

***Tetrix bipunctata* (L., 1758) et *Tetrix kraussi* Saulcy, 1889 en France : répartition nationale, biométrie, écologie, statut et sympatrie (Orthoptera : Caelifera, Tetrigoidea, Tetrigidae)**

Éric SARDET¹, François DEHONDT² & Frédéric MORA³

¹ Plan Latour, F-07110 Sanilhac [e.sardet@insecta-etudes.com]

² 22A rue de la Rotonde, F-25000 Besançon [f_dehondt4@yahoo.fr]

³ Conservatoire botanique national de Franche-Comté – Observatoire régional des Invertébrés, maison de l'environnement, 7 rue Voirin, F-25000 Besançon [frederic.mora.ori@cbnfc.org]

Résumé. La position taxinomique de *Tetrix kraussi* Saulcy, 1889 a régulièrement évolué. Il a longtemps été considéré comme une simple forme ou une sous-espèce de *Tetrix bipunctata* (L., 1758), dont la distinction se base uniquement sur la longueur des ailes. Aujourd'hui, *Tetrix kraussi* est considéré comme une bonne espèce par la plupart des auteurs, en raison de sa distribution sympatrique avec *Tetrix bipunctata*. Une synthèse des connaissances est proposée pour la France : distribution (à partir des données contrôlées), écologie et étude morphométrique. À partir de ces résultats, il apparaît que ces deux taxons possèdent une écologie proche et une relative stabilité morphologique à l'exception de quelques individus intermédiaires localisés dans le massif des Alpes. Les deux taxons sont régulièrement trouvés en sympatrie, mais rarement en syntopie, et, dans ce dernier cas, les effectifs sont toujours très déséquilibrés en faveur de *Tetrix kraussi*. Un mécanisme d'exclusion des deux taxons semble conduire à une ségrégation spatiale. À partir de ce constat, le statut taxinomique est discuté et confronté avec de récents travaux éthologiques sur les *Tetrigidae*. Deux axes assez contradictoires se dégagent en fonction des auteurs. (1) Un premier groupe d'auteurs a mis en évidence une communication complexe basée sur des signaux vibratoires et visuels (de 5 types). Selon eux, il s'agit d'une signature spécifique forte, permettant le rapprochement des partenaires d'une même espèce. (2) D'autres auteurs mettent en évidence une grande confusion sexuelle chez les *Tetrix*, ne permettant pas une distinction interspécifique, invalidant le postulat précédant. En outre, cette confusion sexuelle nécessite la mise en place de mécanismes d'isolement pour limiter une trop grande perte d'énergie reproductive. Cette dernière théorie semble s'appliquer dans le cas précis de *Tetrix kraussi* et de *Tetrix bipunctata*, où une ségrégation spatiale est constatée quand les deux taxons se trouvent en sympatrie. Ce constat conforte le rang spécifique de ces deux taxons, dont la divergence génétique est probablement récente et peut-être toujours en cours.

Mots clés. *Tetrix bipunctata* (L., 1758), *Tetrix kraussi* Saulcy, 1889 ; étude morphométrique, écologie et distribution en France (sympatrie, syntopie) ; statut taxinomique, bioacoustique, compétition sexuelle et ségrégation spatiale.

Abstract. The taxonomic rank of *Tetrix kraussi* Saulcy, 1889 regularly evolved. It was regarded for a long time as a simple form or a subspecies of *Tetrix bipunctata* (L., 1758), whose distinction is strictly based on the length of wings. Today, *Tetrix kraussi* is considered as a good species by most of the authors, because of its sympatric distribution with *Tetrix bipunctata*. A synthesis of the knowledge is proposed for France : distribution (based on the checked data), ecology and morphometric study. From these results, it seems that these two taxa have a very close ecology and a relative morphological stability with the exception of some intermediate individuals located in the massif of the Alps. Both taxa are regularly found in sympatry, but rarely in syntopy, and, in this last case, population numbers are always very unbalanced in favour of *Tetrix kraussi*. A mechanism of exclusion between those two taxa seems to lead to a spatial segregation. Based on that observation, the taxonomic status is discussed and confronted with recent ethological works on *Tetrigidae*. Two rather contradictory trends emerge for to the authors. (1) A first group of authors highlighted a complex communication based on vibratory and visual signals (of 5 types). According to them, this is a strong specific signature, which allows the clustering of the breeding individuals of the same species. (2) On the other hand, some authors highlight a big sexual confusion to *Tetrix*, that does not allow interspecific distinction, invalidating the preceding postulate. Besides, this sexual confusion requires the implementation of mechanisms of isolation to limit the loss of reproductive energy. This last theory seems to be applied in the precise case of *Tetrix kraussi* and *Tetrix bipunctata*, for which a spatial segregation is observed when both taxa are found in sympatric situation. This report consolidates the specific rank of those taxa, whose genetic difference is maybe probably recent and still ongoing.

Keywords. *Tetrix bipunctata* (L., 1758), *Tetrix kraussi* Saulcy, 1889 ; morphometric study, ecology and geographic distribution in France (sympatry, syntopy) ; taxonomic rank, bioacoustics, sexual competition and spatial segregation.

–oOo–

INTRODUCTION

Le statut taxinomique de *Tetrix bipunctata* (L., 1758) et de *Tetrix kraussi* Saulcy, 1889 a très régulièrement évolué en raison de leur grande ressem-

blance. Le seul critère permettant leur distinction est la longueur des ailes (2 fois plus longues chez *T. bipunctata*).

Suite à sa description, *T. kraussi* a été successivement considéré comme une simple forme brachyptère

de *T. bipunctata*, ou encore une forme écologique (par ex. HARZ, 1975), ou comme une sous-espèce (par ex. FISHER, 1948 ; NADIG, 1991 ; SCHULTE, 2003). Pour plus de détails sur les évolutions taxonomiques de ces deux taxons, nous renvoyons à la lecture de l'article de DEFAUT (2008)¹, qui retrace précisément les différentes étapes, en fonction des périodes et des auteurs. Ce n'est que récemment que *T. kraussi* a été réhabilité au rang d'espèce, par LEHMANN (2004), dont l'argument principal est la distribution sympatrique des deux taxons, ce qui exclut logiquement le rang de sous-espèce, mais pas définitivement le statut de forme écologique. Cette dernière position semble depuis adoptée par la majorité des auteurs, alors que d'autres auteurs préfèrent malgré tout conserver le rang de sous-espèce (WILLEMSE & WILLEMSE, 2008 ; CHOBANOV & MIHAJLOVA, 2010 ; MASSA & al., 2012). Dernièrement, LEHMANN & LANDECK (2011), qui relatent la découverte des deux espèces en syntopie en Allemagne (dans l'état fédéré du Brandebourg), apportent de nouveaux éléments nuanciant sérieusement le statut d'espèce, en raison d'études génétiques en cours.

