

## Révision taxinomique de la super-espèce *Gomphocerippus binotatus* (Charpentier)

Bernard DEFAUT<sup>1</sup> & Víctor NOGUERALES<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Quartier Babi, Aynat, 09400 Bédailhac-et-Aynat. <bdefault@orange.fr>

<sup>2</sup>Grupo de Investigación de la Biodiversidad Genética y Cultural, Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (IREC, CSIC-UCLM-JCCM), Ciudad Real, España. <sup>3</sup>Department of Biological Sciences, University of Cyprus, Nicosia, Cyprus. <noguerales.victor@ucy.ac.cy>

**Résumé.** La présente étude s'appuie sur des travaux antérieurs des auteurs (DEFAUT 2011 et 2015, NOGUERALES 2017, NOGUERALES & al. 2016, 2017, 2018a, 2018b), complétés ici par une étude biométrique supplémentaire, portant à 46 paramètres primaires (contre 43 en chez DEFAUT 2001) mesurés ou appréciés sur 151 ♂♂ (62 ♂♂ chez DEFAUT 2011), et à 42 paramètres primaires (36 chez DEFAUT 2011) mesurés ou appréciés sur 168 ♀♀ (73 ♀♀ chez DEFAUT 2011). Il apparaît que *Gomphocerippus binotatus* et *G. armoricanus* sont des espèces distinctes, dont la divergence initiale remonterait à l'interglaciaire Günz-Mindel.

Ces deux espèces ont chacune plusieurs sous-espèces : *G. binotatus binotatus* dans le Nord et le Centre de l'Ibérie, *G. binotatus ibericus* nov. dans le Sud et l'Est de l'Ibérie, *G. binotatus beticus* nov. en Sierra Nevada à partir de 2 000 m, *G. armoricanus armoricanus* dans l'Ouest, le Sud-Ouest et le Centre de la France, et *G. armoricanus provincialis* dans le Sud-Est de la France (et ponctuellement dans les Pyrénées aragonaises).

Compte tenu d'une part de l'imprécision de la localité type de *G. binotatus* (« Portugal ») et d'autre part du fait que ses deux sous-espèces principales sont présentes au Portugal (l'une au Nord, l'autre au Sud), un néotype a dû être désigné, qui sera déposé au Muséum national de Sciences Naturelle (MNCN-CSIC), à Madrid (Espagne). La néolocalité type est sur la *Serra da Estrela* (Beira Alta, Portugal ; coordonnées précises dans le texte).

**Mots clés.** *Gomphocerippus* gr. *binotatus* ; sous-espèces nouvelles ; taxinomie.

**Resumen.** Este estudio toma como punto de inicio los anteriores trabajos de los autores (DEFAUT 2011 et 2015, NOGUERALES 2017, NOGUERALES & al. 2016, 2017, 2018a, 2018b), los cuales se ven aquí complementados con un estudio biométrico adicional de 46 parámetros primarios (frente a los 43 considerados en DEFAUT 2001), medidos o apreciados en 151 ♂♂ (62 ♂♂ en DEFAUT 2011), y 42 parámetros primarios (36 en DEFAUT 2011) medidos o apreciados en 168 ♀♀ (73 ♀♀ en DEFAUT 2011). Este trabajo indica que *Gomphocerippus binotatus* y *G. armoricanus* son especies distintas, cuya divergencia se remontaría al periodo interglaciar Günz-Mindel.

Estas dos especies tienen varias subespecies: *G. binotatus binotatus* en el norte y el centro de Iberia, *G. binotatus ibericus* nov. en el sur y este de Iberia, *G. binotatus beticus* nov. en Sierra Nevada por encima de los 2 000 m de altitud, *G. armoricanus armoricanus* en el oeste, sudoeste y centro de Francia, y *G. armoricanus provincialis* en el sureste de Francia (y puntualmente en el Pirineo aragonés).

Teniendo en cuenta la imprecisión de la localidad tipo de *G. binotatus* ("Portugal") y dado que sus dos principales subespecies están presentes en Portugal (una al norte, y otra al sur), un neotipo tuvo que ser designado, el cual será dado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC) en Madrid. La nueva localidad tipa está en *Serra da Estrela* (Beira Alta, Portugal; coordenadas precisas en el texto).

**Palabras clave.** *Gomphocerippus* gr. *binotatus*; nuevas subespecies; taxonomía.

**Abstract.** This study is based on previous works from the authors (DEFAUT 2011 et 2015, NOGUERALES 2017, NOGUERALES & al. 2016, 2017, 2018a, 2018b), which are complemented here by an additional biometric study considering 46 primary parameters (compared to 43 in DEFAUT 2001) quantified in 151 ♂♂ (62 ♂♂ in DEFAUT 2011), and 42 primary parameters (36 in DEFAUT 2011) quantified in 168 ♀♀ (73 ♀♀ in DEFAUT 2011). Our study shows that *Gomphocerippus binotatus* and *G. armoricanus* are distinct species, whose divergence dates back the Gunz-Mindel interglacial period.

Each of these two species each presents several subspecies, namely: *G. binotatus binotatus* in northern and center Iberia, *G. binotatus ibericus* nov. in southern and eastern Iberia, *G. binotatus beticus* nov. in Sierra Nevada above 2 000 m, *G. armoricanus armoricanus* in western, southwestern and center France, and *G. armoricanus provincialis* in southeastern France (and occasionally located in the Aragonese Pyrenees).

Because of the inaccuracy of the type locality of *G. binotatus* ("Portugal") and given that its two main subspecies are distributed in Portugal (the one in the North, the other in the South), we considered a neotype had to be designated, which will be held by the National Museum of Natural Sciences (MNCN-CSIC) in Madrid (Spain). The new type locality is located in *Serra da Estrela* (Beira Alta, Portugal; specific coordinated are provided in the text).

**Keywords.** *Gomphocerippus* gr. *binotatus* ; new subspecies ; taxonomy.

—oOo—

### INTRODUCTION

La présente révision taxinomique fait suite aux travaux antérieurs sur le même sujet des deux co-auteurs :

1) La révision par B. DEFAUT en 2011 du complexe *Gomphocerippus binotatus* / *sauleyi*, qui a été conduite sur une base principalement biométrique, mais aussi éthologique (régime alimentaire, compor-

tement acoustique) et chorologique. La conclusion principale a été que *G. binotatus* et *G. sauleyi* étaient deux espèces distinctes, possédant chacune plusieurs sous-espèces et aussi que *G. binotatus* était représenté en France par un taxon un peu différent du taxon ibérique ; ce taxon français, a été proposé à un niveau subsécifique, et nommé *armoricanus* Defaut, 2015.

Le taxon cévenol *algoaldensis* s'est révélé être un cas particulier, dans la mesure où certains traits morpho-

logiques le rapprochaient de *G. binotatus* (vertex proportionnellement étroit, face inféro-externe des fémurs postérieurs de couleur jaune, au moins sur le tiers apical), alors que d'autres le rapprochaient de *G. saulcyi* (coloration générale relativement terne, organes du vol abrégés, carènes prozonales fortement divergentes vers l'avant, et fémurs postérieurs des ♀♀ plus courts). De surcroît, l'émission sonore semblait être d'un type tout à fait particulier, ce qui aurait pu justifier un statut d'espèce à part entière. C'est donc « *par pur pragmatisme, et très provisoirement* » que ce taxon a été rattaché à *G. saulcyi* en 2011.

