

ETUDE DE LA REPARTITION DU GRILLON DES BOIS
NEMOBIUS SYLVESTRIS (BOSC)
DANS UN HABITAT NATUREL - II. LES ADULTES

par R. MORVAN, R. CAMPAN et B. THON

*Laboratoire de Psychophysiologie, Université Paul Sabatier,
Toulouse (*)*

Nous avons pu mettre en évidence l'influence de plusieurs facteurs (présence et orientation d'une lisière, arbres, facteurs climatiques) sur la répartition des larves du Grillon des bois dans un habitat naturel et sur les déplacements orientés de ces insectes (Morvan, Campan et Thon, 1977 ; Morvan et Campan, 1976). D'autre part nous avons montré que des repères visuels proches et lointains sont progressivement utilisés par ces insectes au cours de leur ontogenèse, lors de ces déplacements orientés. L'étude de la répartition des larves dans leur habitat naturel ne permet pas de dissocier les variations dues au développement ontogénétique de celles dues aux fluctuations saisonnières des facteurs climatiques. En effet le cycle larvaire de *Nemobius sylvestris* s'étend sur une année (Campan, 1965), les éclosions et les mues imaginales ayant lieu au début de l'été. L'étude de la répartition des adultes dans le même biotope doit permettre de connaître les facteurs agissant sur la répartition d'une population d'insectes au même stade de développement, la durée de vie d'un *Nemobius* adulte étant proche de 1 an, au moins dans la région toulousaine. La comparaison des résultats obtenus sur les larves et sur les adultes devrait permettre de savoir si les mêmes facteurs agissent sur la répartition des grillons quel que soit leur stade de développement.

Ce travail a été effectué dans le même biotope que celui habité par les larves (Morvan, Campan et Thon, 1977). Il s'agit d'un bois de chêne pédonculé à litière peu épaisse (0 à 5 centimètres) situé près de Mérenvielle à 30 kilomètres environ à l'ouest de Toulouse. Nous étudierons d'abord les variations saisonnières de la densité de la population d'adultes ainsi que sa répartition dans deux qua-

(*) Adresse : 118, route de Narbonne - 31077 Toulouse Cédex.

drats. Nous analyserons ensuite l'influence de la lisière et des arbres sur cette répartition, puis l'étendue et l'orientation des déplacements spontanés de ces insectes.

1 - MATERIEL ET METHODES (1).

Les comptages ont été réalisés simultanément pour les larves et les adultes dans les mêmes quadrats. Le quadrat A mesurait 20×20 mètres ; il fut découpé en 400 carrés de 1 mètre de côté. Sa lisière était orientée E/W et les relevés y furent effectués tous les 15 jours environ. Le quadrat B mesurait 30×30 mètres ; il fut divisé en 900 carrés de 1 mètre de côté. Sa lisière était orientée N.NE/S.SW. Les relevés y furent effectués tous les mois environ. Dans les deux zones, afin d'éliminer les variations imputables au rythme journalier des déplacement orientés (Campan, Lacoste et Morvan, 1975), les comptages se déroulèrent de 14 à 17 heures. La température et l'éclairement furent notés pour chaque relevé.

Les grillons adultes ont été capturés, anesthésiés au gaz carbonique et marqués à la peinture cellulosique. Neuf coloris furent utilisés, chacun correspondant à un chiffre. La tache située à gauche du thorax correspondait aux centaines, celle faite à droite aux dizaines, et celle de l'abdomen aux unités (fig. 1). Chaque insecte, marqué individuellement, fut relâché à l'endroit précis de sa capture dès qu'il retrouvait sa mobilité.

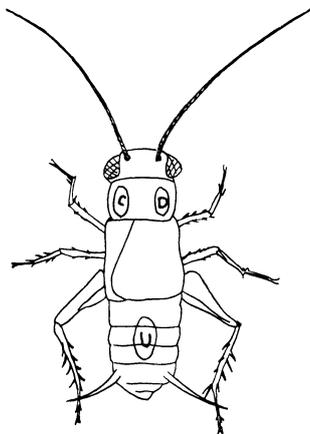


Figure 1. — Marquage des insectes (C = centaines ; D = dizaines ; U = unités).

(1) Pour plus de détails consulter la première partie de ce travail (Morvan, Campan et Thon, 1977).

2 - ETUDE DES VARIATIONS SAISONNIERES DE LA DENSITE DE LA POPULATION ET DE LA REPARTITION.

Les comptages se sont déroulés du 22 septembre 1973 au 10 octobre 1974 dans le quadrat A, du 24 septembre 1973 au 2 octobre 1974 dans le quadrat B.

2.1. - *Etude de la densité de la population* : aucun adulte ne fut observé dans le quadrat A en hiver ou au printemps (fig. 2). Cette absence pourrait être imputée à la disparition progressive des individus à la suite des piétinements de la lisière ; s'il en était ainsi la densité des larves devrait, elle aussi, diminuer et, nous devrions trouver une population adulte moins importante en été

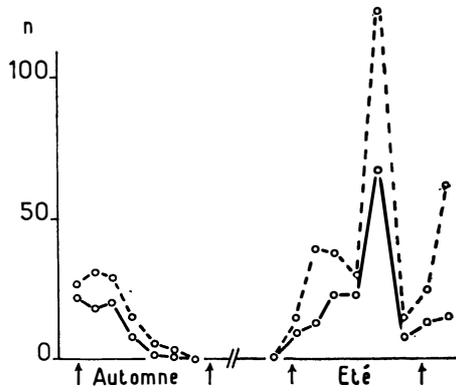


Figure 2. — Quadrat A : variations saisonnières de la densité de population (— . mâles ; - - - - - . femelles).

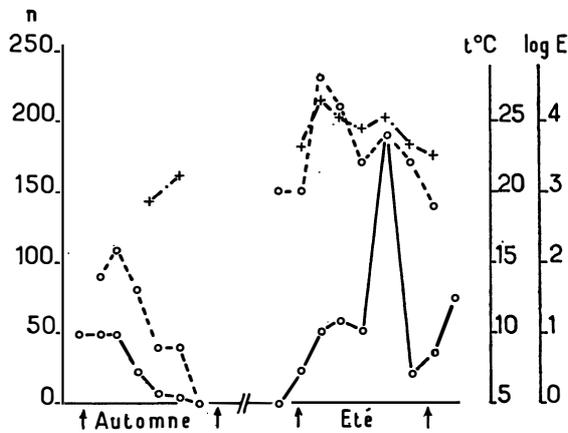


Figure 3. — Quadrat A : variations saisonnières de la densité de population (— n), de la température (--- t°C), du logarithme de l'éclairement (-.-. logE).

1974 qu'en automne 1973. Or c'est l'inverse que l'on observa (190 adultes vus le 24 août 1974 contre 39 le 22 septembre 1973), et d'autre part, certains adultes marqués en automne 1973 furent recapturés en été 1974. Les piétinements successifs ne semblent donc pas être en cause et cette baisse de la densité de population semble être concomitante d'une baisse de la température (fig. 3). Il nous est impossible de déterminer si la réapparition des adultes cor-

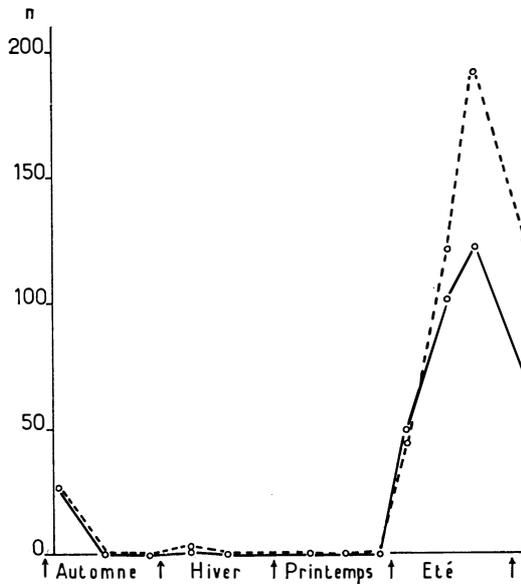


Figure 4. — Quadrat B : variations saisonnières de la densité de population (— . mâles ; femelles).

respond à la mue d'une nouvelle génération, à l'augmentation de la température au printemps et en été ou aux deux facteurs à la fois. D'autre part nous constatons que si les fluctuations de densité sont parallèles chez les mâles et les femelles, ces dernières sont généralement plus nombreuses (fig. 2). Nous avons déjà constaté ce fait au cours de travaux effectués dans une forêt mixte pin-chêne (Morvan et Campan, 1976).

