

Biogéographie des Orthoptères Tétrigidés du Massif armoricain et de ses marges

François BÉTARD¹

Mots-clés – Orthoptères, Caelifères, Tetrigidae, Tétrix, Ouest de la France.

Résumé – Au sein de l'ordre des Orthoptères, les Tétrigidés, aussi nommés Tétrix, représentent une famille de petits criquets géophiles affichant un niveau de connaissance généralement inférieur à celui des autres familles de criquets, sauterelles et grillons. Basé sur une vaste enquête biogéographique, cet article propose une synthèse actualisée sur les connaissances et la répartition des Tétrigidés du Massif armoricain et de ses bordures sédimentaires. Sept espèces sont confirmées sur le territoire d'étude. L'autoécologie et les données de répartition (anciennes et contemporaines) sont précisées pour chaque taxon. La majorité des espèces sont hygrophiles et colonisent les milieux riverains des cours d'eau, mares et étangs. Deux espèces sont strictement xérophiles et apparaissent très rares régionalement (*Depressotetrix depressa* et *Tetrix tenuicornis explicata*), essentiellement présentes sous forme de stations dispersées sur les bordures sédimentaires du massif ancien. Plusieurs données historiques et récentes sont invalidées, en particulier concernant *Tetrix bipunctata*, absent de l'Ouest de la France.

Abstract – Within the Orthoptera order, the Tetrigids, also called groundhoppers, represent a family of small geophilic locusts displaying a level of knowledge generally lower than that of other families of grasshoppers and crickets. Based on an extensive biogeographic survey, this article proposes an updated synthesis on the knowledge and distribution of Tetrigidae of the Armorican Massif and its sedimentary borders. Seven species are confirmed in the study area. Autoecology and distribution data (old and recent) are specified for each taxon. The majority of species are hygrophilous and colonize riparian habitats near streams, ponds and lakes. Two species are strictly xerophilic and appear very rare regionally (*Depressotetrix depressa* and *Tetrix tenuicornis explicata*), mainly present at dispersed sites on the sedimentary borders of the basement. Several historical and recent data are invalidated, especially concerning *Tetrix bipunctata*, absent from western France.

Introduction

Les Orthoptères (sauterelles, grillons et criquets) font aujourd'hui partie des insectes les mieux connus et les plus étudiés en France, comparativement à d'autres groupes d'invertébrés. Depuis au moins deux décennies, ils bénéficient d'une attention soutenue des naturalistes – notamment grâce à la publication de guides d'identification destinés au grand public, incluant des éditions ou rééditions récentes (BELLMANN & LUQUET, 2009 ; SARDET *et al.*, 2015b) – mais aussi de la part des gestionnaires, car ils constituent souvent de précieux bioindicateurs pour la gestion et la restauration des milieux. Dans l'Ouest de la France, la plupart des régions ou départements font l'objet d'atlas de répartition en cours (e.g., NOËL, 2014 ; TRECUL, 2014 ; BRETAGNE VIVANTE, 2017) ou récemment publiés (STALLEGGER, 2019 ; POITOU-CHARENTES NATURE, 2020).

Cependant, au sein de l'ordre des Orthoptères, le niveau de connaissance demeure assez inégal

selon les familles. Celle des Tétrigidés, ou Tétrix, est assurément l'une des moins connues. Ces petits criquets très discrets et relativement difficiles à déterminer sont souvent délaissés de nombreux naturalistes, quand ils ne sont pas tout simplement ignorés. Leur phénologie décalée par rapport aux autres Orthoptères est un facteur supplémentaire pouvant expliquer la faible attention qui leur est généralement accordée : en effet, la plupart des Tétrix sont immatures quand les autres criquets et sauterelles sont adultes durant l'été. L'absence de chant, combinée à leur faible taille, font qu'ils passent facilement inaperçus. Enfin, la difficulté que peut poser leur détermination, pour des yeux non exercés, peut décourager certains observateurs ou, plus embêtant sans doute, être à l'origine d'erreurs dans les atlas, catalogues et autres rapports d'étude.

L'objectif de cet article est de fournir une synthèse actualisée sur les Orthoptères Tétrigidés à l'échelle du Massif armoricain, sous la forme d'un catalogue spatialisé. Après une présentation de la

¹ Université de Paris, UMR 8586 PRODIG, case courrier 7001, 75013 Paris, courriel : francois.betard@uparis.fr

famille des Tétrigidés aux plans taxinomique, biologique et écologique, les principaux éléments méthodologiques sont exposés. Les résultats de l'enquête biogéographique sont ensuite présentés, accompagnés de cartes de répartition inédites pour chacun des taxons. En focalisant sur une famille d'insectes relativement délaissée des entomologistes, l'objectif est de sensibiliser sur ce groupe plutôt méconnu et de diffuser les connaissances anciennes et récentes accumulées sur le territoire d'étude, afin d'encourager de nouvelles recherches et collectes de données. En effet, les cartes proposées fournissent un état des lieux nécessairement provisoire, invitant à poursuivre et intensifier les prospections aussi bien sur les espèces rares et remarquables, que sur les espèces communes dont la cartographie a encore besoin d'être affinée.

Présentation des Tétrigidés

Classification et taxinomie

Les Tétrigidés (Tetrigidae), aussi nommés Tétrix, représentent une famille de petits criquets géophiles de l'ordre des Orthoptères. Ils sont inclus dans le sous-ordre des Caelifères dont fait aussi partie la famille des Acrididés (Acrididae) qui rassemble la plupart des espèces de criquets présentes en France. Au rang taxinomique supérieur, les Tétrix se rattachent d'abord à l'infraordre des Tetrigidea – dont la morphologie tarsale les éloigne des Caelifères Acrididea – puis à la superfamille des Tetrigoidae au sein de laquelle ils constituent l'unique famille connue dans le monde. Par leur anatomie et leur ascendance phylogénétique, les Tetrigidae se rapprochent des Tridactylidae (CHOPARD, 1951 ; DEFAUT & MORICHON, 2015). Au rang taxinomique inférieur, il existe plusieurs sous-familles dont les Tetriginae (seule sous-famille représentée en France métropolitaine), les autres sous-familles étant essentiellement distribuées dans les régions intertropicales. Onze espèces de Tétrigidés réparties en trois genres sont actuellement connues de France continentale et de Corse. Sur ce total, seules sept espèces peuvent être rencontrées dans le Massif armoricain et sur ses bordures sédimentaires immédiates : *Depressotetrix depressa*, *Paratettix meridionalis*,

Tetrix subulata, *T. bolivari*, *T. ceperoi*, *T. undulata* et *T. tenuicornis*. La taxinomie adoptée dans cet article pour les noms et les statuts d'espèces et de sous-espèces suit la classification adoptée dans la *Faune de France* (DEFAUT & MORICHON, 2015).

Morphologie et polymorphisme

Les Tétrix se caractérisent avant tout par leur petite taille (6-16 mm) et par la forme très particulière de leur pronotum, prolongé vers l'arrière sous forme d'épine dorsale recouvrant l'ensemble de l'abdomen ou le dépassant nettement (fig. 1). Chez les individus adultes, les lobes latéraux du pronotum (ou paranotum) présentent sur leur bord postérieur deux encoches (une seule chez les juvéniles). Au niveau du sinus supérieur dépasse l'élytre ou tegmen, réduit à une minuscule écaille de forme ovoïde (élytres absents chez les juvéniles). Les ailes postérieures sont inégalement développées selon les espèces et, parfois, au sein d'une même espèce (formes macroptère / brachyptère / microptère) comme c'est le cas chez de nombreux Orthoptères. De même, le développement du pronotum est très variable au niveau inter- et intra-spécifique, si bien qu'il est impossible de s'appuyer sur sa longueur pour différencier les taxons. Chez la plupart des espèces, il existe ainsi une forme macropronotale (pronotum long dépassant les fémurs postérieurs) et macroptère (ailes longues atteignant presque ou dépassant l'apex du pronotum) d'une part, et une forme brachypronotale (pronotum court ne dépassant pas ou peu les fémurs postérieurs) et brachyptère (ailes courtes n'atteignant pas tout à fait l'apex du pronotum) voire microptère (ailes très fortement abrégées), d'autre part. Il existe aussi une forme intermédiaire, dite mésopronotale et mésopptère.

Les Tétrigidés montrent également une très grande variabilité d'habitus et de coloration, qui peut être quasi infinie chez certaines espèces, même si la coloration brun-gris domine chez la plupart des sujets. Certains auteurs ont tenté de classer les différents morphes (voir, par exemple, BENTON, 2012), mais il semble difficile d'être exhaustif tant les formes sont variées. Les individus peuvent être unicolores ou bariolés, avec une teinte générale tantôt verdâtre, tantôt testacée, souvent parsemée

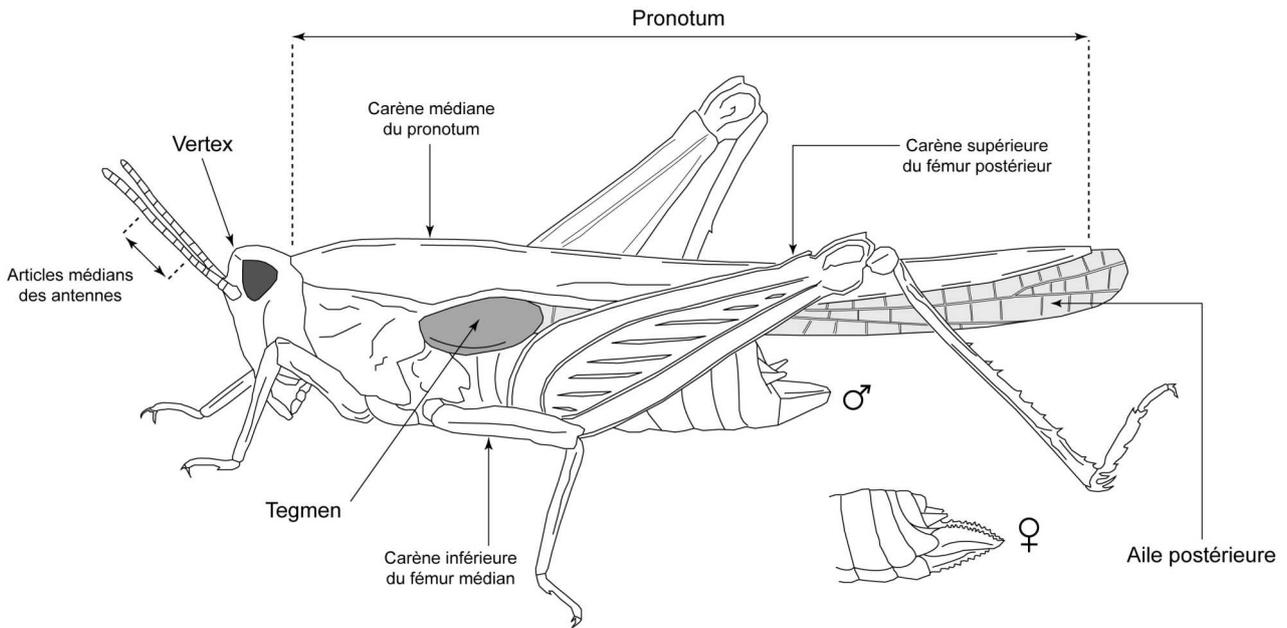


Figure 1. Morphologie d'un Orthoptère Tétrigidé (*Tetrix subulata*). Dessin F. Bétard.

de taches claires ou sombres. Sur le disque du pronotum, certaines espèces présentent fréquemment deux taches noires bien individualisées situées de part et d'autre de la carène médiane (un motif à l'origine du nom *bipunctata* porté par l'une de nos espèces françaises... mais que l'on peut trouver chez d'autres espèces, d'où les nombreuses confusions qui ont pu en découler...). Ce polymorphisme remarquable contribue à rendre difficile la détermination des espèces de Tétrix, en plus de leur petite taille et de critères d'identification souvent multiples nécessitant l'utilisation d'une loupe binoculaire (si possible munie d'un micromètre) pour aboutir à une détermination certaine (tab. 1).

