

DONNEES RECENTES SUR LA PHYLOGENIE MOLECULAIRE DES ACRIDIDAE, SPECIALEMENT LES OEDIPODINAE ET LES GOMPHOCERINAE

Daniel PETIT

UMR 1061 INRA, Faculté des Sciences et Techniques

123, av. A. Thomas, 87060 Limoges Cedex

dpetit@unilim.fr

Résumé. 1) La phylogénie des Acrididae présents en Europe occidentale a été revue par l'analyse de gènes mitochondriaux disponibles dans GenBank (ARN 12S, 16S, CytB and COI). Deux combinaisons de 2 jeux de gènes, ARN 12S et 16S d'une part et de COI et CytB d'autre part permettent de revisiter la classification des Acrididae. A l'intérieur de cette famille, plusieurs sous-familles à pointe prosternale (les Catantopidae au sens de Chopard) se sont différenciées. 2) Parmi ces sous-familles a pris naissance l'ensemble monophylétique des Oedipodinae, Acridinae et Gomphocerinae (OAG = Acrididae au sens de Chopard). Les Oedipodinae sont très voisins des Acridinae alors que les Gomphocerinae sont plus éloignés. Une nouvelle classification des Oedipodinae et Gomphocerinae au niveau des tribus est proposée.

Mots clés. Acrididae, Phylogénie moléculaire, Oedipodinae, Acridinae, Gomphocerinae.

Abstract. 1) The phylogeny of West European Acrididae was reassessed by the analysis of 4 mitochondrial genes, available in Genbank (ARN 12S, 16S, CytB and COI). Two combinations of 2 gene sets (ARN 12S and 16S) from one hand, and COI and CytB on the other, allow to revisit the classification of Acrididae. Within this family, several sub-families harboring a prosternal spur (« Catantopidae » sensu Chopard) first differentiated. 2) Among these subfamilies, the monophyletic group comprising Oedipodinae, Acridinae and Gomphocerinae (AOG = « Acrididae » sensu Chopard) has arisen. The Oedipodinae are very close to Acridinae, whereas Gomphocerinae are more distant. A new classification of Oedipodinae and Gomphocerinae at the tribe level is proposed.

Key Words. Acrididae, molecular phylogeny, Oedipodinae, Acridinae, Gomphocerinae.

INTRODUCTION

La classification des Acrididae au sens large a subi de nombreuses modifications par rapport à celle adoptée dans CHOPARD 1952 qui représente la base la plus consultée des Orthoptéristes français. En effet, au sein des Acridoidea, cet auteur distinguait les Pyrgomorphidae, les Pamphagidae, les Catantopidae et les Acrididae. Vers la fin des années 1990, FLOOK & ROWELL (1997a et b), FLOOK & al. (1999 et 2000) ont entrepris sur la base de séquençage moléculaire de reconstituer les grandes lignes de l'évolution des Caelifères. Ils ont proposé que les Acridoidea ne comprennent que 2 familles, les Pamphagidae et les Acrididae, les Pyrgomorphidae constituant à eux seuls les Pyrgomorphae. Récemment, EADES (2000) a confirmé cette conception par l'étude des génitalia des Acridomorphae. Les Acrididae partagent avec les Pamphagidae des caractères dérivés concernant la forme des sclérites de l'endophalle et la constriction séparant le sac éjaculateur du sac du spermatophore, par opposition aux Pyrgomorphidae. Selon la nouvelle conception, les Acrididae regroupent les Oedipodinae, les Gomphocerinae et les Acridinae, ainsi que les sous-familles portant un tubercule prosternal (les « Catantopidae » au sens de Chopard). Enfin, depuis

moins de 5 ans, de nouveaux travaux, américains (sur les Melanoplinae : CHAPCO & al., 2001 ; CHAPCO & LITZENBERGER, 2002, AMEDEGNATO & al., 2003), chinois et russes ont complété les analyses précédentes. Ces derniers se sont concentrés sur les Oxyinae, et de manière directement intéressante pour les orthoptéristes d'Europe occidentale sur les Oedipodinae et Gomphocerinae. Cependant, comme ces publications sont peu accessibles et écrites en russe (FILIPENKO, 2000), japonais (REN & al., 2002) et chinois (YIN & al., 2003), il nous a semblé intéressant de reprendre les séquences déposées dans les banques de gènes pour procéder à une analyse plus aisément lisible.

MATERIEL ET METHODES

La recherche dans GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) de séquences nucléotidiques correspondant à suffisamment de représentants parmi les Caelifères a révélé 4 séries de séquences mitochondriales : les ARN ribosomiaux 12S et 16S, la Cytochrome oxydase I (COI) et le Cytochrome B (CytB). Ces gènes mitochondriaux ont été plus étudiés chez les Insectes que les gènes nucléaires pour leur facilité d'extraction, l'ADN mitochon-

drial étant une centaine de fois plus représenté par cellule que l'ADN nucléaire. De fait, des gènes nucléaires ont également été déposés, comme l'ARN ribosomal 18S ou les Vitellines A et B, mais trop peu d'espèces étaient concernées pour fournir une information ayant une portée systématique.

L'alignement de chacune des 4 séries de séquences a été réalisé avec le programme CLUSTALW fourni par l'université de Lyon et accessible à l'adresse http://npsa-pbil.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=/NPSA/npsa_clustalwan.html, avec l'option de sortie au format PHYLIP. Du fait que les séquençages ne commençaient ou ne finissaient pas au même endroit, les sites ayant trop de données manquantes ont été retirés de chaque tableau avant de procéder à l'analyse. Les traitements ont été effectués grâce au programme MEGA3.0 téléchargeable à l'adresse www.mega-software.net/mega3/ (KUMAR & al., 2004).

Les options ont été le Minimum Evolution et un taux uniforme de mutations selon les sites. Les pourcentages de bootstrap (= robustesse de branches) ont été calculés à partir de 250 répliquions. Selon les cas, les calculs ont été faits avec l'ensemble des sites (pairwise deletion), ou seulement avec les sites entièrement connus (complete deletion).

Les données concernant des jeux très voisins d'espèces ont été rassemblées (ARN12S et 16S, COI et CytB), de manière à produire des arbres plus synthétiques et plus robustes que ceux issus de chaque jeu. L'inconvénient de la méthode est cependant de perdre des informations sur la position de telle ou telle espèce étudiée seulement par une séquence. Les résultats présentés ici porteront donc sur les analyses par jeu de séquence et par combinaison de séquences.

Les espèces étudiées sont reportées dans le tableau 1, avec les noms des gènes, et la position systématique.

