

## L'étude de phylogénie moléculaire réalisée par MA & al. (2012) sur le Criquet migrateur : nouvelles conclusions taxonomiques (Caelifera, Acrididae, Locustinae).

Bernard DEFAUT<sup>1</sup>, David MORICHON<sup>2</sup>, Didier MORIN<sup>3</sup> & Stéphane PUISSANT<sup>4</sup>

<sup>1 2 3 4</sup> ASCETE, F- 09400 Bédailhac-et-Aynat.

bdefaut@club-internet.fr, Davidmorichon@aol.com, didier.morin@cirad.fr

**Résumé.** I. En revisitant dans une optique taxonomique nouvelle l'étude de phylogénie moléculaire réalisée par MA & al. (2012) sur le Criquet migrateur, il nous apparaît que les deux grandes « lignées » mises en évidence par les auteurs sont compatibles avec un statut d'espèces valides : *Locusta migratoria* L. 1758 au Nord, et *Locusta cinerascens* (F., 1781) au Sud ; notre interprétation découle de la répartition très largement parapatric des deux lignées sur la carte qui illustre le texte, doublée d'une sympatrie locale (indiquée à Narbonne par les auteurs), ainsi que de la monophylie des deux clades et de leur haute différenciation génétique. Nous avons abouti à une conclusion identique dans un travail exactement contemporain (DEFAUT & al., 2012), en nous appuyant sur les caractéristiques morphologiques et les exigences écologiques des deux taxons, associées à une stricte sympatrie sur environ 80 km de littoral languedocien, entre Gruissan (Aude) et le Grau-du-Roi (Gard), ainsi que sur le littoral oriental de Haute-Corse.

IIa. Ceci étant admis, au moins certaines des sous-espèces reconnues autrefois chez le Criquet migrateur sont compatibles avec le phylogramme et les réseaux d'haplotypes, et il semble même nécessaire d'en ajouter quelques autres : 1) après désignation d'un néotype restreignant la localité type originelle, la sous-espèce nominative *L. m. migratoria* L. correspondra soit au taxon qui, au plan génétique, semble particulier au Nord-Est de la Chine, soit au taxon plus occidental (de la Mongolie occidentale à l'Europe centrale) ; bien entendu il faudra trouver un nom nouveau pour l'autre taxon, si la réalité des deux sous-espèces est confirmée par la morphologie. 2) Selon l'hypothèse vraisemblable de REMAUDIÈRE (1948) c'est le taxon précédent (le plus occidental) qui a établi des populations permanentes sur le littoral languedocien et en Corse, échantillonnées par les auteurs à Narbonne (d'après leur carte, mais cet échantillonnage n'apparaît pas du tout sur le phylogramme et pas clairement sur les réseaux d'haplotypes). 3) *L. m. gallica* Remaudière 1947, est présent dans l'Ouest de la France, et peut-être aussi autrefois plus au nord jusqu'en Allemagne septentrionale. 4) D'après le phylogramme et le réseau d'haplotypes concerné une autre sous-espèce est vraisemblable dans le Sichuan (centre de la Chine), qu'il faudrait la justifier morphologiquement. 5) Un taxon tibétain autonome, dépendant de *L. migratoria*, apparaît nettement sur le réseau d'haplotypes ; il ne nous est pas possible actuellement de savoir s'il s'agit de *L. tibetensis* Chen 1963, ou d'un taxon nouveau. 6) Enfin, *L. m. rossica* Uvarov & Zolotarevsky 1929, dont la localité type est en Russie d'Europe, mais qui a été supposée présente bien plus loin vers l'ouest, n'a peut-être pas été échantillonnée dans le cadre de cette étude.

IIb. Pour *Locusta cinerascens* aussi plusieurs sous-espèces sont possibles. 1) Le taxon malgache *L. cinerascens* F., **ssp. capito** (Saussure, 1884), **nouvelle combinaison** est fortement individualisé sur le phylogramme (les populations comoriennes, non étudiées par les auteurs, relèvent peut-être d'une sous-espèce distincte, d'après la littérature). 2) *Locusta cinerascens* (F., 1781), **ssp. manilensis** (Meyen, 1835), **nouvelle combinaison** (Philippines, Indonésie et Chine méridionale) et *Locusta cinerascens* (F., 1781), **ssp. australis** (Saussure, 1884), **nouvelle combinaison** (archipel des Tonga et possiblement Australie et Nouvelle Zélande) ne sont pas nettement séparés sur le phylogramme et sur le réseau d'haplotypes ; mais cela ne prouve nullement que ces taxons ne soient pas valides (voir TREWICK, 2008) ; 3) *Locusta cinerascens* (F., 1781), **ssp. cinerascens**, taxon non grégariapte du pourtour méditerranéen, et *Locusta cinerascens* (F., 1781), **ssp. migratorioides** (Reiche & Fairmaire, 1849), **nouvelle combinaison**, taxon grégariapte purement africain (au sud du Sahara), ne sont pas, eux non plus, nettement séparés l'un de l'autre sur le phylogramme ni sur le réseau d'haplotypes ; 4) la ssp. arabique de la littérature (non nommée) est associée à *L. c. ssp. cinerascens* / *L. c. ssp. migratorioides* sur le phylogramme, alors qu'elle l'est à la ssp. indienne de la littérature (non nommée) sur le réseau d'haplotypes ; ces changements d'association ne sont pas incompatibles avec un authentique statut de sous-espèce. 5) La sous-espèce indienne évoquée ci-dessus est rattachable également à *L. cinerascens* : **nouvelle combinaison** ; elle est associée à la ssp. arabique sur le réseau d'haplotypes (comme déjà dit), mais à *L. c. ssp. manilensis* / *L. c. ssp. australis* sur le phylogramme. 6) Deux taxons tibétains rattachables à *L. cinerascens* sont nettement individualisés sur le phylogramme et sur le réseau d'haplotypes ; il est possible que l'un d'eux corresponde au taxon *burmana* Ramme, 1951.

IIc. Nous avons matérialisé, autant que faire se pouvait, l'extension de ces différentes sous-espèces sur la carte, sur le phylogramme et sur les réseaux d'haplotypes des auteurs (figures 1 à 3).

III. À l'évidence il serait nécessaire d'entreprendre maintenant une révision générale des sous-espèces du Criquet Migrateur (*sensu lato*), en associant intimement, cette fois, biométrie, éthologie, écologie et données moléculaires.

**Mots-clés.** Criquet migrateur ; *Locusta migratoria* L. ; *Locusta cinerascens* (F.) ; nouvelle combinaison (comb. nov.) ; parapatric ; sous-espèces ; répartition géographique ; sympatrie ; taxonomie.

**Abstract.** I. The results of the phylogeographic study carried out by MA & al. (2012) on the migratory locust tend to support our views on the fact that the two main lineages highlighted by the authors may be compatible with a valid species status (*Locusta migratoria* L. 1758 to the North and *Locusta cinerascens* (F., 1781) to the South). Our interpretation arises from the overall parapatric distribution of the two lineages on the map, which illustrates the text, coupled with a local sympatry (indicated in Narbonne by the authors), as well as their reciprocal monophyly associated with a high level of genetic differentiation. We had already come to the same conclusion in a previous study (DEFAUT & al., 2012), based on morphological and ecological characteris-

tics of the two taxa, associated with a strict sympatry on about 80 km in Languedocian littoral, from Gruissan (Aude) to Le Grau-du-Roi (Gard), as well as the Eastern littoral in Haute-Corse.

- IIa. Interestingly, some of the subspecies admitted in the past for the migratory locust *Locusta migratoria* are compatible with groups inferred in the phylogeographic analyses: 1) after designation of a neotype restricting the original type locality, the nominotypical subspecies *L. m. migratoria* L. 1758, possibly corresponds to the lineage that seems specific to the northeast of China or to a lineage that is distributed from the Western Mongolia to Central Europe. 2) According to the hypothesis of REMAUDIÈRE (1948), the latter lineage has likely established permanent populations in France (on the Languedoc coast and the Corsica coast) 3) *L. m. gallica* Remaudière 1947, is present in Western France. In addition several lineages that are highlighted in the molecular analyses need further ecological and morphological treatment as they may correspond to extant subspecies, such *L. tibetensis* Chen, 1963 for specimens sampled in the Tibet Region. .
- IIb. For *Locusta cinerascens*, it is also possible to tentatively assign several subspecies. 1) The Malagasy taxon *L. cinerascens* F., ssp. *capito* (Saussure, 1884), **new combination** is highly individualized on the phylogram. 2) *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. *manilensis* (Meyen, 1835), **new combination** (Philippines, Indonesia and Southern China) and *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. *australis* (Saussure, 1884), **new combination** (archipelago of Tonga, and possibly Australia and New Zealand) are not clearly differentiated on the phylogram nor on the haplotypes network; but this does not prove at all that these taxa are not valid (see TREWICK, 2008); 3) *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. *cinerascens*, a taxon non-gregarious from the Mediterranean region, and *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. *migratorioides* (Reiche & Fairmaire, 1849), **new combination**, a gregarious purely African taxon (at the South of Sahara), are not clearly separated one from other on the phylogram nor on the haplotypes network; 4) the not named Arabic subspecies from the literature is associated with *L. c.* ssp. *cinerascens* / *L. c.* ssp. *migratorioides* on the phylogram, and to the not named Indian subspecies from the literature; those changes in the association are not incompatible with authentic subspecific status. 5) The above Indian subspecies is related also to *L. cinerascens*: **new combination**; it is associated to the Arabian subspecies on the haplotypes network (as already said), but to *L. cinerascens* ssp. *manilensis* / *L. cinerascens* ssp. *australis* on the phylogram. 6) Two Tibetan taxa related to *L. cinerascens* are clearly individualized on the phylogram and on the haplotypes network; perhaps one of them is the taxon *burmana* Rammé, 1951.
- IIc. To summarize our views we have figured all the corresponding subspecies on the map, the phylogram and the haplotypes networks of the authors (figures 1 to 3).
- III. It seems to us that more comprehensive studies on subspecies of the migratory locust (*sensu lato*) are required in order to clarify the status of the lineages that are suggested by the molecular analyses.