Des phénomènes de même ordre ont été observés dans le quadrat B. Le nombre d'adultes à la surface de la litière au cours de l'hiver et du printemps fut très faible ou nul ; les femelles furent plus nombreuses que les mâles en été (fig. 4). La disparition des adultes correspondit également à la baisse hivernale des températures, leur réapparition, à la nouvelle génération d'adultes au début de l'été.

Connaissant le nombre et l'emplacement des adultes à chaque relevé, nous pouvons étudier leur répartition dans les deux quadrats.

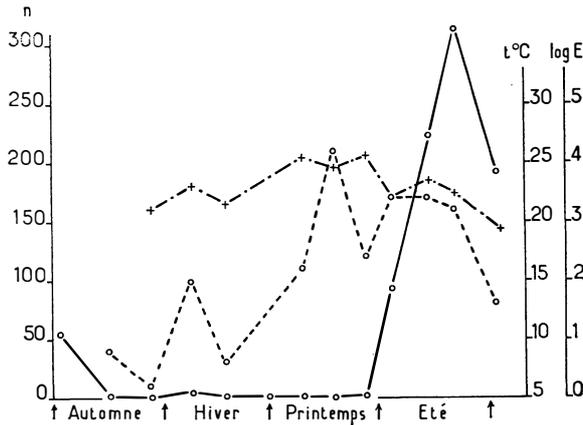


Figure 5. — Quadrat B : variations saisonnières de la densité de population (— n), de la température (--- t°C), du logarithme de l'éclairement (-.- log E).

2.2. - *Etude de la répartition de la population.* Comme pour les larves, nous avons calculé, pour chaque comptage, l'indice d'agrégation de Morisita (Morisita, 1962-1964 ; Gérard, 1970). Une valeur de $I\delta$ égale à 1 correspond à une distribution aléatoire de type poissonien, une valeur de $I\delta$ supérieure à 1 indique une distribution de type agrégatif. La comparaison de la valeur observée de $I\delta$ à la valeur théorique (égale à 1) se fait par un test de χ^2 ($\chi^2 = I\delta \{ \chi^{-1} \} + n - \sum x$). Le nombre de degré de liberté étant élevé, la signification du χ^2 observé est testée par le calcul de l'écart réduit correspondant : $\epsilon = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2n-3}$. Si ϵ est supérieur à 1,96, $I\delta$ sera donc significativement différent de 1 à $p \leq 0,05$.

Le nombre d'adultes étant inférieur à celui des larves, les échantillons utilisés sont de 4 m². Dans le quadrat A, n est donc égal à 100, dans le quadrat B à 225.

Dans le quadrat A, si $I\delta$ est généralement supérieur à 1, la distribution n'est pas toujours significativement différente d'une distribution au hasard (tableau I, fig. 6). Les mâles se répartissent en agrégats l'été seulement, tout comme les femelles. La distribution de l'ensemble « mâle et femelle » est, par contre, généralement agrégative.

Dans le quadrat B, quel que soit le sexe, la distribution est agrégative (sauf pour les mâles le 24 septembre 1973 ; tableau II, fig. 7). Comme pour le quadrat A, l'agrégation entre « mâles et femelles » est plus grande qu'entre individus de même sexe.

TABLEAU I

*Quadrat A : Valeurs de l'indice d'agrégation
et de l'écart-réduit correspondant.*

Date	Mâles		Femelles		Adultes	
	I_{δ}	ϵ	I_{δ}	ϵ	I_{δ}	ϵ
22/09/1973	1,186	0,31 NS	1,058	0,14 _{NS}	1,850	2,68
6/10/1973	1,961	1,15 NS	1,604	1,27 _{NS}	2,041	3,22
18/10/1973	4,737	4,40	0,919	—	2,286	3,89
31/10/1973	0,000	—	1,905	0,91 _{NS}	1,976	1,49 _{NS}
15/11/1973	0,000	—	0,000	—	0,000	—
30/11/1973	0,000	—	0,000	—	0,000	—
26/06/1974	2,778	1,01 NS	2,198	1,10 _{NS}	2,767	2,57
11/07/1974	4,545	2,58	8,232	13,31	6,510	13,33
23/07/1974	3,463	3,33	4,586	7,32	4,208	9,84
7/08/1974	3,896	3,84	2,956	3,50	4,078	8,45
24/08/1974	1,764	3,25	1,932	6,59	1,944	9,52
10/09/1974	0,000	—	4,396	2,88	2,857	2,46
27/09/1974	1,515	0,43 NS	2,536	2,35	3,016	4,38
10/10/1974	2,339	1,22 NS	1,475	1,93 _{NS}	1,772	3,63

2.3. - Conclusion. Dans les deux quadrats, les insectes disparaissent de la surface de la litière en hiver et au printemps. Ce phénomène peut être expliqué par la mort de la majorité des individus nés en été 1973, par des migrations verticales dans les anfractuosités du sol ou par des déplacements horizontaux vers l'intérieur de la forêt. Les effectifs sont maximum au milieu de l'été où les femelles sont plus nombreuses que les mâles. Si la baisse de température hivernale coïncide avec la disparition des adultes,

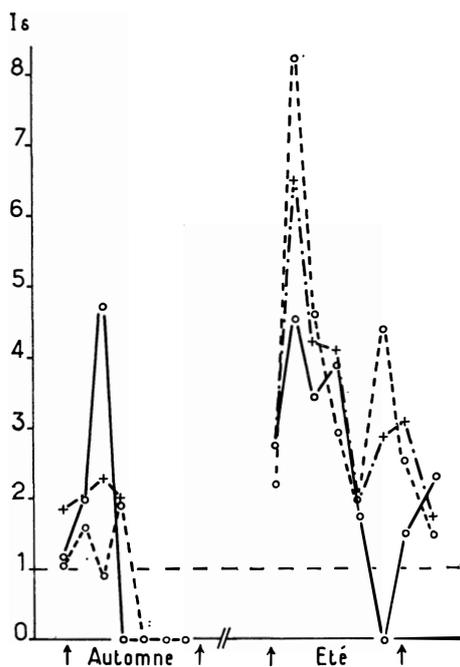


Figure 6. — Quadrat A : variations saisonnières de l'indice d'agrégation de MORISITA.

TABLEAU II

Quadrat B : Valeurs de l'indice d'agrégation et de l'écart-réduit correspondant.

