

**Redécouverte du Grillon maritime
Pseudomogoplistes squamiger
(Fischer, 1853)
(Orthoptera : Mogoplistidae)
sur le territoire du Parc national
de Port-Cros
(département du Var, France)
et premiers éléments
de recherches sur son écologie**

François DUSOULIER

*Muséum départemental du Var, Jardin du Las, 83200 Toulon, France.
Contact : fdusoulier@var.fr*

Résumé. Le Grillon maritime (*Pseudomogoplistes squamiger*) est une espèce méconnue qui n'avait pas été observée depuis plusieurs décennies sur le territoire du Parc national de Port-Cros (département du Var, France). Après une synthèse des éléments écologiques, morphologiques et biogéographiques disponibles, cette étude propose la mise en place d'un protocole de recherche intensive de ce grillon dans 119 stations a priori favorables du territoire. Cette méthode a permis de le retrouver dans ses 4 localités historiques et de le découvrir dans 56 nouvelles localités, soit presque l'équivalent du nombre de localités connues dans le reste de sa distribution mondiale. Le Grillon maritime est bien répandu sur les îles d'Hyères (Porquerolles, Bagaud, Port-Cros et Levant), dans certains secteurs du cap Bénat, du cap Lardier et du cap Taillat, ainsi qu'à l'extrémité sud de la presqu'île de Giens. Eu égard à ces nombreuses observations, des considérations écologiques sont émises, notamment sur la distance des individus à la mer, les habitats favorables, la phénologie et le cycle de vie, le régime alimentaire et sur les espèces compagnes. La présence de nombreuses populations du Grillon maritime sur le territoire du Parc national de Port-Cros confère à cet espace protégé une responsabilité de premier plan en termes de conservation.

Mots-clés : Orthoptera, Mogoplistidae, *Pseudomogoplistes*, côtes rocheuses, étage supralittoral, conservation, changements globaux, Parc national de Port-Cros, Var, France.

Abstract. Rediscovery of the Scaly Cricket *Pseudomogoplistes squamiger* (Fischer, 1853) in the territory of Port-Cros National Park and first research elements regarding its ecology (Orthoptera: Mogoplistidae). The Scaly Cricket (*Pseudomogoplistes squamiger*) is a poorly known species that has not been observed for several decades in the territory of Port-Cros National Park (Department of Var, France). After synthesising the ecological, morphological and biogeographical elements available, this study proposes an intensive research protocol for this species in the 119 stations within the territory that correspond to its seemingly favourable

habitat requirements. This method has made it possible to find the cricket in its 4 historic localities and to discover it in 56 new localities, almost doubling the number of localities known in its worldwide distribution. Indeed, the Scaly Cricket is quite widespread on the islands of Hyères (Porquerolles, Bagaud, Port-Cros and Levant), in certain areas of Cap Bénat, Cap Lardier and Cap Taillat, as well as at the southern end of the peninsula of Giens. Regarding these observations, new ecological considerations are discussed, including the distance of individuals to the sea, favourable habitats, phenology and life cycle, diet and companion species. The presence of numerous populations of the Scaly Cricket in the territory of Port-Cros National Park gives this protected area a primary responsibility in terms of conservation.

Keywords: Orthoptera, Mogoplistidae, *Pseudomogoplistes*, rocky coastlands, supratidal zone, conservation, global change, Port-Cros National Park, Department of Var, France.

Introduction

Le Grillon maritime, *Pseudomogoplistes squamiger* (Fischer, 1853), est un orthoptère assez méconnu, dont l'écologie et les mœurs sont tout à fait singulières. Il s'agit en effet du seul orthoptère méditerranéen de France – et l'une des rares espèces d'insectes – à vivre sur la bordure maritime, au contact direct avec la mer. Plusieurs auteurs relatent même sa présence jusque sur les pierres battues par les vagues, comme Lucien Chopard qui écrivait à son propos : « *on ne le trouve qu'à la limite même de la mer, en des points où les galets parmi lesquels il court se trouvent constamment mouillés par l'avancée des vagues* » (Chopard, 1938), ou encore un auteur contemporain : « *se trouve sous les pierres battues par les vagues le long du littoral, exceptionnellement à quelques mètres de l'eau pendant la mauvaise saison (décembre)* » (Morin, 1999). La plupart des textes mentionnent en effet la grande proximité de cette espèce avec le front de mer, sans que cette distance n'ait jamais fait l'objet d'études spécifiques. D'une façon plus générale, ce grillon habite les côtes rocheuses, ainsi que les plages de sables et de galets présentant des accumulations de matériaux : algues, posidonies, bois flottés et débris divers (Chopard, 1952 ; Morin, 1999 ; Braud *et al.*, 2002 ; Massa *et al.*, 2012 ; Sardet *et al.*, 2015). L'espèce a exceptionnellement été observée à près de 80 mètres d'altitude, au sommet de falaises exposées aux embruns, dans les Calanques de Marseille, sur l'île de Riou (Berville *et al.*, 2002).

Réputé difficile à détecter en raison de son habitat spécialisé, de l'absence de stridulation et de ses mœurs nocturnes, le Grillon maritime est assurément une espèce discrète (Berville *et al.*, 2012). Il est également considéré comme rare et en forte régression puisqu'il fait partie des 9 espèces d'orthoptères identifiées dans la liste rouge nationale comme les plus menacées (Sardet et Defaut, 2004). Dans les régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur, il figure parmi les espèces « sensibles à la fragmentation [et] dont la préservation est un enjeu pour la cohérence de la Trame verte et bleue » (Houard *et al.*, 2012 ; article L. 371-2 du code de l'environnement, décret n° 2014-45 du 20 janvier

2014 portant adoption des orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques). Toutefois, pour nuancer quelque peu ces propos, l'évaluation menée dans le cadre de l'élaboration de la liste rouge européenne sur cette espèce a conduit les experts à ne pas la considérer comme menacée (Hochkirch *et al.*, 2016).

Il peut apparaître utile d'ajouter à ces éléments de connaissance sur le statut du grillon que le bord de mer et les côtes rocheuses ne sont pas vraiment des habitats prospectés par les orthoptéristes ; les peuplements d'orthoptères y sont trop pauvres pour bénéficier d'une réelle attention. Ainsi, le Grillon maritime représente typiquement une espèce délaissée par les naturalistes, les biologistes et les écologues, notamment en raison du clivage qui existe entre l'étude des écosystèmes terrestres et marins. Pour chacune de ces spécialités, cette espèce se situe à l'interface et occupe de ce fait une position marginale. Il est donc assez peu étonnant que le Grillon maritime n'ait fait l'objet que d'une faible attention. Aussi, des éléments factuels sont vivement nécessaires pour faire progresser l'état des connaissances sur sa distribution, son écologie, sa biologie et son statut de conservation.

Systématique et détermination

Le grillon maritime fait partie de la famille des Mogoplistidae, dont la monophylie a été confirmée récemment au sein des grillons (Chintauan-Marquier *et al.*, 2016). Cette famille – parfois nommées « grillons à écailles » – rassemble quatre espèces en France, dont trois habitent la zone méditerranéenne et le territoire du Parc national de Port-Cros (Dusoulier *et al.*, 2015 ; Dusoulier, 2016). Toutes sont aptères, de coloration terne et portent effectivement des soies aplaties en forme d'écailles de couleur argentée sur le corps (Desutter-Grandcolas, 1999 ; Yang et Yen, 2001) (Fig. 1). À l'inverse des autres grillons, ces espèces ne portent pas d'épines ou d'éperons proéminents sur les tibias postérieurs. Cela permet de les distinguer facilement des autres espèces, même en effectuant une simple observation visuelle ou une photographie. L'absence de tegmina ne permet pas aux mâles d'émettre une stridulation, ce qui vient accentuer la difficulté de leur détection par les naturalistes.

Au sein des Mogoplistidae du territoire d'étude, le Grillon maritime s'identifie d'abord grâce aux caractéristiques maritimes de son habitat ; les autres espèces vivent dans la litière des garrigues et des maquis, ou encore sur les feuilles des arbres et arbustes de ces milieux. Bien sûr, il diffère également des autres grillons à écailles par des caractères morphologiques comme son corps aplati, ses cerques orientés latéralement à l'apex de l'abdomen, son clypéus large et bombé, et son pronotum plus large que long. Dans son habitat, la confusion la

plus fréquente pourrait plus facilement concerner des petits crustacés Amphipodes qui, tout comme le grillon, sautent parmi les galets !



