

# Étude comparative de la morphologie et du comportement de *Chorthippus parallelus* de milieu urbain et rural (Orthoptère : Acrididea)

Buffet Jeanne

Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme  
de Master en Biologie des Organismes et Ecologie

Promoteur : Hans Van Dyck (ELIB – UCLouvain)

Année académique 2020 – 2021



## Remerciements

Ce mémoire constituant ma première expérience de recherche, j'ai pu y apprendre de nouvelles compétences à la fois pratiques et intellectuelles, et ce grâce à l'ensemble des personnes qui m'ont aidée et accompagnée.

Je souhaite tout d'abord remercier mon promoteur Hans Van Dyck de m'avoir offert l'opportunité de réaliser ce mémoire dans son équipe, et de m'y avoir accueillie chaleureusement. Malgré le contexte de coronavirus, je me suis sentie accompagnée grâce à nos réunions et échanges réels ou virtuels.

Merci à Béranger Waterschoot, mon encadrant, de m'avoir épaulée, conseillée et fait réfléchir tout au long de cette année. Ses nombreuses relectures et ses commentaires m'ont poussée à me dépasser, ses conseils m'ont orientée dans mes recherches, et nos nombreuses discussions m'ont permis de grandir en tant que scientifique.

Un grand merci également à Pablo, dont le soutien dans les moments difficiles m'a encouragée à continuer. Son aide pour le développement des expériences comportementales et pour les analyses statistiques m'a rendu un grand service.

Merci à Violette, Daphné et Jean-Luc pour leurs coups de main pratiques, bienvenus dans certains moments d'urgence.

Merci à mon papa de m'avoir secourue grâce à ses compétences en Excel, et pour nos discussions concernant le monde de la recherche qui m'ont apporté un autre point de vue. Merci à ma maman, qui m'a accompagnée pour chacune des journées de récolte de criquets et toujours encouragée dans chaque étape de mon mémoire.

Et évidemment, merci à ma famille pour leur présence durant cette année complète et depuis le tout début. Leur soutien précieux m'a permis de trouver confiance en moi-même et d'aller au bout de cette expérience.

## Résumé

L'urbanisation est considérée comme un facteur anthropique crucial dans la modification de l'environnement. Il est établi que les espèces animales sont impactées par ce phénomène, avec une modification des traits chez les populations urbaines en comparaison des populations rurales. Cependant, il existe un biais d'étude de cet effet vers les espèces endothermes. Dans le cadre de ce mémoire, nous nous sommes focalisés sur l'impact de l'urbanisation sur une espèce ectotherme, le criquet *Chorthippus parallelus*. Plus précisément, nous avons étudié les effets de l'îlot de chaleur urbain et de la fragmentation de l'habitat, car ils sont considérés comme les principaux facteurs façonnant les environnements urbains. Nous avons également étudié un troisième paramètre environnemental du milieu urbain que sont les perturbations dues à l'activité humaine. Différentes mesures morphologiques comparaient des criquets provenant de sites urbains et ruraux, à la fois pour la morphologie fonctionnelle de dispersion, la taille, la couleur et la teneur en eau des individus. Des expériences comportementales ont été effectuées en arène semi-naturelle pour tester la témérité et la tendance à l'exploration des individus. Nos résultats montrent une morphologie fonctionnelle de dispersion plus marquée chez les individus vivant en milieu urbain. Nous montrons également une plus grande propension des individus urbains à quitter leur boîte de tests, pouvant indiquer une tendance à plus d'exploration et de témérité. Les résultats obtenus lors de ces expériences comportementales vont donc dans le même sens que les mesures de morphologie fonctionnelle : les individus urbains semblent être plus disperseurs que leurs conspécifiques ruraux, réunissant une plus grande capacité et une plus grande propension à la dispersion. Des analyses supplémentaires sont cependant nécessaires pour lier les comportements mesurés à certains traits de personnalité. Nos résultats montrent également des élytres plus longs uniquement chez les mâles urbains, suggérant un possible effet de sélection sexuelle. Nous soulignons la difficulté de lier des paramètres environnementaux précis à des réponses chez les organismes dans le cas d'expériences observatoires et sans manipulation de facteurs. Cependant, effectuer une étude de ce type donne de nouvelles perspectives de recherche, dans notre cas concernant l'impact de l'urbanisation sur les Orthoptères.

Mots-clés : urbanisation, îlot de chaleur urbain, fragmentation, comportement, morphologie, *Chorthippus parallelus*

## Abstract

Comparative study of the morphology and behaviour of *Chorthippus parallelus* from urban and rural environments (Orthoptera: Acrididae)

Urbanization is considered a crucial anthropogenic factor in the modification of the environment. It is established that animal species are impacted by this phenomenon, with a change in traits between urban and rural populations. However, there is a bias in the study of these effects towards endothermic species. In this master thesis we focused on the impact of urbanization on an ectothermic species, the grasshopper *Chorthippus parallelus*. More specifically, we studied the effects of urban heat islands and habitat fragmentation, considered to be the main factors shaping urban environments. We also studied a third environmental parameter of the urban environment which is disturbance due to human activity. Morphological measurements compared individuals from urban and rural sites, for functional dispersal morphology, size, colour and water content of individuals. Behavioural experiments were carried out in semi-natural arenas to test the boldness and exploratory behavior of the individuals. Our results show a more pronounced functional morphology of dispersion in individuals living in urban areas. We also observe a greater propensity of urban individuals to leave their test box, which may indicate a tendency to more exploration and boldness. Thus, the results obtained in these behavioral experiments present the same trend as the functional morphology measurements: urban individuals seem to be more dispersive than their rural counterparts, combining a greater capacity and a greater propensity to disperse. However, further analyses are needed to link the measured behaviours to specific personality traits. Our results show longer elytra only in urban males, suggesting a possible sex selection effect. We underline the difficulty of linking specific environmental parameters to organisms' responses in non-manipulative experiments. Nevertheless, carrying out a study of this type gives new research perspectives, concerning the impact of urbanization on Orthoptera in our case.

Key-words: urbanization, urban heat island, habitat fragmentation, behavior, morphology, *Chorthippus parallelus*



## Table des matières

I.	Introduction .....	9
1.	Généralités sur le milieu urbain.....	9
A.	Prédominance du milieu urbain.....	9
B.	Caractéristiques du milieu urbain.....	10
2.	Conséquences du milieu urbain sur les espèces .....	11
A.	Fragmentation.....	13
B.	Îlot de chaleur urbain.....	15
C.	Perturbations dues à l'activité humaine .....	18
3.	Conséquences du milieu urbain sur une espèce d'Orthoptère : <i>Chorthippus parallelus</i> .....	19
A.	Différences morphologiques .....	21
B.	Différences comportementales .....	24
II.	Objectifs .....	26
III.	Hypothèses .....	29
IV.	Matériel et méthodes .....	31
1.	Espèce d'étude.....	31
2.	Sites d'échantillonnage .....	32
3.	Collecte des individus .....	33
4.	Expériences comportementales .....	34
5.	Mesures morphologiques .....	36
6.	Analyses statistiques .....	37
A.	Morphologie .....	37
B.	Comportements .....	38
V.	Résultats .....	40
1.	Mesures morphologiques .....	40
2.	Expériences comportementales .....	45
VI.	Discussion .....	48
1.	Morphologie .....	48
2.	Comportement.....	54
3.	Association entre morphologie et comportement.....	55
4.	Sources de biais et imprécisions dans les mesures.....	57
A.	Sites d'échantillonnage .....	57
B.	Échantillonnage non aléatoire .....	58
C.	Expériences comportementales : tests en extérieur.....	59
D.	Expériences comportementales : répétabilité.....	60
VII.	Conclusion et perspectives .....	62
VIII.	Bibliographie.....	64



# I. Introduction

## 1. Généralités sur le milieu urbain

### A. Prédominance du milieu urbain

La population humaine est en constante augmentation, et tend à vivre plutôt en ville qu'à la campagne. Entre 1960 et 2018, la proportion de la population mondiale vivant en ville a augmenté de 64% (World Bank, n.d.). En 2018, 55 % de la population mondiale vivait en milieu urbain, avec une moyenne mondiale de 60 habitants / km<sup>2</sup> (World Bank, n.d.). Cependant, la moyenne mondiale ne reflète pas la variance entre pays, avec 0 habitant / km<sup>2</sup> au Groenland et plus de 19 000 à Monaco. De même pour la proportion de la population du pays vivant en ville, avec 13% pour le Burundi et la Papouasie Nouvelle-Guinée et 100% à Hong Kong.

L'espèce humaine aménage ainsi progressivement les terres émergées pour ses propres besoins, par un processus appelé urbanisation (Jr and Bouvier, 2010). McDonnell et Pickett (1990), définissent ce terme comme une augmentation de la surface occupée par les habitations humaines, associée à une augmentation de l'énergie consommée par personne et une modification importante du paysage. Cependant, cette définition ne semble pas idéale, car elle ne prend en compte que les habitations et pas l'ensemble des constructions humaines, dont les routes et les zones industrielles. Une meilleure définition remplacerait le terme « habitations » par « constructions ». Celle utilisée plus récemment décrit l'urbanisation comme une vaste transition de la campagne à la ville impliquant la population, l'utilisation des terres, l'activité économique et la culture, voire l'un ou l'autre de ces éléments (McGranahan and Satterthwaite, 2014).

La Belgique est l'un des pays les plus urbanisés au monde, avec 98% de sa population vivant en ville en 2018. Avec 377 habitants / km<sup>2</sup>, elle est densément peuplée et laisse peu de place aux espaces naturels (World Bank, n.d.). En effet, cette densité de population mène à un élargissement de la surface occupée par les zones urbaines. Les dernières données de la Banque Mondiale datant de 2010 montrent d'ailleurs que 40% de la superficie du pays est urbanisée, contre seulement 1% des terres émergées pour la moyenne mondiale (World Bank, n.d.). Cependant, la situation n'est pas identique dans les trois régions : les agglomérations de Bruxelles et de Flandre augmentent leur superficie tandis que celles de Wallonie restent inchangées (Vanderstraeten and Van Hecke, 2019).

## B. Caractéristiques du milieu urbain

Les caractéristiques du milieu urbain sont plutôt similaires à travers le monde, indépendamment du climat, du relief et des formes de végétation locales (Parris, 2016). Des températures plus élevées (Hart and Sailor, 2009; Kłysik and Fortuniak, 1999; Oke, 1982), différents types de pollution – lumineuse, sonore, chimique –, la plus forte présence d'espèces non natives ayant été apportées par les humains intentionnellement ou arrivées accidentellement – par exemple la concentration plus élevée de chats augmente le nombre de prédateurs en ville – constituent la plupart des différences entre les parcelles d'habitat urbaines et rurales (Parris, 2016). Les humains eux-mêmes, également omniprésents dans les villes, constituent une caractéristique conséquente de l'environnement urbain (Fernández-Juricic, 2000; Miller et al., 2003; Miller and Hobbs, 2000). Par ailleurs, en considérant un groupe de parcelles d'habitat naturel plutôt qu'une seule, il est clair que la connectivité, c'est-à-dire le degré avec lequel le paysage facilite ou empêche les mouvements de dispersion, est plus faible en ville qu'en milieu naturel (Czech et al., 1997; Parris, 2016).

Comme pour beaucoup d'autres transitions entre milieux, celle entre le milieu urbain et le milieu rural se présente sous la forme d'un gradient continu (McDonnell and Pickett, 1990). En effet, les milieux ne sont pas classés de manière binaire entre rural et urbain, et la frontière entre les deux environnements n'est pas marquée. Par exemple, la densité et la hauteur des bâtiments, la proportion de surfaces de sol imperméables, la densité des routes, ou la température de l'air suivent un gradient (Parris, 2016). Ce gradient d'urbanisation peut être considéré comme celui de l'impact des humains sur la Terre et ses écosystèmes (McDonnell and Pickett, 1990). Il implique que l'urbanisation n'a pas les mêmes effets dans les milieux modérément et fortement urbanisés, car les pressions de sélection s'exerçant sur les organismes y sont différentes.

Certaines espèces sont exclues de celui-ci tandis que d'autres parviennent à s'y établir, par un processus de sélection interspécifique. Pour les espèces parvenant à maintenir des populations à la fois en milieu urbain et en milieu rural, les individus peuvent développer des adaptations pour vivre en ville par un processus de sélection intraspécifique ou de plasticité phénotypique, résultant en des différences dans certains traits entre les populations urbaines et rurales. Nous nous focaliserons sur les effets de l'îlot de chaleur urbain et de la fragmentation, car ce sont deux aspects principaux des milieux urbains (McKinney, 2002; Parris, 2016). Leurs effets restent à l'heure actuelle assez peu connus (Piano et al., 2017).

La vitesse et l'amplitude des changements dans les conditions environnementales déterminent quelles espèces seront capables de s'adapter et lesquelles seront impactées négativement, parfois déclarées localement éteintes (McDonnell and Hahs, 2015). McDonnell et Hahs différencient deux types de changements, en empruntant des termes du domaine de la médecine. D'une part, les changements aigus, ayant un impact relativement discret dans le temps et l'espace. Des exemples de changements aigus induits par l'espèce humaine comprennent des explosions ou des marées noires. D'autre part, les changements chroniques, ayant un impact sur le long terme et sur dans un large périmètre. Des changements chroniques induits par l'espèce humaine comprennent par exemple le réchauffement climatique et la déforestation. L'urbanisation fait partie des changements chroniques, car ses modifications du paysage sont généralement visibles sur le long terme et s'intensifient souvent avec le temps, dans tous les endroits du monde (McKinney, 2006). Selon De León et al. (2019), les effets de l'urbanisation, qui sont le plus souvent des changements chroniques, peuvent être considérés comme plus importants que ceux résultants de phénomènes naturels tels que des catastrophes naturelles, que l'on peut considérer comme des changements aigus.

Plus spécifiquement, parmi les phénomènes chroniques induits par l'urbanisation, on trouve entre autres l'îlot de chaleur urbain et la fragmentation de l'habitat. Étant donné que leur impact s'étend sur une longue durée, les organismes ont l'occasion de s'y adapter (McDonnell and Hahs, 2015). Nous étudierons donc ces deux facteurs. Par ailleurs, nous profiterons du dispositif expérimental et des criquets récoltés pour nous pencher sur les effets des perturbations dues à l'activité humaine, telles que de la pollution sonore et les passages d'humains dans l'habitat des organismes. Ces perturbations pourraient être apparentées à un ensemble de petits changements aigus, mais nous verrons que le fait qu'ils surviennent de manière constante pourrait permettre aux organismes de s'y adapter. Nous pourrions donc également les traiter comme un phénomène chronique dû à l'urbanisation. Une description plus détaillée de ces caractéristiques sera effectuée plus tard dans cette revue de littérature.

## 2. Conséquences du milieu urbain sur les espèces

Selon Luck et Wu (2002), l'urbanisation est sans doute la forme la plus spectaculaire de transformation du paysage, influençant profondément la diversité biologique. Les caractéristiques particulières des villes modifient les communautés d'espèces, les rendant différentes des communautés rurales (McDonald et al., 2020). En effet, face à celles-ci, les espèces peuvent soit être préadaptées pour la vie urbaine et donc ne pas avoir à changer, soit ne

pas déjà posséder les traits nécessaires pour vivre en ville. Dans ce deuxième cas, trois possibilités se présentent. Tout d'abord, les organismes mal adaptés à leur environnement local peuvent réagir de manière adaptative en modifiant leur localisation pour mieux s'adapter à leur phénotype. En effet, les plus mobiles peuvent migrer hors de la zone pour retrouver un habitat qui leur convient (Czech et al., 2000, 1997; How and Dell, 2000; Newbound et al., 2010). On parle alors de choix d'habitat (Hendry et al., 2011). Deuxièmement, les espèces peu mobiles et étant forcées de rester pourront tenter de modifier leur phénotype pour mieux s'adapter à leur localisation. Dans ce cas, on parle soit de plasticité phénotypique, soit d'évolution (Hendry et al., 2011). Enfin, la troisième situation arrive si les organismes ne peuvent pas s'adapter assez rapidement aux nouvelles conditions et n'ont pas la possibilité de modifier leur localisation : les populations s'éteindront (Parris, 2016).

Parris (2016) et Czech et al. (2000) rapportent d'ailleurs l'impact considérable de l'urbanisation sur les espèces animales, ainsi que les risques d'extinction induits par la réduction de la surface des habitats, la modification des conditions des parcelles restantes et la connectivité entre celles-ci. Ainsi McKinney (2002) décrit la réduction de la richesse spécifique des communautés dans les milieux urbains par rapport aux milieux ruraux. Notons cependant que Breuste et al. (2008) affirment qu'au contraire, la richesse spécifique en environnement urbain est plutôt élevée à cause de la grande diversité d'habitats, de semi-naturels à très anthropisés. La façon dont les conditions des milieux urbains facilitent la modification des communautés a notamment été démontrée par Piano et al. (2017). Les auteurs ont en effet constaté que celle-ci peut s'effectuer à deux niveaux : par le remplacement d'espèces et par la sélection de certaines. Ces deux mécanismes agissent généralement de manière combinée et mènent à modifier la composition des communautés d'espèces urbaines par rapport aux rurales.

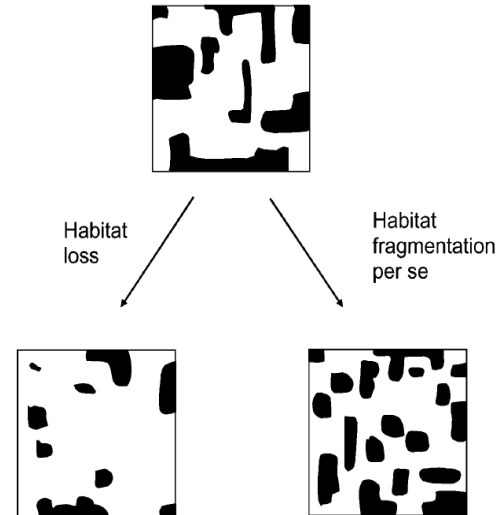
De la même manière que les conditions spécifiques du milieu urbain modifient les communautés d'espèces en sélectionnant certaines d'entre elles, elles peuvent modifier les populations d'espèces en sélectionnant certains individus sur base de leurs traits. Les individus d'une même espèce peuvent alors montrer des caractéristiques différentes selon qu'ils soient d'origine rurale ou urbaine (Evans et al., 2009).

Différents traits peuvent être sélectionnés et influencés par les caractéristiques environnementales urbaines telles que la fragmentation, l'îlot de chaleur urbain, et les perturbations dues à l'activité humaine (Lambert et al., 2020). Ces traits peuvent être morphologiques, comportementaux, physiologiques, ou des traits d'histoire de vie. Par exemple, la fragmentation de l'habitat diminue la connectivité, pouvant ainsi avoir un effet sur

le comportement des individus, par leur propension à disperser, et sur la morphologie et la physiologie des individus, et donc leur capacité de dispersion.

## A. Fragmentation

La fragmentation peut être comprise de deux façons : la fragmentation de l'habitat per se, consistant juste à une réorganisation de l'habitat en parcelles plus petites tout en gardant la même surface d'habitat, et la fragmentation au sens large, prenant également en compte la perte d'habitat et donc une réduction de sa surface (Fahrig, 2003) (Figure 1). La première affecte principalement la dispersion et donc les taux d'immigration, tandis que la perte d'habitat affecte surtout les tailles de populations et donc les taux d'extinction (Wilcove et al., 1986). En milieu urbain, les deux sont présentes, car les constructions humaines réduisent la taille et le nombre de parcelles d'habitat favorable pour les espèces, mais augmentent également l'isolement entre celles-ci.



**Figure 1 :** Représentation schématique des deux types de fragmentation : perte d'habitat et fragmentation au sens strict.

(Fahrig, 2003)

Le concept de matrice paysagère implique que les parcelles d'habitat favorable pour une espèce sont entourées d'environnement hostile à cette même espèce (Wilcove et al., 1986). Dans l'environnement urbain, les espaces naturels (restants d'avant la construction de la ville, ou naturalisés, tels que les parcs) peuvent constituer des parcelles d'habitat favorable pour certaines espèces, parmi une matrice de zone construite. Cependant, la zone considérée comme défavorable dépend grandement des espèces.

Par exemple, la matrice entre les parcelles d'habitat peut représenter un plus grand danger pour certaines espèces, notamment dû à des collisions avec des véhicules sur les routes ou à un taux de prédation plus élevé (Lima and Dill, 1990; Skórka et al., 2013), causant un comportement d'évitement des individus réduisant ainsi les mouvements entre les fragments d'habitat (Berggren et al., 2002; Gibbs and Shriver, 2002; Hale et al., 2013; Saklaurs and Baltmanis, 2014; Seiler et al., 2004; Vandergast et al., 2007). La modification du réseau des rivières par les canaux et barrages affecte principalement les espèces aquatiques ou semi-aquatiques (Canessa and Parris, 2013). Les transitions entre zones de conditions différentes constituent un obstacle pour certaines espèces. Ces variations de nature du sol, d'humidité, de température

peuvent empêcher certains organismes de disperser d'une parcelle d'habitat favorable à une autre. Les courants aériens chauds au niveau des routes, dus à la température du macadam, peuvent empêcher certains insectes volants de les traverser (Puente Ranea et al., 2008). Il a même été prouvé que la pollution lumineuse des lampadaires empêche certains insectes nocturnes de les traverser en les désorientant (Hopkins et al., 2018).

Comme l'hostilité de la matrice est perçue différemment par les espèces, elle peut également être plus ou moins facilement traversée par différents individus au sein d'une même population. La dispersion des individus entre populations, ou pour en former des nouvelles, comprend trois phases : l'émigration, le trajet, et l'établissement (Ims and Yoccoz, 1997). Ces trois phases peuvent être influencées à la fois par la structure du paysage (c'est-à-dire la connectivité) et la morphologie ainsi que le comportement des individus. Comme dit précédemment, la connectivité est faible en milieu urbain (Czech et al., 2000; Parris, 2016). Les espèces pourraient donc développer certaines adaptations pour faire face à cette caractéristique.

Une plus grande propension à quitter la parcelle d'origine, accompagnée d'une plus grande capacité à voyager à travers la matrice hostile peut favoriser la dispersion des individus. Concernant la propension à quitter la parcelle d'origine, Berggren et al. (2002) expliquent le concept de frontière « dure » ou « douce ». La première a peu de chance d'être franchie par les individus, que ce soit à cause de l'environnement (barrière physique) ou de l'animal lui-même (barrière comportementale). La deuxième est une bordure raisonnablement perméable à l'immigration et l'émigration. La douceur, ou perméabilité d'une frontière peut être déterminée par la proportion d'individus la franchissant quand ils l'atteignent (Kindvall, 1999; Stamps et al., 1987). Cette proportion résulte d'une interaction complexe entre la composition et la structure de la végétation et la perception ainsi que le comportement de l'individu l'atteignant (Berggren et al., 2002). Cette propension à traverser la frontière pourrait être plus ou moins fréquente dans la population en fonction du milieu (urbain ou rural).