Date	Mâles		Femelles		Adultes	
	I_{δ}	ϵ	I_{δ}	ϵ	I_{δ}	ϵ
24/09/1973	1,282	0,37 NS	4,487	3,13	2,358	3,19
6/11/1973	0,000	—	0,000	—	0,000	—
1/07/1974	2,104	2,39	2,616	3,08	2,967	7,32
5/08/1974	4,054	11,40	3,252	10,37	3,681	19,33
25/08/1974	3,714	12,09	2,282	9,48	2,781	18,39
2/10/1974	3,506	6,85	1,947	4,95	2,883	13,02

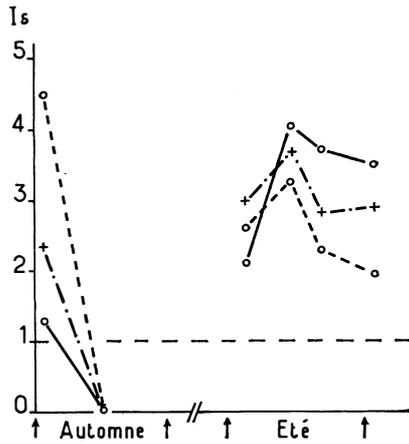


Figure 7. — Quadrat B : variations saisonnières de l'indice d'agrégation de MORISITA.

ni la température, ni l'éclairement, ne semblent intervenir en automne et en été, sur les fluctuations de la densité de la population.

La répartition des individus est toujours agrégative pour l'ensemble « mâles - femelles », quelles que soient les zones d'étude ou les raisons. Ceci peut s'expliquer par l'influence du comportement sexuel sur la distribution de ces grillons. Dans le quadrat A les mâles seuls ou les femelles seules ne forment pas d'agrégats ; il n'en est pas de même dans le quadrat B.

3 - INFLUENCE DE LA LISIERE SUR LA REPARTITION DES ADULTES.

Dans un premier temps, comme pour l'étude de la population larvaire, le nombre moyen d'adultes observés à la surface de la lisière est calculé pour chaque rangée parallèle ou perpendiculaire à la lisière, par rapport au nombre total de grillons adultes vus au cours des relevés. Les comptages faits en automne sont distingués de ceux réalisés en été. De plus, nous tenons compte du sexe des insectes récoltés.

3.1. - *Résultats.* Dans le quadrat A, quel que soit le sexe des animaux, une forte densité existe dans les rangées situées entre 6 et 8 mètres de la lisière (fig. 8, 9 et 10). Elle correspond à un maximum en automne alors qu'en été les grillons sont surtout nombreux dans les rangées éloignées de 16 à 18 mètres de la lisière, ce maximum de fréquence est surtout marqué chez les femelles. La répartition des grillons dans les rangées perpendiculaires à la lisière semble être aléatoire (fig. 11, 12 et 13).

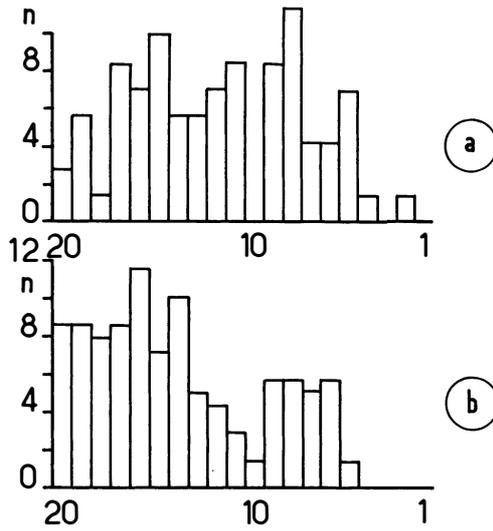


Figure 8. — Quadrat A : répartition des adultes mâles dans les rangées parallèles à la lisière (1 = rangée située en bordure de lisière ; 20 = rangée située à 20 mètres de la lisière ; a = automne ; b = été).

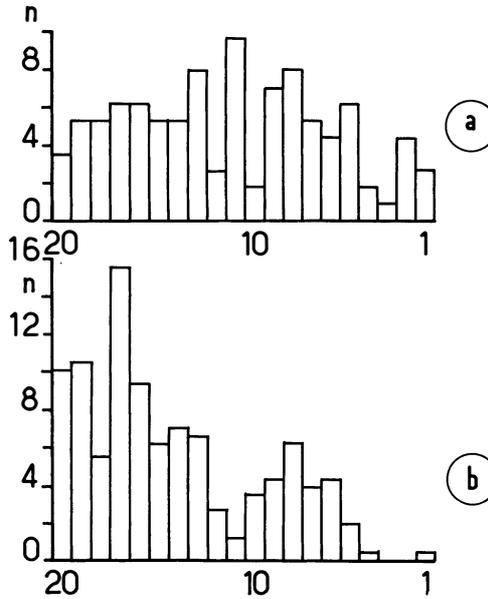


Figure 9. — Quadrat A : répartition des adultes femelles dans les rangées parallèles à la lisière (1 = rangée située en bordure de lisière ; 20 = rangée située à 20 mètres de la lisière ; a = automne ; b = été).

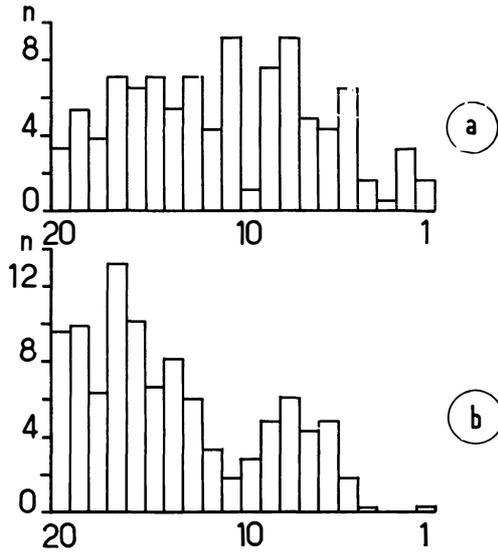


Figure 10. — Quadrat A : répartition des adultes mâles et femelles dans les rangées parallèles à la lisière (1 = rangée située en bordure de lisière ; 20 = rangée située à 20 mètres de la lisière ; a = automne ; b = été).

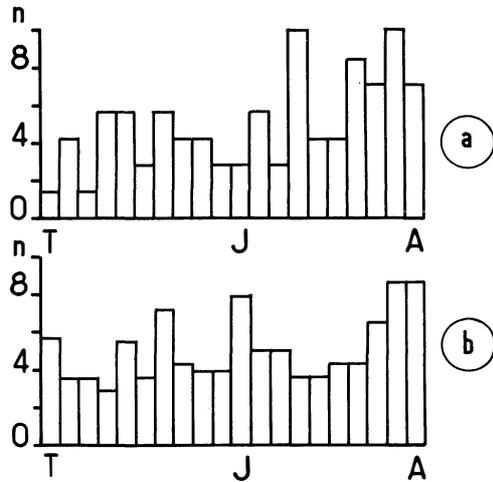


Figure 11. — Quadrat A : répartition des adultes mâles dans les rangées perpendiculaires à la lisière (A = rangée située vers l'est ; T = rangée située vers l'ouest ; a = automne ; b = été).

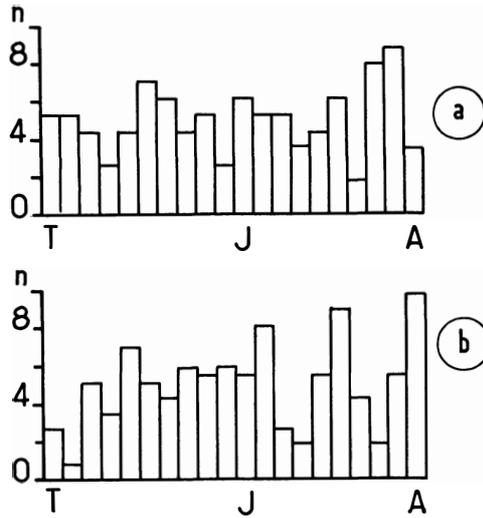


Figure 12. — Quadrat A : répartition des adultes femelles dans les rangées perpendiculaires à la lisière (A = rangée située vers l'est ; T = rangée située vers l'ouest ; a = automne ; b = été).