En raison des évolutions taxinomiques successives pour ces deux taxons, leur distribution en France est longtemps demeurée confuse et jusque récemment. Ni KRUSEMAN (1988), ni VOISIN (2003) n'ont pu proposer des cartes de répartition distinctes. La première cartographie distinguant ces deux taxons a été réalisée dans le cadre d'un atlas départemental des Orthoptères de France (DEFAUT & al., 2009). À cette occasion, un important travail de vérification a été effectué permettant de préciser la répartition orientale de ces deux taxons. Il faut souligner que ce problème de distinction concerne l'ensemble des pays où les deux taxons sont présents. Pour prendre l'exemple de la Suisse, selon Christian Monnerat (*com. pers.*), les données utilisées pour établir les cartes proposées dans l'ouvrage pourtant récent de BAUR & al. (2006) mériteraient d'être contrôlées et validées, en particulier les données anciennes. Au-delà de la distinction tardive de ces deux espèces, il est bon de rappeler que la détermination des Tétrix pose globalement des problèmes aux orthoptéristes et cela quel que soit le niveau d'expérience ! Les confusions les plus fréquentes concernent logiquement les autres Tétrix brachypronotaux, *Tetrix undulata* (Sowerby, 1806), largement réparti dans le pays, voire avec *T. tenuicornis* Sahlberg, 1891, encouragées par le nom d'espèce de *T. bipunctata*, qui évoque les deux points figurant sur les côtés du pronotum, mais également présents chez des individus des deux autres taxons.

Nous proposons de faire le point sur la distribution et l'écologie de ces deux taxons en France, ainsi qu'une approche biométrique pour affiner les critères de détermination. Pour conclure, une discussion sur le statut taxinomique est confrontée à de récents et très intéres-

sants travaux sur l'éthologie des *Tetrigidae*, traitant de la bioacoustique et la compétition interspécifique.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Biométrie

Les mensurations ont été effectuées à l'aide d'une lentille micrométrique montée sur une loupe binoculaire. Nous avons mesuré un nombre limité de critères, dont voici la liste : (1) longueur totale vue de dessus (du vertex à la pointe apicale du pronotum), (2) largeur du pronotum, (3) longueur de l'élytre, (4) longueur de l'aile visible (la mesure débute à partir de l'apex de l'élytre, soit la longueur totale moins la partie cachée sous l'élytre), (5) longueur et (6) largeur du fémur postérieur (vue de profil).

Matériel examiné

87 individus (39 ♂♂ et 48 ♀♀) ont été mesurés selon les critères énoncés précédemment ; ils proviennent de la collection du premier auteur, à l'exception d'un individu provenant de la collection de Gilles Carron (*leg.*). Sur les 87 individus mesurés, 74 proviennent de France (Alpes, massif du Jura et plaine de Lorraine) et 13 de Suisse (des cantons du Valais et du Tessin). La diversité des localisations géographiques minimise le biais géographique sur les résultats morphométriques. Il s'agit de matériel récent (1997 à 2014) et dont la préparation a été préalablement réalisée pour que les critères à mesurer soient visibles (pattes abaissées).

RÉSULTATS

1) Distribution en France

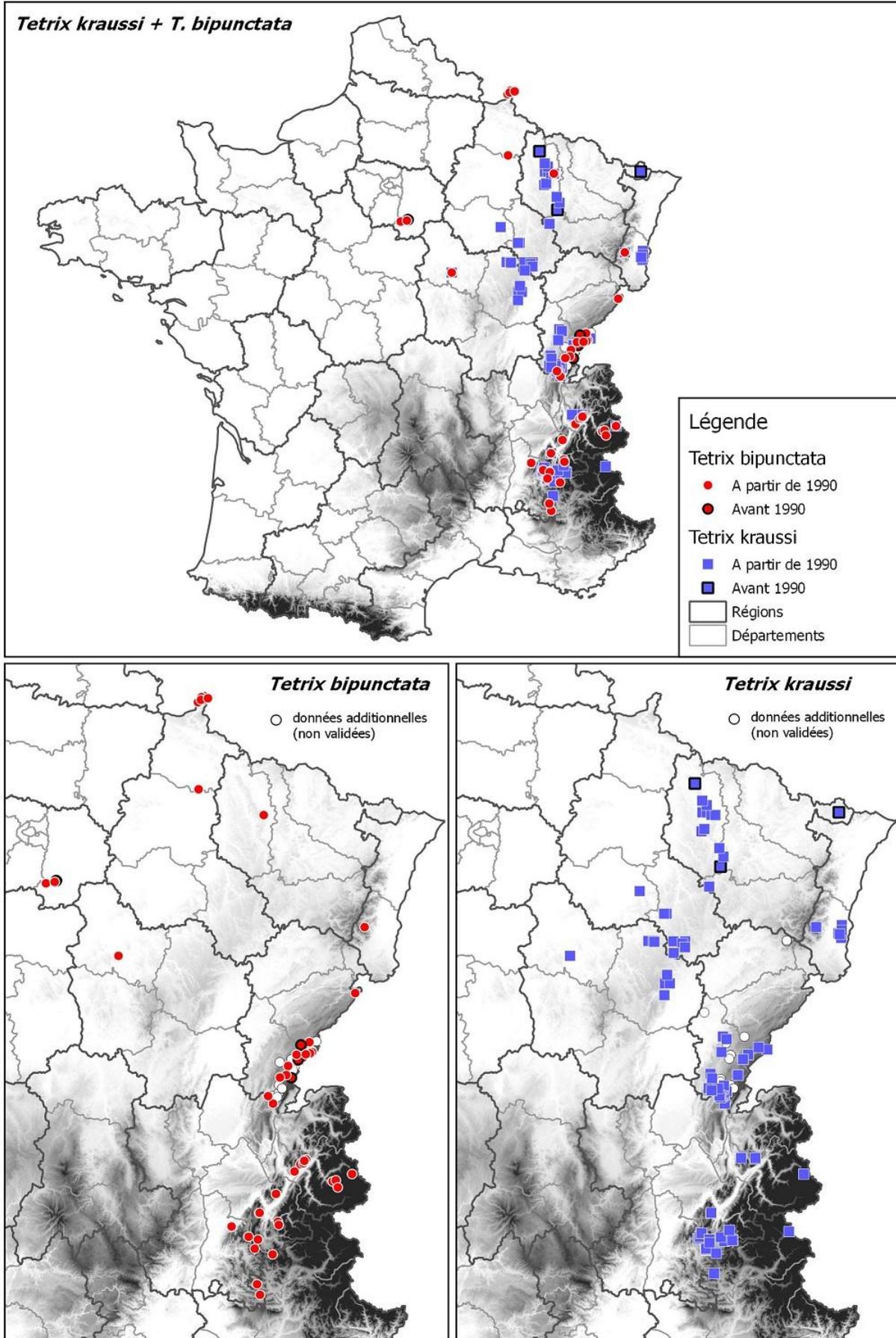
Nos travaux des dernières années ont encore abouti à l'invalidation de nouvelles données, à la vérification d'anciennes stations et à la découverte d'autres. Nous en présentons ci-après la synthèse, ainsi que la distribution cartographique (carte 1). Au total, nous avons agrégé un peu plus de 300 données et appliqué différents filtres de validation. La majorité des données non vérifiables sur collection ou à partir de photos ont été écartées, représentant un total de 47 données. Une partie de ces données apparaît sur la carte 1, avec un symbole différent et sous la mention « données additionnelles (non validées) » : il s'agit de données jugées plausibles (observateur fiable), mais n'ayant pu faire l'objet d'une validation définitive.

a) Distribution de *Tetrix bipunctata* en France

Tetrix bipunctata est considéré par LEHMANN (2004) comme une espèce eurosibérienne. En France, sa répartition est centrée sur les massifs alpins et jurassiens, en altitude ; ainsi que dans le massif ardennais autour de la pointe de Givet, dans le prolongement des stations belges, sur les communes de Foisches, Givet, Rancennes et Vireux-Molhain, entre 180 et 210 mètres d'altitude.