Une plus faible propension et capacité à disperser pourrait être favorisée en milieu urbain, car la matrice d'environnement construit est plus hostile que celle en milieu rural, et les parcelles y sont plus éloignées, résultant donc en un coût de dispersion plus élevée (Bonte et al., 2012). Mais d'un autre côté, cela pourrait également sélectionner les individus en faveur d'une bonne propension et capacité à disperser, diminuant ainsi la compétition entre les pairs et la consanguinité, plus élevées dans des petites parcelles d'habitat et dans des petites populations (Cheptou et al., 2017; Hargreaves et al., 2015; Kubisch et al., 2013). Ces deux pressions de sélection opposées pourraient résulter en une sélection fluctuante (Cody and Overton, 1996),

ou aider à maintenir des stratégies de dispersion variables (Olivieri et al., 1995). Plus tard dans la suite de cette revue de littérature, nous présenterons des études démontrant des effets concrets sur les organismes.

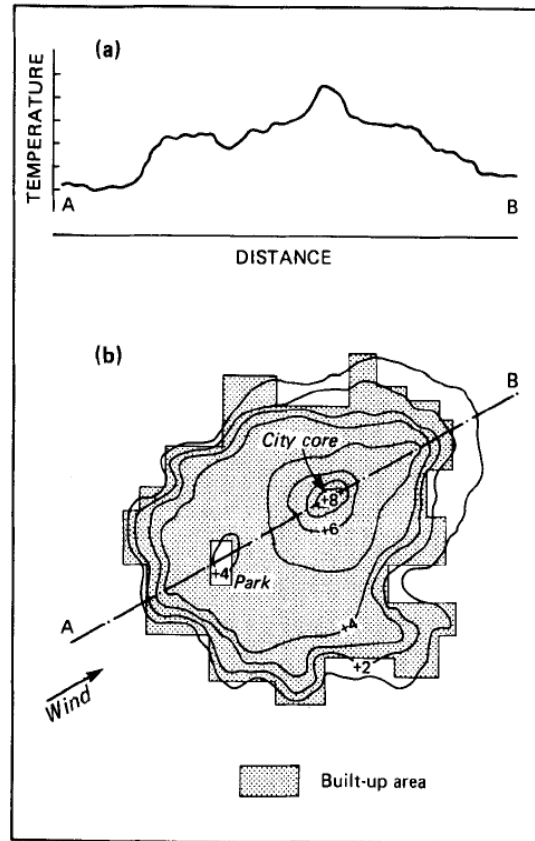
## B. Îlot de chaleur urbain

Les termes « îlot de chaleur urbain » décrivent les modifications de l'environnement thermique causées par l'urbanisation. Ces modifications sont dues à plusieurs facteurs : les matériaux de construction dont les propriétés thermiques ont tendance à davantage retenir la chaleur, la densité des bâtiments et le rapport hauteur/largeur de ceux-ci, la présence plus importante de routes et la plus forte densité du trafic, la moindre quantité d'espaces verts et le facteur de vue sur le ciel (Hart and Sailor, 2009).

Selon les mesures effectuées par Kłysik et Fortuniak (1999), l'îlot de chaleur urbain est bien développé la nuit, et les plus grandes différences se produisent en été en atteignant les 3-4°C, et même parfois 6°C, tandis que les plus petites différences se produisent en hiver. Cependant, les mesures réalisées en zones de végétation forestières par Kaiser et al. (2016) entre le 30 août et le 8 octobre ne montrent qu'une différence de 1°C. Les auteurs suggèrent cependant que des zones de végétation ouverte seraient susceptibles de montrer de plus grandes différences en fonction du niveau d'urbanisation, se rapprochant donc des résultats obtenus par Kłysik et Fortuniak (1999). Par ailleurs, avec les effets du réchauffement climatique, le climat urbain sera probablement affecté par une charge thermique supplémentaire en été (Stocker et al., 2014). Les effets sur les organismes risquent donc d'être également multipliés.

Ces températures plus élevées, ainsi que les modifications du cycle de l'eau par l'augmentation des surfaces imperméables entraînent par ailleurs des baisses d'humidité relative dans l'air (Jr and Gibbons, 1996; Kaiser et al., 2016; Unkašević et al., 2001).

Oke (1982) a représenté un modèle théorique des caractéristiques spatiales de la couche « canopée » – entre le sol et la hauteur moyenne des toits – d’une ville de latitude moyenne par un temps calme et clair (Figure 2). Cette généralisation provient de nombreuses données collectées dans différents villages et villes (Oke, 1982). En effet, ce phénomène est présent dans presque toutes les zones urbaines, peu importe la taille de la ville et le climat environnant (Stewart and Oke, 2012). On peut voir que les températures sont effectivement plus élevées dans les zones urbaines, dessinant un « îlot » de températures hautes parmi les températures moyennes de la campagne. Il est également intéressant de remarquer que les températures du centre-ville sont encore plus élevées que celles du reste de la zone urbaine, montrant bien le gradient pour cette caractéristique. Par ailleurs, le parc, constituant une zone naturalisée (ou semi-naturelle) intra-urbaine, montre des températures un peu en dessous de celle-ci et donc un microclimat plus frais à l’intérieur de la ville. Cela est dû à l’évapotranspiration des plantes présentes dans ces zones vertes (Ward et al., 2016). Cependant, les parcelles d’habitat naturel au milieu de la matrice urbaine présentent tout de même des températures plus élevées que la campagne environnante.



**Figure 2 :** Représentation hypothétique des caractéristiques spatiales de l’îlot de chaleur urbain de la couche de la canopée dans une ville de moyenne latitude avec un temps "idéal" (calme, clair). Schéma spatial (a) le long de la coupe transversale AB et (b) par rapport au plan de la ville.

(Oke, 1982)

Il est connu depuis longtemps que la température peut avoir un effet sur la morphologie des organismes, en favorisant une taille réduite dans des environnements plus chauds afin d’augmenter le ratio surface/volume. Selon la règle de Bergmann (1848), au sein d’un même clade animal, les individus vivant dans des environnements plus froids et à des latitudes plus hautes tendent à être de plus grande taille. Cela s’expliquerait par le fait qu’un corps de grande taille diminue le ratio surface/volume, réduisant la quantité relative d’échanges thermiques avec l’environnement, et gardant la chaleur à l’intérieur de l’individu. Par ailleurs, Brown et al. (2004) avancent que les hautes températures augmentent les taux métaboliques et donc les coûts

associés pour une taille donnée. Il est donc plus adaptatif d'être de petite taille dans un environnement chaud afin d'augmenter le ratio surface/volume (Scheffers et al., 2016).

Kingsolver et Huey (2008) décrivent la règle de la taille dépendante de la température comme représentant une forme de plasticité phénotypique, pour laquelle le phénotype (ici la taille adulte) d'un certain génotype est affecté par les conditions environnementales (ici la température pendant le développement). Cette relation entre la taille et la température de développement est appelée « norme de réaction thermique » et a une pente généralement négative. Atkinson (1994) a montré, suite à son analyse de 109 études sur le sujet, que cette relation était avérée dans 83,5% des cas.

Parallèlement à la règle de Bergmann qui se concentre sur la taille générale des individus, a été développée la règle d'Allen, se focalisant sur la taille relative des appendices. Cette règle avance que la taille de ces derniers (incluant les membres, les oreilles et la queue) sera plus grande dans des zones géographiques plus chaudes, pour une raison de thermorégulation similaire à celle de Bergmann (Allen, 1877; Fan et al., 2019).

La règle de Bergmann et celle d'Allen, développées pour les organismes endothermes, n'ont pas été démontrées comme avérées. En effet, Fan et al. (2019) montrent que certaines études ont obtenu des résultats allant dans leurs sens concernant les mammifères (Meiri, 2011; Salewski and Watt, 2017) et les oiseaux (Olson et al., 2009; Sun et al., 2017), mais des exceptions conséquentes ont également été trouvées (Freeman, 2017; Sargis et al., 2018; Yom-Tov et al., 2002). Atkinson (1994) avance d'ailleurs que les différences de tailles en fonction de la latitude trouvées par Bergmann chez les endothermes pourraient plutôt s'expliquer par des différences génétiques entre populations que par la température de l'environnement, étant donné que la relation avait été basée sur des variations géographiques.

D'un autre côté, il est probable que la température ambiante modifie le comportement des organismes. Cela peut s'opérer en augmentant l'activité métabolique de ceux-ci par de plus fortes chaleurs (Brown et al., 2004).

Concernant les modifications de certains traits par la réduction de l'humidité relative dans l'air en milieu urbain, Gibbs et Matzkin (2001) avancent que les zones urbaines peuvent augmenter le stress de déshydratation des organismes. Nous verrons dans la suite de cette revue de littérature comment une résistance contre celui-ci peut être obtenue par les insectes.

### C. Perturbations dues à l'activité humaine

Les villes ont été démontrées comme plus bruyantes (Butler, 2004) et comportant un plus grand nombre de perturbations dues à l'activité humaine que la campagne (Fernández-Juricic, 2000; Miller et al., 2003; Miller and Hobbs, 2000). Comme mentionné précédemment, les perturbations telles que la pollution sonore et les circulations de piétons et véhicules dans ou à proximité des parcelles d'habitats pourraient être apparentées à des changements chroniques de l'environnement étant donné qu'elles surviennent constamment en ville. Les organismes devraient donc avoir l'occasion de s'y adapter.

La personnalité des animaux est décrite par Réale et al. (2007) comme le phénomène selon lequel les différences comportementales individuelles sont constantes dans le temps et/ou entre les différences situations. Le mot « constantes » ne signifie pas que les traits comportementaux ne peuvent pas varier avec l'âge ou les conditions environnementales, mais que les différences entre individus sont largement maintenues (Réale et al., 2007). Un des traits de personnalité décrits par les auteurs est la témérité, c'est-à-dire les réponses de l'individu à des situations risquées, mais pas des situations nouvelles.

Avoir un certain type de personnalité peut être avantageux en milieu urbain. Par exemple, le facteur des perturbations dues à l'activité humaine pourrait sélectionner les plus téméraires et donc aptes à coloniser les villes, fondant ainsi des populations urbaines constituées uniquement d'individus téméraires (Lowry et al., 2013). Ces perturbations pourraient également sélectionner au sein des populations urbaines les individus les plus téméraires, car ceux-ci ressentiraient moins de stress chronique du fait de vivre dans un environnement bruyant, proche des humains et en constante modification (Lowry et al., 2013). Il est sans doute possible que ces deux phénomènes soient combinés : un échantillon d'individus plus téméraires s'établit en ville grâce à sa plus grande témérité, et au fur et à mesure des générations, les individus s'habituent d'autant plus aux bruits ambiants et à la présence des humains, et sont moins perturbables. Ainsi, les animaux urbains devraient avoir une réponse au stress plus faible que leurs conspécifiques ruraux (Lowry et al., 2013). Il a en effet été démontré que des oiseaux urbains présentaient une plus grande témérité que leurs conspécifiques ruraux (Evans, 2010; Lin et al., 2012; Lowry et al., 2011; Møller, 2010). Une espèce de lézards, étudiée par Lapiedra et al. (2017) a également montré une différence de témérité en fonction de l'urbanisation.

Dans la suite de cette revue de littérature, nous verrons concrètement comment l'environnement urbain sélectionne certains traits, et quelles adaptations sont développées par les organismes pour faire face à ces conditions particulières.

### 3. Conséquences du milieu urbain sur une espèce d'Orthoptère : *Chorthippus parallelus*

Comme nous l'avons vu, de nombreuses données ont déjà été récoltées sur l'impact de la fragmentation de l'habitat, la température ou les perturbations dues à l'activité humaine sur les organismes. Cependant, de la même manière que la sélection d'espèces peut s'opérer différemment entre les taxons (Reinhardt et al., 2005; Thomas, 2000), la sélection d'individus au sein des espèces peut varier en fonction de l'espèce considérée. Il est donc intéressant de se concentrer sur les effets de l'urbanisation sur une espèce en particulier.

Pour ce mémoire, l'espèce modèle utilisée est *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt, 1821), qui présente l'avantage de vivre à la fois en milieu rural et urbain. Cette espèce de criquet est une des plus abondantes en Europe, et est trouvée dans une large gamme d'habitats de prairie (Köhler et al., 2017). En effet, l'espèce est généraliste pour le choix des habitats, même si elle est tout de même relativement restreinte aux habitats humides (Reinhardt et al., 2005; Ritchie et al., 1987).

Le deuxième avantage de cette espèce est d'être compatible avec l'étude de la fragmentation de l'habitat en ville puisque, comme c'est le cas de *Chorthippus brunneus* (San Martin y Gomez and Van Dyck, 2012) dont elle est très proche, son habitat est susceptible de se retrouver sous forme de petites parcelles en milieu urbain, formant ainsi un réseau de populations possiblement interconnectées.

Le troisième avantage de cette espèce est qu'elle a un temps de génération court, ce qui lui permet d'une part de s'adapter plus rapidement aux changements de l'environnement, mais également de donner rapidement un aperçu de tous les stades de vie, si l'on souhaite l'étudier en élevage. Pour cette raison, *C. parallelus* a déjà été utilisée par l'équipe de mon promoteur Hans Van Dyck, générant des compétences et des connaissances utiles pour la recherche liée à mon mémoire. En effet, des recherches ont déjà été menées concernant l'impact de l'urbanisation sur cette espèce, et son comportement fait l'objet d'étude par Béranger Waterschoot.

*C. parallelus* possède par ailleurs une grande variabilité morphologique, entre autres pour sa couleur (Köhler et al., 2017). Cette caractéristique permet potentiellement de voir des adaptations morphologiques à son environnement. Le fait qu'elle présente différents morphes de couleurs pourrait nous apporter une information supplémentaire concernant les réactions des espèces polymorphiques à l'urbanisation.

Cette espèce réunit donc plusieurs avantages pour être utilisée comme espèce modèle dans une étude sur l'urbanisation et ses conséquences sur les espèces. Cependant, à notre connaissance, aucun article de littérature scientifique ne rapporte d'expériences l'utilisant dans cet objectif. Dans la suite de cette revue de littérature, nous tenterons donc de nous focaliser sur des études réalisées sur des espèces proches de notre espèce d'intérêt. *C. parallelus* étant une espèce de criquet, nous essayerons dans la mesure du possible de présenter des études portant sur des ectothermes, et plus précisément sur des Orthoptères. Cependant, presque aucune étude n'ayant été effectuée sur ce type d'organisme pour certains effets, nous présenterons parfois des résultats obtenus sur des taxons plus éloignés de notre espèce d'intérêt.

Étudiant l'impact de l'urbanisation, et plus précisément de la fragmentation de l'habitat, de l'îlot de chaleur urbain et des perturbations dues à l'activité humaine, nous nous focaliserons sur les effets sur la morphologie, car comme expliqué précédemment, notre espèce d'intérêt est susceptible de montrer des différences morphologiques. Nous étudierons donc la morphologie fonctionnelle de dispersion en réponse à la fragmentation, la taille et la couleur en réponse à l'îlot de chaleur urbain. Nous classerons également dans cette catégorie de morphologie la teneur en eau des individus, en réponse à l'îlot de chaleur urbain.

Le comportement de *C. parallelus* sera également étudié, comme c'est souvent le cas pour l'étude de l'effet de l'urbanisation sur d'autres espèces (Lowry et al., 2013). Cependant, comme souligné par Miranda et al. (2013), on manque encore d'informations concernant la généralité du phénomène de changements de comportements intraspécifiques en réponse à l'urbanisation. Par ailleurs, la manière dont les individus réagissent aux défis environnementaux auxquels ils sont confrontés peut grandement impacter leur capacité à survivre et se reproduire (Miranda et al., 2013). Nous tenterons dans le cadre de ce mémoire de voir si la fragmentation et les perturbations dues à l'activité humaine ont un impact sur les comportements d'exploration et de témérité des individus. L'étude de ces deux traits comportementaux se fera de manière exploratoire car peu de comportements ont déjà été étudiés chez *C. parallelus*.

## A. Différences morphologiques

### a) Morphologie fonctionnelle de dispersion sélectionnée par la fragmentation

La morphologie des individus peut influencer leur capacité de dispersion, leur permettant ou non de disperser plus loin et d'atteindre des parcelles d'habitat favorables plus éloignées (Clobert et al., 2009). Différentes études ont révélé des différences de traits morphologiques entre des populations d'une même espèce, provenant d'environnement plus ou moins fragmenté.

Par exemple, Thomas et al. (1998) ont montré pour une espèce de papillon des différences de masse et d'allocation relative au thorax et à l'abdomen en fonction de la fragmentation de l'habitat. Hill et al. (1999) arrivent aux mêmes résultats pour une autre espèce de papillon concernant la taille du thorax.

Concernant les Orthoptères, San Martin y Gomez et Van Dyck (2012) ont pu montrer que pour des individus de l'espèce *Chorthippus brunneus* élevés en jardin commun, ceux d'origine urbaine avaient une morphologie plus orientée vers la dispersion, c'est-à-dire des fémurs et des ailes plus longs que ceux d'origine rurale. Le fait que leurs différences persistaient malgré l'élevage en jardin commun semble d'ailleurs indiquer que celles-ci sont héritables, par les gènes ou par un effet maternel (San Martin y Gomez and Van Dyck, 2012).

### b) Couleur sélectionnée par la chaleur

La couleur des organismes peut influencer leur thermorégulation, et pourrait donc être différente entre populations vivant dans des environnements plus ou moins chauds. En effet, les organismes de couleurs plus foncées ont tendance à se réchauffer plus rapidement à un niveau de radiation solaire donné que ceux de couleurs plus claires (Clusella Trullas et al., 2007). Parallèlement, les analyses de Zeuss et al. (2014) sur des papillons et des libellules ont révélé que les individus foncés sont avantagés dans des climats plus froids. Pour l'espèce *C. parallelus*, Köhler et al., 2017 ont montré que les populations vivant à de plus hautes altitudes, et donc dans un environnement plus frais, comportent plus d'individus sombres. Cette différence serait due au fait que les individus plus sombres absorbent mieux le rayonnement solaire, permettant ainsi d'augmenter leur température corporelle plus efficacement. Ce mécanisme pourrait également induire un problème de surchauffe à un certain point, auquel les individus urbains seraient plus facilement exposés à cause des températures globalement plus élevées en ville. Être clair en environnement urbain serait donc d'autant plus avantageux.

### c) Taille sélectionnée par la chaleur

Comme mentionné précédemment, la règle de Bergmann ainsi que celle d'Allen n'ont pas été démontrées comme avérées pour toutes les espèces. Par ailleurs, les ectothermes voyant leur température corporelle évoluer en fonction de la température de l'environnement (Buckley et al., 2012), les effets de l'îlot de chaleur urbain différeront peut-être de ceux chez les espèces endothermes.

Selon Gillooly et al. (2001), pour les espèces ectothermes, la température corporelle a un effet exponentiel sur les taux métaboliques, conduisant les individus ayant une température corporelle plus élevée à nécessiter une quantité disproportionnée d'énergie par unité de temps. Cela rejoint les propos de Brown et al. (2004) concernant toutes les espèces. L'idéal serait donc, également pour les ectothermes, de limiter les augmentations de température des organismes.

Dans son article de revue, Atkinson (1994) souligne que la règle de Bergmann s'applique de manière globale aux ectothermes, mais n'est pas généralisable à chaque espèce. Les espèces ne respectant pas celle-ci font d'ailleurs toutes partie de l'ordre des insectes. Whitman (2008) arrive aux mêmes conclusions. En effet, ce dernier avance que la réduction du rapport surface/volume rendant les organismes moins sensibles à la diffusion et aux transferts de chaleur entre leur milieu interne et le milieu externe, les insectes plus gros sont généralement moins sujets à la dessiccation ou aux perturbations osmotiques. Ils peuvent donc exploiter les habitats chauds et secs. Cette affirmation va donc à l'encontre de la règle de Bergmann.

De plus, pour tout organisme dont le cycle de vie est lié à la longueur de la saison favorable, ce qui est généralement le cas des insectes, l'inverse de la règle de Bergmann peut s'appliquer étant donné la relation entre la taille du corps et le temps de développement. En effet, les expériences en laboratoire de Willott et Hassall (1998) sur des Orthoptères ont montré que, chez toutes les espèces testées, la taille du corps était réduite quand les températures durant le développement étaient plus basses. Mousseau (1997), quant à lui, a analysé plusieurs études, dans lesquelles la taille du corps semblait diminuer avec la température moyenne de l'environnement, suivant donc l'inverse de la règle de Bergmann. Les exemples présentés portaient tous sur des espèces d'Orthoptères.

Par ailleurs, plusieurs expériences en jardin commun ont montré des variations de taille chez des Orthoptères suivant l'inverse de la règle de Bergmann (Dingle et al., 1990; Masaki, 1983, 1967; Mousseau and Roff, 1989; Orr, 1996). Le fait que ces variations étant du même ordre que celles mesurées sur des individus prélevés sur le terrain suggère que les différences de taille

reflètent des différences génétiques plutôt qu'uniquement de la plasticité phénotypique (Mousseau, 1997). En 1999, Telfer et Hassall (1999) ont montré grâce à leurs expériences en jardin commun sur l'espèce *Chortippus brunneus* que les criquets vivant plus au nord avaient éclos plus rapidement et grandissaient plus vite que ceux du sud. Cependant, le fait que le développement nymphal soit plus court dans les zones froides du nord conduisait à former des adultes plus petits, suivant ainsi également l'inverse de la règle de Bergmann.

Les mesures effectuées par Köhler et al. (2017) sur l'espèce *C. parallelus* ne montraient pas d'effet de l'altitude – et donc de la température – sur la taille, n'allant ni dans le sens ni à l'encontre de la règle de Bergmann. Cela va dans le sens d'Atkinson (Atkinson, 1994) montrant que les expériences sur des Orthoptères ne présentaient pas de réduction de taille des individus avec une augmentation de la température de l'environnement. En revanche dans les mesures de Köhler et al. (2017), les membres semblaient significativement plus courts chez les organismes vivant à des altitudes plus élevées, allant le sens de la règle de Allen. Bidau and Martí (2008) ont également obtenu des résultats suivant la règle de Allen chez d'autres espèces d'Acrididae.

