

Notes de lecture concernant l'étude de HUSEMANN & al. (2013) sur les Sphingonotini ibériques (Acrididae, Locustinae)

Bernard DEFAUT

Quartier Babi, hameau d'Aynat, F-09400 Bédailhac-et-Aynat.
[bdefaut@club-internet.fr]

–oOo–

INTRODUCTION

Une remarquable étude vient d'être publiée sur le genre *Sphingonotus* sensu lato (incluant les sous-genres *Neosphingonotus* et *Parasphingonotus*), en région paléarctique occidentale, et plus spécialement en Ibérie pour ce qui concerne la morphologie : HUSEMANN & al. (2013) ; elle combine la morphologie, la biométrie et la phylogénie moléculaire, laquelle s'appuie sur deux gènes mitochondriaux (12S rRNA, et NADH-déshydrogénase sous-unité 5 [= ND5]). Cette étude comprend la description de deux espèces nouvelles pour la science, et une très riche clef de détermination illustrée des espèces ibériques, avec des cartes de répartition.

L'importance de ce travail m'a incité à m'en faire l'écho pour les lecteurs francophones, en intégrant les nombreux échanges postérieurs que j'ai eus avec les auteurs. Je formule au passage quelques commentaires et suggestions à portée taxonomique, mais je ne m'autorise ici **aucun changement nomenclatural**, laissant aux auteurs le soin de les concrétiser s'ils le jugent nécessaire.

Les principaux résultats taxonomiques de l'étude de HUSEMANN & al. (2013) sont les suivants.

De l'analyse morphométrique multivariée les auteurs concluent que *S. azurescens* et *S. morini* sont deux taxons distincts (espèces, ou peut-être sous-espèces), le premier occupant la moitié occidentale de l'Ibérie (sauf le Nord), le second la moitié orientale. Le genre *Granada* (créé pour l'espèce *imitans* Brunner von W.) est synonymisé avec *Sphingonotus*. Le taxon *lusitanicus* Ebner est élevé au rang d'espèce valide (auparavant : sous-espèce de *Leptopternis candidus*). *Sphingonotus callosus* (Fieber, 1853) est considéré comme un *nomen dubium* (auparavant : synonyme d'*azurescens*). Enfin, deux espèces nouvelles sont décrites du Sud de l'Espagne : *Sphingonotus (Neosphingonotus) almeriense* Lluçà-Pomares et *Sphingonotus (Neosphingonotus) nodulosus* Lluçà-Pomares.

COMMENTAIRES

1. Le clade *Helioscirtus* – *Sphingoderus* – "*Sphingonotus*" *octofasciatus*.

Les auteurs ont choisi *Helioscirtus capsitanus* et *Sphingoderus carinatus* comme espèces extérieures (« *outgroups* ») au genre *Sphingonotus* sensu lato.

Contre toute attente « *Sphingonotus* » *octofasciatus* se révèle génétiquement proche des deux espèces extérieures, particulièrement de *Sphingoderus*. Les auteurs en concluent avec raison (pages 32-33) que cette espèce appartient à un genre autre que *Sphingonotus*, mais ils attendent de disposer de davantage de données pour concrétiser ce changement taxonomique.

2. Le clade *Neosphingonotus* pl. sp. / "*Sphingonotus*" *imitans*.

2-1. Les auteurs expliquent l'apparition éclatée de *Neosphingonotus morini* et *azurescens* dans deux sous-clades éloignés l'un de l'autre (non détaillé ici sur la figure 1), par une individualisation trop récente pour qu'elle se traduise complètement au plan génétique (les distances génétiques entre les taxons sont faibles).

On pourrait regretter qu'ils n'aient pas pris aussi en considération des exemplaires d'*azurescens* en provenance du Maghreb ; mais, questionnés à ce sujet, ils m'ont expliqué y avoir renoncé à cause de la complexité de la situation (courriel du 29 IV 2013) : 1) les exemplaires marocains qu'ils ont examinés paraissent morphologiquement plus proches de *morini* que d'*azurescens*, et 2) pour être complet il aurait fallu intégrer aussi des représentants des taxons *nadigi* et *arenarius*.