Les mâles et les femelles de Tétrix sont très semblables et présentent un léger dimorphisme concernant la taille, les mâles étant toujours plus petits que les femelles. L'extrémité abdominale des mâles se termine par une plaque sous-génitale de forme triangulaire prolongeant le 9^e sternite, tandis que chez les femelles, les valves de l'ovipositeur sont toujours bien apparentes et fortement denticulées (fig. 1). Un point de vigilance particulier doit être porté aux juvéniles qui, comme énoncé plus haut, se distinguent des adultes par l'absence de tegmina et par la présence d'une seule encoche

au bord postérieur du paranotum, critères distinctifs auxquels on ajoutera l'absence d'interruption de la carène supérieure du fémur postérieur jusqu'au lobe géniculaire (DEVRIESE, 1996, p. 10). Par ailleurs, les juvéniles de tous les Tétrix – au moins chez les espèces françaises – sont à pronotum court et munis d'une carène médiane très saillante, en forme de lame. Cette particularité peut conduire à des erreurs de détermination si les juvéniles sont confondus avec des adultes. Pour la région qui nous concerne, cela pourrait par exemple amener l'observateur à y voir systématiquement des juvéniles du très commun *Tetrix undulata*, à pronotum court et carène médiane saillante, alors qu'il pourrait s'agir d'une tout autre espèce à pronotum long et plat au stade adulte. Il n'est donc pas possible de déterminer les juvéniles de Tétrigidés jusqu'à l'espèce, tout au mieux existe-t-il une clé permettant d'aller jusqu'au genre (DEFAUT & MORICHON, 2015, p. 87).

Biologie et écologie

Comme tous les Orthoptères, les Tétrigidés sont des insectes hétérométaboles, c'est-à-dire que leur cycle biologique se fait par métamorphose progressive et « incomplète », par mues successives, sans stade nymphal entre la larve et l'adulte (contrairement aux insectes holométaboles comme les Lépidoptères et les Coléoptères).

Tableau 1. Critères d'identification pour séparer les différentes espèces de Tetrigidae de l'Ouest de la France

Espèces de Tetrigidae	<i>Depressotetrix depressa</i>	<i>Paratettix meridionalis</i>	<i>Tetrix subulata</i>	<i>Tetrix bolivari</i>	<i>Tetrix ceperoi</i>	<i>Tetrix undulata</i>	<i>Tetrix tenuicornis</i>
Mensurations	♂ 7-12 mm ♀ 8-14 mm	♂ 7-9 mm ♀ 10-12 mm	♂ 8-12 mm ♀ 10-15 mm	♂ : 9-12 mm ♀ : 12-15 mm	♂ : 7-11 mm ♀ : 8-12 mm	♂ : 7-10 mm ♀ : 9-12 mm	♂ : 8-10 mm ♀ : 9-12 mm
Écologie	Xérothermophile, sur substrat calcaire	Hygrophile	Hygrophile	Hygrophile	Hygrophile	Mésophile à hygrophile, sur substrat acide	Xérothermophile, sur substrat calcaire ou sableux
Chorologie	Absent du Massif armoricain, présent sur ses bordures séd.	Distribution méridionale, absent de Bretagne et Normandie	Présent partout dans le Massif armoricain	Données éparées : <i>a priori</i> absent de Bretagne	Présent partout dans le Massif armoricain	Présent partout dans le Massif armoricain	Distribution continentale, absent de Bretagne et des littoraux
Habitus	Aspect massif et granuleux, coloration variable	Aspect lisse et élancé, coloration variable	Coloration souvent assez homogène (gris ou brun)	Aspect plus massif que <i>T. subulata</i>	Aspect élancé, nuances de vert assez fréquentes	Aspect massif, coloration variable	Aspect massif, souvent avec 2 taches noires sur le dessus
Longueur du pronotum	Long ou court	Long	Long, rarement court	Long	Long	Court, rarement long	Court, rarement long
Forme du pronotum	Déprimé entre les carènes médiane et latérales très saillantes	<u>Plat vu transversalement</u>	<u>Plat vu transversalement</u>	Plat ou légèrement déprimé entre les <u>carènes latérales assez saillantes</u>	<u>En forme de toit vu transversalement</u>	<u>En forme de toit vu transversalement</u>	<u>En forme de toit vu transversalement</u>
Carène médiane du pronotum	Très saillante, <u>s'affaisse brusquement au milieu</u>	Peu saillante, <u>s'efface ~1 mm avant le bord antérieur</u>	<u>Peu saillante et presque droite vue de profil</u>	<u>Peu saillante et presque droite vue de profil</u>	<u>Saillante (en « lame de couteau ») et légèrement bombée</u>	<u>Très saillante et nettement bombée vue de profil</u>	<u>Très saillante et nettement bombée vue de profil</u>
Bord antérieur du pronotum	Subdroit	Subdroit	Subdroit	Subdroit	Subdroit	Anguleux	Subdroit
Distance interoculaire	Plus large qu'un œil	<u>Nettement plus étroite qu'un œil</u>	<u>Nettement plus large qu'un œil (>1,3 x)</u>	<u>Nettement plus large qu'un œil (>1,3 x)</u>	<u>Egale à la largeur d'un œil ou tout au plus 1,3 x</u>	Nettement plus large qu'un œil	Nettement plus large qu'un œil
Bord antérieur du vertex	Tronqué, dépassant légèrement les yeux	Tronqué, ne dépassant pas les yeux	<u>Subanguleux, dépassant nettement les yeux</u>	<u>Tronqué, ne dépassant pas ou peu des yeux</u>	<u>Tronqué, ne dépassant pas ou peu des yeux</u>	<u>Anguleux, dépassant nettement les yeux</u>	<u>Tronqué, ne dépassant pas ou peu des yeux</u>
Carène inférieure du fémur médian	Ondulée	Ondulée	<u>Droite, non ondulée</u>	<u>Ondulée</u>	<u>Ondulée</u>	Ondulée	Peu ondulée
Fémurs postérieurs	Épais : < 3 fois longs comme ils sont larges	Épais : < 3 fois longs comme ils sont larges	Étroit : 3,3 à 3,5 fois longs comme ils sont larges	Épais : 2,7 à 3 fois longs comme ils sont larges	Épais : 2,7 à 3 fois longs comme ils sont larges	Étroits : 3 à 3,5 fois longs comme ils sont larges	Épais : < 3 fois longs comme ils sont larges
Carène supérieure du fémur postérieur	Subdroite ou faiblement infléchie près du genou	Brusquement infléchie près du genou	<u>Subdroite ou faiblement infléchie près du genou</u>	<u>Brusquement infléchie près du genou</u>	<u>Brusquement infléchie près du genou</u>	Subdroite ou faiblement infléchie près du genou	Subdroite ou faiblement infléchie près du genou
Ailes	Courtes (rarement longues)	Longues : dépassant nettement le pronotum	Longues : dépassant faiblement le pronotum	Longues : dépassant faiblement le pronotum	Longues : dépassant faiblement le pronotum	Courtes : 2 à 5 mm plus courtes que le pronotum	Longues : ~1 mm plus courtes que le pronotum
Antennes	Assez longues	Assez longues	Assez courtes	Assez longues	Assez longues	<u>Courtes : ~1,5 x les fémurs antérieurs</u>	<u>Longues et grêles</u>
Articles médians des antennes	2 à 3 fois longs comme ils sont larges	2 à 3 fois longs comme ils sont larges	2 à 3 fois longs comme ils sont larges	2 à 3 fois longs comme ils sont larges	2 à 3 fois longs comme ils sont larges	<u>~3 fois longs comme ils sont larges</u>	<u>~4 fois longs comme ils sont larges</u>

Souligné : les critères les plus faciles à observer et les plus fiables pour chaque espèce.

La ponte s'effectue tout au long du printemps dans un substrat meuble ou dans la mousse, souvent à proximité de l'eau. Chez les Tétrix, les œufs diffèrent de ceux des autres criquets par leur extrémité antérieure terminée en un appendice allongé, en forme de « corne » (HARTLEY, 1962), et les œufs, groupés, sont disposés dans le sol verticalement, la pointe en haut (CHOPARD, 1938, p. 197). La période embryonnaire commence immédiatement suivant la ponte, puis les larves éclosent peu de temps après (entre trois et quatre semaines). La phase larvaire se déroule en cinq stades chez les mâles, six chez les femelles, avant que se produise la mue imaginale (FARROW, 1964 ; DEFAUT & MORICHON, 2015). La particularité des Tétrigidés, au sein de l'ordre des Orthoptères, est que l'on peut observer la présence d'adultes toute l'année avec deux maximums densitaires, l'un au printemps (avril-mai), l'autre à l'automne (septembre-octobre). Pour autant, toutes les espèces sont monovoltines dans la région (une seule génération d'adultes par an). Cette phénologie particulière est liée à la date plus ou moins précoce de ponte et d'éclosion consécutive : les pontes précoces (mars-avril) donneront le maximum d'adultes à l'automne (ces derniers passeront ainsi l'hiver à l'état d'imago sexuellement imparfait), tandis que les pontes tardives (mai-juin) produiront le maximum densitaire adulte au printemps suivant (les individus passeront alors l'hiver à l'état de larve âgée), indiquant ainsi une diapause ou une quiescence à des stades différents (PORAS, 1981). Dans tous les cas, la reproduction intervient au printemps après que les individus aient hiverné à l'état juvénile ou adulte.

En l'absence d'organes leur permettant de produire des stridulations (contrairement à la plupart des Orthoptères), le comportement de cour semble se faire, selon les espèces, soit de façon vibratoire par tambourinement du sol avec les pattes antérieures et médianes voire avec l'abdomen (KOCAREK, 2010 ; KOCAREK *et al.*, 2011), soit de façon visuelle par balancement simultané du pronotum et des pattes postérieures (« pronotal bobbing » : HOCHKIRCH *et al.*, 2006), soit encore par tremblement des ailes sans que l'on sache vraiment s'il s'agit d'un mode de communication visuel ou vibratoire (BELLMANN & LUQUET, 2009 ; KOCAREK,

2010 ; KOCAREK *et al.*, 2011). Des cas de reproduction parthénogénétique ont été mentionnés pour *Tetrix subulata*, *T. undulata* et *T. tenuicornis* (DEVRIESE, 1996 ; DEFAUT & MORICHON, 2015).

Sur le plan écologique, les Tétrigidés apparaissent comme des espèces pionnières, colonisant les milieux dénudés ou à faible recouvrement végétal (DEVRIESE, 1996). En tant qu'espèces géophiles, certaines montrent une prédilection certaine pour les vases humides ou saisonnièrement exondées des bords de mares ou d'étangs (*Paratettix meridionalis*, *Tetrix subulata*, *T. ceperoi*, *T. bolivari*), mais on peut aussi les rencontrer sur les berges sablo-graveleuses ou sablo-vaseuses des cours d'eau de rangs variés ; d'autres espèces sont clairement xéro-thermophiles et colonisent exclusivement les pelouses sèches et écorchées, au moins dans la région qui nous concerne (*Depressotettix depressa*, *Tetrix tenuicornis*) ; d'autres encore se montrent plus ubiquistes et peuvent s'observer dans une large gamme de milieux (secs ou humides, ouverts ou semi-fermés), comme *Tetrix undulata*. Les Tétrigidés seraient surtout actifs le matin (DEVRIESE, 1996). Dans les milieux qu'ils occupent, ils se nourrissent essentiellement d'algues, de mousses et de lichens, ainsi que de microdébris végétaux et mycéliens et de matières plus ou moins humifiées (KOCAREK *et al.*, 2008 ; KURAVOVA & KOCAREK, 2015 ; KURAVOVA *et al.*, 2016 ; KURAVOVA & KOCAREK, 2017). Ils servent eux-mêmes de nourriture pour les amphibiens, les oiseaux, les araignées et divers insectes et animaux entomophages dans les habitats qu'ils partagent. Leur remarquable homochromie avec le substrat ou le milieu environnant constitue leur principale stratégie pour échapper à cette prédation. En situation d'extrême danger, ils se réfugient dans la végétation et certaines espèces n'hésitent pas à plonger dans l'eau, montrant alors une excellente aptitude à nager, comme c'est le cas de *Paratettix meridionalis* (DEFAUT & MORICHON, 2015), quand d'autres encore n'hésitent pas à se séparer volontairement d'une patte postérieure.

