

***Tettigonia cantans* (Fuessly, 1775): avec ou sans *Tettigonia viridissima* Linné, 1758?**

Jean-Marc Couvreur
42 avenue du Onze Novembre
B-1040 Bruxelles

Samenvatting: *Tettigonia cantans*: met of zonder *Tettigonia viridissima*?

In het kader van een studie van de Orthoptera van de Famenne (België), werd speciale aandacht besteed aan de verspreiding van de twee *Tettigonia*-soorten. De grenszone tussen de Ardennen en de Famenne is geschikt om verschillende factoren die de aanwezigheid van beide soorten kunnen beïnvloeden, te bestuderen. Er wordt aangetoond dat de regionale en lokale verspreidingspatronen verklaard kunnen worden door een combinatie van twee reeds eerder geformuleerde hypotheses. De regionale verspreidingspatronen lijken overeen te stemmen met verschillende klimaatgegevens en verschillende ecologische eisen: *Tettigonia cantans* is gebonden aan vrij koude en vochtige plaatsen, terwijl *T. viridissima* minder kieskeurig is. Op een meer lokale schaal lijkt het erop dat *Tettigonia cantans* de Ardennen pas recent heeft gekoloniseerd (historische hypothese). Er wordt verondersteld dat deze kolonisatie nog niet afgelopen is. Daarom zou het interessant zijn plaatsen die ook geschikt zijn voor *T. cantans*, maar waar nu enkel *T. viridissima* voorkomt, in de toekomst opnieuw te bezoeken. Onze waarnemingen suggereren dat er interspecifieke competitie is, en dat deze in het voordeel van *T. cantans* verloopt, voor zover de ecologische omstandigheden voor die soort geschikt zijn. Verdere ethologische waarnemingen op plaatsen waar beide soorten voorkomen, zijn nodig om deze hypothese te staven.

Summary: *Tettigonia cantans*: with or without *Tettigonia viridissima*?

During the survey of the Orthoptera of the Famenne region (Belgium), a special attention was made to the distribution of the two species of *Tettigonia*. The border between the Ardennes and the Famenne is very suitable to study the different factors influencing the presence of these species. The regional and local distribution patterns can be explained by a combination of two previously formulated hypotheses. The regional distribution patterns are in perfect concordance with the differences in climate and ecology: *Tettigonia cantans* occurs on relatively cold and wet places, while *T. viridissima* is clearly exacting. On a more local scale it seems *Tettigonia cantans* has colonized the Ardennes only recently (historical hypothesis). It is supposed this colonization is still going on. Therefore, places suitable for *T. cantans*, but only inhabited by *T. viridissima* should be visited in the future. Our observations suggest interspecific competition between the two species, with an advantage for *T. cantans*, as long as the ecological factors are suited for this species. Further ethological observations at sites inhabited by both species are needed to confirm this hypothesis.

Résumé

Dans le cadre d'une étude sur les orthoptères de Famenne (Belgique), nous avons spécialement porté notre attention sur la distribution des deux espèces de *Tettigonia*. La zone frontalière entre les Ardennes et la Famenne se prête particulièrement bien à l'étude des facteurs qui régissent la distribution des deux espèces. Nous montrons que ces distributions peuvent être expliquées par une combinaison de deux hypothèses déjà formulées séparément par le passé. Les différences de distribution régionale peuvent être expliquées par les différences climatologiques en relation avec les exigences écologiques des espèces. A une échelle plus locale, il existe plusieurs éléments qui font penser à une colonisation récente des Ardennes par *Tettigonia cantans* (hypothèse historique). Nous pensons d'ailleurs que cette colonisation n'est pas encore terminée. Pour le confirmer il sera intéressant de surveiller à l'avenir les sites qui semblent convenir à *T. cantans* mais qui ne sont occupés que par *T. viridissima* actuellement. Enfin, nos observations suggèrent clairement qu'une certaine forme de compétition interspécifique existe bel et bien en faveur de *T. cantans*, lorsque les conditions écologiques lui sont favorables. Des études éthologiques approfondies sur les sites où les deux espèces coexistent sont nécessaires.

Dans le cadre d'une étude sur la répartition des Orthoptères de Famenne organisée par l'association Jeunes & Nature (Couvreur & Gosseries, 1995), nous nous sommes particulièrement intéressés à la distributi-

on des deux sauterelles du genre *Tettigonia*. Des données antérieures à cette étude suggéraient que *Tettigonia cantans* était strictement limitée au Massif ardennais et plus particulièrement aux vallées de la Lesse et de la