Figure 1. Gros plan sur la tête et le pronotum d'une femelle de Grillon maritime (Porquerolles, plage de la Chaussée, 15-X-2015). On distingue nettement les soies aplaties en écailles disposées sur le pronotum, et le collier d'épaisses soies roussâtres sur sa partie antérieure (Photo © François Dusoulier/Muséum départemental du Var).

Distribution générale

Le Grillon maritime, *Pseudomogoplistes squamiger* (Fischer, 1853), est une espèce endémique des côtes de la Méditerranée septentrionale. Il a été signalé dans une soixantaine de localités réparties dans 10 pays : en Espagne, entre Alicante et la Catalogne (Gorochov et Llorente, 2001 ; Lluçà Pomares, 2002), en France, le long du littoral méditerranéen continental et de Corse (Defaut *et al.*, 2009 ; Berville *et al.*, 2012), en Italie, dans une trentaine de localités le long des côtes de la péninsule, de l'archipel Toscan, de Sardaigne, des îles Éoliennes, des îles Égades, de Pantelleria, de Sicile et des îles Tremiti (Fontana et Kleukers, 2002 ; Massa *et al.*, 2012 ; Baroni *et al.*, 2013), à Malte (Gauci *et al.*, 2005), en Croatie dans quelques stations de l'Istrie et de la Dalmatie (Fischer, 1853 ; Harz, 1969 ; Sombke et Schlegel, 2007), et en Grèce seulement sur l'île de Corfou (Harz, 1969 ; Willemse, 1985). Pour les 4 autres pays, il existe seulement des indications imprécises synthétisées par Hochkirch *et al.* (2017) en Slovénie, Bosnie-Herzégovine, Monténégro et Albanie.

Dans le reste de la région Paléarctique occidentale, d'autres espèces de « grillons maritimes » du genre *Pseudomogoplistes* Gorochov, 1984 ont été décrites récemment : *P. byzantium* Gorochov, 1984 vit en Crimée (Ukraine) et sur l'île de Thasos (Grèce), *P. madeirae* Gorochov & Marshall, 2011 à Madère, *P. turcicus* Gorochov, 1995 dans le sud de la Turquie, et *P. vicentae* Gorochov, 1996 dans les îles Canaries, le nord-ouest de l'Algérie, la côte atlantique du Maroc, du Portugal, de l'Espagne, du Massif armoricain (France) et de l'extrême sud de la Grande-Bretagne (Gorochov et Llorente, 2001 ; Sardet *et al.*, 2015). Toutes ces espèces partagent une écologie maritime a priori similaire et se distinguent les unes des autres par des caractères morphologiques situés sur la plaque anale et les génitalia.

En France, le Grillon maritime est répandu le long de la côte méditerranéenne où il est signalé dans les départements des Pyrénées-Orientales, de l'Aude, de l'Hérault, des Bouches-du-Rhône, du Var, des Alpes-Maritimes et des deux départements de Corse (Defaut *et al.*, 2009 ; Berville *et al.*, 2012 ; Sardet *et al.*, 2015). Cette connaissance de l'aire de distribution générale en France doit beaucoup aux initiatives cartographiques lancées par Kruseman (1988), Voisin (2003), et Defaut *et al.* (2009), ainsi qu'à la synthèse récente de Berville *et al.* (2012). Tous ces travaux ont permis de faire progresser la connaissance de la distribution de cette espèce méconnue. En effet, le Grillon maritime est une de ces espèces qui demeure, au moins pour un certain nombre d'entomologistes, une espèce emblématique ! Pendant longtemps, elle fût considérée comme très rare et très difficile à détecter (Chopard, 1952 ; Kruseman, 1988). Ne serait-ce qu'il y a une quinzaine d'années en arrière, la monographie dédiée à cette espèce (Morère et Livory, 2003) dans l'atlas national des Orthoptères de France (Voisin, 2003) l'indiquait comme : « *fort discret et muet, le Grillon maritime n'a été que très rarement observé : seulement 8 stations répertoriées sur notre territoire en 150 ans !* ». Quelques progrès significatifs liés à la connaissance de cette espèce ont été réalisés depuis. Dans leur travail sur l'identification des orthoptères de France, Sardet *et al.* (2015) considèrent l'espèce comme « assez commune » dans les Pyrénées-Orientales, et « rare ou assez rare » dans le reste des départements cités précédemment ; cette indication signifie que chaque département héberge moins de 5 localités connues abritant le grillon (cf. Defaut *et al.*, 2009). Enfin, plus récemment, le travail spécifique de Berville *et al.* (2012) indique qu'il existe 16 stations de cette espèce en France : le nombre de stations connues a donc doublé entre 2003 et 2012. Malgré cela, peu d'entomologistes s'intéressent à cette espèce, et la connaissance de l'espèce dans le Var demeure très lacunaire.

Distribution dans le Var

L'habitat singulier et la discrétion de ce grillon ont certainement joué un rôle non négligeable dans la description taxinomique relativement tardive de l'espèce. Le Grillon maritime n'est décrit qu'en 1853 à partir d'un unique spécimen femelle provenant d'Istrie (Croatie) (Fischer, 1853). Sa première découverte en France, dans le département du Var, va pourtant intervenir très peu de temps après. En effet, en août 1855, Alexandre Yersin le récolte dans les environs d'Hyères, ainsi qu'à Fréjus (Brisout de Barneville, 1856). Ces deux localités vont être reprises dans la littérature par de nombreux auteurs, notamment dans les catalogues d'Azam et Finot (1888), ou encore celui de Burr (1910). Alors qu'à partir du début du XX^e siècle ce grillon est découvert dans d'autres départements français du pourtour méditerranéen, il faut attendre presque un siècle pour qu'un nouveau signalement soit fait dans le Var, à Cavalaire[-sur-Mer] (Chopard, 1952). Une douzaine d'années après, l'espèce est mentionnée sans plus de détails dans le catalogue de la faune de l'île de Port-Cros (Gouillard, 1965). Elle va être recherchée infructueusement dans cette île par Favard (1974, 1977), puis par Ponel (1984). Plus récemment, le grillon maritime est observé par deux fois par Philippe Ponel : à l'anse de l'Aiguadon sur l'île de Porquerolles le 29 septembre 1987 (Berville *et al.*, 2012), puis dans la rade de la Badine, à l'extrémité orientale de la presqu'île de Giens (Ponel *et al.*, 1994). Plus aucune autre mention ne vient postérieurement, sauf celle réalisée à Porquerolles, sans précisions sur la localité (Dusoulier *et al.*, 2015), car faites dans le cadre de la présente étude.

Les sources informatiques d'accès aux témoignages naturalistes sur la biodiversité ont également été consultées afin de déceler des observations éventuellement inédites. Elles sont hélas très pauvres pour cette espèce sur le territoire considéré. Le SINP régional « Silène » (Système d'information et de localisation des espèces natives et envahissantes) donne la mention d'une observation au port de l'île de Port-Cros, le 28 août 1995, par Jean-Pierre Fromentin. Néanmoins, le commentaire attaché au témoignage porte l'indication « probable », ce qui ne constitue pas une identification formelle et ne peut donc être retenu ici. Enfin, aucune donnée n'apparaît dans les bases de données privées de la LPO PACA « Faune PACA » ou encore sur l'outil participatif « iNaturalist ».

À l'échelle du territoire du Parc national de Port-Cros et malgré plusieurs sessions de prospections (cf. *supra*), le Grillon maritime n'a donc plus été observé depuis plus de cinquante ans à Port-Cros, depuis trente ans à Porquerolles et depuis plus d'une vingtaine d'années sur la presqu'île de Giens. Très récemment encore, une synthèse sur la dynamique des écosystèmes terrestres de ce territoire singulier attirait

l'attention – et une certaine inquiétude – sur la conservation de cette espèce (Médail *et al.*, 2013).