**Keywords.** Geographical distribution; *Locusta migratoria* L.; *Locusta cinerascens* (F.); migratory locust; new combination (comb. nov.); parapatry; subspecies; sympatry; taxonomy.

## INTRODUCTION

L'année-même où nous avons élevé formellement *Locusta cinerascens* F. au rang d'espèce valide, distincte de *L. migratoria* L. [in DEFAUT & al., 2012], est parue un important travail de phylogénie moléculaire du Criquet migrateur considéré sur l'ensemble de son aire (MA & al., 2012) ; il s'appuie sur l'étude de génomes et de gènes mitochondriaux chez 263 échantillons récoltés dans 53 localités d'Europe, Asie et Afrique. Malheureusement nous n'en avons eu connaissance qu'après la publication de notre propre travail.

Les auteurs arrivent à la conclusion taxonomique principale que deux grandes « lignées » sont hautement différenciées sur le plan génétique au sein du genre *Locusta* : une lignée septentrionale, couvrant les régions tempérées du continent eurasiatique, et une lignée méridionale répartie sur l'Afrique, le Sud de l'Europe, la région arabique, l'Inde, la Chine méridionale, l'Asie du Sud-Est et l'Australie. Les auteurs leur attribuent un rang sous-spécifique : respectivement *Locusta migratoria migratoria* L., 1758 et *Locusta migratoria migratorioides* (Reiche & Fairmaire, 1849). Enfin les auteurs remettent en cause la validité de toutes les autres sous-espèces décrites chez *Locusta migratoria*.

## LE STATUT TAXONOMIQUE DE *LOCUSTA CINERASCENS* F.

Précisons d'emblée que ce n'est pas le vocable *migratorioides* (Reiche & Fairmaire, 1849), adopté par

les auteurs, qui convient à la lignée méridionale, mais le vocable *cinerascens* Fabricius, 1781, car il correspond au taxon de cette lignée le plus anciennement décrit (article 23.1 du C.I.N.Z.).

Pour ce qui concerne le territoire français, les auteurs ont utilisé des échantillons provenant de trois localités : une située dans l'Aude (Narbonne), une en Gironde (Lacanau) et une dans la Sarthe (commune non précisée) ; les échantillons de la première localité relèvent partiellement de la lignée méridionale et de la lignée septentrionale (respectivement trois échantillons et un échantillon, selon la précision que nous a aimablement apportée M. Lecoq), les échantillons des deux autres localités appartiennent tous à la lignée septentrionale (trois échantillons dans chaque localité)<sup>1</sup>.

La répartition générale des deux lignées, telle que la présente la carte des auteurs, est franchement de type parapatric, ce qui ne plaide pas en faveur d'un statut sous-spécifique, surtout compte-tenu que cette distribution couvre la quasi-totalité de l'Ancien Monde. La carte montre même une sympatrie des deux lignées à Narbonne, mais qui, curieusement, n'apparaît pas sur le phylogramme (la localité de Narbonne est indiquée seulement dans la lignée méridionale, pas dans la lignée septentrionale). Cette sympatrie n'est que très brièvement évoquée dans le texte (page 4348), et les auteurs n'en tirent aucune conclusion.

<sup>1</sup> Malheureusement les détails concernant l'échantillonnage ne sont pas présentés dans les annexes en ligne de cet article.

Pour nous, ces deux éléments (parapatricie générale et sympatricie locale des deux lignées) orientent sans beaucoup de doute vers l'attribution d'un statut d'espèce valide pour chacune des lignées.

De surcroît le rang taxonomique de niveau espèce nous semble confirmé par la monophylie des deux lignées et par leur haute différenciation génétique, affirmée à la page 4355 (« *high levels of genetic differentiation* »). D'ailleurs les auteurs eux-mêmes se déclarent surpris par ce fort clivage génétique, alors que les flux de gènes continus au sein de taxons hautement migrants devraient justement empêcher une différenciation génétique poussée (page 4354 : « *Our analyses reveal that the locust populations are highly structured and clearly divided into two lineages corresponding to distinct climate regions. Considering the high mobility trait of the migratory locust, the strong cleavage between the two lineages is surprising because persistent gene flow in highly migratory species is expected to prevent genetic differentiation (Mayr, 1963)* »).

Selon nous cette étude de phylogénie moléculaire va dans le sens de notre conclusion antérieure (DEFAUT & al., 2012), selon laquelle *Locusta cinerascens* F. est une espèce distincte de *L. migratoria* L. ; dans notre travail nous avons justifié cette conclusion par les caractéristiques morphologiques<sup>2</sup> et les exigences écologiques distinctes des deux taxons, associées à une stricte sympatricie sur environ 80 km de littoral languedocien, entre Gruissan (Aude) et le Grau-du-Roi (Gard)<sup>3</sup>, ainsi que sur le littoral oriental de la Haute-Corse, entre Vescovato et Ventiseri (DEFAUT 2005, 2006).

## LES SOUS-ESPÈCES DE *LOCUSTA MIGRATORIA* L. ET DE *LOCUSTA CINERASCENS* F.

A partir du moment où les auteurs avaient attribué un rang sous-spécifique à leurs deux « lignées », ils ne pouvaient évidemment plus reconnaître d'autres sous-espèces sur leur phylogramme. Mais la perspective change complètement quand on accorde à ces lignées le rang spécifique qui convient : quelques-unes des sous-espèces habituellement admises deviennent décelables, et cela pour chacune des deux espèces. À ce propos nous regrettons que les numéros des cinquante trois localités qui figurent sur la carte de répartition ne soient pas repris sur les branches du phylogramme, car cela complique le repérage des sous-espèces.

On peut regretter aussi que l'étude ne s'appuie pas sur des échantillons collectés dans toutes les localités types des sous-espèces évoquées dans la littérature ; de ce point de vue il a manqué au moins des échantillons

représentatifs des taxons importants que sont *australis* (Saussure), *burmana* Ramme et *migratorioides* (Reiche et Fairmaire), voire *morio* Sjöstedt (nous donnons ci-dessous le détail des localités types pour tous les vocables disponibles).

Quoiqu'il en soit, et malgré que plusieurs nœuds ne soient pas résolus, le phylogramme nous paraît compatible avec plusieurs des sous-espèces déjà décrites, étant bien entendu, *a priori*, que le niveau de différenciation morphologique et génétique exigé n'est pas aussi poussé au rang sous-spécifique qu'au rang spécifique ; et il est d'autant moins poussé dans le cas présent que l'aptitude aux grands déplacements de nombre des taxons en cause, conjointement avec leur interfécondité intraspécifique, facilite grandement les introgressions génétiques.

D'autre part le phylogramme fait ressortir quelques probables sous-espèces nouvelles.

### 1. LES SOUS-ESPÈCES RECENSÉES DANS LA LITTÉRATURE, LEUR LOCALITÉ TYPE, ET LEUR EXTENSION GÉOGRAPHIQUE HABITUELLEMENT ADMISE.

#### 1-1. Sous-espèces attribuables à *Locusta migratoria* L., 1758.

Les vocables disponibles pour les sous-espèces de *Locusta migratoria* L. (*sensu stricto*) sont énumérés ci-dessous par ordre alphabétique.

Nous renvoyons à la carte de la figure 1 aussi souvent que possible. Elle est construite directement sur la figure 1 de MA & al. (2012) ; les contours des sous-espèces sur cette carte sont nouveaux ; ils sont pour partie inspirés de ceux de la carte *in* C.O.P.R (1982 : 448) (et de la carte téléchargeable sur le site de la FAO, qui est quasiment identique).

- *Locusta migratoria* L. 1758, ssp. *gallica* Remaudière, 1947. (Figure 1f). Localité type (après désignation du lectotype par DEFAUT, 2013) : Brach (Gironde, France). Lectotype : le « type » ♂ en phase solitaire, récolté par Remaudière le 12 IX 1947 dans la localité type. Répartition géographique habituellement admise : Sud-Ouest, Centre-Ouest et Centre de la France. Peut-être y a-t-il eu autrefois des populations permanentes jusqu'en Allemagne du Nord (Holstein).