2) La thèse de Victor NOGUERALE RODRÍGUEZ, soutenue en 2017, et qui a été prolongée et complétée par quatre publications (NOGUERALE & al., 2016, 2017, 2018a et 2018b). Ces travaux se sont appuyés sur la morphologie (biométrie classique et géométrie morphométrique) et sur des données génétiques (polymorphisme nucléotidique [SNP], gène mitochondrial CO1 et dix-huit marqueurs microsatellites nucléaires).

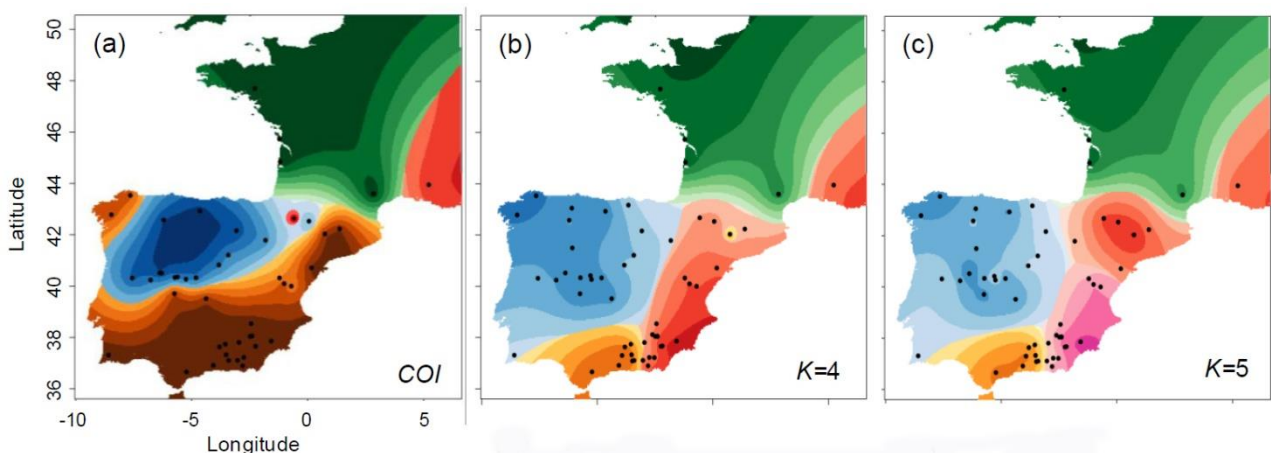
L'analyse du gène mitochondrial CO1 des taxons de *Gomphocerippus* gr. *binotatus* de France et d'Ibérie (NOGUERALE & al., 2018b, p. 349, et figure 1a, page 344, reproduite ci-dessous : figure 1) a conduit à répartir les exemplaires étudiés en quatre groupes : le premier (en vert sur la figure 1a) unit la population de l'Ouest et du Nord-Ouest de la France à l'exemplaire du col de Fontfroide (Hérault) ; le second (en rouge sur la figure 1a) comprend les deux exemplaires récoltés, l'un à Gordes (Vaucluse), l'autre à Borau (1 534 m, Pyrénées aragonaises) ; le troisième (en marron sur la figure 1a) regroupe les exemplaires de l'extrême Nord-Ouest de l'Ibérie et ceux du Sud et de l'Est de l'Ibérie ; le quatrième (en bleu sur la figure 1a) correspond aux exemplaires du Centre-Nord de l'Ibérie.

Le phylogramme établi par les mêmes auteurs à partir du polymorphisme nucléotidique [SNP] et des caractères

phénotypiques a révélé la présence de deux clades bien résolus, monophylétiques, correspondant aux deux groupes d'espèces nominatives (*G. gr. binotatus* et *G. gr. saulcyi*). Le premier clade inclue trois lignées bien résolues ; l'autre clade comprend cinq sous-entités dont une (*algoaldensis*) est bien individualisée au moins sur les plans moléculaires (distance génétique) et éthologiques (régime alimentaire, chant) ; les quatre autres sont au contraire assez mal individualisées. Les rangs taxinomiques sont incertains : peut-être celui d'espèce à part entière pour *algoaldensis* et celui de sous-espèces pour les quatre autres.

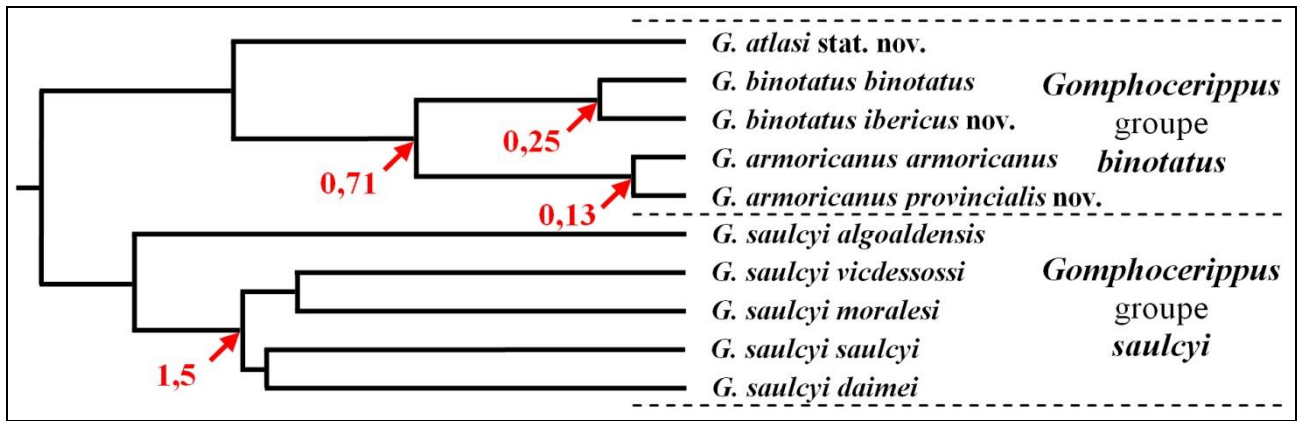
Toujours à propos du taxon *algoaldensis* : les données morphologiques ont suggéré qu'il était étroitement lié au clade *saulcyi*, alors que les arbres issus des données génomiques en font une lignée-sœur aussi bien du clade *binotatus*, ce qui est en accord avec le régime alimentaire spécialisé (Génistées), que du clade *saulcyi*, ce qui est en accord avec le microptérisme des taxons ; mais l'arbre phylogénétique dans lequel les nœuds sont le plus fortement supportés fait apparaître *algoaldensis* comme une lignée-sœur du clade *saulcyi* (NOGUERALE & al., 2018a, figure 3d, p. 1236). (Cependant nous verrons plus loin, au paragraphe 4 de la discussion, qu'il est assez probable que *G. s. algoaldensis* et *G. a. provincialis* soient en situation parapatrique sur les monts de l'Espinouse ; ce qui rapprocherait taxinomiquement *algoaldensis* du groupe *binotatus* / *armoricanus*, mais renforcerait aussi l'hypothèse d'un statut d'espèce valide pour lui.)