¹ Également disponible à l'adresse suivante : http://bernard.defaut.perso.sfr.fr/pdf/1_Taxonomie/Defaut_2008a_A_propos_des_vocables_MOE12.pdf

Carte 1 : Distribution de *Tetrix bipunctata* et de *T. kraussi* en France.



Dans le massif alpin la station la plus basse se trouve à 500 mètres et la plus élevée ne dépasse pas 2 000 mètres (1 980 mètres à Tignes [74]). Selon BELLMANN & LUQUET (2009), l'espèce est présente jusqu'à 3 000 mètres dans les Alpes suisses ; toutefois, cette information n'est pas confirmée par BAUR & al. (2006), qui indiquent une altitude maximale de 2 370 mètres.

En marge de sa distribution principale, des stations ponctuelles ont été également notées :

- en Seine-et-Marne à Fontainebleau : des individus en collection au Muséum de Paris collectés en 1876, 1909, 1932 et 1937 ont été contrôlés par A.W. Lehmann. L'espèce a été retrouvée dans le Massif de Fontainebleau très récemment par Guillaume Larrègle sur la commune de Noisy-sur-École (HOUARD & al, 2015), avec deux individus capturés le 30 mai et 16 août 2014 (validation du premier individu capturé par Serge Gadoum, Florence Merlet et Xavier Houard.). En outre, l'espèce a été confirmée en 2015 sur la commune de Noisy-sur-École, le 7 septembre par Guillaume Larrègle (*rec.* 1♀, validation par Eric Sartet) ainsi que sur la commune voisine de Fontainebleau, le 10 septembre par Florence Merlet et Xavier Houard (*com. pers.*).

- en Alsace, avec une station à Linthal dans le Haut-Rhin, sur la bordure est du massif vosgien (*det.* Treiber R. & Lehmann A.W.) (TREIBER, 2001) ;

- en Meuse à Thillot, avec un seul mâle (ES, *rec.* 07/04/2007), découvert dans une population de *T. kraussi*. Cette station avait également été contrôlée en 2002, où seul *T. kraussi* avait été observé. En outre, seul *T. kraussi* semble connu de Lorraine. Il s'agit donc d'une observation assez surprenante, pouvant précisément amener à douter du rang spécifique de ces deux taxons ;

- dans l'Yonne à Val-de-Mercy, à environ 200 mètres d'altitude (Olivier Bardet, *rec.* 31 mars 2001).

Étonnamment, *T. bipunctata* semble absent du massif vosgien, à l'exception de la donnée de Linthal (68), sur le versant est des Vosges.

b) Distribution de *Tetrix kraussi* en France

Tetrix kraussi est considéré par Arne W. LEHMANN (2004) comme une espèce continentalo-européenne. En France, elle se rencontre dans les massifs montagneux alpins, jurassiens et vosgiens (en bordure seulement). Elle est également bien présente en plaine : en Bourgogne, en Lorraine, en Alsace et en Champagne-Ardenne, dans le sud Auxerrois, sur l'arrière-côte dijonnaise et sur le plateau de Langres. Elle se rencontre globalement à des altitudes moins élevées que *T. bipunctata*, avec de nombreuses stations en plaine (inférieures à 500 mètres d'altitude).

Dans le massif du Jura, elle se trouve jusqu'à 1 200 mètres et 1 980 mètres dans le massif alpin. Elle est notée en Suisse jusqu'à 1 995 mètres (BAUR & al., 2006), mais du fait de la fiabilité des données exploitées par ces auteurs et des confusions possibles avec *T.*

bipunctata (*cf. infra*), il semble difficile de statuer sur la véracité de ce fait.

c) Sympatrie et syntopie

Comme il a été rappelé en introduction, la validité de *T. kraussi* au rang d'espèce est essentiellement argumentée sur la situation sympatrique des deux espèces. À partir des distributions cartographiques (carte 1), la sympatrie des deux taxons se vérifie largement dans les massifs des Alpes et du Jura, en Bourgogne et en Lorraine, ainsi qu'en Alsace. Les situations en syntopie (populations des deux taxons en mélange sur les mêmes stations) sont cependant plus rares, avec seulement 17 stations recensées dans notre échantillonnage. Ce dernier constat semble indiquer des préférences écologiques sensiblement différentes, puisque l'on trouve assez rarement les deux taxons ensemble.

Par ailleurs, dans ces derniers cas, nous avons toujours noté un très fort déséquilibre dans les effectifs des deux taxons. *T. kraussi* est toujours dominant, tandis que *T. bipunctata* se rencontre en individus isolés, représentant généralement moins de 5% des individus contrôlés. L'exemple de la station en Meuse, cité précédemment, illustre bien ce phénomène. Le scénario inverse n'existe pas à notre connaissance – des populations de *T. bipunctata* comprenant des individus isolés de *T. kraussi* – ce qui d'ailleurs pose question. Sur l'ensemble de notre échantillonnage, nous avons connaissance d'une seule station, dans le Vercors (26), comprenant des effectifs équilibrés des deux taxons. Néanmoins, cette station comprend également des individus intermédiaires (sur le critère de la longueur des ailes – *cf.* § Biométrie, ci-après), que l'on pourrait rapporter à des hybrides si le statut d'espèce ne faisait pas de doute.

2) Étude morphométrique

a) Objectif

À partir du matériel en collection et de notre expérience de terrain, nous avons parfois rencontré des individus difficiles à déterminer sur le seul critère disponible, la longueur des ailes, avec des situations intermédiaires. Pour cette raison, nous proposons une approche biométrique, afin de déterminer si le critère discriminant les deux taxons est valable dans tous les cas. Nous avons profité de cette démarche pour mesurer quelques traits morphologiques supplémentaires, afin de détecter d'éventuels autres critères de détermination. Toutefois, il ne s'agit pas d'une étude morphométrique complète, mais seulement d'une première approche.

b) Résultats

Le tableau 1 synthétise l'ensemble des données biométriques de 85 individus. Nous avons exclu deux ♀♀ macropronotales de *T. bipunctata*, qui, en revanche, apparaissent pour information sur les graphiques de la figure 2, pour ne comparer que la forme brachypronotale « normale ».

Tableau 1 : Mesurations de *Tetrix bipunctata* et de *T. kraussi* (forme brachypronotale uniquement).