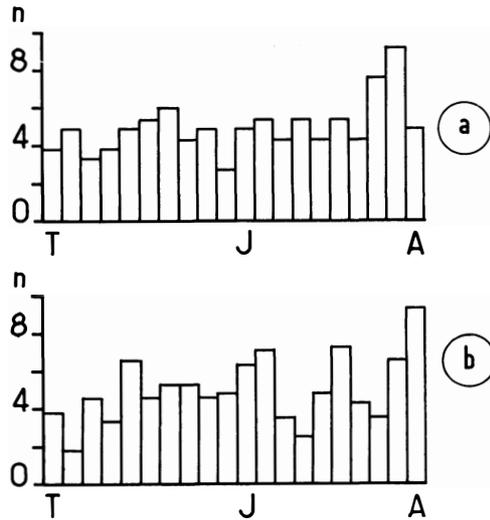


Figure 13. — Quadrat A : répartition des adultes mâles et femelles dans les rangées perpendiculaires à la lisière (A = rangée située vers l'est ; T = rangée située vers l'ouest ; a = automne ; b = été).

Dans le quadrat B, une densité maximale d'insectes apparaît dans les dix rangées longeant la lisière (fig. 14, 15 et 16). La répartition des grillons dans les rangées qui lui sont perpendiculaires semble être aléatoire dans cette zone également (fig. 17, 18 et 19).

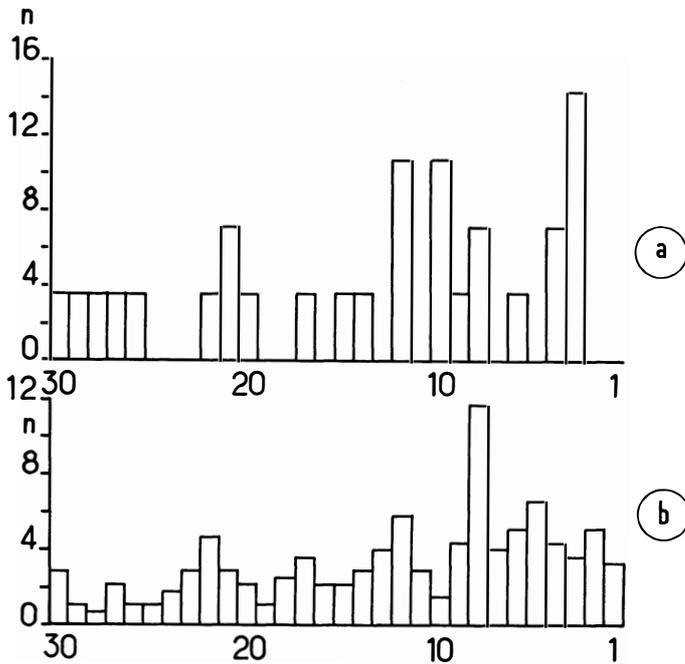


Figure 14. — Quadrat B : répartition des adultes mâles dans les rangées parallèles à la lisière (1 = rangée située en bordure de lisière ; 30 = rangée située à 30 mètres de la lisière ; a = automne ; b = été).

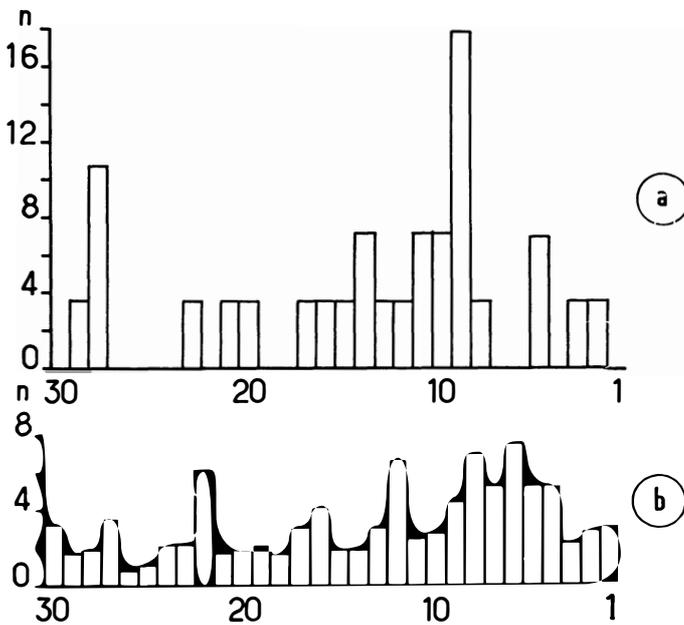


Figure 15. — Quadrat B : répartition des adultes femelles dans les rangées parallèles à la lisière (1 = rangée située en bordure de lisière ; 30 = rangée située à 30 mètres de la lisière ; a = automne ; b = été).

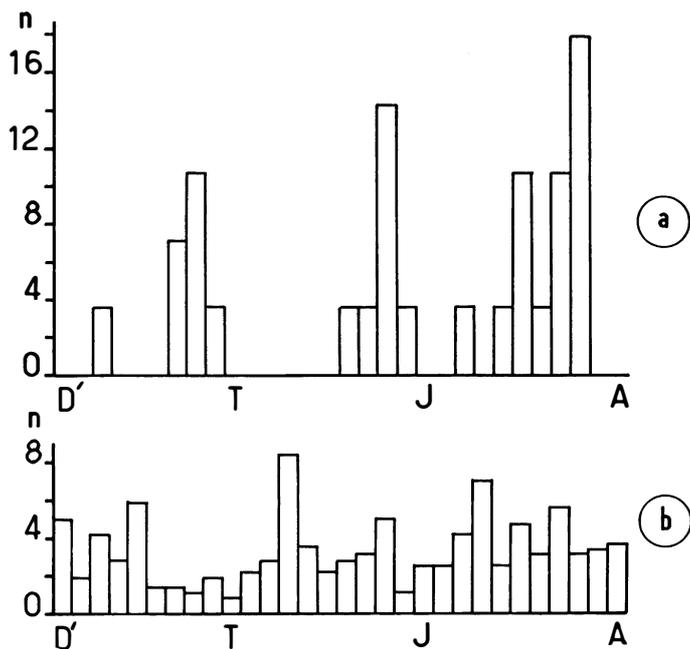


Figure 18. — Quadrat B : répartition des adultes femelles dans les rangées perpendiculaires à la lisière (A = rangée située vers le S/SW ; D' = rangée située vers le N/NE ; a = automne ; b = été).

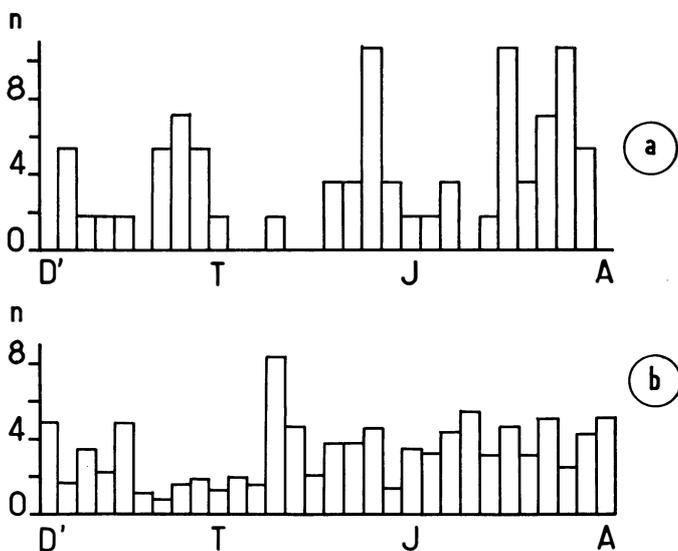


Figure 19. — Quadrat B : répartition des adultes mâles et femelles dans les rangées perpendiculaires à la lisière (A = rangée située vers le S/SW ; D' = rangée située vers le N/NE ; a = automne ; b = été).