- *Locusta migratoria* L. 1758, ssp. *migratoria*. (Figure 1a / 1b / 1c). Localité type : Tatarie (« Habitat in *Tataria* »). *Nota* : La Tatarie, ou Tartarie, s'étend à l'est de l'Oural et de la Caspienne ; classiquement elle couvre la Sibérie, le Turkestan, la Mongolie et la Mandchourie. Syntypes : MARSHALL (1983 : 389) signale l'existence de deux ♂♂ et d'une ♀ dans la collection de la Société Linnéenne de Londres, dépourvus d'étiquette ; également d'un exemplaire dans la collection de la reine Ludovica Ulrica, à Uppsala, Suède (sexe non précisé). Les syntypes de la Société Linnéenne de Londres ne permettent pas de préciser la localité type puisqu'ils sont dépourvus d'étiquettes. Répartition géographique habituellement admise : de l'Europe centrale à la Chine nord-orientale, en passant par l'Asie occidentale (Turkménistan, Ouzbékistan, Kazakhstan).

- *Locusta migratoria* L. 1758, ssp. *rossica* Uvarov & Zolotarevsky, 1929. (Figure 1e). Localité type : partie NW du district de Spassk [= Cnacck], dans la province de Penza, au centre de la Russie d'Europe (c'est au Sud-Est de Moscou). Type : inconnu. Répartition géographique habituellement ad-

<sup>2</sup> Une nette différenciation morphologique a été notée également par BENFEKIH & al. (2011).

<sup>3</sup> En particulier la population de *Locusta cinerascens* qui occupe les dunes en rive est de l'étang de Mateille (Gruissan, Aude) est distante de seulement 1 km de la population de *Locusta migratoria* qui occupe la plaine sableuse humide de la rive ouest.

mise : Russie d'Europe ; vers l'ouest peut-être jusqu'en Suisse (détails dans la paragraphe 4-1).

- « *Criquet de Palavas* ». (Figure 1g). Cette grande forme de *L. migratoria* cette présente sur le littoral languedocien et sur le littoral corse. Il reste à affiner sa parenté taxonomique.

### 1-2. Sous-espèces attribuables à *Locusta cinerascens* F., 1781.

- *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. *australis* (Brunner von Wattenwyl, in SAUSSURE, 1884 : 120), nouvelle combinaison. (Figure 1 G). Localité type : îles Fidji et Archipel des Tonga (île de Tonga-Tabu), en Polynésie équatoriale. Lectotype : selon Hollier (*in litt.*, 03-01-2013) le lectotype désigné par KEY (1986) est probablement l'exemplaire provenant de Tonga-Tabu qui se trouve dans la collection Brunner von Wattenwyl à Vienne ; il porte le n° 9066. Répartition géographique : au minimum la localité type ; mais *Locusta cinerascens australis* est peut-être aussi la sous-espèce évoquée dans la littérature en Australie et en Nouvelle Zélande, quoique non décrite ni nommée (cf. COPR, 1982 : 460 et 465).

- *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. *capito* (Saussure, 1884), nouvelle combinaison. (Figure 1H). Localité type : Madagascar. Syntype : une femelle en phase grégaire récoltée à Madagascar par Grandidier et identifiée comme « *Locusta migratoria capito* » par Zolotarevsky (*in* HOLLIER 2012 : 223). Répartition géographique habituellement admise : Madagascar et îles voisines : Réunion, Maurice, Rodriguez, Seychelles.

- *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. *cinerascens*, nouvelle combinaison. (Figure 1A). Localité type : Italie (peut-être les environs de Turin, selon CAPRA 1946 et HARZ 1975). Type : perdu. N. P. Kristensen, curateur du Musée de Copenhague, confirme qu'« aucun matériel original de *Gryllus cinerascens n'est connu* » (courriel à D. Petit le 05 I 2006). **Remarque** : HARZ (1975 : 468) a désigné deux « néotypes » : un ♂, Lipari (Italie), Jacobs réc., 27 VII 1955, et une ♀, Valdieri, *Capella San Giovanni* (Italie, Piémont), Eitschberger réc., 28 VIII 1970 ; tous deux dans la collection Harz, au Muséum d'Histoire Naturelle de Genève. Mais ces néotypes sont invalides car ils contreviennent aux articles 75.1 et 75.2 (voire 75.3.6) du CINZ. Répartition géographique habituellement admise : pourtour méditerranéen (Ibérie, France méridionale, Italie, Grèce, Turquie, Liban, Israël, Jordanie, Égypte, Libye, Tunisie, Algérie, Maroc) ; au sud jusque dans le Sahara septentrional (et aussi les oasis du Sahara central algérien, où il a peut-être été introduit passivement lors de la mise en culture : OULD ELHADI, 2002).

- *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. *manilensis* (Meyen, 1835), nouvelle combinaison. (Figure 1F). Localité type : Manille (Philippines). Type : inconnu. Répartition géographique habituellement admise : Indonésie, Malaisie, Philippines, Thaïlande, Cambodge, Vietnam, Taïwan, Chine méridionale.

- *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. *migratorioides* (Reiche & Fairmaire, 1849), nouvelle combinaison. (Figure 1B). Localité type : Abyssinie (Éthiopie). Type : perdu (MESTRE & CHIFFAUD, 2006 : 183). Répartition géographique habituellement admise : toute l'Afrique au sud du Sahara, et îles de l'Atlantique : Açores, Madère, Canaries, Cap Vert, Ascension.

- *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. *morio* Sjöstedt, 1931, nouvelle combinaison. Localité type : Pundu (Burkina). Syntypes : NHRS Stockholm. Ce taxon est généralement considéré comme synonyme de *migratorioides*. [affinis Sjöstedt, 1931 est certainement synonyme de *morio* : il a exacte-

ment la même localité type, et il est plus « récent » car décrit à la page 25, contre la page 24 pour *morio*].

- *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. 5. Une sous-espèce non nommée, présente dans l'archipel des Comores : nouvelle combinaison, dont WINTREBERT (1972) remarque qu'elle est nettement plus alticole que la population malgache, et de plus petite taille. (Figure 1I). Sont problématiques aussi les populations des autres îles du secteur, dont les individus sont également de plus petite taille qu'à Madagascar.

- *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. 1. Cette sous-espèce, non nommée, serait présente dans la péninsule Arabique (cf. C.O.P.R., 1982 : 468) : nouvelle combinaison. (Figure 1C).

- *Locusta cinerascens* (F., 1781), ssp. 2. Sous-espèce non nommée, présente en Inde et s'étendant peut-être vers l'est jusqu'en Birmanie méridionale, et vers l'ouest jusque dans le Sud de l'Iran et l'Est de l'Irak (d'après la carte de C.O.P.R., 1982 : 448) : nouvelle combinaison. (Figure 1D).

### 1-3. Sous-espèces non attribuables actuellement à l'une ou l'autre des espèces.

- *burmana* Ramme, 1951. Localité type : Mont Victoria, 3 050 m (Birmanie centrale). Syntypes : ♂♂ et ♀♀, Museum für Natukunde, Berlin. Répartition géographique habituellement admise : Birmanie centrale et septentrionale, Tibet ; débordent un peu en Chine centre-occidentale. Sa situation géographique suggère qu'elle dépend plutôt de *L. cinerascens* F.

- *tibetensis* Chen, 1963. Localité type : Tibet. Types : ? Répartition géographique habituellement admise : Tibet, Népal, Bhoutan, Assam.

**Remarque** : nous montrerons plus loin (en analysant le phylogramme et les réseaux d'haplotypes) qu'au moins trois taxons distincts sont présents au Tibet, dont l'un dépend de *L. migratoria* et les deux autres de *L. cinerascens*. Mais nous ne serons pas en mesure de préciser auquel correspond le taxon *tibetensis* Chen.

## 2. LES SOUS-ESPÈCES POSSIBLES SUR LE PHYLOGRAMME DE MA & AL. (2012). (FIGURE 2).

### 2-1. Dans la lignée septentrionale (*Locusta migratoria* L.)

L'arbre de la lignée septentrionale (= *Locusta migratoria* L.) se subdivise nettement en deux clades, bien supportés (*Probabilités a posteriori* de 1.0 et bootstrap de 100 % et 96 %), et bien repérés d'ailleurs par les auteurs ; ils ont certainement une signification taxonomique, car ils sont circonscrits géographiquement : l'un des clades renvoie à une localisation géographique nord-orientale (Japon + Nord-Est de la Chine), l'autre occupe le reste du territoire eurasiatique, atteignant vers l'ouest la France atlantique.

Sur les figures 1 et 2 du présent travail, construites l'une et l'autre directement à partir des figures homologues in MA & al., 2012, le clade oriental apparaît sous le nom provisoire « *L. migratoria* ssp. 1 ». (Figures 1a et 2a).

Dans ce clade oriental se sépare une branche en position très basale, qui correspond aux échantillons japonais. S'agirait-il d'un taxon distinct ?

Le clade occidental est complexe : il comprend plusieurs nœuds non résolus, et on pourrait n'y voir qu'un seul taxon, pour simplifier.