Contexte de l'étude

Fort de tous ces éléments, il a été entrepris une étude sur le Grillon maritime à l'échelle du territoire du Parc national de Port-Cros. La première tâche a donc été de tenter de retrouver cette espèce, ainsi que de définir un protocole permettant de détecter sa présence ou son absence. Si l'espèce avait disparue de la dition, il fallait le documenter précisément ; à l'inverse, si l'espèce était toujours présente, il fallait laisser une trace des méthodes et des lieux de prospection. Ces traces permettraient éventuellement de débiter un suivi à long terme des dynamiques spatiales et temporelles liées à la conservation de cette espèce.

Par ailleurs, et puisqu'il existe peu de travaux sur le Grillon maritime, ce protocole de recherche et de détection devait permettre d'apporter des précisions sur les exigences écologiques et biologiques de l'espèce. Enfin, cela permettrait d'en savoir plus sur l'apparente rareté de l'espèce, et de poser la question de l'éventuelle responsabilité du Parc national de Port-Cros dans la conservation de cette espèce caractéristique de l'interface maritime des côtes rocheuses méditerranéennes.

Matériel et méthodes

Le territoire de prospection comprend une grande partie de l'aire optimale d'adhésion (AOA) du Parc national de Port-Cros, à savoir les communes de La Garde, Le Pradet, Carqueiranne, Hyères, Bormes-les-Mimosas, La Croix-Valmer et Ramatuelle. Les prospections se sont déroulées sur une période de 13 mois et demi, étalée entre le 15 octobre 2015 et le 30 novembre 2016. Toutefois, la recherche la plus active s'est concentrée sur les mois d'octobre et novembre 2016. Les autres communes de l'AOA (La Londe-les-Maures, Le Lavandou, Rayol-Canadel-sur-Mer et Cavalaire-sur-Mer) n'ont pas fait l'objet de prospections dans le cadre de cette étude ; elles seront prospectées ultérieurement.

Le protocole mis en œuvre se veut simple et pragmatique, fondé sur une approche classique de prospection naturaliste en milieu terrestre. Comme le Grillon maritime est discret et méconnu, l'objectif de cette première étude a été de cibler prioritairement les habitats favorables à l'espèce, notamment en vue d'optimiser les contacts avec elle et permettre sa redécouverte sur le territoire. Si un tirage aléatoire des sites à prospecter aurait pu apporter une plus grande robustesse statistique

aux résultats, elle ne paraissait pas réaliste dans ce premier temps d'étude. Elle n'aurait notamment pas permis d'obtenir aussi rapidement un état des connaissances satisfaisant sur la répartition actuelle de ce grillon au sein du territoire du Parc national.

Afin de diriger les prospections et la mise en place de ce protocole, il a donc fallu définir une typologie d'habitats potentiellement favorables : ni trop large pour qu'elle soit efficace, ni trop étroite afin de permettre de préciser quelques préférences écologiques de l'espèce. Aussi, le choix a été fait de prospecter tous les espaces maritimes rocheux, à l'exception des secteurs urbanisés (ports), des pieds de falaises dont le platier rocheux était inexistant ou submergé par la mer, des zones de fissures dans les falaises ou encore les secteurs totalement inaccessibles depuis la terre et/ou nécessitant du matériel d'escalade (e.g., hautes falaises, accès privés, etc.). Ce sont donc les milieux suivants qui ont été principalement prospectés : talus et falaises rocheuses, pointes rocheuses, amas de blocs et blocs épars en pied de falaises, plages de galets, criques rocheuses (y compris de toute petite taille), plages de sables et de graviers, zones d'accumulation de posidonies et autres laisses de mer.

Sur chaque station, la recherche de l'espèce se fait durant la journée puisque les essais de prospections nocturnes n'ont pas été concluants. La recherche active débute depuis le niveau de la mer jusqu'à environ 15-20 mètres en arrière du niveau d'eau, lorsque le relief le permet. Tous les objets meubles sont soulevés ou retournés : pierres, galets, blocs, détritiques, matras de posidonies, bois flottés, etc. Les artefacts d'origine anthropique (épaves, bouées, pneus, tongs, morceaux de plastiques divers, filets, etc.) sont également examinés car ils peuvent procurer de bonnes cachettes pour l'espèce. Dans les secteurs d'accumulation de galets, il faut soulever plusieurs niveaux de sédiments pour éventuellement déceler l'espèce.

La prospection intensive dure au moins 10 minutes sur chaque site. Au bout de 10 minutes de prospection, le grillon est provisoirement considéré comme absent s'il n'a pas été observé. À l'inverse, si un ou plusieurs grillons sont découverts, la recherche se poursuit et s'arrête 5 minutes après que le dernier spécimen a été découvert. Cette durée globale est déterminée par le temps de recherche passé à trouver le premier spécimen sur un échantillon de localités prospectées. Les résultats chronométrés, mesurés sur 47 stations, montrent que l'espèce est détectée dans 60 % des stations en 4 minutes ou moins, et dans 79 % d'entre elles en moins de 6 minutes (Fig. 2).

Chaque spécimen observé fait l'objet d'un relevé incluant le pointage des coordonnées GPS, l'heure précise d'observation, une

courte description du milieu, la mesure de la distance la plus courte qui le sépare du niveau de la mer et l'altitude par rapport à celui-ci. La présence éventuelle d'autres espèces animales compagnes est également indiquée. Le stade de développement (juvénile ou imago) et le sexe (mâle ou femelle) sont également consignés dans la mesure du possible. Il arrive en effet que les spécimens soient très furtifs et ne laissent pas l'occasion de les sexer avec certitude. Dans certains cas, des photographies de l'habitat et du grillon sont effectuées. Le temps nécessaire à toutes ces opérations est bien évidemment décompté du temps de recherche protocolaire.

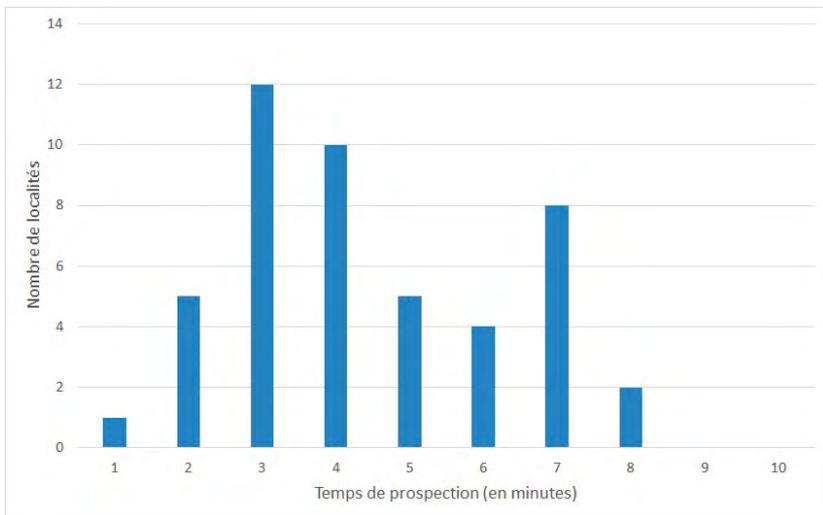


Figure 2. Temps de prospection nécessaire à la détection du premier spécimen de Grillon maritime dans 47 localités de présence dans le Parc national de Port-Cros.

Contrairement à de nombreuses espèces d'orthoptères – et de grillons en particulier – l'identification du Grillon maritime ne pose pas de difficulté particulière. Dans le cadre d'un transfert de compétence et de formation, il a donc été aisé de transmettre aux agents de terrain du Parc national ce protocole et les techniques de prospections qui y sont liées. Quelques observations relatées ici proviennent de ce fait du travail effectué par les équipes du Parc (6 observations de David Geoffroy et 2 de Johann Cerisier).