Tableau 1. Les espèces analysées

Espèces	Sous familles	ARN 12S	ARN 16S	COI	CytB
	Pamphagidae				
<i>Glauia terreum</i>		+	+		
<i>Batrachotetrix sp.</i>		+	+		
	Acrididae				
<i>Oxya hyla</i>	Oxyinae	+			
<i>Oxya chinensis</i>		+			
<i>Oxya flavefermera</i>					+
<i>Oxya adentata</i>					+
<i>Hieroglyphus tonkinensis</i>			+		
<i>Pseudoxya diminuta</i>			+		
<i>Ateliacris annulicornis</i>	Omnatolampinae	+	+		
<i>Abracris flavolineata</i>			+		
<i>Psiloscircus sp.</i>			+		
<i>Drymacris nebulicola</i>	Proctolabinae	+			
<i>Drymophilacris bimaculata</i>			+		
<i>Eucephalacris borellii</i>		+	+		
<i>Lithoscirtus daedalus</i>		+			
<i>Proctolabus mexicanus</i>		+	+		
<i>Schistocerca gregaria</i>	Cyrtacanthacridinae	+		+	
<i>Chondracris rosea</i>		+	+		
<i>Calliptamus abbreviatus</i>	Calliptaminae		+		
<i>Tonkinacris sinensis</i>	Melanopliinae	+	+		
<i>Melanoplus femurrubrum</i>			+		
<i>Melanoplus sanguineus</i>		+	+		
<i>Melanoplus infantilis</i>			+		
<i>Jivarus americanus</i>		+			
<i>Atrachelacris gramineus</i>				+	
<i>Dichroplus elongatus</i>			+	+	
<i>Podisma pedestris</i>			+	+	+
<i>Miramella alpina</i>				+	
<i>Acrida turrita</i>	Acridinae	+	+		
<i>Acrida cinerea</i>			+		+
<i>Acrida willemsei</i>		+			
<i>Phlaeoba infumata</i>		+			
<i>Ceracris nigricornis</i>	Gomphocerinae				+
<i>Arcyptera fusca</i>		+	+	+	+
<i>Notostaurus anaticus</i>				+	
<i>Notostaurus albicornis</i>				+	+
<i>Eclipophleps glacialis</i>				+	+
<i>Euthystira brachyptera</i>				+	+
<i>Podismopsis altaica</i>				+	+

<i>Podismopsis poppius</i>				+	
<i>Chrysochraon dispar</i>				+	+
<i>Gomphocerus armeniacus</i>				+	+
<i>Gomphocerus sibiricus</i>				+	+
<i>Gomphocerippus rufus</i>		+	+	+	
<i>Stauroderus scalaris</i>		+	+	+	+
<i>Stauroderus intermedius</i>			+	+	+
<i>Ch. (Glyptobothrus) apicarius</i>				+	+
<i>Ch. (Glyptobothrus) biguttulus</i>				+	+
<i>Ch. (Chorthippus) albomarginatus</i>				+	+
<i>Ch. (Glyptobothrus) mollis</i>				+	+
<i>Ch. (Chorthippus) dichrous</i>				+	+
<i>Ch. (Chorthippus) parallelus</i>				+	+
<i>Omocestus petraeus</i>				+	+
<i>Omocestus viridulus</i>				+	+
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>				+	+
<i>Stenobothrus sviridenkoi</i>				+	+
<i>Stenobothrus eurasius</i>				+	+
<i>Trilophidia annulata</i>	Oedipodinae	+	+		+
<i>Mecosthetus parapleurus</i>		+	+		
<i>Aiolopus thalassinus</i>		+			
<i>Aiolopus tamulus</i>		+	+		
<i>Epacromius coerulipes</i>			+		
<i>Celes akitanus</i>			+		
<i>Oedipoda caerulescens</i>		+	+		
<i>Oedaleus asiaticus</i>		+	+		
<i>Oedaleus manjius</i>					
<i>Gastrimargus marmoratus</i>		+	+		
<i>Locusta migratoria migratoria</i>		+	+		
<i>Locusta migratoria tibetensis</i>		+			
<i>Locusta migratoria manilensis</i>		+			
<i>Morphacris fasciata</i>		+	+		
<i>Trimerotropis cincta</i>		+	+		
<i>Sphingonotus ningsianus</i>		+	+		
<i>Sphingonotus haitensis</i>		+			
<i>Bryodema miramae</i>		+	+		
<i>Bryodema luctuosum</i>		+	+		
<i>Bryodemella tuberculatum</i>			+		
<i>Bryodemella holdereri</i>		+			
<i>Angaracris barabensis</i>		+	+		
<i>Leptopternis gracilis</i>			+		
<i>Helioscirtus moresi</i>			+		
<i>Compsorhipis davidiana</i>			+		
<i>Arphia conspersa</i>			+		
<i>Heteropternis respondens</i>			+		

RESULTATS

1. Analyses de combinaisons de jeux

a. ARN12S + ARN16S (figure 1).

La somme des 2 gènes partiels, après élimination des sites trop incomplets, comprend 1050 paires de bases. L'analyse avec délétion complète des sites à données manquantes donne l'arbre de la figure 1. Dans le cas du genre *Bryodemella*, nous avons concaténé l'ARN 12S de *B. holdereri* et l'ARN 16S de *B. tuberculatum*.

Les 2 espèces de Pamphagidae étant prises comme hors groupe, l'ensemble Gomphocerinae-Oedipodinae-Acridinae (GOA par la suite) s'insère dans l'évolution de 2 représentants à pointe prosternale (*Chondracris*: Cyrtacanthacridinae et *Eucephalacris*: Proctolabinae). A l'intérieur du groupe GOA, les Gomphocerinae dont l'unité est soutenue par un indice

de bootstrap de 93 % se séparent tôt des 2 autres sous-familles. L'ensemble Acridinae-Oedipodinae est quant à lui supporté par un indice de bootstrap de 89 %. Mais dans la mesure où les Acridinae ne sont représentés que par le genre *Acrida*, la monophylie de cette sous-famille ne peut être abordée par cette seule analyse. En revanche, il est clair que les Oedipodinae étudiés ici forment un groupe monophylétique (81 % de bootstrap). *Trilophidia annulata* est l'espèce la plus basale et plusieurs tribus définies dans OSF2 (Orthoptera Species File version 2 Online, consultable à l'adresse <http://osf2x.orthoptera.org/osf2.2/OSF2Xframeset.htm>) se retrouvent dans la phylogénie. Les Aioloipini et Parapleurini seraient à réunir dans la mesure où les genres *Mecosthetus* et *Aiolopus* sont portés par une branche commune. Parmi les espèces

restantes, *Oedipoda*, le seul représentant étudié des Oedipodini, a une position basale, tandis que les autres espèces sont rassemblées au sein de 2 groupes. Le premier correspond aux Locustini avec *Morphacris*, *Locusta*, *Gas-trimargus* et *Oedaleus* tandis que le second contient à la fois *Trimerotropis*, *Sphingonotus* et les genres *Bryodemella*-*Bryodemella*, c'est-à-dire les Sphingonotini et les Bryodemini.

b. CytB + COI (figure 2).