	♂♂			♀♀		
	<i>T. bipunctata</i> n = 19	<i>T. kraussi</i> n = 20	I*	<i>T. bipunctata</i> n = 23	<i>T. kraussi</i> n = 23	I*
	Moy ± e-type [Min-Max]	Moy ± e-type [Min-Max]		Moy ± e-type [Min-Max]	Moy ± e-type [Min-Max]	
Mesurations en mm						
Longueur totale	9,49 ±0,35 [8,93 - 10,14]	9,33 ±0,4 [8,64 - 10]	1,0	10,63 ±0,47 [9,64 - 11,29]	10,47 ±0,5 [9,57 - 11,14]	1,0
Pronotum largeur	2,75 ±0,07 [2,57 - 2,86]	2,77 ±0,12 [2,57 - 2,93]	1,0	3,19 ±0,12 [2,9 - 3,45]	3,22 ±0,1 [3 - 3,43]	1,0
Post-fémur longueur	5,75 ±0,14 [5,5 - 6]	5,81 ±0,23 [5,29 - 6,36]	1,0	6,33 ±0,18 [6 - 6,64]	6,43 ±0,24 [6 - 6,79]	1,0
Post-fémur largeur	2,14 ±0,05 [2,07 - 2,24]	2,15 ±0,09 [1,95 - 2,38]	1,0	2,36 ±0,09 [2,17 - 2,52]	2,39 ±0,08 [2,19 - 2,48]	1,0
Élytre longueur	1,47 ±0,14 [1,14 - 1,71]	1,28 ±0,12 [1 - 1,48]	1,2	1,73 ±0,14 [1,48 - 2,05]	1,46 ±0,17 [1,14 - 1,76]	1,2
Aile longueur (partie visible)	2,78 ±0,35 [2,14 - 3,52]	1,25 ±0,28 [0,81 - 1,9]	2,3	3,2 ±0,29 [2,86 - 4,05]	1,32 ±0,25 [0,95 - 1,86]	2,4
Aile longueur (depuis la base)	4,25 ±0,42 [3,29 - 4,98]	2,53 ±0,31 [2,1 - 3,36]	1,7	4,93 ±0,36 [4,52 - 5,9]	2,78 ±0,38 [2,1 - 3,55]	1,8
Rapports morphométriques						
Rapport [long/larg post-fém]	2,69 ±0,09 [2,55 - 2,83]	2,7 ±0,06 [2,56 - 2,8]	1,0	2,69 ±0,08 [2,49 - 2,81]	2,7 ±0,1 [2,47 - 2,87]	1,0
Rapport [longueur aile/élytre]	1,9 ±0,24 [1,46 - 2,43]	0,98 ±0,23 [0,61 - 1,4]	1,9	1,86 ±0,19 [1,51 - 2,25]	0,91 ±0,13 [0,61 - 1,19]	2,0
Rapport [long totale/larg pronotum]	3,45 ±0,1 [3,28 - 3,62]	3,37 ±0,11 [3,18 - 3,59]	1,0	3,33 ±0,14 [3 - 3,49]	3,25 ±0,11 [3,05 - 3,46]	1,0

I* : indice calculé à partir des moyennes des 2 taxons considérés, pour un critère donné on divise la moyenne obtenue pour *T. bipunctata* par la moyenne obtenue pour *T. kraussi*. Par exemple, pour le critère « aile longueur » chez les ♂♂, $I = 2,78/1,25 = 2,3$.

Dans les massifs montagneux cités précédemment, l'espèce semble apprécier les altitudes moyennes : la station la plus basse attestée dans le massif du Jura français se trouve à 740 mètres d'altitude, la plus haute ne dépasse pas 1 400 mètres. À partir des critères mesurés, seuls les organes de vol (élytres et ailes) diffèrent de manière significative entre les deux taxons. Les autres critères sont très proches et de ce fait non discriminants pour séparer les deux taxons. L'étude de SCHULTE (2003) réalisée en Allemagne, montre des mesurations comparables ou légèrement inférieures. Chez *T. bipunctata*, la longueur des élytres est en moyenne 1,2 fois supérieure à *T. kraussi*, chez les mâles comme les femelles. Les ailes sont quant à elles 2,3 fois plus longues chez les mâles de *T. bipunctata* et 2,4 fois chez les femelles, toujours en moyenne.

Le rapport longueur des ailes / longueur des élytres est plus particulièrement intéressant, puisqu'il est le seul critère permettant la séparation des deux taxons. La majorité des clés de détermination indique que la longueur de l'aile visible est environ 2 fois plus longue que l'élytre chez *T. bipunctata* et environ de la même longueur que l'élytre chez *T. kraussi* (BAUR & al., 2006 ; BELLMANN & LUQUET, 2009 ; CLAEREBOUT, 2013 ; DEFAUT, 2001 ; HARZ, 1975...). D'après nos résultats, ce rapport est en moyenne de **1,91 chez les mâles de *T. bipunctata*** et **1,85 chez les**

femelles, tandis que, chez *T. kraussi*, ce rapport est, en moyenne, de **0,98 chez les mâles et 0,91 chez les femelles**. Ces valeurs moyennes correspondent bien avec les critères utilisés dans la plupart des clés de détermination. Cependant, les moyennes obtenues dans cette étude masquent une variabilité assez importante, exprimée par l'écart-type et les valeurs [Min-Max] du tableau 1. En effet, pour *T. bipunctata*, le rapport pour les mâles varie de 1,46 à 2,43 contre 0,61 à 1,4 pour *T. kraussi*, les valeurs extrêmes des deux taxons se chevauchant presque. Pour les femelles, l'écart est plus net, les valeurs sont respectivement de 1,51 à 2,25 pour *T. bipunctata* et de 0,61 à 1,19 pour *T. kraussi*. Les figures 1 et 2 permettent de visualiser la distribution graphique des individus de ces deux taxons pour les critères longueur des élytres et des ailes visibles ainsi que le rapport aile/élytre. Pour les femelles, la séparation à partir des longueurs absolues (figure 1) ne pose pas de problème, avec deux groupes de points bien distincts correspondant aux deux taxons. À partir du rapport aile/élytre (figure 2), si la séparation est également nette, on note une plus grande variabilité pour *T. bipunctata*, avec beaucoup d'individus entre 1,5 et 2. Concernant les mâles, la séparation est moins tranchée, avec des individus intermédiaires sur les deux graphiques.

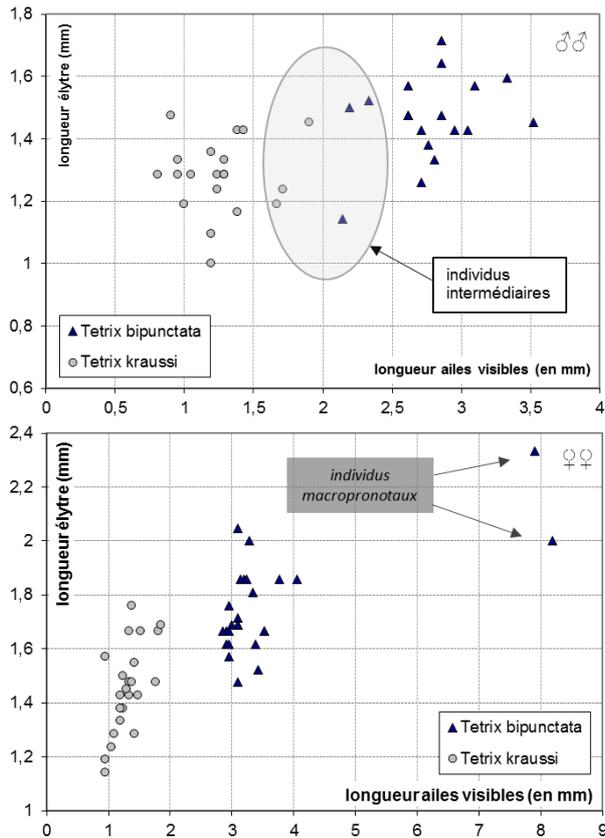


Figure 1 : longueur des ailes (partie visible) et des élytres des ♂♂ et ♀♀.

Si les valeurs ne se chevauchent pas pour les deux taxons, certains individus intermédiaires (avec un rapport aile/élytre compris entre 1,3 et 1,6) pourraient tout aussi bien être classés dans l'un ou l'autre taxon. D'autant qu'aucun autre critère morphologique ne peut aider à valider la détermination.