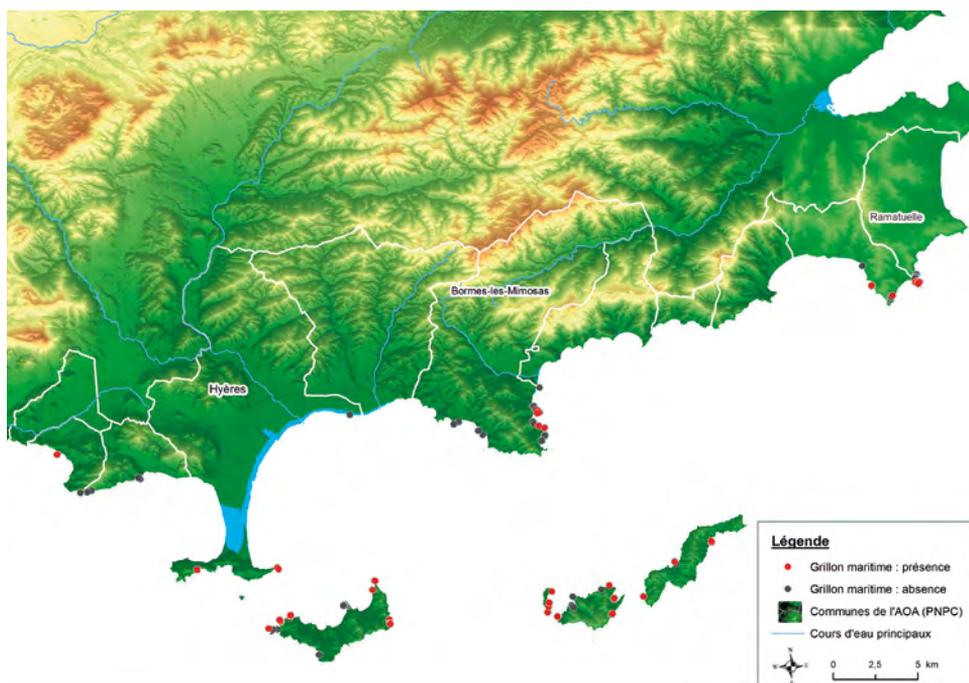
Toutes les données géolocalisées produites à l'occasion de cette étude seront transmises et versées dans la base de données naturalistes publiques Silène (SINP régional).

Résultats

Distribution dans le Parc national de Port-Cros

Ce travail a permis de découvrir ou de retrouver le Grillon maritime dans tous les secteurs du Parc national de Port-Cros (Fig. 3). Au total, 119 stations ont été prospectées, nécessitant environ 16 jours de recherches sur le terrain en suivant le protocole décrit dans cette étude. Le Grillon maritime a pu être détecté dans 60 d'entre elles, soit dans 50 % des stations a priori favorables. L'espèce est notamment bien présente dans les îles d'Hyères (Porquerolles, Bagaud, Port-Cros et Levant), dans certains secteurs du Cap Bénat, du Cap Lardier et du Cap Taillat, ainsi qu'à l'extrémité sud de la presqu'île de Giens (Fig. 4). Certains sites sont très proches les uns des autres alors que d'autres sont plus isolés. Cela permet de s'interroger sur la taille des populations et sur les capacités de déplacements et d'échanges entre métapopulations.

La distribution réelle du Grillon maritime est certainement plus étendue, notamment dans les îles d'Hyères et le long de la côte continentale rocheuse, en bordure de certaines pointes, calanques et criques.



Territoires	N	+	%	Principaux sites
AOA PNPC	119	60	50,4	
PNPC	95	54	56,8	
Bormes-les-Mimosas	20	6	30,0	Pointe de la Ris, Pointe de l'Esquillette
Carqueiranne	4	0	0	
Hyères	69	42	60,9	Îles d'Hyères et presqu'île de Giens
Giens	5	3	60,0	Darboussières, Badine
Porquerolles	38	21	55,3	Calanque du Maure, l'Aiguade, cap des Mèdes, la Galère
Bagaud	5	5	100	Côte orientale
Port-Cros	13	6	46,2	Calanque Longue, Port Man, Pointe du Tuf
Levant	8	7	87,5	Plage de l'Âne, Petit Avis
La Croix-Valmer	11	11	100	Cap Lardier, cap Taillat, Brouis
Le Pradet	4	3	75	Pointe des Bonnettes
Ramatuelle	11	4	36,4	Cap Taillat

Figure 4. Principaux sites dans lesquels le Grillon maritime a été découvert au sein du Parc national de Port-Cros, avec AOA PNPC (aire optimale d'adhésion du Parc national de Port-Cros), PNPC (Parc national de Port-Cros), N (nombre total de stations prospectées dans le territoire), + (nombre total de stations prospectées où le grillon a été observé dans le territoire), % (pourcentage du nombre de stations positives sur le total de stations prospectées du territoire).

Habitats et préférences écologiques

Dans tous les sites, le Grillon maritime a été trouvé uniquement dans l'espace supralittoral, le plus souvent au niveau de la laisse de mer, juste au-dessus de la zone de balancement des marées. Cet étage, typiquement maritime, n'est que très rarement recouvert par la mer, sauf à l'occasion des marées d'équinoxe et des tempêtes (Peres et Picard, 1964 ; Da Lage et Métaillé, 2000). Il est également caractérisé par une humectation régulière par les embruns et une biomasse très pauvre (Stewart & Morhange, 2009). Parmi les peuplements biotiques définis par Augier (1978), le Grillon maritime fait typiquement partie de la biocénose de la roche supralittorale.

Le Grillon maritime a été principalement trouvé entre 2 et 7 mètres du bord de mer (Fig. 5). Cette frange maritime rassemble 79 % des localités de présence ainsi que 82 % des spécimens observés. La distance optimale semble être située entre 3 et 4 mètres, ce qui correspond également à la médiane du nombre de localités de présence. La figure 5 montre de surcroît un nombre important de spécimens trouvés entre 10 et 11 mètres : il correspond à seulement 2 localités dont l'une, le long d'une côte rocheuse en mode battu, comportait une laisse de mer

colonisée par une vingtaine de larves et quelques imagos (Porquerolles, ca. 230 m à l'ouest de la pointe de l'Aiguade, 15-X-2016). En effet, et sans qu'une relation directe puisse à ce stade être formellement démontrée, il semble que le Grillon maritime habite des micro-habitats plus proches du niveau de la mer sur les côtes en mode abrité que sur les côtes en mode battu. L'espèce nécessite donc un fort besoin d'humidité mais n'est pas marine pour autant. Au plus proche de la mer, seulement 4 spécimens ont été trouvés à moins d'un mètre de la mer. Dans cette localité du Pradet, située en mode abrité, l'un des spécimens se tenait même à seulement une quinzaine de centimètres, parmi les galets humectés et sous un petit couvert de posidonies échouées. Si les distances à la mer sont rassemblées en classes de 5 mètres d'intervalle, on voit clairement s'établir la relation entre le Grillon maritime et la proximité avec la mer (Fig. 6), tant en nombre de localités de présence qu'en individus détectés. Sur l'ensemble des stations, les densités d'individus sont variables et difficiles à mesurer. Dans chaque station, 3,6 spécimens en moyenne ont été observés.

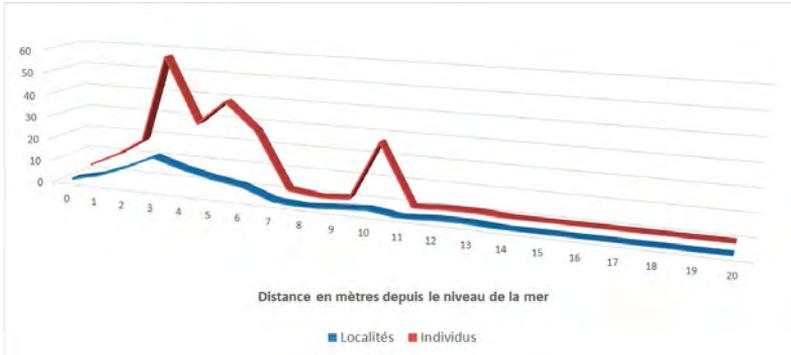


Figure 5. Positionnement du nombre de localités et d'individus observés par rapport à leur distance depuis le niveau de la mer.