La somme des 2 gènes partiels, après élimination des sites trop incomplets, contient 1250 paires de bases. L'analyse avec délétion des sites à données manquantes donne l'arbre de la figure 2.

Arcypera est parmi les genres étudiés le plus basal, et le seul représentant des Arcypterini. *Notostaurus* est le genre immédiatement le plus basal après le précédent, et fait partie des Dociostaurini.

Une première division apparaît ensuite, qui sépare les genres apparentés à *Chorthippus* et *Omocestus* d'une part, et ceux apparentés à *Chrysochraon* d'autre part. Dans ce dernier groupe, on distingue le genre *Ecliphleps* (Hypernephini) et les 3 genres *Chrysochraon*, *Podismopsis* et *Euthystira* (Chrysochraontini). Les genres apparentés à *Chorthippus* et *Omocestus* se répartissent en 2 groupes dont la proximité ne fait aucun doute. A ce titre, ils devraient faire partie tous deux de la même tribu, les Gomphocerini. Le premier groupe, soutenu par un indice de bootstrap de 70 %, contient les genres *Omocestus* et *Stenobothrus* et fort curieusement *Chorthippus parallelus*. Le second, soutenu par un indice de 99 %, contient des espèces du genre *Chorthippus* et des genres voisins *Gomphocerus*, *Stauroderus* et *Gomphocerippus*. Curieusement, les sous-genres *Chorthippus* et *Glyptobothrus* se distribuent de manière dispersée dans l'arbre, ce qui pourrait suggérer au moins une erreur d'attribution d'espèce à une séquence. Par exemple, *C. dichrous* et *C. albomarginatus* ne sont pas rassemblés alors qu'ils appartiennent tous 2 au sous-genre *Chorthippus*. Il en est de même pour *C. mollis* et *C. biguttulus* qui appartiennent au sous-genre *Glyptobothrus*.

2. Analyses de jeux séparés

Ces analyses apportent des compléments sur la composition des tribus dans la mesure où certaines espèces n'ont été abordées que par la séquence d'un seul gène. Il est par contre délicat d'en tirer des conclusions sur les relations de parentés entre tribus ou sous-familles en raison de la plus faible quantité d'information.

a. ARN 12S

Le cladogramme de la figure 3 diffère de celui de la figure 1 par une plus grande représentation d'espèces ayant un tubercule prosternal (les « Catantopidae » au sens de Chopard (en vert sur la figure 3), entre les Pamphagidae et le groupe GOA. A partir de la base de l'arbre, on a les Cyrtacanthacridinae, les Oxyinae, les Melanoplinae, les Proctolabinae et les Omnatolampinae. Cependant, les indices de bootstrap sont faibles et l'ordre trouvé ici est sujet à caution. On peut remarquer l'emboîtement successif de 2 genres d'Acridinae (*Phlaeoba* et *Acrida*) à la base des Oedipodinae, ce qui suggérerait que les Acridinae sont un groupe paraphylétique, si cela était confirmé par l'analyse d'autres gènes.

b. ARN 16S

Le cladogramme de la figure 4 ajoute des compléments sur le contenu des tribus d'Oedipodinae. *Epacromius* renforce le groupe Aiolopini-Parapleurini, malgré l'intercalation (peu soutenue par l'indice de bootstrap) du genre *Oedipoda*. *Heteropternis* est ici voisin des Locustini. *Leptopternis* et *Helioscirtus* rejoignent les *Sphingonotini*, *Compsorhipis* les Bryodemini. *Arphia* et *Celes* auraient une parenté avec *Trimerotropis* mais les indices de bootstrap sont faibles et d'autres études seraient nécessaires pour l'affirmer. Comme dans le cas précédent, on trouve des sous-familles à tubercule prosternal intercalées entre les Pamphagidae et le groupe GOA. Le groupe Calliptiminae-Cyrtacanthacridinae occupe une position basale tandis que les Omnatolampinae se trouvent proches des sous-familles des Acridinae-Oedipodinae. En ce qui concerne les autres sous-familles de « Catantopidae », l'ordre de divergence est extrêmement différent de celui déduit des ARN 12S. Manifestement, d'autres études sont indispensables pour apporter des précisions sur les relations de parenté entre les différentes sous-familles à tubercule prosternal.

c. CytB

Le cladogramme de la figure 5 montre que *Ceracris* serait un genre encore plus basal qu'*Arcypera* au sein des Gomphocerinae. Pour revenir aux espèces des 2 sous-genres de *Chorthippus*, *C. dichrous* et *C. albomarginatus* sont bien rassemblés mais *C. mollis* est toujours à part. Nous n'avons pas d'explication sur la position incongrue de *C. mollis*.

d. COI

Le cladogramme de la figure 6 place *C. parallelus* à la base des *Chorthippus*, ce qui semble plus logique que dans le cladogramme de la figure 2 où on le retrouvait à la base des *Omocestus-Stenobothrus*. Par ailleurs, *C. mollis* se situe au voisinage de *C. albomarginatus*, ce qui pose une fois de plus le problème de l'attribution de la séquence à cette espèce.

DISCUSSION

A l'issue de l'analyse des différents arbres, on peut proposer une nouvelle organisation des sous-familles des Gomphocerinae et des Oedipodinae au niveau des tribus, sachant qu'il reste des points obscurs. Cette organisation souffre évidemment d'un manque de données par rapport aux genres d'Amérique et d'Asie ainsi que d'une sous-représentation des Acridinae. En particulier, le peu d'information à notre disposition suggère qu'il s'agit d'un groupe paraphylétique, du moins en partie.

Sous-famille des Gomphocerinae

Le genre *Ceracris* est inclus dans les Parapleurini dans OSF2 mais devrait être transféré dans une tribu spéciale, les Ceracriini nov., étant donnée sa position à la base des Gomphocerinae étudiés avec les séquences du Cytochrome B.