Les six individus mâles intermédiaires proviennent tous des Alpes (3 de Drôme, un du Tessin et deux de Savoie). En outre, les trois individus de Drôme (massif du Vercors) proviennent de la même station, où les deux taxons se trouvaient en mélange en effectifs assez comparables, ce qui constitue une situation très rare (*cf.* § sympatrie – syntopie).

3) Écologie

Les deux taxons se contentent généralement d'habitats de très faible surface, des corniches, des talus ensoleillés, des pieds de falaise. Ils se rencontrent également dans les boisements clairs, sur les lisières, les pelouses de plaine et les alpages des moyennes altitudes. D'une manière générale, les milieux fréquentés sont des habitats secs, comprenant une part plus ou moins importante de sol dénudé, avec presque toujours des cailloux ou des affleurements rocheux. Les deux taxons évitent les sols riches, notamment les alpages dégradés par le pâturage, où la végétation nitrophile est favorisée. Les deux taxons ont une nette préférence

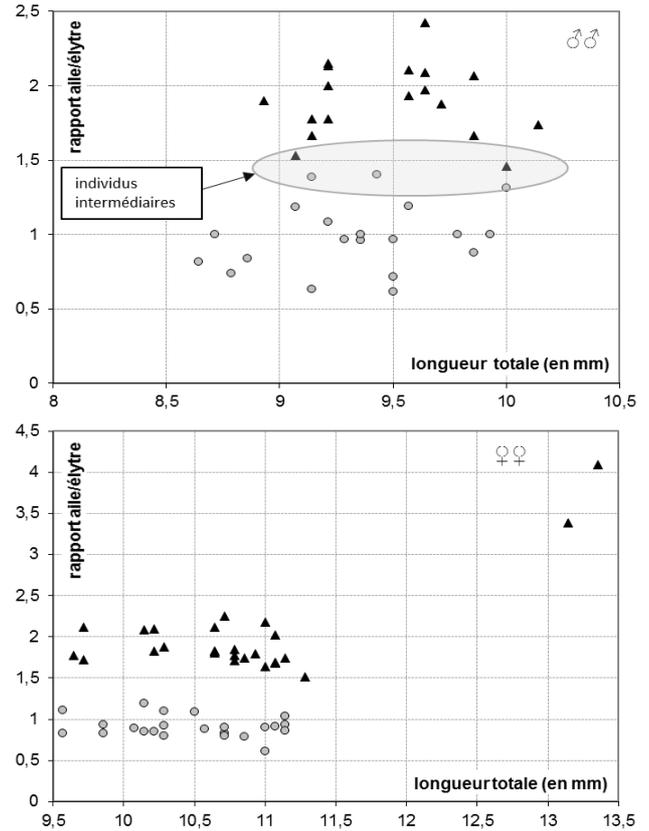


Figure 2 : longueur totale et rapport [aile visible/élytre] pour les ♂♂ et ♀♀.

pour les substrats calcaires. Il semble que *T. kraussi* ne se trouve que sur calcaire, à l'exception d'une localité de Moselle (Bitche), où l'on se trouve sur des arènes granitiques (sables grossiers issus de l'altération du granit). *T. bipunctata* montre une plus grande tolérance aux substrats siliceux, par exemple en forêt de Fontainebleau (77). Les habitats ouverts, comme les pelouses et les alpages, comprennent très souvent des mousses (offrant un substrat de ponte) et la proximité de buissons au pied desquels les individus peuvent se réfugier.

En Meuse, *T. kraussi* se trouve dans les boisements clairs sur calcaire et sur des pelouses calcaires thermophiles. Pour ces derniers habitats, l'espèce semble apprécier les touffes de Genêt poilu (*Genista pilosa*), micro-habitat où l'on rencontre également *Metrioptera brachyptera*.

En Franche-Comté, *T. kraussi* se rencontre assez systématiquement sur des secteurs de lapiaz présentant des buissons et quelques secteurs d'herbe haute, ainsi que dans des pelouses écorchées, souvent près des buissons ; ces dernières peuvent être installées dans des carrières de calcaire, anciennes ou encore exploitées, ou sur des talus routiers. Sur le plateau de Langres, en Haute-Marne, c'est au bord d'un chemin dans un bas-marais occupé par une moliniaie qu'elle se rencontre (mosaïque de buttes sur des marnes, nappe très superficielle s'asséchant l'été, en mélange avec des végétations sèches).

Dans le massif jurassien *T. bipunctata* semble se cantonner à des milieux plus frais que *T. kraussi*, les prés-bois, et sur de petits affleurements rocheux en lisière en exposition chaude.

Dans le massif des Alpes, les deux taxons se rencontrent dans une large gamme de milieux ; il est très difficile de distinguer une préférence écologique d'un taxon par rapport à l'autre (toutes les situations semblent exister).

En synthèse, les préférences écologiques des deux taxons semblent assez similaires, avec pour principales différences une plus grande tolérance de *T. bipunctata* pour les substrats siliceux et une thermophilie plus marquée pour *T. kraussi*. Les habitats et les amplitudes altitudinales sont globalement comparables – avec toutefois une tolérance *a priori* plus importante pour la plaine chez *T. kraussi*. Cela pourrait s'expliquer par la préférence de ce taxon pour un microclimat plus sec, comme évoqué par LEHMANN (2004). Cependant, là encore, nous avons un exemple assez contradictoire, avec la présence de *T. bipunctata* à des altitudes très faibles dans la Drôme (500 mètres), en contexte sub-méditerranéen (exemples d'espèces compagnes sur cette localité : *Barbitistes fischeri*, *Pholidoptera femorata*, *Yersinella raymondii*, *Sepiana sepium*, *Tetrix depressa*²).

DISCUSSION

À partir des différentes approches, la validité taxinomique de ces deux espèces reste délicate à trancher. Malgré les positions récentes validant le rang d'espèce pour *T. kraussi* (LEHMANN, 2004 ; DEFAUT, 2008, BAUR & al. 2006, etc.), un faisceau d'indices nuancent cette position :

- la sympatrie est bien établie, mais les stations en syntopie sont étonnamment rares et présentent toujours un fort déséquilibre d'effectifs en faveur de *T. kraussi* (la situation inverse ne semble pas exister). En outre, la seule station mixte connue avec des effectifs équilibrés (dans le Vercors [26]) présente des individus intermédiaires (des hybrides ?) ;

- l'apparition sporadique de *T. bipunctata* dans des populations de *T. kraussi* donne plus l'impression d'une forme que d'une espèce, notamment le cas particulier en Lorraine, où seul *T. kraussi* est connu, à l'exception d'un individu de *T. bipunctata* trouvé en 2007 à Thillot (55) dans une population de *T. kraussi*. Situation difficile à expliquer... ;

- la présence d'individus intermédiaires dans les Alpes (Tessin, Drôme et Savoie) dont la longueur des ailes permet difficilement de trancher entre les deux taxons ;

- l'absence de différence notable dans l'écologie, si ce n'est que *T. bipunctata* montre une plus grande tolérance aux substrats siliceux. *T. kraussi* se rencontre plus fréquemment en plaine que *T. bipunc-*

tata et semble plus thermophile, au moins dans le massif du Jura et le nord-est de la France où l'on note une préférence pour les milieux bien exposés chez *T. kraussi* et les milieux plus frais chez *T. bipunctata*, tandis que dans les Alpes les habitats de vie sont très similaires ;

- l'unique critère de séparation des deux taxons à partir de la longueur des ailes est un cas singulier au sein des Orthoptères. Pour la majorité des Orthoptères, la détermination est possible à partir de plusieurs critères (que ce soit d'ordre morphologique, écologique ou encore comportemental – notamment le chant). Même chez les Tétrix, l'un des groupes posant le plus de problèmes de détermination, toutes les autres espèces françaises peuvent être séparées à partir de deux critères morphologiques au moins. Par ailleurs, dans les rares cas où un seul critère discriminant existe, il s'agit généralement d'espèces dont la taxinomie pose problème ; on citera par exemple *Chorthippus c. corsicus* et *C. c. pascuorum* en Corse, ou encore, dans les Alpes, les *Chorthippus m. mollis* et *C. m. ignifer*, *Chorthippus b. biguttulus* et *Chorthippus eisentrauti* et *Podisma pedestris* et *P. dechambrei*. Pour tous ces taxons, des individus intermédiaires existent et posent la question de la validité taxinomique au rang d'espèce ou de sous-espèces ou encore de simple forme écologique ou géographique.