2-2. Les auteurs écrivent (page 33) que *Sphingonotus savignyi* peut posséder l'un ou l'autre des deux systèmes stridulatoires habituels : « *S. savignyi cannot be clearly grouped into any of the existing subgenera, as specimens may possess either a serrate intercalary vein (but with much stronger serration than in typical Sphingonotus species) or the Neosphingonotus stridulatory apparatus* ». [Je traduis : « *S. savignyi ne peut pas être clairement rangé dans un des sous-genres existants, car les spécimens peuvent posséder soit une nervure intercalée serrulée (mais avec une serrulation beaucoup plus forte que chez les espèces de Sphingonotus typiques), soit l'appareil stridulatoire de Neosphingonotus* »].

Je leur ai alors demandé (par courriel) s'ils avaient considéré dans leur étude que *Neosphingonotus paradoxus* et *Sphingonotus savignyi* constituaient un seul et même taxon (on sait en effet que ces deux taxons ne diffèrent l'un de l'autre que par leur système stridulatoire : voir DESCAMPS 1970 et MESTRE 1988). À l'appui de cette éventualité j'ai fait remarquer que *paradoxus* est illustré sur les figures 8 et 10 de l'étude

mais n'apparaissait nulle part dans le phylogramme, alors que pour *savignyi* c'est exactement l'inverse.

A. Hochkirch m'a répondu (29 IV 2013) : « *We did not synonymize paradoxus and savignyi. In our genetic sampling we have typical paradoxus and typical savignyi, but we also have some individuals (in fact quite a lot of them), which really have both stridulatory systems on the same wing! And this seems not be*

unusual. [...]». [Je traduis : « *Nous n'avons pas synonymisé paradoxus et savignyi. Dans notre échantillonnage génétique nous avons des paradoxus typiques et des savignyi typiques, mais nous avons quelques individus (en fait beaucoup d'entre eux) qui ont réellement les deux systèmes stridulatoires sur la même aile ! Et ceci ne semble pas inhabituel (...)*].