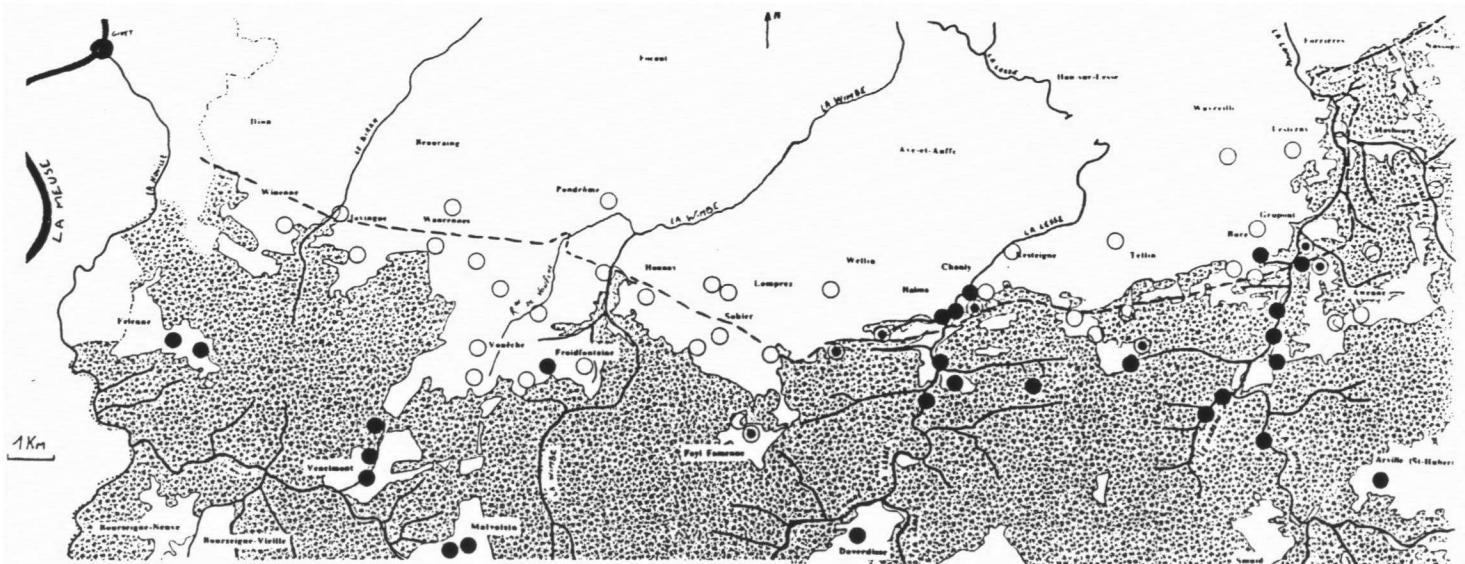


Figure 1: Distribution de *Tettigonia* sur la zone frontalière entre l'Ardenne et la Famenne. Pour ne pas surcharger la carte, nous avons omis de représenter les massifs boisés plus disséminés de la Famenne./ Distribution of *Tettigonia* in the frontier zone between Ardennes in the south and Famenne in the north. The woodlands in the Famenne region have been omitted for clarity of the map. O *T. viridissima*, ● *T. cantans*, ○ les deux espèces observer côte-à-côte / sites where both species are present. frontière belgo-française / frontier between France and Belgium. ----- limite géologique entre l'Ardenne et la Famenne (correspond également bien à la courbe de niveau des 300 mètres) / geological frontier between the Ardennes and the Famenne (corresponding well to the 300 metre altitude line). ■ massifs forestiers ardennais / woodlands of the Ardennes.

Semois (Devriese, 1988), tandis que *Tettigonia viridissima* serait surtout présente dans les dépressions fagnardes et famenniennes, mais quasiment pas en Ardennes. En outre, plusieurs auteurs ont déjà fait état d'une vicariance nette entre les deux espèces (Panelius, 1978; Voisin, 1979; Schiemenz, 1982; Ingrisch, 1988; Willemse, 1993). Il nous a donc paru intéressant de confronter les différentes hypothèses émises par ces auteurs pour expliquer ce phénomène, avec la situation que nous avons observée en Famenne.

Cadre géographique

La zone d'étude est située à la limite de l'Ardenne et de la Famenne (figure 1). La Famenne-Fagne est une région géomorphologique qui s'étire sur une centaine de kilomètres d'est en ouest et sur une trentaine de kilomètres de large, la Fagne s'étendant à l'ouest de la Meuse et la Famenne à l'est. Cette région est constituée d'une vaste dépression schisteuse (schistes frasnien et famennien) au milieu de laquelle s'étire un mince bourrelet calcaire (calcaire givetien) d'est en ouest sur une largeur d'environ deux kilomètres. Les caractéristiques du sol expliquent la dominance des herbages (prairies pâturées et/ou fauchées, 45 %) par rapport aux bois (40 %) et aux cultures (5 %). L'altitude est comprise entre 140 et 300 mètres. Au nord, la

Fagne et la Famenne sont limitées par le Condroz, d'altitude plus élevée et au sous-sol caractérisé par un pourcentage plus élevé de grès. Les cultures occupent une place plus importante qu'en Famenne. Au sud, la Fagne et la Famenne sont limitées par l'Ardenne, région géomorphologique distincte, caractérisée par la dominance des forêts (feuillus et conifères) et une altitude comprise entre 300 et 600 mètres. Le sous-sol est essentiellement constitué de quartzites. Comme on le constatera sur la figure 1, la limite géologique entre les deux régions correspond étroitement avec celle des forêts denses de l'Ardenne. Il est à noter que cette limite correspond également bien à la courbe de niveau de 300 mètres (non représentée). L'Ardenne d'une part, la Fagne et la Famenne d'autre part sont également caractérisées par des conditions climatiques différentes (tableau 1). Le climat ardennais est plus froid et plus pluvieux.

Enfin, il est important de signaler que deux rivières importantes cheminent vers le nord dans des vallées assez encaissées à travers l'Ardenne, avant de poursuivre leur cours à travers la Famenne, ce sont la Lesse et la Lomme.