Un problème délicat se pose à propos de la position de *C. parallelus* qui se rattacherait au groupe *Omocestus* et *Stenobothrus* selon l'information du CytB mais qui serait à la base des autres *Chorthippus*

d'après la COI. D'autres études sont nécessaires, notamment par la considération de *C. montanus* et *C. dorsatus*, pour lever cette ambiguïté mais nous considérerons dans un premier temps comme pertinente l'information déduite de la COI. Les *Chorthippus* du sous-genre *Chorthippus* sont à la base des espèces du sous-genre *Glyptobothrus*. Dans la mesure où un doute existe sur la position de *C. mollis*, il est sage d'attendre la confirmation de la phylogénie présentée ici par des approches indépendantes et/ou complémentaires pour proposer de nouvelles combinaisons dans le genre *Chorthippus*. L'individualisation des genres *Glyptobothrus* et *Chorthippus* reste en attente d'informations supplémentaires. Par ailleurs, les espèces à antennes renflées (sauf *Myrmeleotettix* qui est apparenté aux *Omocestus* (Clemente et al., 1989) sont issues de *Chorthippus* du sous-genre *Glyptobothrus*. De plus, le genre *Gomphocerus* dérive du genre *Stauroderus* qui est paraphylétique. Si l'on applique la phylogénie, ces deux genres devraient être mis en synonymie et prendre le nom de *Gomphocerus* Thunberg 1815 qui est le plus ancien. Le même type de difficulté se pose à propos du groupe *Omocestus-Stenobothrus* puisqu'*O. haemorrhoidalis* fait partie de la même lignée que le genre *Stenobothrus*. Manifestement, *O. haemorrhoidalis* ne devrait plus être placé dans le genre *Omocestus*. D'autres séquences, notamment de *Myrmeleotettix* et d'autres *Omocestus* devraient être réalisées pour procéder à des combinaisons nouvelles. Le groupe *Omocestus-Stenobothrus-Myrmeleotettix* mérite d'être placé dans une sous-tribu, appelée ici les *Omocestina* nov., caractérisée par le bord antérieur de l'élytre droit, par opposition aux *Gomphocerina* nov. (bord antérieur de l'élytre convexe près de la base). Le tableau 2 contient la nouvelle classification proposée ici, les genres représentés en France étant en caractères gras.

Tableau 2. Classification des Gomphocerinae et des Oedipodinae.

Sous-famille des Gomphocerinae

Tribu Ceraciini nov.

Ceracris

Tribu Arcypterini

Arcyptera

Tribu Dociostaurini

Dociostaurus

Notostaurus

Tribu Hypernephini

Eclipophleps

Tribu Chrysochraontini

Chrysochraon

Euthystira

Euchorthippus

Podismopsis

Tribu Gomphocerini

Sous-tribu *Omocestina* nov.

Omocestus

Stenobothrus

Myrmeleotettix

Sous-tribu *Gomphocerina* nov.

Chorthippus

Glyptobothrus

Gomphocerus (incl. Stauroderus)

Gomphocerrhipus

Euchorthippus est classé ici dans les Chrysochraontini d'après les conclusions issues des analyses de séquence d'ARN 16S (GULJAEVA & al. 2001). Je n'ai malheureusement pas pu avoir accès à ces séquences. Il n'y a pas d'information sur *Ramburiella* (Arcypterini selon OSF2) ainsi que 2 genres des montagnes, *Gomphoceridius* et *Aeropedellus* (Chorthippini et Gomphocerini respectivement selon OSF2).

Sous-famille des Oedipodinae

Tribu Trilophidiini

Trilophidia

Tribu Parapleurini

Mecosthetus

Stethophyma

Aiolopus

Epacromius

Tribu Oedipodini

Oedipoda

Tribu Locustini

Locusta

Gastrimargus

Morphacris

Oedaleus

Tribu Sphingonotini

Sphingonotus

Helioscirtus

Leptopternis

Tribu Bryodemini

Bryodema

Bryodemella

Angaracris

Compsorhipis

Parmi les genres étudiés ici, la place de *Celes* (Oedipodini selon OSF2), *Arphia* (Arphiini selon OSF2) et *Trimerotropis* (Sphingonotini selon OSF2) est incertaine, peut-être au voisinage des Sphingonotini-Bryodemini. Les genres *Paracinema* et *Calephorus* n'ont malheureusement pas été étudiés mais sont vraisemblablement à rattacher aux Parapleurini. Cette tribu apparaît ici comme faisant partie des Oedipodinae et non des Acridinae comme il est indiqué dans OSF2. Un caractère justifiant la position des Parapleurini au sein des Oedipodinae serait la nervure intercalée le plus souvent serrulée (jamais à ma connaissance chez les Acridinae sensu stricto).

CONCLUSION

La phylogénie moléculaire permet d'obtenir des relations de parenté indépendantes de celles déduites des caractères morphologiques. Elle a l'avantage de ne pas subir les contraintes écologiques de l'adaptation vis-à-vis de la végétation, des conditions climatiques, etc. Cependant, il existe bien entendu des contraintes qui s'exercent sur la composition des gènes en bases AT ou GC, ce qui constitue une adaptation également vis-à-vis de stress.

Néanmoins, il est indispensable de confronter les résultats de phylogénie moléculaire et d'approche morphologique par analyse cladistique ou morphométrique (PETIT & al., 2005) pour espérer approcher la phylogénie « réelle » des espèces.