L'étude plus fine de ces résultats par une analyse de variance à plan d'ordre II avec groupes inégaux nous apporte d'autres informations.

Dans le quadrat A des variations significativement différentes apparaissent dans les rangées parallèles à la lisière en fonction du sexe des insectes ($F = 19,2200$; $ddl = 1/520$) et en fonction de la

TABLEAU III

Quadrat A : Résultats de l'analyse de variance de plan d'ordre II avec groupes inégaux : rangées parallèles à la lisière.

Source de variation	Somme des carrés des écarts	ddl	s ²	F
Entre les sexes	1,3627	1	1,3627	19,2200 p ≤ 0,001
Entre les rangées	5,8906	19	0,3100	4,3723 p ≤ 0,001
Interaction	0,4816	19	0,0253	0,3568
Résiduelle	36,9128	520	0,0709	
Variation totale	44,6477	559		

TABLEAU IV

Quadrat A : Résultats de l'analyse de variance de plan d'ordre II avec groupes inégaux : rangées perpendiculaires à la lisière.

Source de variation	Somme des carrés des écarts	ddl	s ²	F
Entre les sexes	1,6730	1	1,6730	24,8219 p ≤ 0,001
Entre les rangées	1,9002	19	0,1000	1,4836 N.S.
Interaction	0,9755	19	0,0513	0,7611
Résiduelle	35,0799	520	0,0674	
Variation totale	39,6286	559		

position des rangées ($F = 4,3723$; $ddl = 19/520$) (Tableau III). Par contre dans les rangées perpendiculaires à la lisière, si les variations sont encore différentes entre les mâles et les femelles ($F = 24,8219$; $ddl = 1/520$), ce n'est pas le cas pour la position des rangées ($F = 1,4836$; $ddl = 19/520$) (tableau IV). Quelle que soit la position des rangées, nous ne pouvons pas mettre en évi-

TABLEAU V

Quadrat B : Résultats de l'analyse de variance de plan d'ordre II avec groupes inégaux : rangées parallèles à la lisière.

Source de variation	Somme des carrés des écarts	ddl	s^2	F
Entre les sexes	0,1658	1	0,1658	1,6113 N.S. $p \geq 0,5$
Entre les rangées	3,3668	29	0,1161	1,1283 N.S. $p \geq 0,5$
Interaction	3,0518	29	0,1052	1,0223 N.S. $p \geq 0,5$
Résiduelle	18,5293	180	0,1029	
Variation totale	25,1137	239		

TABLEAU VI

Quadrat B : Résultats de l'analyse de variance de plan d'ordre II avec groupes inégaux : rangées perpendiculaires à la lisière.

Source de variation	Somme des carrés des écarts	ddl	s^2	F
Entre les sexes	0,1605	1	0,1605	1,5184 N.S. $p \geq 0,5$
Entre les rangées	4,5055	29	0,1554	1,4702 N.S. $p \geq 0,5$
Interaction	2,1626	29	0,0746	0,7058
Résiduelle	19,0256	180	0,1057	
Variation totale	26,8542	239		

dence d'interaction entre les deux facteurs « sexe » et « rangée », la valeur de F étant inférieure à 0.

Dans le quadrat B, que les rangées soient parallèles à la lisière (tableau V) ou perpendiculaires à celle-ci (tableau VI), la répartition des grillons n'est en relation ni avec le sexe des insectes ($F = 1,6113$ et $F = 1,5183$ pour $ddl = 1/180$) ni avec la position des rangées ($F = 1,1283$ et $F = 1,4702$ pour $ddl = 29/180$). L'interaction entre les facteurs n'est pas significative dans le cas des rangées parallèles à la lisière ($F = 1,0223$; $ddl = 1/29$), nous ne pouvons rien conclure pour les rangées qui lui sont perpendiculaires ($F = 0,7058$).

3.2. - *Conclusion.* L'analyse de variance permet de mettre en évidence, comme pour la population larvaire, que la présence et l'orientation de la lisière agissent sur la répartition des adultes. Dans le quadrat A, dont la lisière est orientée E/W, la répartition semble être fonction de la distance séparant les insectes de la bordure du quadrat ; dans le quadrat B un tel phénomène n'apparaît pas.

Dans le quadrat A, les larves comme les adultes présentent une densité importante à 15 mètres environ de la lisière, cependant les adultes sont également nombreux dans une zone de 10 mètres de large longeant cette lisière. Seule cette dernière agrégation est retrouvée dans le quadrat B. Dans une forêt mixte pin-chêne, une répartition analogue a été mise en évidence : la densité des adultes était maximale dans une zone de 10 mètres de large longeant un chemin forestier orienté W/NW, E/SE, leur nombre diminuant au fur et à mesure que l'on s'en éloignait (Morvan et Capan, 1976).

Le rôle que peuvent jouer les arbres sur la répartition des adultes dans les deux quadrats va être maintenant étudié.

4 - INFLUENCE DE LA PROXIMITÉ DES ARBRES SUR LA RÉPARTITION DES ADULTES.

Comme pour l'étude des populations larvaires, les surfaces-échantillon (de 1 m²) où se trouvent les arbres sont séparées de celles qui en sont distantes de 1, 2, 3 et 4 mètres environ. Ces échantillons sont respectivement regroupés dans les classes 0, 1, 2, 3 et 4 ; nous calculons ensuite le nombre moyen d'adultes observés dans chacune d'elle et ceci pour chaque relevé.

4.1. - *Résultats.* Le nombre moyen de grillons observés dans chaque classe fluctue beaucoup d'un relevé à l'autre (tableaux VII et VIII) ; afin de clarifier les résultats nous étudierons uniquement les variations saisonnières du nombre moyen d'adultes pour chaque classe. Les valeurs utilisées sont les médians des séries obtenues.

TABLEAU VII

Quadrat A : Nombre moyen de grillons adultes en fonction de la distance les séparant des arbres.

Date	Mâles				Femelles				Adultes			
	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3
22/09/1973	0,05	0,05	0,06	0,07	0,08	0,07	0,05	0,07	0,13	0,13	0,11	0,15
6/16/1973	0,07	0,04	0,05	0,07	0,12	0,06	0,08	0,11	0,19	0,09	0,13	0,18
18/10/1973	0,04	0,04	0,06	0,11	0,05	0,06	0,10	0,18	0,08	0,10	0,16	0,30
31/10/1973	0,02	0,01	0,03	0,04	0	0,03	0,02	0,22	0,02	0,05	0,05	0,26
15/11/1973	0,02	0,004	0	0	0	0,01	0,01	0,04	0,02	0,02	0,01	0,01
30/11/1973	0	0,004	0	0	0,02	0	0,01	0,04	0,02	0,04	0,01	0,04
26/06/1974	0,04	0,01	0,04	0	0,04	0,04	0,04	0	0,07	0,05	0,08	0
11/07/1974	0,02	0,05	0	0,04	0,10	0,14	0,03	0	0,12	0,19	0,03	0,04
23/07/1974	0,17	0,04	0,03	0	0,15	0,10	0,06	0	0,32	0,14	0,09	0
7/08/1974	0,05	0,07	0,04	0	0,10	0,09	0,01	0,07	0,15	0,16	0,05	0,07
24/08/1974	0,15	0,18	0,14	0,18	0,36	0,33	0,22	0,37	0,51	0,51	0,37	0,55
10/09/1974	0,02	0,02	0	0,04	0,04	0,04	0,03	0	0,05	0,07	0,03	0,15
27/09/1974	0,07	0,03	0,01	0,04	0,04	0,09	0	0,07	0,10	0,12	0,01	0,11
10/10/1974	0,07	0,05	0,05	0,04	0,19	0,14	0,13	0,18	0,25	0,19	0,16	0,22
10/10/1974								4 0,67*				4 0,67*

* Ces valeurs correspondent au nombre moyen des grillons observés dans la classe 4.