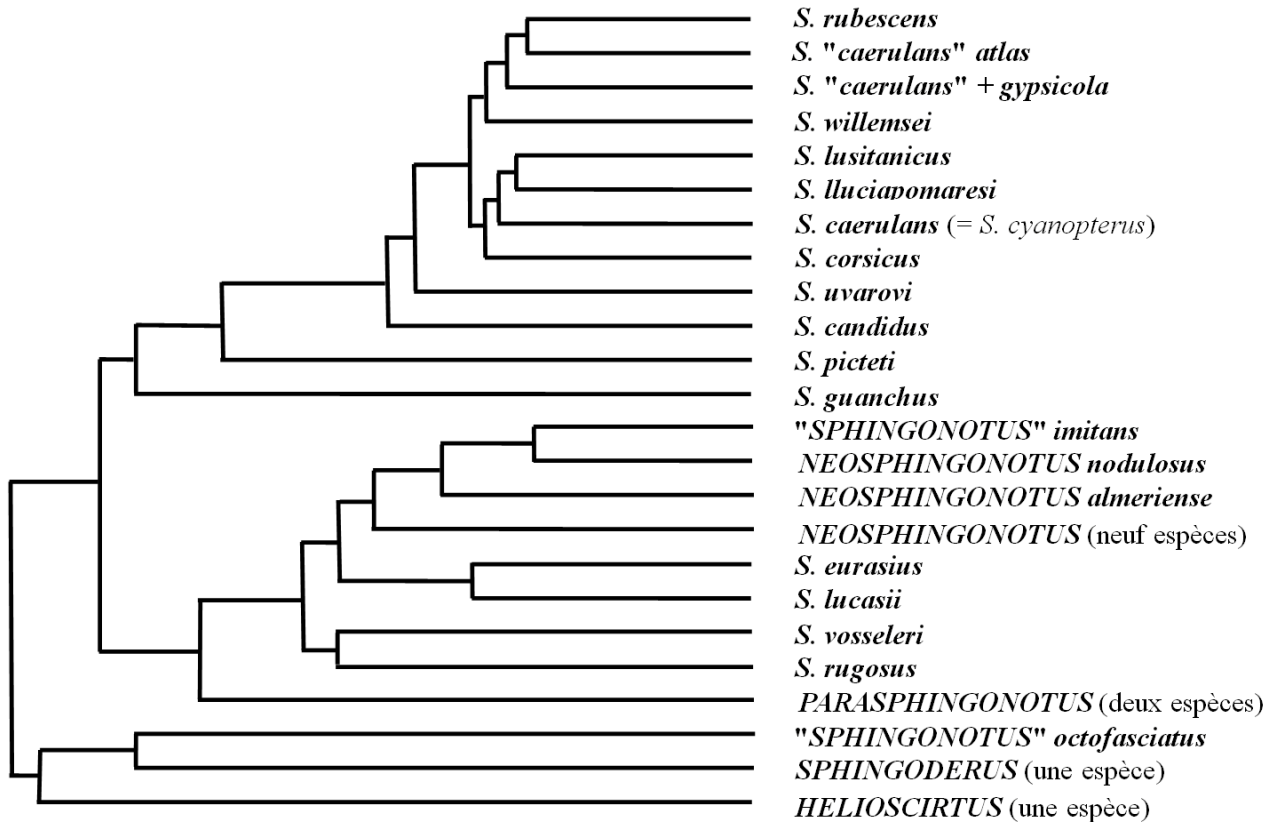


Figure 1. Représentation condensée du phylogramme de HUSEMANN & al. (2013)

Les noms en lettres capitales désignent des genres ou sous-genres autres que « *Sphingonotus* (sous-genre *Sphingonotus*) ». Les initiales de nom de genre « S » signifient « *Sphingonotus* (sous-genre *Sphingonotus*) ».

Dans ces conditions *Sphingonotus savignyi* peut aussi bien être rapporté au sous-genre *Neosphingonotus* qu'au sous-genre *Sphingonotus* ; d'autant plus que dans leur phylogramme *savignyi* est dans un clade contenant par ailleurs huit autres espèces relevant toutes de *Neosphingonotus*. *A priori* on ne voit pas bien ce qui empêche de synonymiser les deux taxons.

Mais A. Hochkirch m'écrit à ce sujet (courriel du 15 I 2014) : « *The reason, why mtDNA is problematic is that it is purely maternally inherited. If hybridization played a role in some species, its genetic relationships might be misleading. [...] If the mitogenome of paradoxus was completely introgressed into the genome of savignyi, they both would also appear on the same branch and appear to be Neosphingonotus. Such complete mitochondrial introgressions have been reported from other taxa (some have completely lost*

their own mitochondrial genome...). Hence, we can only come to a conclusion, if we sequence more genes (at least for these two taxa and some relatives...). [Je traduis : « *La raison pour laquelle l'ADN mitochondrial est problématique est qu'il est transmis uniquement par la mère. Si l'hybridation a joué un rôle chez des espèces, ses relations génétiques peuvent être trompeuses. (...) Si le génome mitochondrial de paradoxus a été complètement introgressé dans le génome de savignyi, les deux taxons peuvent apparaître sur la même branche et sembler être des Neosphingonotus. De telles introgressions complètes ont été rapportées à propos d'autres taxons (dont quelques-uns avaient perdu complètement leur propre génome mitochondrial). Ainsi, nous ne pourrions conclure que si nous séquençons davantage de gènes (au moins pour ces deux taxons et quelques taxons*

proches) »].