Remarquons encore que dans le phylogramme (figure 2) la population du Nord-Est et du Sud de l'Ibérie (*G. b. ibericus* sur cette figure) est rapprochée, non de la population du Sud-Est de la France (*G. a. provincialis*) comme suggéré par les marqueurs microsatellites (figures 1b et 1c), mais de celle du Centre-Nord de l'Ibérie (*G. b. binotatus*).



**Figure 1. Répartition géographique des races génétiques de *G. gr. binotatus* (Ibérie) et de *G. gr. armoricanus* (France).**

Extrait de la figure 1 in NOGUERALE & al. (2018b : 344). (a) : races inférées à partir du gène mitochondrial CO1 ; (b) et (c) : races inférées à partir de marqueurs microsatellites nucléaires selon les deux solutions de regroupement génétique de population les plus probables (4 ou 5, respectivement)..



**Figure 2. Phylogramme du complexe *Gomphocerippus binotatus* / *saulcyi***

Figure construite à partir des phylogrammes de NOGUERALES & *al.* 2018a (figure 4, page 1237) et 2018b (figure 1g, page 346), mais réinterprétée en fonction des résultats obtenus ici. Nombres en **rouge** : âge des divergences, en millions d'années. (La branche du taxon *G. binotatus ibericus* nov. comprend aussi le taxon *G. b. beticus* nov., non encore caractérisé génétiquement).

L'une des conclusions pour cette série de travaux est exprimée en ces termes (NOGUERALES & *al.*, 2018a, pp. 1238-1239) : « *Compte tenu de notre plan d'échantillonnage et de la propension des modèles multi-espèces coalescents à surestimer le nombre d'espèces, les résultats de la délimitation de nos espèces doivent être interprétés comme des hypothèses de travail à tester plus en détail à l'avenir* »<sup>1</sup>.

Le présent travail est une tentative en ce sens, mais qui ne concerne que le clade *Gomphocerippus* gr. *binotatus*. Pour le mener à bien il a été nécessaire de compléter le travail de 2011 par des mensurations sur 184 exemplaires supplémentaires.

### NÉCESSITÉ DE LA DÉSIGNATION PRÉALABLE D'UN NÉOTYPE POUR *GOMPHOCERIPPUS BINOTATUS* (CHARPENTIER, 1825)

À la suite des travaux de 2011, 2017 et 2018 évoqués ci-dessus, le complexe *Gomphocerippus binotatus* / *saulcyi* se révèle constitué de deux super-espèces : *Gomphocerippus* groupe *binotatus* et *Gomphocerippus* groupe *saulcyi*.

Le clade *Gomphocerippus* gr. *binotatus* comprend trois sous-clades principaux, correspondants aux taxons *atlas*i (Maroc) *binotatus* (Ibérie) et *armoricanus* (France) ; *binotatus* et *armoricanus* comprennent chacun deux sous-entités (figure 2), dont nous nous proposons de préciser les statuts taxinomiques dans ce travail.

La localité type de *G. binotatus* est le Portugal, sans autre précision géographique (« *Habitat in Lusitania* »), et le type porte-nom est perdu. Or au sein du clade *Gom-*

*phocerippus* gr. *binotatus* de la figure 2, le sous-clade ibérique *G. binotatus* est lui-même constitué de deux entités taxinomiques, non nommées jusqu'ici (elles ont été suggérées par l'étude biométrique de 2011, puis confirmées par les travaux génétiques initiés en 2016) ; l'une est répartie dans le Nord (y compris le Portugal) et le centre de la péninsule Ibérique, l'autre dans le Sud (y compris le Portugal) et le Sud-Est.

Pour pouvoir nommer ces deux entités il est nécessaire de choisir l'une d'elles comme taxon nominatif, et de désigner le type porte-nom correspondant (dans le cas présent ce sera un *néotype*).

Nous avons choisi comme entité nominative celle du Nord-Ouest de la péninsule Ibérique, et comme néotype l'un des exemplaires ♂♂ récoltés le 12 IX 2013 par l'un d'entre nous (VNR) au Portugal sur la *Serra da Estrela* : l'exemplaire n° 6760. Coordonnées UTM (fuseau 29T) de la localité type : X 621635, Y 4463962 ; (degrés décimaux Greenwich : W 7,56841°, N 40,31732°) ; 1 600 m. Cet exemplaire néotype est décrit plus loin, dans l'annexe I (de même que les holotypes des taxons nouveaux).

### MÉTHODE D'ÉTUDE

L'étude biométrique de 2011 a dû être complétée ici, d'une part sur la partie disponible des 794 exemplaires récoltés par l'un des co-auteurs (VNR) de 2012 à 2014, en France, Maroc et surtout Ibérie, d'autre part sur le matériel nouvellement récolté en France orientale par l'autre co-auteur (BD) et par d'autres orthoptéristes français.

Finalement, pour cette étude biométrique, 46 paramètres primaires (contre 43 en 2011) ont été mesurés ou appréciés sur 151 ♂♂ (62 ♂♂ en 2011), et 42 paramètres primaires (36 en 2011) l'ont été sur 168 ♀♀ (73 ♀♀ en 2011). La localisation précise de tous les exemplaires est donnée dans l'annexe II.

Cette nouvelle étude biométrique s'appuie donc sur l'examen détaillé de nouveaux tableaux de données.

<sup>1</sup> « given our sampling design and the propensity of MSC models to overestimate species numbers, our species delimitation results must be interpreted as working hypotheses to be tested in more detail in future. »

## ABRÉVIATIONS ET DÉFINITIONS DES PARAMÈTRES PRIMAIRES MESURÉS

Les symboles abrégés des paramètres sont en caractères maigres lorsqu'il s'agit de paramètres primaires (il y en a 46), en caractères **gras** lorsqu'il s'agit de combinaisons de paramètres (il y en a 49).

Ils sont précédés d'un « \* » lorsqu'ils figurent dans les tableaux. (Les paramètres qui ne sont pas dans les tableaux ont été mesurés et testés, mais ils se sont révélés non ou peu discriminants, ou moins discriminants que d'autres paramètres équivalents.)