En outre, notre collègue allemand Axel Hochkirch nous a communiqué des résultats (encore non publiés) d'une étude génétique sur les *Tetrigidae* d'Europe, basée sur trois gènes mitochondriaux (12s, 16s, ND1). L'arbre des distances qui en résulte montre une proximité très importante de *T. bipunctata* et *T. kraussi*, qui semble, là encore, exclure une différenciation spécifique. Par ailleurs, LEHMANN & LANDECK (2011) nuancent la position initiale du premier auteur (LEHMANN, 2004) sur le statut de bonne espèce de *T. kraussi*, également à partir des premiers résultats génétiques d'Axel Hochkirch.

À partir de tous ces arguments, il est alors légitime de douter du statut d'espèce de *T. kraussi*, et, dans la mesure où le rang de sous-espèce est à exclure en raison de la sympatrie et des stations syntopiques, on revient finalement au statut de simple forme morphologique. La forme écologique serait à écarter en raison de la relative syntopie.

Cependant, il y a également des arguments en faveur du rang spécifique. En effet, pourquoi au sein d'une population, une forme est dominante, voire exclusive ? C'est le cas dans les Alpes ou le Jura, où les deux formes se côtoient régulièrement, mais semblent pourtant s'exclure : les populations mixtes sont rares et toujours très déséquilibrées en faveur de *T. kraussi* (à l'exception d'une station dans le Vercors [26]). S'il s'agissait de simples formes, on devrait les observer régulièrement en mélange, à l'instar de *Tetrix subulata* et *Tetrix tuerki*, pour lesquels les différentes formes se rencontrent régulièrement en mélange (formes brachy-, méso- et macropnotales).

² Nous utilisons le référentiel taxinomique de Orthoptera Species File disponible à l'adresse suivante : <http://orthoptera.speciesfile.org/HomePage/Orthoptera/HomePage.aspx>

Généralement, pour les espèces dont la différenciation spécifique est incomplète (par exemple les taxons cités précédemment des Alpes et de Corse), on rencontre des individus ou des populations intermédiaires sur les zones de contacts, correspondant à des zones d'hybridation. C'est aussi le cas de *Pseudochorthippus p. parallelus* et *Pseudochorthippus p. erythropus* dans les Pyrénées. Dans le cas de ces deux Tétrix on est dans une situation très atypique, puisque les deux formes morphologiques sont phénotypiquement très stables et semblent s'exclure. Ce principe d'exclusion correspond probablement à une compétition. Dans la mesure où la phénologie, l'écologie, la morphologie et la génétique (du moins pour les gènes étudiés) des deux taxons sont très proches, l'exclusion est probablement d'un autre ordre. La compétition trophique ne semble pas pertinente dans le cas des Orthoptères et de ces deux taxons en particulier, dont les besoins trophiques sont largement satisfaits par leur environnement. La barrière peut être éthologique, et plus particulièrement la communication. Depuis quelques années, des travaux de bioacoustique ont démontré que les Tétrix « communiquent » par des vibrations de très faible intensité (parfaitement inaudibles !). Aujourd'hui, une dizaine d'espèces de *Tetrigidae* (surtout des espèces eurosibériennes) a été enregistrée (BENEDIKTOV, 1988, 2002, 2013, 2014a, 2014b ; KOČÁREK & *al.*, 2011 ; PUSHKAR, 2009). Ces travaux ont mis en évidence que les mâles comme les femelles émettent des vibrations en tambourinant le substrat avec leurs pattes antérieures et médianes, parfois avec l'abdomen. Initialement, la structure de ces vibrations a conduit ces auteurs à distinguer trois types de vibrations : d'appel, de rivalité et de cour (BENEDIKTOV, 2002). Par la suite, deux autres types de signaux ont été mis en évidence (KOČÁREK, 2010 ; KOČÁREK & *al.*, 2011), notamment chez *Tetrix ceperoi* : une vibration lors de la copulation, ainsi que des trémulations avec leurs ailes. L'intensité des vibrations dépend notamment du substrat ; il apparaît également que les mâles émettent des vibrations plus fortes que les femelles. Tous ces auteurs s'accordent sur le fait que ces vibrations sont des modes de communication structurés et de véritables signatures spécifiques.

Cependant, ces signaux ne semblent pas suffisamment discriminants pour éviter des interactions sexuelles interspécifiques chez les Tétrix, selon GRÖNING & *al.* (2007), HOCHKIRCH & *al.* (2002, 2006, 2007, 2010), HOCHKIRCH & GRÖNING (2012). Ces différents travaux ont été réalisés sur plusieurs espèces de Tétrix (*Tetrix undulata*, *T. tenuicornis*, *T. ceperoi*, *T. subulata*) et ont montré des interférences interspécifiques plus ou moins importantes en fonction des combinaisons d'espèces en présence. Des signaux de communication ont été également étudiés, mais uniquement des signaux visuels (balancement du corps) lors de la cour entre les partenaires sexuels. Chez ces espèces, la reconnaissance d'un partenaire sexuel est pour le moins confuse : les mâles distinguent bien le sexe opposé mais ne font pas la différence entre les espèces.

D'après ces auteurs, cette confusion sexuelle coûteuse en énergie limite le succès reproducteur et nécessite des mécanismes de coexistence. Pour cela deux mécanismes principaux sont évoqués, dont la ségrégation des espèces ; c'est le cas de *Tetrix undulata* et de *T. subulata*, chez qui les interactions sexuelles semblent très importantes. Les deux espèces finissent par s'exclure complètement (exclusion écologique) ; elles sont sympatriques, mais évitent la syntopie. L'autre mécanisme mis en évidence pour *Tetrix subulata* et *T. ceperoi* est une coexistence, mais avec des différences dans l'utilisation des micro-habitats, permettant de limiter les interactions interspécifiques.

A partir de ces différentes approches, la situation de *T. bipunctata* et *T. kraussi* s'apparente à une exclusion spatiale, la niche écologique étant très proche pour ces deux taxons, au moins dans les Alpes. En raison de leur proximité morphologique et génétique, on peut imaginer une forte confusion sexuelle entre ces deux taxons. Il semble cependant que les cas d'hybridation soient rares puisque nous avons finalement observés très peu d'individus intermédiaires (sur le seul critère de la longueur des ailes). Par ailleurs, les individus intermédiaires n'ont été observés que dans les Alpes, où il est assez vraisemblable que la différenciation génétique soit moins avancée.