Je retiens néanmoins que, pour maintenir valides les deux taxons, il faudra absolument mettre en évidence au moins un critère morphologique ou éthologique convaincant.

2-3. Finalement le clade *Neosphingonotus* se décompose comme suit (figure 1, ci-dessus) : un sous-clade en position basale, comprenant neuf espèces (dont *S. savignyi*), et un sous-clade divisé en deux sous-clades, l'un avec *Sphingonotus* (*Neosphingonotus*) *almeriense*, l'autre avec *Sphingonotus* (*Neosphingonotus*) *nodulosus* et « *Sphingonotus* » ou « *Granada* » *imitans*.

Par son système stridulatoire (la nervure intercalée est serrulée) le taxon *imitans* relève du sous-genre *Sphingonotus* sensu stricto, pas du sous-genre *Neosphingonotus* (système stridulatoire : nervure intercalée lisse, et présence de nervules transverses saillantes entre les nervures R et M). Son intégration ici à un clade contenant par ailleurs exclusivement des *Neosphingonotus* (onze espèces) est donc problématique, et pourrait justifier la réhabilitation du genre (ou sous-genre) *Granada* Koçak & Kemal 2008 (lequel est un nom de remplacement pour *Jacobsiella* Harz 1975 : 540), avec toutes les caractéristiques énoncées par Harz (elles sont citées par les auteurs, page 49).

Axel Hochkirch envisage une autre solution (courriel du 15 I 2014) : « *If S. imitans is a result of past hybridization between an ancestor of almeriense or nodulosus and a species from the subgenus Sphingonotus, its mitochondrial DNA might pretend an erroneous close relationship to Neosphingonotus, even when 99% of its (nuclear) genome would place it in Sphingonotus. (...) In fact, there are several indications that hybridization played (and even still plays) a major role in the genus Sphingonotus. For example, some species have their closest relatives in the same geographic region, even though from a morphological point of view this seems to be rather strange (...)* » [Je traduis : « *Si S. imitans est le résultat d'une hybridation passée entre un ancêtre d'almeriense ou de nodulosus et une espèce du sous-genre Sphingonotus, son ADN mitochondrial peut montrer une affinité faussement étroite avec Neosphingonotus, même si 99% de son génome nucléaire le place dans Sphingonotus* ». (...) *En fait il y a plusieurs indications que l'hybridation a joué (et même joue encore) un rôle majeur chez le genre Sphingonotus. Par exemple plusieurs espèces ont leur espèce la plus proche dans la même région ; même considéré du seul point de vue morphologique, cela semble assez étrange* » (...)].

Une conclusion s'impose : pour obtenir un phylogramme satisfaisant il faudrait utiliser plus de deux gènes mitochondriaux, et / ou utiliser conjointement des gènes nucléaires (mais ceux-ci donnent généralement une moins bonne résolution car ils évoluent beaucoup plus lentement que les gènes mitochondriaux).

3. Le clade *Sphingonotus corsicus* – *S. rubescens*.

3-1. Les « *caerulans* » d'Espagne-France méridionale sont dans le sous-clade contenant *S. rubescens*, non dans celui contenant les *caerulans* / *cyanopterus* d'Europe septentrionale ; cela peut être la conséquence des faibles distances génétiques entre les clades, comme les auteurs l'écrivent ; mais compte-tenu de l'individualisation géographique cela suggère surtout l'existence de deux taxons distincts.

Et cela recoupe assez exactement les différences biométriques (mais avec chevauchements des valeurs) que j'ai relevées entre, d'une part la population de France centrale et méridionale, et d'autre part la population du Nord de la France (qui descend assez loin vers le sud sur le littoral atlantique) ; il y a aussi une différence d'habitus : chez la seconde population on observe assez souvent une bande sombre sur les ailes postérieures (*Sphingonotus* « *cyanopterus* »), qui manque toujours ou presque toujours chez la population méridionale.