### Paramètres primaires

<i>Corps_Abd</i> :	Longueur du corps mesurée (sur le sec) jusqu'à l'apex de l'abdomen.
* <i>Corps_F</i> :	Longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex des fémurs postérieurs (ceux-ci étant placés dans l'axe du corps).
* <i>Corps_E</i> :	Longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex de l'organe du vol qui dépasse le plus (c'est souvent l'un des tegmina, mais parfois l'une des ailes).
* <i>mini.Vertex</i> :	Largeur minimale du vertex (mesurée à l'apex des carènes latérales du vertex, entre leurs bords externes).
<i>E.i.o</i> :	(Espace interoculaire). Distance minimale entre le bord interne des deux yeux ; elle est souvent très proche de la largeur minimale du vertex (parfois identique).
<i>maxi.Vertex</i> :	Largeur maximale du vertex, mesurée entre les bords externes, là où se trouve la plus grande largeur.
<i>Œil</i> :	Longueur maximale de l'œil.
<i>Sillon</i> :	Longueur du sillon sous-oculaire.
<i>larg.Tête</i> :	Largeur de la tête entre le bord externe des yeux.
<i>larg.Joue</i> :	Largeur maximale de la tête entre les joues.
<i>Face</i> :	Largeur de la face au niveau du clypeus, mesurée entre le bord externe des carènes latérales.
* <i>Antenne</i> :	Longueur totale de l'antenne la mieux étalée, scape et pédicelle inclus.
<i>art.Antenne</i> :	Nombre d'articles aux antennes.
* <i>long.Pronot</i> :	Longueur du pronotum (sur l'axe médian).
<i>long.Prz</i> :	Longueur de la prozone du pronotum (sur l'axe médian).
<i>long.Mtz</i> :	Longueur de la métazone du pronotum (sur l'axe médian).
<i>larg.ant.Prz</i> :	Écartement des carènes prozonales mesuré entre leurs limites externes sur le bord antérieur du pronotum.
<i>rétréc.prz</i> :	Largeur minimale du rapprochement médian des carènes prozonales (au bord externe des carènes).
<i>larg.post.Prz</i> :	Écartement des carènes prozonales mesuré entre leurs limites externes au contact avec le sillon typique.
<i>larg.ant.Mtz</i> :	Écartement des carènes métazonales mesuré entre leurs limites externes au contact avec le sillon typique.
* <i>larg.post.Mtz</i> :	Écartement des carènes métazonales mesuré entre leurs limites externes au contact avec le bord postérieur.
<i>long.Ty</i> :	Longueur des tympanes.
<i>mini.Ty</i> :	largeur minimale des tympanes.
<i>long.Cerque</i> :	Longueur du cerque.
<i>larg.Cerque</i> :	Largeur maximale (vers la base) du cerque.
* <i>E</i> :	Longueur du tegmen, mesurée depuis la confluence entre les nervures C et Sc jusqu'à l'apex.
<i>M</i> :	Longueur du champ médian des tegmina, mesuré depuis la confluence des nervures C et Sc jusqu'à la division de la nervure M.
<i>long.post.E</i> :	Longueur de la partie postérieure du tegmen, mesurée depuis la bifurcation de la nervure M jusqu'à l'apex du tegmen.
<i>larg.C</i> :	Largeur maximale du champ costal du tegmen.
<i>larg.Sc</i> :	Largeur maximale du champ sous-costal du tegmen.
<i>larg.M</i> :	Largeur maximale du champ médian du tegmen.
* <i>Stigma</i> :	Distance entre le centre du stigma et l'apex du tegmen.
* <i>larg.Sc</i> :	Largeur maximale du champ sous-costal du tegmen.
<i>E_Aile</i> :	Écart entre l'apex des ailes et l'apex des tegmina au repos ( <i>nota</i> : il est <u>négatif</u> lorsque les ailes dépassent les tegmina, ce qui peut arriver chez les taxons macroptères, beaucoup plus rarement chez les autres).
* <i>E_F</i> :	Écart entre l'apex des fémurs postérieurs et l'apex des tegmina au repos.
* <i>F</i> :	Longueur du fémur postérieur.
<i>f</i> :	largeur maximale du fémur postérieur.
<i>Dent</i> :	Nombre de dents stridulatoires, en excluant les dents des extrémités lorsque leur écartement est égal ou supérieur au double de l'écartement entre les dents précédentes.
<i>Dent.totale</i> :	Nombre total de dents stridulatoires.
* <i>Râpe</i> :	Longueur de la râpe stridulatoire correspondant au paramètre « <i>Dent</i> ».
<i>Râpe.totale</i> :	Longueur de la râpe stridulatoire correspondant au paramètre « <i>Dent.totale</i> ».
<i>coul.F</i> :	Couleur de la face inféro-externe des fémurs postérieurs.
<i>coul.G.p</i> :	Couleur des genoux postérieurs.
<i>coul.T.p</i> :	Couleur des tibias postérieurs.
<i>nb.int.T.p</i> :	Nombre d'épines au côté interne des tibias postérieurs.
<i>nb.ext.T.p</i> :	Nombre d'épines au côté externe des tibias postérieurs.

### Indices

<i>(maxi.Vertex – mini.Vertex) / larg.Tête</i> :	Indice de divergence des carènes du vertex.
<i>(larg.ant.Prz – rétréc.prz) x (2 / long.Prz)</i> :	Indice de divergence des carènes prozonales vers l'avant.
<i>(larg.ant.Prz – rétréc.prz) x (long.Prz / 2)</i> :	Autre indice de divergence des carènes prozonales vers l'avant.
* <i>(larg.post.Prz – rétréc.prz) x (Long.Prz / 2)</i> :	Indice de divergence des carènes prozonales vers l'arrière.

- (*larg.post.Mtz-larg.post.Prz*) / *long.Mtz* : Indice de divergence des carènes métazonales vers l'arrière.
- \* (*long.Pronot / E*) x 100 : Indice de microptérie, mesurant le raccourcissement global du tegmen par rapport au pronotum.
  - (*F / E*) x 100 : Autre indice de microptérie, mesurant le raccourcissement global du tegmen par rapport au fémur postérieur.
  - (*E / (long.post.E)*) x 10 : Indice de microptérie, mesurant le raccourcissement de la partie postérieure du tegmen.
  - \* (*long.M / Stigma*) x 10 : Autre indice de microptérie, mesurant le raccourcissement de la partie postérieure du tegmen.
  - \* (*long.post.E / Stigma*) x 10 : Autre indice de microptérie, relatif au raccourcissement de la partie postérieure du tegmen.
  - \* [*E\_Aile*] / *E*) x 100 : Indice de brachyptérie, évaluant le raccourcissement de l'aile relativement au tegmen.
  - \* [*E\_F*] / *E*) x 100 : Indice d'holoptérie évaluant, chez les exemplaires macroptères, l'importance du dépassement des fémurs postérieurs en position horizontale par les organes du vol, relativement à la longueur des tegmina.
  - \* ([*E\_F*] / *F*) x 100 : Autre indice d'holoptérie évaluant, chez les exemplaires macroptères, l'importance du dépassement des fémurs postérieurs en position horizontale par les organes du vol, relativement à la longueur des fémurs postérieurs.
  - \* (*Râpe / F*) x 100 : Pourcentage de longueur de fémur postérieur occupée par la râpe stridulatoire.
  - (*Râpe.totale / F*) x 100 : Pourcentage de longueur de fémur postérieur occupée par la râpe stridulatoire incluant toutes les dents.
  - \* *Dent / Râpe* : Indice de densité stridulatoire.
  - Dent.totale / Râpe.totale* : Indice de densité stridulatoire prenant en compte toutes les dents stridulatoires.

