



Quelle espèce de *Sphingonotus* Fieber, 1852 (Insecta, Orthoptera, Acrididae) se trouve dans la plaine du Rhin (Alsace, Grand Est) ?

Roberto D'AGOSTINO

Association IMAGO
8 rue Adèle Riton, 67000 Strasbourg
association.imago@free.fr

Jean-Pierre VACHER

10 rue du Vieil Hôpital, 67000 Strasbourg
jpvacher@gmail.com

Résumé – La présente étude a pour objectif d'inférer l'identité spécifique des populations appartenant au genre *Sphingonotus* Fieber, 1852 présentes en Alsace. Dans ce cadre, une analyse morphologique a été menée sur plusieurs populations dans la partie ouest de la plaine du Rhin en Alsace. L'étude montre ici que deux espèces sont probablement présentes, *Sphingonotus caerulans* (Linnaeus, 1767) qui est présent au moins dans les deux tiers nord de la région, et *Sphingonotus* sp. dans le tiers sud. Cependant, l'identité taxinomique de l'espèce présente dans le tiers sud de la région demeure incertaine. Il s'agit soit de *Sphingonotus caerulans*, soit d'une population hybride entre les deux espèces.

Mots-clés – orthoptères, *Sphingonotus*, répartition, Alsace, morphométrie, taxinomie.

Abstract – Which species of *Sphingonotus* Fieber, 1852 (Insecta, Orthoptera, Acrididae) is found in the Upper Rhine Valley?

The purpose of this study was to infer the taxonomic status of the populations belonging to the genus *Sphingonotus* Fieber, 1852 present in Alsace. In this scope, a morphological analysis has been conducted on several populations in the western part of the upper Rhine Valley. The study shows that *Sphingonotus caerulans* (Linnaeus, 1767) is present in at least the northern two thirds of the region, and *Sphingonotus* sp. in the southern third. On the other hand, the identity of the taxon present in the southern third remains uncertain: either it is *Sphingonotus caerulans*, or a hybrid population between the two species.

Keywords – orthoptera, *Sphingonotus*, distribution, Alsace, morphometry, taxonomy.

INTRODUCTION

Le genre *Sphingonotus* Fieber, 1852 est l'un des genres d'orthoptères les plus riches au monde avec plus de 140 espèces présentes sur l'ensemble du globe excepté l'Amérique du Nord et l'Antarctique. Un récent travail a tenté de clarifier la taxinomie de 34 taxons du paléarctique occidental, et plus spécialement dans la péninsule Ibérique, en combinant des approches morphologiques, biométriques et moléculaires (Husemann *et al.* 2013). Largement commentée par Defaut (2014), cette étude comprend la description de deux espèces nouvelles pour la science, et une clef de détermination illustrée des espèces ibériques, avec des cartes de répartition.

Le phylogramme présenté par Husemann *et al.* (2013), repris et simplifié par Defaut (2014), montre que les *Sphingonotus* affiliés à *S. caerulans* (Linnaeus, 1767) en France correspondent en réalité à deux lignées mitochondriales distinctes dont l'une correspond très vraisemblablement à une nouvelle espèce non décrite, *Sphingonotus* sp., vocable provisoire proposé par Defaut & Morichon (2015), et dont la répartition est franco-ibérique (Figure 1). L'autre lignée correspond à *Sphingonotus caerulans*, l'Oedipode nordique, espèce décrite par Linné en 1767 qui était auparavant considérée comme la sous-espèce *Sphingonotus*

caerulans cyanopterus (Charpentier, 1825). Le statut taxinomique de cette sous-espèce avait été discuté par Defaut (2008). Finalement, cette sous-espèce a été invalidée, mais quelques individus au sein de l'ensemble de l'aire de répartition de *S. caerulans* présentent un phénotype avec une bande noire sur l'aile postérieure plus ou moins marquée, que nous appellerons phénotype « *cyanopterus* » dans cet article (Defaut 2014).