Compte tenu de la répartition quasi-parapatricienne en France de ces deux entités taxonomiques (DEFAUT, 2003, 2005 et 2008, DEFAUT & al. 2009) et des indications génétiques apportées par les auteurs, on peut envisager la conclusion suivante : le *caerulans* d'Allemagne (incluant *cyanopterus*, qui n'en est finalement qu'une variété sans signification taxonomique) est le vrai *caerulans* de Linné, tandis que le « *caerulans* » d'Espagne et de France méridionale est une espèce distincte. Non seulement Axel Hochkirch est d'accord avec cette interprétation (courriel du 30 IV 2013), mais je n'oublie pas qu'il en est même à l'origine (il m'en a fait part il y a quelques années déjà (A. Hochkirch, courriel du 22 IV 2008) : « *The young sister clade to rubescens would be S. caerulans from SW-Europe (France, Spain, Italy and Mallorca), but again the "real" S. caerulans (from the locus typicus and NE Europe) is the sister clade to S. Iluciapomaresi* ». [Je traduis : « *Le récent clade frère de rubescens serait S. caerulans du SW de l'Europe (France, Espagne, Italie et Majorque), mais le "vrai" caerulans (du locus typicus et du NE de l'Europe) est le clade frère de S. Iluciapomaresi* »].

Dans cette hypothèse il faut un nom pour le taxon méridional, mais je ne trouve pas de nom disponible dans la littérature ; sur le phylogramme le taxon méridional est étroitement associé à l'espèce ibérique *gypsicola*, qui est nettement distincte au plan morphologique cependant. Le phylogramme ne permet pas de retenir le taxon maghrébin *atlas*, pourtant très ressemblant morphologiquement, car celui-ci est étroitement associé à *rubescens* dans un sous-clade spécial. Pour la faune de France des Caelifères en voie d'achèvement, je me rabats donc sur le vocable provisoire *Sphingonotus sp.*, si aucune autre solution ne s'impose d'ici sa parution.

Remarque : je m'étonne que les auteurs aient préféré maintenir pour ce taxon franco-ibérique le vocable « *Sphingonotus caerulans* » (clef de détermination, page 53), et même « *Sphingonotus*

caerulans caerulans » (phylogramme page 32 et carte page 57), et cela sans même avoir posé le problème taxonomique.

3-2. On constate que *S. corsicus* n'est pas dans le sous-clade contenant les taxons méridionaux *rubescens* et *gypsicola* mais dans celui contenant le *caerulans / cyanopterus* d'Europe du Nord. Il ne s'agirait donc pas d'une sous-espèce du *Sphingonotus* sp. franco-ibérique, mais d'une sous-espèce de *S. caerulans / cyanopterus*, ou d'une espèce autonome. Cela est confirmé par l'identification, faite sur une base biométrique, de *Sphingonotus* « *cyanopterus* » (le vrai *caerulans* de Linné) sur les rivages sableux de la Méditerranée septentrionale par DEFAUT (2003, 2005) (voir aussi la carte de la figure 3 ci-dessous et la carte in DEFAUT & al. 2009, page 79).

4. Comment comprendre *Sphingonotus lucasii*, *eurasius*, *rugosus* et *vosseleri* ?

Ces quatre espèces ont le système stridulatoire du sous-genre *Sphingonotus* (et de la plupart des **Locustinae**) : la nervure intercalée est serrulée. Le clade concerné possède « *Sphingonotus* » *imitans*, les onze espèces de *Neosphingonotus*, un sous-clade avec *eurasius* et *lucasii*, et en position basale un autre sous-clade avec *vosseleri* et *rugosus* ; mais surtout ce clade contient, en position encore davantage basale, le sous-genre *Parasphingonotus* (chez qui c'est la nervure radiale qui est serrulée). Théoriquement cela oblige à considérer que ces quatre espèces de « *Sphingonotus* » relèvent d'au moins un sous-genre spécial (sinon plusieurs).