Méthode de recensement

Comme pour tous les recensements effectués dans le

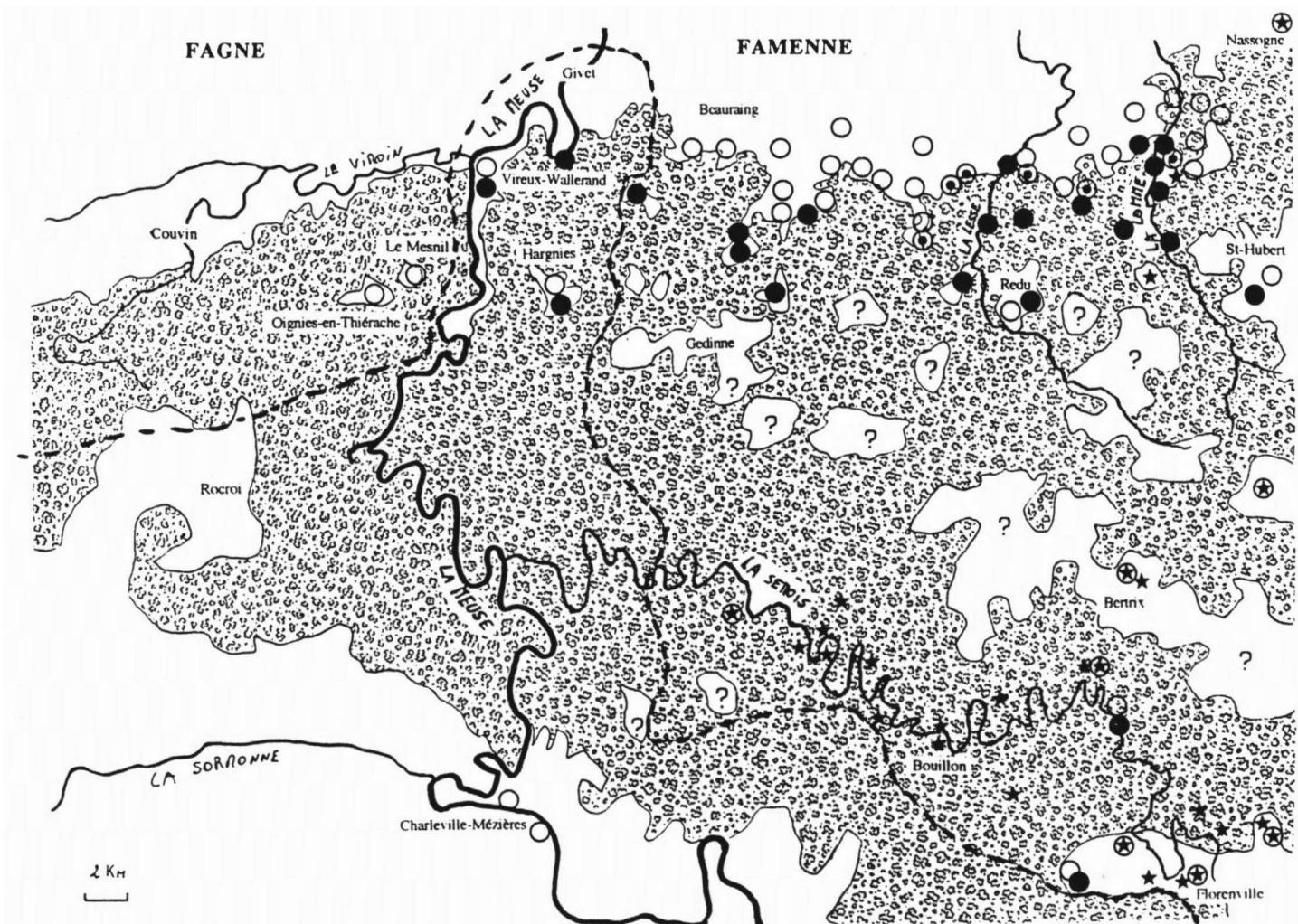


Figure 2: Distribution de *Tettigonia* dans la partie occidentale des Ardennes française et Belge. Par souci de clarté, nous avons omis de représenter les massifs boisés disséminés à l'extérieur de l'Ardenne proprement dite. / Distribution of *Tettigonia* in the western part of the Belgian and French Ardennes. For clarity we have omitted the woodlands outside the Ardennes.

- *T. viridissima*: donnée récoltée dans le cadre de l'étude / observed during the survey.
- *T. cantans*: donnée récoltée dans le cadre de l'étude / observed during the survey.
- site où les deux espèces sont sympatiques / site where both species were present during the survey.
- ☆ *T. viridissima*: donnée provenant de la banque de données Saltabel (postérieures à 1980) / data from the Saltabel database (after 1980).
- ★ *T. cantans*: donnée provenant de la banque de données Saltabel (postérieures à 1980) / data from the Saltabel database (after 1980).
- ? zone pour laquelle aucune donnée n'est disponible / zone without any data for *Tettigonia*.
- frontière belgo-française / frontier between Belgium and France.
- massifs forestiers ardennais / woodlands of the Ardennes.

cadre de l'étude, les relevés ont été effectués par de petits groupes de naturalistes se déplaçant à vélo. Pour chaque relevé, une fiche a été remplie sur laquelle figurent, outre les espèces vues et entendues, différents paramètres liés à la station et au biotope. Ce type de relevés a été réalisé essentiellement pendant les mois d'août 95 et 96. Une série de relevés additionnels ont été effectués au mois de septembre 97. Ces derniers relevés étaient plus simples puisqu'il s'agissait de points d'écoute réalisés en circulant en voiture au ralenti (20 km/h), les fenêtres grandes ouvertes. Dès

qu'une *Tettigonia* était entendue, un arrêt était fait pour confirmer l'identification et positionner précisément l'observation sur une carte 1/25.000ème. Cette méthode a déjà été utilisée par d'autres auteurs (Panelius, 1978; Schiernenz, 1981). Tous les points représentés sur la figure 1 résultent de ces trois étés d'observations. Sur la figure 2, sont représentées synthétiquement les données de la carte 1, ainsi que des données complémentaires récentes (postérieures à 1980) et fiables obtenues de sources diverses.

Résultats

Les résultats sont représentés sur la figure 1. Nous y avons fait figurer la zone frontière entre la Famenne et l'Ardenne, depuis la frontière française à l'ouest jusqu'aux villages de Forrières et Nassogne à l'est, soit une bande d'environ 30 kilomètres de long. La carte ne donnant qu'une partie des informations, examinons les résultats de plus près, en partant de l'ouest.

- Les villages de Winnenne, Javingue et Wancennes sont situés à cheval sur la limite géologique avec la Famenne, à une altitude d'environ 300 mètres. Ils ne sont pas reliés par une rivière ou une série de zones dégagées à d'autres localités ardennaises. Seule *Tettigonia viridissima* y a été observée.
- Les villages ardennais de Felenne, Vencimont et Malvoisin sont situés à des altitudes comprises entre 320 et 420 mètres. Seule *Tettigonia cantans* y a été observée. Il est intéressant de mentionner l'observation de l'espèce dans une coupe forestière au nord du village de Vencimont à seulement un kilomètre au sud des zones de prairies du village de Vonèche.
- Les villages de Vonèche et Froidfontaine sont situés à plus de trois kilomètres au sud de la limite géologique et à environ 300 mètres d'altitude. *Tettigonia viridissima* y a été observée à maints endroits. Seule une station de *T. cantans* a été détectée dans une haie bien ensoleillée dans le village de Froidfontaine. Aucune des deux espèces n'a été trouvée dans les grandes éclaircies longeant la route Vonèche-Malvoisin.
- A l'est de la Wimbe, les villages de Honnay et de Lomprez sont situés juste au nord de la limite géologique (à une altitude de 250 mètres), les villages de Sohier et de Fayi Famenne sont situés en Ardenne (respectivement à 300 et 380 mètres d'altitude). *T. viridissima* y a été observée partout, y compris dans une prairie humide encaissée à Fayi Famenne à 350 mètres d'altitude, où *T. cantans* n'était pas présente. Plusieurs chanteurs de *T. cantans* ont par contre été trouvés à 300 mètres de là dans un champ d'avoine bien exposé en compagnie de *T. viridissima*. Le village de Fayi Famenne est entouré de plusieurs sources qui alimentent de petits affluents de la Mache et de la Lesse.
- Le village de Daverdisse, ainsi que plusieurs sites ardennais tous situés à moins de 500 mètres de la Lesse, ne sont colonisés que par *T. cantans*. Les biotopes