C'est bien *S. caerulans* qui est présent dans une large partie de l'Europe, au Sud de la Scandinavie, dans les pays baltes, en Europe centrale jusqu'en Russie occidentale. En France, il est présent au nord et au nord-est du pays ainsi que sur les dunes du littoral atlantique (Figure 1). Plus surprenant, on le trouve aussi plus au sud sur les dunes du littoral méditerranéen. Pourtant voisin géographiquement de *Sphingonotus* sp. (Figure 1), *S. caerulans* est génétiquement plus proche de *S. corsicus* Chopard, 1923, endémique de Corse (Defaut 2003). Ce constat légitimerait les identifications de « *Sphingonotus caerulans cyanopterus* » de Defaut (2003, 2005) sur les rivages sableux de la Méditerranée septentrionale.

Sphingonotus sp., groupe frère du taxon maghrébin *Sphingonotus caerulans atlas* Chapman, 1938, est une espèce

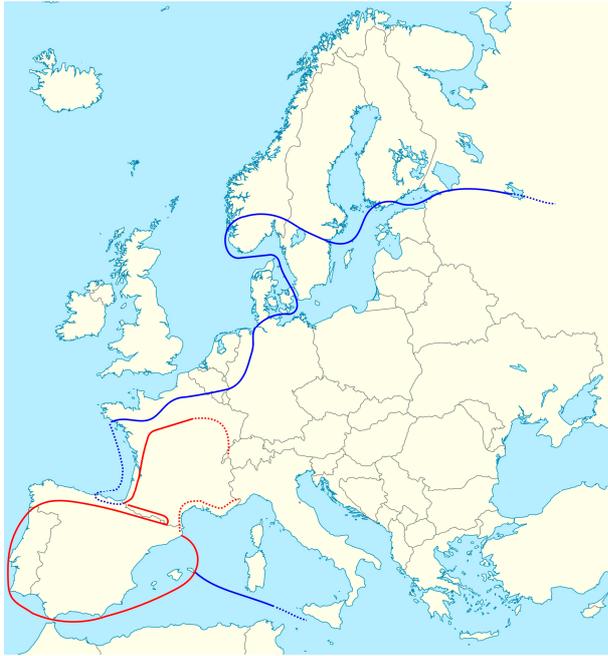


Figure 1 - Répartition nord occidentale de *Sphingonotus* groupe *caerulans* (en bleu, incluant les espèces ou sous-espèces *S. corsicus*, *S. exornatus*, *S. insularis* et le phénotype *cyanopterus*) et de *Sphingonotus* sp. franco-ibérique (en rouge) selon Defaut (2014). Les pointillés indiquent des contours putatifs de répartition.

strictement franco-ibérique occupant la majeure partie de la péninsule Ibérique, exceptée la frange septentrionale la plus atlantique du secteur cantabrique, ainsi que les deux tiers sud de la France.

Les deux espèces différencieraient par le rapport entre longueur des tegmina (= élytres) et longueur des fémurs postérieurs des mâles (LT/LF), ce rapport n'étant pas discriminant chez les femelles (Defaut & Morichon 2015). Il est mesuré à $\leq 2,20$ pour *Sphingonotus caerulans* et $\geq 2,10$ pour *Sphingonotus* sp., ce qui induit un recouvrement de 0,10 pour des individus intermédiaires. D'une manière générale, *Sphingonotus* sp. est sensiblement plus grand que *Sphingonotus caerulans*. Le corps mesuré à l'apex des tegmina est plus souvent ≥ 27 mm chez les mâles et ≥ 34 mm chez les femelles, contre respectivement une longueur ≤ 26 mm pour les mâles et ≤ 34 mm pour les femelles de *Sphingonotus caerulans* (Defaut & Morichon 2015).

La limite de répartition nord de *Sphingonotus* sp. reste encore à clarifier, mais se situerait aux environs de la Franche-Comté, et peut-être dans le Sud de l'Alsace (Defaut & Morichon 2015). En Alsace, *Sphingonotus caerulans* est une espèce nettement pionnière, géophile et xérophile largement présente dans la plaine alluviale du Rhin. On le recense désormais fréquemment sur des milieux sablo-graveleux de gravières et sablières, de friches rudérales au sein de terils, voies ferrées, zones industrielles ou encore sur les digues du Rhin. Il commence également à coloniser des sites sur les collines sous-vosgiennes et même certaines vallées vosgiennes dans des habitats plus inhabituels comme la carrière de roches massives de Saint-Nabor (Bas-Rhin) qui exploitait du porphyre, une roche magmatique (D'Agostino & Toury 2017).