#### d) Taille sélectionnée par l'interaction entre la fragmentation et la chaleur

La taille des organismes peut être fortement influencée par la température ambiante, mais elle peut également avoir un effet sur les capacités de dispersion des individus, créant ainsi une interaction entre l'effet de la fragmentation et de l'îlot de chaleur urbain (Merckx et al., 2018). Ce filtrage a lieu quand il existe une relation positive entre la taille du corps et la capacité de dispersion, conduisant les espèces de grande taille à avoir accès à plus de ressources, augmentant ainsi la connectivité des ressources, pourtant faible en milieu urbain. Même si leur article portait sur les effets interspécifiques, cela pourrait être transposé à un effet intraspécifique.

Concernant les espèces d'Orthoptères, il existe un lien positif entre la taille et les capacités de dispersion, c'est-à-dire que les individus les plus gros ont tendance à mieux disperser (Merckx et al., 2018). L'effet de l'îlot de chaleur urbain et celui de la fragmentation iraient donc dans le même sens, favorisant une grande taille des individus en milieu urbain.

#### e) Teneur en eau modifiée par l'humidité relative dans l'air

Gibbs et Matzkin (2001) avancent que les zones urbaines, par leur humidité relative plus faible dans l'air, peuvent augmenter le stress de déshydratation, et que la résistance des organismes peut être obtenue par différents mécanismes physiologiques. L'un de ces mécanismes implique d'augmenter la quantité d'eau dans le corps. L'étude de Gibbs et Matzkin (2001) portant sur la

comparaison de plusieurs espèces de drosophiles, ses conclusions ne sont pas forcément applicables à une comparaison de populations intraspécifiques d'Orthoptère. Cependant, comme mentionné par les auteurs, tous les autres paramètres étant égaux, les individus contenant plus d'eau ou tolérant mieux de contenir moins d'eau devraient survivre plus longtemps un stress de dessiccation (Gibbs and Matzkin, 2001). Il se pourrait donc que les individus urbains de *C. parallelus* contiennent plus d'eau que leurs conspécifiques ruraux. Néanmoins, d'autres mécanismes sont susceptibles d'augmenter la résistance au stress de dessiccation, par exemple réduire les pertes d'eau ou être plus tolérant à celles-ci (Gibbs and Matzkin, 2001).

## B. Différences comportementales

### a) Comportement d'exploration sélectionné par la fragmentation

Comme dit précédemment, une plus grande propension à quitter la parcelle d'origine peut favoriser la dispersion des individus. En raison de leur forte interaction avec les facteurs abiotiques et biotiques qui prévalent dans leur environnement immédiat, les Orthoptères devraient rester plus longtemps dans les habitats qui soutiennent de manière optimale leurs processus de vie ou disperser efficacement loin des zones défavorables (Debinski and Holt, 2000). Le milieu urbain étant plus fragmenté que le milieu rural, et donc montrant des parcelles d'habitat plus petites que le milieu rural, la propension à disperser pourrait être augmentée chez les Orthoptères urbains, afin de chercher de nouvelles ressources. En effet, Diekötter et al. (2007) ont montré que les comportements d'exploration et les mouvements de *P. griseoptera* étaient plus élevés dans les paysages fortement fragmentés. Selon les auteurs, il semble probable que la différence de comportement d'exploration soit due à différentes stratégies de dispersion évoluées dans des paysages contrastés. Par ailleurs, les distances étonnamment grandes parcourues par les individus dans les environnements fragmentés, pour une espèce incapable de voler, suggéraient qu'une grande capacité de dispersion peut être à la fois une condition préalable et une conséquence de la persistance des espèces dans des paysages fragmentés (Diekötter et al., 2007).

Il est important de souligner qu'un comportement d'exploration n'indique pas forcément une propension à disperser plus élevée. En effet, explorer son environnement immédiat donne des informations nouvelles aux individus, bénéficiant ainsi de nouvelles opportunités de ressources et évitant des stimuli dangereux (Sol et al., 2013). Être explorateur est donc d'autant plus avantageux dans un environnement changeant tel que la ville. Il est donc possible que des

comportements plus explorateurs soient privilégiés en environnement urbain pour deux raisons : la fragmentation de l'habitat favorisant une plus grande propension à disperser, et l'environnement changeant favorisant une récolte d'information régulière de la part des individus (Thompson et al., 2018).

### b) Témérité modifiée par les perturbations dues à l'activité humaine

Comme présenté précédemment, l'effet des villes, et plus particulièrement des perturbations dues à l'activité humaine sur la témérité est bien établi chez les oiseaux (Evans, 2010; Lin et al., 2012; Lowry et al., 2011; Møller, 2010) et a également été démontré chez une espèce de lézards (Lapiedra et al., 2017). Cependant, pour les insectes et plus précisément pour les Orthoptères, peu d'études ont été menées sur la témérité des individus en fonction de l'urbanisation. Nous pouvons tout de même supposer que les Orthoptères sont affectés de la même manière par les perturbations dues à l'activité humaine, et que les individus urbains ont l'occasion de s'y habituer.

Par ailleurs, plusieurs études ont démontré un lien entre la témérité et la dispersion, les individus les plus téméraires dispersant plus loin (Dingemanse et al., 2003; Fraser et al., 2001; Rehage and Sih, 2004). En environnement urbain, cette relation pourrait être d'autant plus forte que la matrice entre les patches d'habitat est particulièrement hostile. En effet, selon Lowry et al. (2013), on pourrait en déduire que pour que les individus d'une espèce puissent disperser et prospérer dans un environnement urbain, ils devraient avoir une tolérance relativement élevée aux perturbations, et donc être plus téméraires. La témérité pourrait donc être favorisée en ville par deux facteurs : la fragmentation et les perturbations dues à l'activité humaine.

Nous récapitulons dans le tableau 1 les impacts sur la morphologie et le comportement des différents paramètres environnementaux abordés dans cette revue de littérature.

**Tableau 1 :** Récapitulatif des impacts sur la morphologie et le comportement des différents paramètres environnementaux abordés dans cette revue de littérature. \*Articles présentant des études sur des insectes. \*\*Articles présentant des études sur des taxons autres que des insectes. \*\*\*Articles de revue de littérature.

Facteurs environnementaux	Conséquences morphologiques	Conséquences comportementales
<b>Fragmentation de l'habitat</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Masse relative du thorax plus élevée</b> (Thomas et al., 1998, Hill et al., 1999)*</li> <li>- <b>Fémurs et ailes plus longs</b> (San Martin y Gomez and Van Dyck, 2012)*</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Comportements d'exploration et mouvements plus marqués</b> (Diekötter et al., 2007)*</li> <li>- <b>Comportement de témérité plus marqué</b> (Lowry et al., 2013***, Rehage &amp; Sih, 2004**, Fraser et al., 2001**, Dingemanse et al., 2003**)</li> </ul>
<b>Températures plus élevées</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Couleur plus claire</b> (Köhler et al., 2017; Zeuss et al., 2014)*</li> <li>- <b>Taille de corps plus grande</b> (Dingle et al., 1990; Masaki, 1983, 1967; Mousseau, 1997; Mousseau and Roff, 1989; Orr, 1996; Telfer and Hassall, 1999)*</li> <li>- <b>Taille des membres plus grande</b> (Bidau et Marti, 2008; Köhler et al., 2017)*</li> </ul>	/
<b>Humidité relative plus basse</b>	<b>Teneur en eau plus faible ?</b> (Gibbs et Matztkin, 2001)*	/
<b>Perturbations dues à l'activité humaine</b>	/	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Comportement d'exploration plus marqué</b> (Sol et al., 2013; Thompson 2018)***</li> <li>- <b>Comportement de témérité plus marqué</b> (Evans, 2010; Lin et al., 2012; Lowry et al., 2011; Møller, 2010, Lapiedara et al., 2017)**</li> </ul>

## II. Objectifs

L'objectif de ce mémoire est de comparer la morphologie et le comportement de populations rurales et urbaines du criquet *Chorthippus parallelus*. L'urbanisation étant un phénomène en expansion, il est intéressant d'acquérir des connaissances supplémentaires concernant son impact sur les espèces, et en particulier les ectothermes, pour ensuite pouvoir participer à leur conservation.

Plus précisément, nous étudions deux dimensions importantes de l'urbanisation : l'îlot de chaleur urbain et la fragmentation, considérés comme les principaux facteurs environnementaux façonnant les environnements urbains (McKinney, 2002; Parris, 2016). Leurs effets restent à l'heure actuelle assez peu connus (Piano et al., 2017). Nous étudions également un troisième paramètre environnemental du milieu urbain que sont les perturbations dues à l'activité humaine.

Sachant que *C. parallelus* est un organisme ectotherme, on peut s'attendre à ce que ses traits soient influencés par la température. Nous étudions donc sa morphologie dans un contexte d'îlot de chaleur urbain. Ce choix est d'autant plus intéressant étant donné que la majorité des tests concernant les impacts de l'urbanisation ont été effectués sur des organismes endothermes (Evans, 2010). Néanmoins, plusieurs études ont déjà été menées sur l'effet de la température sur la morphologie des Orthoptères (Dingle et al., 1990; Masaki, 1983, 1967; Mousseau and Roff, 1989; Orr, 1996; Telfer and Hassall, 1999), et étudier ces effets sur *C. parallelus* peut nous permettre de confirmer ou de remettre en question les schémas établis sur les autres espèces. Dans le cadre de ce mémoire, nous mesurons donc la taille des individus, afin de confirmer ou infirmer la règle de Bergmann sur notre espèce d'intérêt dans un contexte d'urbanisation. Le poids frais et le poids sec des individus sont mesurés pour calculer la teneur en eau des individus, possiblement influencée par l'îlot de chaleur urbain également.

Concernant la fragmentation du paysage, plusieurs études ont déjà été menées pour connaître ses effets sur la morphologie de vol des Lépidoptères (Hill et al., 1999; Thomas et al., 1998), mais assez peu sur les insectes non volants. Étudier les individus brachyptères de l'espèce *C. parallelus*, pourrait nous apporter des informations supplémentaires concernant l'impact de la fragmentation sur les individus n'utilisant pas ou peu le vol pour disperser. Nous mesurons donc les tibias et fémurs des individus, constituant la morphologie fonctionnelle de dispersion pour les individus ne volant pas. Nous mesurons également les élytres comme proxy des ailes,

dans l'hypothèse que ces dernières jouent tout de même un rôle dans la longueur des sauts et donc dans la dispersion.

Nous étudions également dans quelle mesure les comportements d'exploration et de témérité de notre espèce d'intérêt sont influencés par la fragmentation et les perturbations dues à l'activité humaine. Dans cet objectif, nous créons une arène semi-naturelle permettant de mettre en œuvre la méthode en « open field », communément utilisée pour étudier les comportements d'explorations. Lors de ce type de test, les explorateurs plus rapides passent plus de temps à bouger que les explorateurs rapides, collectant plus d'informations sur le nouvel environnement (Réale et al., 2007). Bien que nous ne mesurions pas le temps de mouvement dans l'enclos, nous pensons que le temps avant de sortir de la boîte de test donne également une information sur le comportement d'exploration, et la rapidité de celui-ci, des individus. La distance de fuite est également mesurée, comme indicateur de témérité (Lin et al, 2012). Nous profitons par ailleurs du dispositif expérimental pour mesurer la manière de sortir de la boîte. Ces comportements n'ayant jamais été testés auparavant sur des criquets, ils constituent des mesures exploratoires.

### III. Hypothèses

Sur base de la littérature, nous avons formulé plusieurs hypothèses concernant les différences entre les individus ruraux et urbains de *C. parallelus* pour les traits morphologiques mesurés lors de ce mémoire :

- La morphologie de dispersion devrait être plus marquée chez les individus d'origine urbaine, car en ville les individus les plus disperseurs seront les plus aptes à rejoindre des nouvelles parcelles d'habitat. Cela devrait se traduire par des tibias et fémurs des pattes postérieures plus longs, comme obtenu par San Martin y Gomez et Van Dyck (2012) avec *C. brunneus*. Par ailleurs, cet effet de membres plus longs en ville pourrait être augmenté par l'îlot de chaleur urbain, suivant ainsi la règle d'Allen selon laquelle de plus grands appendices permettent une meilleure thermorégulation. Nous mesurons également la largeur du fémur de manière exploratoire, en faisant l'hypothèse qu'elle indique la capacité de dispersion.
- La longueur des élytres des criquets urbains étant corrélée à la longueur des ailes, cette valeur pourrait être influencée par l'urbanisation car même pour notre espèce brachyptère, il est possible que la taille des ailes influence tout de même la longueur des sauts. Par ailleurs, les températures plus élevées des villes pourraient sélectionner des élytres plus longs en milieu urbain, suivant ainsi la règle de Allen (Köhler et al., 2017).
- Les individus d'origine urbaine devraient être de plus grande taille que ceux d'origine rurale, suivant ainsi l'inverse de la règle de Bergmann comme déjà démontré chez certaines espèces d'Orthoptères (Dingle et al., 1990; Masaki, 1983, 1967; Mousseau and Roff, 1989; Orr, 1996; Telfer and Hassall, 1999). Cet effet pourrait être augmenté par le lien positif entre la taille et les capacités de dispersion chez ce taxon (Merckx et al., 2018).
- Les individus urbains devraient avoir une teneur en eau plus élevée dans leur corps, afin de lutter contre la dessiccation plus risquée en ville à cause de la réduction d'humidité relative dans l'air (Gibbs and Matzkin, 2001). Cependant, comme dit précédemment, il se pourrait également que les criquets de l'espèce *C. parallelus* utilisent d'autres mécanismes pour lutter contre le stress de dessiccation, et qu'aucune différence de teneur en eau ne soit détectable.
- Les individus d'origine urbaine devraient être plus clairs que ceux d'origine rurale, afin de minimiser la chaleur absorbée par les rayonnements solaires étant donné qu'ils vivent

dans un environnement déjà globalement plus chaud (Köhler et al., 2017; Zeuss et al., 2014). En effet, les organismes de couleurs plus foncées ont tendance à se réchauffer plus rapidement à un niveau de radiation solaire donné que ceux de couleurs plus claires (Clusella Trullas et al., 2007). En fait, l'hypothèse que les rayons solaires en ville et dans la campagne sont similaires, les morphes clairs seraient plus avantageés en milieu urbain, car éviteraient d'absorber trop de chaleur.

Nous faisons l'hypothèse que les comportements de *C. parallelus* sont répétables, de la même manière que pour le comportement d'activité de *Malacosoma disstria* (Nemiroff and Despland, 2007) et le comportement d'agression de *Acheta domesticus* (Brown et al., 2006). Sur base de ce postulat, nous pouvons faire des hypothèses sur les différences de traits comportementaux entre les individus ruraux et urbains :

- Nous pensons que les individus d'origine urbaine devraient avoir un comportement plus explorateur que ceux d'origine rurale, induisant peut-être une plus grande propension à disperser (Diekötter et al., 2007), et permettant aux individus urbains de récolter régulièrement des informations sur leur environnement changeant (Sol et al., 2013). Cela pourrait se traduire par un temps plus court avant de quitter la boîte de test.
- Les individus urbains devraient par ailleurs montrer des distances d'initiation de fuite plus courtes que ceux d'origine rurale, par habitude aux perturbations dues à l'activité anthropique (Evans, 2010; Lapiedra et al., 2017; Lin et al., 2012; Lowry et al., 2011; Møller, 2010).

## IV. Matériel et méthodes

### 1. Espèce d'étude

Ce mémoire s'est focalisé sur la comparaison de différents traits entre des populations rurales et urbaines de *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt, 1821) (Figure 3), une espèce présente aussi bien en milieu rural qu'en milieu urbain. C'est également une espèce dont les individus sont faciles à capturer et à maintenir en élevage étant donné leur petite taille. Enfin, son temps de génération court permet d'observer rapidement un impact de l'environnement sur ses traits.

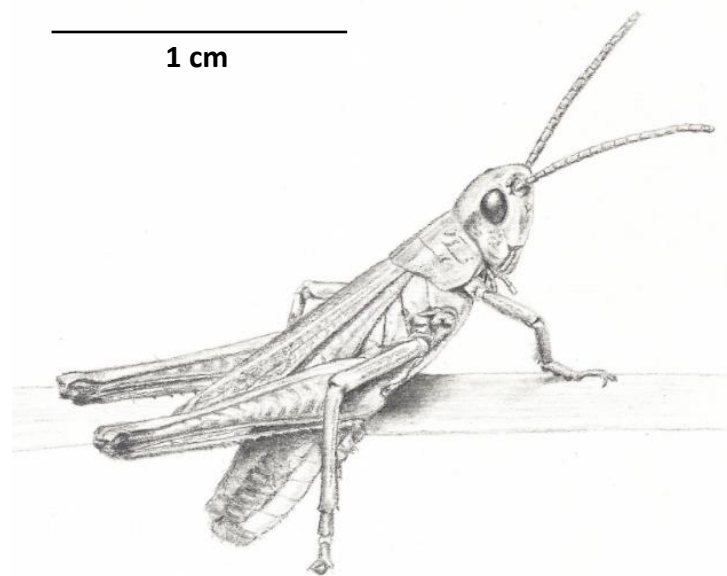


Figure 3 : Individu mâle de l'espèce *Chorthippus parallelus* (figure originale)

*C. parallelus* est l'une des plus abondantes espèces de criquets en Europe, et est trouvée dans une large gamme d'habitats de prairie (Köhler et al., 2017). En milieu urbain, son habitat est susceptible de se retrouver sous forme de petites parcelles, formant ainsi un réseau de populations possiblement interconnectées. Cette caractéristique particulière permet d'étudier les effets de la fragmentation dans la ville (San Martin y Gomez and Van Dyck, 2012).

La plupart des individus de l'espèce *C. parallelus* sont brachyptères (ailes réduites), et n'utilisent donc pas le vol pour disperser (Köhler et al., 2017). Les individus macroptères sont capables de vol actif, mais dépendent fortement de conditions météorologiques favorables (Uwe Manzke, 1995).

L'espèce présente un dimorphisme sexuel marqué au niveau de la longueur des élytres. En effet, ceux des femelles sont réduits de la même manière que les ailes (4 à 8 mm), tandis que ceux des mâles restent plus longs (6 à 11 cm) car sont utilisés pour la stridulation (Marshall et Haes 1988). Par ailleurs, les femelles sont généralement plus grandes et plus lourdes que les mâles

(Köhler et al., 2017). Marshall et Haes (1988) approximent la longueur de l'abdomen des mâles à 10-16 mm, et celui des femelles à 16-22 mm.

Cette espèce possède par ailleurs une grande variabilité de couleur, avec des morphes allant du vert au brun, et certains montrant du rose (Marshael et Haes, 1988). Cette caractéristique permet d'étudier la distribution des morphes en fonction des caractéristiques de l'environnement, dans notre cas de l'urbanisation.

*C. parallelus* étant un organisme ectotherme, il est évident que ses traits sont influencés par la température. En effet, c'est une espèce régulant sa température interne de manière comportementale (Willott, 1997) et préférant des températures entre 32 et 35°C (Springate and Thomas, 2005). Étudier comment température de l'environnement d'origine et la température instantanée influence ses traits nous permet d'en savoir plus sur l'effet de l'îlot de chaleur urbain sur les espèces ectothermes.

## 2. Sites d'échantillonnage

Trois sites ruraux et trois sites urbains, se situant tous en Région flamande (Belgique) ont été échantillonnés dans le cadre de ce mémoire (Tableau 2, Figure 4).



**Figure 4** : Emplacements des sites d'études. En rouge, les sites urbains (d'ouest en est : Audenarde, Sint-Niklaas, Leuven) et en vert, les sites ruraux (d'ouest en est : Gramont, Sas, Sint-Joris-Weert).

**Tableau 2** : Noms, pourcentage d'urbanisation à 500 m et coordonnées géographiques des six sites.

Nom du site	Pourcentage d'urbanisation à 500 m	Coordonnées géographiques
Sint-Joris-Weert	9 %	50°48'55.0"N 4°39'39.0"E
Sas	10 %	51°06'59.0"N 4°12'29.0"E
Gramont	11 %	50°46'13.0"N 3°57'18.0"E
Audenarde	87 %	50°52'06.2"N 3°36'31.6"E
Sint-Niklaas	99 %	51°10'26.1"N 4°09'01.6"E
Leuven	100 %	50°53'16.0"N 4°41'48.0"E

Ces zones d'échantillonnage ont été sélectionnées parmi les sites définis dans le cadre du projet PAI SPEEDY (Merckx et al., 2018), déjà échantillonnés pour différentes espèces au cours des dernières années. Le pourcentage de zones comportant des bâtiments autour de ces derniers avait été calculé pour les classer en bas, moyens et hauts taux d'urbanisation (Piano et al., 2020). Béranger Waterschoot et Gwennaël Bataille ont sélectionné six sites parmi ceux-ci, car ils contenaient des populations de *C. parallelus*. Gwennaël Bataille a ensuite calculé le pourcentage de zones urbanisées, comprenant les bâtiments, mais également les routes et parkings, et ce à différentes échelles. Dans le cadre de cette recherche, c'est le pourcentage d'urbanisation à 500 mètres qui a été retenu, car il est adapté à la faible capacité de dispersion de *C. parallelus*. En effet *C. parallelus* est très proche de l'espèce *Chorthippus montanus* (Charpentier, 1825), brachyptère également, mais comportant parfois des morphes macroptères. L'étude réalisée sur cette espèce par Weyer et al. (2012) a montré une distance maximale de dispersion de 104 mètres pour des individus adultes. Nous avons donc fait l'hypothèse que *C. parallelus* ne dispersait pas plus loin que 500 mètres, ou que cela constituerait un événement exceptionnel.

### 3. Collecte des individus

Un total de 498 criquets (250 femelles et 248 mâles) a été récolté pour cette recherche. Ceux-ci provenaient de deux lots différents : un ensemble de criquets capturés en 2016 par Béranger Waterschoot (181 femelles et 180 mâles) et un ensemble de criquets capturés en 2020 dans le cadre de ce mémoire (73 femelles et 73 mâles) (Tableau 3).

Les criquets de 2016 avaient été capturés, pesés, puis mis en élevage. Leurs comportements de témérité et d'exploration ont été testés en laboratoire deux jours après la capture. Ils ont ensuite

**Tableau 3 :** Capture des individus par date, site et sexe. Les trois premiers sites sont les ruraux, les trois derniers les urbains.

	Sint-Joris-Weert		Gramont		Sas		Sint-Niklaas		Audernarde		Leuven	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
14/07/2016	0	0	0	0	9	11	10	10	0	0	10	10
15/07/2016	10	10	10	10	0	0	0	0	10	10	0	0
24/07/2016	0	0	10	10	10	10	10	9	10	10	0	0
25/07/2016	10	10	0	0	0	0	0	0	0	0	10	10
01/08/2016	0	0	10	10	10	10	5	6	10	10	0	0
02/08/2016	10	10	0	0	1	1	0	0	0	0	10	10
21/07/2020	3	3	2	4	3	3	3	3	3	3	3	3
24/07/2020	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
27/07/2020	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3	3
29/07/2020	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	5	4

été congelés à  $-20^{\circ}\text{C}$  dans des Eppendorf individuels. Dans le cadre de ce mémoire, seule leur morphologie a été analysée.