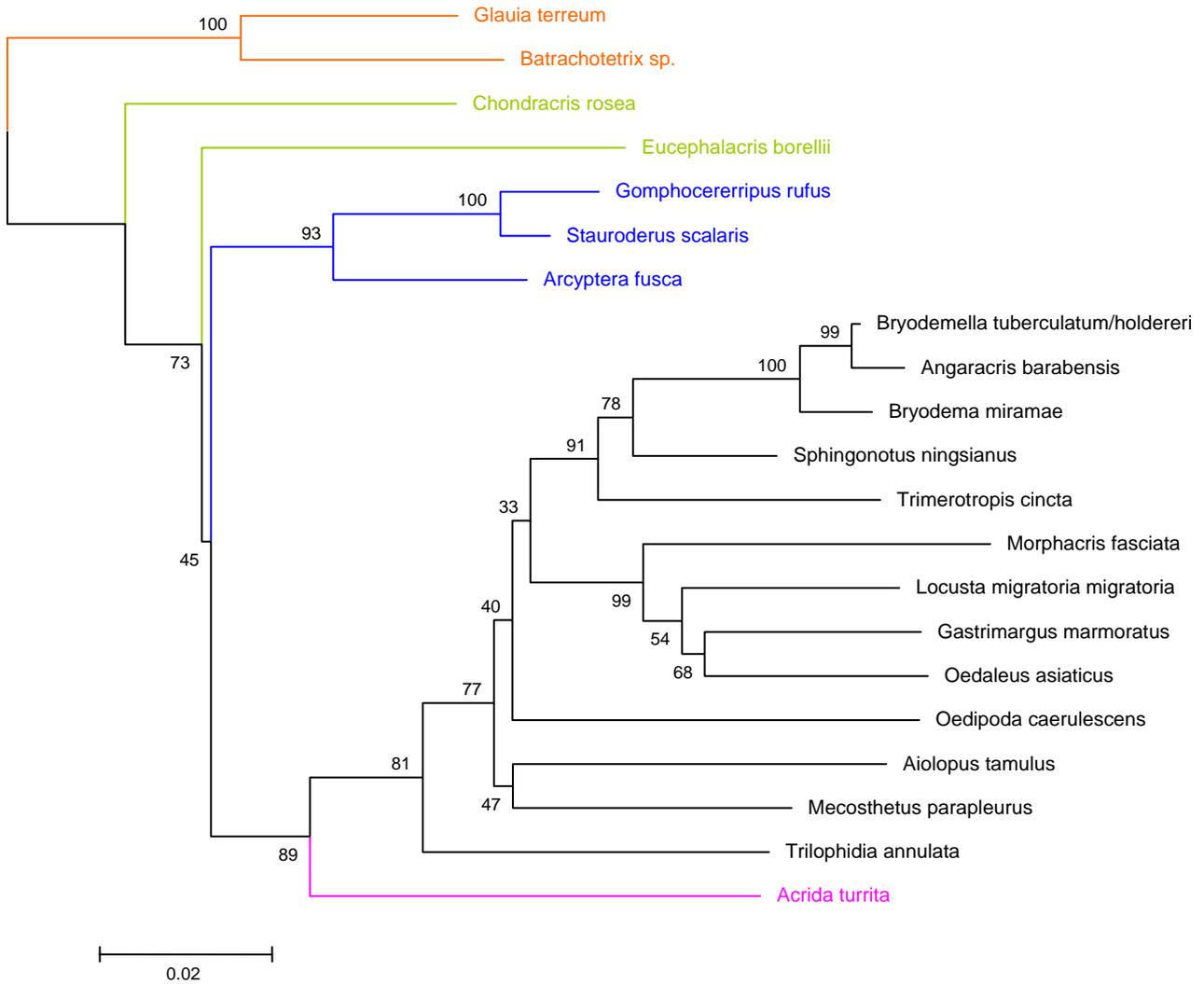


Figure 1. Phylogénie moléculaire des Acrididae par l'analyse de la concaténation de 2 gènes (ARN 12S-16S). Mega3.0, 1050 pb, Complete deletion, Minimum Evolution.

Taxons en rouge : Pamphagidae ; en bleu : Gomphocerinae ; en vert foncé : sous-familles à pointe prosternale ; en noir : Oedipodinae ; en rose, Acridinae.

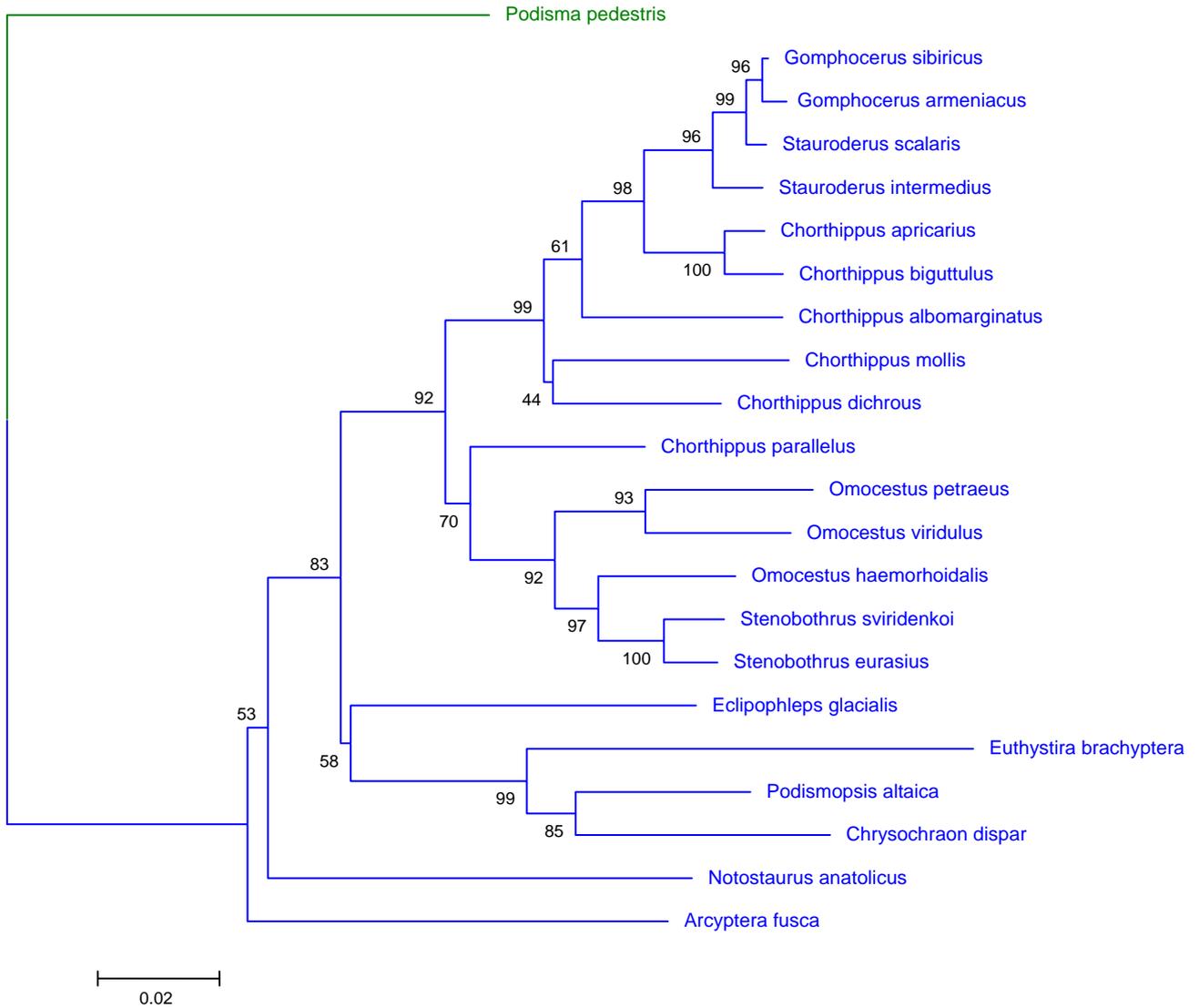


Figure 2. Phylogénie moléculaire des Gomphocerinae par l'analyse de la concaténation de 2 gènes (COI + CytB). Mega3.0, 1250 pb, Complete deletion, Minimum Evolution.