Récolte et collection

La prospection à vue, de préférence au printemps (avril-mai) ou à l'automne (septembre-

octobre), constitue le principal moyen de repérer les Tétrigidés adultes (donc déterminables jusqu'à l'espèce) dans leurs habitats électifs. Leur petite taille nécessite d'avoir une excellente vue (!) et souvent de courber le dos pour commencer à les distinguer ou à les voir sauter dans les zones dénudées. Le cliquetis que produit leur saut dans la vase ou sur les feuilles mortes peut alerter de leur présence. L'observateur peut tenter de débusquer les individus réfugiés dans la végétation herbacée en les repoussant vers les plages de sol nu ou à proximité de l'eau. Une fois les individus repérés, il est nécessaire de les capturer à l'aide d'un filet à insectes. Précisons que plusieurs espèces de Tétrigidés peuvent cohabiter avec des populations en mélange sur un même site : il est donc préférable de capturer plusieurs individus (mâles et femelles) pour pouvoir ensuite les déterminer et vérifier, le cas échéant, la présence ou non de plusieurs espèces. Le filet fauchoir est une technique complémentaire qui peut être utilisée dans les milieux prairiaux. Des captures peuvent également être réalisées de façon indirecte et passive par l'utilisation de pièges destinés à l'inventaire d'autres insectes (coléoptères, hyménoptères) : pièges au sol (pièges jaunes, pièges Barber) et pièges à interception (tente Malaise, piège cornet). Une loupe de poche à grossissement x10 ou x20 s'avère indispensable pour un premier examen sur le terrain des critères morphologiques les plus visibles et peut suffire pour les espèces « faciles » à déterminer ou qui présentent peu de risques de confusion (e.g., *Depressotetrix depressa*). Mais dans l'immense majorité des cas, il est nécessaire de prélever et conserver les individus pour un examen rapproché des détails morphologiques à la loupe binoculaire à grossissement x30 minimum et, si possible, de faire des mensurations à l'aide d'un micromètre (voir DEFAUT & MORICHON, 2015, p. 72-74, pour la liste et la représentation des principales mensurations utiles).

Par ailleurs, il est préférable de disposer d'une collection de référence pour comparer les individus capturés avec les exemplaires en collection (fig. 2). À défaut, la macrophotographie peut constituer une méthode alternative permettant une détermination ou une validation *a posteriori* : dans ce cas, il est

nécessaire de faire au moins une vue de dessus (notamment pour l'observation du vertex et de l'espace interoculaire) et une vue de profil (notamment pour l'observation de la forme du pronotum et de sa carène médiane). Certains détails morphologiques peuvent être photographiés avec un plus grand niveau de zoom si l'appareil et l'objectif utilisés le permettent (carène inférieure du fémur médian, carène supérieure du fémur postérieur, articles médians des antennes : fig. 1). En cas de capture de larves indéterminées, l'élevage jusqu'au stade adulte est envisageable, ce qui permet en même temps de confirmer l'indigénat des espèces sur les stations où les individus ont été prélevés. Les principaux critères de détermination pour les sept espèces de Tétrigidés présentes dans l'Ouest de la France sont réunis ici sous forme de tableau synthétique et comparatif (tab. 1). En sus, le lecteur pourra se référer aux clés illustrées récemment publiées dans la *Faune de France* consacrée aux criquets (DEFAUT & MORICHON, 2015) et/ou dans le cahier d'identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg et Suisse (SARDET *et al.*, 2015b). Des croquis et compléments utiles peuvent être trouvés dans les clés de HARZ (1975), DEVRIESE (1996), CORAY & THORENS (2001), CLEMOT (2012), SANQUER (2014) et POITOU-CHARENTES NATURE (2020).



Figure 2. Spécimens de Tétrigidés conservés dans une collection de référence (coll. F. Bétard).

Matériels et méthodes

Limites géographiques

L'étendue géographique du présent catalogue comprend l'ensemble des départements du Massif armoricain, y compris ceux qui ne sont que

partiellement dans cette dition, soit 13 départements répartis dans 4 régions administratives : Bretagne (Côtes-d'Armor, Finistère, Ille-et-Vilaine, Morbihan), Pays de la Loire (Loire-Atlantique, Maine-et-Loire, Mayenne, Sarthe, Vendée), Normandie (Calvados, Manche, Orne) et Nouvelle-Aquitaine (Deux-Sèvres). Les Tétrigidés étudiés ici correspondent donc uniquement à des taxons de plaine ou de basse altitude (<500 m). La géologie de l'aire étudiée est dominée par des terrains acides correspondant aux roches précambriennes et paléozoïques du Massif armoricain (granitoïdes et enveloppes méta-sédimentaires). Toutefois, le territoire intègre les bordures sédimentaires du massif ancien, correspondant aux auréoles jurassiques ou crétacées externes des bassins parisien (à l'est) et aquitain (au sud), à dominante calcaire. De tels contrastes géologiques sont intéressants à examiner au regard de la répartition des Tétrigidés, car certaines espèces sont connues pour avoir des exigences particulières vis-à-vis du substrat, tantôt avec une préférence pour les substrats acides (*Tetrix undulata* : SARDET, 2011), tantôt pour les substrats calcaires (*Depressotetrix depressa* : PERROTIN, 2001). L'influence océanique est un trait marquant du climat régional : cette influence semble également jouer sur la répartition de certaines espèces, en particulier *Tetrix tenuicornis* pour lequel la corrélation semble négative (absent de Bretagne et des secteurs proches des littoraux). Enfin, la position biogéographique de l'aire d'étude, entre le domaine néморal au nord et le domaine subméditerranéen aquitain au sud (DEFAUT, 2001), est intéressante à analyser pour commenter la distribution des taxons, incluant plusieurs espèces méridionales en limite de répartition et/ou à progression rapide probablement sous l'effet du réchauffement climatique (e.g., *Paratettix meridionalis*).

Collecte des données

Pour le recueil des informations, une enquête ciblée a été conduite entre mai et septembre 2019 auprès des coordinateurs régionaux et départementaux en charge de l'inventaire et de la cartographie des Orthoptères. Il s'est agi de collecter les données recueillies dans les bases existantes par les associations naturalistes de référence,

spécifiquement pour le groupe des Tétrix, avec le maximum de précisions possibles (le minimum étant l'observateur, le nom scientifique de l'espèce, la date et le lieu d'observation avec les coordonnées géographiques précises de la station ou, à défaut, la commune correspondante). Les sources des données recueillies pour les différents départements et régions sont fournies dans le tableau 2. La répartition et le nombre de données envoyées par chaque association sont précisés sur la figure 3. Ces données demeurent la propriété des associations consultées, dont l'accord devra être sollicité pour avoir accès aux données brutes ou pour toute autre utilisation. Au total, la base de données créée spécialement pour ce travail rassemble 6 141 occurrences, après élimination des doublons au sein de chaque taxon (fig. 4). On entend par « occurrence » l'observation d'un taxon, pour une station, une date et un observateur donnés.

Tableau 2. Source des données utilisées

Région	Département	Source des données	
Bretagne	Côtes-d'Armor	Bretagne Vivante	
	Finistère		
	Ille-et-Vilaine		
	Morbihan		
Pays de la Loire	Loire-Atlantique	Atlas Entomologique Régional + Bretagne Vivante	CEN Pays de la Loire
	Maine-et-Loire	CPIE Loire Anjou	
	Mayenne	Noël, 2014 + Faune-Maine	
	Sarthe	Faune-Maine	
	Vendée	Atlas Entomologique Régional + Naturalistes Vendéens + Faune-Vendée	
Normandie	Calvados	Coordination Orthoptères Normandie (Stallegger, 2019)	
	Manche		
	Orne		
Nouvelle-Aquitaine	Deux-Sèvres	Deux-Sèvres Nature Environnement	

Un travail de recherche bibliographique a été réalisé parallèlement, incluant la consultation des publications anciennes. Les quelques données « historiques » (i.e. antérieures à 1990 ; n=74) ont ainsi été intégrées à l'inventaire cartographique, parallèlement aux nombreuses données issues des prospections « contemporaines » (1990-2019 ; n=6067). Cependant, seules les données historiques certaines ou préalablement vérifiées à partir de spécimens en collection ont été retenues.

En effet, de nombreux témoignages historiques concernant les Tétrix dans l'Ouest de la France s'avèrent douteux ou erronés – d'autant que la taxinomie des Tétrigidés a longtemps été confuse et que certaines espèces ont été séparées tardivement – et la vérification systématique des spécimens visés dans les collections publiques ou

privées n'est pas toujours possible. Par exemple, les matériaux examinés par KRUSEMAN (1988) à partir des collections des muséums de Paris et d'Amsterdam contiennent plusieurs données qui ont été ultérieurement invalidées dans l'atlas national des Orthoptères de l'UEF (DEFAUT *et al.*, 2009). De la même manière, les mentions de *Tetrix*

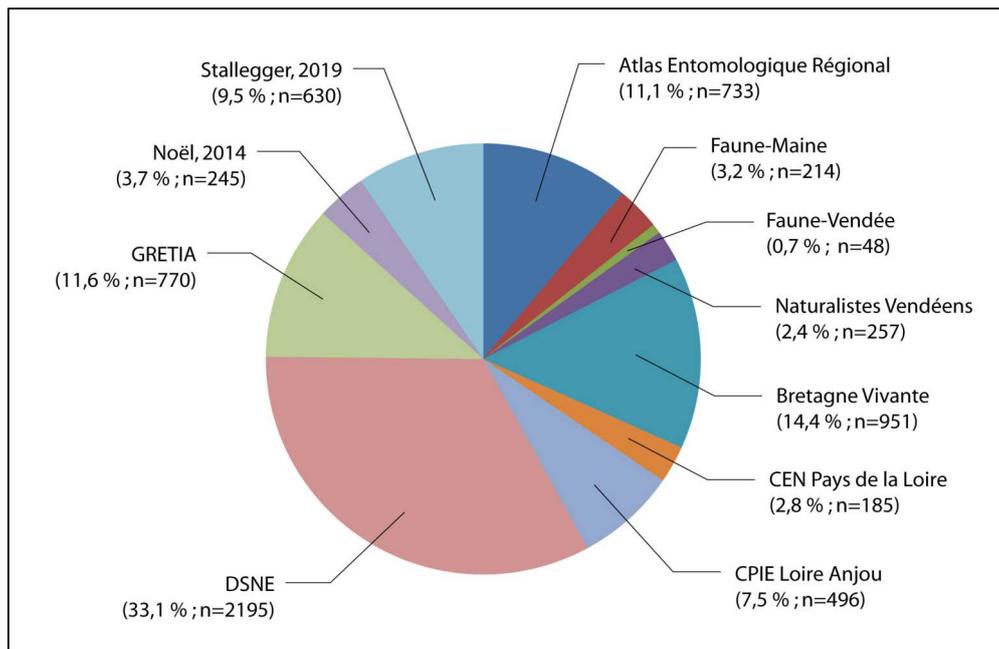


Figure 3. Répartition des données selon la source (avant élimination des doublons).