Cependant, pour continuer de rattacher les espèces *lucasi*, *eurasius*, *rugosus* et *vosseleri* au sous-genre *Sphingonotus* il suffirait, il me semble, qu'une étude un peu plus riche en espèces provoque l'intercalation d'une espèce du sous-genre *Sphingonotus* en position basale relativement à *Parasphingonotus* (figure 2). Dans cette situation l'une des radiations du sous-genre *Sphingonotus* n'aurait fait que multiplier les espèces (douze espèces sur la figure 1 : de *guanchus* à *rubescens*), alors que l'autre radiation aurait pour une part multiplié les espèces du genre (cinq espèces sur la figure 1 : de *rugosus* à *eurasius*, et l'espèce hypothétique inscrite en rouge) et pour une autre part « inventé » les sous-genres *Parasphingonotus*,

Neosphingonotus et *Granada*.

Dans un courriel récent (06-01-2014) Axel Hochkirch me dit disposer d'un arbre phylogénétique (non publié) dans lequel une espèce du sous-genre *Sphingonotus* occupe précisément cette place...

Remerciements. Surtout à Axel Hochkirch (mais également à David Lluçia Pomares), pour les nombreux et riches échanges au sujet de leur article.

RÉFÉRENCES

- DEFAUT Bernard, 2003 – Les *Sphingonotus* du groupe *rubescens* en France et en Espagne continentale (*Caelifera*, *Acrididae*, *Oedipodinae*). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **8** : 99-127.
- DEFAUT Bernard, 2005 — Note complémentaire sur les *Sphingonotus* du groupe *rubescens* en région paléarctique occidentale (*Caelifera*, *Acrididae*, *Oedipodinae*). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **10** : 63-72.
- DEFAUT Bernard, 2008 - Quel statut taxonomique pour *Sphingonotus cyanopterus* (Charpentier, 1825) (*Caelifera*, *Acrididae*, *Locustinae*) ? *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **12** (2007) : 19-23.
- DEFAUT Bernard, Eric SARDET & Yoan BRAUD (coordinateurs), 2009 – *Catalogue permanent de l'entomofaune. Série nationale, fascicule 7. Orthoptera : Ensifera et Caelifera*. Union de l'Entomologie Française édit., 94 p.
- DESCAMPS Marius, 1970 – Contribution à la faune du Maroc, 3. Acridoidea du Maroc saharien et Dericorythinae. *Bulletin de la Société entomologique de France*, **75** : 24-36.
- HUSEMANN Martin, David LLUCIÀ POMARES & Axel HOCHKIRCH, 2013 – A review of the Iberian *Sphingonotini* with description of two novel species (*Orthoptera* : *Acrididae* : *Oedipodinae*). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **168** : 29-60.
- MESTRE Jacques, 1988 – *Les acridiens des formations herbeuses d'Afrique de l'Ouest*. CIRAD, F-Montpellier, 330 p.