Il serait intéressant d'étudier les signaux de communication chez ces deux taxons en choisissant des populations allopatriques du Nord-Est de la France et des populations syntopiques des Alpes. Les études génétiques à venir risquent de ne pas apporter de réponse claire sur le statut taxinomique, en raison de leur faible différenciation. De notre point de vue, il doit s'agir de « jeunes » espèces, dont la différenciation devrait se poursuivre pour les populations de plaine, en situation allopatrique. Concernant l'apparition d'individus sporadiques de *T. bipunctata* dans ces populations *T. kraussi* (la situation inverse ne semblant pas exister), on peut imaginer qu'elle soit seulement d'origine phénotypique, en raison d'introgessions génétiques. Cette hypothèse serait à valider par des études bioacoustiques ou des études génétiques, en prenant soin d'étudier des marqueurs plus fins (microsatellites). Dans le massif du Jura, les exigences écologiques sensiblement différentes des deux taxons limitent le risque d'interactions interspécifiques, permettant également une évolution divergente. Quant aux populations des Alpes, la présence d'individus intermédiaires ainsi qu'une station mixte « équilibrée » dans le Vercors (26) – la seule à notre connaissance –, laissent penser que leur pool génétique est plus diversifié que celui des populations de plaine et du massif du Jura. Cette hypothèse est également confortée par la présence d'une station comprenant des individus macropronotaux de *T. bipunctata*. Il est d'ailleurs assez probable que les populations des deux taxons soient rentrées en contact plus rapidement lors de la dernière période interglaciaire. Cette situation plus complexe pourra aboutir à une

plus large radiation spécifique. À partir des connaissances actuelles, notons que la ségrégation spatiale est malgré tout la règle dominante dans les Alpes. Il est possible que les populations mixtes comprenant des hybrides ne s'étendent pas, voire disparaissent en raison d'un succès reproducteur plus faible ou d'une moins bonne capacité adaptative. Il serait intéressant de suivre la dynamique spatiale et temporelle de cette population mixte.

En synthèse, la position taxinomique au rang d'espèce de ces deux *Tetrix* nous semble justifiée, au moins en l'état des connaissances. Finalement, les arguments pouvant initialement faire douter de la validité spécifique (morphologie peu différenciée, chorologie, écologie, génétique...) viennent conforter le rang spécifique. Le cas de ces deux espèces très proches demeure tout de même très atypique. La ségrégation spatiale pour limiter les interactions sexuelles chez les Orthoptères est un mécanisme encore méconnu qu'il sera intéressant d'approfondir pour les espèces à faible différenciation morphologique et/ou génétique.

Un exemple assez comparable existe avec *Tetrix u. undulata* (Sowerby, 1806) et *Tetrix u. gavoyi* Saulcy in AZAM (1901). Ce dernier taxon a été réhabilité récemment au rang de sous-espèce (SARDET, 2011), il a été ensuite élevé au rang d'espèce (DEFAUT, 2012). Dans le Sud-Est de la France, les deux taxons sont parfaitement séparés morphologiquement, écologiquement et géographiquement (allopatrie). En revanche, dans le Sud-Ouest (des Pyrénées à l'Aquitaine), les deux taxons se trouvent en sympatrie et les études morphométriques ne permettent pas toujours d'attribuer l'appartenance à un taxon ou l'autre. De notre point de vue, ces individus intermédiaires indiquent que la différenciation génétique n'est pas suffisante pour constituer une barrière reproductrice, avec là-encore, probablement des introgressions assez importantes. Dans ce sens, la situation est assez comparable avec *T. bipunctata* / *T. kraussi*, avec une évolution possible à long terme vers trois espèces différentes. Par ailleurs, les individus de *T. undulata* des Pyrénées (et du Sud-Ouest) proviennent très certainement d'un refuge glaciaire ibérique ; cette souche génétique est déjà vraisemblablement éloignée de celle du reste de l'Europe occidentale. Pour ces deux taxons, des études complémentaires sont également nécessaires, et plus particulièrement dans le Sud-Ouest de la France, ainsi qu'en Espagne.

Remerciements

En premier lieu, nous remercions tous les contributeurs de données sur ces deux espèces : Olivier Bardet, Laurent Beschet, Luc Bettinelli, Nicolas Biron, Manuel Bouron, Yoan Braud, Eric Brugel, Emmanuel Chapoulie, Elodie Comte, Gennaro Coppa, Christophe Courte, Jean-Yves Cretin, Julien Dabry, Fabrice Darinot, Laurent Delafollye, Pascal Dubois, Catherine Duflo, Adeline Franzoni, Michel Gauthier-Clerc, Marc Giroud, Michel Guinchard, Jérémie Hahn, Sylvain Hugel, Perrine Jacquot, Gilles Jacquemin, Julien Langlade, Isabelle Le-

ducq, Magalie Mazuy, Corinne Petitcollin, Hugues Pinston, Claudine Prouteau, Julien Rémy, Julien Ryelandt, Pierre Terret, Bruno Tissot, Marc Tourette, Reinhold Treiber, Jean-Christophe Weidmann, Emmanuel Wermeille et Lisbeth Zechner.

Nous tenons à remercier chaleureusement nos collègues allemands, Axel Hochkirch et Arne Lehmann, pour les échanges sur la génétique et la biogéographie de ces deux *Tetrix*, ainsi que Peter Stallegger pour nous avoir orientés vers eux.

Éric Sardet remercie également Pierre-Eymard Biron, conservateur de réserve naturelle des Hauts Plateaux du Vercors, et François Dehondt son père Jean-Claude Dehondt, pour ses traductions de documents rédigés dans la langue de Goethe.

RÉFÉRENCES

- BAUR B., BAUR H., ROESTI C., ROESTI D. & THORENS P., 2006. – *Sauterelles, Grillons et Criquets de Suisse*. Haupt, Berne, 352 p.
- BELLMANN H. & LUQUET G., 2009. – *Guide des Sauterelles, Grillons et Criquets d'Europe occidentale*. Éditions Delachaux et Niestlé, Paris. 383 pages.
- BENEDIKTOV, A. A, 1998. – Acoustical communication of pygmy locusts of genus *Tetrix* (Orthoptera, Tetrigidae). *Russian Journal of Zoology*, **77** (9) : 1021–1025. (En russe.)
- BENEDIKTOV, A. A, 2002. – *New data about vibrational communication of orthopterous insects of family Tetrigidae (Orthoptera)*. Proceeding of VII international Ubusanur symposium (Kyzyl, 20–24 sept. 2001) — Moscow : Slovo, 2001: 97–106. (En russe.)
- BENEDIKTOV, A. A, 2013. – Vibrational signals of the pygmy grasshoppers males (Orthoptera : Tetrigoidea) from Laos and Southern Vietnam. *Russian Entomology Journal*, **22** (4) : 255–257.
- BENEDIKTOV, A. A, 2014a. – The new data on distribution of the pygmy grasshopper *Tetrix tartara* s.l. (Orthoptera: Tetrigoidea: *Tetrigidae*) and its vibrational signals. *Russian Entomology Journal*, **23** (1) : 1–4.
- BENEDIKTOV, A. A, 2014b. – Vibrational signals of pygmy grasshopper *Paratettix uvarovi* Semenov, 1915 (Orthoptera: Tetrigoidea) from Teberda (Russia). *Caucasian Entomological Bulletin*, **10** (1) : 23–25.
- CHOBANOV, D. P. & B. MIHAJLOVA, 2010. Orthoptera and Mantodea in the collection of the Macedonian Museum of Natural History (Skopje) with an annotated check-list of the groups in Macedonia. *Articulata*, **25** (1) : 73–107.
- CLAEREBOUT, S., 2013. – *Clé de détermination des criquets, sauterelles, grillons et Tétrix de Belgique*. Cercle des Naturalistes de Belgique asbl. 96 p.
- DEFAUT B., 2001 – *La détermination des Orthoptères de France*. Edition à compte d'auteur, 09400 Bédailhac, 85 p.
- DEFAUT B., SARDET E. & BRAUD Y., 2009. – *Catalogue permanent de l'entomofaune française. Orthoptera : Ensifera et Caelifera*. Union de l'Entomologie Française, 94 p.