Cependant on doit absolument mettre à part le sous-clade regroupant les populations de l'Ouest de la France (« Lacanau », « Sarthe ») : les individus sont bien plus petits que ceux des *L. migratoria* du littoral languedocien et du littoral corse, et cela justifie à soit seul un statut sous-spécifique : *Locusta migratoria* L., ssp. *gallica* Remaudière. (Figures 1f et 2f).

À l'autre extrémité de ce clade s'individualise un sous-clade correspondant au Sichuan, et auquel les auteurs eux-mêmes accordent une certaine autonomie taxonomique : « *these populations are probably descendants of refugees in the Hengduan Mountain region, which has provided refuge areas for many organisms* » (page 4353). Sur les figures 1 et 2 ce possible taxon apparaît sous le nom de « *L. migratoria* ssp. 2 ». (Figures 1b et 2b).

Le phylogramme est difficilement interprétable pour le territoire qui s'étend entre l'aire de *L. m. gallica* (figure 1f) et celle de *L. migratoria* ssp. 2 (figure 1a) ; en particulier un sous-clade tibétain est noyé au milieu de l'ensemble. Nous appelons très provisoirement « *L. migratoria* ssp. 4 » cette possible entité tibétaine (figure 1d), et « *L. migratoria* ssp. 3 » l'entité (ou l'ensemble des entités) correspondant au reste du clade (figure 1c). L'imprécision de la localité type du « *Gryllus (Locusta) migratorius* » de Linné, les incertitudes sur l'extension géographique de *Locusta migratoria rossica* Uvarov & Zolotarevsky et la pauvreté du phylogramme de MA & al. (2012) en échantillons russes et européens ne nous permettent pas d'être plus précis.

## 2-2. Dans la lignée méridionale (*Locusta cinerascens* F.)

Sur l'arbre de la lignée méridionale (= *Locusta cinerascens* F.) les échantillons malgaches sont en position très basale. On y reconnaît sans peine la ssp. *capito* (Saussure). Figures 1H et 2H). Notons que cette sous-espèce est fortement individualisée sur le phylogramme.

Le clade opposé à la branche malgache n'est pas résolu, avec quatre sous-clades de même rang, dont l'un est réduit à une simple branche (« Turkey »).

- Le premier sous-clade (depuis le bas) correspond à des localités du Haut Brahmapoutre, dans le Tibet sud-oriental (figure 2E → en bas). Mais la situation tibétaine est particulièrement complexe : d'autres exemplaires, prélevés également au Tibet sud-oriental mais en climat subtropical (d'après les auteurs), réapparaissent dans un autre sous-clade de l'arbre *L. cinerascens* (figure 2E → juste au-dessus du sous-clade turc). De surcroît on a vu plus haut que d'autres exemplaires tibétains, provenant cette fois du Tibet nord-occidental, constituaient un autre sous-clade au sein de l'arbre *L. migratoria* (figure 2d → « Gae Tib » et « Pul Tib »). Dans ces conditions, à laquelle de ces trois entités doit-on rapporter la ssp. *tibetensis* Chen 1963 ? La même question se pose pour le taxon *burmana*, sachant que celui-ci se retrouve probablement dans l'une de ces trois entités tibétaines ; on pense plus particulièrement à celle du Haut-Brahmapoutre (figure 2E → en bas),

mais pour préciser cela il aurait fallu que les auteurs disposent d'échantillons provenant des hautes altitudes de Birmanie centrale (localité type de *burmana*), ou au moins de Birmanie septentrionale.

- Le sous-clade suivant correspond à des localités orientales (de l'Inde à l'Australie), et couvre les taxons suivants : la ssp. indienne de la littérature, non nommée, mais dont on est sûr désormais qu'elle ne dépend pas de *Locusta migratoria* (L.) mais de *Locusta cinerascens* (F.) (figures 1D et 2D [= *L. cinerascens* ssp. 2]) ; la ssp. *manilensis* (Meyen, 1835), connue aux Philippines, en Indonésie et en Chine méridionale (figures 1F et 2F) ; et la ssp. australienne de la littérature, non nommée mais qui n'est peut-être pas différente de la ssp. de l'archipel des Tonga (c'est à vérifier !) (figures 1G et 2G).

Sur le phylogramme ces trois sous-espèces ne se démarquent pas très nettement les unes des autres. Par ailleurs l'intercalation de la branche « Algeria » est problématique (localité 30 sur la figure 1) ; s'agirait-il d'un taxon étranger, introduit dans les cultures des oasis ?

- Le sous-clade « Turkey » (réduit à une seule branche) est isolé sur le phylogramme, alors que c'est la ssp. nominative *cinerascens* qui est admise pour ce pays dans la littérature ; s'agirait-il en ce point précis d'une sous-espèce endémique nouvelle ? Sur la carte nous avons maintenu la localité « 33 » dans l'aire de *L. c. cinerascens* (figures 1A et 2A), ce qui est d'ailleurs justifié par l'analyse du réseau d'haplotypes (voir plus loin).

- Le sous-clade suivant correspond d'une part à l'une des trois entités tibétaines évoquées plus haut (figure 2E → au-dessus de la branche « Turkey »), d'autre part (figure 2 : A, B, C) à la ssp. méditerranéenne *cinerascens* (F., 1781) (figure 1A), à la ssp. africaine *migratorioides* (Reiche & Fairmaire, 1849) (figure 1B) et à la ssp. arabe non nommée (figure 1C).

**Remarques.** La proximité phylogénétique du taxon franchement grégariapte *L. c. migratorioides* avec des taxons non grégariapte (*L. c. cinerascens*) ou difficilement grégariapte même en conditions d'élevage (la ssp. arabe : d'après COPR, 1982) est inattendue. *A contrario* la forte individualisation phylogénétique de *L. c. capito* par rapport *L. c. migratorioides*, tous deux grégariaptes, et très voisins géographiquement, est également surprenante.

Enfin, il n'est pas facile d'expliquer l'intégration de la branche chinoise « Baish Hain 3 » à la partie africaine de ce sous-clade.

## 3. LES SOUS-ESPÈCES POSSIBLES SUR LES RÉSEAUX D'HAPLOTYPES DE MA & AL. (2012). (FIGURE 3).

Nous avons effectué avec les réseaux d'haplotypes une analyse comparable à celle du phylogramme. Cette

fois encore nous avons été gênés par l'absence des numéros de localités.

### 3-1. Lignée septentrionale (*Locusta migratoria* L.).

**Contours a.** Il s'agit de ce que nous avons appelé précédemment *Locusta migratoria* ssp. 1 (figure 1a). L'un des deux contours englobe des données provenant principalement de Chine centrale et orientale (bleu foncé), avec aussi des données du Nord-Ouest de la Chine (Xinjiang, vert clair) et d'Ouzbékistan (bleu clair). L'autre contour isole cinq données japonaises. Il se confirme donc ce que l'on avait pressenti au vu du phylogramme : la forme présente au Japon relève probablement d'une entité taxonomique distincte, quoique proche, de celle de la Chine nord-orientale.

**Contour b.** Il regroupe trois données du Sichuan. Cette « ssp. 2 » (figure 1b) a été précédemment repérée sur le phylogramme.

**Contour c (f, g).** Il est assez hétérogène. Cependant il regroupe principalement des données de Chine nord-occidentale (Xinjiang : douze données, en vert clair), mélangé à des données de Mongolie (deux, en vert foncé), d'Ouzbékistan (deux, en bleu clair), de Russie (deux, en noir), de Chine centrale et orientale (deux, en bleu foncé), et de France (une, en marron). Pour l'essentiel nous reconnaissons-là ce que nous avons appelé *Locusta migratoria* ssp. 3 précédemment (figure 1c), mais avec aussi, pour la France, soit la ssp. *gallica* (figure 1f), soit le « Criquet de Palavas » (figure 1g), soit les deux.

**Contour d.** Il s'agit du taxon tibétain repéré précédemment sous le nom *Locusta migratoria* ssp. 4 (figure 1d). À la différence de ce qu'on observait sur le phylogramme, ce taxon est ici très bien individualisé.

### 3-2. Lignée méridionale (*Locusta cinerascens* F.).

**Contour A, B.** On retrouve associées des données d'Afrique (onze, en rouge), de France (deux, en marron moyen [avec un doute quant à la correspondance couleur <=> pays]), de Chine méridionale (une, en jaune) ; il s'y ajoute une donnée d'Inde (en violet clair) et une de Turquie (en violet foncé). On retrouve ici l'ensemble mal subdivisé, reconnu précédemment sur le phylogramme, et correspondant à deux taxons classiquement admis : la ssp. nominative de *Locusta cinerascens* (région méditerranéenne, incluant ici la Turquie, à la différence du phylogramme, ce qui est bienvenu) (figure 1A), et la ssp. *migratorioides*, présente au sud du Sahara (figure 1B). Par contre il semble que la ssp. arabe des auteurs (que nous avons appelée « ssp. 1 » sur carte et sur le phylogramme : C), ne soit pas associée à ces deux sous-espèces mais à la sous-espèce indienne (contour suivant).