Afin de savoir si les deux espèces de *Sphingonotus* se rencontrent en Alsace et de dresser une esquisse de leur répartition dans la région, nous avons mis en place un protocole pour récolter des mesures morphométriques et les confronter avec celles données par Defaut & Morichon (2015).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Aire d'étude et nombre d'individus étudiés

Au total, 17 stations ont été étudiées, entre le 11 juillet 2017 et le 11 août 2018, sur l'ensemble de la plaine du Rhin depuis le nord du Bas-Rhin (Haguenau) jusqu'aux trois frontières au sud (Saint-Louis). Il s'agit de trois sites du nord de la région, quatre autres de la plaine centrale du Bas-Rhin (deux sur les collines

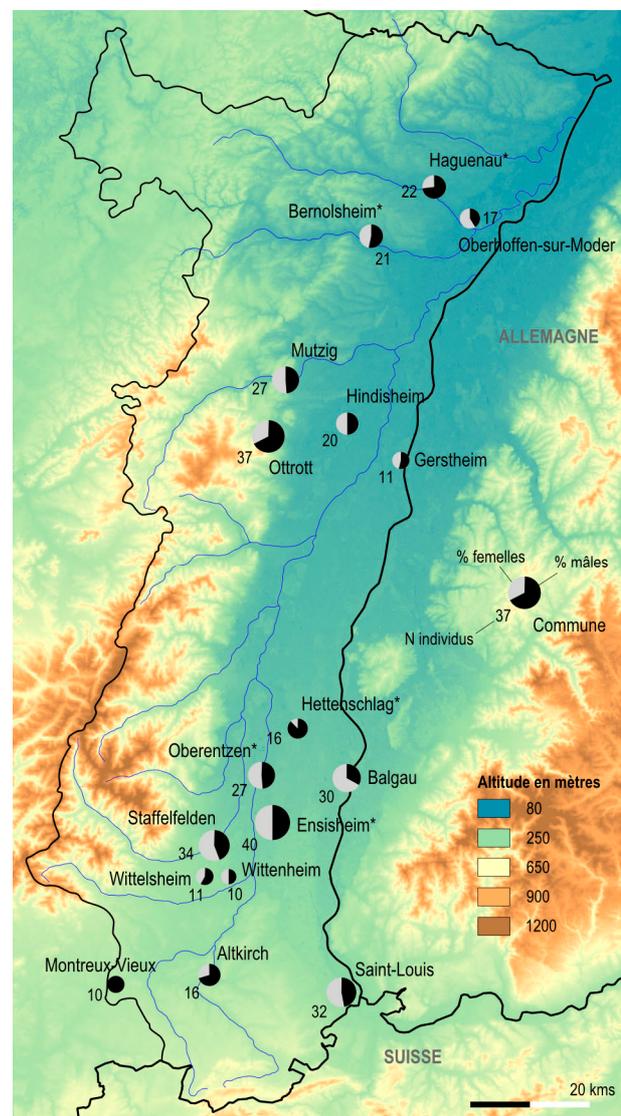


Figure 2 - Localisation des stations et nombre d'individus étudiés par site ($N_{\text{mâles}}=207$ spécimens ; $N_{\text{femelles}}=174$ spécimens). Les sites où des individus ont été prélevés pour les études moléculaires (Vacher *et al.* en préparation) sont indiqués par un *. Consultez D'Agostino & Toury (2017) pour une vue d'ensemble de la répartition de *Sphingonotus* cf. *caerulans* (Linnaeus, 1767) en Alsace.

Tableau 1 - Liste des localités où ont été mesurés *Sphingonotus caeruleus* (Linnaeus, 1767) en Alsace en 2017 et 2018. Dpt : Département ; coordonnées X, Y en degrés décimaux ; ♂♂ Mâles ; ♀♀ Femelles.