TABLEAU VIII

Quadrat B : Nombre moyen de grillons adultes en fonction de la distance les séparant des arbres.

Date	Mâles				Femelles				Adultes			
	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3
24/09/1973	0,03	0,04	0,02	0	0,03	0,03	0,03	0	0,06	0,07	0,05	0
6/11/1973	0	0,0002	0	0	0	0,002	0	0	0	0	0	0
1/07/1974	0,02	0,06	0,06	0,06	0,02	0,05	0,05	0,06	0,03	0,12	0,11	0,12
5/08/1974	0,06	0,11	0,13	0,09	0,15	0,15	0,12	0,03	0,21	0,26	0,25	0,12
25/08/1974	0,13	0,12	0,18	0,18	0,14	0,21	0,24	0,29	0,27	0,33	0,42	0,47
2/10/1974	0,06	0,08	0,06	0,21	0,14	0,14	0,13	0,15	0,20	0,22	0,19	0,35

Dans le quadrat A, le nombre de mâles varie peu entre le pied des arbres et 3 mètres d'eux ; aucun grillon mâle n'a été trouvé à 4 mètres des chênes (fig. 20a). La saison n'influe pas sur cette répartition. Il n'en est pas de même pour les femelles (fig. 20b). En automne, la densité maximale est observée à 3 mètres des arbres, l'effectif des insectes reste proche dans les classes 0, 1 et 2, les femelles sont absentes dans les échantillons de la classe 4. En été, plus les femelles sont éloignées des arbres, moins elles sont nombreuses. Des variations de ce type sont obtenues en regroupant mâles et femelles (fig. 20c).

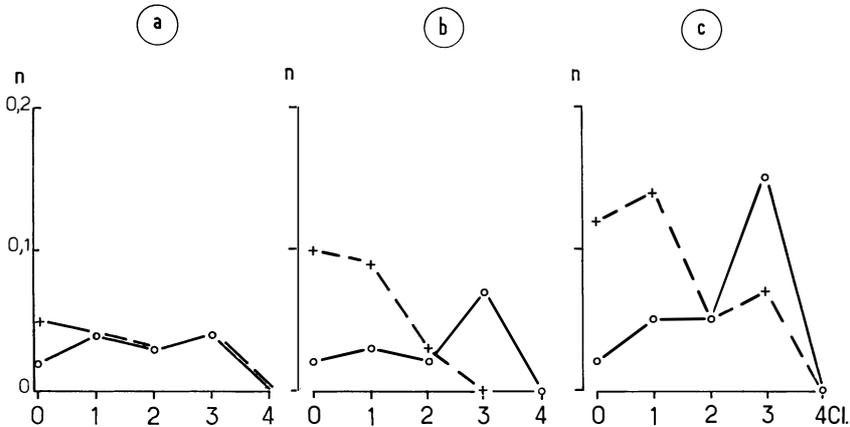


Figure 20. — Quadrat A : répartition des adultes en fonction de la distance les séparant des arbres ; variations saisonnières du nombre moyen d'adultes observés dans chaque classe (— automne ; --- été) ; a) mâles, b) femelles, c) mâles et femelles.

Dans le quadrat B, les données ne sont utilisables que pour l'été, les effectifs étant trop faibles aux autres saisons. Les mâles sont moins nombreux au pied des chênes que dans les classes 1, 2 et 3 ; ils sont absents dans la classe 4 (fig. 21a). Si les femelles sont aussi nombreuses dans la classe 0 que dans la classe 1, elles deviennent plus rares dans les classes 2 et 3 et n'apparaissent pas dans la classe 4 (fig. 21b). Les mâles et les femelles regroupés sont moins nombreux à proximité des chênes qu'à 1 et 2 mètres d'eux, ils sont encore plus rares à 3 mètres et absents à 4 mètres (fig. 21c)

4.2. - Conclusion. La répartition des grillons en fonction de la présence d'arbres varie selon le sexe des insectes, les saisons et la zone étudiée. Pour les femelles, en été, la répartition est de même type que celle observée chez les larves : diminution des effectifs entre le pied des arbres et les échantillons situés à 4 mètres d'eux. Cependant, la différence entre les classes 0 et 1 est faible

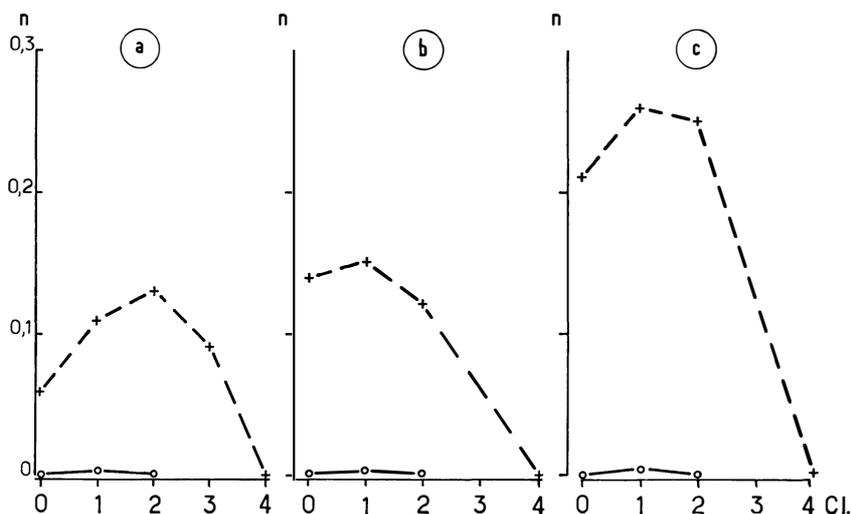


Figure 21 : Quadrat B : répartition des adultes en fonction de la distance les séparant des arbres ; variations saisonnières du nombre moyen d'adultes observés dans chaque classe (— automne ; --- été) ; a) mâles, b) femelles, c) mâles et femelles.

Dans le quadrat A, la répartition des mâles ne change pas au cours des saisons et reste proche de celle des femelles en automne : la présence des arbres semble avoir peu d'effet. Dans le quadrat B, le nombre moyen d'insectes observés est même plus faible à proximité des arbres.

Plusieurs phénomènes pourraient agir sur la distribution des insectes : le choix du lieu de ponte, pour les femelles, expliquerait les localisations différentes selon les sexes ; le comportement d'accouplement, le comportement alimentaire provoqueraient des déplacements de faible amplitude des insectes ; la possibilité d'expression d'un comportement territorial agirait sur la répartition des mâles etc... tout ceci reste à prouver. De plus, nous savons que l'orientation des déplacements vers les arbres est très faible au cours de l'après-midi, quand nous effectuons nos relevés (Campan, Lacoste et Morvan, 1975).

5 - ETUDE DES DEPLACEMENTS SPONTANES DES ADULTES.