occupés sont des prairies pâturées, des friches ou des haies bien exposées. Tous ces sites sauf deux sont situés à environ 200 mètres d'altitude dans la vallée de la Lesse. L'un des deux sites qui font exception est une coupe forestière située à 360 mètres d'altitude et à 300 mètres d'un affluent de la Lesse (à l'est) en pleine forêt. L'autre station est une prairie pâturée entourée de haies située à 250 mètres d'altitude et à 500 mètres de la Lesse. Vers le nord, lorsqu'on quitte la vallée de la Lesse en empruntant la route qui monte vers le village d'Halma (situé à 250 mètres d'altitude), *T. cantans* cède brutalement la place à *T. viridissima*. Nous n'avons trouvé que trois stations dans lesquelles les deux espèces chantaient côte-à-côte; ces trois stations sont des sites secs et bien exposés: une haie bien ensoleillée, un champ de blé et une friche de recolonisation très sèche. Ces trois sites sont situés à moins de 500 mètres de petits affluents de la Lesse.

- Au sud du village de Tellin (situé à moins d'un kilomètre au nord de la limite géologique et à 260 mètres d'altitude), les grands espaces ouverts (champs et prairies) sont occupés quasi exclusivement par *T. viridissima*. A proximité immédiate d'un petit affluent de la Lomme, un site est occupé par *T. cantans*, un autre par les deux espèces simultanément. Tous ces sites sont situés en région ardennaise entre 320 et 380 mètres d'altitude.
- Le fond de la vallée de la Lomme n'est colonisé que par *T. cantans* dans son parcours ardennais jusqu'à la hauteur du village de Grupont (situé en Famenne à 240 mètres d'altitude, c-à-d dans le lit de la vallée). Tous les sites situés à moins de 500 mètres de la Lomme sont des coupes forestières. Un site plus éloigné est un bosquet d'arbustes bien exposé non loin d'autres sites où seule *T. viridissima* a été notée (en direction de Bure); notons que ce site est lui aussi localisé à moins de 100 mètres d'un petit affluent de la Lomme (et à 340 mètres d'altitude). Un autre site (dans le village de Mirwart au sud-ouest du village d'Awenne) est situé à 500 mètres de la rivière dans des haies entourant des prairies (à 300 mètres d'altitude).
- A hauteur de Grupont, nous avons localisé deux sites où les deux espèces chantaient côte-à-côte. L'un est situé à moins de 500 mètres de la Lomme dans dans un roncier bien exposé (à 270 mètres d'altitude). L'autre entre la Lomme et un de ses affluents à 340 mètres d'altitude, dans une petit fossé bordant une prairie.

- Le village ardennais d'Awenne (350 mètres d'altitude) et la vallée de la Masblette (260 mètres d'altitude) ne sont occupés que par *T. viridissima*. La Masblette est une rivière plus petite que la Lesse et la Lomme et qui ne traverse pas de villages ardennais en amont. A hauteur de Lesterny, au confluent de la Masblette et de la Lomme, on ne retrouve que *T. viridissima*. Cette espèce était aussi seule présente dans un îlot de prairies ardennaises entre Awenne et Masbourg.
- Enfin, seule *T. cantans* a été trouvée sur le plateau de Saint-Hubert (entre 380 et 520 mètres) et de Smuid (380 mètres; F. Hidvegi, com. pers.).

Analyse des résultats

Tettigonia cantans

- Est présente seule sur la plupart des plateaux ardennais (Felenne, Vencimont, Malvoisin, Daverdisse, Saint-Hubert, Smuid), sauf un (Awenne). Tous ces villages sont situés à une altitude de 320 à 520 mètres.
- Est également seule présente le long du parcours ardennais des deux rivières principales (Lesse et Lomme). Le lit ardennais de ces deux rivières est situé respectivement à 200 et 240 mètres d'altitude.
- *T. cantans* disparaît dès que ces deux rivières entrent en Famenne.

Tettigonia viridissima

- Est seule présente en Famenne et en bordure de l'Ardenne (entre 140 et 300 mètres d'altitude).
- Elle est aussi présente seule sur plusieurs sites ardennais: plateau d'Awenne (350 mètres d'altitude), villages de Vonèche et de Froidfontaine (300 mètres d'altitude), prairies humides et champs à Fayi Famenne (350 mètres d'altitude), îlots de prairies et friches entre Awenne et Masbourg (350 mètres d'altitude), grands espaces ouverts au sud du village de Tellin (entre 320 et 380 mètres d'altitude).
- Occupe seule la vallée ardennaise de la Masblette (260 mètres d'altitude).

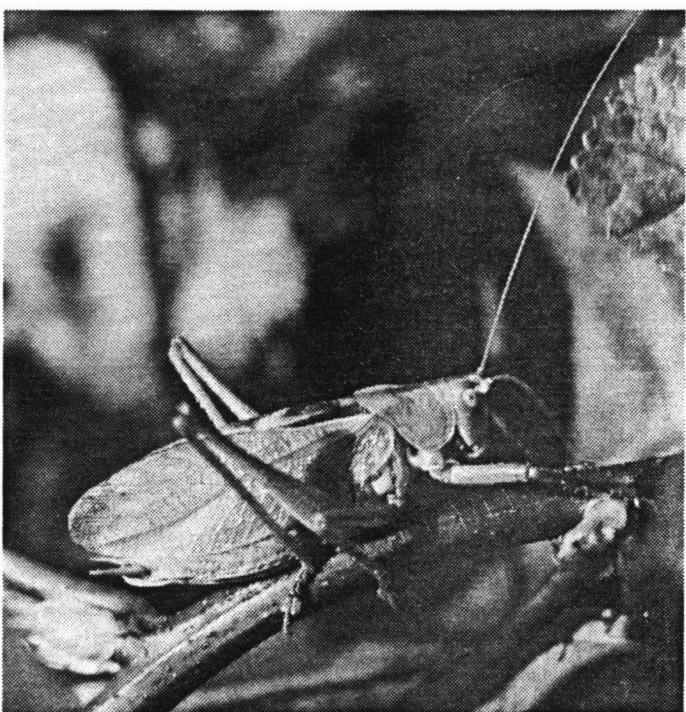
Les deux espèces ensemble

- Là où les deux rivières principales débouchent en Famenne, on peut observer à quelques endroits *T. cantans* en compagnie de *T. viridissima* sur des sites assez secs et bien exposés.
- Plus loin de ces deux rivières, mais toujours dans la zone de transition entre l'Ardenne et la Famenne, on

trouve ponctuellement *T. cantans* seule ou en compagnie de *T. viridissima* également sur des sites bien exposés et plutôt secs mais quasiment toujours à proximité immédiate (moins de 500 mètres) d'un petit ruisseau affluent de l'une des deux rivières.