Dpt	Commune	Station étudiée		Latitude (Y)	Longitude (X)	Nombre d'individus		
		Dénomination	Type			♂♂	♀♀	Total
Bas-Rhin (67)	Haguenau	Sablière Grunder	Sablière en activité	48,81817	7,82369	16	6	22
	Oberhoffen-sur-Moder	Raffinerie	Site industriel	48,76784	7,90292	7	10	17
	Bernolsheim	Bruch (ZAC D421)	Bassins bâchés	48,74694	7,67527	11	10	21
	Mutzig	Gare	Voie ferrée	48,53393	7,46690	13	14	27
	Hindisheim	Gravière AAPPMA	Ancienne gravière	48,46393	7,60372	10	10	20
	Ottrott	Carrière de St-Nabor	Ancienne carrière de roches massives	48,44874	7,42221	25	12	37
	Gerstheim	Poste électrique	Parking (friche)	48,40503	7,72310	6	5	11
Haut-Rhin (68)	Hettenschlag	Forêt communale	Ancienne gravière	48,00189	7,46549	14	2	16
	Oberentzen	Tannenwald	Ancienne gravière	47,93269	7,37897	13	14	27
	Balgau	Ancienne gravière	Ancienne gravière	47,92398	7,57215	10	20	30
	Ensisheim	Gravière Hartacker	Ancienne gravière	47,86011	7,39968	20	20	40
	Staffelfelden	Carreau Marie-Louise	Ancien carreau minier	47,82922	7,26763	15	19	34
	Wittenheim	Carreau Anna	Ancien carreau minier	47,79672	7,29850	5	5	10
	Wittelsheim	Gravière Michel	Ancienne gravière	47,78632	7,24460	6	5	11
	Altkirch	Cimenterie Rebberg	Cimenterie en activité	47,63215	7,24682	11	5	16
	Montreux-Vieux	En l'étang	Plateforme de dépôts de concassés	47,62272	7,03299	10	0	10
	Saint-Louis	Hardt Stocketen	Ancienne gravière	47,59883	7,54168	15	17	32

sous-vosgiennes, un dans le Ried et un sur la bande rhénane), sept de la région chaude de la Hardt et du bassin potassique entre Colmar et Mulhouse ainsi que trois derniers du sud du Haut-Rhin (deux dans le Sundgau et l'autre près des frontières allemande et suisse) (Figure 2, Tableau 1).

Dans chaque station, un nombre variable d'individus ont été échantillonnés selon l'abondance des effectifs au moment du passage, pour un total de 207 mâles et 174 femelles, en moyenne 13 mâles et 11 femelles par site (Tableau 1). Les mesures biométriques ont été effectuées sur place à l'aide d'un pied à coulisse et les individus étaient relâchés juste après les mesures. Ces derniers étaient conservés temporairement le temps des mesures pour ne pas re-capturer les mêmes individus.

Données biométriques mesurées

Les mesures suivantes ont été effectuées (Tableau 2). Pour les mâles, les mesures ont concerné la longueur des tegmina (LT), la longueur des fémurs postérieurs (LF) et la longueur du corps mesuré à l'apex des tegmina (LC) (Defaut & Morichon 2015). Par contre, pour les femelles, les mesures se sont limitées à la longueur du corps mesuré à l'apex des tegmina (LC) puisque le rapport LT/LF des femelles ne permet pas de différencier *Sphingonotus caeruleus* de *Sphingonotus* sp. (Defaut & Morichon 2015). Enfin, nous avons examiné les ailes de tous les individus capturés dans le but de repérer le phénotype « *cyanopterus* ».

Analyses des données

Après avoir vérifié la normalité des données et des résidus du modèle de variance, nous avons testé si la taille moyenne des mâles et des femelles était significativement différente à l'aide

d'analyses de variance (ANOVA). Nous avons aussi testé si la longueur totale (mâles et femelles) et le rapport LT/LF (mâles seulement) décroissaient avec la latitude au sein de la zone d'étude à l'aide d'un test de corrélation de Kendall. Nous avons également vérifié si la latitude avait un effet sur la longueur totale (mâles et femelles) et sur la valeur du rapport LT/LF (mâles seulement) à l'aide d'une régression logistique simple. Ces tests ont été réalisés dans le logiciel R (R Core Team). Enfin, nous avons visualisé les relations entre les mâles dans une analyse en correspondances principales (ACP) selon les variables de longueur totale du corps et du rapport LT/LF à l'aide du package FactoMineR (Lê *et al.* 2008) implémenté dans R. Nous avons au préalable vérifié si ces deux variables n'étaient pas corrélées à l'aide d'une régression linéaire simple.