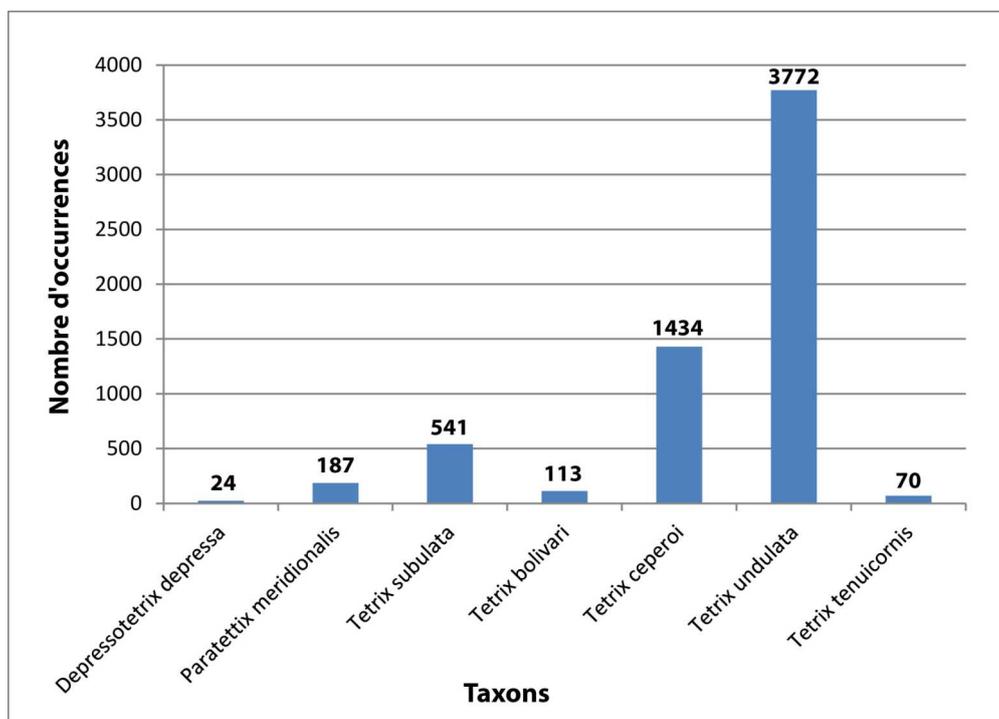


Figure 4. Nombre d'occurrences par taxon (après élimination des doublons).

bipunctata dans l'Ouest de la France ont été systématiquement mises en doute (confusions probables avec *T. undulata* ou *T. tenuicornis*), cette espèce ayant une distribution limitée au tiers oriental de la France (SARDET *et al.*, 2015a). D'autres témoignages de *T. bipunctata* qui concernent plusieurs départements armoricains figurent dans l'atlas des Orthoptères et des Mantides de France (VOISIN, 2003) ainsi que sur le portail cartographique de l'INPN (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/66028), mais là encore il s'agit de données douteuses ou erronées, volontairement exclues de l'analyse. Un inventaire systématique des collections muséologiques reste à réaliser pour contrôler l'ensemble des données historiques – tout du moins celles qui peuvent l'être – mais un tel travail dépasse de loin le cadre de cette étude.

Cartographie des espèces

La cartographie des espèces a été réalisée sous système d'information géographique (ArcGIS® 10.4) à partir des données d'occurrences aux coordonnées géographiques les plus précises (coordonnées XY projetées dans le système WGS 84 / UTM zone 30 N). Les informations de géolocalisation correspondent au lieu exact d'observation ou aux coordonnées de la station. Pour les données où la seule indication géographique est la commune sans autre précision, l'information de localisation retenue est le centroïde de la commune (couche IGN 2016). C'est le cas de la plupart des données historiques retenues et cartographiées dans cet inventaire. Les cartographies réalisées sont à manier avec prudence et à interpréter avec discernement. En effet, les données de répartition et la densité des observations dépendent directement de la pression d'observation et du réseau d'observateurs (lui-même lié au réseau d'associations naturalistes ; fig. 3), s'agissant ici d'un groupe taxinomique qui ne bénéficie pas des mêmes niveaux d'attrait et de connaissance selon les départements. Au final, les résultats spatialisés de cette étude doivent être considérés comme des cartographies provisoires visant à fournir une image synthétique à un instant t, reflet de l'état actuel des connaissances sur la répartition des Tétrigidés du Massif armoricain et de ses marges.

Résultats de l'enquête biogéographique

Chacune des sept espèces de Tétrigidés représentées sur le territoire d'étude est présentée dans une description synthétique et accompagnée d'une carte de répartition. Pour chaque espèce, on retrouve une brève description de son habitus et de ses traits morphologiques caractéristiques, des formes ptéro-pronotales existantes, et de son autoécologie. La description des espèces et les photographies qui les accompagnent (fig. 5) sont données à titre indicatif et illustratif et ne peuvent se substituer à un examen à la loupe binoculaire des spécimens pour une détermination fiable. Des informations complémentaires concernant les observations anciennes et récentes des espèces ainsi qu'un commentaire sur leur statut de rareté et de vulnérabilité à l'échelle du territoire d'étude sont fournis en se basant sur l'état actuel des connaissances et de leur répartition. Un tableau de présence des espèces (état en décembre 2019) pour les treize départements armoricains est également fourni (tab. 3).

Depressotetrix depressa (Brisout de Barneville, 1849)

Depressotetrix depressa, le Tétrix déprimé, est la seule espèce de Tétrigidé qui ne présente pas ou peu de risque de confusion. Chez cette espèce d'allure trapue, le pronotum, déprimé, possède une carène médiane saillante qui s'abaisse brusquement un peu avant l'apex des tegmina (fig. 5a). Ce caractère, propre à l'espèce, en fait un critère facile d'identification au sein d'une famille où les taxons sont de détermination souvent délicate. La coloration des individus est très variable, allant du brun au gris, avec souvent des taches noires et blanches sur le dessus du pronotum. L'espèce présente deux formes pouvant être rencontrées sur le territoire d'étude :

- *f. depressa* Brisout de Barneville, 1849 = forme brachypronotale et microptère ;

- *f. acuminata* Brisout de Barneville, 1850 = forme mésopronotale et mésoptère.

Depressotetrix depressa occupe toute l'Europe du Sud (DEFAUT & MORICHON, 2015). En France, sa distribution est essentiellement méridionale,



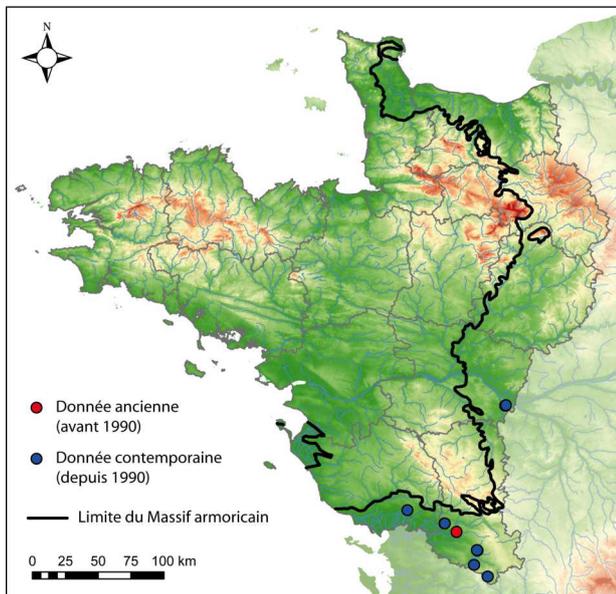
Figure 5. Les différentes espèces de Tétrigidés présentes dans le Massif armoricain et sur ses marges. a : *Depressotetrix depressa* ♀ ; b : *Paratettix meridionalis* ♀ ; c : *Tettix subulata* ♀ ; d : *Tettix subulata f. attenuata* ♀ ; e : *Tettix bolivari* ♂ ; f : *Tettix ceperoi* ♀ ; g : *Tettix undulata* ♀ ; *Tettix tenuicornis* ♂. Clichés : F. Bétard.

Tableau 3. Tableau de présence des espèces par département

Espèces de Tetrigidae	14	22	29	35	44	49	50	53	56	61	72	79	85
<i>Depressotetrix depressa</i>						●						⊙	●
<i>Paratettix meridionalis</i>					●	●						●	●
<i>Tetrix subulata</i>	●	⊙	●	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙
<i>Tetrix bolivari</i>	●				●	●		●			●	●	⊙
<i>Tetrix ceperoi</i>	●	●	●	⊙	⊙	●	⊙	⊙	⊙	●	⊙	⊙	⊙
<i>Tetrix undulata</i>	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	●	⊙	●	⊙	●	⊙	⊙	⊙
<i>Tetrix tenuicornis</i>	●				●	●				●	●	●	

⊙ Espèce ayant fait l'objet d'au moins une donnée historique (<1990) et d'au moins une donnée contemporaine (≥1990).
 ● Espèce ayant fait l'objet d'au moins une donnée contemporaine (≥1990) et non observée avant.

notamment méditerranéenne ; sa limite nord est actuellement située dans le Maine-et-Loire (Champigny). Xéro-thermophile dans nos régions, l'espèce affectionne les pelouses sèches écorchées, notamment calcicoles, telles qu'on les trouve encore sur les carreaux secs des anciennes carrières de calcaire. Toutes les mentions de l'espèce sur le territoire d'étude sont dans ce type de station et sont situées sur les bordures sédimentaires (calcaires) du Massif armoricain (fig. 6).

Figure 6. Carte des occurrences de *Depressotetrix depressa*.

Il existe une seule mention historique de l'espèce sur le territoire d'étude. En effet, GELIN (1908) signale sa présence en Deux-Sèvres au tout début du XX^e siècle : « J'ai recueilli à Niort, en octobre, puis en mars et avril, une vingtaine

d'exemplaires de forte taille de la variété *acuminata*. Ils sautaient sur les pavés des trottoirs et s'accrochaient aux murs ». Si le lieu d'observation peut paraître surprenant compte tenu de l'autoécologie de l'espèce, la validité de cette donnée ancienne ne fait aucun doute, puisque les individus décrits par le naturaliste sont conservés dans la collection Gelin du Musée Bernard d'Agesci à Niort (DORE/DSNE, comm. pers.). L'espèce a été découverte beaucoup plus récemment dans le Maine-et-Loire sur les pelouses de Champigny (MOURGAUD, 1999) et en Vendée dans l'ancienne carrière des fours à chaux de Benet (PERROTIN, 2001).

En France, *Depressotetrix depressa* n'est pas une espèce très fréquente (DEFAUT & MORICHON, 2015). Si elle est assez commune sur le pourtour méditerranéen, elle est très rare dans l'Ouest de la France où ses stations sont très dispersées (fig. 6). Son statut de rareté et ses exigences écologiques lui valent d'être classée parmi les espèces déterminantes de ZNIEFF en Pays de la Loire et Poitou-Charentes. Dans le domaine sub-méditerranéen aquitain auquel se rattache le Sud armoricain, elle est considérée dans la liste rouge de SARDET & DEFAUT (2004) comme « menacée, à surveiller ». Cependant, il est difficile de statuer sur la dynamique de ses populations depuis un siècle. Alors que sa découverte relativement récente en Maine-et-Loire (1999) et en Vendée (2000) suggère une possible progression de ce taxon méridional, et donc une extension de son aire de distribution vers le nord, plusieurs mentions historiques dans le Bassin de Paris (Fontainebleau, Paris, Assis-sur-Serre dans l'Aisne, 1891 in KRUSEMAN, 1988), n'ont

pas été renouvelées, ce qui pourrait suggérer au contraire une régression de son aire de distribution. Son observation ancienne en milieu urbain ou fortement anthropisé (Niort) n'a jamais été reconduite, ici ou ailleurs ; au contraire, l'espèce semble actuellement très spécialisée dans nos régions, où larves et adultes fréquentent exclusivement des pelouses calcicoles écorchées.