Aperçu de la distribution dans les régions limitrophes

Avant d'entamer la discussion, il est intéressant d'intégrer ces données dans le cadre plus large des observations faites dans ou à proximité du massif ardennais, et ceci sur base de la littérature récente et des communications orales de plusieurs naturalistes. L'ensemble de ces données est présenté sur la figure 2.



Tettigonia cantans ♂, Pre des Forges, Mirwart, VIII.1993.

- A l'ouest de la vallée de la Meuse, *T. viridissima* est seule présente. C'est le cas de toute la région de la Fagne, des villages ardennais de Oignies et Le Mesnil (situés à 350 mètres d'altitude) (K. Hofmans et J-Y. Baugnée, com. pers.) ainsi que de la vallée française de la Sormonne (Grafteaux, 1992). Elle est aussi seule présente sur la rive ouest de la Meuse (G. Coppa, com. pers.).
- Sur la rive est de la Meuse (Montigny-s-Meuse, Petit-Chooz, Vireux-Wallerand) et dans le village français d'Hargnies, les deux espèces sont présentes (G. Coppa, com. pers.; Hofmans, 1989). *T. cantans* n'a donc jusqu'ici pas traversé la Meuse à l'ouest.

- *T. viridissima* a été capturée dans les localités ardennaises suivantes: St-Hubert, Bertrix, Redu et Herbeumont (vallée de la Semois, à l'est de Bouillon) (collections de la Fac. agr. de Gembloux citées par Devriese, 1988).

- Les deux espèces sont présentes à Cugnon (près d'Herbeumont) dans la vallée de la Semois (camp d'étude Jeunes & Nature, 1997) ainsi qu'à Auby-sur-Semois (données Saltabel 1997). Dans le reste de cette vallée, *T. viridissima* n'a été observée qu'à Alle, alors que *T. cantans* y bien représentée (données Saltabel 1997).

- Les deux espèces sont aussi présentes en Lorraine belge (Jacob, 1989 et com. pers.; données Saltabel 1997) et notamment à Munro près de Florenville (coll. de la Fac. agr. de Gembloux citées par Devriese, 1988).

- *T. cantans* n'a pas encore été observée dans la vallée

de l'Ourthe, rivière ardennaise dont le bassin est contigu à celui de la Lesse et de la Lomme.

- Seule *T. viridissima* a été capturée dans la vallée de la Meuse française en amont de Charleville-Mézières, c-à-d au sud de son trajet ardennais (Grafeaux, 1992; G. Coppa, com. pers.).

Discussion

La plupart des auteurs qui ont abordé le phénomène de la vicariance entre les deux espèces de *Tettigonia* ont cherché à l'expliquer par le biais d'une seule hypothèse, même s'ils reconnaissent presque tous que les facteurs explicatifs doivent être multiples. Notre raisonnement est différent: partant de l'hypothèse que les facteurs régissant la distribution des deux espèces sont multiples, nous chercherons à expliquer d'abord les tendances générales de cette distribution avant d'analyser la situation à un niveau plus local.

Régions	altitude (m)	Nb de jours dont la T moyenne $\geq 10^{\circ}\text{C}$	T moyenne de juillet ($^{\circ}\text{C}$)	Pluviosité pendant la période de végétation (mm) ⁴⁾
Moyenne Belgique	100 à 300	150 à 155 ¹⁾	16,5 ²⁾	440 à 535 ²⁾
Moyenne Ardenne	300 à 500	146 à 149 ¹⁾	15,5 ²⁾	543 ²⁾
Eifel (<i>T. viridissima</i>)	± 250	150—160 ³⁾	16,5 ³⁾	190 ³⁾
Hessen (<i>T. cantans</i>)	± 450	140—150 ³⁾	15,5 ³⁾	250 ³⁾

Tableau 1: Données climatiques générales pour les deux régions étudiées dans cet article (moyenne Belgique et moyenne Ardenne) d'après: ¹⁾ Noirfalise (1984), ²⁾ Sougnez & Limbourg (1962); ³⁾ mêmes données issues de l'article d'Ingrish (1988). ⁴⁾ Belgique: avril à septembre; Allemagne: mai à juillet / Climatic data for the two regions studied (middle Belgium en middle Ardennes) following: ¹⁾ Noirfalise (1984) and ²⁾ Sougnez & Limbourg (1962); ³⁾ the same data for two German regions as given by Ingrish (1988). ⁴⁾ for Belgium sites: April to September; for German sites: May to July.

Les facteurs climatiques et les exigences écologiques des deux espèces

Première constatation, si *T. cantans* est nettement limitée à l'Ardenne (climat plus froid et plus pluvieux, altitude plus élevée, voir tableau 1), *T. viridissima* ne se limite pas exclusivement aux régions moins froides et plus basses de la Famenne, mais se retrouve aussi sur les premiers contreforts de l'Ardenne (notamment à Vonêche, Froidfontaine, Fayi Famenne, Tellin), et même sur les plateaux plus élevés (Hargnies, Saint-Hubert, Bertrix, Redu, Awenne).