RÉSULTATS

Dimorphisme sexuel

Les femelles sont significativement plus grandes d'environ un tiers ($33,97 \pm 1,78$ mm) que les mâles ($25,52 \pm 1,39$ mm) (ANOVA = 2705.5 $p < 0.001$). Il n'existe pratiquement pas de chevauchement excepté un individu femelle atypique (Figure 3). Nous n'avons pas observé de gradient latitudinal de la longueur totale des individus.

Rapport LT/LF des mâles

La valeur moyenne LT/LF des mâles est de 2,14 [1,90-2,39], contre 2,06 [1,91-2,20] mesurés par Defaut & Morichon (2015) pour *Sphingonotus caeruleus*, et 2,23 [2,10-2,42] pour *Sphingonotus* sp. (Tableau 2).

Tableau 2 - Comparaisons des moyennes avec écart-type [minimum-maximum] des données biométriques principales entre Defaut & Morichon (2015) et la présente étude.

Espèce	<i>Sphingonotus caerulans</i> Defaut & Morichon (2015)		<i>Sphingonotus sp. franco-ibérique</i> Defaut & Morichon (2015)		Présente étude (tous individus confondus)	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Sexe						
Nombre d'individus	21	19	31	34	207	174
rapport longueur tegmina / fémurs postérieurs	2,06 ± 0,09 [1,91-2,20]	2,20 ± 0,07 [2,04-2,37]	2,23 ± 0,08 [2,10-2,42]	2,27 ± 0,07 [2,10-2,38]	2,14 ± 0,09 [1,90-2,39]	non mesurées
corps mesuré à l'apex des tegmina (mm)	[19,50-26,50]	[27,50-34,00]	[21,50-32,50]	(29,50) [31,50-40,50]	25,52 ± 1,39 [21,25-28,70]	33,97 ± 1,78 [28,25-38,12]

Le rapport moyen LT/LF des mâles décroît du sud vers le nord (Figure 4). La latitude a un effet significatif sur LT/LF ($p=0,001$). De plus, nous avons révélé une corrélation négative significative entre la latitude et le rapport LT/LF (Kendall's tau = -0,51, $p=0,003$; Figure 4).

Analyse multivariée

Nous n'avons pas détecté de corrélation significative entre les deux variables longueur totale et rapport LT/LF ($p = 0,06$). L'analyse multivariée en ACP (non présentée ici) montre que les descripteurs utilisés ne permettent pas de distinguer des groupes que l'on pourrait assigner à l'une ou l'autre espèce, le recouvrement des individus au sein des axes étant important. Si l'on ne se base que sur le rapport LT/LF (Defaut & Morichon 2015), nous pouvons assigner 33% des individus à *S. caerulans*, 25% à *Sphingonotus sp.* et 42% ne sont pas assignables à cause des valeurs qui se recouvrent d'après les données de Defaut & Morichon (2015).

DISCUSSION

Caractériser l'identité taxinomique des *Sphingonotus caerulans* d'Alsace en ne se basant que sur des mesures morphométriques s'avère impossible car les deux critères qui ont été définis comme potentiellement diagnostiques se révèlent variables et peu fiables. Le rapport LT/LF pourrait s'avérer utile comme critère, mais il ne semble pas suffisant pour permettre une identification certaine des individus (Defaut & Morichon 2015), ce qui est corroboré par nos mesures puisque nous n'avons pu assigner d'identification pour 42% des individus sur ce seul critère. Notons que les critères proposés par Defaut & Morichon (2015) se basent sur un échantillon plus restreint que le nôtre, avec 21 mâles de *S. caerulans* et 31 mâles de *Sphingonotus sp.*, ce qui pourrait engendrer un biais masquant une variabilité plus grande des descripteurs que ce qui était suspecté jusqu'alors.

Malgré cela, les valeurs du rapport LT/LF suggèrent que *Sphingonotus sp.* serait présent dans la plaine du Rhin au sud de l'Alsace. Dans ce contexte, et au regard de nos résultats qui montrent un fort taux d'incertitude dans la détermination, une analyse de l'ADN mitochondrial, issu des fémurs prélevés sur sept spécimens, a été effectuée pour apporter des éléments supplémentaires pour déterminer le statut taxinomique des *Sphingonotus* d'Alsace (J.-P. Vacher, données non publiées).