### Autres combinaisons de paramètres

- \* *larg.Tête / mini.Vertex* : Rapport entre largeur de la tête, mesurée entre le bord externe des yeux, et largeur minimale du vertex
- \* *Œil / mini.Vertex* : Rapport entre longueur maximale de l'œil et largeur minimale du vertex.
- Œil / E.i.o* : Rapport entre longueur maximale de l'œil et espace interoculaire.
- Œil / Sillon* : Rapport entre longueur maximale de l'œil et longueur du sillon sous-oculaire.
- mini.Vertex / Sillon* : Rapport entre largeur minimale du Vertex et longueur du sillon sous-oculaire.
- larg.Tête / Œil* : Rapport entre largeur de la tête, mesurée entre le bord externe des yeux, et longueur maximale de l'œil.
- long.Pronot / mini.Vertex* : Rapport entre longueur médiane du pronotum et largeur minimale du vertex.
- long.Prz / mini.Vertex* : Rapport entre longueur médiane de la prozone et largeur minimale du vertex.
- long.Prz / Sillon* : Rapport entre longueur médiane de la prozone et longueur du sillon sous-oculaire.
- long.Mtz / larg.post.Mtz* : Rapport entre longueur médiane de la métazone et écartement des carènes latérales sur le bord postérieur du pronotum.
- long.Mtz / long.Prz* : Rapport entre longueur médiane de la métazone et longueur médiane de la prozone.
- long.Mtz / larg.post.Prz* : Rapport entre longueur médiane de la métazone et écartement des carènes prozonales sur le sillon typique.
- long.Mtz / E.i.o* : Rapport entre longueur médiane de la métazone et largeur de l'espace interoculaire.
- long.Mtz / larg.Tête* : Rapport entre longueur médiane de la métazone et largeur de la tête entre le bord externe des yeux.
- larg.post.Mtz / larg.Tête* : Rapport entre écartement des carènes latérales sur le bord postérieur du pronotum et largeur de la tête entre le bord externe des yeux.
- \* *long.Mtz / mini.Vertex* : Rapport entre longueur médiane de la métazone du pronotum et largeur minimale du vertex.
- \* *long.Mtz / Sillon* : Rapport entre longueur médiane de la métazone du pronotum et longueur du sillon sous-oculaire.
- \* *Antenne / œil* : Rapport entre longueur de l'antenne et longueur maximale de l'œil.
- \* *Antenne / long.Tête* : Rapport entre longueur de l'antenne et longueur de la tête.
- \* *Antenne / larg.Tête* : Rapport entre longueur de l'antenne et largeur de la tête mesurée entre le bord externe des yeux.
- \* *Antenne / mini.Vertex* : Rapport entre longueur de l'antenne et largeur minimale du vertex.
- Antenne / E.i.o* : Rapport entre longueur de l'antenne et espace interoculaire.
- Antenne / F* : Rapport entre longueur de l'antenne et longueur du fémur postérieur.
- (*E / Stigma*) x 10 : Rapport entre longueur du tegmen et distance séparant le centre du tegmen de l'apex du tegmen.
- long.Ty / mini.Ty* : Rapport entre longueur et largeur minimale du tympan.
- long.Cerque / larg.Cerque* : Rapport entre longueur et largeur maximale du cerque.
- larg.C / larg.M* : Rapport entre largeur maximal du champ costal du tegmen et largeur maximales du champ médian.
- larg.M / larg.Sc* : Rapport entre largeur maximal du champ médian du tegmen et largeur maximales du champ sous-costal.
- \* *larg.C / larg.Sc* : Rapport entre largeur maximale du champ costal du tegmen et largeur maximale du champ sous-costal.
- \* *E / long.Prz* : Rapport entre longueur du tegmen et longueur de la prozone du pronotum.
- \* *long.Pronot / larg.ant.Prz* : Rapport entre longueur médiane du pronotum et écartement des carènes latérales à l'avant de la prozone.
- \* *F / f* : Rapport entre la longueur du fémur postérieur et sa largeur maximale.

## RÉSULTATS

### 1. CARACTÉRISATION DES TROIS ESPÈCES RELEVANT DE LA SUPER-ESPÈCE *GOMPHOCERIPPUS* GR. *BINOTATUS*

#### 1-1. Caractérisation génétique. (Figures 1 et 2)

Comme déjà dit, les analyses phylogénétiques employant des données moléculaires et différentes méthodes de construction d'arbres d'espèces ont révélé de manière consistante l'existence de trois lignées bien différenciées et avec un fort soutien phylogénétique, correspondant à *Gomphocerippus atlasi*, *G. bi-*

*notatus* et *G. armoricanus*. La lignée nord-africaine *G. atlasi* présente une longueur de branche proportionnellement plus grande, et phylogénétiquement elle est en position externe par rapport aux entités ibériques (*G. binotatus*) et française (*G. armoricanus*), lesquelles semblent plus proches entre elles phylogénétiquement (NOGUERALES & al., 2018a : figure 4).

Au niveau mitochondrial, les analyses phylogénétiques employant un fragment du gène mitochondrial CO1 ont révélé des relations phylogénétiques similaires entre les entités ibériques et françaises, lesquelles forment deux clades monophylétiques. La durée de di-

vergence entre les deux clades a été estimée à environ 710 000 ans, une valeur obtenue cependant avec un ample intervalle de confiance (95% : (290 000 – 1 230 000 ans) (NOGUERALEs & *al.*, 2018b : figure 1). Les analyses basées sur le Calcul Bayésien Approché [ABC], qui combinent données mitochondriales et nucléaires (microsatellites), ont réduit la durée de divergence à 600 000 ans, mais avec à nouveau un intervalle de confiance de 95% (188 000 – 978 000 ans). Les données génétiques nucléaires (microsatellites) ont montré que les populations de *G. armoricanus* analysées présentent des niveaux de diversité génétique très inférieurs à ceux de toutes les autres populations analysées appartenant à l'espèce *G. binotatus* (NOGUERALEs & *al.*, 2018b : figure 3).

Enfin, et en continuité avec tout ce qui a été indiqué antérieurement, les résultats des analyses de délimitation d'espèces utilisant le polymorphisme nucléotidique [SNP] confirment l'hypothèse que les trois entités taxinomiques qui constituent *Gomphocerippus* gr. *binotatus* sont effectivement des taxons distincts. Des conclusions identiques ont été obtenues quand la matrice de données génétiques fut analysée en combinaison avec des données morphologiques (NOGUERALEs & *al.*, 2018a : figure 3). Néanmoins, comme cela a été dit plus haut, ces résultats doivent être considérés avec précaution à cause des limites du modèle de délimitation d'espèces utilisé et de la prise en compte d'une seule population de chaque espèce supposée (NOGUERALEs & *al.*, 2018a).

### 1-2. Caractérisation par la géométrie morphométrique

L'étude de la variation de la forme du tegmen et du pronotum utilisant les techniques de morphométrie géométrique ont indiqué que les trois espèces étaient bien séparées dans l'espace morphométrique, tandis que les individus appartenant à la même espèce se chevauchaient et étaient proches entre eux. L'espèce la plus fortement différenciée dans l'espace morphométrique a été *G. atlasi*, particulièrement en ce qui concerne la forme du pronotum. Au contraire, et en accord avec les analyses phylogénétiques, les espèces *G. binotatus* et *G. armoricanus* étaient plus rapprochées dans l'espace morphométrique pour les deux éléments morphologiques et pour les deux sexes (NOGUERALEs & *al.*, 2018a : figure S2 dans « Supplemental Information »).

Néanmoins, il reste à signaler que ces analyses ont inclus une seule population d'une unique sous-espèce par espèce ; par exemple, dans le cas des espèces *G. binotatus* et *G. armoricanus*, les populations analysées correspondent respectivement à la sous-espèce nominative *G. a. armoricanus* et à la nouvelle sous-espèce proposée dans ce travail, *G. b. ibericus*.