Deuxième constatation, *T. cantans* est présente en Ardenne à la fois sur les plateaux centraux et dans le fond des vallées humides jusqu'au point de rencontre avec la Famenne où l'espèce disparaît complètement. Il

est intéressant de constater que le long de cette zone de transition, la présence sporadique de l'espèce peut être rattachée à la présence proche (moins de 500 mètres) d'une rivière ou d'un de ses affluents, ceux-ci semblant jouer le rôle de "couloir écologique" pour cette espèce. Ces deux premières constatations permettent de confirmer une nouvelle fois que les deux espèces occupent en moyenne des sites dont les conditions microclimatiques sont bien distinctes. Il est d'ailleurs intéressant de constater que les données météorologiques relevées en Basse Belgique et celles relevées dans les zones où seule *T. viridissima* est présente en Eifel (Allemagne) par Ingrisch (1988) d'une part, et celles relevées en Ardenne et dans les zones où seule *T. cantans* est présente dans la même étude sont très semblables

(tableau 1). Ingrisch a clairement démontré que, dans sa zone d'étude (régions de l'Hessen et de l'Eifel en Allemagne), la différence des moyennes des différents paramètres climatiques mesurés dans les stations où l'une des deux espèces est présente, est significativement différente et permet d'expliquer largement la vicariance des deux espèces sans faire intervenir de phénomène de compétition interspécifique. Ingrisch renforce son raisonnement en montrant que l'absence de *T. cantans* dans l'Eifel où les conditions climatiques lui sont pourtant favorables n'implique pas la présence de *T. viridissima* pour autant, celle-ci ayant des exigences écologiques significativement différentes. Il est cependant important de remarquer que le raisonnement d'Ingrisch est valable lorsqu'on parle des moyennes des facteurs écologiques étudiés. En fait, cet auteur ne parle pas de sites sur lesquels il aurait observé les deux espèces côte-à-côte (ce qui a quand même dû arriver); il ne soulève pas non plus le fait que *T. viridissima* ayant une amplitude écologique plus grande que *T. cantans*, on doit s'attendre, malgré la différence significative des moyennes, à trouver les deux espèces ensemble sur une série de sites. Ses graphiques montrent d'ailleurs que c'est clairement possible. Il est donc évident qu'il doit exister une série de sites sur lesquels les conditions écologiques sont favorables (mais non optimales, ce que mesurent les moyennes!) à la présence des deux espèces. La zone frontière que nous avons explorée entre la Famenne et l'Ardenne offre ce genre de possibilités.

Nos observations confirment aussi celles de différents auteurs concernant l'amplitude écologique des deux espèces. *T. cantans* est nettement limitée à des sites assez froids et humides, ces deux facteurs agissant en étroite relation. Dreux (1962) avait déjà mis en évidence ce phénomène qui permet d'expliquer que l'espèce peut à la fois coloniser des sites assez secs pour autant qu'ils soient plus froids (à plus haute altitude ou latitude), et des sites plus humides mais moins froids (à plus basse altitude ou latitude). C'est aussi ce qu'a observé Voisin (1979) dans le Massif Central. Nous avons observé le même phénomène en Ardenne où l'on peut rencontrer *T. cantans* à la fois sur les plateaux bien exposés de l'Ardenne à une altitude supérieure à 350 mètres, et dans des coupes forestières ou des friches situées dans le fond des vallées de la Lesse et de la Lomme, c-à-d dans des sites humides mais à une altitu-

de comprise entre 200 et 240 mètres. *T. viridissima* quant à elle présente une distribution plus large puisqu'elle est abondante dans toute la Famenne et sur les contreforts de l'Ardenne, ainsi que sur certains plateaux de l'Ardenne centrale (Redu, Bertrix, Saint-Hubert) où elle est nettement plus rare. Le caractère euryète (à large amplitude écologique) de l'espèce est d'ailleurs bien connu (Dreux, 1962; Voisin, 1979; Bellmann, 1995). Notons que ces différences peuvent être en partie expliquées par les différences dans la sensibilité à la sécheresse des oeufs et le développement embryonnaire des deux espèces (Ingrish, 1988): *T. cantans* pond des oeufs qui sont plus sensibles à une sécheresse relative que *T. viridissima*, et elle compte un stade de moins (6 au lieu de 7) dans son développement larvaire ce qui lui permet d'atteindre la maturité même si les conditions climatiques sont moins favorables.

L'histoire

Troisième constatation, dans une série de sites qui semblent convenir à *T. cantans*, on ne trouve que *T. viridissima*:

- Sur les contreforts de l'Ardenne, dans les localités de Vonèche, Froidfontaine, Fayi Famenne et Awenne (altitude supérieure à 300 mètres, proximité des massifs boisés ardennais).
- Dans des prairies humides et encaissées à Fayi Famenne (330 mètres d'altitude). Remarquons qu'on trouve les deux espèces côte-à-côte dans un endroit nettement plus sec (champ d'avoine) à 300 mètres de là.
- Dans la vallée de la Masblette dont les caractéristiques (altitude, largeur) sont très semblables à celles de la Lesse et de la Lomme. L'isolement relatif de cette petite vallée pour les populations de *T. cantans* peut être expliqué par le double fait que la vallée de la Masblette n'est pas rattachée au sud à d'autres plateaux ardennais où l'espèce est présente et que d'autre part le plateau d'Awenne (qui culmine à 390 mètres d'altitude) semble être un obstacle infranchissable (jusqu'à présent!) pour *T. cantans* à partir de la vallée de la Lomme où l'espèce est aussi présente.
- Dans les deux villages ardennais de Oignies et Le Mesnil, en dehors de la zone étudiée mais dans une situation en tout point identique puisqu'il s'agit de la partie de l'Ardenne située au sud de la Fagne (figure

2). Dans cette région, on ne trouve que *T. viridissima* puisque *T. cantans* n'a pas (encore?) franchi la Meuse. La présence de la première espèce dans ces deux villages contrastent avec ce que nous avons observé dans la plupart des villages ardennais situés à l'est de la Meuse où seule *T. cantans* est présente.

On peut ajouter à ces observations le fait que *T. cantans* n'a pas (encore?) été observée dans la vallée de l'Ourthe, à l'est des vallées de la Lesse et de la Lomme. Enfin et surtout, aucune *T. cantans* n'avait été signalée dans le massif ardennais et la vallée de la Semois avant les années 80 (données Saltabel 1997).

Tout ceci suggère que *T. cantans* pourrait être une espèce en expansion chez nous depuis une vingtaine d'années, comme cela a aussi été mentionné aux Pays-Bas (Kleukers et al., 1997). En ce qui concerne le massif ardennais, l'espèce pourrait s'être répandue à partir du sud-est (Lorraine belge) via la vallée de la Semois, en remplaçant progressivement *T. viridissima* dans les sites qui lui conviennent particulièrement (sites froids et humides). Si cette hypothèse est exacte, on devrait s'attendre dans les années à venir -et si le mouvement d'expansion supposé se poursuit- à l'occupation des sites décrits ci-dessus. Notons que Panelius (1978) avait déjà utilisé cette hypothèse pour expliquer en partie la distribution des deux espèces en Finlande.