**Contour C, D.** Il entoure des données d'Afrique (trois, en rouge), d'Inde (quatre, en violet), d'Arabie (une, en rose foncé : en bas et à gauche du nombre « 5 ») et de Chine méridionale (une, en jaune). On peut y reconnaître, plus ou moins, la ssp. indienne (« ssp. 2 » : figure 1D), qui était déjà associée à une localité africaine sur le phylogramme (Érythrée) ; l'association

ici à une donnée arabe (si nous interprétons bien la couleur) et à une donnée sud-chinoise est nouvelle. On notera aussi que cette entité « C, D » est nettement séparée de l'ensemble *manilensis* / *australis*, ce qui constitue une différence nette avec le phylogramme.

**Contours E.** Comme sur le phylogramme les données tibétaines de *Locusta cinerascens* sont regroupées en deux ensembles très distincts, avec cependant une nouveauté : deux données de Chine méridionale (en jaune) sont incluses dans l'un de ces ensembles. En tous cas une des révélations (involontaire) de l'étude de MA & al. (2012) se confirme : l'existence de trois taxons au Tibet, l'un relevant de *L. migratoria*, les deux autres de *L. cinerascens*.

**Contour F, G.** Cet ensemble est dominé par des données de Chine méridionale (dix-sept, en jaune), avec aussi quelques données d'Asie du Sud-Est (deux, en marron) et d'Australie (une, en vert). On retrouve ici les ssp. *manilensis* (figure 1F) et la ssp. *australis* (figure 1G), déjà associées dans le phylogramme.

**Contour « Turquie »** (en pointillé rouge sur la figure 3). Il est remarquable que la branche « Turquie » fortement individualisée sur le phylogramme, se retrouve dans cette même posture sur le réseau des haplotypes de *Locusta cinerascens* (une donnée, en violet foncé). (Cependant, on l'a vu, une autre donnée turque dépend de la ssp. nominative, étant intégrée au contour « A, B »).

Il reste une partie du réseau que nous n'avons pas su interpréter et que, pour cette raison, nous n'avons pas cerné d'un contour. Il regroupe des données de Chine méridionale (trois, en jaune), d'Inde (deux, en violet), d'Afrique (deux, en rouge), d'Arabie (une, en rose foncé : à gauche du nombre « 11 »), de France (une, en marron clair) et de Madagascar (une, en marron foncé). Nous notons cependant l'existence de 26 mutations pour cette dernière (Madagascar), ce qui confirme en partie sa forte individualité décelée sur le phylogramme.

Malgré quelques incertitudes, dues en partie aux imprécisions de la figure originelle, l'analyse des réseaux d'haplotypes a confirmé dans ses grandes lignes les conclusions taxonomiques de l'analyse du phylogramme, et a apporté quelques précisions intéressantes.

## 4. LES SOUS-ESPÈCES POSSIBLES : SYNTHÈSE.

Posons d'abord que, pour nous, une sous-espèce, au sens de « race géographique », est une entité morphologique ayant une répartition géographique circonscrite.

Par définition également, les sous-espèces d'une même espèce sont interfécondes ; cela est source d'instabilité des caractères morphologiques différentiels au niveau sous-spécifique (et d'autant plus lorsque ces taxons sont aptes à de grands déplacements, comme c'est le cas pour le Criquet migrateur) : la caractérisation morphologique d'une sous-espèce est statistique, non absolue. En conséquence, plus une sous-espèce est

homogène morphologiquement, et plus on pourra dire qu'elle est « bien caractérisée ».

Concernant le support génétique des espèces et des sous-espèces TREWICK (2008) a noté en Nouvelle Zélande que des espèces acridiennes distinctes morphologiquement et écologiquement, pouvaient partager des haplotypes mitochondriaux identiques ; inversement les données mitochondriales (CO1) ont montré des distances génétiques élevées entre des individus de simples morpho-espèces, alors-même que cette diversité était géographiquement éparpillée. Il convient donc d'être très prudent avant de conclure taxonomiquement, dans un sens ou dans un autre.

#### 4-1. Les sous-espèces de *Locusta migratoria* L., 1758.

##### *Locusta migratoria* Linné, 1758, ssp. *migratoria*.

L'analyse du phylogramme et du réseau d'haplotypes de MA & al. (2012) a montré qu'il y avait probablement au moins trois sous-espèces distinctes sur le territoire potentiel de la localité type : la ssp. 1 (figure 1a, mais limitée à la partie chinoise s'agissant de la localité type de *L. migratoria*), la ssp. 2 (contour 1b : Sichuan) et la ssp. 3 (limité à la partie orientale du contour 1c, à l'est de l'Oural). Détails ci-après.

Il faudra en premier lieu tenter de préciser l'origine géographique des syntypes de Linné par des analyses morphométriques sur une échelle régionale (vaste programme !), couplée éventuellement à des analyses génétiques. Si cela n'aboutit pas il faudra désigner un néotype pour cette sous-espèce nominative *Locusta migratoria* L., ssp. *migratoria*, à prélever soit dans le domaine géographique de la ssp. 3 (« c » sur la figure 2), soit dans celui de la ssp. 1 (« a » sur la figure 2), avec dans ce dernier cas une option pour le territoire chinois, car la « Tatarie » de Linné ne s'étend pas jusqu'au Japon.

***Locusta migratoria* ssp. 1.** Nord-Est de la Chine et Japon (figure 1a). Ce taxon est nettement séparé sur le phylogramme de l'ensemble des autres taxons dépendant de *Locusta migratoria* (figure 2a) ; il est très bien individualisé aussi sur le réseau d'haplotypes (figure 3a).

Il reste à confirmer la réalité morphologique de ces deux subdivisions cladistiques majeures. Si cela peut être réalisé, il faudra choisir auquel des deux taxons réserver le nom sous-spécifique nominatif (*Locusta migratoria* L., ssp. *migratoria*) et désigner un néotype restreignant en ce sens la localité type originelle. Une fois cela fait, il faudra décider de nom(s) nouveau(x) pour la ou les sous-espèces de l'autre clade.

D'autre part cette entité nord-orientale est elle-même constituée de deux entités génétiques nettement distinctes, l'une chinoise, l'autre japonaise : cela apparaît à la fois sur le phylogramme et sur le réseau d'haplotypes. Il reste à vérifier comment cela se traduit dans la morphologie.

***Locusta migratoria* ssp. 2.** Sichuan (au Centre de la Chine) (figure 1b). Ce taxon est nettement individualisé sur le phylogramme et sur le réseau d'haplotypes. Sa

réalité taxonomique devra être confirmée par la morphologie.

***Locusta migratoria* ssp. 3.** Sur la carte (figure 1c) nous l'avons étendue du Xinjiang (NW de la Chine) jusqu'en Europe centrale. Mais cette entité n'est peut-être pas homogène ; pour en juger convenablement il faudrait bien davantage de prélèvements en Russie et en Europe. Il sera nécessaire en particulier de clarifier la parenté taxonomique avec *L. m. rossica*.

***Locusta migratoria* ssp. *rossica* Uvarov & Zolotarevsky, 1929.** (Figure 1e). Il n'est pas sûr que ce taxon ait été échantillonné par MA & al. (2012), même si l'unique localité russe de cette étude n'est pas très éloignée de la région type (voir sur la figure 1). *A priori* il s'agit soit d'une sous-espèce autonome, dont il faudrait préciser l'extension géographique (elle a été citée vers l'ouest jusqu'en Suisse : ci-dessous), soit d'un synonyme de tout ou partie de ce que nous appelons « ssp. 3 ».

**Remarque.** Les « inventeurs » du taxon *rossica* ont eux-mêmes supposé qu'il pouvait s'étendre vers l'ouest jusqu'en Suisse : « *It is probable that the same subspecies occurs in at least certain localities of Western Europe (Schaffhausen on the Rhine, Wallis in Switzerland), but a definite conclusion can be reached only after studies of mass material* » (UVAROV & ZOLOTAREVSKY, 1929 : 263). Il ne semble pas que, depuis, personne n'ait jamais repris cette question ; cependant les détails donnés par CHOPARD (1952 : 247) et par BAUR & al. (2006 : 240) sur le comportement et sur l'écologie stationnelle, respectivement, du taxon présent en Suisse semblent écarter *L. c. cinerascens* au profit de l'une ou l'autre des sous-espèces de *L. migratoria*. CHOPARD : « [...] *C'est peut-être cette forme qui a été citée la même année par Laboulbène, en grand nombre et formant des nuages, à Bourg d'Oisans (Isère) ; ces derniers Insectes venaient du Valais* ». BAUR & al. : « *Le Criquet migrateur était encore présent au début du 20<sup>e</sup> siècle le long des grands cours d'eau. [...] En Suisse, il colonisait des zones sableuses et pierreuses bien ensoleillées, des rives de cours d'eau et de lacs pauvres en végétation, ainsi que les marais et prairies adjacentes. Il a besoin d'un sol sableux humide pour pondre* ». Et si ce n'est pas *L. c. cinerascens* (à cause du comportement grégaire et de l'attraction pour les milieux humides), alors ce pourrait bien être, en effet, *L. m. rossica*, voire aussi *L. m. migratoria* (mais les dimensions des exemplaires suisses semblent trop faibles pour ce dernier taxon : comparer avec les dimensions données par KOČÁREK & al., 2005, page 214, pour la Tchéquie et la Slovaquie), ou un taxon proche. Tout cela, on le voit, demande à être éclairci, et pour le moment nous avons limité son extension à la Russie d'Europe sur la figure 1.