### 1-3. Caractérisation biométrique. (Tableaux I : ♂♂, et II : ♀♀)

Bien que le nombre d'individus mesurés chez *Gomphocerippus atlasi* soit faible, cette espèce se sépare nettement des deux autres par l'étroitesse de

son vertex, en valeur absolue et surtout relativement à la longueur de l'œil et à la largeur de la tête (les fourchettes de valeurs ne se chevauchent pas). Par ailleurs *G. atlasi* tend à être plus petit (longueur des tegmina [surtout chez le ♂], longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex des fémurs postérieurs, etc.), et sa râpe stridulatoire est plus courte en valeur absolue et surtout relativement à la longueur du fémur postérieur. La ♀ tend à être davantage microptère. Enfin, les carènes latérales du pronotum semblent moins divergentes dans la prozone vers l'arrière, et les tibias postérieurs sont de couleur terne (brun rougeâtre).

À l'inverse, les deux espèces, l'une ibérique (*Gomphocerippus binotatus*) et l'autre française (*Gomphocerippus armoricanus*), toutes sous-espèces confondues, ne semblent pas nettement individualisées l'une par rapport à l'autre, du moins avec les paramètres biométriques utilisés ici. On remarque seulement que *G. binotatus* tend à être davantage holoptère que *G. armoricanus*, les tegmina dépassant plus longuement les fémurs postérieurs en valeur absolue et relativement à la longueur des fémurs postérieurs ; cela est net aussi avec les valeurs des trois premiers paramètres des tableaux III et IV.

C'est à cause de cette faible individualisation morphologique que *G. armoricanus* avait été décrit initialement au rang de sous-espèce ; mais la nette différenciation morphologique (tableaux III et IV) et génétique (figure 2) de deux sous-espèces au sein même de *G. armoricanus* oblige à l'élever au rang d'espèce valide, distincte de *G. binotatus* ; car un taxon qui possède des sous-espèces bien caractérisées ne saurait être maintenu lui-même au rang de sous-espèce.

Ceci étant posé, la situation du taxon *atlas* en position basale dans le clade *binotatus /armoricanus*, en partie supérieure de la figure 2, oblige à en faire également une espèce valide, indépendante de *G. binotatus* et de *G. armoricanus*.

## 2. CARACTÉRISATION DES SOUS-ESPÈCES DE *GOMPHOCERIPPUS BINOTATUS*

### 2-1. Caractérisation génétique. (Figures 1 et 2)

Les analyses phylogénétiques basées sur un fragment du gène mitochondrial CO1 ont indiqué que les populations de l'espèce *G. binotatus* se groupaient autour de deux grands clades : le clade du Centre et du Nord de l'Ibérie qui, selon le choix opéré plus haut, correspond à la sous-espèce nominative *G. b. binotatus*, et le clade du Sud et de l'Est de l'Ibérie, qui correspond au taxon *G. b. ibericus*. Néanmoins ces clades ne sont pas monophylétiques, car les individus récoltés dans une population qui correspond potentiellement à la sous-espèce *G. b. binotatus* ont un haplotype présent chez *G. b. ibericus*, et vice versa.

**Tableau I. Caractérisation biométrique des trois espèces de *Gomphocerippus* groupe *binotatus* : ♂♂**

Dans la toute première colonne les intitulés des paramètres primaires sont inscrits en caractères maigres, ceux des combinaisons de paramètres primaires en caractères **gras**.

Dans les colonnes suivantes, et pour chaque paramètre, sont donnés, d'abord la valeur moyenne, puis entre [ ] l'écart type, puis les valeurs extrêmes mesurées, puis entre { } les valeurs extrêmes théoriques (moyenne  $\pm$  deux fois l'écart type), puis entre ( ) le nombre d'individus mesurés.

	<i>Gomphocerippus atlasi</i>	<i>Gomphocerippus binotatus</i>	<i>Gomphocerippus armoricanus</i>
<b>mini.Vertex</b>	0,71 [0,03] 0,68 – 0,76 {0,64 – 0,77} (4)	0,87 [0,08] 0,76 – 1,10 {0,72 – 1,03} (54)	0,88 [0,05] 0,74–1,05 {0,77 – 0,99} (63)
<b>Œil / mini.Vertex</b>	2,60 [0,08] 2,54 – 2,71 {2,45 – 2,76} (4)	2,18 [0,14] 1,86 – 2,47 {1,89 – 2,46} (54)	2,18 [0,12] 1,78–2,39 {1,95 – 2,41} (63)
<b>larg.Tête / mini.Vertex</b>	3,93 [0,01] 3,92 – 3,94 {3,91 – 3,94} (4)	3,46 [0,18] 2,99 – 3,77 {3,09 – 3,83} (54)	3,43 [0,13] 3,06 – 3,68 {3,17 – 3,69} (63)
Corps_F	17,48 [0,83] 16,40 – 18,40 {15,81 – 19,14} (4)	19,09[1,47] 16,60 – 22,60 {16,16 – 22,03} (53)	19,26 [0,79] 16,90 – 21,50 {17,65 – 20,85} (63)
<b>Râpe</b>	2,68 [0,25] 2,44 – 2,93 {2,39 – 3,17} (3)	3,50 [0,35] 2,78 – 4,09 {2,81 – 4,20} (32)	3,36 [0,32] 2,62 – 4,09 {2,73 – 3,99} (53)
<b>(Râpe / F) x 100</b>	26,97 [0,52] 26,38 – 27,38 {25,92 – 28,02} (3)	32,50 [2,15] 28,58 – 36,85 {28,21 – 36,79} (32)	31,15 [2,64] 24,40 – 35,96 {25,86 – 36,44} (53)
E	12,83 [0,50] 12,10 – 13,20 {11,83 – 13,82} (4)	14,25 [1,44] 11,90 – 17,90 {11,37 – 17,13} (54)	13,50 [0,87] 11,10 – 15,00 {11,77 – 15,24} (62)
E_F	0,55 [0,17] 0,30 – 0,70 {0,20 – 0,90} (4)	1,07 [0,79] -0,70 – 3,10 {-0,52 – 2,65} (54)	0,13 [0,69] -1,40 – 1,40 {-1,24 – 1,50} (62)
<b>([E_F] / F) x 100</b>	5,46 [1,56] 3,24 – 6,86 {2,33 – 8,59} (4)	9,83 [7,16] -6,97 – 26,05 {-4,50 – 24,15} (53)	1,22 [6,43] -13,21 – 13,53 {-11,64 – 14,08} (62)