***Paratettix meridionalis* (Rambur, 1838)**

Contrairement au taxon précédent, *Paratettix meridionalis*, le Tétrix des plages, présente une silhouette étroite et élancée, avec un pronotum plat et allongé duquel dépassent largement les ailes postérieures (fig. 5b). En Europe occidentale, on ne connaît que cette forme macronotale et macroptère (DEFAUT & MORICHON, 2015). L'espace interoculaire est très étroit (moins large qu'un œil), ce qui constitue un excellent critère d'identification de l'espèce (tab. 1). Une autre particularité concerne la carène médiane du pronotum qui s'efface peu avant le bord antérieur, après une petite saillie arrondie (SARDET *et al.*, 2015b). En revanche, la robe est très variable, souvent brune ou grise, parfois verdâtre, régulièrement bariolée ou marbrée de taches noires et blanchâtres.

Paratettix meridionalis est présent en Europe méridionale et en Asie orientale (à l'est jusqu'en Turquie et Israël), mais aussi au sud du Bassin méditerranéen (Afrique du Nord) (DEFAUT & MORICHON, 2015). En France, l'aire de distribution de *Paratettix meridionalis*, qui s'étend sur la moitié sud du pays, ressemble beaucoup à celle de *Depressotettix depressa*. Les stations récemment découvertes dans le nord de l'Anjou (COURANT, 2019) matérialisent la limite septentrionale de son aire de répartition actuelle. Elle apparaît très commune au sud du territoire d'étude (fig. 7). *Paratettix meridionalis* est une espèce hygrophile. Elle colonise une large gamme de milieux humides, plus ou moins dénudés, toujours à proximité des eaux (courantes ou stagnantes) : vases exondées des étangs et des plaines alluviales d'inondation, berges sableuses ou graveleuses de cours d'eau de tailles variées, marécages herbeux et prairies humides possédant des plages de sol nu (>20 %).

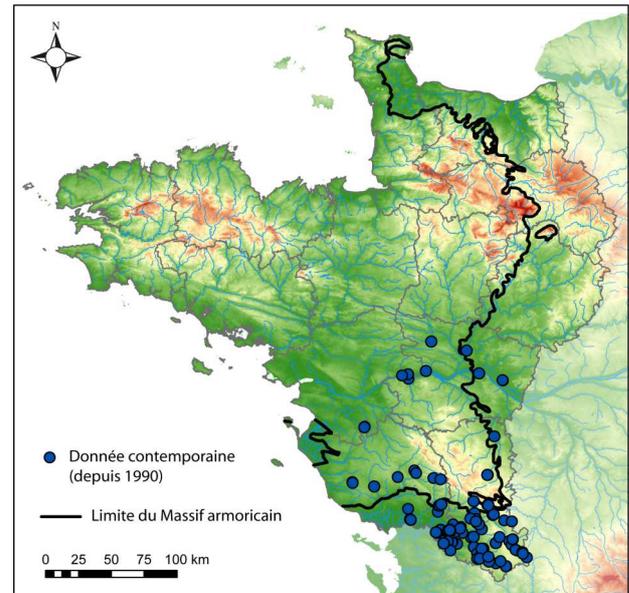


Figure 7. Carte des occurrences de *Paratettix meridionalis*.

Il n'existe aucune mention ancienne de l'espèce sur le territoire d'étude, ce qui pourrait indiquer une progression récente vers le nord (à moins qu'elle ait été longtemps confondue avec d'autres espèces du genre *Tettix* ?). L'espèce a été observée pour la première fois en Vendée en 2008 par M. Clémot à Sainte-Flaive-des-Loups, puis confirmée après captures d'individus adultes et de larves âgées sur le même site trois ans plus tard (CLÉMOT & TRECUL, 2011). Depuis 2010, les découvertes de nouvelles stations se sont multipliées en Vendée (BÉTARD, 2013), Maine-et-Loire (COURANT, 2019) et Deux-Sèvres (POITOU-CHARENTES NATURE, 2020) où elle apparaît désormais comme une espèce commune. Elle a été observée pour la première fois en Loire-Atlantique en 2017 sur les bords de Loire (Anetz ; Trécul, tém. AER).

La découverte récente de cette espèce méridionale sur le territoire d'étude et la multiplication des observations, au cours de la décennie 2010, semblent confirmer une dynamique de progression rapide de ce Tétrix macroptère à bonne capacité de dispersion, sans doute favorisée par le réchauffement climatique contemporain (BÉTARD, 2013). Les stations récemment découvertes en Maine-et-Loire et Loire-Atlantique peuvent être considérées comme une limite très temporaire de sa répartition au nord. Peu exigeante écolo-

giquement, cette espèce devrait être trouvée sur de nombreuses localités nouvelles dans les années à venir, à l'ouest jusqu'au littoral et au nord au moins jusqu'à la Loire et probablement au-delà.

***Tetrix subulata* (Linnaeus, 1758)**

Tetrix subulata, le Tétrix riverain, est une espèce à pronotum généralement long (Fig. 5c), mais il n'est pas rare de rencontrer la forme brachypronotale et brachyptère, nommée *attenuata* (Selys, 1862). Dans les deux cas, la silhouette est élancée et l'épine pronotale dépasse les genoux postérieurs (de très peu pour la forme *attenuata* : Fig. 5d). Vu de profil, le pronotum est plat et la carène médiane est très peu saillante. L'espèce se distingue de *Tetrix bolivari* et de *T. ceperoi* notamment par la forme du vertex, au bord subanguleux et dépassant nettement des yeux, ainsi que par des fémurs postérieurs plus étroits (pour une séparation rigoureuse, voir l'ensemble des caractères soulignés dans le tableau 1). Sa couleur est très variable, le plus souvent brun ou gris, et fréquemment de teinte plus claire sur le dessus du pronotum.

L'aire de distribution de *Tetrix subulata* est très large puisqu'elle couvre tout l'hémisphère nord (DEFAUT & MORICHON, 2015). En France, l'espèce est connue de presque tous les départements, sauf en Corse et sur la côte provençale où elle paraît absente (SARDET *et al.*, 2015b). Espèce hygrophile, elle demeure assez peu exigeante quant au type d'habitat puisqu'on la retrouve aussi bien sur les sols nus des vasières et des plages humides du littoral, que dans les prairies humides plus ou moins clairsemées de l'intérieur et des grandes plaines alluviales, dans ce cas régulièrement en mélange avec *Tetrix undulata*. Selon DEFAUT & MORICHON (2015), elle aurait une préférence pour les sols argileux ou marneux riches en bases et éviterait au contraire les tourbières acides.

À l'échelle du territoire d'étude, il existe plusieurs mentions historiques de cette espèce incluant plusieurs données vérifiables ou déjà vérifiées dans les collections (par exemple, la collection Jean des Abbayes, vérifiée par DUSOULIER (2004), où au moins l'un des spécimens étiquetés *T. subulata* est en fait un *T. ceperoi*). À partir de son inventaire des collections du muséum de Paris, KRUSEMAN (1988)

l'indique comme étant « historiquement » présent dans la plupart des départements armoricains mais il faudrait là aussi reconstruire l'ensemble des spécimens car les confusions sont nombreuses avec *T. ceperoi* et, peut-être plus encore, avec *T. bolivari*. Il en va de même des citations de l'espèce par DESPORTES (1820), BUREAU (1855), MILLET (1870), DOMINIQUE (1893), GELIN (1908), LETACQ (1922), GADEAU DE KERVILLE (1932), MONGUILLON (1934) ou encore SELIER (1946), à manier avec prudence et discernement. De nombreuses données récentes mériteraient sans doute d'être vérifiées pour les mêmes raisons, et il se pourrait que l'espèce soit finalement moins fréquente qu'il n'y paraît sur la carte du Massif armoricain (fig. 8), où l'acidité du substrat pourrait être un facteur limitant sur le plan autoécologique. Toutefois, elle semble bien implantée dans certaines grandes vallées, comme le Val de Loire, les vallées des Sèvres Nantaise et Niortaise, ou encore celles de la Sarthe, de la Mayenne et du Loir.

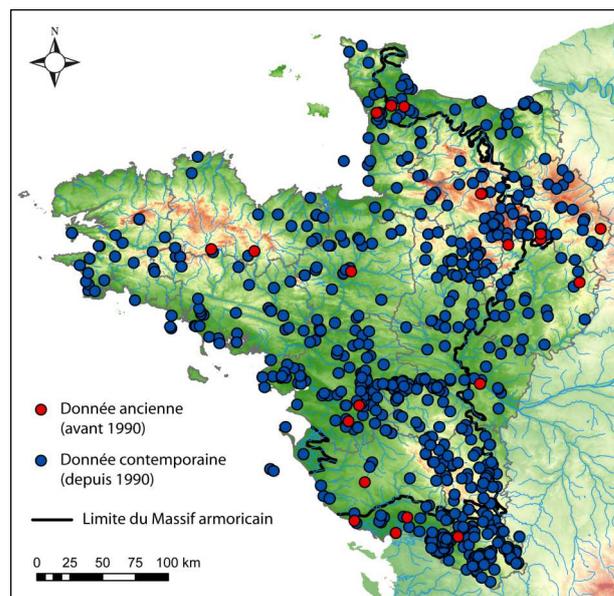


Figure 8. Carte des occurrences de *Tetrix subulata*.

Quoi qu'il en soit, *Tetrix subulata* ne semble pas menacé à l'heure actuelle, au moins sur le territoire qui nous concerne, même si la régression des zones humides est un facteur potentiel de réduction de ses populations. Son excellente aptitude au vol – mais uniquement pour la forme macropronotale et macroptère, la plus fréquente – lui offre de bonnes capacités de déplacement et de dispersion, et finalement d'adaptation aux changements.

Tetrix bolivari Saulcy in Azam 1901

Décrite pour la première fois par Saulcy dans une publication de AZAM (1901), *Tetrix bolivari*, le Tétrix caucasien, est une espèce particulièrement délicate à déterminer et fréquemment confondue avec *T. subulata* et *T. ceperoi* avec lesquels elle partage plusieurs caractères morphologiques (SARDET, 2008). Comme ces deux dernières espèces, *Tetrix bolivari* possède un pronotum long (on ne connaît pas de forme brachypronotale) au-delà duquel les ailes dépassent légèrement (fig. 5e). La coloration générale est très variable, comme chez la plupart des Tétrigidés : elle varie du brun au gris, en passant par des teintes verdâtres marbrées de gris. Comme *Tetrix ceperoi*, il possède un vertex tronqué ne dépassant pas ou peu des yeux, et une carène supérieure du fémur postérieur brusquement infléchie en se rapprochant du genou (SARDET *et al.*, 2015b). Mais il est d'allure plus massive et possède des mensurations (jusqu'à 15 mm pour les femelles) qui le rapprochent davantage de *Tetrix subulata*. Comme ce dernier, il possède un espace interoculaire >1,3 fois la largeur d'un œil, tandis que le dessus du pronotum est presque plat, avec une carène médiane peu surélevée. L'un des critères qui permet de le séparer assez facilement des deux espèces précédentes, avec un peu d'habitude, se rapporte aux carènes latérales du pronotum, davantage saillantes chez *bolivari* ; de sorte que les trois carènes paraissent alignées sur le tiers médian du pronotum (SARDET, 2008).