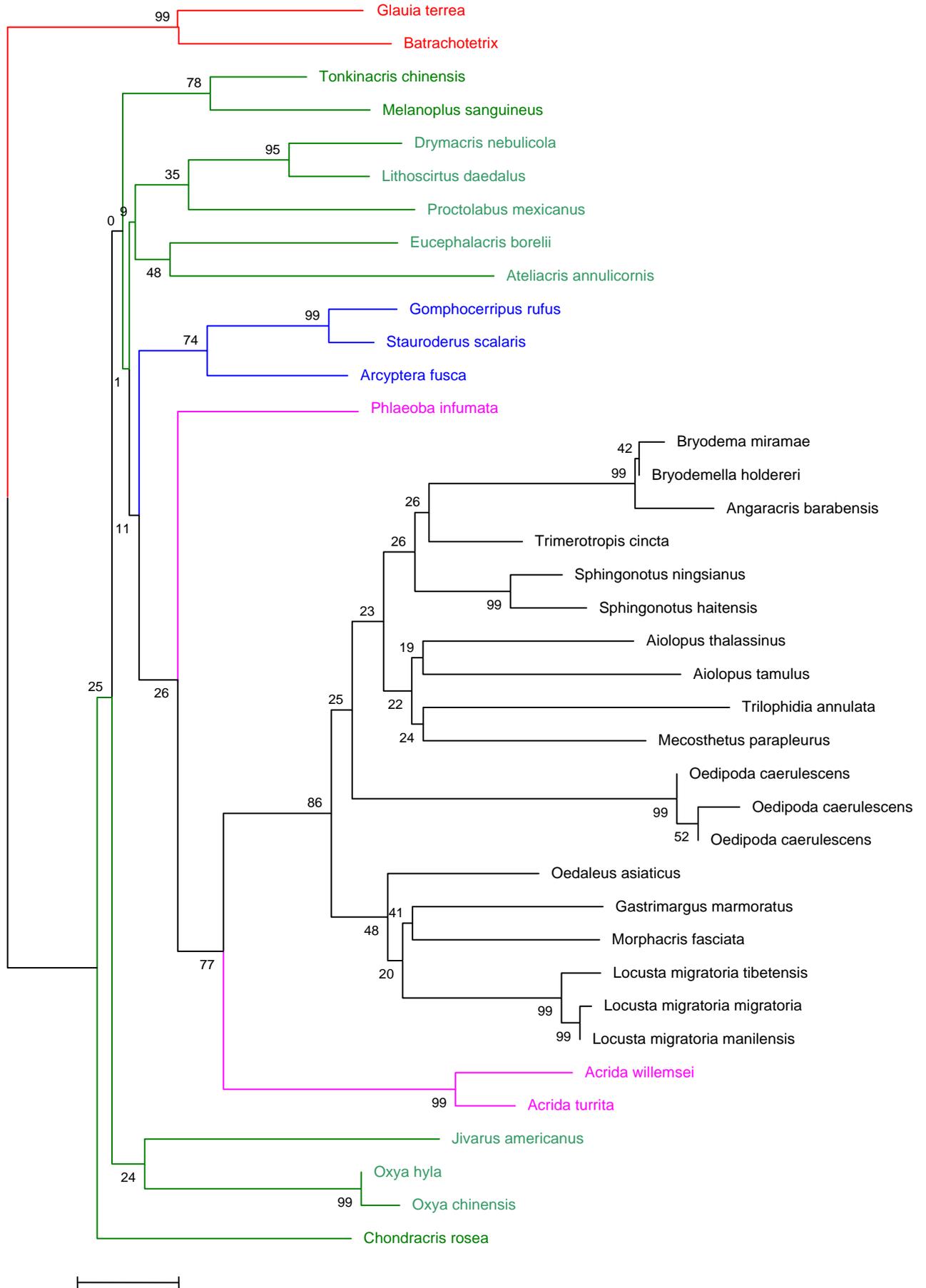


Figure 3. Phylogénie d'après les ARN12S. Mega3.0, 442 pb, Pairwise deletion, Minimum Evolution.