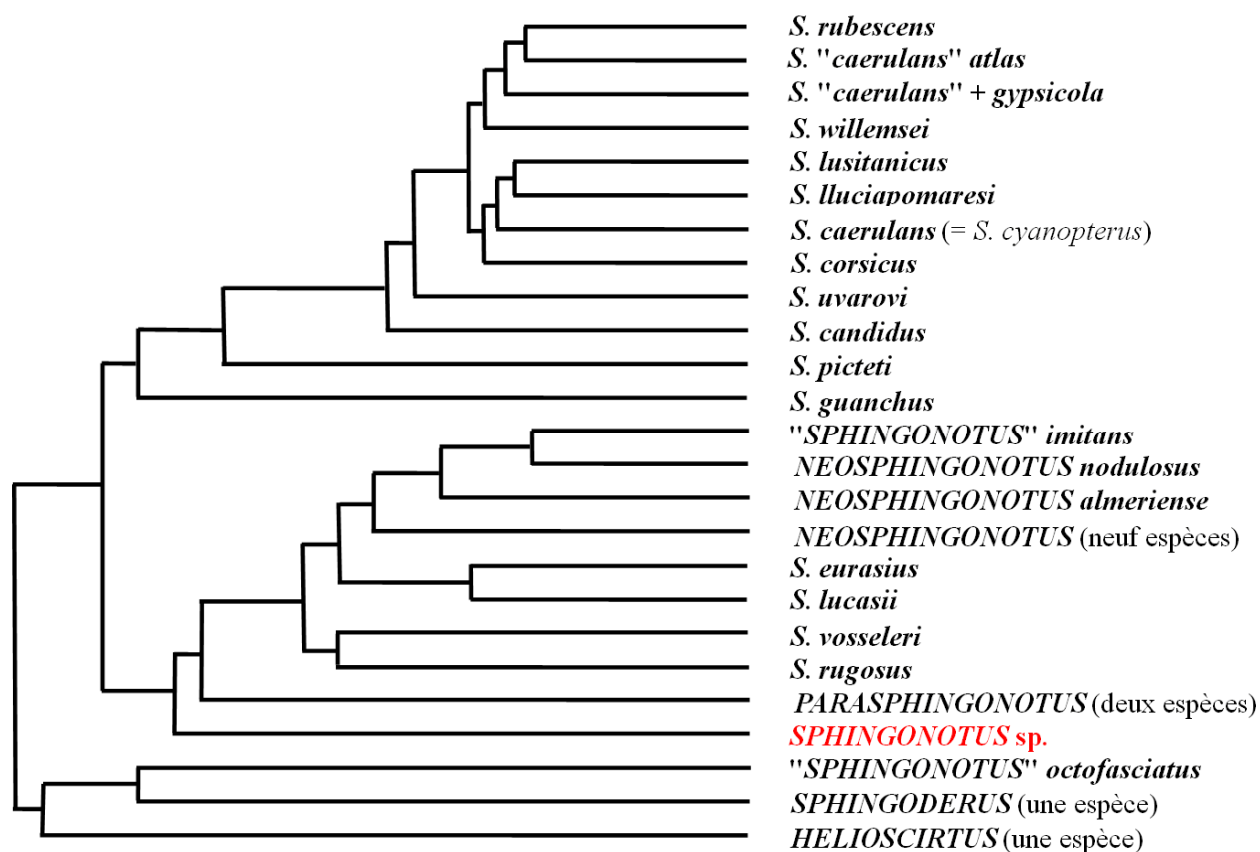


Figure 2. Phylogramme hypothétique dans lequel une espèce du genre *Sphingonotus* serait en position basale (en rouge) relativement au genre *Parasphingonotus*

Les noms en lettres capitales désignent des genres ou sous-genres autres que « *Sphingonotus* (sous-genre *Sphingonotus*) ». Les initiales de nom de genre « S » signifient « *Sphingonotus* (sous-genre *Sphingonotus*) ».