Les résultats, en cours de publication, montrent que tous les échantillons prélevés dans la région appartiennent à une seule lignée qui est celle d'Europe centrale (Allemagne et Suisse) et qui correspond à *S. caerulans*. Cependant, il n'est pas impossible que des hybrides entre les deux espèces existent dans la région, notamment dans les stations les plus au sud dans lesquelles des individus avec un rapport LT/LF plus élevé ont été observés, se rapprochant ainsi morphologiquement des individus méridionaux assignés à *Sphingonotus sp.* Une telle situation serait d'ailleurs cohérente avec nos mesures qui montrent des variations parfois importantes dans les caractères morphologiques, ce qui pourrait effectivement correspondre à des individus hybrides. Toutefois,

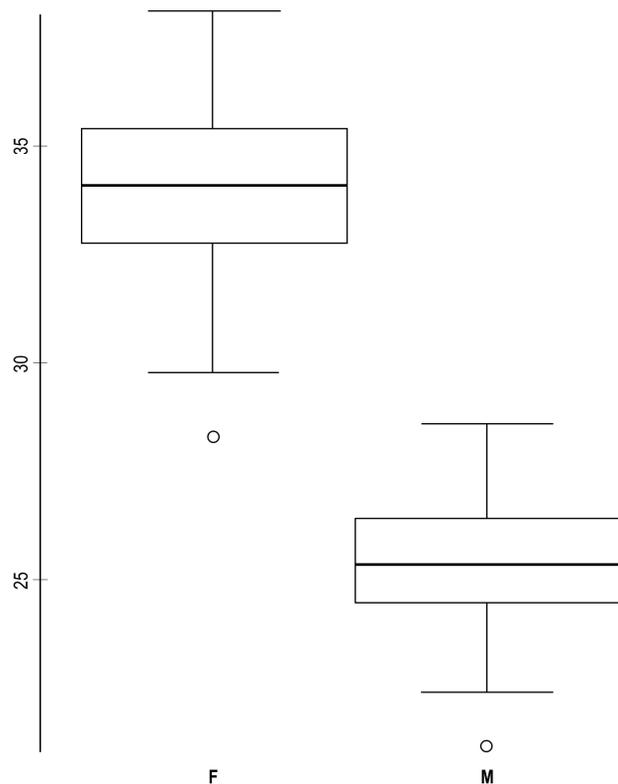


Figure 3 - Variation de la longueur totale du corps apex-tegmina (en mm) mesurée chez N femelles (F) et N mâles (M). Les limites inférieures et supérieures des rectangles indiquent les 1^{er} et 3^e quartiles, la ligne horizontale dans le rectangle indique la médiane (2^e quartile). Les lignes inférieures et supérieures correspondent aux valeurs minimales et maximales obtenues pour chaque paramètre, les cercles blancs aux valeurs hors quartiles.