L'espèce est distribuée dans toute l'Europe méridionale (à l'est jusqu'en Ukraine et Chypre), et une partie de l'Asie orientale et méridionale (DEFAUT & MORICHON, 2015). En France, sa distribution reste mal connue, en raison des nombreuses confusions dont elle a fait l'objet, en particulier avec *T. subulata* et *T. ceperoi*. Elle semble assez commune dans le quart sud-est du pays mais semble faire défaut dans de nombreux départements de la moitié nord de la France, à l'exception de quelques stations localisées en Normandie et en Lorraine (SARDET *et al.*, 2015b). Sur le territoire d'étude, elle n'est connue que de la partie orientale du Massif armoricain et sur ses marges où les mentions de l'espèce restent rares et dispersées (BÉTARD, 2013 ; NOËL & VANNUCCI, 2015), sauf en Deux-Sèvres où

elle semble assez commune (à moins que ce département ait bénéficié d'une meilleure pression d'observation ?) (fig. 9). Sur le plan écologique, *Tetrix bolivari* est une espèce ripicole, hygrophile et plutôt thermophile (DEFAUT & MORICHON, 2015). On la rencontre essentiellement dans des vasières, des prairies rases humides (hauteur de la strate herbacée <20 cm) ainsi que sur les berges plus ou moins dénudées des étangs et des cours d'eau, avec une préférence pour les substrats de granulométrie fine (limons, argiles).

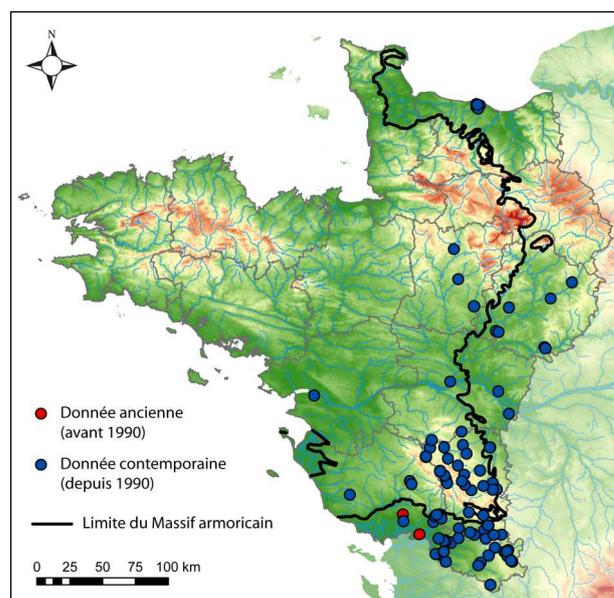


Figure 9. Carte des occurrences de *Tetrix bolivari*.

À notre connaissance, il existe une seule mention certifiée de l'espèce antérieure à 1990 sur le territoire d'étude, citée par DEFAUT & MORICHON (2015), sur deux localités du Sud-Vendée : « déterminée par Devriese sur une récolte de Vendée faite en 1988 par Ph. Fouillet (Vix, Nalliers) ». Elle a été signalée par erreur à Fégréac en Loire-Atlantique le 9 avril 1981 par B. Defaut (1994, 1997), laquelle mention avait été reprise dans l'atlas des Orthoptères et des Mantides de France (VOISIN, 2003). Cette donnée a été invalidée *a posteriori* par B. Defaut lui-même, car il s'agissait en réalité de *Tetrix subulata* (SARDET, 2008).

Tetrix bolivari est une espèce qui reste peu répertoriée en France, mais sa rareté présumée provient de confusions fréquentes avec des espèces proches, comme déjà dit. Ce constat s'applique sans doute au territoire d'étude, où

l'espèce n'est peut-être pas aussi rare, du moins actuellement, que les données historiques et cartographiques le laissent penser. La qualité de la prospection, sur les Tétrigidés en général et sur cette espèce en particulier, n'est probablement pas suffisante pour se faire une idée précise de sa distribution et de la dynamique de ses populations. Sur la liste rouge nationale, et eu égard à cette apparente rareté, elle est considérée comme « menacée, à surveiller » (SARDET & DEFAUT, 2004). Dans les domaines néморал et subméditerranéen aquitain qui concernent plus spécifiquement le territoire d'étude, elle est même considérée comme « fortement menacée d'extinction ». Ce statut de vulnérabilité est sans doute à nuancer aujourd'hui, compte tenu de la multiplication des observations depuis une quinzaine d'années dans l'Ouest de la France. Ceci a notamment conduit à ne pas la retenir dans la liste révisée des espèces déterminantes de ZNIEFF en région Pays de la Loire.

***Tetrix ceperoi* (Bolivar, 1887)**

Tetrix ceperoi, le Tétrix des vasières, ressemble beaucoup aux deux espèces précédentes. Toutefois, il présente des mensurations inférieures (cette différence de gabarit est très nette chez les femelles, surtout quand on les compare dans les collections avec les individus du même sexe des deux autres espèces). En vue latérale, la carène médiane du pronotum est légèrement bombée derrière la tête et presque toujours très saillante (en « lame de couteau »). Par rapport aux autres espèces du genre *Tetrix*, celle-ci présente un vertex étroit (égal à la largeur d'un œil ou guère plus). L'ondulation de la base du fémur médian et l'infléchissement brusque de la carène supérieure du fémur postérieur sont des critères additionnels pour séparer *T. ceperoi* des autres espèces proches (tab. 1). La coloration des individus est extrêmement variable et rarement homogène, mais on rencontre assez souvent des individus de teinte verdâtre et marbrés de taches noires et claires (fig. 5f).

La distribution du Tétrix des vasières est exclusivement européenne (DEFAUT & MORICHON, 2015). L'espèce est très largement répandue en France mais semble plus rare dans le quart nord-

est et le quart sud-ouest du pays (SARDET *et al.*, 2015b). *Tetrix ceperoi* est sans doute l'une des espèces les plus communes du Massif armoricain – avec *Tetrix undulata* – et semble affectionner comme lui les substrats acides du soubassement géologique (fig. 10). On le rencontre ainsi dans les dépressions interdunaires du littoral, dans les tourbières acides ou encore sur les carreaux humides des anciennes carrières et sablières, mais aussi et plus largement sur les berges vaseuses et sableuses des étangs et des cours d'eau.

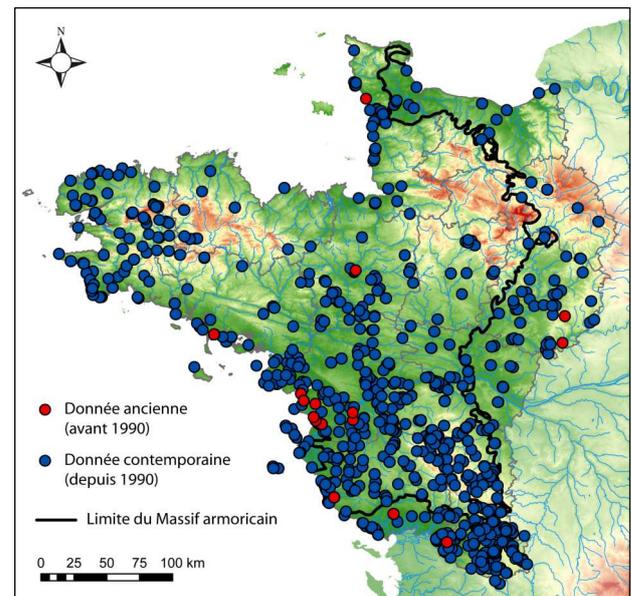


Figure 10. Carte des occurrences de *Tetrix ceperoi*.

Les mentions anciennes de ce taxon sont assez nombreuses mais, là encore, mériteraient vérification pour les individus conservés dans les collections muséologiques. KRUSEMAN (1988) le cite d'Ille-et-Vilaine (également cité de St Thuriel par Sellier en 1947), de Loire-Atlantique (également cité de ce département par l'Abbé Dominique en 1900, par Gelin en 1908 et par Broquet en 1952, avec des individus conservés et vérifiés dans les collections de Georges Durand et de Jean des Abbayes), du Morbihan (également cité par Sellier en 1947 près de Vannes), de Sarthe et de Vendée. CHOPARD (1951) l'indique présent dans ces mêmes départements, ainsi qu'en Deux-Sèvres où il s'appuie sur les observations de GELIN (1908). Les données contemporaines (depuis 1990) sont nombreuses et concernent la totalité des départements investigués où il semble partout commun, avec toutefois une plus grande fréquence

d'observation au sud qu'au nord du Massif armoricain (fig. 10). Son absence apparente dans certaines portions du territoire (Bocage normand, centre et nord de la Bretagne) pourrait être liée à une insuffisance de prospection.

Tetrix ceperoi n'apparaît aucunement menacé sur le territoire d'étude. Selon DECLEER *et al.* (2000, in DEFAUT & MORICHON, 2015), il serait même en expansion en Europe occidentale. Ce constat général est peut-être à nuancer et à mettre en balance avec la régression généralisée des zones humides dont l'espèce reste étroitement dépendante.

***Tetrix undulata* (Sowerby, 1806)**

Tetrix undulata, le Tétrix commun, diffère des espèces précédentes par son pronotum généralement court et sa carène médiane très saillante et nettement bombée (fig. 5g). Si la forme la plus commune est brachypronotale et microptère (*Tetrix undulata* f. *undulata*), il existe aussi une forme brachypronotale et macroptère (f. *sjoestedti* Haij, 1909) et une forme macropronotale et macroptère (f. *macroptera* Haij, 1909). Ces deux formes sont très rares mais peuvent être rencontrées dans l'Ouest de la France (DEFAUT & MORICHON, 2015), ce qui crée alors un risque de confusion élevé avec *Tetrix tenuicornis* (pour la forme *sjoestedti*) et avec *Tetrix ceperoi* (pour la forme *macroptera*). *Tetrix undulata* se distingue de ces deux espèces par son vertex anguleux et dépassant nettement des yeux, par des antennes plus courtes et par des fémurs postérieurs étroits. Le coloris des individus est très variable, assez souvent grisâtre ou brunâtre.

La répartition de ce Tétrix couvre une bonne partie de l'Europe, principalement au nord et à l'ouest du massif alpin (DEFAUT & MORICHON, 2015). En France, l'espèce est largement distribuée mais elle est visiblement absente du pourtour méditerranéen où elle est remplacée par *Tetrix gavoyi* Saulcy, 1901 (SARDET *et al.*, 2015b). Elle semble toutefois plus commune dans les régions aux substrats acides comme les Vosges, le Massif central et le Massif armoricain (SARDET, 2011). Sa grande fréquence sur le territoire d'étude est également liée à son caractère euryèce : elle colonise aussi bien des milieux secs que très humides et semble peu exigeante vis-à-vis

de la structure de la végétation (sols entièrement nus des vasières et des dunes littorales, prairies bien enherbées possédant un peu de sol nu entre les touffes herbacées, clairières et allées forestières plus ou moins ensoleillées).

Il existe de nombreuses mentions historiques de cette espèce, ce qui n'a rien de surprenant *a priori*, s'agissant d'une espèce très commune dans le Massif armoricain. KRUSEMAN (1988) le cite en particulier du Finistère, d'Ille-et-Vilaine, de Loire-Atlantique, du Morbihan, de Sarthe et des Deux-Sèvres. Toutefois, les erreurs d'étiquette sont fréquentes dans les collections anciennes, où *Tetrix undulata* a régulièrement été confondu avec *Tetrix tenuicornis* (et inversement : voir par exemple DUSOULIER, 2004). Dans certaines publications anciennes (DOMINIQUE, 1900 ; GELIN, 1908), c'est l'ancien taxon *Tetrix kiefferi* Saulcy, 1888 qui est noté mais là encore, il faudrait vérifier systématiquement les spécimens conservés dans les collections pour séparer *Tetrix undulata* et *T. tenuicornis*. À noter que MM. Piel de Churchville ont observé à Saint-Aignan (44), vers la fin du XIX^e siècle, ce qui semble être la forme *macroptera* de *T. undulata*, si l'on se conforme à la description qui a été faite de ces spécimens par Saulcy lui-même (description retranscrite in DOMINIQUE, 1900, p. 84).