La récolte de criquets de 2020 a été répartie sur 4 jours, les 21, 24, 27 et 29 juillet. À chacune de ces dates, les six sites ont été visités avec pour objectif la capture de trois mâles et trois femelles dans chacun d'eux. La décision de limiter nos captures à six individus par site et par jour nous a permis de 1) visiter chacun des six sites sur le cours d'une seule journée, et 2) tester comportementalement, dès le lendemain, l'ensemble des criquets capturés. Nous évitons ainsi de confondre un potentiel effet de l'urbanisation avec un effet du jour de capture et de test.

Remarque : les individus collectés à Sint-Niklaas le 29/07/2020 provenaient d'un site voisin ( $51^{\circ}10'33.5''\text{N}$   $4^{\circ}09'11.3''\text{E}$ ) au site choisi initialement, car plus aucun individu n'a pu être observé dans celui-ci.

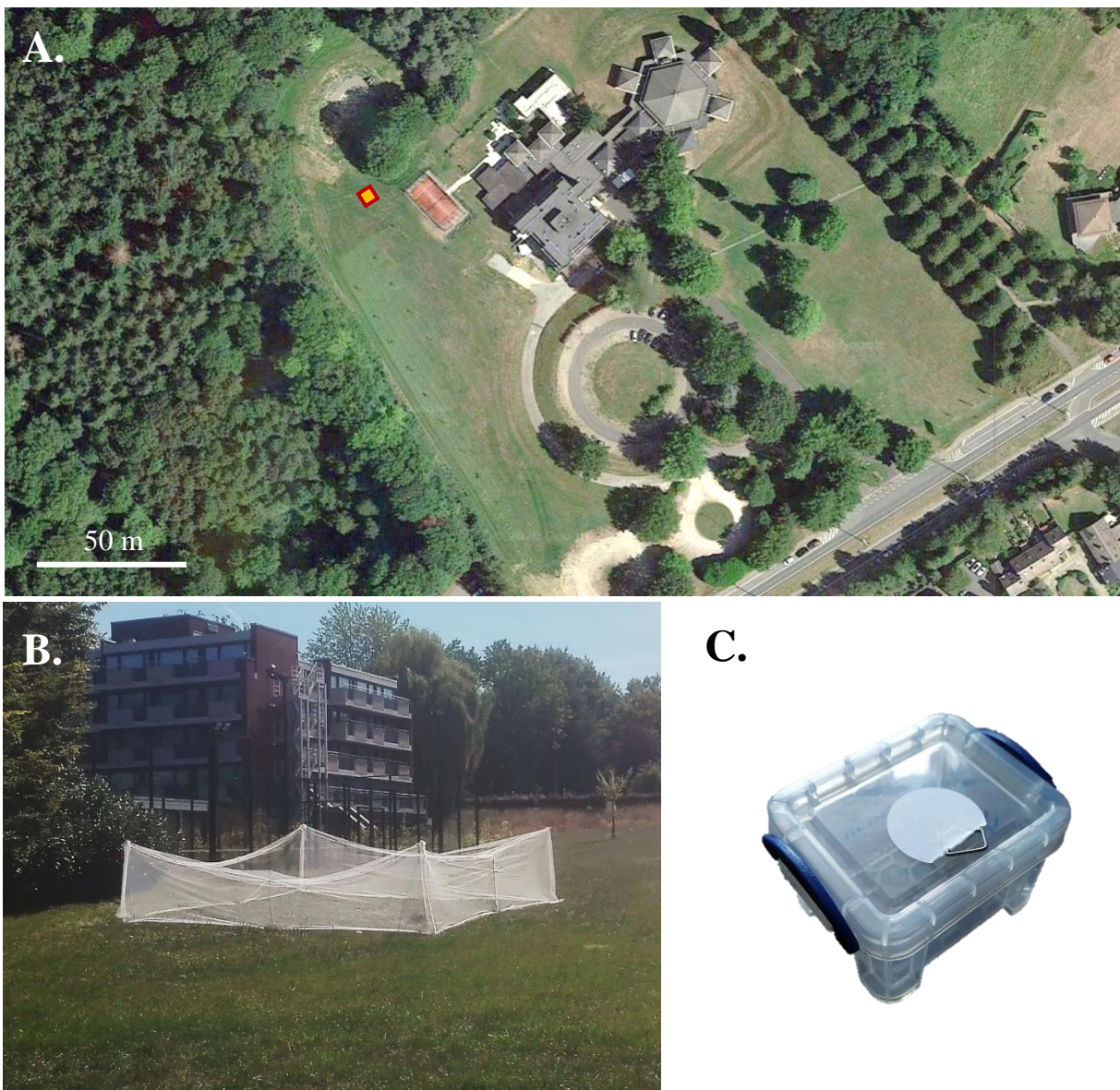
## 4. Expériences comportementales

Les expériences comportementales ont été effectuées sur les criquets de 2020 le lendemain de leur capture. Celles-ci consistaient en un test en extérieur dans le parc de l'hôtel Ibis Styles de Louvain-la-Neuve ( $50^{\circ}40'29.1''\text{N}$   $4^{\circ}36'19.5''\text{E}$ ) (Figure 5A). Le terrain était plat et sans ombre, recouvert d'un mélange de différentes espèces d'herbe, coupées à environ 10 centimètres de hauteur. Nous y avons mis en place une arène constituée d'un enclos de 6x6 mètres en tulle (Figure 5B) afin d'éviter que les criquets ne s'échappent lors des tests. Chaque individu était maintenu depuis sa capture dans une boîte en plastique transparent (7.5 cm de long x 5.5 cm de large) (Figure 5C), placée au centre de l'arène en début de test. En raison d'une rupture de stock en magasin, plusieurs modèles de boîtes ont été utilisés, avec deux hauteurs (4.5 cm et 2.5 cm), et 10 couleurs, tous étant toutefois transparents. Ces facteurs de couleurs et de tailles des boîtes

ont été pris en compte lors des expériences en les randomisant pour éviter un biais pour certains sites ou sexes.

Les criquets en attente d'être testés étaient stockés dans une glacière et sortis quelques minutes avant leur test (lors du début du test précédent), pour uniformiser au maximum leur température corporelle initiale.

Le couvercle de la boîte était retiré par l'expérimentatrice depuis une distance d'environ 2 mètres, supposée suffisante pour éviter d'être perçue par le criquet testé. Un chronomètre (Casio LA680WE) était enclenché au moment d'enlever le couvercle, et était arrêté dès que le criquet quittait l'espace occupé par la boîte, que ce soit en sautant ou en marchant. Dans le cas de la



**Figure 5 :** A. Vue aérienne de l'environnement utilisé pour les expériences comportementales. Le carré orange représente la parcelle de test. B. Enclos en tulle entourant la parcelle de test. C. Boîte utilisée pour les expériences comportementales. L'anneau triangulaire collé sur le couvercle sert à retirer celui-ci à distance à l'aide d'un crochet.

marche, c'est l'instant où le criquet n'avait plus aucune patte en contact avec la boîte qui était pris en compte. Si le criquet n'était pas sorti après 10 minutes d'expérience, celle-ci était arrêtée. Une fois le criquet sorti ou les 10 minutes écoulées, l'expérimentatrice s'approchait du criquet à pas vifs et notait la distance entre son pied et le criquet quand celui-ci fuyait (mesure estimée en nombre de pieds, un pied équivalant à 25 cm). Les trois comportements mesurés lors de ces expériences étaient donc 1) le temps avant de quitter la boîte, 2) la manière de sortir de la boîte, et 3) la distance à laquelle la fuite était initiée.

Afin de ne pas confondre l'effet de température ambiante ou de temps passé dans la boîte avant le test avec un effet d'urbanisation ou de sexe, l'ordre de passage des criquets a été randomisé. La température et l'humidité ont également été mesurées toutes les cinq minutes pendant chacune des journées de test.

## 5. Mesures morphologiques

Les criquets ont été pesés vivants le jour de leur capture à l'aide d'une balance Ohaus Explorer Balance (précision  $\pm 0,1\text{mg}$ ).

Les autres mesures morphologiques ont été effectuées sur les criquets congelés récoltés en 2016 et en 2020. Ceux-ci ont été pris en photo au binoculaire (Euromex Holland, Nexius Zoom Range). Nous avons ensuite mesuré les longueurs du corps, des élytres, des tibias et des fémurs ainsi que la largeur des fémurs à l'aide du logiciel AutoCAD (v24.0, Autodesk, San Rafael, Californie, États-Unis).

Nous avons également mesuré la longueur du pronotum afin de l'utiliser comme proxy de la taille générale des individus (Butlin et al., 1991; Köhler et al., 2017; San Martin y Gomez and Van Dyck, 2012; Tregenza et al., 2000). En effet, selon Köhler et al. (2017), la longueur du pronotum est considérée comme l'indicateur le plus fiable de la taille du corps. Béranger Waterschoot l'a d'ailleurs également utilisée comme proxy dans ses mesures sur *Chorthippus brunneus* réalisées en 2015. De plus, lors de nos mesures nous avons pu voir que la longueur du corps est une mesure plus incertaine que le pronotum comme proxy de la taille générale, entre autres à cause de l'ovipositeur des femelles dont la forme pouvait fortement varier, modifiant ainsi la longueur totale du corps.

Pour la couleur, nous avons créé des catégories. En effet, Köhler et al. (2017) et Forsman et al. (2002) ayant également utilisé cette méthode de catégorisation, cela nous a semblé être un bon compromis pour analyser la couleur rapidement et sans avoir recours à une échelle, nécessitant

un appareillage et des logiciels spécifiques. Les catégories créées étaient « brun », « brun dos vert », « vert », « vert dos brun » et « rose ».

Après séchage pendant 24h dans un four à 70°C (Binder Incubator BD115), les criquets ont été pesés (Ohaus Explorer Balance, précision  $\pm 0,1\text{mg}$ ).

## 6. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées sur R (version 3.6.1, R Core Team).

Les analyses ont d'abord été faites en incluant le facteur « population » (site) dans les modèles, hiérarchisé au facteur « type de population ». Pour plusieurs mesures morphologiques, le facteur « population » avait un effet significatif, indiquant une différence significative entre populations d'un même type de population. Cependant, nous avons choisi de le retirer des modèles pour des raisons statistiques, car n'ayant que trois sites par type de population (urbain vs. rural), le facteur population donnait une information redondante par rapport au type de population. Nous avons pris la décision de garder uniquement le facteur « type de population », car la mise en évidence des éventuelles différences entre milieux ruraux et urbains était l'objectif de ce travail de recherche.

### A. Morphologie

Pour les mesures morphologiques, un total de 487 individus a été analysé. De la même manière que San Martin Y Gomez et Van Dyck (2012) pour l'espèce *C. brunneus* et que Köhler et al. (2017) avec *C. parallelus*, nous avons testé séparément les mâles et les femelles (242 et 245 individus respectivement). Cette décision se justifie également par le fait que l'homoscédasticité entre sexes n'était pas respectée pour la grande majorité des mesures morphologiques (poids frais, longueurs du fémur, du tibia, et des élytres).

Chacune des mesures morphologiques a ensuite été testée à l'aide d'un modèle linéaire généralisé mixte (lmm) prenant en compte, comme facteur fixe le type de population (rural ou urbain) et comme covariable la longueur du pronotum afin de corriger chacune des mesures par la taille générale, et comme facteur aléatoire, la date de capture. Nous avons testé les effets des facteurs fixes à l'aide des packages lme4 R et car.

Concernant les poids secs, nous avons analysé 275 individus. Pour les mêmes raisons que les autres analyses morphologiques, nous avons réalisé les modèles du poids sec, du poids hydrique et de la teneur en eau séparément pour les mâles et les femelles (139 et 136 individus

respectivement). Le poids hydrique a été calculé en soustrayant pour chaque individu son poids sec à son poids frais le jour de sa capture. La teneur en eau a été calculée sur base de la formule :

$$\frac{\text{Poids frais} - \text{poids sec}}{\text{poids frais}}$$

Des corrélations de Spearman ont été effectuées sur toutes les données morphologiques numériques. Nous avons utilisé l'échantillon entier de 487 individus pour les mesures de longueur des élytres, fémurs et tibias, de largeur des fémurs, de poids frais et de pronotum. Nous avons utilisé l'échantillon réduit de 275 individus pour les données liées à la teneur en eau : le poids frais, le poids sec, le poids hydrique, la teneur en eau et le pronotum.

Concernant la couleur des criquets, 485 individus ont été analysés. Nous avons effectué un chi-carré pour tester la proportion de criquets dans chaque catégorie de couleur (brun, brun dos vert, vert, vert dos brun) en fonction du type de population. Nous avons choisi de retirer les criquets roses de l'analyse, car leur petit nombre risquait de biaiser l'estimation du chi carré.

## B. Comportements

135 individus (69 mâles et 66 femelles) ont été analysés pour les expériences comportementales.

Nous avons effectué un chi-carré comparant la proportion d'individus sortis ou non de la boîte en fonction du type de population.

Nous avons également testé dans quelle mesure le temps avant de quitter la boîte était influencé par le sexe et le type de population. Une analyse de Cox incluant les facteurs sexe et type de population ainsi que leur interaction, la température et l'humidité lors du test, l'ordre de passage et la date de test a été réalisée. Celle-ci a été effectuée à l'aide des packages survival et car.

Pour la distance de fuite, étant donné que les mesures par longueur de pieds résultaient en une donnée catégorielle, nous avons effectué un chi-carré comparant la proportion d'individus ayant fui à chaque distance (0, 0.25, 0.5, 1, 2, 3 pieds) en fonction du type de population. Nous avons également réalisé ce chi-carré en fonction du sexe.

Nous avons enfin testé l'effet des couleurs et de la taille des boites sur chacune des variables mesurées. Il en est ressorti qu'aucune n'influçait le temps avant de quitter la boite, la manière de sortir de la boite ou la distance de fuite (Tableau 4). Nous avons également effectué une corrélation de Spearman entre la température et l'humidité lors du test.

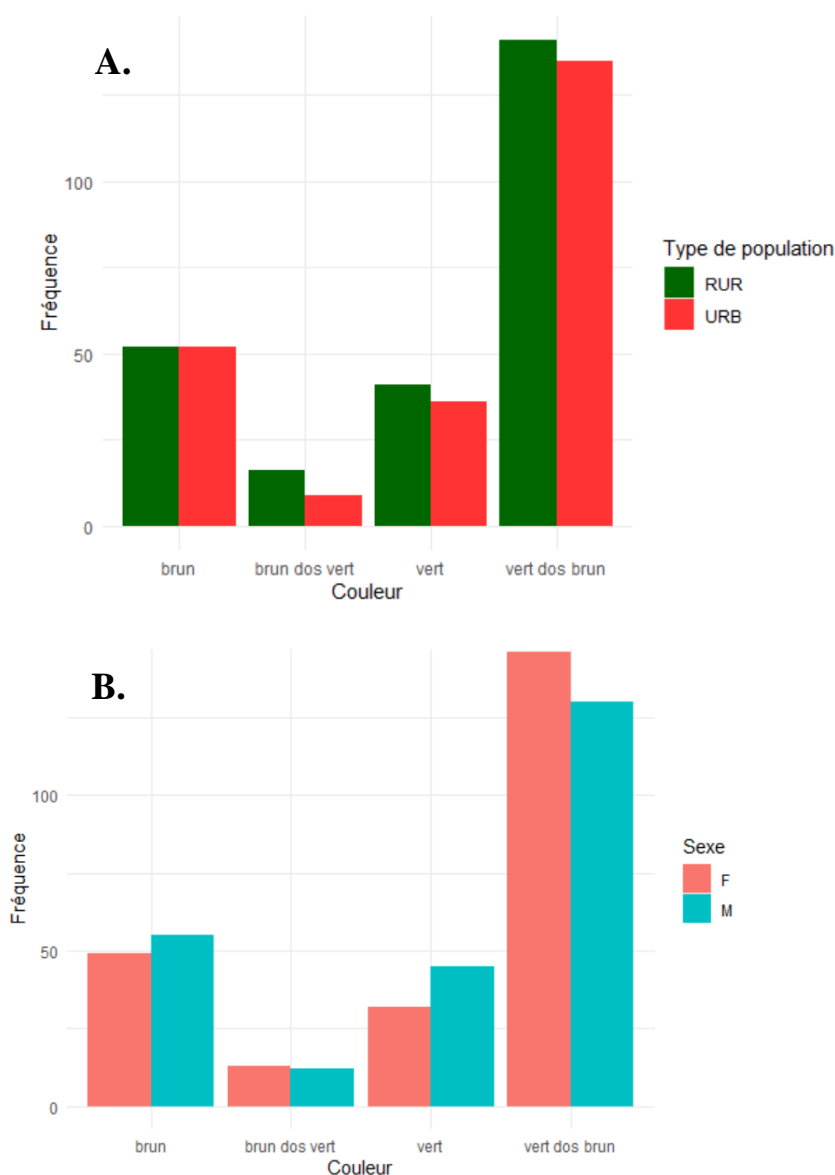
**Tableau 4** : Résultats des tests statistiques concernant l'effet de la couleur et de la taille de la boite d'expérience comportementale.

	<b>Temps avant de quitter la boite</b>	<b>Manière de sortir de la boite</b>	<b>Distance de fuite</b>
<b>H0 = il n'y a pas d'effet de la couleur de la boite</b>	$\chi^2 = 1,0127$ df = 1 P = 0,3143	$\chi^2 = 3,236$ df = 2 P = 0,1983	$\chi^2 = 3,236$ df = 5 P = 0,4215
<b>H0 = il n'y a pas d'effet de la taille de la boite</b>	$\chi^2 = 2,3071$ df = 1 P = 0,1288	$\chi^2 = 2,9203$ df = 2 P = 0,2322	$\chi^2 = 1092$ df = 5 P = 0,9988

## V. Résultats

### 1. Mesures morphologiques

Lors des corrélations de Spearman non liées à la teneur en eau, étant donné que beaucoup de nos mesures sont fortement corrélées entre elles, nous avons corrigé tout notre jeu de donnée par la taille générale en divisant chaque mesure par la longueur du pronotum. Cette modification effectuée, une corrélation importante entre la longueur et la largeur du fémur subsiste (coefficient = 0,69), ainsi que chacune de ces deux mesures avec la longueur du tibia (0,89 et 0,68 respectivement) (Tableau 5). La longueur des élytres est par ailleurs inversement corrélée au poids (-0,69).



**Figure 6** : Représentation graphique des fréquences dans les différentes catégories de couleur en fonction du type de population (A) et du sexe (B).

Concernant les modèles, nous trouvons un effet significatif de la longueur du pronotum sur chacune des mesures morphologiques, et ce pour les deux sexes (Tableau 7, Figure 7). Ce résultat est cohérent avec la corrélation entre la longueur du pronotum et celle des autres mesures. Pour les deux sexes, le tibia ( $p = 0,047$  pour les mâles et  $p = 0,0005$  pour les femelles) et le fémur ( $p = 0,0074$  pour les mâles et  $p = 0,012$  pour les femelles) sont plus longs en milieu urbain (Tableau 7, Figure 7). Il n’y a en revanche pas de différence significative entre les populations rurales et urbaines pour la largeur du fémur ( $p = 0,226$  pour les mâles et  $p = 0,788$  pour les femelles) (Tableau 7, Figure 7). Pour les criquets mâles, les élytres des individus urbains sont significativement plus longs que ceux des individus ruraux ( $p = 7,020e-05$ ) (Tableau 7, Figure 7). Cette différence n’est pas visible chez les femelles ( $p = 0,139$ ). Les individus mâles urbains sont également significativement plus légers que les ruraux ( $p = 0,014$ ), ce qui n’est pas le cas des femelles ( $p = 0,631$ ) (Tableau 7, Figure 7).

Le chi-carré testant la proportion de criquets dans chacune des quatre catégories de couleur en fonction du type de population n’a pas montré de différence significative entre les milieux ruraux et urbains ( $p = 0,637$ ) (Tableau 8, Figure 6). En nous inspirant des catégories de Köhler et al. (2017), nous avons fusionné les catégories « vert dos brun » et « brun dos vert », les considérant ensemble comme un morphe intermédiaire. En réalisant un chi-carré sur ce jeu de données modifié, nous n’obtenons pas plus d’effet du type de population sur la couleur ( $p = 0,919$ ) (Tableau 9).

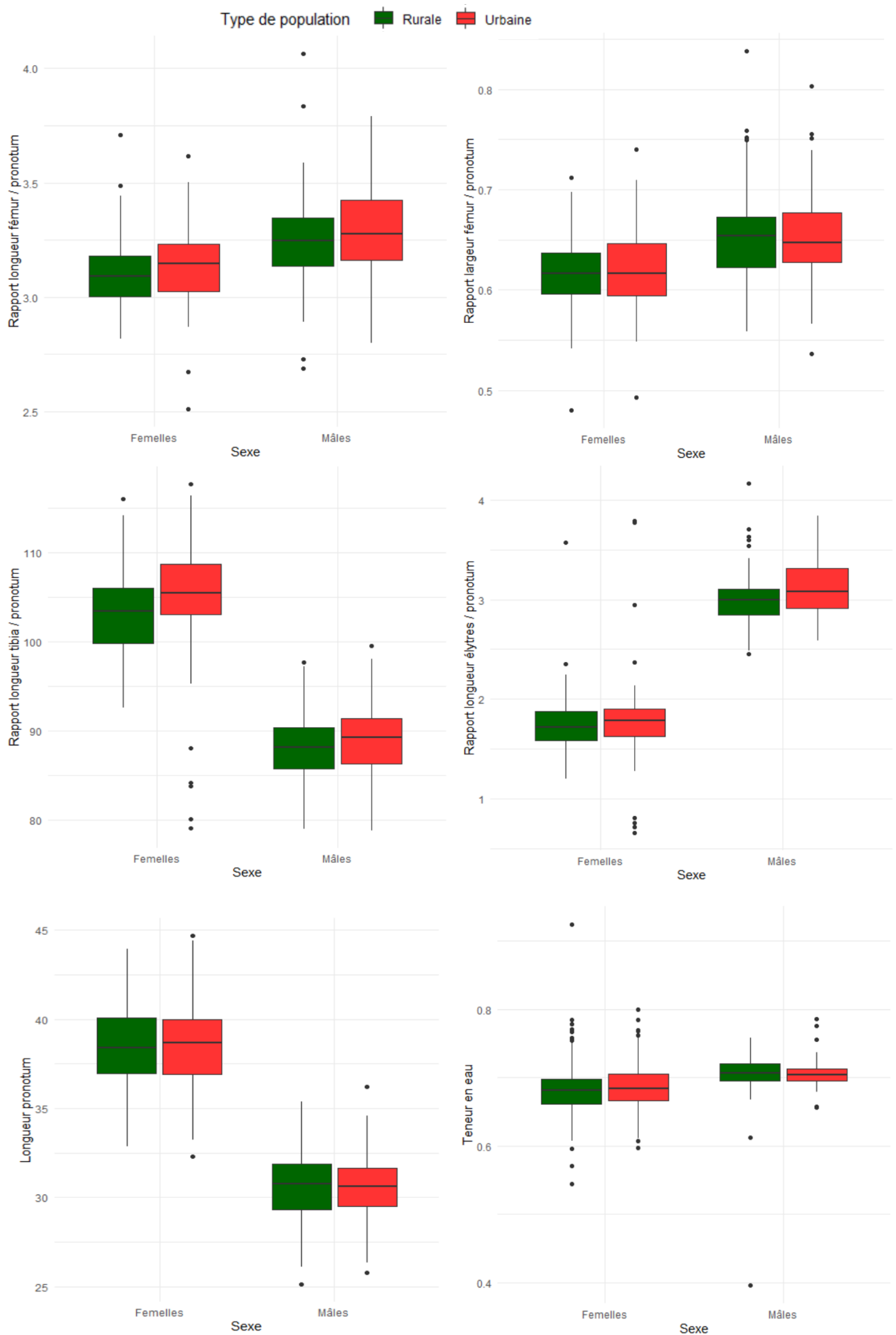
**Tableau 5 :** Corrélation entre les différentes mesures morphologiques une fois corrigées par le pronotum. Les mesures relatives à la teneur en eau n’y figurent pas car elles ont été réalisées sur un échantillon réduit, rendant impossibles à comparer avec les mesures effectuées sur l’échantillon complet.