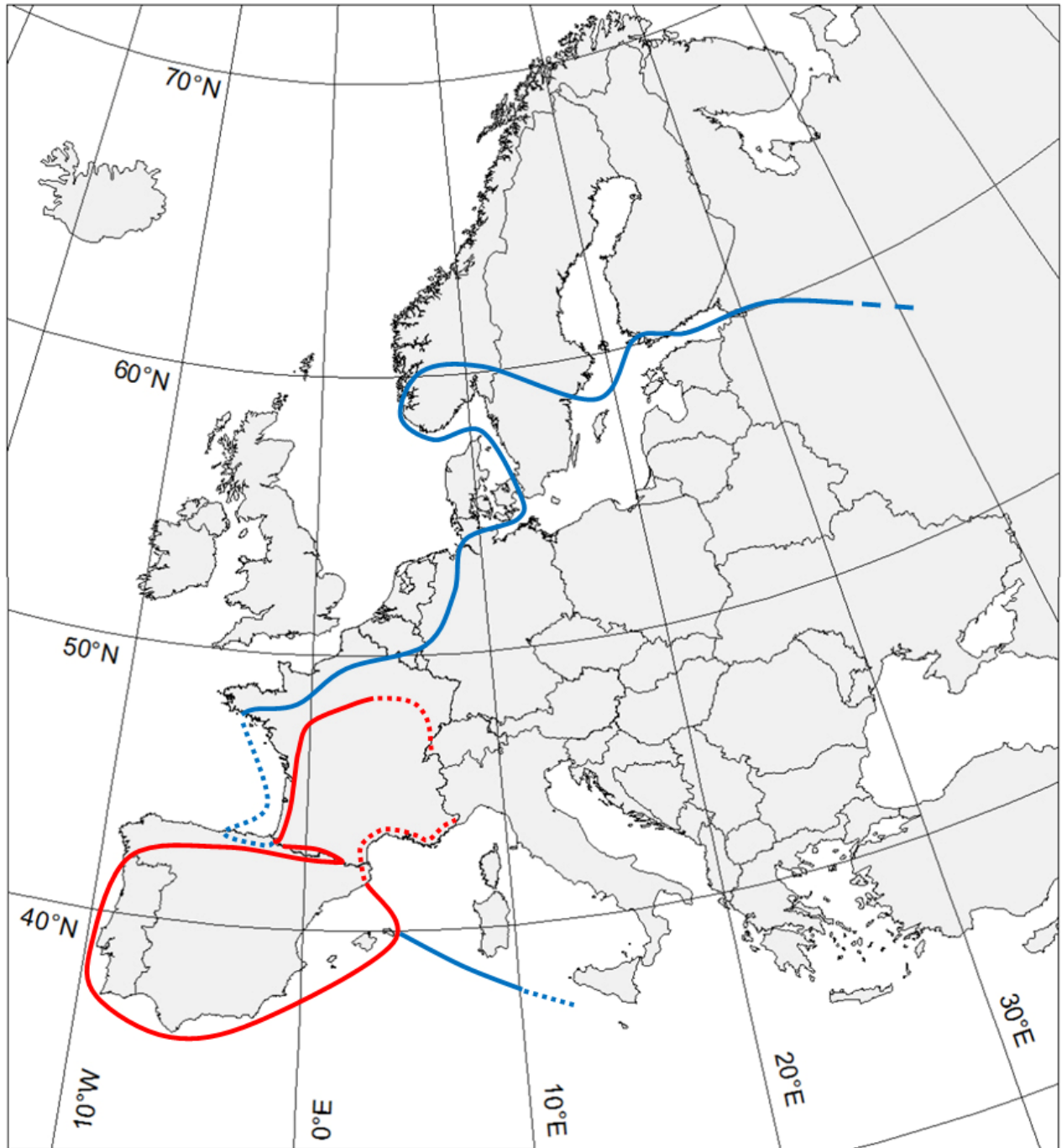


Figure 3. Répartition nord-occidentale de *Sphingonotus* groupe *caerulans* (partim) et de *Sphingonotus* sp.

Cette figure est entièrement originale. Documents consultés pour établir les contours : DEFAUT & al. (2009), DETZEL (1998), HOLST (1986), HUSEMANN & al. (2013), KARJALAINEN (2009), LA GRECA (1975), SCHMIDT & LILGE (1997).

Lignes bleues : contours occidental, septentrional et méridional de *Sphingonotus* groupe *caerulans* (incluant les sp. ou ssp. *corsicus*, *exornatus*, *insularis* et la forme *cyanopterus*). **Ligne rouge** : contour de *Sphingonotus* sp. (Ibérie), et limite entre *Sphingonotus* sp. et *Sphingonotus* gr. *caerulans* (France). **Pointillés bleus ou rouges** : contours très hypothétiques.