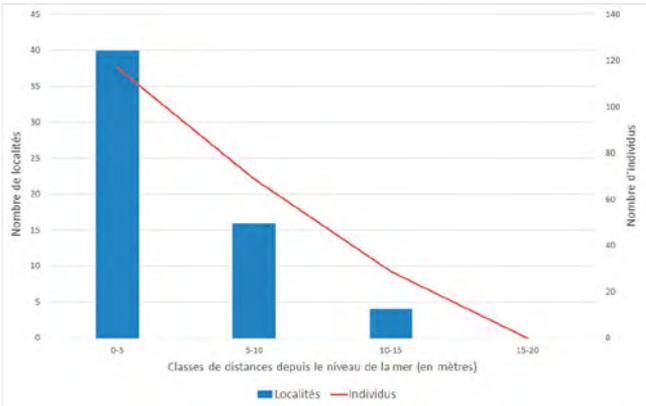


Figure 6. Rapport entre les nombres de localités et d'individus et la distance par classes de 5 mètres depuis le niveau de la mer.

L'altitude des stations de présence du Grillon dépend beaucoup de l'exposition à la houle et aux vagues. Cette interaction fonctionne de façon similaire à celui du paramètre de la distance à la mer. Dans les sites exposés (mode battu ou semi-battu), les grillons auront tendance à vivre un peu plus haut que dans les sites calmes et protégés (mode abrité). Ainsi, la grande majorité des observations a été faite au niveau altitudinal de la mer ou à peine à quelques décimètres d'élévation. Dans les secteurs où la laisse de mer est déposée en hauteur par les vagues, l'espèce a été détectée jusqu'à 1,5 ou 2 mètres au-dessus du niveau de la mer.

Les habitats dans lesquels a été observé l'espèce représentent des secteurs de la côte supralittorale rocheuse possédant une accumulation d'éléments rocheux (galets, rochers, blocs et autres débris de l'érosion des falaises) et de laisses de mer (Fig. 7). Les accumulations de laisses de mer paraissent d'autant plus favorables qu'elles sont éparses et déposées sur un substrat dur. Dans cette étude, le Grillon maritime a été contacté sur des plateformes rocheuses avec blocs et rochers épars (n=31 stations), et sur des plages de galets ou des criques (n=29 stations). Ces deux habitats sont abondants sur le territoire du Parc national et constituent a priori – notamment lorsqu'ils sont situés en pied de falaise – des lieux d'importance pour la conservation de cette espèce. Les accumulations de rochers ou de blocs sur les plages sablonneuses n'ont pas permis de détecter l'espèce. Il est encore difficile de savoir si la raison est liée à un biais de prospection ou à une absence de l'espèce (naturelle ou liée aux perturbations d'origine anthropique de ces milieux). Par ailleurs, si les dépôts de posidonies ont été observés dans toutes les localités de présence du grillon, aucun spécimen n'a été rencontré dans les accumulations importantes et compactées sous forme de matras.

La taille des matériaux servant de lieu de vie et de cachette aux grillons est variable dans ces différents espaces littoraux. Les galets d'environ 11 x 5 cm ou de taille supérieure apparaissent comme les plus favorables à la détection du grillon ; à l'inverse, ceux de petite taille n'ont pas permis très souvent de détecter l'espèce.

Trois paramètres principaux structurent l'habitat du Grillon maritime : la présence d'une plateforme rocheuse ou d'une plage de galets, la distance à la mer et l'altitude selon l'exposition à la dynamique marine, et enfin la présence de laisses de mer disséminées non compactées. Le Grillon maritime est donc une espèce d'écotone, localisé entre l'influence marine dont il a besoin (humidité, apports en nutriments, etc.) et un mode de vie terrestre saxicole. Il est absolument remarquable que cette espèce de grillon colonise spécifiquement ces milieux de vie soumis aux embruns, subissant de forts taux de salinité et des variations thermiques fortes. Cet habitat est toujours dépourvu de sol, ce qui amène inévitablement à s'interroger sur les lieux/substrats dans lesquels sont déposés les œufs pondus par les femelles.



A



B



C



D



E



F



G



H

Figure 7. Différents habitats favorables au Grillon maritime sur le territoire du Parc national de Port-Cros (Photo © F. Dusoulier/Muséum départemental du Var).

A : Habitat du Grillon parmi les débris d'érosion issu de la falaise. Presqu'île de Giens, plage des Darboussières, 28-IX-2016. (Photo © F. Dusoulier/Muséum départemental du Var).

B : Plage de l'Âne, avec une laisse de mer très importante, très favorable au Grillon maritime. Île du Levant, 05-X-2016. (Photo © F. Dusoulier/Muséum départemental du Var)

C : Laissez de mer en haut de plage avec de fortes densités de grillons maritimes. Île de Porquerolles, crique de la Galère, 16-X-2016. (Photo © F. Dusoulier/Muséum départemental du Var).

D : Galets, rocs et laisses de posidonies sèches sous lesquels vivent les grillons maritimes. Île de Porquerolles, pointe de l'Aiguade, 15-X-2016. (Photo © F. Dusoulier/Muséum départemental du Var).

E : Habitat du Grillon maritime, exceptionnellement assez loin de la mer, là où les laisses de mer ont été déposées. Île de Porquerolles, crique de la Galère, 16-X-2016. (Photo © F. Dusoulier/Muséum départemental du Var).

F : Plage de galets et débris d'érosion au Cap Taillat, 27-XI-2016. (Photo © F. Dusoulier/Muséum départemental du Var).

G : *Pseudomogoplistes squamiger* : Une femelle de Grillon maritime dans son habitat. Remarquez les bouts de polystyrène parmi les sables et galets. Île de Porquerolles, crique de la Galère, 16-X-2016. (Photo © F. Dusoulier/Muséum départemental du Var).

H : Recherche du Grillon maritime dans une faille de l'anse de la Galère avec un agent du Parc national de Port-Cros. Île de Porquerolles, 16-X-2016 (Photo © Charlotte Gillbanks).

Phénologie et cycle d'activités

Le cycle de vie du Grillon maritime est encore assez méconnu. Chopard (1952) indique que les imagos vivent en septembre-octobre alors que Sardet *et al.* (2015) mentionnent la possibilité de rencontrer cette espèce tout au long de l'année, sans préciser néanmoins à quel stade de développement biologique. Ces derniers auteurs soulignent toutefois une période optimale d'observation durant les mois d'août, de septembre et d'octobre.

Dans le cadre de cette étude, 217 spécimens ont été observés. Des imagos ont été identifiés tous les mois durant lesquels des prospections ont été menées : septembre, octobre, novembre, décembre, janvier et février. Une autre étude en cours à l'échelle du département du Var permet d'ajouter localement des observations d'imagos en mars et avril (Dusoulier, *in prep.*). Cependant, le rapport imagos/larves est intéressant à observer puisqu'il apporte des informations sur le cycle biologique de l'espèce. Ainsi, 64 % des individus contactés sont à l'état larvaire au mois de septembre, 51 % au mois d'octobre, 26 % au mois de novembre et 0 % durant les mois de décembre, janvier et février.

La sex-ratio des imagos est relativement équilibrée en septembre et octobre, avec une légère surreprésentation des femelles à partir du mois de novembre et décembre. Cela demanderait à être confirmé

statistiquement mais semble indiquer un cycle de vie un peu plus tardif chez les femelles, ce qui n'a rien de surprenant chez les orthoptères.

Fort de ces observations, il peut être établi que le cycle de vie du Grillon maritime comprend un développement larvaire à partir du printemps (avril ou mai) et que les premiers imagos apparaissent en août ou septembre. Le nombre d'individus sexuellement mûres croît avec la saison jusqu'en novembre à l'issue de laquelle il ne demeure plus que des imagos. Certains imagos survivent à l'hiver jusqu'au printemps d'après. Des prospections printanières et estivales sont nécessaires pour affiner ces premiers résultats quantitatifs.

D'un point de vue comportemental, tous les spécimens découverts à l'occasion de cette étude étaient en situation de repos, à l'abri dans leur cachette diurne. Les multiples observations permettent de dire que les grillons sont très lucifuges : dès qu'ils sont mis à découvert et à la lumière directe du soleil, ils fuient en sautant à l'aide de leurs pattes postérieures ou en se faufilant agilement entre les galets, fissures, blocs et matériaux divers. Comme de nombreux arthropodes, ils semblent présenter un fort thigmotropisme. Dans les secteurs ombragés où ils ont été découverts, la fuite des grillons est plus lente et la durée d'exposition à la lumière plus longue avant de retrouver une cachette.