	Longueur élytres	Largeur fémur	Longueur fémur	Poids frais	Longueur tibia
Longueur élytres	1.00	/	/	/	/
Largeur fémur	0.49	1.00	/	/	/
Longueur fémur	0.50	0.69	1.00	/	/
Poids frais	-0.69	-0.27	-0.23	1.00	/
Longueur tibia	0.59	0.68	0.89	-0.34	1.00

**Tableau 6 :** Corrélation entre les différentes mesures morphologiques relatives à la teneur en eau.

	Poids frais	Poids sec	Pronotum	Poids hydrique	Teneur en eau
Poids frais	1.00	/	/	/	/
Poids sec	0.95	1.00	/	/	/
Pronotum	0.84	0.82	1.00	/	/
Poids hydrique	0.99	0.89	0.82	1.00	/
Teneur en eau	-0.11	-0.38	-0.19	0.03	1.00

Lors des corrélations de Spearman sur les données relatives à la teneur en eau, la plupart des mesures sont fortement corrélées entre elles (Tableau 6). Cependant, la teneur en l'eau l'étant très peu, nous avons choisi de ne pas corriger le jeu de données par le pronotum. Les coefficients de corrélation de la mesure de teneur en eau sont tous assez proches de 0 (Tableau 6). Concernant les modèles, seules les mesures du poids sec des individus mâles et du poids hydrique des femelles semblent être influencées par l'urbanisation. Cependant, avec  $p = 0,067$  et  $p = 0,051$  respectivement, aucun de ces effets n'est significatif. Concernant le poids hydrique des femelles, nous choisissons de ne pas prendre en compte la tendance étant donné que celle-ci n'est due qu'au fait que l'échantillon soit réduit. En effet, en réanalysant les poids frais au moment de la capture seulement sur l'échantillon utilisé pour les poids secs (136 femelles), nous trouvons une différence significative chez les femelles. Le fait que cet effet sur le poids frais ne soit pas visible dans le grand échantillon (245 femelles) nous laisse penser que cela était un effet du hasard dans l'échantillon de 136 femelles. Il est donc possible que la tendance d'effet trouvée pour le poids hydrique soit également un effet du hasard.



**Figure 7:** Représentation des différentes mesures morphologiques en fonction du type de population et du sexe. Attention, mis à part le pronotum et la teneur en eau, toutes ces mesures sont divisées par la longueur du pronotum pour corriger par la taille générale de l'individu. Cependant, pour les modèles utilisés, nous avons plutôt inclus le pronotum comme facteur que divisé la réponse par celui-ci.

**Tableau 7 :** Résultats des tests statistiques (lmm) des mesures morphologiques. Les degrés de liberté ne sont pas indiqués dans le tableau car pour chaque réponse il est égal à 1. Les cases sur fond gris sont les réponses tandis que le type de population et le pronomum sont les facteurs.

	Pronotum	Longueur tibia	Longueur fémur	Largeur fémur	Elytres	Poids frais	Poids sec	Eau	Teneur en eau
<b>Mâles</b>									
Type de population	$X^2 = 0.2275$ P = 0.6334	$X^2 = 3.9498$ P = 0.04688	$X^2 = 7.1674$ P = 0.007424	$X^2 = 1.468$ P = 0.2257	$X^2 = 15.805$ P = 7.020e-05	$X^2 = 6.0686$ P = 0.01376	$X^2 = 3.347$ P = 0.06731	$X^2 = 2.5549$ P = 0.11	$X^2 = 0.1632$ P = 0.6862
Pronotum	/	$X^2 = 50.1867$ P = 1.398e-12	$X^2 = 61.8620$ P = 3.684e-15	$X^2 = 29.558$ P = 5.426e-08	$X^2 = 26.165$ P = 3.135e-07	$X^2 = 58.0345$ P = 2.576e-14	$X^2 = 20.49$ P = 6.001e-06	$X^2 = 15.4259$ P = 8.58e-05	$X^2 = 0.1130$ P = 0.7367
<b>Femelles</b>									
Type de population	$X^2 = 0.1389$ P = 0.7094	$X^2 = 12.141$ P = 0.0004933	$X^2 = 6.2923$ P = 0.01213	$X^2 = 0.072$ P = 0.7884	$X^2 = 2.1915$ P = 0.1387759	$X^2 = 0.2314$ P = 0.6305	$X^2 = 2.6702$ P = 0.1022	$X^2 = 3.8132$ P = 0.05085	$X^2 = 0.1728$ P = 0.6777
Pronotum	/	$X^2 = 141.806$ P < 2.2e-16	$X^2 = 178.3948$ P < 2e-16	$X^2 = 106.628$ P < 2e-16	$X^2 = 12.8625$ P = 0.0003352	$X^2 = 63.4661$ P = 1.632e-15	$X^2 = 18.6198$ P = 1.596e-05	$X^2 = 32.0981$ P = 1.466e-08	$X^2 = 0.1400$ P = 0.7082

**Tableau 8 :** Résultats des tests statistiques de chi-carrés pour la couleur, la manière de sortir de la boîte et la distance de fuite.

	Couleur	Manière de sortir	Distance de fuite
H0 = il n'y a pas d'effet de différence entre les types de population	$X^2 = 2,104$ df = 4 P = 0,7166	$X^2 = 5,848$ df = 2 P = 0,05372	$X^2 = 10,788$ df = 5 P = 0,05575
H0 = il n'y a pas de différence entre les sexes	$X^2 = 6,506$ df = 4 P = 0,1644	$X^2 = 3,552$ df = 2 P = 0,1693	$X^2 = 3,6347$ df = 5 P = 0,6031

**Tableau 9 :** Résultats des tests de chi-carrés pour la couleur, la manière de sortir de la boîte et la distance de fuite une fois certaines catégories fusionnées.

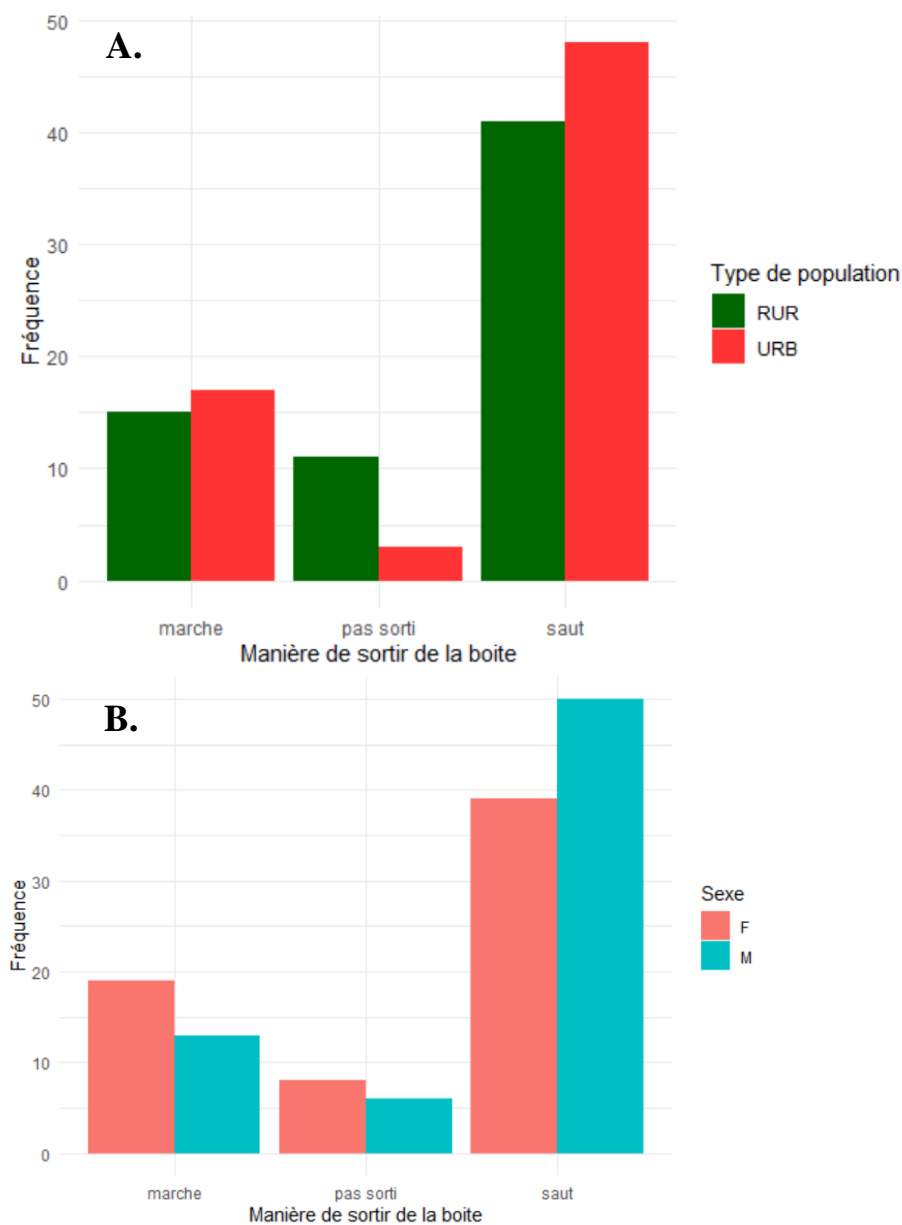
	Couleur (fusionnées)	Manière de sortir (fusionnées)	Distance de fuite (fusionnées)
H0 = il n'y a pas d'effet de différence entre les types de population	$X^2 = 0,16845$ df = 2 P = 0,9192	$X^2 = 4,0217$ df = 1 P = 0,04492	$X^2 = 3,8741$ df = 3 P = 0,2754
H0 = il n'y a pas de différence entre les sexes	/	$X^2 = 0,13706$ df = 1 P = 0,7112	$X^2 = 2,3584$ df = 3 P = 0,5014

**Tableau 10 :** Résultats de l'analyse de Cox du temps avant de quitter la boîte. Les degrés de liberté ne sont pas indiqués dans le tableau car pour chaque réponse il est égal à 1. Les cases sur fond gris sont les facteurs.

	Sexe	Type de population	Sexe:Type de population	Ordre de passage	Température	Humidité
	$X^2 = 2,9649$ P = 0,07027	$X^2 = 3,2767$ P = 0,07027	$X^2 = 0,7227$ P = 0,39527	$X^2 = 1,7469$ P = 0,18627	$X^2 = 1,5070$ P = 0,21959	$X^2 = 1,1175$ P = 0,29043

## 2. Expériences comportementales

Le chi-carré testant la proportion de criquets étant sortis en marchant, sautant, ou n'étant pas sortis en fonction du sexe, ne montre aucun effet de ce dernier ( $p = 0,169$ ) (Tableau 8, Figure 8B). Concernant la différence de manière de sortir entre types de population, le chi-carré montre une tendance d'effet ( $p = 0,054$ ) (Tableau 8, Figure 8A). D'après l'histogramme, il semble que seule la catégorie « pas sorti » montre une différence, avec une plus grande proportion d'individus ruraux. Cette différence est confirmée en réalisant un chi-carré fusionnant la marche et le saut comme une seule donnée « sorti » et en comparant avec le nombre de criquets n'étant pas sortis (Tableau 9). La différence entre les deux types de population est significative ( $p =$



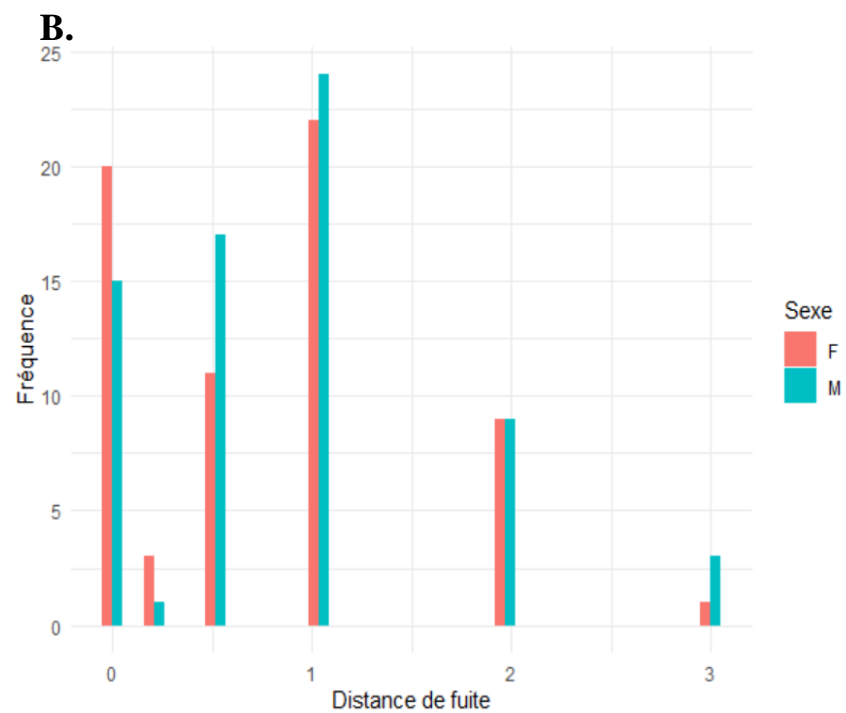
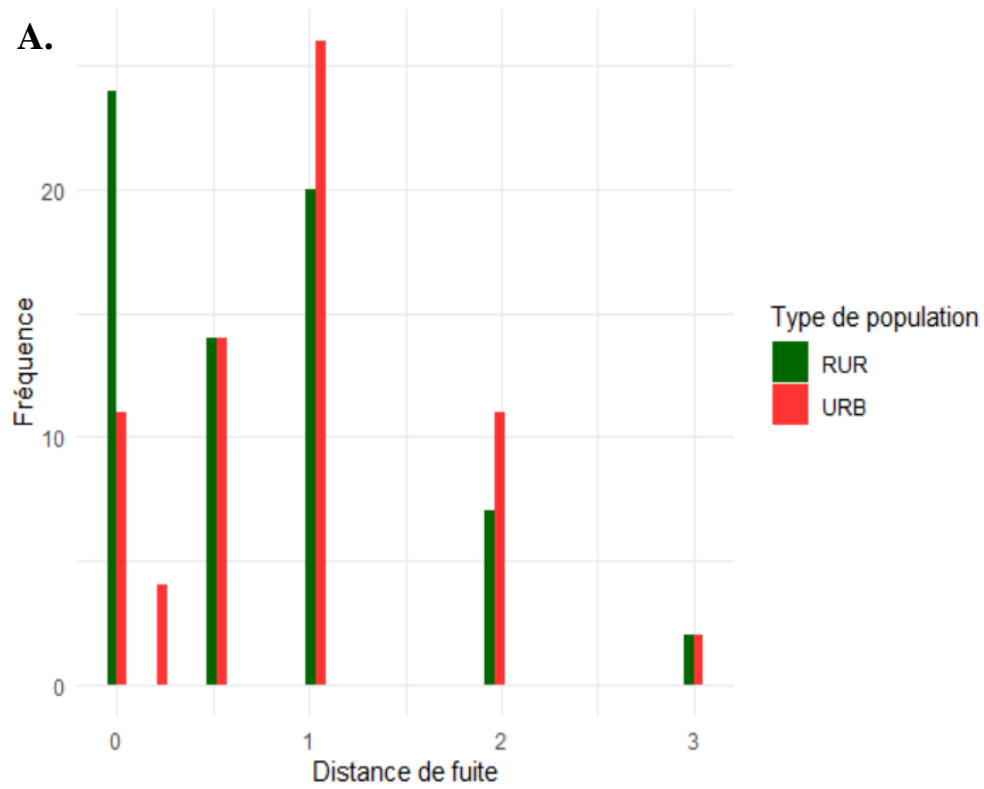
**Figure 8 :** Représentation graphique des fréquences dans les différentes catégories de manière de sortir de la boîte en fonction du type de population (A) et du sexe (B).

0,045). En revanche, en réalisant un chi-carré seulement sur les individus sortis, il n'y a pas de différence significative de manière de sortir en fonction du type de population ( $p = 0,999$ ).

L'analyse de Cox montre la présence d'une tendance pour le type de population ( $p = 0,070$ ) et pour le sexe ( $p = 0,085$ ) sur le temps avant de quitter la boîte (Tableau 10). Les facteurs d'ordre de passage, de température et d'humidité lors du test ne présentent pas d'effet significatif ( $p = 0,186$ ,  $p = 0,219$  et  $p = 0,290$  respectivement). La température et l'humidité lors du test sont par ailleurs inversement corrélées (coefficient de corrélation = - 0,93).

Malgré l'absence d'interaction significative entre le type de population et le sexe, et ayant déjà testé séparément les sexes pour la morphologie à cause du dimorphisme sexuel connu chez cette espèce, nous nous sommes permis de tester les deux sexes séparément avec des analyses de Cox. Il en est ressorti que les femelles urbaines quittent la boîte significativement plus rapidement que les femelles rurales ( $p = 0,028$ ). Cet effet n'est pas visible chez les individus mâles ( $p = 0,444$ ).

Le chi-carré testant la proportion d'individus ayant fui à chaque distance montre la présence d'une tendance entre les populations urbaines et rurales ( $p = 0,056$ ), tandis que le sexe ne montre pas de différence significative ( $p = 0,603$ ) (Tableau 8, Figure 9). Cependant, certaines catégories comportant un trop petit nombre d'individus, nous avons refait le test en les fusionnant avec les catégories voisines. Avec les nouvelles catégories « 0 à ¼ de pied », « ½ pied », « 1 pied », « 2 à 3 pieds », la tendance entre types de populations disparaît ( $p = 0,275$ ) (Tableau 9).



**Figure 9** : Représentation graphique des fréquences dans les différentes distances d'initiation de fuite en fonction du type de population (A) et du sexe (B).

## VI. Discussion

Ce mémoire avait pour objectif de comparer la morphologie et le comportement des populations rurales et urbaines de *Chorthippus parallelus*. Nos mesures montrent effectivement des différences de traits entre les individus ruraux et urbains. Les traits morphologiques liés à la dispersion sont ainsi plus développés dans les populations urbaines. Les élytres sont plus longs en environnement urbain seulement pour les mâles. La taille et la couleur, quant à elles, ne sont pas influencées par l'urbanisation dans nos résultats. Pour le comportement, la seule différence significative porte sur la proportion d'individus étant sortis de la boîte, plus élevée en milieu urbain. Nous remarquons également une tendance des individus urbains à sortir de la boîte plus rapidement que leurs conspécifiques ruraux.

### 1. Morphologie

Concernant les mesures morphologiques, nous avons fait l'hypothèse que la fragmentation de l'habitat, plus marquée en milieu urbain, provoquerait une sélection des criquets présentant de meilleures capacités de dispersion. Notre hypothèse proposait également que l'îlot de chaleur urbain sélectionnerait des individus avec des membres plus longs, selon la règle de Allen. Ces deux prédictions devaient se traduire par des tibias et fémurs plus longs pour les individus vivant dans les zones urbanisées. Nos résultats confirment ces hypothèses, avec des longueurs des tibias et des fémurs significativement plus grandes en milieu urbain pour les deux sexes. Ces résultats vont dans le même sens que ceux obtenus par Thomas et al. (1998) et Hill et al. (1999) sur Lépidoptères, pour lesquels la morphologie de dispersion était plus développée dans les environnements plus fragmentés. Pour les Orthoptères, l'étude de San Martin y Gomez et Van Dyck (2012) sur l'espèce *C. brunneus* a montré également des fémurs et tibias plus longs en milieu urbain.

Concernant l'îlot de chaleur urbain, les individus étudiés par San Martin y Gomez et Van Dyck (2012) n'ont pas montré d'effet de la température d'élevage sur la longueur des fémurs. Cette information permet d'écarter la possibilité de plasticité phénotypique de la longueur des membres en réponse à la chaleur. En revanche, cela n'exclut pas la possibilité d'une sélection par l'îlot de chaleur urbain des gènes responsables de membres plus longs en milieu urbain, allant dans le sens de la règle de Allen. Concernant *C. parallelus*, nous ne savons pas si elle répond de manière plastique à la chaleur. Les résultats de Köhler et al. (2017) sur *C. parallelus* ont montré des fémurs plus longs dans les sites à de plus basses altitudes. Selon les auteurs, cela

indique un respect de la règle de Allen pour cette espèce. Cependant, cette différence pourrait résulter d'une sélection ou d'une plasticité phénotypique.

Nous manquons d'informations sur les autres appendices des individus de notre étude pour différencier les effets de fragmentation et d'îlot de chaleur urbain. Il aurait en effet fallu mesurer les pattes antérieures et médianes pour voir si celles-ci étaient effectivement plus longues en milieu urbain. En supposant que les criquets de l'espèce *C. parallelus* dispersent majoritairement par le saut, une différence de longueur des membres antérieurs et médians entre les populations rurales et urbaines serait vraisemblablement due à un effet de température ambiante plutôt que de fragmentation de l'habitat. N'ayant pas mesuré les membres antérieurs et médians dans le cadre de cette étude, et sachant que la règle de Allen n'a pas été démontrée comme avérée, nous supposons que c'est la fragmentation de l'habitat qui a le plus d'effet sur les tibias et fémurs de nos criquets.