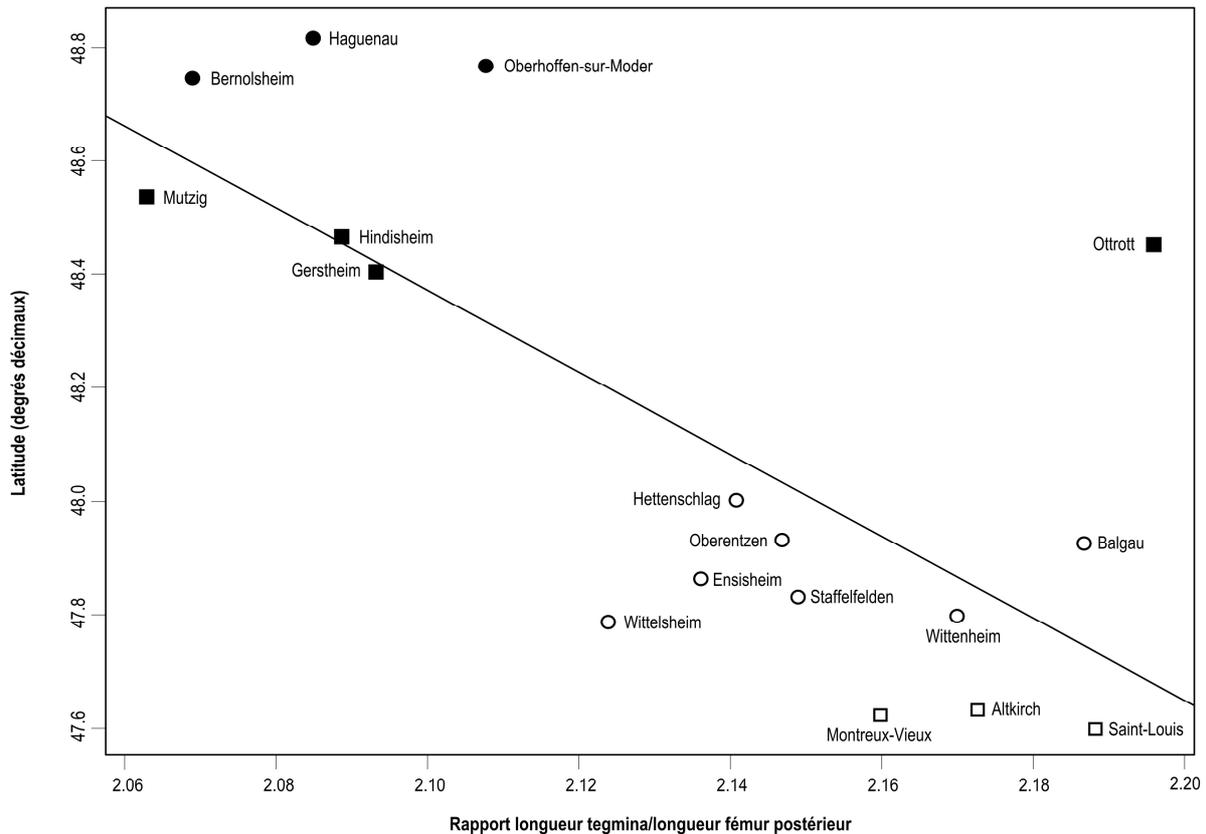


Figure 4 - Corrélation significative ($p=0,003$) entre le rapport moyen longueur tegmina / longueur fémur postérieur et latitude des stations étudiées. Symboles utilisés : **ronds noirs** sites du nord du Bas-Rhin ; **carrés noirs** sites de la plaine centrale du Bas-Rhin ; **cercles vides** sites de la Hardt et du bassin potassique ; **carrés vides** sites du sud du Haut-Rhin.

des analyses génétiques supplémentaires intégrant des marqueurs nucléaires seraient nécessaires pour détecter avec certitude les hybrides et pour délimiter une possible zone d'hybridation.

Nos résultats confirment que les dimensions décroissent bien du sud vers le nord à une large échelle. En effet, les individus alsaciens sont en moyenne plus petits que ceux mesurés par Defaut & Morichon (2015) dans des localités plus au sud de la France. Cependant, à l'échelle de l'Alsace, la taille ne varie pas selon un gradient sud-nord, mais montre une variance hétérogène dans la région, aussi bien pour les mâles que pour les femelles.

À l'inverse, le rapport LT/LF des mâles semble varier selon un axe sud-nord (Figure 4), avec les individus les plus au sud de la région qui possèdent un rapport LT/LF plus grand, ce qui est cohérent avec notre attendu puisque d'après Defaut & Morichon (2015), les individus possédant un phénotype correspondant à *Sphingonotus* sp. se trouveraient plutôt en Franche-Comté ou sud Alsace. Ainsi, sur les 207 individus mesurés, 25% d'entre eux, tous échantillonnés dans le sud du Haut-Rhin, possèdent la caractéristique phénotypique $2,10 < LT/LF < 2,20$, ce qui correspond exactement à la zone de recouvrement biométrique entre les deux espèces. On remarquera la valeur aberrante du site d'Ottrott, situé dans les collines sous-vosgiennes du Bas-Rhin, qui se rapproche plutôt des mesures correspondant au sud

du Haut-Rhin (Figure 4). Cette station paraît atypique car c'est la seule de la région située sur le piémont vosgien, et également la seule sur roches magmatiques. Il est possible que cette population résulte d'une introduction involontaire par l'apport de matériaux depuis un autre site.