La compétition interspécifique

Quatrième constatation: le nombre de sites sur lesquels les deux espèces sont sympatiques est faible (7 /50). Comme nous l'avons signalé, ces sites ne sont jamais très loin d'une rivière ou d'un de ses affluents, sur des sites bien exposés.

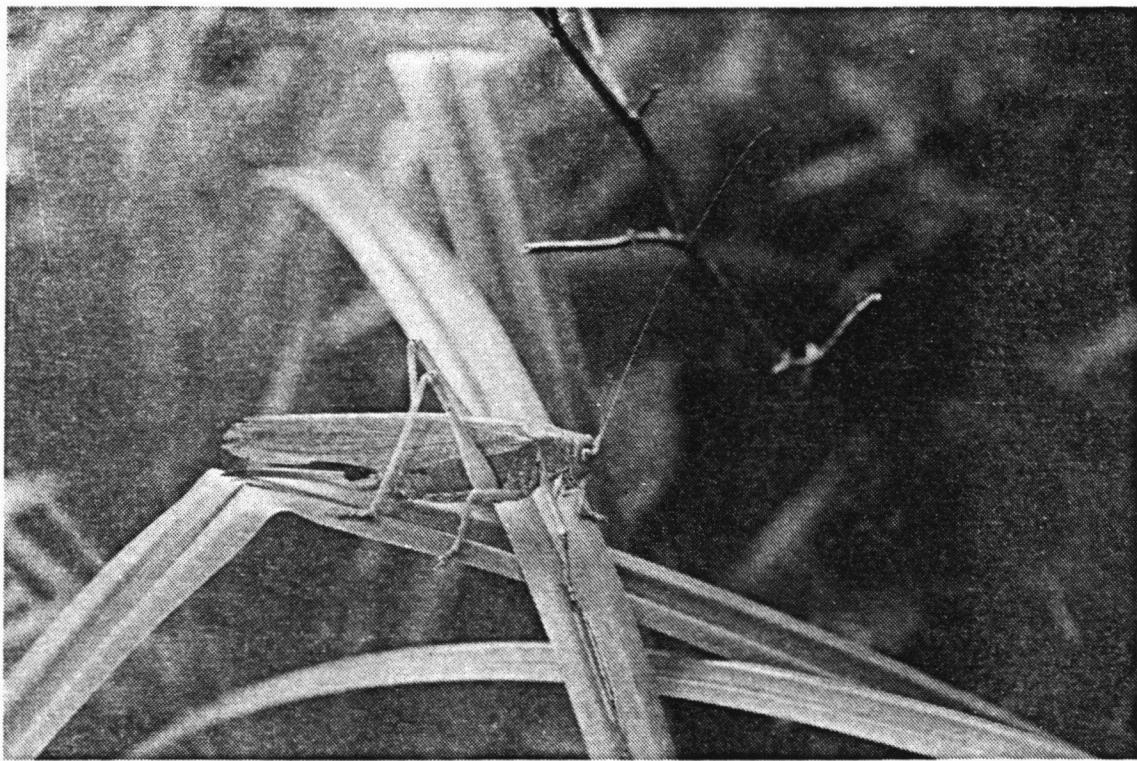
Cinquième constatation: dans la région de Vonêche, on passe brutalement d'une zone à dominance de *T. viridissima* à une zone (Vencimont et les coupes forestières au nord du village) où seule *T. cantans* est présente.

Sixième constatation: dans la zone où les rivières abordent la Famenne, *T. cantans* est le plus souvent seule présente.

Que suggèrent ces constatations? Dans une série de sites "frontaliers" ainsi que sur la plupart des plateaux ardennais, tout se passe comme si, lorsque *T. cantans* est présente, elle l'est souvent en l'absence de *T. viridissima* alors que les biotopes semblent pouvoir conve-

nir à cette dernière: c'est le cas à Vencimont et surtout dans les coupes forestières situées au nord du village, dans les prairies de la vallée de la Lesse et de la Lomme dans la zone où ces deux rivières débouchent en Famenne, et de manière générale sur les plateaux ardennais (puisque *T. viridissima* est présente à Oignies et à Le Mesnil). Dans les prairies bordant la Lesse et la Lomme et dans la zone de contact avec la Famenne, on pourrait aussi s'attendre à trouver *T. viridissima* aux côtés de *T. cantans*, puisque la première espèce n'hésite pas à coloniser une vallée proche (celle de la Mabelle) où *T. cantans* n'est pas présente.

Tout ceci suggère fortement qu'une certaine forme d'évitement et/ou de compétition interspécifique due à une intolérance de *T. cantans* vis-à-vis de *T. viridissima* dans les sites qui lui conviennent existe bel et bien. Une série de données issues de la littérature nous confortent d'ailleurs dans l'idée que cette hypothèse devrait être explorée de façon plus approfondie. Ainsi deux auteurs mentionnent, en s'en étonnant, le passage très net (sur quelques mètres de distance) d'une espèce à l'autre, et ceci sans raison apparente. C'est le cas de Voisin (1979) qui mentionne ce phénomène dans le Massif Central et de Willemse (1993) qui décrit la monospécificité de la population de *T. cantans* découverte aux Pays-Bas à quelques centaines de mètres de populations de *T. viridissima*. Mais ce sont surtout les observations faites aussi bien en laboratoire qu'en milieu naturel par l'équipe de Latimer et Schatral (1984 et 1986) sur le comportement territorial de *T. cantans* qui nous semblent dignes d'intérêt. Bien que la compétition éventuelle avec l'espèce soeur *T. viridissima* n'est pas étudiée, on apprend que *T. cantans* est une espèce qui se comporte de manière nettement territoriale, et ceci de façon plus ou moins intense suivant la structure physique du milieu. Ainsi, dans les milieux à végétation bien pourvue en éléments hauts (grandes ombellifères, ronciers, etc.), on assiste à la constitution, sur des zones de plusieurs dizaines de mètres carrés, de véritables "arènes" à trois dimensions. Ces arènes possèdent plusieurs des caractéristiques propres aux arènes à deux dimensions bien connues chez certaines espèces d'oiseaux (chevalier combattant, tétras lyre): zones centrales fortement convoitées par des mâles dominants (chez notre sauterelle, postes de chant les plus élevés), attrait manifeste de ces concentrations de mâles chanteurs sur les femelles, proba-



Tettigonia viridissima ♀. Photo M. Paquay.

bilité aussi grande pour les mâles subalternes de s'ac-coupler que pour les mâles dominants, interactions fréquentes entre mâles territoriaux. Mais pour savoir si cette forme de territorialité implique ou non une quelconque forme de rejet de chanteurs de *T. viridissima* par *T. cantans* et/ou d'évitement de ces populations de *T. cantans* par *T. viridissima*, il serait maintenant indispensable de faire des observations éthologiques approfondies, du type de celles effectuées par Latimer et Schatral, sur les sites où les deux espèces ont été notées côte-à-côte et en laboratoire.