**Tableau II. Caractérisation biométrique des trois espèces de *Gomphocerippus* groupe *binotatus* : ♀♀**

Les conventions graphiques sont les mêmes que pour le tableau I

	<i>Gomphocerippus atlasi</i>	<i>Gomphocerippus binotatus</i>	<i>Gomphocerippus armoricanus</i>
<b>mini.Vertex</b>	1,00 [0,03] 0,92 – 1,09 {0,83 – 1,17} (3)	1,29 [0,12] 1,07 – 1,76 {1,05 – 1,53} (90)	1,27 [0,09] 1,09 – 1,50 {1,09 – 1,45} (65)
<b>Œil / mini.Vertex</b>	2,10 [0,14] 1,94 – 2,19 {1,82 – 2,38} (3)	1,72 [0,11] 1,30 – 2,02 {1,51 – 1,94} (90)	1,77 [0,10] 1,59 – 2,02 {1,56 – 1,97} (65)
<b>larg.Tête / mini.Vertex</b>	3,44 [0,16] 3,26 – 3,54 {3,13 – 3,75} (3)	2,96 [0,16] 2,12 – 2,34 {2,64 – 3,28} (90)	2,97 [0,14] 2,69 – 3,30 {2,69 – 3,25} (65)
Corps_F	23,17 [1,69] 21,30 – 24,60 {19,78 – 26,55} (3)	24,40[2,05] 20,60 – 30,10 {20,30 – 28,51} (86)	24,90 [1,41] 21,40 – 29,70 {22,09 – 27,72} (65)
<b>(long.Pronot / E) x 100</b>	26,45 [1,27] 25,04 – 27,50 {23,91 – 28,99} (3)	28,71 [1,70] 23,56 – 33,49 {25,31 – 32,11} (85)	29,05[1,45] 25,47 – 31,42 {26,15 – 31,94} (61)
<b>(larg.post.Prz-rétréc.prz) x (2 / long.Prz)</b>	0,35 [0,08] 0,25 – 0,41 {0,18 – 0,51} (3)	0,49 [0,12] 0,20 – 0,86 {0,25 – 0,73} (90)	0,50 [0,11] 0,26 – 0,98 {0,27 – 0,72} (53)
E_F	0,13 [0,25] -0,10 – 0,40 {-0,37 – 0,64} (3)	0,53 [0,95] -2,00 – 3,10 {-1,37 – 2,42} (81)	-0,49 [0,96] -2,40 – 2,30 {-2,41 – 1,42} (64)
<b>([E_F] / E) x 100</b>	0,87 [1,63] -0,61 – 2,61 {-2,38 – 4,13} (3)	2,78 [5,26] -12,20 – 14,76 {-7,73 – 13,29} (81)	-3,12 [5,80] -15,79 – 12,37 {-14,72 – 8,48} (64)
<b>([E_F] / F) x 100</b>	1,10 [2,03] -0,72 – 3,28 {-2,95 – 5,15} (3)	3,80 [6,72] -13,42 – 21,53 {-9,64 – 17,24} (81)	-3,38 [6,88] -17,39 – 16,91 {-17,14 – 10,37} (64)

Dans le même temps on n'observe pas, sur la base de ces analyses, que la sous-espèce potentielle *G. b. ibericus* forme un clade bien différencié, avec un soutien phylogénétique suffisant, au sein de l'espèce *G. binotatus*. L'haplotype rencontré chez les deux individus attribués à *G. binotatus beticus* provenant de la population du Puerto de la Ragua (Sierra Nevada, Grenade, Espagne) n'est pas unique, mais il est présent dans la majorité des populations de la sous-espèce *G. b. ibericus* (NOGUERALE & al., 2018b : figure 1).

Les données mitochondriales ont révélé que la divergence entre les deux principales entités (*G. b. binotatus* et *G. b. ibericus*) s'est produite il y a environ 250 000 ans (intervalle de confiance de 95% : 100 000 – 450 000 ans), valeurs très proches de celles obtenues quand les données mitochondriales et nucléaires (microsatellites) ont été combinées (230 000 ans, intervalle de confiance de 95% : 62 300 – 670 000 ans) (NOGUERALE & al., 2018b).

## 2-2. Caractérisation biométrique avec les ♂♂ (Tableau III)

Sur le tableau III les paramètres des lignes 1 à 15 rapprochent entre elles les ssp. *ibericus* et *beticus* et les isolent de la ssp. nominative. Certains de ces paramètres sont liés aux dimensions du corps et des principaux organes (paramètres 4 à 8 et 10 à 12) : la ssp. nominative est plutôt plus grande, mais avec chevauchement des valeurs. D'autres paramètres sont liés au dépassement des genoux postérieurs par les organes du vol (paramètres 1 à 3) : la ssp. nominative tend à être davantage holoptère. Les valeurs du paramètre 9 montrent que les carènes prozonales sont, en moyenne, davantage divergentes vers l'avant chez la sous-espèce nominative. Les autres paramètres sont des rapports entre dimensions d'organes (paramètres 13 à 15)

Le plus remarquable des six paramètres qui individualisent la ssp. *beticus* relativement à *ibericus*, et souvent à *binotatus* (paramètres 16 à 21), est celui relatif à la proportion des fémurs postérieurs (paramètre 20), lesquels fémurs sont plus larges chez la sous-espèce *beticus*, et quasiment sans chevauchement des fourchettes de valeurs : le rapport entre longueur et plus grande largeur varie de 3,60 à 3,80 (très rarement à 3,85 : 6% des exemplaires mesurés) chez *beticus*, contre 3,85 à 4,40 (très rarement 3,70 : 8,5% des exemplaires) chez *ibericus* (chez *binotatus* les exceptions concernent 7,5% des exemplaires). Par ailleurs *G. binotatus beticus* est davantage brachyptère que les deux autres sous-espèces ibériques, les ailes étant davantage abrégées relativement aux tegmina, en moyenne (paramètre 16). Ce taxon est aussi davantage microptère, les tegmina étant proportionnellement moins développés (paramètres 17 à 19). Le champ Sc des tegmina est plutôt plus large chez *G. b. beticus*, non pas en valeur absolue (paramètre 22) mais relativement au champ C (paramètre 21) (et le champ C n'est pas nettement moins large en valeur absolue : paramètre non montré). Enfin la râpe stridulatoire semble moins densément denticulée chez *beticus* que chez *iberi-*

*cus* en moyenne (paramètre 23), mais il faudrait confirmer cela avec davantage de mesures.

Bien que cette espèce soit bien caractérisée morphologiquement, le fait de ne pas avoir rencontré de différences génétiques au niveau mitochondrial et nucléaire (microsatellites) incite à considérer avec précaution son rang taxinomique. Avec les inférences obtenues nous ne pouvons écarter complètement l'hypothèse que la différenciation morphologique soit attribuable à des processus de plasticité phénotypique. En ce sens, il faudra dans le futur fournir un meilleur effort de collecte et utiliser des outils génomiques pour trouver des régions hautement différenciées suite à des processus d'adaptation locale, lesquels pourraient être responsables des différences morphologiques détectées. Ces travaux pourraient permettre de révéler le vrai statut taxinomique de la sous-espèce *G. binotatus beticus* et les processus évolutifs qui ont présidé à sa divergence morphologique.

## 2-3. Caractérisation biométrique avec les ♀♀ (Tableau IV)

Sur le tableau IV, et de la même manière que précédemment avec les ♂♂, les paramètres des lignes 1 à 13 isolent les ssp. *ibericus* et *beticus* de la ssp. nominative, également les paramètres 14, 15, 18 et 19. Comme chez les ♂♂ certains de ces paramètres sont liés aux dimensions du corps et des principaux organes (paramètres 4 à 6, 9, 14 et 15) : la ssp. nominative tend à être plus grande. Également comme chez les ♂♂, la ssp. nominative tend à être davantage holoptère (paramètres 1 à 3). Par ailleurs elle a des antennes plutôt plus longues, non seulement en valeur absolue (paramètre 9), mais aussi relativement à d'autres organes (paramètres 10 à 12). Enfin chez la ssp. nominative les cerques sont proportionnellement plutôt plus étroits (paramètre 13), et le champ Sc des tegmina tend à être moins large relativement à la largeur du champ C (paramètre 18).