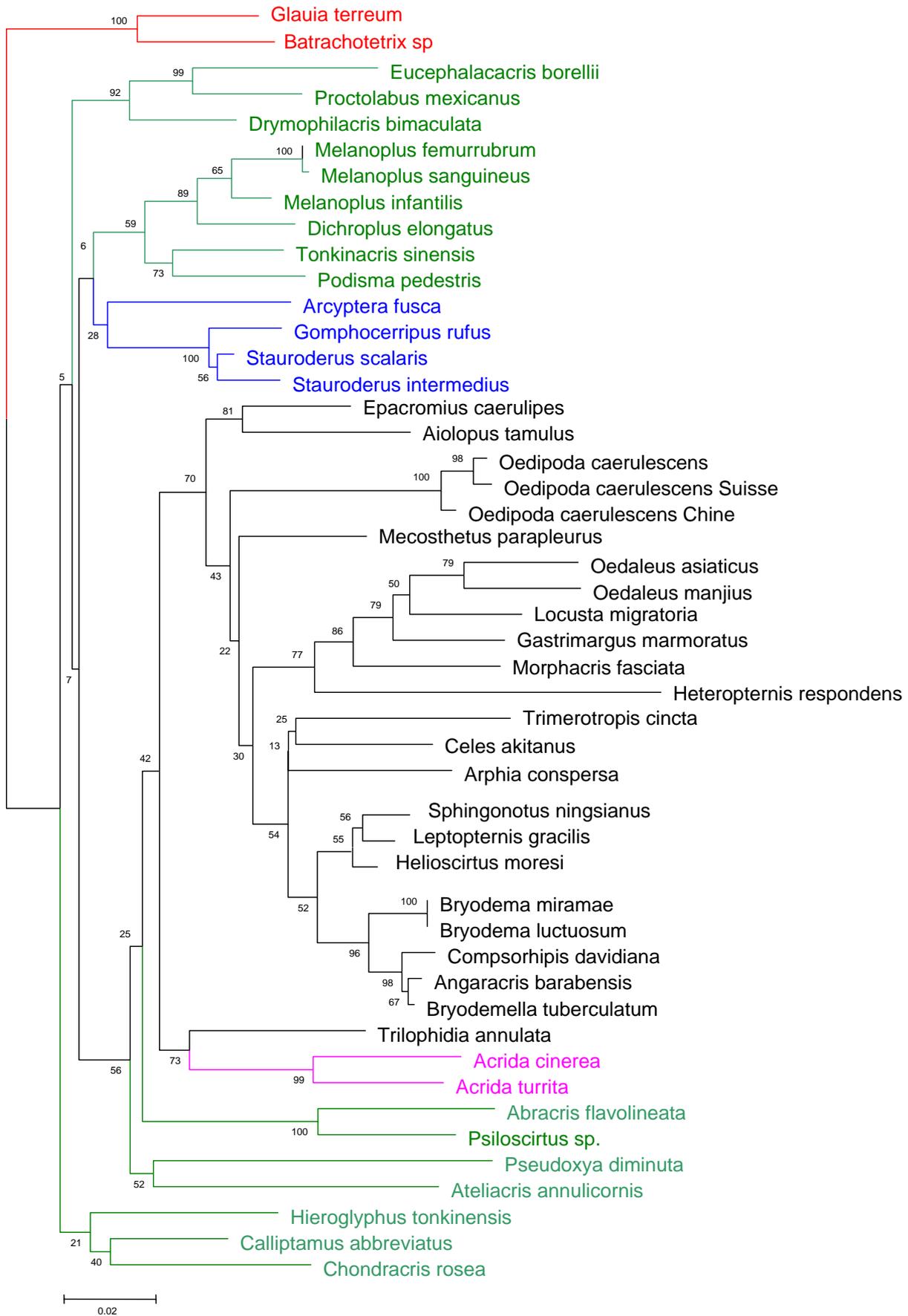


Figure 4. Phylogénie d'après les ARN16S. Mega3.0, 500 pb, Pairwise deletion, Minimum Evolution.

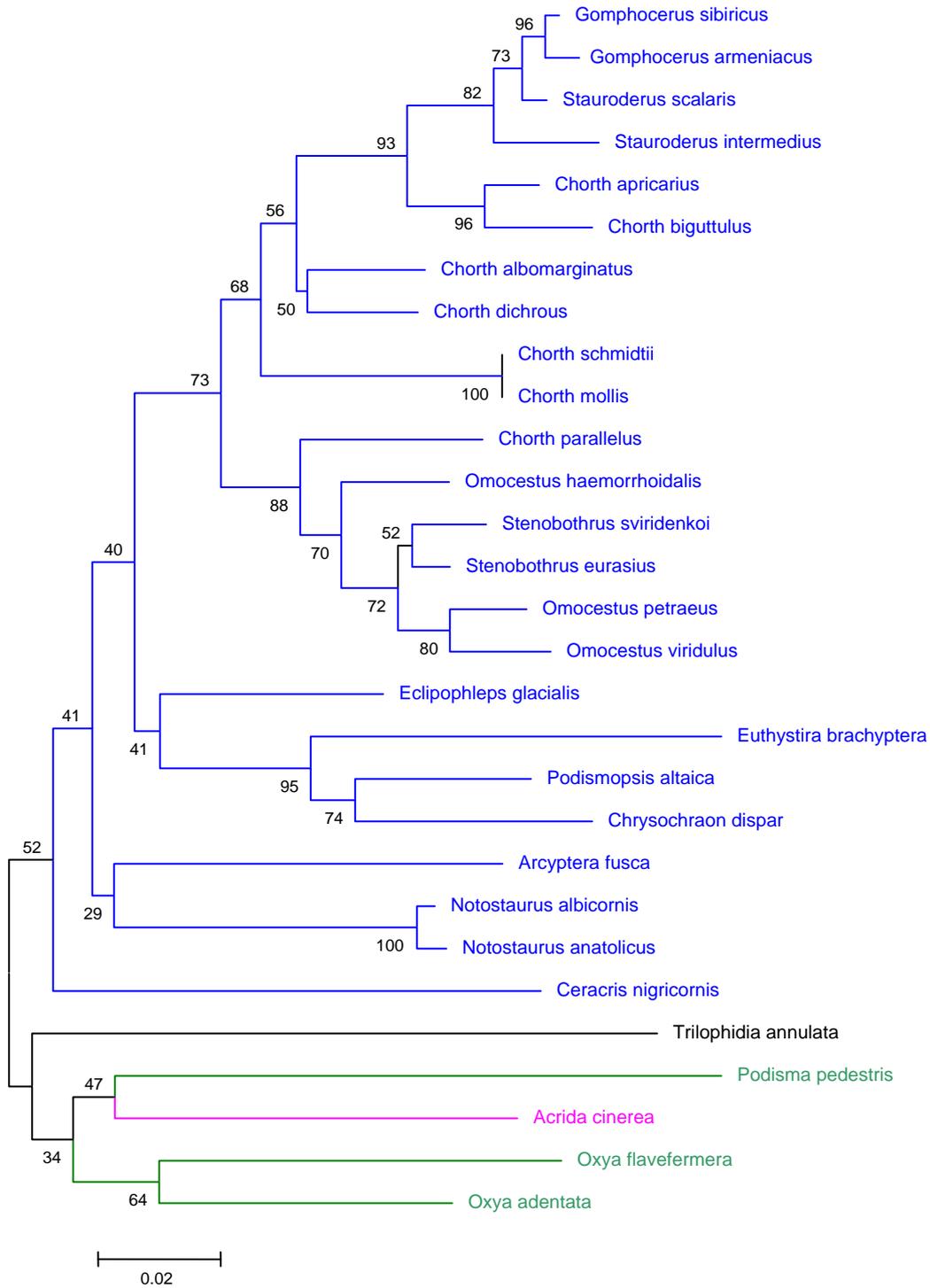


Figure 5. Phylogénie d'après le Cytochrome B (CytB). Mega3.0, 400 pb, Pairwise deletion, Minimum Evolution.