Régime alimentaire

Le régime alimentaire du Grillon maritime est mal connu. La plupart des auteurs s'accordent sur le fait qu'il s'agit d'une espèce détritiphage, comme le sont de nombreux grillons. Hélas, aucun grillon n'a été observé en train de s'alimenter au cours de cette étude. Partant de l'hypothèse d'un régime détritivore, le Grillon possède à sa disposition immédiate des morceaux de posidonies séchés, ainsi que divers autres débris animaux et végétaux contenus dans les laisses de mer et les fissures des rochers. Les morceaux de feuilles de posidonies sèches ont été recensés dans toutes les localités de présence du Grillon maritime.

Deidun *et al.* (2009) indiquent que le Grillon maritime est une espèce prédatrice qui utilise les accumulations de posidonies pour aller chasser et se nourrir de crustacés Amphipodes et Isopodes. Il conviendrait toutefois de pouvoir vérifier ces faits, notamment en procédant à une analyse des fèces des individus capturés. Cela permettrait d'en savoir plus sur son régime alimentaire.

Espèces compagnes

Le Grillon maritime vit dans des micro-habitats dans lesquels il y a peu d'autres espèces animales présentes, qu'elles soient terrestres ou

marines. La seule exception concerne le cloporte *Ligia italica* Fabricius, 1798, crustacé isopode avec lequel il partage très fréquemment l'habitat. Sa présence a été constatée dans 81 % (n=43) des stations dans lesquelles le Grillon a été recensé. Cette situation n'est pas surprenante puisque ce cloporte a une écologie similaire. Ce dernier semble cependant moins exigeant, n'hésitant pas à coloniser des milieux très artificialisés (ports, fissures de toutes sortes, dalles rocheuses sans végétaux, ni amas, etc.). Il possède par ailleurs une répartition plus large sur toutes les côtes rocheuses méditerranéennes, au contact avec la mer (Séchet & Noël, 2015). D'autres espèces d'isopodes terrestres – essentiellement des genres *Halophiloscia* spp. et *Trichoniscus* spp. – ont été bien plus rarement observées lors des prospections. Leur présence a été détectée dans 21 % (n=11) des sites.

La présence d'autres arthropodes terrestres accompagnant le Grillon maritime est plus marginale : la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* (Mayr, 1868) a été décelée dans 28 % (n=15), la blatte *Loboptera decipiens* (Germar, 1817) dans 13 % (n=7), et des myriapodes chilopodes halophiles dans 9 % (n=5) des sites. À titre plus anecdotique encore, la recherche du Grillon maritime au Levant (plage de l'Âne, 05-X-2016) a permis de l'observer à seulement 2 mètres de plusieurs Phyllocladyles d'Europe (*Euleptes europaeus*) et Hémidactyles verruqueux (*Hemidactylus turcicus*). Sur cette même plage de galets, une femelle du cloporte peu fréquent *Tylos ponticus* Grebnitzky, 1874 (Franck Noël *det.*) a été collectée à ses côtés. Enfin, signalons la découverte de plusieurs imagos du rare coléoptère Curculionidae *Styphloderes exsculptus* (Boheman, 1843) dans les mattes de posidonies de la plage de la Chaussée [dite « la Croustillante »] (île de Porquerolles, 23-X-2015), à proximité immédiate avec le Grillon maritime.

Du côté des espèces marines, les crustacés Amphipodes sont bien présents dans l'habitat du Grillon maritime, bien que rarement rencontrés en mélange au sein des micro-habitats. Généralement, ces espèces sont situées plus près de la mer, juste au-dessous du niveau auquel se trouvent les grillons. En fonction de l'humidité et de l'état des lasses de mer, ils se côtoient sur les marges de leurs préférences écologiques respectives. Quant aux crabes – notamment *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1787) qui abonde parfois au contact avec la mer – ils sont toujours situés bien plus bas que les grillons et n'ont jamais été trouvés en leur présence.

Discussion

La mise en œuvre d'un protocole de recherche simple et ciblé sur le Grillon maritime a permis de confirmer sa présence dans 4 stations historiques et de découvrir 56 autres localités sur le territoire

du Parc national de Port-Cros. L'espèce n'est donc assurément pas aussi rare que l'on pouvait le penser, notamment au regard du faible nombre de témoignages effectifs préexistant. Quant aux inquiétudes qui concernaient le maintien de l'espèce sur l'île de Port-Cros, elles peuvent désormais être écartées. La présente étude témoigne avant tout de la profonde méconnaissance vis-à-vis de cette espèce, ainsi qu'un certain désintérêt de la part des naturalistes à son égard.

Sur le plan écologique les résultats présentés ici recourent en grande partie ceux des auteurs antérieurs, bien que de façon partielle. Notamment, certaines observations indiquaient clairement la présence de l'espèce dans la zone intertidale (Chopard, 1938, 1952 ; Morin, 1999), au sein de l'étage médiolittoral, ce qui n'est pas corroboré par les résultats de cette étude. L'absence de prospections estivales explique peut-être cette différence : l'espèce pourrait en effet rechercher l'humidité en se rapprochant de la mer en saison sèche ? Enfin, une question demeure sur la capacité de l'espèce à coloniser les fissures des falaises maritimes. Cela pourrait possiblement expliquer la présence du Grillon en haut de falaise telle qu'elle est mentionnée par Berville *et al.* (2012) dans les Calanques.

Si le Grillon maritime est moins rare que supposé initialement, il n'en demeure pas moins une espèce fragile et sensible. En effet, l'aptérisme de l'espèce interroge sur sa capacité à la dispersion, tandis que son habitat spécialisé – soumis potentiellement à de fortes contraintes – accentue cette vulnérabilité. Les atteintes aux milieux de vie sont potentiellement nombreuses : « nettoyage » des laisses de mer, constructions de digues, scellement rocheux et aménagements divers, dégazages et marées noires, etc. Des auteurs comme Defaut (1999) ou Morin (1999) soulignaient respectivement que « *compte tenu du saccage systématique des milieux littoraux de la Méditerranée il est urgent de recenser les populations de cette si intéressante espèce* » et « *nous avons trouvé cet insecte à plusieurs reprises [...] mais uniquement dans des endroits où n'ont pas été construit de digue ou de petit chemin bétonné sur le rivage* ». Par ailleurs, il est délicat de savoir si l'espèce se rencontrait également dans les secteurs de laisses de mer des plages sablonneuses par le passé ? Ainsi, suivant cette dernière hypothèse, elle serait confinée aux côtes rocheuses préservées car aujourd'hui en situation de refuge. D'une façon factuelle, les observations réalisées dans cette étude montrent une fragmentation réelle des populations à l'échelle du territoire.

Si le Grillon maritime est sensible à la destruction des laisses de mer, des amas de posidonies (Deidun *et al.*, 2009) et des plages de galets (Gauci *et al.*, 2005), il pourrait s'avérer peu sensible au dérangement, dans une certaine mesure. Gardiner (2009) a travaillé sur cette question à propos de l'espèce vicariante de la côte Atlantique :

Pseudomogoplistes vicentae. Il a ainsi pu montrer que l'abondance de grillons était favorisée sur les sites où il y avait des détritiques issus de la fréquentation du public, à qui ils fournissaient des ressources trophiques supplémentaires. Les résultats seraient bien évidemment à confirmer et à étudier pour voir s'ils peuvent s'appliquer à la situation du Grillon maritime en Méditerranée. L'accès à l'abondante ressource des laisses de posidonies en Méditerranée pourrait rendre la situation très différente.