Enfin, sur les 381 individus étudiés (Figure 5), seuls quatre (trois mâles et une femelle) s'apparentent au phénotype « *cyanopterus* », soit seulement 1% du total (Figures 5C & 5D). C'est par conséquent un phénotype très rare pour la région, contrairement à ce qui est constaté sur les dunes des littoraux français (Defaut & Morichon 2015). Ce sont des individus d'assez petite taille (mâles 24,6 cm [23,8 – 26,1 cm], femelle 31,2 cm), ce qui pourrait indiquer une appartenance à *S. caeruleans*. Ils ont été trouvés sur deux stations de la plaine centrale du Bas-Rhin (Ottrott et Hindisheim) et une troisième à l'extrême sud-ouest de la région (Montreux-Vieux). On remarquera que le sol de deux des trois stations où ont été trouvés ces individus est constitué de roches dures, une situation plutôt inhabituelle pour la région.

En conclusion, sur la seule base de notre approche morphométrique, il n'est pas possible de certifier à quelle espèce appartiennent les *Sphingonotus* d'Alsace. Nos résultats suggèrent cependant que des hybrides avec l'espèce *Sphingonotus* sp. sont potentiellement présents. D'une manière générale, cette étude montre que la valeur des descripteurs morphométriques proposés dans la littérature pour séparer les



Figure 5 - Habitat, spécimen et ailes de *Sphingonotus caerulans* attribuables au phénotype « cyanopterus ». A. Habitat à Staffelfelden (Haut-Rhin) ; B. Spécimen dans la localité de Staffelfelden ; C. Femelle, Ottrott, Bas-Rhin ; D. Mâle, Ottrott, Bas-Rhin. Le phénotype « cyanopterus » est caractérisé par la présence d'une tache colorée sur les ailes postérieures (indiquée ici par une flèche).

deux espèces sont hautement variables et ne permettent pas une identification fiable. En l'état actuel des connaissances, seule une approche moléculaire serait efficace pour identifier ces deux espèces avec certitude.

Remerciements – Nous tenons à remercier tous les participants au travail de terrain sans lequel il n'aurait pas été possible d'étudier des stations à travers toute l'Alsace : Thibaut Durr, Alain Fizesan, Cédric et Rachel Hiegel, Thomas Lux, Laurent Meyer, Nicolas Minéry, Raynald Moratin et Christian Rust. Enfin, tous mes remerciements au Comité des Sciences de la Nature de la Société Industrielle de Mulhouse (SIM) qui a, outre sa participation à l'étude, permis l'accès au site de la cimenterie d'Altkirch au cours d'inventaires naturalistes. Nous remercions aussi Bernard Defaut, Jacques Thiriet et Jean-Michel Bichain pour leurs remarques sur le manuscrit qui ont permis d'améliorer la qualité de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- D'Agostino R. & Tourny B. (coord.) 2017.** Atlas préliminaire des Orthoptères d'Alsace. *Faune-Alsace document*, n°1a : 88 pp. Document numérique téléchargeable sur https://www.faune-alsace.org/index.php?m_id=20372
- Defaut B. 2003.** Les *Sphingonotus* du groupe *rubescens* en France et en France continentale. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénologiques*, 8 : 99-127.
- Defaut B. 2005.** Note complémentaire sur les *Sphingonotus* du groupe *rubescens* en région paléarctique occidentale (Caelifera, Acrididae, Oedipodinae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénologiques*, 10 : 63-72.
- Defaut B. 2008.** Quel statut taxonomique pour *Sphingonotus cyanopterus* (Charpentier, 1825) ? (Caelifera, Acrididae, Locustinae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénologiques*, 12 : 19-23.
- Defaut B. 2014.** Notes de lecture concernant l'étude de HUSEMANN & al. (2013) sur les Sphingonotini ibériques (Acrididae, Locustinae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénologiques*, 19 : 115-120.

- Defaut B. & Morichon D. 2015.** Criquets de France (Orthoptera, Caelifera). *Faune de France*, 97 (volume 1, fascicules a et b) : 687 pp.
- Husemann M., Llucià-Pomares D. & Hochkirch A. 2013.** A review of the Iberian Spthingonotini with description of two novel species (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168 (1) : 29–60. doi:[10.1111/zoj.12023](https://doi.org/10.1111/zoj.12023)
- Lê S., Josse J. & Husson F. 2008.** FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, 25 (1) : 1-18. doi:[10.18637/jss.v025.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01)

R Core Team 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>

Soumis le 28 décembre 2019

Publié le 13 février 2020