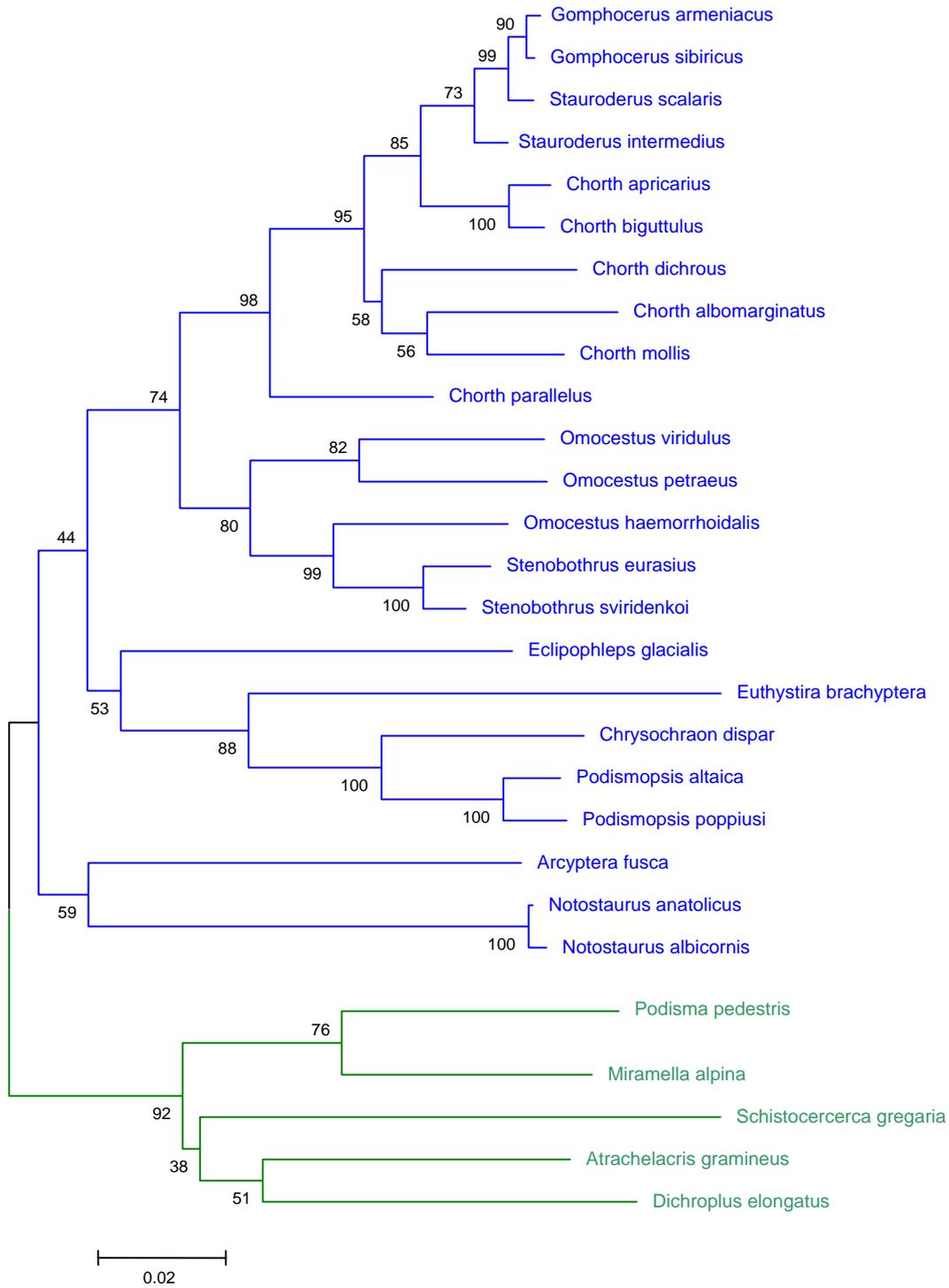


Figure 6. Phylogénie d'après la Cytochrome oxydase I (COI). Mega3.0, 600 pb, Pairwise deletion, Minimum Evolution.

Remerciements.

Nous remercions vivement B. DEFAUT pour ses remarques qui ont grandement permis d'améliorer le manuscrit.

RÉFÉRENCES

- AMÉDÉGNATO C., CHAPCO W. & LITZENBERGER G., 2003 - Out of South America? Additional evidence for a southern origin of melanopline grasshoppers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* : 115-119.
- CHAPCO W., LITZENBERGER G. & KUPERUS W. R., 2001 - A molecular biogeographic analysis of the relationships between North American Melanoploid grasshoppers and their Eurasian and South American relatives. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **18** (3) : 460-466.
- CHAPCO W. & Litzenberger. G., 2002 - A molecular phylogenetic analysis of the grasshopper genus *Melanoplus* Stål (Orthoptera : Acrididae) – an update. *Journal of Orthoptera Research* **11** (1) : 1-9.
- CHOPARD, L. 1952. *Faune de France* : 56, *Orthoptéroïdes*. Lechevalier ed., Paris, 359 p.
- CLEMENTE M. E., GARCIA M. D. & PRESA J. J., 1989 - Los Gomphocerinae de la Península ibérica : I. *Stenobothrus* Fischer, 1853 y *Myrmeleotettix* Bolivar, 1914. *Graellsia*, 45 : 35-74
- FILIPENKO M. L., TIMOFEEVA O. A., GUSACHENKO, A. M., SERGEEV M. G. & VYSOTSKAIA L.V., 2000 - Reconstruction of phylogeny of locusts from the family Acrididae (Orthoptera) based on analysis of nucleotide sequences of 16S ribosome RNA gene in mitochondria (en russe). *Genetika*, **36** (10) : 1355-1361.
- EADES D. C., 2000. Evolutionary relationships of the phallic structures of Acridomorpha (Orthoptera). *Journal of Orthoptera Research*, **9** : 181-210.
- FLOOK P. K. & ROWELL C.H.F. 1997a - The phylogeny of the Caelifera (Insecta, Orthoptera) as deduced from mitochondrial rRNA gene sequences. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, **8** : 89-103.
- FLOOK P. K. & ROWELL C. H. F. 1997b - The effectiveness of mitochondrial rRNA gene sequences for the reconstruction of the phylogeny of an insect order, Orthoptera. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, **8** : 177-192.
- FLOOK P. K., KLEE S. & ROWELL C. H. F., 1999. A combined molecular phylogenetic analysis of the Orthoptera and its implications for their higher systematics. *Syst. Biol.*, **48** : 233-253.
- FLOOK P. K., KLEE S. & ROWELL C. H. F., 2000. Molecular phylogenetic analysis of the basal Acridomorpha (Orthoptera, Caelifera): resolving morphological character conflicts with molecular data. *Mol. Phyl. Evol.*, **15** : 345-354.
- GULJAEVA O. N., SHEVCHENKO A. I., VYSOTSKAYA, L. V. & SERGEEV M.G., 2001 - Possible relations of some holarctic Acridids as derived from mitochondrial ribosomal RNA sequences. *Metaleptea*, special meeting issue, 29-30.
- KUMAR S., TAMURA K. & NEI M., 2004 - MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics*, **5** : 131-149.
- PETIT D., PICAUD F. & ELGHADRAOUI L., 2005 - Nervation des élytres des Acrididae (Orthoptera, Caelifera) ouest paléarctiques : peut-on identifier des caractères adaptatifs et/ou marqueurs de phylogénie ? *Annales de la Société Entomologique de France*. Sous presse.
- REN Z. M., MA E. B. & GUO Y. P., 2002 - The studies of the phylogeny of Acridoidea based on mtDNA sequences (en japonais). *Yi Chuan Xue Bao*, **29** (4) : 314-321.
- YIN H., ZHANG D. C., BI Z. L., YIN Z., LIU Y. & YIN X. C., 2003 - Molecular phylogeny of some species of the Acridoidea based on 16S rDNA (en chinois). *Yi Chuan Xue Bao*, **30** (8) : 766-772.