Conclusion

La zone frontalière entre l'Ardenne et la Famenne se prête particulièrement bien à l'étude des facteurs qui régissent la distribution des deux espèces de *Tettigonia*. Nous avons montré que, loin de s'exclure, les différentes hypothèses émises par les auteurs pour expliquer la vicariance entre *T. cantans* et *T. viridissima* en Europe doivent être utilisées de manière complémentaire. A un niveau global, la distribution des deux espèces peut facilement être expliquée par les exigences écologiques différentes des deux espèces en relation avec les données climatiques. A un niveau plus local, nos observations suggèrent que *T. cantans* a colonisé récemment le

massif ardennais à partir du sud-est en empruntant les vallées comme "couloirs écologiques", et notamment la vallée de la Semois. Mais les observations indiquent aussi que *T. cantans* pourrait être intolérante vis-à-vis de *T. viridissima* dans les sites qui lui conviennent particulièrement (alliée ou non à un comportement d'évitement de *T. viridissima* envers *T. cantans*). Pour confirmer ces deux hypothèses, il est désormais indispensable d'une part de surveiller les sites qui sont propices à *T. cantans* mais où seule *T. viridissima* a été observée jusqu'à présent (Vonêche, Froidfontaine, Fayi Famenne, vallée de la Masblette), d'autre part de faire des observations éthologiques précises sur les sites où les deux espèces sont sympatriques.

Remerciements

Une partie des données a pu être récoltée grâce au travail de terrain de nombreux jeunes naturalistes enthousiastes de l'association Jeunes & Nature lors des été 1995 à 1997, dans le cadre de l'atlas des Orthoptères de Famenne. Qu'ils soient tous une nouvelle fois remerciés ici. Je remercie aussi Monsieur Fernand Vandennebeel d'Arville qui m'a fourni d'utiles renseignements météorologiques sur la région étudiée. Hendrik Devriese a été d'une aide précieuse par ses commentaires et les données qu'il a mis à ma disposition (données

Saltable 1997). Mes remerciements vont enfin à Jean-Yves Baugnée, Axel Gossaries et Franck Hidvegi pour la relecture critique de l'article.

Bibliographie

Bellmann, H. & G. Luquet, 1995. Guide des Sauterelles, Grillons et Criquets d'Europe occidentale. — Delachaux & Niestlé, Lausanne (Suisse). 384 p.

Coppa, G., 1997. Quelques observations d'Orthoptères (Ensifères et Caelifères) en Champagne-Ardenne. — Bull. Soc. Sc. Nat. Archéol. Haute Marne 25 (2): 30—39.

Couvreur, J.M. & A. Gossaries, 1995. Le projet d'atlas des orthoptères de Famenne occidentale. Un premier bilan. — Nieuwsbrief Saltable 14: 19—32.

Devriese, H., 1988. Voorlopige Verspreidingsatlas van de sprinkhanen en krekels van België. — K.B.I.N. Brussel.

Dreux, P., 1962. Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes françaises. — Ann. Sciences nat. et zool. 12 (3-4): 323—766. (Thèse de doctorat d'état)

Graffteaux, A., 1992. Observations de quelques ensifères et caelifères (orthoptères) et d'un dictyoptère dans le département des Ardennes. — Bull. Soc. Hist. nat. des Ardennes 82: 29—33.

Hofmans, K. & B. Barenbrug, 1989. The non-tetrigid Saltatoria (Insecta) of the regional park Viroin-Hermeton. In: C.R. Symp. Invertébrés de Belgique, IRSNB, p. 251—255.

Ingrisch, S., 1988. Wasseraufnahme und Trockenresistenz der Eier europäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). — Zool. Jb. Physiol. 92: 117—170.

Jacob, J.P., 1989. Avancement de la cartographie des Orthoptères de Lorraine belge. — Nieuwsbrief Saltable 2: 15—19.

Kleukers, R.M.J.C., E.J. van Nieukerken, B. Odé, L.P.M. Willemse & W.K.R.E. van Wingerden, 1997. De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera). — Nederlandse Fauna I. NNM, KNNV & EIS-NL, Leiden.

Latimer, W. & A. Schatral, 1986. Information cues used in male competition by *Tettigonia cantans* (Orthoptera: Tettigoniidae). — Anim. Behav. 34: 162—168.

Noirfalise, A., 1984. Forêts et stations forestières en Belgique. — Les Presses agronomiques de Gembloux. 235 p.

Panelius, S., 1978. The detailed geographical distribution of *Tettigonia cantans* in Finland (Orthoptera: Tettigoniidae). — Notulae Entomologicae 58: 151—157.

Schatral, A., W. Latimer & B. Broughton, 1984. Spatial Dispersion and Agonistic Contacts of Male Bush Crickets in the Biotope. — Z. Tierpsychol. 65: 201—214.

Schiemenz, H., 1981. Die Verbreitung des Heuschrecken (Saltatoria) *Tettigonia viridissima* (L.) und *T. cantans* (Fuessly) in der DDR. — Zool. Jb. Syst. 108: 554—562.

Sougné, N. & P. Limbourg, 1962. Les herbages de la Famenne. — Bull. Inst. agron. et Stat. Rech. Gembloux 31 (3): 359—413.

Voisin, J.F., 1979. Autoécologie et biogéographie des Orthoptères du Massif Central. — Université Pierre et Marie Curie (Paris-VI) (Thèse de doctorat d'état).

Willemse, L., 1993. *Tettigonia cantans*, de kleine groene sabelsprinkhaan, nieuw voor Nederland (Orthoptera: Tettigoniidae). — Ent. Ber., Amst. 53 (11): 151—158.