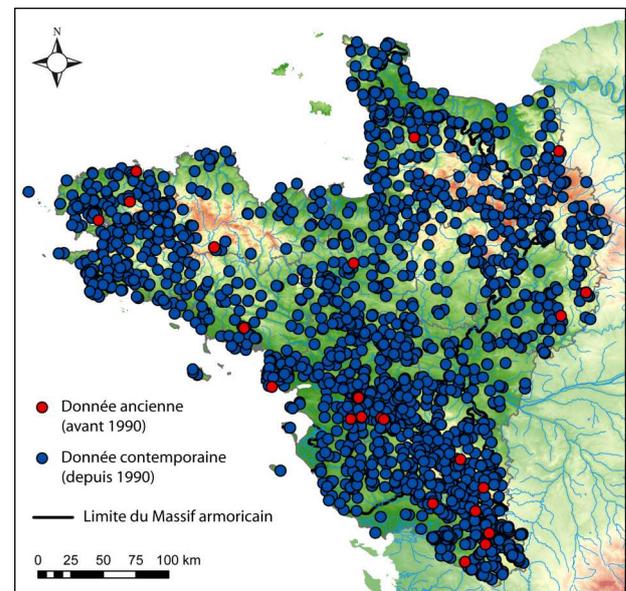


Figure 11. Carte des occurrences de *Tetrix undulata*.

Tetrix undulata est de fait l'espèce la plus commune du Massif armoricain où elle n'apparaît pas menacée. Des prospections ciblées devraient

permettre de la trouver sur la quasi-totalité des mailles ou communes couvrant le territoire d'étude (fig. 11).

Tetrix tenuicornis explicata (Ebner, 1910)

S'il peut facilement être confondu avec l'espèce précédente, *Tetrix tenuicornis*, le Tétrix longicorne, s'en distingue par ses antennes particulièrement longues et grêles – comme son nom l'indique – constituées d'articles médians quatre fois plus longs que larges, par son vertex tronqué ne dépassant pas ou peu des yeux, par des fémurs postérieurs plus épais (rapport longueur/largeur <3) ainsi que par des ailes postérieures plus longues, atteignant presque la pointe de l'épine dorsale (~1 mm entre la pointe de l'aile et celle du pronotum ; tab 1 ; fig. 5h). Il existe une forme pronotale longue mais celle-ci semble très rare (SARDET *et al.*, 2015b).

Deux sous-espèces géographiques sont aujourd'hui reconnues au sein du taxon *Tetrix tenuicornis*, de distribution eurasiatique (DEFAUT & MORICHON, 2015) : au nord la sous-espèce *tenuicornis* (Sahlberg, 1891) (sud de la Finlande, Sibérie occidentale à orientale), et au sud la sous-espèce *explicata* (Ebner, 1910) (sud de la Russie, Europe occidentale et méridionale). Le taxon présent dans l'Ouest de la France correspondrait ainsi à la sous-espèce *explicata*. Typiquement xérotrophophile dans la moitié nord de la France – trait partagé avec *Depressotetrix depressa* qui occupe les mêmes biotopes dans la région d'étude –, il fréquente avant tout les anciennes carrières et sablières, dans des habitats de pelouses xériques écorchées (pelouses sableuses ou calcaires) où subsistent de vastes panneaux de sol nu (DEFAUT & MORICHON, 2015), mais aussi les coteaux calcaires bien exposés (CHEVREAU, 2015) et les milieux sableux des bords de Loire (MOURGAUD, 2012). Curieusement absent de Bretagne et des départements de la Manche, de la Mayenne et de la Vendée, ce Tétrix semble fuir les régions au climat océanique trop marqué. Toutefois, sa découverte récente en Loire-Atlantique, à Basse-Goulaine (CHERPITEL & FILIPE, 2021), où l'influence océanique de l'estuaire ligérien est manifeste, montre que l'espèce peut coloniser des milieux relativement proches des littoraux, comme c'est le cas

également dans le Calvados (fig. 12) ou en Charente-Maritime (au moins une station connue près de Rochefort dans le Val de Charente, à moins de 10 km du trait de côte : faune-charente-maritime.org). Cependant, sa répartition générale reste essentiellement extra-armoricaine puisqu'on la retrouve principalement sur les bordures sédimentaires du massif ancien, à l'exception des stations ligériennes qui semblent former un continuum est-ouest pénétrant le Massif armoricain par la Loire angevine (fig. 12).

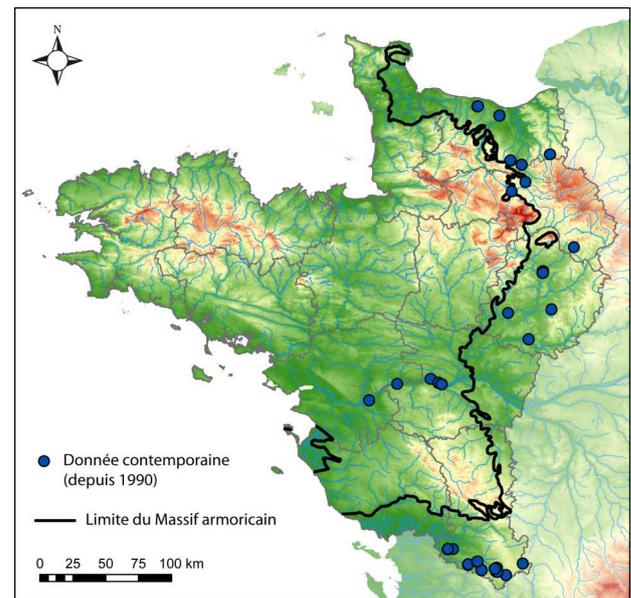


Figure 12. Carte des occurrences de *Tetrix tenuicornis*.

À notre connaissance, il n'existe aucune mention historique de *Tetrix tenuicornis* sur le territoire d'étude, ce qui peut s'expliquer par le fait que l'espèce a longtemps été confondue avec *Tetrix undulata*. Les erreurs de détermination et d'étiquette sont fréquentes, comme dans la collection Jean des Abbayes inventoriée par F. DUSOULIER (2004), où les deux individus étiquetés *Tetrix tenuicornis*, en provenance d'Ille-et-Vilaine, s'avèrent être un mâle et une femelle de *Tetrix undulata*. De nombreuses données contemporaines sont également douteuses ou erronées, notamment celles reprises dans l'atlas de VOISIN (2003) et sur le portail de l'INPN (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/593311), au moins en ce qui concerne les départements du Finistère, de la Manche et de la Loire-Atlantique (DEFAUT *et al.*, 2009).

À l'échelle du territoire d'étude, *Tetrix tenuicornis* reste une espèce rare dont les stations connues

sont relativement dispersées (fig. 12). C'est un taxon pionnier qui colonise des habitats globalement en régression (pelouses sableuses ou calcicoles écorchées), notamment menacés par la fermeture des milieux, ce qui lui vaut par exemple d'être classée « vulnérable » dans la Liste rouge régionale en Basse-Normandie (STALLEGGER, 2011). Mais son caractère opportuniste fait qu'il peut être trouvé dans des milieux fortement anthropisés comme des carrières, des friches ou des remblais routiers fraîchement modelés. Autant d'habitats potentiels à prospector activement toute l'année pour trouver de nouvelles stations, y compris dans les départements où elle est présumée absente.

Conclusion

Cet article offre pour la première fois une synthèse entièrement dédiée aux Orthoptères Tétrigidés du Massif armoricain, accompagnée de cartes de répartition inédites. Ceci a permis de faire le point sur les espèces présentes sur le territoire d'étude et au sein de chaque département, et de pointer certaines données douteuses ou erronées issues de publications anciennes ou récentes. De nombreuses lacunes de connaissance et de répartition restent néanmoins à combler, que ce soit pour les espèces communes ou les espèces les plus rares. Ce travail vise ainsi à encourager de nouvelles prospections ciblées sur cette famille d'Orthoptères dont la phénologie est décalée par rapport aux autres criquets et sauterelles. Toutefois, en prospectant les Tétrix au printemps, il est possible de combiner leur observation avec celle des petits grillons des zones humides, eux aussi sous-prospectés (*Pteronemobius heydenii*, *P. lineolatus*) mais qui, contrairement aux Tétrigidés, possèdent l'avantage de produire des stridulations permettant de les repérer et de les déterminer avec un peu plus d'aisance. Il convient donc de rechercher les Tétrix dès les premiers rayons du soleil, au sortir de l'hiver, dans tous les milieux favorables (zones humides, pelouses sèches), y compris dans les milieux très artificialisés (anciennes carrières et sablières, parcs urbains, etc.). Lors des années sèches, les vases exondées des étangs et les mares asséchées en fin d'été et début d'automne sont souvent d'excellents spots

pour un bon nombre d'espèces. Pour une détermination fiable et une validation dans les bases de données référentes, il est recommandé de prélever les individus et de les mettre en collection. À défaut, des photographies de bonne qualité (vue de dessus + vue de profil) peuvent suffire pour valider certaines espèces quand les individus sont typiques et tous les critères bien visibles. Ceci étant, seules des mensurations précises de certains détails morphologiques (mesures effectuées sur les individus prélevés sous une loupe binoculaire munie d'un micromètre, ou éventuellement mesures sur photos bien nettes) conduiront avec certitude jusqu'à l'espèce.

Remerciements.- Je tiens à remercier l'ensemble des observateurs et contributeurs ayant accepté de communiquer leurs observations dans le cadre de cette enquête dédiée aux Tétrigidés armoricains. Mes remerciements s'adressent plus particulièrement aux différents responsables et coordinateurs « Orthoptères » au sein des associations naturalistes ayant permis la collecte de ces données : Franck Herbrecht et Thomas Cherpitel (pour le GRETIA), Johannic Chevreau et Olivier Vannucci (pour le CEN Pays de la Loire), Patrick Trécul et Jean-Alain Guilloton (pour l'AER), Benoît Perrotin et Julien Sudraud (pour la LPO Vendée), Olivier Duval (pour Mayenne Nature Environnement), Olivier Durand (pour le CPIE Loire Anjou), Edouard Beslot (pour la LPO Anjou), François-Marie Bouton (pour la LPO Sarthe), Florian Doré (pour Deux-Sèvres Nature Environnement), Pierre-Yves Pasco (pour Bretagne Vivante), Peter Stallegger (pour la Coordination Orthoptères de Normandie) et Franck Noël (pour les données de l'atlas provisoire des Orthoptères de Mayenne). Merci également à Thomas Cherpitel, Pierre-Yves Pasco, Franck Herbrecht et Johannic Chevreau d'avoir accepté de relire une première version du manuscrit, et pour leurs commentaires pertinents ayant permis d'améliorer l'article.

Bibliographie

AZAM J., 1901.- Catalogue synonymique et systématique des Orthoptères de France. *Miscellanea Entomologica*, **9** : 17-160.