Concernant la largeur des fémurs, nous avons émis l'hypothèse que cette mesure indique la capacité de dispersion des individus. Nous n'avons cependant pas trouvé de différence significative entre les populations rurales et urbaines, bien que les fémurs et tibias urbains soient significativement plus longs que les ruraux. Ce résultat est étonnant étant donné que ces trois mesures sont plutôt corrélées entre elles. Cependant, n'ayant pas effectué les corrélations séparément pour les deux sexes, contrairement aux modèles, il se peut que cette incohérence provienne de là. Ces résultats suggèrent que la largeur du fémur n'est pas un bon indicateur de la capacité de dispersion, ou que d'autres effets masquent celui de la fragmentation. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour distinguer ces effets.

Les élytres des individus mâles urbains étaient significativement plus longs que ceux des mâles ruraux. Cet effet n'était pas visible chez les femelles. Cela indique une interaction entre le type de population et le sexe. Ces résultats sont similaires à ceux de Köhler et al. (2017), ayant également trouvé une différence de longueurs d'élytres uniquement chez les mâles. Selon eux, si avoir de longs élytres améliore l'attractivité du chant des individus, la sélection sexuelle pourrait favoriser ce trait. Celui-ci apparaîtrait à de basses altitudes, mais pas forcément dans les conditions plus difficiles des zones de hautes altitudes, où la sélection sexuelle pourrait être contrecarrée par la sélection naturelle, limitant la taille des élytres dans un environnement présentant des températures plus froides pour minimiser les pertes de chaleur des individus. Un phénomène similaire pourrait avoir lieu entre les zones urbaines et rurales, ces dernières étant plus fraîches que les premières. En effet, dans les zones urbaines, la sélection sexuelle irait dans

le même sens que la sélection naturelle, favorisant de longs élytres pour la sélection sexuelle, et favorisant de longs membres (dont les élytres) suivant la règle de Allen.

Un phénomène pouvant exercer une sélection sexuelle orientée vers de longs élytres pourrait être celui de la pollution sonore. En effet, les criquets mâles produisant du son en frottant les dents de leur fémur arrière contre une veine saillante de leurs élytres, il se pourrait que présenter des élytres plus longs en milieu urbain soit avantageux. Il a déjà été montré chez différentes espèces d'oiseaux que les individus urbains chantaient à des fréquences plus hautes que leurs conspécifiques ruraux (Nemeth and Brumm, 2009; Slabbekoorn and den Boer-Visser, 2006; Slabbekoorn and Peet, 2003). Ce changement a également été démontré sur des criquets (Lampe et al., 2014, 2012). La plasticité phénotypique semblait dans leur cas être responsable de ce changement. Les traits morphologiques et physiologiques permettant aux criquets mâles de répondre aux bruits d'origine anthropique sont peu connus, cependant les mécanismes de production du son chez ces animaux ont déjà été bien étudiés (Lampe et al., 2014). L'étude de Meyer et Elsner (1996) sur 20 espèces différentes (dont *C. parallelus*) montre que la longueur des élytres n'a pas d'effet sur la gamme de fréquences du son produit. Ce résultat va à l'encontre de notre hypothèse selon laquelle la pollution sonore serait la cause des élytres plus longs retrouvés chez les mâles urbains. Par ailleurs, les résultats obtenus par Waterschoot et al. (Soumis) sur l'espèce *C. brunneus* ont montré une tendance des élytres à être plus courtes en milieu urbain et la fréquence maximale à être plus basse, allant à l'encontre de nos résultats. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour étudier l'effet de la pollution sonore sur la longueur des élytres chez *C. parallelus*.

D'une tout autre manière, il se pourrait que ce soit la sélection par la fragmentation et non la sélection sexuelle qui soit responsable de ces plus longs élytres chez les mâles urbains. En effet, en supposant que pour notre espèce, les ailes (approximées par la longueur des élytres) jouent un rôle dans le saut, et donc dans la dispersion, il paraît probable que celles-ci soient plus longues en environnement urbain. Nous pourrions expliquer l'absence d'effet chez les femelles par le fait que chez elles les élytres et ailes sont vraiment vestigiaux, jouant peut-être un rôle moindre dans le saut et donc dans la dispersion. Cependant, nous n'avons pas de preuve du lien entre dispersion et longueur d'ailes pour les individus brachyptères de cette espèce. Des recherches plus poussées à ce sujet sont donc nécessaires pour confirmer ou infirmer cette hypothèse.

Nous avons fait l'hypothèse que les températures plus élevées en milieu urbain sélectionneraient les individus de plus grande taille, suivant ainsi l'inverse de la règle de

Bergmann (Allen, 1877; Fan et al., 2019). Nous n'avons pourtant pas trouvé de différence significative de taille (approximée par la longueur du pronotum) entre les populations rurales et urbaines. Nos résultats vont cependant dans le même sens que ceux obtenus par Köhler et al. (2017), n'ayant pas non plus trouvé de différence significative de pronotum entre les populations vivant dans des températures plus ou moins élevées. De la même manière que ces auteurs, nos résultats semblent suivre la règle de Allen, mais ne suivent pas ni ne vont à l'encontre de celle de Bergmann.

Comme dit précédent, la règle de Bergmann et celle de Allen n'ont pas été démontrées comme avérées. Il est d'autant plus possible qu'elles ne soient pas applicables pour les Orthoptères, qui ont tendance à réguler leur température de manière comportementale (Willott, 1997). Cependant, plusieurs études présentées plus tôt dans de ce mémoire (Dingle et al., 1990; Masaki, 1983, 1967; Mousseau, 1997; Mousseau and Roff, 1989; Orr, 1996; Telfer and Hassall, 1999), dont une effectuée en jardin commun (Willott and Hassall, 1998), montraient un effet de la température environnementale allant dans le sens inverse de la règle des Bergmann sur les Orthoptères.

D'un autre côté, l'hypothèse selon laquelle la fragmentation et la chaleur des villes conduiraient toutes les deux à favoriser des individus plus grands en milieu urbain n'est pas vérifiée par nos résultats. Il est possible que dans notre cas, les effets de l'îlot de chaleur urbain et de la fragmentation sur la taille soient masqués par d'autres déterminants de la taille du corps. Evans et al. (2010) présentent l'hypothèse que la taille du corps en milieu urbain est déterminée par un trade-off entre le taux de reproduction et la mortalité, qui sont influencés par différents facteurs liés à la disponibilité en nourriture. Ainsi, il est possible que des individus d'une certaine espèce trouvent en ville plus de nourriture disponible que leurs conspécifiques ruraux, conduisant à un effet positif de l'urbanisation sur la taille chez cette espèce. Ce phénomène a déjà été documenté chez des carnivores commensaux des humains (Yom-Tov, 2003), mais pas chez les Orthoptères, pour lesquels il est moins probable que les sources de nourriture anthropique aient une influence. En effet, notre espèce d'intérêt se nourrissant exclusivement d'herbe, c'est plutôt l'effet inverse que l'on pourrait s'attendre à trouver : des individus de taille réduite en ville à cause de la moins grande qualité et diversité de nourriture (Grayson and Hassall, 1985; Zvereva and Kozlov, 2006). Par ailleurs, San Martin y Gomez et Van Dyck (2012) ont suggéré que la densité de population pourrait réduire la masse corporelle (que nous pouvons considérer comme un proxy de la taille générale). Ces effets pourraient éventuellement

annuler celui de la thermorégulation et celui de la capacité de dispersion, expliquant l'absence d'influence de l'urbanisation sur la taille du corps dans nos résultats.

L'hypothèse avait été faite que les individus urbains contiendraient plus d'eau que leurs conspécifiques ruraux, pour faire face à la dessiccation plus probable en ville. Nous n'avons pas trouvé de différence significative de teneur en eau dans l'échantillon analysé. Ce résultat est cohérent avec les corrélations de Spearman, ayant montré de fortes corrélations entre le poids frais, le poids sec et le poids hydrique, mais pas avec la teneur en eau. Ce résultat ayant été obtenu sur les deux sexes confondus est logique, et indique que la teneur en eau est similaire pour tous les criquets, quel que soit leur poids frais. Nos résultats des modèles concernant les autres mesures relatives à la teneur en eau montrent une tendance pour le poids frais et le poids secs uniquement chez les mâles, les urbains étant plus légers que les ruraux. Cependant, cette différence ne s'accompagne pas d'une modification du poids hydrique ni de la teneur en eau. Cela est étonnant car avec une diminution de poids frais, une tendance de diminution de poids sec en milieu urbain et un poids hydrique constant, nous nous attendrions à ce que la teneur en eau augmente. Nous n'avons pas d'explication pour cette incohérence dans l'échantillon des mâles. D'autre part, il est plus prudent de ne pas faire de conclusions de l'effet de l'urbanisation sur la résistance au stress de dessiccation sur *C. parallelus* seulement sur base de leur contenu en eau. En effet, comme expliqué par Gibbs et Matzkin (2001), plusieurs mécanismes sont susceptibles d'augmenter la résistance au stress de dessiccation, par exemple en réduisant la perte d'eau ou en tolérant mieux celle-ci. Ces deux mécanismes ne sont pas visibles seulement en mesurant la teneur en eau des criquets, il est donc possible que l'un d'eux soit effectivement plus développé chez les individus urbains de *C. parallelus*. Des recherches supplémentaires sur la résistance à la dessiccation de cette espèce sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

Concernant la couleur des criquets, nous avons fait l'hypothèse d'une plus grande proportion de criquets clairs en milieu urbain par rapport au milieu rural, pour des raisons de thermorégulation. Dans nos résultats, aucune différence significative n'a été trouvée. Il est donc difficile de dégager un effet d'îlot de chaleur urbain sur la coloration des criquets. Ces résultats vont à l'encontre des conclusions faites par Köhler et al. (2017), qui montraient une différence de proportion des morphes en fonction de l'altitude. Selon eux, la proportion plus importante d'individus bruns à de hautes altitudes peut être due à des capacités de thermorégulation différentes entre les morphes. Cette supposition suit la conclusion de Clusella Trullas et al. (2007), selon laquelle les organismes de couleurs plus foncées ont tendance à se réchauffer plus rapidement à un niveau de radiation solaire donné que ceux de couleurs plus claires.

L'absence d'effet de l'urbanisation, et donc de la chaleur de l'environnement, dans nos résultats pourrait être due au fait que le classement en catégories n'indique pas la clarté de la couleur. En effet, lors de l'analyse morphologique, nous avons pu remarquer que les criquets bruns pouvaient être très foncés, tirant sur le noir, ou assez clairs, presque beiges. Mais étant donné que nous ne pouvions pas multiplier les catégories ni vraiment définir de manière arbitraire quelle était la limite entre clair et foncé, nous avons décidé d'ignorer cette subtilité. Il est cependant important de tenir compte du fait que cela a pu rendre l'effet de la température difficile à détecter. L'idéal serait donc de réitérer la mesure des couleurs en créant une échelle traduisant leur clarté de manière numérique, permettant une variable continue. Cela permettrait des analyses plus fines et peut-être la détection d'un effet. Nous soulignons tout de même que lors de leurs expériences, Köhler et al. (2017) ont affirmé que leurs criquets bruns étaient plus foncés que les autres morphes, de la même manière que nous, et ont trouvé un effet de l'altitude sur la proportion des différents morphes. Nous pouvons donc également supposer que nos criquets bruns étaient plus foncés que les autres morphes.

Une autre explication de l'absence d'effet dans nos résultats, contrairement à ceux de Köhler et al. (2017), pourrait être que dans leur étude c'est le rayonnement solaire et non la température environnementale qui jouait un rôle dans la distribution de morphes de couleur chez *C. parallelus* dans leur étude. En effet, les individus mélaniques étant plus résistants aux ultraviolets que leurs conspécifiques non mélaniques (Majerus and Majerus, 1998), le fait qu'ils soient plus nombreux en altitude pourrait être dû à l'intensité plus forte des rayons ultraviolets. Dans le cas des zones urbaines, nous n'avons pas d'informations sur l'intensité des rayons ultraviolets dans les zones urbaines et rurales. Cependant, si la ville et la campagne se trouvent à des altitudes et des latitudes proches, celle-ci ne devrait pas beaucoup varier.

Il se pourrait également que, de la même manière que pour la taille, l'effet de l'îlot de chaleur urbain soit masqué par d'autres facteurs. En effet, la couleur des individus ne fait pas seulement l'objet d'une sélection par la température de l'environnement. Par exemple, il se pourrait que les criquets de différentes couleurs ne soient pas perçus de la même manière par les prédateurs (Ahnesjö and Forsman, 2006; Dieker et al., 2018), et que les communautés de ces dernières soient différentes entre la ville et la campagne. Une contre-sélection des individus clairs en ville pourrait ainsi s'opérer si ceux-ci sont également plus visibles par les prédateurs urbains. D'un autre côté, l'habitat en lui-même et les plantes présentes dans celui-ci pourraient jouer un rôle. L'étude de Unsicker et al. (2008) sur des femelles de *C. parallelus* a montré que le paramètre environnemental influençant le plus la fréquence des morphes bruns était la composition de la

communauté végétale. L'abondance des femelles brunes augmentait avec la richesse spécifique des plantes (Unsicker et al., 2008). Selon les auteurs, ce phénomène pourrait entre autres être dû à l'augmentation du nombre potentiel d'espèces sur lesquelles se nourrir. Si dans les sites urbains de notre étude, la richesse spécifique des végétaux était plus faible, cet effet pourrait avoir contrebalancé celui de la température ambiante. Une quantification de la richesse spécifique des végétaux dans nos différents sites pourrait contribuer à comprendre l'effet de l'urbanisation sur la couleur de cette espèce. Enfin, des taux de migration importants pourraient maintenir des proportions de morphes de couleur similaires entre les milieux urbains et ruraux, contrebalançant la sélection opérée par le climat local de la ville ou de la campagne (Dieker et al., 2018). Des recherches plus poussées sur la dynamique des populations de *C. parallelus* et sur les communautés de prédateurs et de végétaux sont nécessaires pour déterminer le rôle de ces différents facteurs dans la distribution des morphes de couleur au sein des populations urbaines et rurales.

## 2. Comportement

Il existe à présent un certain nombre d'études décrivant les modifications comportementales dues à l'environnement urbain (Lowry et al., 2013). En effet, les pressions sur les individus trouvées en ville peuvent les pousser à ajuster leurs comportements, pouvant ensuite mener à une sélection de certains patterns comportementaux.

L'hypothèse faite avançait que les criquets urbains auraient un comportement plus explorateur que leurs conspécifiques ruraux, se traduisant entre autres par un temps plus court avant de sortir de leur boîte de test. Dans nos résultats, les individus urbains ont effectivement montré une tendance à quitter la boîte plus rapidement que les ruraux, mais cette différence n'était pas significative. Par ailleurs, pour la manière de sortir de la boîte, la seule catégorie montrant une différence significative de proportion entre les individus ruraux et urbains était « pas sorti », avec plus d'individus ruraux. Cela va dans le même sens que les conclusions du temps avant de sortir de la boîte. En effet, ces deux résultats indiquent une plus grande propension des individus urbains à sortir de la boîte.

Ces résultats, bien que peu marqués, semblent montrer un impact de l'urbanisation sur le comportement d'exploration de *C. parallelus*. Ils vont d'ailleurs dans le sens de ceux obtenus par Thompson et al. (2018), pour qui les individus urbains de *Poecile atricapillus* étaient des explorateurs plus rapides que leurs conspécifiques ruraux.

Nous avons prédit que la distance d'initiation de fuite, utilisée comme proxy du comportement de témérité, serait plus courte pour les individus urbains que les ruraux. Dans nos résultats, nous n'avons pas obtenu de résultats significatifs, et la tendance d'effet a disparu une fois que nous avons fusionné les catégories comportant un faible effectif avec leurs voisines. Cela suggère que l'urbanisation n'a pas d'effet sur la témérité de *C. parallelus*, ou que notre échantillon était trop petit pour le détecter. Il se pourrait également que le fait d'avoir mesuré la distance de fuite sous forme de catégories nous ait empêchés de détecter un effet, car ne permettant pas une grande précision dans les analyses. Cette méthode est d'ailleurs différente du reste de la littérature sur le sujet. Une autre explication possible de l'absence d'effet peut être que cette mesure n'a à notre connaissance jamais été effectuée sur des insectes, ou du moins sur des Orthoptères. Il nous est donc difficile de savoir si la distance d'initiation de fuite est un bon indicateur de la témérité de ce taxon.

### 3. Association entre morphologie et comportement

Nous avons pu voir dans le cadre de ce mémoire que la morphologie fonctionnelle des criquets est bel et bien influencée par l'urbanisation chez *C. parallelus*, sans trouver d'effets marqués sur le comportement. Il est possible que cela soit dû à la nature plutôt exploratoire de nos mesures comportementales, ne permettant pas de nous assurer de leur validité biologique.

Nous pouvons cependant souligner que les quelques résultats obtenus dans les analyses comportementales vont dans le sens de ceux obtenus avec les mesures morphologiques. En effet, dans les deux cas, les criquets urbains semblent être les plus disperseurs que leurs conspécifiques ruraux, sans doute à cause de la fragmentation de leur habitat. Cet effet se montre à la fois au niveau de la capacité de dispersion (morphologie fonctionnelle de dispersion, c'est-à-dire des fémurs et tibias plus longs), et semble se montrer au niveau de la propension à quitter une parcelle d'habitat (comportement d'exploration). Il semble donc que pour cette espèce, la sélection se fait en faveur d'individus plus disperseurs. Nous soulignons cependant que le comportement plus explorateur des individus urbains n'induit pas forcément qu'ils sont plus disperseurs, mais pourrait simplement correspondre au besoin de ceux-ci de constamment actualiser les informations sur leur environnement changeant (Renner, 1990; Thompson et al., 2018). Dans les deux cas, cette différence trouvée dans nos résultats, bien que légère, pourrait indiquer que les individus urbains ont acquis un comportement plus explorateur, ou que ce type de comportements a été sélectionné par des pressions de sélection particulières à la ville. Ces

pressions de sélection pourraient être la fragmentation ou les perturbations dues à l'activité humaine.

Comme dit précédemment, la consanguinité et la compétition entre les pairs ont tendance à être plus élevées en milieu urbain à cause de la taille réduite des parcelles d'habitat. Le fait que, pour *C. parallelus*, les individus les plus disperseurs soient sélectionnés pourrait mener à contrebalancer cet effet, favorisant les échanges de gènes entre les populations (Cheptou et al., 2017; Hargreaves et al., 2015; Kubisch et al., 2013). Cependant, si les parcelles d'habitat urbain sont trop éloignées les unes des autres, la présence d'individus plus disperseurs en milieu urbain pourrait être maladaptative, menant à perdre plus d'individus dans la matrice hostile. Cet effet a déjà été montré de manière interspécifique par Reinhardt et al. (2005) sur les Orthoptères. Dans son étude, les espèces les plus disperseuses présentaient une plus forte mortalité en environnement fragmenté. Cela pourrait s'expliquer par le fait que parmi les individus quittant une parcelle d'habitat favorable, un grand nombre n'en trouvent jamais d'autres, et ne s'établissent donc jamais dans une autre population. Comme souligné par Thomas (2000), ce phénomène laisse la population d'origine plus petite, et donc vulnérable, car sensible à l'extinction stochastique. De plus, si le nombre d'individus perdus par émigration à chaque génération dépasse le nombre remplacé par reproduction ou immigration, la population risque de s'éteindre de façon déterministe. Dans le cas de *C. parallelus*, notre hypothèse la rapprochant de l'espèce *Chorthippus montanus* lui attribuait une faible mobilité. Pour rappel, cette dernière espèce ne dispersait pas plus loin que 104 m dans l'étude de Weyer et al. (2012). Dans le cas où les parcelles d'habitat en milieu urbain seraient majoritairement plus distantes les unes des autres que 104 m, il se pourrait que les fémurs et tibias plus grands en milieu urbain soient maladaptatifs, menant ainsi les populations urbaines à une possible extinction. Nous devrions donc voir les populations décliner au fil des ans dans nos sites. Cela ne semble pas être le cas (Communication personnelle, Béranger Waterschoot), mais des mesures quantitatives de la dynamique des populations dans nos sites seraient utiles pour le confirmer.

Concernant l'adaptation à l'îlot de chaleur urbain, l'absence d'effet dans nos résultats de mesures morphologiques pourrait suggérer que les individus de notre espèce d'intérêt n'ont pas encore développé d'adaptation à cet aspect environnemental. Cependant, ces sites étant échantillonnés depuis un certain nombre d'années pour des individus de *C. parallelus*, il y a déjà eu de nombreuses générations dans les différents sites urbains (Communication personnelle, Béranger Waterschoot). Il se pourrait également, comme expliqué précédemment, que la pression de sélection amenée par l'îlot de chaleur urbain ne soit pas assez forte pour

induire un réel changement des traits de *C. parallelus*, ou qu'elle soit contrebalancée par d'autres pressions de sélection. Nous avons donné l'exemple de la visibilité par les prédateurs pour la couleur, mais cela pourrait être le cas des autres traits morphologiques. D'un autre côté, il est possible que les ressources environnementales disponibles en ville ne permettent pas aux individus d'atteindre la valeur optimale du trait considéré, comme mentionné pour la taille, qui pourrait être réduite par la moindre qualité de la nourriture en milieu urbain. Dans ce dernier cas, si le fait de ne pas atteindre une taille optimale était vraiment maladaptatif, les populations pourraient décliner. Cependant, comme dit précédemment, cela ne semble pas être le cas (Communication personnelle, Béranger Waterschoot). Il se pourrait également que les populations urbaines soient des populations puits, constamment alimentées par des individus ruraux. Cette hypothèse expliquerait pourquoi les individus récoltés en milieu urbain n'ont pas encore développé d'adaptation pour la taille, et possèdent une morphologie de disperseurs. En effet, ceux-ci constitueraient un échantillon non aléatoire des populations rurales, regroupant les individus ayant la plus grande capacité de dispersion pour arriver en milieu urbain. Cette hypothèse pourrait également expliquer pourquoi la morphologie de dispersion des individus urbains est plus marquée dans nos résultats.