- DEFAUT, B., 2008. – Validité et champs d'application de divers vocables taxonomiques de la famille Acrididae (Orthoptera). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, 2008 (2007), **12** : 5-14.
- DEFAUT, B., 2012. – Biométrie des types des Caelifères de France (Orthoptera). 1. Définition des paramètres mesurés. 2. Mensurations chez les Tridactylidae, Tetrigidae, Pyrgomorphidae, Pamphagidae et Acrididae Calliptaminae. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **17** : 21-56.
- GRÖNING, J., LÜCKE, N., FINGER, A. & A. HOCHKIRCH, 2007. – Reproductive interference in two ground-hopper species: Testing hypotheses of coexistence in the field. *Oikos*, **116**, 1449–1460.
- HARZ K., 1975. – *Die Orthopteren Europas* : 2. W. Junk, La Haye, 939 p.
- HOCHKIRCH, A., DEPPERMAN, J & J. GRÖNING, 2006. – Visual Communication Behaviour as a Mechanism Behind Reproductive Interference in Three Pygmy Grasshoppers (Genus *Tetrix*, Tetrigidae, Orthoptera). *Journal of Insect Behavior*, **34** (5) : 339-571.
- HOCHKIRCH, A. & J. GRÖNING, 2012. – Niche overlap in allotopic and syntopic populations of sexually interacting ground-hopper species. *Insect Science*, **19** : 391–402.
- HOCHKIRCH, A., ZIMMERMANN, M., KEITHAHN, C., LANDER, S., PEITER, A., FOLGER-RÜTER, HARMUTH, C., VOGT, S., ZIMMERMANN, M., HELLWIG, F. GULEAU, A. & H. MÜHL, 2002. – A Field Study of the Escape Behaviour of *Tetrix subulata* (Linnaeus, 1758) and *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg, 1893) (Orthoptera: Tetrigidae). – *Articulata*, **17** (2) : 19–31.
- HOCHKIRCH, A., ZIMMERMANN, M., KEITHAHN, C., LANDER, S., PEITER, A., FOLGER-RÜTER, HARMUTH, C., VOGT, S., ZIMMERMANN, M., HELLWIG, F. GULEAU, A. & H. MÜHL, 2002. – A Field Study of the Escape Behaviour of *Tetrix subulata* (Linnaeus, 1758) and *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg, 1893) (Orthoptera: Tetrigidae). – *Articulata*, **17** (2) : 19–31.
- HOCHKIRCH, A., GRÖNING, J. & S. KRAUSE, 2007. – Intersexual niche segregation in Cepero's Ground-hopper, *Tetrix ceperoi*. *Evolutionary Ecology*, **21** (6) : 727-738.
- HOUARD, X., GADOUM, S., MERLET, F., MARI, A., LUQUET, G. Chr., FLAMANT, N., SIBLET, S., MOULIN, N., BRAUD, J. & G. LARRÈGLE, 2015. Synthèse des nouveaux éléments concernant la région Île-de-France pour la mise à jour du « Catalogue permanent de l'entomofaune. Série nationale, fascicule 7. Orthoptera : Ensifera et Caelifera » (édité par l'U.E.F. en février 2009). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **20** : 31-43.
- KOČÁREK, P. 2010. Substrate-borne vibrations as a component of intraspecific communication in the groundhopper *Tetrix ceperoi*. *Journal of Insect Behavior*, **23** : 348–363.
- KOČÁREK, P., HOLUŠA, J., GRUCMANOVÁ, S. & D. MUSIOLEK, 2011. – Biology of *Tetrix bolivari* (Orthoptera: Tetrigidae). *Central European Journal of Biology*, **6** (4) : 531-544.
- KRUSEMAN, G., 1988. – *Matériaux pour la faunistique des Orthoptères de France. III. Les Ensifères et les Caelifères Tridactyloïdes et Tétrigoïdes des Musées de Paris et d'Amsterdam*. Verslagen en technische Gegevens, n° 51 : I-XIX + 1-164, 1 fig., 107 cartes de répartition. Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Universiteit van Amsterdam édit.
- LEHMANN, A.W, 2004. – Die Kurzflügel-Dornschröcke *Tetrix (bipunctata) kraussi* Saulcy, 1888. *Articulata*, **19** (2) : 227-228.
- LEHMANN, A.W & I. LANDECK, 2011. – Erstfund der Kurzflügel-Dornschröcke *Tetrix kraussi* SAULCY, 1888 im Land Brandenburg (Orthoptera: Tetrigidae). *Märkische Ent. Nachr.*, **13** (2) : 227-232.
- MASSA, B., FONTANA, P., BUZZETTI, F., KLEUKERS, R., ODÉ B., 2012. – *Fauna d'Italia. Orthoptera*. Calderini-Edizioni Calderini de Il Sole 24 ORE, Milano, 563 p.
- NADIG, A., 1991. – Die Verbreitung der Heuschrecken (*Orthoptera: Saltatoria*) auf einem Diagonalprofil durch die Alpen (Inntal – Majila – Bregaglia – Lago di Como – Furche). - *Jahresbericht der naturforschenden Gesellschaft* (N.F.), **106** (2) : 227-380.
- PUSHKAR, T.I., 2009. – *Tetrix tuerki* (Orthoptera, Tetrigidae) : Distribution in Ukraine, Ecological Characteristic and Features of Biology. *Vestnik zoologii*, **43** (1) : 1-14.
- SARDET E., 2011. – Étude sur la variabilité morphologique de *Tetrix undulata* (Sowerby, 1806), et réhabilitation de la sous-espèce *gavoyi* Saulcy, in AZAM, 1893 (Orthoptera : Caelifera, Tétrigoidea, Tetrigidae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **16** : 55-64.
- SAULCY (F. de), 1889. – [Note sur *Tetrix bipunctata* L. et description de *T. Kraussi*]. *Annales de la Société entomologique de France*, (6) **8**, *Bulletin*, 1888 : CXXXV-CXXXVI.
- SCHULTE, A.M., 2003. – Taxonomie, Verbreitung und Ökologie von *Tetrix bipunctata* (Linnaeus 1758) und *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg 1893) (Saltatoria: Tetrigidae). *Articulata*, Beiheft **10** : 1-226.
- VOISIN J.-F. (coord.), 2003. – *Atlas des Orthoptères (Insecta : Orthoptera) et des Mantides (Insecta : Mantodea) de France*. Publications scientifiques du Muséum National d'Histoire Naturelle, collection Patrimoines Naturels, **60** : 1-106. Paris.
- WILLEMSE, F. & WILLEMSE, L., 2008 – An annotated checklist of the Orthoptera-Saltatoria from Greece including [sic] an updated bibliography. – *Articulata* **13**: 1-91.