Les grillons étant marqués individuellement, les lieux de lâcher et de recapture sont relevés ainsi que les dates de capture et de recapture. Nous pouvons ainsi constater que la stabilité temporelle est proche de celle observée dans une forêt mixte de chênes et de pins (Morvan et Campan, 1976) :

- 13 % de recaptures dans le quadrat A

- 8,4 % de recaptures dans le quadrat B
- 8 % de recaptures après 1 mois de délai dans la forêt mixte.

TABLEAU IX

Nombre et pourcentage de recaptures des adultes dans les deux quadrats.

	Nombre d'adultes marqués			Nombre d'adultes recapturés			Pourcentage de recaptures		
	Mâles	Femelles	Total	Mâles	Femelles	Total	Mâles	Femelles	Total
Quadrat A	222	392	614	28	58	80	12,6	14,8	13,0
Quadrat B	373	516	889	33	42	75	8,8	8,1	8,4

Les *Nemobius* présentent donc, dans le bois de chêne étudié ici, une aussi bonne stabilité que dans le précédent biotope.

Connaissant le point de capture et le point de recapture pour chaque insecte, la distance minimale à parcourir pour aller d'un point à l'autre est calculée ; ceci permet d'étudier l'amplitude des déplacements des grillons.

5.1. - *Amplitude des déplacements spontanés des adultes.*
 Dans les deux quadrats (tableau X) l'amplitude des déplacements fut en moyenne de 10 mètres, ce qui correspond aussi aux résultats obtenus dans la forêt mixte précédemment citée. Les recaptures s'effectuent essentiellement entre 0 et 20 mètres du point de lâcher ; elles sont très rares au-delà. Les animaux marqués dans une zone ne peuvent théoriquement pas être retrouvés au-delà de 28 mètres pour le quadrat A, de 42 mètres pour le quadrat B (longueurs approximatives des diagonales des quadrats). Cependant nous avons noté la présence de grillons hors des quadrats, certains ont même été marqués dans un quadrat et retrouvés dans l'autre,

TABLEAU X

Amplitude des déplacements des adultes dans les deux quadrats : Nombre d'insectes dans chaque classe.

Zone étudiée	Longueur des déplacements (en m.)							Moyenne et écart-type
	0 à 9,99	10 à 19,99	20 à 29,99	30 à 39,99	40 à 49,99	50 à 59,99		
Quadrat A	56	16	3	1	2	2	m = 10,0 s = 10,67	
Quadrat B	35	26	11	3	0	0	m = 10,65 s = 9,69	

ceci explique l'existence de distances parcourues supérieures à 50 mètres pour des insectes marqués dans le quadrat A, leur nombre restant faible (2/78).

Nous avons recherché une corrélation entre la distance minimale parcourue par les adultes et le délai séparant leur capture de leur recapture. Le coefficient de corrélation ρ_s de Spearman fut calculé en prenant comme couple de données ρ , la distance minimale et x le temps. Nous obtenons :

- $\rho_s = 0,40$ et $t = 3,85$ pour le quadrat A.
- $\rho_s = 0,39$ et $t = 3,44$ pour le quadrat B.

Dans les deux zones il y a corrélation positive très nette, significative à $p \leq 0,01$: plus le délai de recapture est important, plus la distance parcourue est longue. Nous devons ajouter que certains adultes marqués en automne 1973 ont été recapturés en été 1974 dans le même quadrat, ce qui montre que la stabilité spatio-temporelle des Grillons des bois est importante d'une part et que certains d'entre-eux survivent à l'hiver d'autre part.

5.2. - Orientation des déplacements spontanés des adultes.
 Dans les deux zones nous avons choisi comme ligne de référence (0 - 180 degrés) la lisière du quadrat. L'angle fait par cette ligne et la droite joignant le point de capture du point de recapture est ensuite mesuré. Les résultats obtenus sont regroupés dans des classes de 20 degrés (fig. 22 et 23).

Les grillons marqués dans le quadrat A ne semblent pas présenter d'orientation dominante alors que, dans le quadrat B, le nombre d'adultes se dirigeant du fond du quadrat vers la lisière semble être important. En effet, le calcul d'un χ^2 testant l'homogénéité

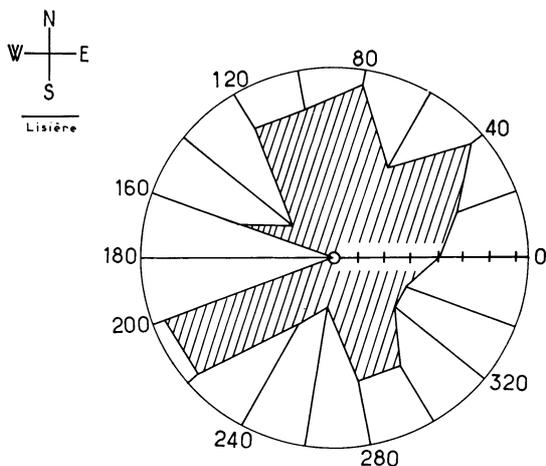


Figure 22. — Quadrat A : orientation des déplacements spontanés des adultes.

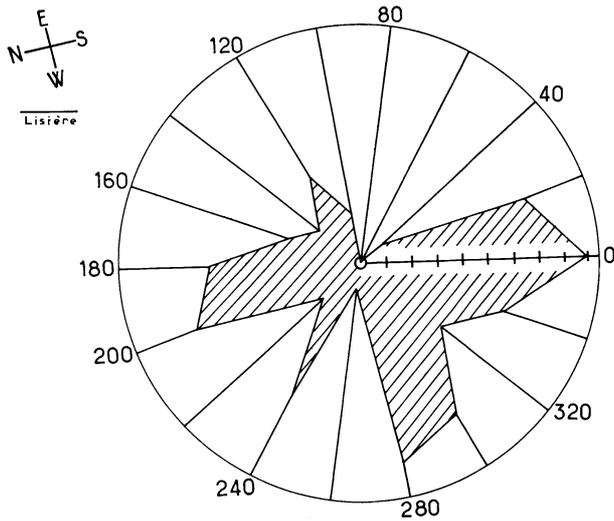


Figure 23. — Quadrat B : orientation des déplacements spontanés des adultes.

générité de la répartition des insectes, dans les 18 classes, et pour chaque quadrat, montre que :

- il y a homogénéité dans le quadrat A ; $\chi^2 = 15,88$ (NS)
- il n'y a pas homogénéité dans le quadrat B ; $\chi^2 = 34,18$ ($p \leq 0,05$).

La comparaison entre le nombre d'insectes qui se déplacent dans le sens lisière-fond du quadrat (angles d'orientation allant de 0 à 179°) et celui des insectes qui se dirigent du fond du quadrat vers la lisière (angles d'orientation allant de 180 à 359°) confirme et précise le résultat précédent. Aucune différence n'apparaît dans le quadrat A ($\chi^2 = 1,25$; NS), les déplacements des grillons étant principalement orientés du fond du quadrat vers la lisière dans le quadrat B ($\chi^2 = 4,81$; $p \leq 0,01$).

5.3. - *Conclusion.* La longueur moyenne des déplacements (de l'ordre de 10 mètres) et la corrélation positive entre la distance parcourue et le délai séparant la capture de la recapture sont retrouvées dans les deux quadrats. Par contre, l'orientation de ces déplacements diffère selon la zone étudiée. Ce fait peut être rapproché des différences apparues dans la répartition des adultes selon les zones étudiées. Dans le quadrat A, où les insectes sont nombreux entre 5 et 8 mètres et entre 15 et 18 mètres de la lisière, aucune orientation privilégiée des déplacements n'apparaît. Dans le quadrat B, où les grillons sont nombreux dans la bande de 10 mètres de large bordant la lisière, les déplacements se font principalement vers celle-ci.

6 - CONCLUSION ET DISCUSSION.