## 4. Sources de biais et imprécisions dans les mesures

### A. Sites d'échantillonnage

Nous avons choisi de ne pas tester le facteur site (ou population) pour des raisons statistiques, mais il se peut que celui-ci ait tout de même un effet. Les sites ont été classés comme ruraux et urbains sur base d'un pourcentage d'urbanisation calculé d'après les zones construites dans un rayon de 500m, mais ce pourcentage d'urbanisation était grandement variable en prenant un rayon plus large. Par ailleurs, ce pourcentage ne prend en compte que les constructions, il est donc un bon indicateur de la fragmentation ou de l'îlot de chaleur urbain (ces deux phénomènes étant causés par les constructions anthropiques) mais la pollution sonore ou le passage d'humains à proximité ne sont pas indiqués. Pourtant, ces derniers facteurs pourraient par exemple avoir un effet sur la témérité des criquets ou sur la longueur des élytres des mâles.

D'un autre côté, nous n'avons trouvé aucune différence significative de taille et de couleur entre les criquets ruraux et urbains de cette étude, malgré nos hypothèses de l'effet de l'îlot de chaleur sur ces traits. Cette absence de résultats dans notre étude pourrait provenir d'un trop petit

échantillon de sites, mais peut nous amener à questionner l'importance du phénomène d'îlot de chaleur dans les sites sélectionnés. En effet, il se pourrait que dans notre cas, les différences de température entre les sites urbains et ruraux ne soient pas assez marquées pour avoir un effet sur les criquets, ne provoquant donc pas de sélection de certains traits comportementaux. En effet, les mesures réalisées par Kaiser et al. (2016) dans des zones de végétation forestière entre le 30 août et le 8 octobre, n'ont montré qu'une différence de 1°C entre le milieu urbain et le milieu rural. L'étude prenant place en Région flamande, dans les alentours de Leuven, il se pourrait que cette différence soit également minimale dans le cas de nos sites. Les auteurs suggèrent cependant que des zones de végétation ouverte seraient susceptibles de montrer de plus grandes différences en fonction du niveau d'urbanisation. Pour pouvoir vérifier cette hypothèse, il faudrait mesurer de manière précise les variations de température dans nos sites d'intérêt. D'un autre côté, comme dit précédemment, il se peut que l'absence d'effet de l'urbanisation sur nos individus soit due au fait que de nombreux phénomènes régissent la taille et la couleur, et la température n'est certainement pas le seul paramètre déterminant ceux-ci.

Une future recherche impliquant ces sites pourrait y mesurer de manière précise les changements de température, les différents types de bruits ambiants, ainsi que le nombre de passages d'humains et de véhicules. Cela permettrait de s'assurer des réelles différences de paramètres environnementaux entre les sites ruraux et urbains et de quantifier la variabilité au sein des sites ruraux et urbains.

## B. Échantillonnage possiblement non aléatoire

Durant les quatre jours de récoltes pendant l'été 2020, nous avons veillé à capturer les individus de manière aléatoire dans les différents sites, en relâchant tout de même les juvéniles pour effectuer nos mesures seulement sur des adultes. Cependant, le site de Sint-Niklaas étant de très petite taille et comportant peu d'individus, nous avons parfois dû garder les juvéniles capturés pour arriver au nombre de 6 individus par jour et par site. Même si le nombre de juvéniles restait faible, il est possible que le fait qu'ils se trouvaient majoritairement dans un site urbain ait biaisé les analyses.

Par ailleurs, nous n'avons capturé presque aucun individu macroptère, étant donné la difficulté de les suivre. Cependant, ces individus pouvant jouer un rôle majeur dans la dispersion et la connectivité entre populations, il est possible que ne pas les inclure dans nos analyses ait eu un impact. Des recherches supplémentaires sur la fréquence des macroptères chez *C. parallelus*, ou la longueur des ailes de ceux-ci en fonction du milieu d'origine pourraient nous permettre

d'étudier ces hypothèses. En effet, la pertinence écologique des macroptères dépend à la fois de leur capacité de vol, mais aussi de leur fréquence (Poniatowski and Fartmann, 2011). Marshall et Haes (1988) rapportent d'ailleurs que pour *C. parallelus*, le nombre d'individus macroptères augmente lorsqu'une population devient trop importante. Pour l'espèce *Metrioptera roeselii*, Wissmann et al. (2008) ont peu attribué l'expansion de l'aire de répartition aux macroptères en raison de leur rareté. Une recherche sur *C. parallelus* est nécessaire pour connaître l'importance des macroptères dans la dispersion, et la variation de leur nombre et de leurs capacités de dispersion en fonction de la fragmentation de l'habitat.

### C. Expériences comportementales : tests en extérieur

Tester les comportements des criquets dans une arène semi-naturelle était selon nous un bon compromis entre les tests sur le terrain et ceux en laboratoire pour tenter de se rapprocher des réponses des individus dans leur milieu naturel. En effet, comme l'expliquent Calisi et Bentley (2009), les comportements des individus peuvent différer fortement entre l'étude en laboratoire et sur le terrain. Nos expériences à l'extérieur ont tenté de se rapprocher du milieu naturel de l'espèce, en étant effectuées dans de l'herbe, sous une couverture nuageuse changeante, avec des températures et une humidité évoluant au fil de la journée, un vent et un bruit ambiant variable. Le fait de tout de même définir une arène fixe avec un enclos nous a tout de même permis de tester les criquets dans ces conditions naturelles sans risquer de perdre ensuite ceux-ci, empêchant de mesurer leur morphologie.

Notre dispositif expérimental cumulait donc plusieurs avantages des tests en laboratoire et des tests sur le terrain, mais cumulait également différents inconvénients de ces deux modes d'expérimentation.

Par exemple, par rapport à une expérience en laboratoire permettant un contrôle de nombreux paramètres physicochimiques, tester les individus en extérieur ajoute de la variance dans différents facteurs environnementaux. Dans le cas de la température, connue pour avoir un effet sur les organismes ectothermes, il est possible qu'un effet de seuil lié à l'optimum de température de cette espèce soit entré en jeu. Malgré que nous n'ayons pas trouvé d'effet de la température de test sur le temps avant de sortir de la boîte, nous n'excluons pas la possibilité qu'elle ait une influence sur les autres comportements. En effet, *C. parallelus* est une espèce régulant sa température interne de manière comportementale et préférant des températures entre 32 et 35°C (Springate and Thomas, 2005). Ainsi, les individus ayant été testés hors de cette gamme de températures (entre 20°C et 42°C dans notre cas) pourraient avoir orienté toute leur

énergie à la thermorégulation plutôt qu'à l'exploration, rendant leurs mesures comportementales difficiles à mettre en lien avec un effet d'urbanisation. Il serait intéressant dans de futures analyses statistiques de retirer les criquets ayant été testés en dehors de leur gamme de température afin de voir si l'effet de l'urbanisation sur leur comportement d'exploration et de témérité est plus marqué.

D'un autre côté, privilégier l'arène à un environnement complètement naturel nous a conduits à mesurer des comportements plus éloignés de ceux ayant réellement lieu en nature. Par exemple, pour avoir une idée de la propension à disperser des individus, il aurait été plus judicieux de procéder à un CMR, de la même manière que Diekötter et al. (2007). Mesurer le temps avant de quitter la boîte et la manière de sortir de celle-ci comme indicateurs d'exploration, pour ensuite lier ce comportement d'exploration à une propension à disperser risque de faire perdre en justesse écologique.

Par ailleurs, les tests en open-field ont déjà été fortement critiqués pour diverses raisons. Par exemple, Renner (1990) explique que les mesures d'exploration des individus dans ce contexte pourraient en fait souvent refléter leur propension à essayer de s'échapper de l'arène. Selon l'auteur, le test en open-field est inadéquat si l'objectif est de susciter une exploration spontanée. Dans le même sens, le fait de capturer les criquets dans leur environnement d'origine et de les tester ensuite dans un environnement complètement nouveau pour eux risque de faire interférer les mesures d'exploration et de témérité (Barnett and Cowan, 1976; Renner, 1990; Wilson et al., 2010). En effet, malgré que l'arène était couverte d'herbe et présentait des caractéristiques similaires à l'environnement naturel, il est possible que le transport, le passage de l'obscurité à la lumière et la transition de température quelques minutes avant le test aient effrayé les criquets les moins téméraires, les rendant moins enclins à quitter leur boîte pour explorer l'arène. Les comportements mesurés que nous avons déterminés comme des indicateurs d'exploration pourraient donc également montrer un effet de l'urbanisation sur la témérité des individus.

#### D. Expériences comportementales : répétabilité

Nous avons fait l'hypothèse que les comportements des individus de l'espèce *C. parallelus* étaient constants dans le temps. En effet, particulièrement pour le comportement d'exploration, un grand nombre de taxons a montré une certaine répétabilité (Bell et al., 2009). Cependant, n'ayant pas vérifié cette hypothèse pour notre espèce, nous ne pouvons pas nous assurer que les comportements testés reflètent bien un effet de l'urbanisation. Par ailleurs, il est possible que

la tendance d'effet pour le temps avant de sortir de la boîte ne reflète pas une personnalité plus exploratrice sélectionnée par l'urbanisation, mais une plasticité comportementale plus grande chez les individus urbains que les individus ruraux. Des tests supplémentaires pour distinguer ces deux effets sont donc nécessaires.

## VII. Conclusion et perspectives

Il ressort de notre étude que certains traits de l'espèce *C. parallelus* diffèrent effectivement entre les populations rurales et urbaines. Cette différence est plus visible pour la morphologie que pour le comportement. La morphologie fonctionnelle de dispersion, plus marquée pour les individus urbains, combinée à la tendance de ceux-ci à être plus explorateurs peut induire les populations vivant en ville à être plus disperseuses que les rurales. Les élytres plus longs chez les mâles urbains semblent indiquer un effet de sélection sexuelle, mais pourraient également résulter de l'impact d'autres facteurs environnementaux, plus fort chez les mâles que chez les femelles pour d'autres raisons que la sélection sexuelle. Concernant la taille, la couleur et la teneur en eau, nous ne trouvons pas de résultats significatifs, sans doute car un grand nombre de paramètres déterminent ces traits.

Dans de futures recherches, il nous semble important de caractériser plus précisément nos sites d'échantillonnage. Mesurer les évolutions de température dans chacun d'eux permettrait établir de manière certaine l'îlot de chaleur urbain dans les sites utilisés, et mesurer le bruit ambiant et compter le nombre de passages de véhicules et de piétons à proximité des différents sites donnerait des informations permettant de faire des hypothèses sur la témérité et les modifications du chant des criquets. Enfin, mesurer de manière précise l'amplitude et la fréquence des chants des mâles, et lier cela à la morphologie des élytres nous permettrait de confirmer notre hypothèse d'un effet de sélection sexuelle en lien avec la pollution sonore.

Au cours de ce mémoire, l'approche de test en open-field des comportements de *C. parallelus* nous a permis de nous faire une idée sur les avantages et inconvénients de cette méthode, et d'ouvrir de nouvelles perspectives concernant les tests comportementaux chez cette espèce. Dans le même cadre d'arène semi-naturelle, nous pourrions effectuer des mesures complémentaires en étudiant d'autres comportements d'exploration tels que la distance parcourue hors de la boîte ou le nombre de sauts effectués dans un certain laps de temps, ou le temps avant d'atteindre le bord de l'arène. Nous pensons qu'il serait également intéressant de mettre en relation les résultats de nos expériences comportementales avec celles effectuées en laboratoire par Béranger Waterschoot, pour savoir dans quelle mesure le cadre d'expérimentation a eu une influence sur nos conclusions. Nos résultats ont montré une tendance d'effet de l'urbanisation pour le temps avant de quitter la boîte. Selon nous, réitérer ce test en laboratoire avec une température initiale uniforme chez tous les individus permettrait de confirmer cet effet ou de l'infirmer, montrant ainsi un éventuel biais de nos expériences en

extérieur. Nous pourrions d'autre part réitérer nos expériences en testant si les comportements au sein d'un même individu sont bien constants dans le temps, faisant ainsi partie intégrante de leur personnalité. Par ailleurs, refaire l'expérience plusieurs générations de suite pourrait nous permettre de vérifier l'héritabilité des comportements testés (Réale et al., 2007).

Cependant, un point crucial est à souligner concernant notre cadre expérimental : des approches observatoires et sans manipulations de facteurs comme celle utilisée dans ce mémoire ne permettent pas de déterminer de manière certaine quels paramètres environnementaux sont responsables des effets détectés dans les traits, ni de savoir si ces derniers résultent d'une adaptation au milieu urbain, d'une maladaptation ou d'une certaine plasticité phénotypique (Lambert et al., 2020). Des approches expérimentales telles que la transplantation réciproque ou l'expérience en jardin commun, comme celle de San Martín y Gómez et Van Dyck (2012), permettent mieux d'apporter des preuves directes d'une réelle adaptation au milieu urbain (Lambert et al., 2020). Par ailleurs, élever les criquets en laboratoire, par exemple avec expérience en jardin commun, permettrait également de manipuler les différents paramètres environnementaux liés à l'urbanisation, par exemple en testant différents niveaux de bruit ambiant et de température. Cela aiderait à mieux distinguer les effets respectifs de la fragmentation, de l'îlot de chaleur urbain et des perturbations dues à l'activité humaine.

Ces différentes perspectives pourraient nous aider à isoler au mieux les facteurs liés à l'urbanisation, et les différentes variables répondant à ceux-ci. Cependant, les difficultés expérimentales rencontrées lors de ce mémoire nous amènent à envisager une autre méthode de recherche en parallèle, pouvant également apporter une richesse d'informations. Analyser de manière approfondie quelques sites urbains et quelques sites ruraux, en étudiant l'espèce *C. parallelus* ainsi que les autres espèces constituant la communauté dans leur environnement d'origine sans les capturer, pourrait nous donner un autre type d'informations sur les effets de l'urbanisation. Bien que ne permettant pas de démontrer des effets de facteurs précis, cette approche permettrait d'affiner nos connaissances sur le système entier et sur le terrain, et de caractériser les relations entre les différentes espèces de l'écosystème et leur environnement abiotique (Walmsley et al., 1980). Combiner cette méthode de recherche à une méthode de manipulation expérimentale, donnerait à la fois des informations sur la réponse (adaptative, maladaptative ou plastique) des criquets à des facteurs environnementaux précis liés à l'urbanisation, et des informations qualitatives sur les écosystèmes ruraux et urbains dans lesquels notre espèce d'intérêt évolue. La mise en relation de ces deux types d'informations amènerait de nouvelles pistes de conservation des espèces en milieu urbain.

## VIII. Bibliographie

- Ahnesjö, J., Forsman, A., 2006. Differential Habitat Selection by Pygmy Grasshopper Color Morphs; Interactive Effects of Temperature and Predator Avoidance. *Evol Ecol* 20, 235–257. <https://doi.org/10.1007/s10682-006-6178-8>
- Allen, J., 1877. The influence of physical conditions in the genesis of species. s.n., [New Bedford, Mass.
- Atkinson, D., 1994. Temperature and Organism Size—A Biological Law for Ectotherms?, in: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 1–58. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60212-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60212-3)
- Barnett, S.A., Cowan, P.E., 1976. Activity, Exploration, Curiosity and Fear: An Ethological Study. *Interdiscip. Sci. Rev.* 1, 43–62. <https://doi.org/10.1179/030801876789768534>
- Bell, A.M., Hankison, S.J., Laskowski, K.L., 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour* 77, 771–783. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.022>
- Berggren, Å., Birath, B., Kindvall, O., 2002. Effect of Corridors and Habitat Edges on Dispersal Behavior, Movement Rates, and Movement Angles in Roesel's Bush-Cricket (*Metrioptera roeseli*). *Conservation Biology* 16, 1562–1569. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01203.x>
- Bergmann, C., 1848. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe.
- Bidau, C.J., Martí, D.A., 2008. A test of Allen's rule in ectotherms: the case of two south American Melanopline Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) with partially overlapping geographic ranges. *Neotropical Entomology* 37, 370–380. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2008000400004>
- Bonte, D., Dyck, H.V., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C., Travis, J.M.J., 2012. Costs of dispersal. *Biological Reviews* 87, 290–312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>
- Breuste, J., Niemelä, J., Snep, R.P.H., 2008. Applying landscape ecological principles in urban environments. *Landscape Ecol* 23, 1139–1142. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9273-0>
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B., 2004. TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY. *Ecology* 85, 1771–1789. <https://doi.org/10.1890/03-9000>
- Brown, W.D., Smith, A.T., Moskalik, B., Gabriel, J., 2006. Aggressive contests in house crickets: size, motivation and the information content of aggressive songs. *Animal Behaviour* 72, 225–233. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.01.012>
- Buckley, L.B., Hurlbert, A.H., Jetz, W., 2012. Broad-scale ecological implications of ectothermy and endothermy in changing environments. *Global Ecology and Biogeography* 21, 873–885. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00737.x>
- Butler, D., 2004. Noise management: Sound and vision. *Nature* 427, 480–482.
- Butlin, R.K., Ritchie, M.G., Hewitt, G.M., 1991. Comparisons among morphological characters and between localities in the *Chorthippus parallelus* hybrid zone (Orthoptera: Acrididae). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 334, 297–308. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0119>
- Calisi, R.M., Bentley, G.E., 2009. Lab and field experiments: Are they the same animal? *Hormones and Behavior* 56, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2009.02.010>

- Canessa, S., Parris, K.M., 2013. Multi-Scale, Direct and Indirect Effects of the Urban Stream Syndrome on Amphibian Communities in Streams. *PLOS ONE* 8, e70262. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070262>
- Cheptou, P.-O., Hargreaves, A.L., Bonte, D., Jacquemyn, H., 2017. Adaptation to fragmentation: evolutionary dynamics driven by human influences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372, 20160037. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0037>
- Clobert, J., Galliard, J.-F.L., Cote, J., Meylan, S., Massot, M., 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters* 12, 197–209. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x>
- Clusella Trullas, S., van Wyk, J.H., Spotila, J.R., 2007. Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 32, 235–245. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2007.01.013>
- Cody, M.L., Overton, J.McC., 1996. Short-Term Evolution of Reduced Dispersal in Island Plant Populations. *Journal of Ecology* 84, 53–61. <https://doi.org/10.2307/2261699>
- Czech, B., Krausman, P.R., Devers, P.K., 2000. Economic Associations among Causes of Species Endangerment in the United States Associations among causes of species endangerment in the United States reflect the integration of economic sectors, supporting the theory and evidence that economic growth proceeds at the competitive exclusion of nonhuman species in the aggregate. *BioScience* 50, 593–601. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0593:EAACOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0593:EAACOS]2.0.CO;2)
- Czech, B., Krausman, P.R., Dobson, A., Rodriguez, J.P., Roberts, W.M., Wilcove, D.S., 1997. Distribution and Causation of Species Endangerment in the United States. *Science* 277, 1116–1117.
- De León, L.F., Sharpe, D.M.T., Gotanda, K.M., Raeymaekers, J.A.M., Chaves, J.A., Hendry, A.P., Podos, J., 2019. Urbanization erodes niche segregation in Darwin’s finches. *Evol Appl* 12, 1329–1343. <https://doi.org/10.1111/eva.12721>
- Debinski, D.M., Holt, R.D., 2000. A Survey and Overview of Habitat Fragmentation Experiments. *Conservation Biology* 14, 342–355. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98081.x>
- Dieker, P., Beckmann, L., Teckentrup, J., Schielzeth, H., 2018. Spatial analyses of two color polymorphisms in an alpine grasshopper reveal a role of small-scale heterogeneity. *Ecology and Evolution*.
- Diekötter, T., Speelmans, M., Dusoulier, F., Wingerden, W.K.R.E. van, Malfait, J.P., Crist, T.O., Edwards, P.J., Dietz, H., 2007. Effects of landscape structure on movement patterns of the flightless bush cricket *Pholidoptera griseoptera*. *Environmental Entomology* 36, 90–98. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[90:EOLSOM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[90:EOLSOM]2.0.CO;2)
- Dingemanse, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L., Drent, P.J., 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270, 741–747. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2300>
- Dingle, H., Mousseau, T.A., Scott, S.M., 1990. Altitudinal Variation in Life Cycle Syndromes of California Populations of the Grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (F.). *Oecologia* 84, 199–206.
- Evans, K.L., 2010. Individual species and urbanisation, in: Gaston, K.J. (Ed.), *Urban Ecology, Ecological Reviews*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 53–87. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511778483.005>

- Evans, K.L., Gaston, K.J., Sharp, S.P., McGowan, A., Hatchwell, B.J., 2009. The Effect of Urbanisation on Avian Morphology and Latitudinal Gradients in Body Size. *Oikos* 118, 251–259.
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fan, L., Cai, T., Xiong, Y., Song, G., Lei, F., 2019. Bergmann's rule and Allen's rule in two passerine birds in China. *Avian Res* 10, 34. <https://doi.org/10.1186/s40657-019-0172-7>
- Fernández-Juricic, E., 2000. Local and Regional Effects of Pedestrians on Forest Birds in a Fragmented Landscape. *The Condor* 102, 247–255. <https://doi.org/10.1093/condor/102.2.247>
- Forsman, A., Ringblom, K., Civantos, E., Ahnesjö, J., 2002. Coevolution of Color Pattern and Thermoregulatory Behavior in Polymorphic Pygmy Grasshoppers *Tetrix Undulata*. *Evolution* 56, 349–360. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01345.x>
- Fox J, Weisberg S (2019). *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N., Skalski, G.T., 2001. Explaining Leptokurtic Movement Distributions: Intrapopulation Variation in Boldness and Exploration. *The American Naturalist* 158, 124–135. <https://doi.org/10.1086/321307>
- Freeman, B.G., 2017. Little evidence for Bergmann's rule body size clines in passerines along tropical elevational gradients. *Journal of Biogeography* 44, 502–510. <https://doi.org/10.1111/jbi.12812>
- Gibbs, A.G., Matzkin, L.M., 2001. Evolution of water balance in the genus *Drosophila*. *Journal of Experimental Biology* 204, 2331–2338.
- Gibbs, J.P., Shriver, W.G., 2002. Estimating the Effects of Road Mortality on Turtle Populations. *Conservation Biology* 16, 1647–1652. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01215.x>
- Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B., Savage, V.M., Charnov, E.L., 2001. Effects of Size and Temperature on Metabolic Rate. *Science* 293, 2248–2251. <https://doi.org/10.1126/science.1061967>
- Grayson, F.W.L., Hassall, M., 1985. Effects of Rabbit Grazing on Population Variables of *Chorthippus brunneus* (Orthoptera). *Oikos* 44, 27. <https://doi.org/10.2307/3544039>
- Hale, J.M., Heard, G.W., Smith, K.L., Parris, K.M., Austin, J.J., Kearney, M., Melville, J., 2013. Structure and fragmentation of growling grass frog metapopulations. *Conserv Genet* 14, 313–322. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0428-9>
- Hargreaves, A.L., Bailey, S.F., Laird, R.A., 2015. Fitness declines towards range limits and local adaptation to climate affect dispersal evolution during climate-induced range shifts. *Journal of Evolutionary Biology* 28, 1489–1501. <https://doi.org/10.1111/jeb.12669>
- Hart, M.A., Sailor, D.J., 2009. Quantifying the influence of land-use and surface characteristics on spatial variability in the urban heat island. *Theor Appl Climatol* 95, 397–406. <https://doi.org/10.1007/s00704-008-0017-5>
- Hendry, A.P., Kinnison, M.T., Heino, M., Day, T., Smith, T.B., Fitt, G., Bergstrom, C.T., Oakeshott, J., Jørgensen, P.S., Zalucki, M.P., Gilchrist, G., Southerton, S., Sih, A., Strauss, S., Denison, R.F., Carroll, S.P., 2011. Evolutionary principles and their practical application: Evolutionary principles and applications. *Evolutionary Applications* 4, 159–183. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00165.x>