- BELLMANN H. & LUQUET G., 2009.- *Guide des Sauterelles, Grillons et Criquets d'Europe occidentale*. Editions Delachaux et Niestlé, Paris. 383 p.
- BENTON T., 2012.- *Grasshoppers & crickets*. London, Collins. 532 p.
- BÉTARD F., 2013.- Observations récentes (2011-2012) d'Orthoptères rares ou peu communs en Vendée intérieure. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénologiques*, **18** : 121-125.
- BRETAGNE VIVANTE, 2017.- *Atlas de répartition provisoire des orthoptères, phasmes, mantes et forficules de Bretagne*. VivArmor Nature et GRECIA, juin 2017. 20 p.
- BROQUET G., 1952.- Suite au catalogue des Orthoptères de la Loire-Inférieure de l'Abbé Dominique. Les Orthoptéroïdes de la Loire-Inférieure. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France*, **3** (6) : 27-41.
- BUREAU É., 1855.- Énumération des Orthoptères du département de la Loire-Inférieure. *Annales de la Société académique de Nantes et du département de la Loire-Inférieure*, **26** : 375-376.
- CHERPITEL T & FILIPE M., 2021.- Note sur la découverte de deux orthoptères en Loire-Atlantique : *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg, 1891) et *Rhacocleis annulata* Fieber, 1853 (Orthoptera : Tetrigidae et Tettigoniidae). *Invertébrés Armoricaux*, à paraître.
- CHEVREAU J., 2015.- Découverte de *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg, 1891) - Tétrix des carrières en Sarthe. *La Lettre des naturalistes sarthois*, **1** : 4-5.
- CHOPARD L., 1938.- *La biologie des orthoptères*. Ed. Paul Lechevalier, Paris. 541 p.
- CHOPARD L., 1951.- *Faune de France. 56, Orthoptéroïdes*. Ed. Paul Lechevalier, Paris. 359 p.
- CORAY A. & THORENS P., 2001.- *Orthoptères de Suisse : clé de détermination*. Centre Suisse de cartographie de la faune. Fauna Helvetica **5**. 236 p.
- COURANT S., 2019.- Une importante population de Tétrix méridional *Paratettix meridionalis* (Rambur, 1838) (Orthoptera, Tetrigidae) découverte dans une exploitation horticole du nord de l'Anjou. *Anjou Nature*, **6** : 1-3.
- CLEMOT M., 2012.- *Identification des Orthoptères de Vendée*. Publication des Naturalistes Vendéens, version 05. 86 p.
- CLEMOT M. & TRECUL P., 2011.- Présence confirmée en Vendée du Tétrix des plages, *Paratettix meridionalis* (Rambur, 1838). *La Lettre des Naturalistes Vendéens*, https://sites.google.com/site/lettrenv/home/01-articles/2011-09-05-paratettix_meridionalis
- DEFAUT B., 1994.- *Les synusies orthoptériques en région paléarctique occidentale*. Association des Naturalistes de l'Ariège édit., La Bastide-de-Sérou (Ariège). 275 p.
- DEFAUT B., 1997.- Localités orthoptériques intéressantes en France continentale. *L'Entomologiste*, **53** (1) : 1-8.
- DEFAUT B., 2001.- Carte de la végétation de la France. *Matériaux Entomocénologiques*, **6** : 113-121.
- DEFAUT B. & MORICHON D., 2015.- *Criquets de France (Orthoptera, Caelifera)*. Faune de France 97, Vol. 1, fascicule a. 360 p.
- DEFAUT B., SARDET E. & BRAUD Y., 2009.- *Catalogue permanent de l'entomofaune française, fascicule 7, Orthoptera : Ensifera et Caelifera*. U.E.F. éditeur, Dijon. 94 p.
- DESPORTES N., 1820.- Liste donnée par N. Desportes, de 17 orthoptères, sans indication de répartition ni de localités. *Bulletin de la Société royale des arts du Mans* : 181-182.
- DEVRIESE H., 1996.- Bijdrage tot de systematiek, morfologie en biologie van den West-Palearktische Tetrigidae. *Saltabel*, **15** : 2-38.
- DOMINIQUE J., 1893.- Catalogue des Orthoptères de Loire-Inférieure. *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France*, **3** : 71-93.
- DOMINIQUE J., 1900.- Additions et annotations au catalogue des Orthoptères de la Loire-Inférieure. *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France*, **10** : 73-90.
- DUSOULIER F., 2004.- Les odonates et les orthoptères de la collection de Jean des Abbayes : éléments du biopatrimoine vendéen. *Le Naturaliste Vendéen*, **4** : 57-64.
- GADEAU DE KERVILLE H., 1932.- Catalogue des Orthoptères et des Dermaptères de la Normandie. Mélanges entomologiques 5-1. *Bulletin de la Société des amis des Sciences Naturelles de Rouen*, **7** : 126-127.
- GELIN H., 1908.- Catalogue des Orthoptères observés dans l'Ouest de la France. *Mém. Société historique et scientifique des Deux-Sèvres*, **4** : 87-120.
- HARTLEY J.C., 1962.- The Egg of *Tetrix* (Tetrigidae, Orthoptera), with a Discussion on the Probable Significance of the Anterior Horn. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **103** (2) : 253-259.
- HARZ K., 1975.- *Die Orthopteren Europas* : 2. W. Junk, La Haye. 939 p.
- HOCHKIRCH A., DEPPERMAN J. & GRÖNING J., 2006.- Visual communication behaviour as a mechanism behind reproductive interference in three pygmy grasshoppers (genus *Tetrix*, Tetrigidae, Orthoptera). *Journal of Insect Behavior*, **19** (5) : 559-571.

- FARROW R.A., 1964.- The post-embryonic development of the external genitalia of *Tetrix* Latreille (Orthoptera: Tetrigidae). *Annals and Magazine of Natural History*, **7** (77) : 301-313.
- KOCAREK P., 2010.- Substrate-borne vibrations as a component of intraspecific communication in the groundhopper *Tetrix ceperoi*. *Journal of Insect Behavior*, **23** (5) : 348-363.
- KOCAREK P., GRUCMANOVA Š., FILIPCOVA Z., BRADOVA L., PLASEK V. & HOLUSA J., 2008.- Bryophagy in the groundhopper *Tetrix ceperoi* (Orthoptera: Tetrigidae): analysis of alimentary tract contents. *Scripta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Ostraviensis*, **186** : 348-352.
- KOCAREK P., HOLUSA J., GRUCMANOVA Š. & MUSIOLEK D., 2011.- Biology of *Tetrix bolivari* (Orthoptera: Tetrigidae). *Open Life Sciences*, **6** (4) : 531-544.
- KURAKOVA K., GRUCMANOVA Š., FILIPCOVA Z., PLASEK V., DROZP P. & KOCAREK P., 2017.- Is feeding on mosses by groundhoppers in the genus *Tetrix* (Insecta: Orthoptera) opportunistic or selective? *Arthropod-Plant Interactions*, **11** (1) : 35-43.
- KURAKOVA K. & KOCAREK P., 2017.- Food digestibility and consumption rate in detrito-bryophagous groundhopper *Tetrix subulata* (Orthoptera: Tetrigidae). *Biologia*, **72** (4) : 452-457.
- KURAKOVA K. & KOCAREK P., 2015.- Seasonal variation in the diet of *Tetrix tenuicornis* (Orthoptera: Tetrigidae). *Entomological Science*, **18** (4) : 489-501.
- KRUSEMAN G., 1988.- Matériaux pour la faunistique des Orthoptères de France. III. Les Ensifères et les Caelifères : les Tridactyloïdes et les Tétrigoïdes des Musées de Paris et d'Amsterdam. *Verslagen en Technische Gegevens*, **51**, I-XIX : 1-164.
- LETACQ A.-L., 1922.- Catalogue des Orthoptères observés dans le département de l'Orne et aux environs d'Alençon. *Compte-rendu de l'Association française pour l'avancement des Sciences fusionnée avec l'Association scientifique de France*, 45^e session, Rouen, 1922 : 653-658.
- MILLET DE LA TURTAUDIÈRE P.-A., 1870.- *Faune des invertébrés de Maine et Loire comprenant les 2e, 3e et 4e embranchements du règne animal ou Seconde partie de la Faune de Maine-et-Loire*, Tome premier. E. Barassé imp.-lib., Angers. 371 p.
- MONGUILLON E., 1934.- Catalogue des Orthoptères signalés dans le département de la Sarthe. *Bulletin de la Société d'agriculture, sciences et arts*, **LIV** : 186-198.
- MOURGAUD G., 1999.- Note sur la découverte d'une nouvelle espèce d'Orthoptères en Maine-et-Loire. *Bulletin de liaison de Mauges-Nature*, **55** : 6-7.
- MOURGAUD G., 2012.- Liste commentée des Orthoptères de Maine-et-Loire. *Anjou Nature*, **3** : 4-12.
- NOËL F., 2014.- *Atlas provisoire des Orthoptères en Mayenne - Etat 2014* (part. 2 – caelifères). Mayenne Nature Environnement. URL : <https://cdnfiles1.biolovision.net/www.faune-maine.org/userfiles/Atlasorthoptres2.pdf>
- NOËL F. & VANNUCCI O., 2015.- Liste actualisée et commentée des orthoptères du département de la Sarthe (France) (Insecta, Orthoptera). Etat des connaissances en 2013. *Invertébrés Armoricaïns*, **12** : 15-30.
- PERROTIN B., 2001.- *Tetrix depressa* (Brisout, 1848), une espèce d'orthoptère nouvelle pour la Vendée (Orthoptera, Tetrigidae). *Le Naturaliste Vendéen*, **1** : 7-8.
- POITOU-CHARENTES NATURE (coord.), 2020.- *Atlas des Orthoptères du Poitou-Charentes*. Poitou-Charentes Nature, Fontaine-le-Comte. 237 p.
- PORAS M., 1981.- La diapause larvaire de *Tetrix undulata* (Sowerby, 1806) (Orthoptera, Tetrigoidea). *Canadian Journal of Zoology*, **59** : 422-427.
- SANQUER J.P., 2014. - *Les Tétrix de Bretagne. Les découvrir, les observer, les reconnaître, les identifier*. Version 1.0.2, 12 p.
- SARDET E., 2008.- *Tetrix bolivari* Saulcy in Azam, 1901, espèce mythique ou cryptique ? (Caelifera, Tetrigoidea, Tetrigidae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **12** : 45-54.
- SARDET E., 2011.- Etude sur la variabilité morphologique de *Tetrix undulata* (Sowerby, 1806), et réhabilitation de la sous-espèce *gavoyi* Saulcy, in Azam, 1893 (Orthoptera, Caelifera, Tetrigoidea, Tetrigidae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **16** : 55-64.
- SARDET E. & DEFAUT B. (coord.), 2004.- Les Orthoptères menacés en France. Liste rouge nationale et listes rouges par domaines biogéographiques. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **9** : 125-137.
- SARDET E., DEHONDT F. & MORA F., 2015a.- *Tetrix bipunctata* (L., 1758) et *Tetrix kraussi* Saulcy, 1889 en France : répartition nationale, biométrie, écologie, statut et sympatrie (Orthoptera: Caelifera, Tetrigoidea, Tetrigidae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **20** : 15-24.
- SARDET E., ROESTI C., BRAUD Y., 2015b.- *Cahier d'identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Biotope Éditions, Mèze. 304 p.
- SELLIER R., 1946.- Matériaux pour un catalogue des Orthoptères et Dermaptères de Bretagne. Première liste. *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne*, **21** : 113-122.

- SELLIER R., 1947.- Matériaux pour un catalogue des Orthoptères et Dermaptères de Bretagne. Seconde liste. *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne*, **22** : 126-128.
- STALLEGGER P., 2011.- *Liste rouge des orthoptères et espèces proches de Basse-Normandie (Orthoptera, Dermaptera, Dictyoptera, Phasmatodea)*. DREAL de Basse-Normandie. 23 p.
- STALLEGGER P. (coord.), 2019.- Sauterelles, grillons, criquets, perce-oreilles, mantes et phasmes (Orthoptera, Dermaptera, Mandodea, Phasmatodea) de Normandie. *Invertébrés Armoricains, Les Cahiers du GRETIA*, **19**. 228 p.
- TRÉCUL P., 2014.- Orthoptera, Mantodea et Phasmatodea : 6e rapport (2013). *La Lettre de l'Atlas Entomologique Régional (Nantes)*, **26** : 2-7.
- VOISIN J.-F. (coord.), 2003.- *Atlas des Orthoptères et des Mantides de France*. Patrimoines Naturels 60, Paris, MNHN. 104 p.