Ce travail, effectué sur des populations d'adultes de *Nemobius sylvestris*, observées dans un bois de chênes montre que :

— les insectes ne sont plus observés à la surface de la litière des zones étudiées en hiver et au printemps, ce phénomène semblant lié à une baisse de la température ambiante. L'augmentation de la population au début de l'été correspond à la période des mues imaginale, donc à une nouvelle génération de grillons.

— dans les deux quadrats, les mâles associés aux femelles se répartissent en agrégats, alors que les sujets isolés de chaque sexe ne présentent ce type de distribution que dans le quadrat dont la lisière est orientée N.NE/S.SW (quadrat B).

— la localisation des insectes par rapport à la lisière est différente dans les deux quadrats : les grillons sont nombreux entre 5 et 8 mètres et entre 15 et 18 mètres de la lisière dans le quadrat A, dont la lisière est parallèle à la course du soleil ; ils sont surtout abondants entre 0 et 10 mètres d'elle dans le second quadrat. De plus, une analyse de variance prouve que la répartition des adultes de *Nemobius* dépend de leur sexe et de la position des insectes par rapport à la lisière dans le quadrat A et non dans le quadrat B.

— la proximité des arbres agit différemment sur la répartition des grillons selon le sexe des insectes et la saison où le relevé est effectué. Généralement la densité maximale est observée entre 1 et 2 mètres du tronc des arbres, les fluctuations restant faibles.

— enfin, les déplacements spontanés sont de l'ordre de 10 mètres, la longueur des trajets et les délais séparant la capture de la recapture sont corrélés positivement. L'orientation de ces déplacements, quelconque dans le quadrat A, se manifeste vers la lisière dans le quadrat B.

La comparaison des résultats obtenus sur les populations larvaires et les populations d'adultes montre que la répartition de ces insectes dans les zones étudiées est assez comparable : une distribution agrégative est observée en été et en automne dans le quadrat A, alors que la répartition est beaucoup plus variable dans le quadrat B. Il semble donc que les fluctuations saisonnières des facteurs climatiques soient plus importantes que les variations liées au stade de développement. Cependant l'analyse plus fine de la répartition des adultes met en évidence des différences liées au sexe des individus, ce qui pourrait correspondre à l'expression de nouveaux comportements après la mue imaginale. L'agrégation observée entre les mâles et les femelles serait alors la conséquence du comportement sexuel. L'existence d'un comportement territorial chez les mâles et non chez les femelles (Boileau et Colin, communication personnelle) pourrait rendre compte de distributions différentes suivant les sexes. Enfin, la recherche, pour les femelles,

d'un lieu de ponte adéquat provoquerait des regroupements ou des compétitions de choix de site chez ces dernières.

La mise en évidence du rôle de la proximité des arbres, particulièrement net chez les larves du quadrat A et partiellement présent chez les adultes de cette zone pourrait être mise en relation avec les réactions d'orientation vers des lieux ayant des caractéristiques hygrométriques particulières. En effet, de tels types de réactions existent chez les adultes de *Nemobius* élevés au laboratoire (Lacoste, Campan et Morvan, 1976). La distribution des larves et des adultes en fonction de la lisière, quelle que soit son orientation, serait sous l'influence du rythme journalier des déplacements orientés vers la bordure d'une forêt ou à l'opposé de celle-ci observés dans des conditions naturelles (Campan, Lacoste et Morvan, 1975). Enfin, l'orientation vers des sites connus, lorsque les grillons en sont artificiellement éloignés, (Campan et Gautier, 1975 ; Morvan et Campan, 1976) pourrait être invoquée pour expliquer l'abondance des grillons à proximité de la lisière du bois.

Il nous semble possible d'envisager, à titre d'hypothèses :

- que la position d'un insecte dans une zone particulière doit dépendre des types de renforcement qu'il rencontre dans ce milieu : facteurs microclimatiques, relations interindividuelles, etc.
- que la reconnaissance d'un site soit due à une prise de repères plus ou moins nombreux : présence et orientation d'une lisière, proximité et répartition des arbres, présence d'individus de son espèce etc.
- que l'ensemble des facteurs interviennent sur sa stabilité. En effet, les résultats divergents obtenus dans les quadrats étudiés nous portent à penser que le choix de nouvelles zones présentant des caractéristiques différentes (densité des arbres, orientation de la lisière, distance par rapport à celle-ci, densité de la population, etc.) nous permettront de déterminer l'importance relative des divers facteurs et d'expliquer les phénomènes d'orientation et de localisation observés chez *Nemobius sylvestris*.

SUMMARY

Adult populations of *Nemobius sylvestris* were studied in the same two quadrats used for the study of the distribution patterns of their larval populations (Morvan, Campan and Thon, 1977).

Adult wood-crickets were not found above ground in winter or even spring time in the Toulouse region. Their population increase in summer was apparently due to the imaginal molt of a new cohort in late spring.

Spatial distribution of males associated with females was aggregative in the two quadrats, whereas the distribution of isolated males or females was clumped in quadrat B only.

Adult distribution was also strongly influenced by the orientation of the forest border. On quadrat A, whose edge ran parallel to the daily course of the sun (E-W), the density of adult *Nemobius sylvestris* was greatest at distances between 5-8 and 15-18 metres from the border. On quadrat B, whose edge was oriented N.NE - S.SW, adult wood-crickets were particularly numerous in the first ten metres from the forest border.

An analysis of variance shows that adult distribution depends both on sex and border orientation in quadrat A.

Adult distribution was also influenced by the proximity of trees, but in a different way in males and females, and at different times of the year. Generally speaking, adult density was greater at a distance of 1 to 2 metres from the base of a tree.

Individual marking of adult wood-crickets has shown that they do not generally wander for more than 10 metres from the area where there were first captured. There is a positive correlation between the distance travelled and the interval between captures. In quadrat A, adult wood-crickets apparently wandered at random, whereas they tended to move towards the forest edge on quadrat B.

BIBLIOGRAPHIE

- CAMPAN, R. (1965). — Etude du cycle biologique du grillon des bois *Nemobius sylvestris* dans la région toulousaine. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, 100 : 371-378.
- CAMPAN, R. et GAUTIER, J.Y. (1975). — Orientation of the wood-cricket *Nemobius sylvestris* (Bosc) toward the forest-trees. *Anim. Behav.*, 23 : 640-649.
- CAMPAN, R., LACOSTE, G. et MORVAN, R. (1975). — Le rythme journalier de l'orientation scototactique chez le grillon des bois *Nemobius sylvestris* (Bosc) : approche de la signification biologique. *Monitore Zool. Ital. (N.S.)*, 9 : 119-136.
- GÉRARD, G. (1970). — Modèles de répartition spatiale en écologie animale. *Biométrie Praximétrie*, 9 : 124-190.
- LACOSTE, G., CAMPAN, R. et MORVAN, R. (1976). — L'enchaînement journalier des comportements chez le grillon *Nemobius sylvestris* (Bosc). *Acrida*, 5 : 27-44.
- MORISITA, M. (1962). — I δ -index, a measure of dispersion of individuals. *Res. Popul. Ecol.*, 4 : 1-7.
- MORISITA, M. (1964). — Application of I δ -index to sampling techniques. *Res. Popul. Ecol.*, 6 : 43-53.
- MORVAN, R. et CAMPAN, R. (1976). — Les déplacements du Grillon des bois : Conditions d'acquisition et de maintien d'une orientation dominante. *La Terre et la Vie*, 30 : 276-294.
- MORVAN, R., CAMPAN, R. et THON, B. (1977). — Etude de la répartition du grillon des bois *Nemobius sylvestris* (Bosc) dans un habitat naturel — I. Larves. *La Terre et la Vie*, 31 : 637-659.