- Hill, J.K., Thomas, C.D., Lewis, O.T., 1999. Flight morphology in fragmented populations of a rare British butterfly, *Hesperia comma*. *Biological Conservation* 87, 277–283. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00091-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00091-3)
- Hopkins, G.R., Gaston, K.J., Visser, M.E., Elgar, M.A., Jones, T.M., 2018. Artificial light at night as a driver of evolution across urban-rural landscapes. *Front Ecol Environ* 16, 472–479. <https://doi.org/10.1002/fee.1828>
- How, R.A., Dell, J., 2000. Ground vertebrate fauna of Perth's vegetation remnants: impact of 170 years of urbanization. *Pac. Conserv. Biol.* 6, 198–217. <https://doi.org/10.1071/pc000198>
- Ims, R.A., Yoccoz, N.G., 1997. 11 - Studying Transfer Processes in Metapopulations: Emigration, Migration, and Colonization, in: Hanski, I., Gilpin, M.E. (Eds.), *Metapopulation Biology*. Academic Press, San Diego, pp. 247–265. <https://doi.org/10.1016/B978-012323445-2/50015-8>
- Jr, C.L.A., Gibbons, C.J., 1996. Impervious Surface Coverage: The Emergence of a Key Environmental Indicator. *Journal of the American Planning Association* 62, 243–258. <https://doi.org/10.1080/01944369608975688>
- Jr, D.L.P., Bouvier, L.F., 2010. *Population and Society: An Introduction to Demography*. Cambridge University Press.
- Kaiser, A., Merckx, T., Van Dyck, H., 2016. The Urban Heat Island and its spatial scale dependent impact on survival and development in butterflies of different thermal sensitivity. *Ecol Evol* 6, 4129–4140. <https://doi.org/10.1002/ece3.2166>
- Kindvall, O., 1999. Dispersal in a metapopulation of the bush cricket, *Metrioptera bicolor* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Animal Ecology* 68, 172–185. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00273.x>
- Kingsolver\*, J.G., Huey, R.B., 2008. Size, temperature, and fitness: three rules. *Evol Ecol Res* 10, 251–268.
- Kłysik, K., Fortuniak, K., 1999. Temporal and spatial characteristics of the urban heat island of Łódź, Poland. *Atmospheric Environment* 33, 3885–3895. [https://doi.org/10.1016/S1352-2310\(99\)00131-4](https://doi.org/10.1016/S1352-2310(99)00131-4)
- Köhler, G., Samietz, J., Schielzeth, H., 2017. Morphological and colour morph clines along an altitudinal gradient in the meadow grasshopper *Pseudochorthippus parallelus*. *PLOS ONE* 12, e0189815. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189815>
- Kubisch, A., Fronhofer, E.A., Poethke, H.J., Hovestadt, T., Rice, A.E.S.H., Day, E.T., 2013. Kin Competition as a Major Driving Force for Invasions. *The American Naturalist* 181, 700–706. <https://doi.org/10.1086/670008>
- Lambert, M.R., Brans, K.I., Des Roches, S., Donihue, C.M., Diamond, S.E., 2020. Adaptive Evolution in Cities: Progress and Misconceptions. *Trends in Ecology & Evolution* S0169534720303359. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.11.002>
- Lampe, U., Reinhold, K., Schmoll, T., 2014. How grasshoppers respond to road noise: developmental plasticity and population differentiation in acoustic signalling. *Functional Ecology* 28, 660–668. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12215>
- Lampe, U., Schmoll, T., Franzke, A., Reinhold, K., 2012. Staying tuned: grasshoppers from noisy roadside habitats produce courtship signals with elevated frequency components. *Functional Ecology* 26, 1348–1354. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12000>
- Lapiedra, O., Chejanovski, Z., Kolbe, J.J., 2017. Urbanization and biological invasion shape animal personalities. *Glob Change Biol* 23, 592–603. <https://doi.org/10.1111/gcb.13395>
- Lima, S.L., Dill, L.M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68, 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>

- Lin, T., Coppack, T., Lin, Q., Kulemeyer, C., Schmidt, A., Behm, H., Luo, T., 2012. Does avian flight initiation distance indicate tolerance towards urban disturbance? *Ecological Indicators* 15, 30–35. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.09.018>
- Lowry, H., Lill, A., Wong, B.B.M., 2013. Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews* 88, 537–549. <https://doi.org/10.1111/brv.12012>
- Lowry, H., Lill, A., Wong, B.B.M., 2011. Tolerance of Auditory Disturbance by an Avian Urban Adapter, the Noisy Miner. *Ethology* 117, 490–497. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.01902.x>
- Luck, M., Wu, J., 2002. A gradient analysis of urban landscape pattern: a case study from the Phoenix metropolitan region, Arizona, USA. *Landscape Ecology* 17, 327–339. <https://doi.org/10.1023/A:1020512723753>
- Majerus, M., Majerus, M.E.N., 1998. *Melanism: Evolution in Action*. Oxford University Press.
- Masaki, S., 1983. Climatic speciation in Japanese ground crickets. *GeoJournal* 7. <https://doi.org/10.1007/BF00218520>
- Masaki, S., 1967. Geographic Variation and Climatic Adaptation in a Field Cricket (Orthoptera: Gryllidae). *Evolution* 21, 725. <https://doi.org/10.2307/2406770>
- McDonald, R.I., Mansur, A.V., Ascensão, F., Colbert, M., Crossman, K., Elmqvist, T., Gonzalez, A., Güneralp, B., Haase, D., Hamann, M., Hillel, O., Huang, K., Kahnt, B., Maddox, D., Pacheco, A., Pereira, H.M., Seto, K.C., Simkin, R., Walsh, B., Werner, A.S., Ziter, C., 2020. Research gaps in knowledge of the impact of urban growth on biodiversity. *Nature Sustainability* 3, 16–24. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0436-6>
- McDonnell, M.J., Hahs, A.K., 2015. Adaptation and Adaptedness of Organisms to Urban Environments. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46, 261–280. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054258>
- McDonnell, M.J., Pickett, S.T.A., 1990. Ecosystem Structure and Function along Urban-Rural Gradients: An Unexploited Opportunity for Ecology. *Ecology* 71, 1232–1237. <https://doi.org/10.2307/1938259>
- McGranahan, G., Satterthwaite, D., 2014. Urbanisation concepts and trends 28.
- McKinney, M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation, Urbanization* 127, 247–260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>
- McKinney, M.L., 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience* 52, 883. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:UBAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2)
- Meiri, S., 2011. Bergmann's Rule – what's in a name? *Global Ecology and Biogeography* 20, 203–207. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00577.x>
- Merckx, T., Souffreau, C., Kaiser, A., Baardsen, L.F., Backeljau, T., Bonte, D., Brans, K.I., Cours, M., Dahirel, M., Debortoli, N., Wolf, K.D., Engelen, J.M.T., Fontaneto, D., Gianuca, A.T., Govaert, L., Hendrickx, F., Higuti, J., Lens, L., Martens, K., Matheve, H., Matthysen, E., Piano, E., Sablon, R., Schön, I., Doninck, K.V., Meester, L.D., Dyck, H.V., 2018. Body-size shifts in aquatic and terrestrial urban communities. *Nature* 558, 113–116. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0140-0>
- Meyer, J., Elsner, N., 1996. How well are FREQUENCY SENSITIVITIES OF grasshopper ears tuned to species-specific song spectra? *Journal of Experimental Biology* 199, 1631–1642.
- Miller, J.R., Hobbs, N.T., 2000. Recreational trails, human activity, and nest predation in lowland riparian areas. *Landscape and Urban Planning* 50, 227–236. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00091-8](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00091-8)
- Miller, J.R., Wiens, J.A., Hobbs, N.T., Theobald, D.M., 2003. Effects of Human Settlement on Bird Communities in Lowland Riparian Areas of Colorado (usa). *Ecological*

- Applications 13, 1041–1059. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)13\[1041:EOHSOB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)13[1041:EOHSOB]2.0.CO;2)
- Miranda, A.C., Schielzeth, H., Sonntag, T., Partecke, J., 2013. Urbanization and its effects on personality traits: a result of microevolution or phenotypic plasticity? *Glob Change Biol* 19, 2634–2644. <https://doi.org/10.1111/gcb.12258>
- Møller, A.P., 2010. Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. *Behav Ecol* 21, 365–371. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp199>
- Mousseau, T.A., 1997. Ectotherms Follow the Converse to Bergmann’s Rule. *Evolution* 51, 630–632. <https://doi.org/10.2307/2411138>
- Mousseau, T.A., Roff, D.A., 1989. Adaptation to Seasonality in a Cricket: Patterns of Phenotypic and Genotypic Variation in Body Size and Diapause Expression Along a Cline in Season Length. *Evolution* 43, 1483–1496. <https://doi.org/10.2307/2409463>
- Nemeth, E., Brumm, H., 2009. Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanization? *Animal Behaviour* 78, 637–641. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.06.016>
- Nemiroff, L.N., Despland, E.D., 2007. Consistent individual differences in the foraging behaviour of forest tent caterpillars (*Malacosoma disstria*). *Canadian Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1139/Z07-081>
- Newbound, M., McCarthy, M.A., Lebel, T., 2010. Fungi and the urban environment: A review. *Landscape and Urban Planning* 96, 138–145. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.04.005>
- Oke, T.R., 1982. The energetic basis of the urban heat island. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 108, 1–24. <https://doi.org/10.1002/qj.49710845502>
- Olivieri, I., Michalakis, Y., Gouyon, P.-H., 1995. Metapopulation Genetics and the Evolution of Dispersal. *The American Naturalist* 146, 202–228. <https://doi.org/10.1086/285795>
- Olson, V.A., Davies, R.G., Orme, C.D.L., Thomas, G.H., Meiri, S., Blackburn, T.M., Gaston, K.J., Owens, I.P.F., Bennett, P.M., 2009. Global biogeography and ecology of body size in birds. *Ecology Letters* 12, 249–259. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01281.x>
- Orr, M.R., 1996. Life-History Adaptation and Reproductive Isolation in a Grasshopper Hybrid Zone. *Evolution* 50, 704–716. <https://doi.org/10.2307/2410843>
- Parris, K.M., 2016. *Ecology of Urban Environments*. John Wiley & Sons.
- Piano, E., De Wolf, K., Bona, F., Bonte, D., Bowler, D.E., Isaia, M., Lens, L., Merckx, T., Mertens, D., van Kerckvoorde, M., De Meester, L., Hendrickx, F., 2017. Urbanization drives community shifts towards thermophilic and dispersive species at local and landscape scales. *Glob Change Biol* 23, 2554–2564. <https://doi.org/10.1111/gcb.13606>
- Piano, E., Souffreau, C., Merckx, T., Baardsen, L.F., Backeljau, T., Bonte, D., Brans, K.I., Cours, M., Dahirel, M., Debortoli, N., Decaestecker, E., De Wolf, K., Engelen, J.M.T., Fontaneto, D., Gianuca, A.T., Govaert, L., Hanashiro, F.T.T., Higuti, J., Lens, L., Martens, K., Matheve, H., Matthysen, E., Pinseel, E., Sablon, R., Schön, I., Stoks, R., Van Doninck, K., Van Dyck, H., Vanormelingen, P., Van Wichelen, J., Vyverman, W., De Meester, L., Hendrickx, F., 2020. Urbanization drives cross-taxon declines in abundance and diversity at multiple spatial scales. *Glob Change Biol* 26, 1196–1211. <https://doi.org/10.1111/gcb.14934>
- Poniatowski, D., Fartmann, T., 2011. Dispersal capability in a habitat specialist bush cricket: the role of population density and habitat moisture. *Ecological Entomology* 36, 717–723. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2011.01320.x>
- Puente Ranea, D. de la, Viejo Montesinos, J.L., Ochoa Hueso, C.R., 2008. Butterflies killed on roads (Lepidoptera, Papilionoidea) in “El Regajal-Mar de Ontígola” Nature Reserve

- (Aranjuez, Spain). Presented at the Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 17., Puerto Morelos, Quintana Roo (México), 1-6 Jul 2007, RSEHN.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82, 291–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Rehage, J.S., Sih, A., 2004. Dispersal Behavior, Boldness, and the Link to Invasiveness: A Comparison of Four *Gambusia* Species. *Biological Invasions* 6, 379–391. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000034618.93140.a5>
- Reinhardt, K., Köhler, G., Maas, S., Detzel, P., 2005. Low dispersal ability and habitat specificity promote extinctions in rare but not in widespread species: the Orthoptera of Germany. *Ecography* 28, 593–602. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04285.x>
- Renner, M.J., 1990. Neglected aspects of exploratory and investigatory behavior. *Psychobiology* 18, 16–22. <https://doi.org/10.3758/BF03327209>
- Ritchie, M.G., Butlin, R.K., Hewitt, G.M., 1987. Causation, fitness effects and morphology of macropterism in *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae). *Ecological Entomology* 12, 209–218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1987.tb00999.x>
- Saklaurs, M., Baltmanis, R., 2014. The Effect of Roads on the Movement of Large and Mid-sized Mammals. *Environmental and Climate Technologies* 14, 23–29. <https://doi.org/10.1515/rtuect-2014-0010>
- Salewski, V., Watt, C., 2017. Bergmann’s rule: a biophysiological rule examined in birds. *Oikos* 126. <https://doi.org/10.1111/oik.03698>
- San Martín y Gómez, G., Van Dyck, H., 2012. Ecotypic differentiation between urban and rural populations of the grasshopper *Chorthippus brunneus* relative to climate and habitat fragmentation. *Oecologia* 169, 125–133. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2189-4>
- Sargis, E.J., Millien, V., Woodman, N., Olson, L.E., 2018. Rule reversal: Ecogeographical patterns of body size variation in the common treeshrew (Mammalia, Scandentia). *Ecology and Evolution* 8, 1634–1645. <https://doi.org/10.1002/ece3.3682>
- Scheffers, B.R., Meester, L.D., Bridge, T.C.L., Hoffmann, A.A., Pandolfi, J.M., Corlett, R.T., Butchart, S.H.M., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K.M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W.B., Martin, T.G., Mora, C., Bickford, D., Watson, J.E.M., 2016. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science* 354. <https://doi.org/10.1126/science.aaf7671>
- Seiler, A., Helldin, J.-O., Seiler, C., 2004. Road mortality in Swedish mammals: Results of a drivers’ questionnaire. *Wildlife Biology* 10, 225–233.
- Skórka, P., Lenda, M., Moroń, D., Kalarus, K., Tryjanowski, P., 2013. Factors affecting road mortality and the suitability of road verges for butterflies. *Biological Conservation* 159, 148–157. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.028>
- Slabbekoorn, H., den Boer-Visser, A., 2006. Cities Change the Songs of Birds. *Current Biology* 16, 2326–2331. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.10.008>
- Slabbekoorn, H., Peet, M., 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature* 424, 267–267. <https://doi.org/10.1038/424267a>
- Sol, D., Lapedra, O., González-Lagos, C., 2013. Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour* 85, 1101–1112. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.023>
- Springate, S., Thomas, M.B., 2005. Thermal biology of the meadow grasshopper, *Chorthippus parallelus*, and the implications for resistance to disease. *Ecol Entomol* 30, 724–732. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00743.x>
- Stamps, J.A., Buechner, M., Krishnan, V.V., 1987. The Effects of Edge Permeability and Habitat Geometry on Emigration from Patches of Habitat. *The American Naturalist* 129, 533–552.

- Stewart, I.D., Oke, T.R., 2012. Local Climate Zones for Urban Temperature Studies. *Bull. Amer. Meteor. Soc.* 93, 1879–1900. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-11-00019.1>
- Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.K., Tignor, M.M.B., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P.M., 2014. Summary for Policymakers, in: Stocker, T., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S., Boschung, Judith, Nauels, Alexander, Xia, Yu, Bex, Vincent, Midgley, P. (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, and New York, NY, USA, pp. 3–29.
- Sun, Y., Li, M., Song, G., Lei, F., Li, D., Wu, Y., 2017. The role of climate factors in geographic variation in body mass and wing length in a passerine bird. *Avian Research* 8, 1. <https://doi.org/10.1186/s40657-016-0059-9>
- Telfer, M.G., Hassall, M., 1999. Ecotypic differentiation in the grasshopper *Chorthippus brunneus*: life history varies in relation to climate. *Oecologia* 121, 245–254. <https://doi.org/10.1007/s004420050926>
- Therneau T (2020). *A Package for Survival Analysis in R*. R package version 3.2-7, <https://CRAN.R-project.org/package=survival>
- Thomas, C.D., 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267, 139–145. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.0978>
- Thomas, C.D., Hill, J.K., Lewis, O.T., 1998. Evolutionary Consequences of Habitat Fragmentation in a Localized Butterfly. *Journal of Animal Ecology* 67, 485–497.
- Thompson, M.J., Evans, J.C., Parsons, S., Morand-Ferron, J., 2018. Urbanization and individual differences in exploration and plasticity. *Behav Ecol* 29, 1415–1425. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary103>
- Tregenza, T., Pritchard, V.L., Butlin, R.K., 2000. Patterns of Trait Divergence Between Populations of the Meadow Grasshopper, *Chorthippus Parallelus*. *Evolution* 54, 574–585. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00060.x>
- Unkašević, M., Jovanović, O., Popović, T., 2001. Urban-suburban/rural vapour pressure and relative humidity differences at fixed hours over the area of Belgrade city. *Theor Appl Climatol* 68, 67–73. <https://doi.org/10.1007/s007040170054>
- Unsicker, S.B., Köhler, G., Linz, J., Stein, C., Weisser, W.W., 2008. Colour morph related performance in the meadow grasshopper *Chorthippus parallelus* (Orthoptera, Acrididae). *Ecological Entomology* 33, 631–637. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01015.x>
- Uwe Manzke, 1995. Freilandbeobachtungen zum Abflugverhalten makropterer *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Acrididae: Gomphocerinae). *Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie*.
- Vandergast, A.G., Bohonak, A.J., Weissman, D.B., Fisher, R.N., 2007. Understanding the genetic effects of recent habitat fragmentation in the context of evolutionary history: phylogeography and landscape genetics of a southern California endemic Jerusalem cricket (Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatus). *Molecular Ecology* 16, 977–992. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03216.x>
- Vanderstraeten, L., Van Hecke, E., 2019. Les régions urbaines en Belgique. *Belgeo. Revue belge de géographie*. <https://doi.org/10.4000/belgeo.32246>
- Walmsley, M., British Columbia, Ministry of Forests, Research Branch, British Columbia, Ministry of Environment, Resource Analysis Branch, 1980. *Describing ecosystems in the field*. Province of British Columbia, Victoria, B.C.

- Ward, K., Lauf, S., Kleinschmit, B., Endlicher, W., 2016. Heat waves and urban heat islands in Europe: A review of relevant drivers. *Science of The Total Environment* 569–570, 527–539. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.06.119>
- Waterschoot, B., Bataille, G., Van Dyck, H., Soumis. Scale-dependent effects of urbanisation on morphology, behaviour and song characteristics in a thermophilous grasshopper. *Urban Ecosystems*.
- Weyer, J., Weinberger, J., Hochkirch, A., 2012. Mobility and microhabitat utilization in a flightless wetland grasshopper, *Chorthippus montanus* (Charpentier, 1825). *J Insect Conserv* 16, 379–390. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9423-6>
- Whitman, D.W., 2008. The significance of body size in the Orthoptera: a review. *orth* 17, 117–134. <https://doi.org/10.1665/1082-6467-17.2.117>
- Wilcove, D.S., McLellan, C.H., Dobson, A.P., 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. *Conservation biology* 6, 237–256.
- Willott, S.J., 1997. Thermoregulation in four species of British grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Functional Ecology* 11, 705–713. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00135.x>
- Willott, S.J., Hassall, M., 1998. Life-history responses of British grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) to temperature change. *Functional Ecology* 12, 232–241. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00180.x>
- Wilson, A.D.M., Whattam, E.M., Bennett, R., Visanuvimol, L., Lauzon, C., Bertram, S.M., 2010. Behavioral correlations across activity, mating, exploration, aggression, and antipredator contexts in the European house cricket, *Acheta domesticus*. *Behav Ecol Sociobiol* 64, 703–715. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0888-1>
- Wissmann, J., Schielzeth, H., Fartmann, T., 2008. Landscape-scale expansion of Roesel's bush-cricket *Metrioptera roeselii* at the North-western Range Limit in Central Europe (Orthoptera: Tettigoniidae). <https://doi.org/10.1127/ENTOM.GEN/31/2008/317>
- World Bank, n.d. Population density (people per sq. km of land area) | Data [WWW Document]. URL <https://data.worldbank.org/indicator/EN.POP.DNST> (accessed 4.30.20a).
- World Bank, n.d. Urban land area (sq. km) | Data [WWW Document]. URL <https://data.worldbank.org/indicator/AG.LND.TOTL.UR.K2?end=2010&start=1990&type=shaded&view=chart> (accessed 6.1.20b).
- Yom-Tov, Y., 2003. Body Sizes of Carnivores Commensal with Humans Have Increased over the Past 50 Years. *Functional Ecology* 17, 323–327.
- Yom-Tov, Y., Benjamini, Y., Kark, S., 2002. Global warming, Bergmann's rule and body mass – are they related? The chukar partridge (*Alectoris chukar*) case. *Journal of Zoology* 257, 449–455. <https://doi.org/10.1017/S095283690200105X>
- Zeuss, D., Brandl, R., Brändle, M., Rahbek, C., Brunzel, S., 2014. Global warming favours light-coloured insects in Europe. *Nature Communications* 5, 3874. <https://doi.org/10.1038/ncomms4874>
- Zvereva, E.L., Kozlov, M.V., 2006. Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant–herbivore interactions: a metaanalysis. *Global Change Biology* 12, 27–41. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01086.x>