***Locusta migratoria* ssp. 4.** Ce taxon tibétain (figure 1d) est nettement séparé de la ssp. 3 sur le réseau d'haplotypes ; c'est moins clair sur le phylogramme. La sous-espèce *tibetensis* Chen 1963 peut lui correspondre, sous réserve qu'elle ne corresponde pas plutôt à l'une des sous-espèces tibétaines de *Locusta cinerascens*.

*cens* (l'imprécision de la localité type ne permet pas de trancher).

***Locusta migratoria gallica* Remaudière 1947.** Taxon grégariapte décrit du Sud-Ouest de la France, et dont l'extension passée vers le Nord reste à préciser (figure 1f). Sa taille est nettement inférieure à celle du *Criquet de Palavas*, ce qui justifie leur statut de sous-espèces distinctes.

***Locusta migratoria* L. 1758, phase *danica* (ou *solitaria*),** ou bien ***Locusta migratoria ssp. danica* L., 1767.** Localité type : Danemark (ou plutôt Nord de l'Allemagne ? Selon KRUSEMAN [1982 : xiii] « *le nom danica de Linné se rapporte probablement à une capture du Holstein du temps où cette province appartenait à la couronne danoise* »). Type : apparemment perdu.

**Remarque.** Depuis les travaux fondateurs d'Uvarov sur les phases des Acridiens grégariaptes il est admis que le vocable *danica* de Linné correspond simplement à la phase solitaire de *Locusta migratoria* ; cependant il n'est pas exclu que ce soit un synonyme plus ancien (et donc valide) du vocable *gallica* Remaudière, 1947 ; mais pour légitimer définitivement ce changement nomenclatural il faudrait au minimum comparer la biométrie d'exemplaires d'Europe septentrionale (*danica*) à celle des *Locusta* de l'Ouest de la France (*gallica*).

***Locusta migratoria cf. ssp. 3* (ou « *Criquet de Palavas* »).** On en connaît des populations permanentes sur le littoral languedocien et sur le littoral du Nord-Est de la Corse (figure 1g). REMAUDIÈRE (1948) a émis l'hypothèse plausible de vols migratoires issus d'Europe centrale, ayant fait souche. Les dimensions semblent désigner plutôt *L. m. migratoria* que *L. m. rossica* ; mais tout cela est mal connu et il faudrait y regarder de très près. L'étude phylogénétique de MA & al. (2012) ne nous aide pas puisque leur unique exemplaire *migratoria* de Narbonne n'apparaît pas sur le phylogramme (on l'attendait dans l'arbre de la lignée septentrionale) et peut-être pas non plus sur le réseau d'haplotypes (?).

D'après des renseignements obtenus sur place, ce taxon aurait grégariapté en Corse à la fin des années 1980 ou début des années 1990.

#### 4-2. Les sous-espèces de *Locusta cinerascens* (F., 1781).

***Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. *cinerascens* et *migratorioides* (Reiche & Fairmaire, 1849).** Ces deux sous-espèces sont mal séparées sur le phylogramme et sur le réseau d'haplotypes ; cela étonne car, classiquement la première, non grégariapte, est périméditerranéenne (figure 1A), tandis que la seconde, grégariapte, est purement africaine (au Sud du Sahara, figure 1B). Il est intéressant aussi de noter que des données africaines, *a priori* attribuables à *migratorioides*, se retrouvent associées aux données indiennes : une brindille du phylogramme (« *Eritrea2* ») et trois données sur le réseau d'haplotypes (provenance géographique non précisée) ; cela oriente vers un rapprochement taxonomique de ces quatre entités. Il faudrait approfondir.

***Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. 1.** Sous-espèce non nommée de la plateforme arabe (figure 1C). Sur le phylogramme l'unique brindille arabe est associée à l'ensemble *cinerascens / migratorioides*. Sur le réseau d'haplotypes l'une des données arabiques est associée à la ssp. indienne, ce qui renforce le possible rapprochement taxonomique évoqué plus haut entre les quatre taxons de Méditerranée, Afrique, Arabie et Inde (l'autre donnée arabe est sur le rameau complexe que nous n'avons pas su interpréter).

***Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. 2.** (Figure 2 : « D »). Comme la ssp. arabe, la ssp. indienne serait morphologiquement proche de *migratorioides*, d'après la littérature ; cela n'est pas confirmé par le phylogramme de MA & al., 2012, où elle est éloignée de *migratorioides* et se trouve associée à *manilensis* et *australis* (avec aussi, il est vrai, à une donnée africaine isolée : Érythrée) (figure 2 : D, F, G) ; cela n'est pas confirmé non plus par le réseau d'haplotypes, où elle est principalement associée à la ssp. arabe (avec cependant aussi quelques données africaines) (figure 3 : C, D). Ces changements d'association ne sont pas incompatibles avec un authentique statut de sous-espèce.

***Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. 3 et ssp. 4** (Figure 2 : « E »). Aussi bien sur le phylogramme que sur le réseau d'haplotypes, deux sous-espèces tibétaines sont très bien caractérisées génétiquement. L'une d'elles (ssp. 4) pourrait correspondre à la ssp. *burmana*, décrite des montagnes de Birmanie centrale.

***Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. *manilensis* (Meyen, 1835) et ssp. *australis* (Saussure, 1884).** (Figure 2 : respectivement « F » et « G »). Chine méridionale, Philippines et Indonésie pour *manilensis*, Archipel des Tonga et probablement Australie pour *australis*. Il n'y a qu'une seule donnée pour *australis*, et c'est peut-être ce qui explique que les deux ssp. soient mal séparées génétiquement, tant sur le phylogramme que sur le réseau d'haplotypes.

***Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. *capito* (Saussure, 1884).** (Figure 2 : « H »). Cette sous-espèce apparaît nettement individualisée sur le phylogramme, à la différence du réseau d'haplotypes où l'unique donnée est dans le rameau que nous n'avons pas pu interpréter (en dessous et à droite du nombre « 26 »).

***Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. 5.** (Figure 2 : « I »). C'est la race alticole des Comores, non échantillonnée par MA & al. (2012).

**Nota 1 :** sur le phylogramme la branche turque est fortement individualisée ; elle l'est aussi sur le réseau d'haplotypes pour l'une des données turques (l'autre est associée à la ssp. nominative dans le contour « A, B », comme attendu). S'agit-il d'une anomalie génétique au sein de la ssp. nominative, ou bien d'une sous-espèce distincte, en relation avec une localisation géographique particulière ?

**Nota 2 :** au vu des interpénétrations génétiques nombreuses, et variables, sur le phylogramme et sur le réseau d'haplotypes, il n'est pas exclu que le taxon méditerranéen *cinerascens*, le taxon africain *migrato-*

*rioides*, le taxon arabe (non nommé) et le taxon indien (d°) constituent ensemble une seule sous-espèce. Cela n'est pas non plus démontré : voir plus haut les réserves quant à l'utilisation taxonomique des données mitochondriales.

## CONCLUSIONS

I. Nous sommes conduits à interpréter d'une manière nouvelle la carte, le phylogramme et les réseaux d'haplotypes de MA & al. (2012) : selon nous, les deux uniques sous-espèces que les auteurs admettent chez le Criquet migrateur ont, en réalité, valeur d'espèces valides : *Locusta migratoria* L., 1758, et *Locusta cinerascens* F., 1781.

Ce résultat avait été acquis antérieurement à partir de données morphologiques, écologiques et chorologiques (DEFAUT & al., 2012). Il est grandement conforté ici : 1) par la monophylie des deux lignées, accompagnée d'une « haute différenciation génétique », 2) également par leur répartition générale essentiellement de type parapatrique, 3) par la sympatrie dans la région de Narbonne (et plus largement, en fait, sur tout le littoral languedocien et sur le littoral nord-oriental de la Corse), et 4) par l'existence de sous-espèces nettes dans chacune des deux lignées, et cela aussi bien sur le phylogramme que sur les réseaux d'haplotypes.

II. Non seulement on peut sans doute maintenir nombre des sous-espèces recensées dans la littérature, mais surtout il est probablement nécessaire d'en ajouter de nouvelles, qu'il faudra cependant justifier au plan morphologique (si cela s'avérait impossible, il faudrait les considérer comme de simples races génétiques).

III. Au vu de tout ce qui précède une nouvelle révision générale des sous-espèces du Criquet migrateur (*sensu lato*) s'impose. Elle devra s'appuyer sur des échantillons récoltés, entre autres, dans toutes les localités types des sous-espèces avérées ou pressenties (ce qui peut obliger à désigner des néotypes, pour rendre suffisamment précises les localités types trop vagues) ; et il sera nécessaire, cette fois, de mettre en œuvre conjointement les approches biométrique, éthologique, écologique et moléculaire.

## Remerciements.

Nous remercions vivement Gaël Kergoat, entomologiste et phylogénéticien au CBGP (Montpellier), pour sa relecture du manuscrit et pour son aide dans la traduction du résumé.

