUSE, J. & CHESSEL, D., 1987. Les analyses multivariées en écologie factorielle. *Acta Oecologica-Ecologia generalis*, 8 : 463-480.
- VESTAL, A.G., 1913.— Local distribution of grasshoppers in relation to plant association. *Biology Bulletin*, 25 : 141-180.
- VOISIN, J.-F., 1979.— *Autoécologie et biogéographie des Orthoptères du Massif Central*. Thèse d'état, Université P. et M. Curie, Paris VI, 354 pp.
- WEST, C.C., 1984.— Micro-arthropod and plant species associations in two subantarctic terrestrial communities. *Oikos*, 42 : 66-73.
- WILKINSON, L., 1990.— *SYSTAT, the system for statistics*. Evanston, IL : SYSTAT Inc.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

This work examines the relationship between Orthoptera and plant communities over a period of time and highlights the main factors (or descriptors) influencing Orthoptera diversity and density. The subject has been explored for numerous animal groups, particularly for birds. Vegetation stratification has been shown to be an important factor in the distribution of bird species. For Orthoptera, only the Caelifera (grasshoppers *sensu stricto*) have been well studied. Distribution of grasshoppers within a microhabitat is not random but relates to the taxonomic composition of the vegetation. However, very few studies have attempted to analyse how the main vegetation factors influence the Orthopteran community.

The study was undertaken in a protected area in the northern part of the Limousin region. This area is well diversified with various types of meadows, forest understorey and moors. The sites prospected were relatively stable and undisturbed. Data were collected in early July, August and September. Orthoptera diversity and density were calculated from ground surveys. The height of vegetation and relative humidity were measured directly, whereas the vegetation cover, density and diversity were calculated from abundance - dominance coefficients.

Correlation matrix between stations are derived from density of Orthoptera by stations (matrix O) and density of plant species by stations (matrix F). In order to measure the relationship between both communities, a Non Metric Multidimensional Scaling (NMDS) of the prospection sites was carried out for matrix O (Orthoptera) against matrix F (plant). It was then possible to compare the projections (vegetation vs Orthoptera) for each month using the canonical analysis technique. A Mantel randomization test is also performed. Finally, the coefficients of correlation (Spearman's rho) between Orthoptera density and vegetation factors were calculated.

The results show a close fit between Orthoptera and vegetation for August and September but not for July. This result can be interpreted as corresponding to the progressive structuring of the Orthopteran community, depending on several factors : predation, interspecific competition, micro-migrations at different stages of the development, phylogeny. The density and compacity of vegetation prove to be closely correlated with the density and diversity of Orthoptera, in particular for the group *Juncaceae* + *Gramineae* + *Cyperaceae*. This result can be related to the feeding habits of the Orthoptera which show a preference for this kind of vegetation (i.e., they are graminivorous *sensu lato*). Surprisingly, height of vegetation is not correlated to the density of Orthoptera, possibly because the measurement of this parameter was not sufficiently precise. An index of spatial complexity would undoubtedly give a clearer result. An unexpected result is that relative humidity correlates well with Orthoptera diversity but bears little relation to their density.