Les changements globaux – et notamment l'accélération des changements climatiques – sont également un facteur de risque important, dont on ne connaît pas encore bien toutes les conséquences sur les insectes et leur distribution (New, 2009). Bien évidemment, la montée relative du niveau de la mer est le paramètre le plus directement impactant pour la conservation du Grillon maritime à moyen et long termes. Étant donné les incertitudes existantes sur les scénarii de réchauffement global d'une part, et les réponses de la mer Méditerranée d'autre part, la hausse globale du niveau marin estimée est comprise entre 20 et 90 cm d'ici l'an 2100 (Stewart & Morhange, 2009). Les estimations les plus probables se situant sur le haut de cette gamme, il y a lieu de rester vigilant sur l'impact potentiel de celle-ci sur les populations de Grillons maritimes. En effet, selon la géomorphologie locale de la côte, les conséquences de la remontée relative du niveau de la mer pourraient impacter de façon profonde la conservation des populations de ce grillon. Là où les falaises plongent directement dans la mer, cette oscillation eustatique va simplement changer la hauteur de l'encoche créée par l'érosion. À l'inverse, là où existent des plateformes rocheuses en pied de falaises, ces milieux très favorables aux conditions de vie du grillon vont être de plus en plus fréquemment recouverts par les vagues et les marées, chassant ainsi l'espèce en arrière du front marin. L'éventuelle disparition de plateforme rocheuse est tout à fait préoccupante dans certains sites puisque le Grillon ne pourra pas reculer en raison de contraintes géomorphologiques ou écologiques. La perte d'habitat favorable demeure absolument centrale dans cette question de conservation.

Suite et perspectives

Cette étude n'est qu'une modeste expérience de recherche sur la distribution et l'écologie du Grillon maritime. Elle a permis de faire le constat que cette espèce était bien présente sur le territoire du Parc national de Port-Cros, lui conférant assurément une responsabilité de premier plan dans la conservation de cette espèce caractéristique de l'interface maritime des côtes rocheuses méditerranéennes. De par la qualité et la diversité de milieux favorables disponibles, les îles d'Hyères jouent un rôle de conservatoire pour cette espèce. Cela amène à

rapprocher ce constat de la distribution du Grillon maritime en Italie, dont 75 % des stations sont situés dans les îles (Massa *et al.*, 2012).

L'effort de prospection est à poursuivre, notamment pour prolonger la recherche dans les secteurs qui n'ont pas encore fait l'objet d'inventaires. Cela permettra d'affiner encore la distribution et l'écologie de l'espèce, mais également d'effectuer des investigations plus poussées dans les milieux a priori non favorables à l'espèce. Cette évolution du protocole rendrait l'analyse statistique plus robuste pour déterminer une fréquence globale de l'espèce. Enfin, et afin de permettre l'accès à des sites difficiles en pied de falaises, il pourrait être imaginé de mener des prospections depuis la mer. Une fois ce travail réalisé, un suivi du Grillon maritime sur quelques sites et dans la durée sera le seul moyen d'apporter des éléments de réponses à la compréhension des dynamiques de populations et de l'état des fragmentations d'habitats soulignées dans cette étude.

Enfin, cette étude ouvre une réflexion plus générale sur l'étude et la conservation des espèces de la macrofaune terrestre vivant sur les grèves et rivages méditerranéens. Cette faune est très sensible et a finalement été assez peu étudiée.

Remerciements. J'adresse en premier lieu mes plus sincères remerciements à David Geoffroy, référent faune terrestre au Parc national de Port-Cros, tant pour son aide logistique, que pour son enthousiasme sur le terrain tout au long de ce projet de recherche du Grillon maritime. C'est également un réel plaisir que de remercier les agents et chefs des secteurs du Parc national qui m'ont accueilli avec bienveillance et m'ont permis de mener à bien toutes ces missions dans les territoires qu'ils connaissent parfaitement : que Benoît Berger, Hervé Bergère (Port-Cros), Camille Casteran (Cap Lardier), Johann Cerisier, Yann Cordobesse (presqu'île de Giens), Gilles Esposito, Isabelle Masinski et Serge Moreau (Porquerolles) trouvent ici l'expression de ma plus grande reconnaissance. Je suis également très heureux de remercier Céline Monserat (DGA essais de missiles), tant pour l'accès à l'île du Levant dans les meilleures conditions, que pour son accompagnement et son aide logistique sur le terrain. Par ailleurs, je remercie David Dubourg, géomaticien du Parc, pour la mise à disposition de fonds de carte, ainsi que mon adjoint Ludovic Charrier pour son assistance précieuse et la réalisation de la carte présentée ici. Je remercie également Franck Noël pour l'identification de *Tylos ponticus* et Philippe Ponel pour la confirmation de la détermination de *Styphloderes exsculptus*. Enfin, *last but not least*, je conserve une place toute particulière pour l'aide constante prodiguée par Charlotte Gillbanks, dans la vie comme sur le terrain ; je la remercie également pour le résumé en anglais qu'elle a bien voulu corriger.

Références

- AUGIER H., 1978. – Peuplements benthiques de l'île de Porquerolles (Méditerranée, France). I. Carte de l'anse du Bon Renaud et de la plage d'Argent. *Trav. Sci. Parc nation. Port-Cros*, 4 : 89-100.
- AZAM J., FINOT A., 1888. – Catalogue des Insectes Orthoptères observés jusqu'à ce jour dans les départements du Var et des Alpes-Maritimes. *Bulletin de la Société d'études scientifiques et archéologiques de la ville de Draguignan*, 17 : 1-31.

- BARONI D., SAVOLDELLI P., SINDACO R., 2013. – Gli ortotteri (Insecta: Orthoptera) della Liguria. *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, 75 : 27-29.
- BERVILLE L., BAZIN N., PONEL P., PAVON D., VIDAL P., DURAND J.-P., CUCHET T., FIQUET P., IMBERT M., LAMBRET P., 2012. – Données nouvelles sur la répartition de *Pseudomogoplistes squamiger* (Fischer, 1853) en Provence et en Corse (Orthoptera Mogoplistidae). *L'Entomologiste*, 68 (2) : 69-72.
- BRAUD Y., SARDET É., MORIN D., 2002. – Actualisation du catalogue des Orthoptéroïdes de l'île de Corse (France). *Matériaux entomocénologiques*, 7 : 6-22.
- BRISOUT DE BARNEVILLE L., 1856. – [Communication de M. L. Brisout de Barneville lors de la séance du 26 mars 1856]. *Annales de la Société entomologique de France*, 3^e série, 4 : XXX-XXXI.
- BURR M., 1910. – *A Synopsis of the Orthoptera of Western Europe*. Oliver Janson, London. 160 p.
- CHINTAUAN-MARQUIER I.C., LEGENDRE F., HUGEL S., ROBILLARD T., GRANDCOLAS P., NEL A., ZUCCON D., DESUTTER-GRANDCOLAS L., 2016. – Laying the foundations of evolutionary and systematic studies in crickets (Insecta, Orthoptera): a multilocus phylogenetic analysis. *Cladistics*, 32 (1) : 54-81.
- CHOPARD L., 1938. – *La biologie des orthoptères*. Encyclopédie entomologique, 20. Lechevalier, Paris. 541 p.
- CHOPARD L., 1952. – *Orthoptéroïdes*. Faune de France, 56 (1951). Lechevalier, Paris. 359 p.
- DA LAGE A., MÉTAILIÉ G. (coord.), 2000 – *Dictionnaire de biogéographie végétale*. CNRS éditions, Paris. 579 p.
- DEFAUT B., 1999. – Synopsis des Orthoptères de France (deuxième édition, révisée et augmentée). *Matériaux entomocénologiques*, n° hors-série : 1-87.
- DEFAUT B., SARDET É., BRAUD Y., 2009. – Orthoptera : Ensifera et Caelifera. *Catalogue permanent de l'entomofaune française*, série nationale, 7 : 1-94.
- DEIDUN A., SALIBA S., SCHEMBRI P.J., 2009. – Wrack accumulations on sandy beaches in the Maltese Islands and recommendations for their conservation management. *Journal of Coastal Research*, 56 : 410-414.
- DESUTTER-GRANDCOLAS L., 1999. – Comparative morphology of cercal structures in true crickets and their allies (Orthoptera, Ensifera): a phylogenetic perspective. *Zoomorphology*, 118 : 235-243.
- DUSOULIER F., 2016. – Complément à l'inventaire des Orthoptères, Blattoptères, Dermaptères et Embioptères de l'île de Port-Cros (Insecta : Orthoptera, Blattodea, Dermaptera, Embioptera). *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park*, 30 : 145-164.
- DUSOULIER F., NOËL F., SÉCHET E., 2015. – Découverte de *Rhacocleis annulata* Fieber, 1853 dans l'île de Porquerolles (Hyères, Var) (Orthoptera : Tettigoniidae). *Matériaux orthoptériques et entomocénologiques*, 20 : 109-110.
- FAVARD P., 1974. – Les Orthoptères de l'île de Port-Cros. *Annales de la Société des sciences naturelles et d'archéologie de Toulon et du Var*, 26 : 60-71.
- FAVARD P., 1977. – Recherches sur la faune entomologique de Port-Cros. *Annales de la Société des sciences naturelles et d'archéologie de Toulon et du Var*, 29 : 106-108.