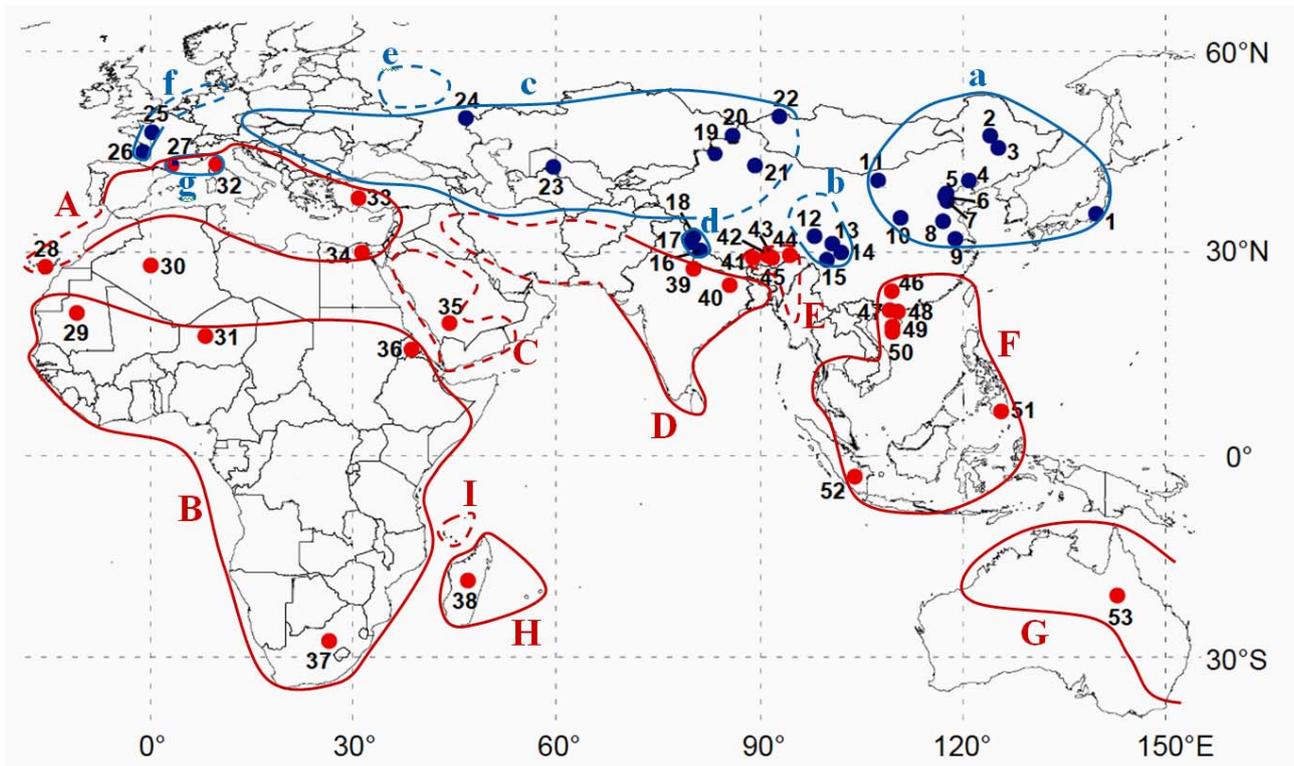
## RÉFÉRENCES

BAUR Bertrand, Hannes BAUR, Christian ROESTI, DANIEL ROESTI & Philippe THORENS, 2006 – *Sauterelles, Grillons et Criquets de Suisse*. Haupt, Berne. 352 p.  
CAPRA Felice, 1946 – Sulla terra tipica di alcuni ortoteroidei Italiani. *Bolletino della Società Entomologica Italiana*, **76** (3/4): 29-32.

CINZ – voir « Commission internationale de nomenclature zoologique ».  
COMMISSION INTERNATIONALE DE NOMENCLATURE ZOOLOGIQUE, 1999 – *Code International de Nomenclature Zoologique*, 4<sup>e</sup> édition. The International Trust for Zoological Nomenclature, c/o The Natural History Museum, Londres, 306 p. (texte bilingue : anglais et français).  
COPR [Centre for Overseas Pest Research], 1982 – *The locust and grasshopper agricultural manual*. London, vii + 690 p.  
DEFAUT Bernard, 2005 – Sur la répartition de *Locusta migratoria* Linné en France (Caelifera, Acrididae, Oedipodinae). *Matériaux orthoptériques et entomocénétiques*, **10** : 87-92.  
DEFAUT Bernard, 2006 – Éléments pour la Faune de France des Caelifères : 5. A propos de *Locusta migratoria cinerascens* (Fabricius, 1781) (Caelifera, Acrididae, Oedipodinae). *Matériaux orthoptériques et entomocénétiques*, **11** : 59-61.  
DEFAUT Bernard, 2013 – Biométrie des types des Caelifères de France (Orthoptera). 3. Mensurations chez les Acrididae Melanoplinae, Locustinae et Gomphocerinae. *Matériaux orthoptériques et entomocénétiques*, **18** (en préparation).  
DEFAUT Bernard, David MORICHON, Didier MORIN & Stéphane PUISSANT, 2012 – *Locusta cinerascens* (Fabricius), espèce distincte de *Locusta migratoria* L. (Caelifera, Acrididae, Locustinae). *Matériaux orthoptériques et entomocénétiques*, **17** : 5-7.  
HARZ Kurt, 1975 – *Die Orthopteren Europas* : 2. – W. Junk, La Haye, 939 p.  
HOLLIER John, 2012 – An annotated list of the Orthoptera (Insecta) species described by Henri de Saussure, with an account of the primary type material housed in the Muséum d'histoire naturelle de Genève, Part 2: The Acrididae: Oedipodinae. *Revue suisse de zoologie*, **119** (2) : 215-2160.  
KEY Kenneth H. L., 1986 – *A provisional synonymic list of the Australian Acridoidea (Orthoptera)*. CSIRO, Division of Entomology, (Canberra, Australia), technical report **24** : 1-47.  
KOČÁREK Petr, Jaroslav HOLUŠA & Ľubomír VIDLIČKA, 2005 – *Blattaria, Mantodea, Orthoptera & Dermaptera of the Czech and Slovak Republics*. Kabbourek éd., Zlín, Tchéquie, 348 p.  
KRUSEMAN Gideon W., 1982 – Matériaux pour la faunistique des Orthoptères de France : 2, les Acridiens des musées de Paris et d'Amsterdam. *Verslagen en Technische Gegevens*. Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Universiteit van Amsterdam, **36**, 134 p.  
MA Chuan, Pengcheng YANG, Feng JIANG, Marie-Pierre CHAPUIS, Yasen SHALI, Gregory A. SWORD & Le KANG, 2012 – Mitochondrial genomes reveal the global phylogeography and dispersal routes of the migratory locust. *Molecular Ecology*, **21**: 4344-4358. Annexes consultables en ligne sur <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-294X.2012.05684.x/supinfo>

- MARSHALL Judith A., 1983 - The orthopteroid insects described by Linnaeus, with notes on the Linnean collection *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, **78** (4) : 375-396.
- MESTRE Jacques & Joëlle CHIFFAUD, 2006 - Catalogue et atlas des acridiens d'Afrique de l'Ouest. 350 p.
- OULD ELHADJ Mohammed Didi, 2002 - Les nouvelles formes de mise en valeur dans le Sahara algérien et le problème acridien. *Sécheresse*, **13** (1) : 37-42.
- REMAUDIÈRE Georges, 1948 - Contribution à l'étude des *Locusta migratoria* phase solitaria de la région de Palavas (Hérault), 1<sup>re</sup> partie. *Revue de pathologie végétale et d'entomologie agricole*, **27** (3) : 147-163.

- TREWICK Steven A., 2008 - DNA Barcoding is not enough : mismatch of taxonomy and genealogy in New Zealand grasshoppers (Orthoptera : Acrididae). *Cladistics*, **24** : 240-254.
- UVAROV Boris-Petrovich, & ZOLOTAREVSKY Boris-Nikolayevich, 1929 - Phases of Locusts and their interrelations. *Bulletin of Entomological Research*, London, **20** (3): 261-265.
- WINTREBERT Daniel, 1972 - Nouvelles contributions à l'étude des Acridoidea malgaches (Orthoptera). *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale*, **198** : 1-129.



**Figure 1. Répartition des sous-espèces possibles du Criquet migrateur (*sensu lato*) sur la carte de MA & al. (2012)**

Les numéros des localités sur la publication originale ont été conservés. Les lettres minuscules / majuscules qui accompagnent les contours sont reprises sur le phylogramme de la figure 2 et sur les réseaux d'haplotypes de la figure 3 ; leur signification est donnée ci-dessous.

#### ***Locusta migratoria* L., 1758**

- a. *Locusta migratoria* L., 1758, ssp.1.  
 b. *Locusta migratoria* L., 1758, ssp. 2.  
 c. *Locusta migratoria* L., 1758, ssp. 3.  
 d. *Locusta migratoria* L., 1758, ssp. 4.  
 e. *Locusta migratoria* L., 1758, ssp *rossica* Uvarov & Zolotarevsky, 1929).  
 f. *Locusta migratoria* L., 1758, ssp. *gallica* Remaudière, 1947.  
 g. *Locusta migratoria* L., 1758, cf. ssp. 3 [« Criquet de Palavas »].