- FISCHER L.H., 1853. – *Orthoptera Europaea*. Guil Engelmann, Lipsiae. 454 p., xviii pl. h.t.
- FONTANA P., KLEUKERS R.M.J.C., 2002. – The Orthoptera of the Adriatic coast of Italy (Insecta: Orthoptera). *Biogeographia*, 23 : 35-53.
- GARDINER T., 2009. – Distribution of the Scaly Cricket *Pseudomogoplistes vicentae* Gorochov (Orth: Gryllidae) in relation to public access at Chesil Beach in Dorset. *The Entomologist's Record and Journal of Variation*, 121 : 292-295.
- GAUCI M.J., DEIDUN A., SCHEMBRI P.J., 2005. – Faunistic diversity of Maltese pocket sandy and shingle beaches: are these of conservation value? *Oceanologia*, 47 (2) : 219-241.
- GOROCHOV A.V., LLORENTE V., 2001. – Estudio taxonómico preliminar de los Grylloidea de España (Insecta, Orthoptera). *Graellsia*, 57 (2) : 95-139.
- GOUILLARD J., 1965. – La faune de l'île de Port-Cros. *Annales de la Société des sciences naturelles et d'archéologie de Toulon et du Var*, 17 : 130-135.
- HARZ K., 1969. – *Die Orthopteren Europas / The Orthoptera of Europe : volume 1*. Series entomologica, 5. Dr. W. Junk N.V., The Hague. xx + 749 p.
- HOCHKIRCH A., NIETO A., GARCÍA CRIADO M., CÁLIX M., BRAUD Y., BUZZETTI F.M., CHOBANOV D., ODÉ B., PRESA ASENSIO J.J., WILLEMSE L., ZUNA-KRATKY T., BARRANCO VEGA P., BUSHHELL M., CLEMENTE M.E., CORREAS J.R., DUSOULIER F., FERREIRA S., FONTANA P., DOLORES GARCÍA M., HELLER K.-G., IORGU I., IVKOVI S., KATI V., KLEUKERS R., KRÍŠTÍN A., LEMONNIER-DARCEMONT M., LEMOS P., MASSA B., MONNERAT C., PAPAPAVLOU K.P., PRUNIER F., PUSHKAR T., ROESTI C., RUTSCHMANN F., IRIN D., SKEJO J., SZÖVÉNYI G., TZIRKALLI E., VEDENINA V., BARAT DOMENECH J., BARROS F., CORDERO TAPIA P.J., DEFAUT B., FARTMANN T., GOMBOC S., GUTIÉRREZ-RODRÍGUEZ J., HOLUŠA J., ILLICH I., KARJALAINEN S., KO ÁREK P., KORSUNOVSKAYA O., LIANA A., LÓPEZ H., MORIN D., OLMO-VIDAL J.M., PUSKÁS G., SAVITSKY V., STALLING T., TUMBRINCK J., 2016. – *European Red List of Grasshoppers, Crickets and Bush-Crickets*. International Union for Conservation of Nature (IUCN), Publications Office of the European Union, Luxembourg. 86 p.
- HOCHKIRCH A., PRESA J.J., SKEJO J., WILLEMSE L.P.M., RUTSCHMANN F., CHOBANOV D.P., KLEUKERS R., KRISTIN A. & SZOVENYI G., 2017. – *Pseudomogoplistes squamiger*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T68460190A74521817. Downloaded on 26 June 2017.
- HOUARD X., JAULIN S., DUPONT P., MERLET F., 2012. – *Définition des listes d'insectes pour la cohérence nationale de la TVB : Odonates, Orthoptères et Rhopalocères*. Rapport de l'Office pour les insectes et leur environnement (OPIE), Paris. 29 p. + annexes de 71 p.
- KRUSEMAN G.W., 1988. – Matériaux pour la faunistique des Orthoptères de France. III. Les Ensifères et des Cælifères: les Tridactyloïdes et les Tétrigoïdes des Musées de Paris et d'Amsterdam. Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Universiteit van Amsterdam édit. *Verslagen en technische Gegevens*, 51 : i-xix, 1-164.
- LLUCIÀ POMARES D., 2002. – Revisión de los ortópteros (Insecta: Orthoptera) de Cataluña (España). *Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 7: 1-226.
- MASSA B., FONTANA P., BUZZETTI F.M., KLEUKERS R., ODÉ B., 2012. – *Orthoptera. Fauna d'Italia*, 48. Calderini, Milano. 563 p.

- MÉDAIL F., CHEYLAN G., PONEL P., 2013. – Dynamique des paysages et de la biodiversité terrestres du Parc national de Port-Cros (Var, France) : enseignements de cinquante années de gestion conservatoire. *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park*, 27 : 171-262.
- MORÈRE J.-J., LIVORY A., 2003. – *Pseudomogoplistes squamiger* (Fischer, 1853) : le Grillon maritime. pp. 44. In : VOISIN J.-F. *Atlas des Orthoptères (Insecta : Orthoptera) et des Mantides (Insecta : Mantodea) de France*. Patrimoines Naturels, 60. Publications scientifiques du Muséum national d'histoire naturelle, Paris. 104 p.
- MORIN D., 1999. – Orthoptères des Pyrénées-Orientales. 2^e contribution : liste commentée des espèces. *Revue de l'Association Roussillonnaise d'Entomologie*, 8 (1) : 1-12.
- NEW T.R., 2009. – *Insect Species Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. 256 p.
- PERES J.M., PICARD J., 1964. – Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée (édition revue et augmentée). *Recueil des Travaux de la station marine d'Endoume*, 31 (47) : 5-137.
- PONEL P., 1984. – Complément à la faune des Dictyoptères et Orthoptères de Port-Cros. *Trav. Sci. Parc nation. Port-Cros*, 10 : 169-170.
- PONEL P., ASMODÉ, J.-F., BIGOT, L., CHAULIAC, A., NEL, J., ORSINI, P., VARENNE T., 1994. – Quelques lépidoptères et orthoptéroïdes remarquables du massif des Maures. *Faune de Provence (CEEP)*, 15 : 17-21.
- SARDET É., DEFAUT B., 2004. – Les orthoptères menacés en France. Liste rouge nationale et listes rouges par domaines biogéographiques. *Matériaux orthoptériques et entomocénétiques*, 9 : 125-137.
- SARDET É., ROESTI C., BRAUD Y., 2015. – *Cahier d'identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg & Suisse*. Éditions Biotope, Mèze. 304 p.
- SÉCHET E., NOËL F., 2015. – Catalogue commenté des Crustacés Isopodes terrestres de France métropolitaine (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Mémoires de la Société linnéenne de Bordeaux*, 16 : 1-156.
- SOMBKE A., SCHLEGEL M., 2007. – Orthoptera and Mantodea of Istria and the Croatian Island Šipan. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, 18: 131-137.
- STEWART I., MORHANGE C., 2009. – Coastal geomorphology and sea-level change. pp. 385-413. In : WOODWARD J. *The physical geography of the Mediterranean*. Oxford University Press, Oxford. 663 p.
- VOISIN J.-F. (sous la direction de), 2003. – *Atlas des Orthoptères (Insecta : Orthoptera) et des Mantides (Insecta : Mantodea) de France*. Publications scientifiques du Muséum national d'histoire naturelle, Paris. 104 p.
- WILLEMSE F., 1985. – *A key to the Orthoptera of Greece*. Fauna Graeciae, 2. Hellenic Zoological Society, Athens. 288 p.
- YANG J.-T., YEN F.-S., 2001. – Morphology and character evaluation of scales in scaly crickets (Orthoptera: Grylloidea: Mogoplistidae). *Zoological Studies*, 40 (3) : 247-253.