#### ***Locusta cinerascens* F., 1781**

- A. *Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. *cinerascens*.  
 B. *Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. *migratorioides* (Reiche & Fairmaire, 1849).  
 C. *Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. 1.  
 D. *Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. 2.  
 E. *Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. 3 et 4.  
 F. *Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. *manilensis* (Meyen, 1835).  
 G. *Locusta cinerascens* F., 1781, cf. ssp. *australis* (Saussure, 1884).  
 H. *Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. *capito* (Saussure, 1884).  
 I. *Locusta cinerascens* F., 1781, ssp. 5.

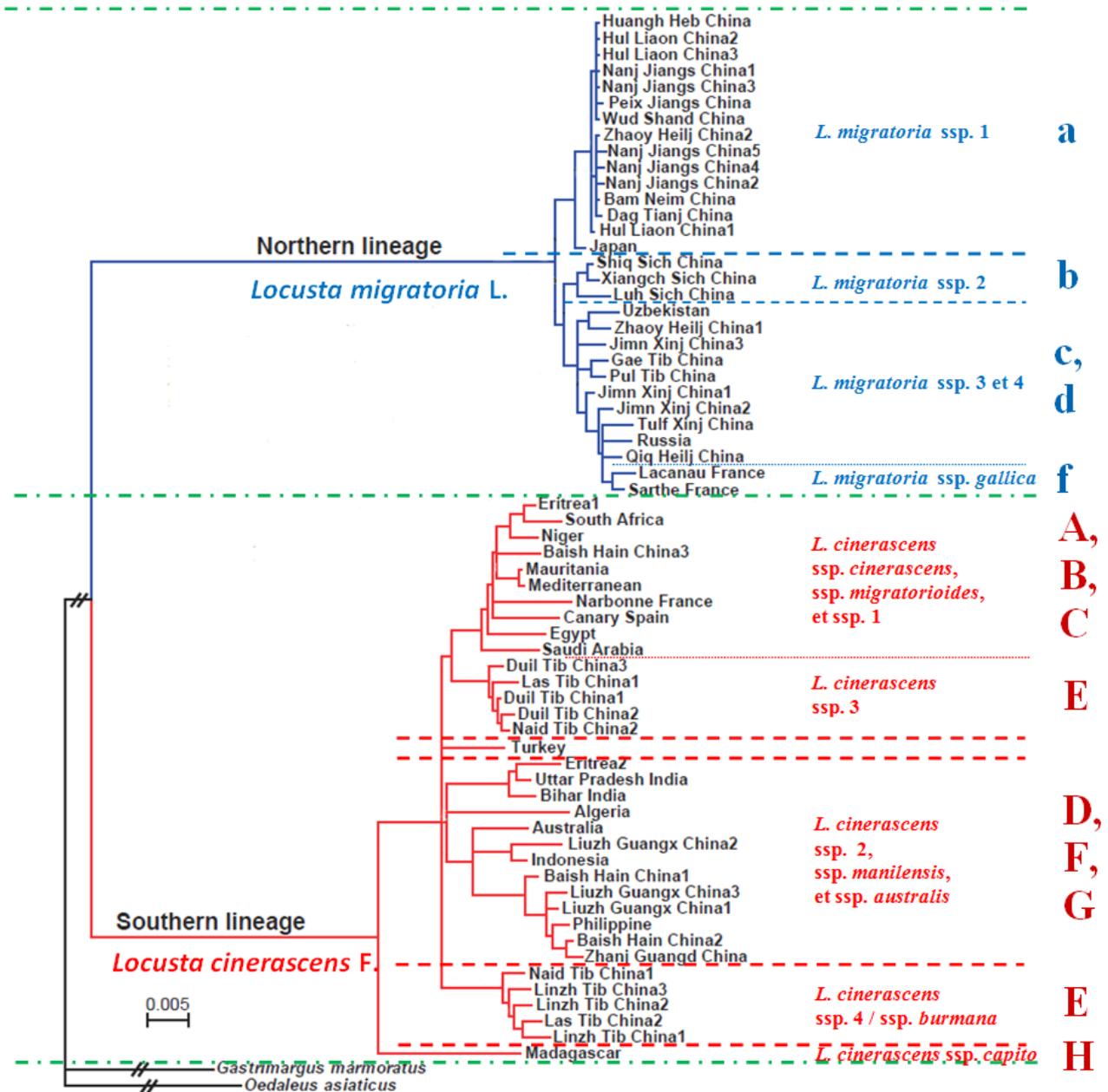
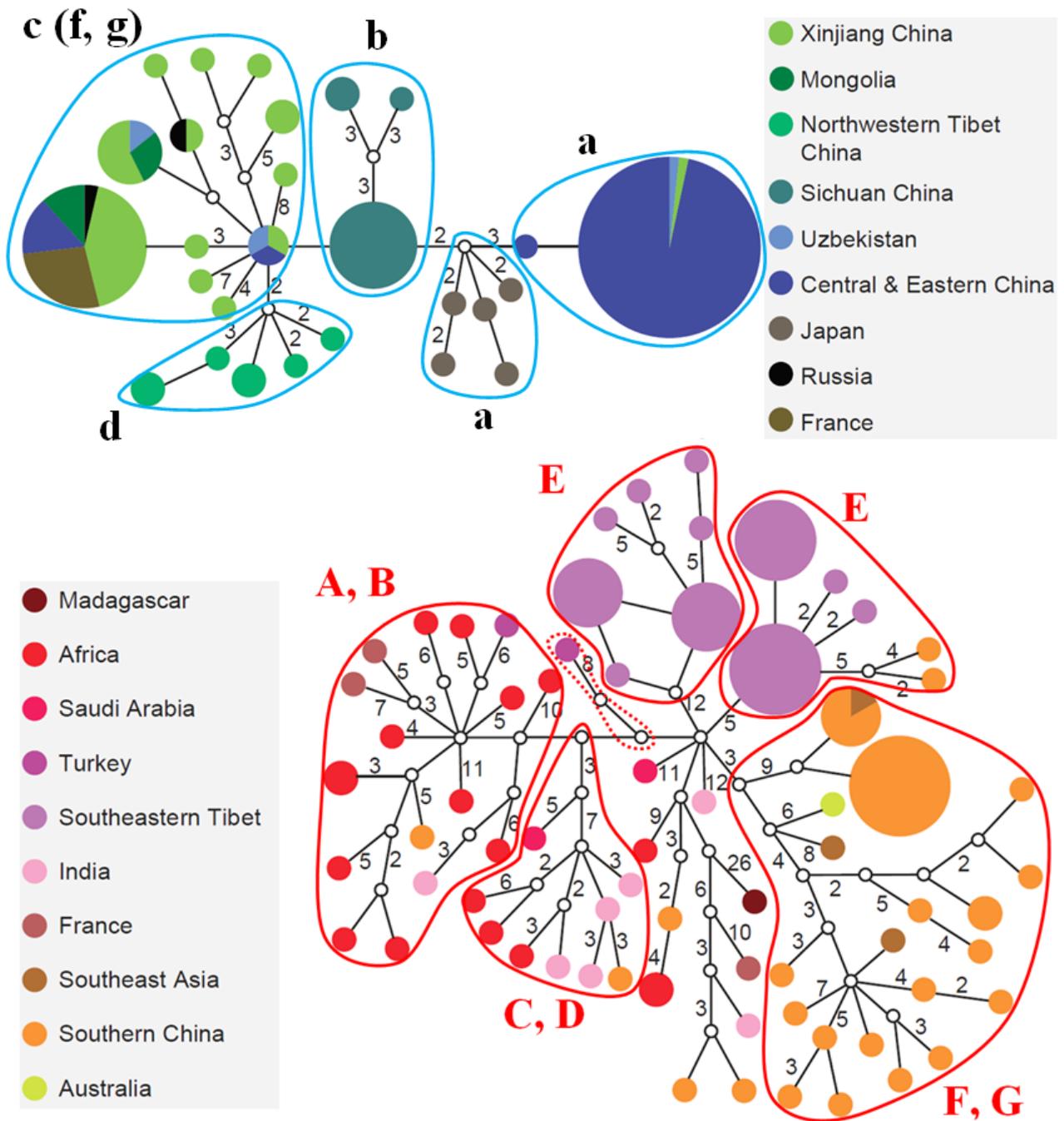


Figure 2. Le phylogramme de MA & al. (2012) avec notre interprétation taxonomique provisoire

Les lettres minuscules / majuscules en marge, à droite, renvoient aux contours des sous-espèces sur la carte (figure 1) et aux délimitations des taxons sur les réseaux d'haplotypes (figure 3)



**Figure 3. Les réseaux d'haplotypes de MA & al. (2012) avec notre interprétation taxonomique provisoire**

Les lettres minuscules / majuscules renvoient aux contours des sous-espèces sur la carte (figure 1) et aux délimitations des taxons sur le phylogramme (figure 2)