La proportion longueur / largeur du fémur postérieur (paramètre 17) sépare la ssp. *beticus* (< 3,90) de la ssp. *ibericus* et de la ssp. nominative (≥ 3,95), mais un peu moins bien que chez les ♂♂ ; néanmoins, les exceptions relativement aux seuils retenus ne sont pas très nombreuses : 12% des exemplaires mesurés pour *beticus*, 17% pour *ibericus* et 4% pour la ssp. nominative. Par ailleurs, et comme chez les ♂♂, *G. b. beticus* est davantage brachyptère que les deux autres sous-espèces ibériques (paramètre 20), et davantage microptère (paramètres 21 à 23) ; les carènes prozonales sont plutôt moins divergentes vers l'avant que chez *ibericus* (paramètre 16) (mais pas que chez la ssp. nominative, à la différence de ce qui a été noté pour les ♂♂ : et cela interroge !).

Un exemplaire ♀ surprenant pas sa biométrie a été collecté à peine au sud de la zone des *G. b. beticus* typiques, route Capileira – Veleta, à une altitude suffisamment élevée pour ce taxon (2 500 m) : trois paramètres semblent désigner l'ensemble *G. b. binotatus* / *G. b. ibericus*, en particulier l'indice de microptérie (long.Pronot/E) x 100 (27), le rapport E/long.Prz (7,89) et le rapport F/f (4,30). Il faudrait récolter à nouveau au même endroit. En même temps neuf autres para-



mètres obtiennent leur valeur limite chez cet individu : long.Prz = 1,98, rétréc.prz = 1,32, indice 10 x (E/stigma) = 32, indice 100 x (long.Epost/E) = 46,79, rapport larg.Mtz/rétréc.prz = 2,32, rapport larg.Mtz/larg.Tête = 0,91, rapport long.Prz/mini.Vertex = 1,63, indice (larg.Pronot\_rétréc.prz) x (2/long.Prz) = 0,74, et indice (larg.Mtz-larg.Pronot) / long.Mtz = 0,44. C'est donc soit un exemplaire aberrant, soit un taxon distinct de *beticus* : peut-être *G. b. ibericus* (les valeurs de certains de ces paramètres sont compatibles, pas toutes), mais alors, sa situation géographique étonne. Pas de ♂ récolté.

### 3. CARACTÉRISATION DES SOUS-ESPÈCES DE *GOMPHOCERIPPUS ARMORICANUS*

Les exemplaires nouvellement récoltés en France ne sont évidemment pas inclus dans les travaux de génétique et de géométrie morphométrique conduits de 2016 à 2018.

#### 3-1. Caractérisation génétique. (Figures 1 et 2)

Les résultats des analyses phylogénétiques employant un fragment du gène mitochondrial COI ont indiqué que les populations analysées de *G. armoricanus* forment deux clades bien différenciés et monophylétiques. L'un d'entre eux inclut les populations de Bodélio, Le Porge, le phare de la Coubre et le col de Fontfroide, embrassant le Nord-Ouest et le Centre de la France. Le second clade, qui correspond à la sous-espèce *G. a. provincialis*, inclut les populations de Gordes (Vaucluse, France) et de Borau (Aragon, Pyrénées espagnoles) embrassant, par conséquent, le Sud-Est de la France et une partie des Pyrénées aragonaises (NOGUERALES & al., 2018b : figure 1). D'après ces données mitochondriales, la divergence entre ces deux clades se serait produite il y a approximativement 130 000 ans (intervalle de confiance de 95% : 20 000 – 290 000 ans) ; cette époque de divergence varie légèrement quand les données mitochondriales et nucléaires (microsatellites) sont combinées, et elle a été évaluée à environ 230 000 années, avec un ample intervalle de confiance de 95% : 62 300 à 670 000 ans.

Notons que le clade appartenant à *G. a. provincialis* n'est pas monophylétique relativement au taxon *G. binotatus*. Concrètement, quelques individus qui furent récoltés dans la population de Puerto de la Quesera (*G. b. binotatus*) et à Teruel (*G. b. ibericus*) présentent des haplotypes qui se regroupent phylogénétiquement au sein de la sous-espèce *G. a. provincialis* (NOGUERALES & al., 2018b : figure 1). Ce modèle phylogéographique établi au niveau mitochondrial a été corroboré avec des données nucléaires de microsatellites, lesquelles ont révélé un certain degré de mélange génétique entre la sous-espèce *G. a. provincialis* et les sous-espèces *G. binotatus binotatus* et *G. binotatus ibericus* (NOGUERALES & al., 2018b : figure S1 dans « Supplemental Information »)

#### 3-2. Caractérisation biométrique avec les ♂♂. (Tableau III)

Remarquables sont les trois paramètres liés au dépassement des genoux postérieurs par les tegmina (pa-

ramètres 1 à 3), dans la mesure où ils révèlent une originalité des deux taxons français par rapport aux trois taxons ibériques : les premiers sont davantage mésoptères (moins holoptères) en moyenne que les seconds. Des deux taxons français c'est le taxon nominatif qui est le plus mésoptère. (Cela se lit aussi sur le tableau I : les deux derniers paramètres).

Le paramètre le plus fortement discriminant entre les deux sous-espèces françaises est relatif aux proportions des fémurs postérieurs (paramètre 20) : ils sont plus larges proportionnellement dans la ssp. *provincialis*, le rapport entre longueur et plus grande largeur variant de 3,55 à 4,15, contre 4,20 (rarement 4,10) à 4,60 dans la ssp. nominative. Il n'y a donc quasiment pas de chevauchement de valeurs.

On notera enfin que les carènes prozonales sont davantage divergentes vers l'avant en moyenne (paramètre 9), que la largeur maximale du champ Sc des tegmina tend à être supérieure chez *provincialis*, en valeur absolue (paramètre 22), et relativement à la largeur maximale du champ C (paramètre 21) (et du champ M : non représenté), et que la râpe stridulatoire est plus densément denticulée (paramètre 23).

Nous laissons de côté, pour le moment, la population du col d'Erroymendi (1 330 m, Larrau, Pyrénées-Atlantiques : 7 ♂♂ et 7 ♀♀ récoltés), car elle correspond peut-être à une entité taxinomique distincte de *G. a. armoricanus*, comme indiqué antérieurement in DEFAY, 2011 ; en effet chez les ♂♂, et bien que les tegmina soient un peu plus courts en moyenne (12,90 contre 13,33 mm), deux indices d'holoptérie sont plus élevés en moyenne ( $[E\_F / E] \times 100 = -0,29$  contre  $-2,14$ ,  $[E\_F / F] \times 100 = -0,17$  contre  $-2,36$ ) ; cette particularité semble beaucoup moins marquée chez les ♀♀. Par ailleurs le champ Sc des tegmina ♂♂ est plus large en moyenne, relativement à la largeur du champ M : le rapport larg.M / larg.Sc = 1,32 en moyenne, contre 1,57 (c'est moins marqué chez les ♀♀).

Il faudrait disposer de plus d'échantillons pour pouvoir conclure valablement.

#### 3-3. Caractérisation biométrique avec les ♀♀. (Tableau IV)

Exactement comme chez les ♂♂, les trois paramètres liés au dépassement des genoux postérieurs par les tegmina (paramètres 1 à 3) montrent que les deux taxons français, surtout *G. a. armoricanus*, sont plutôt plus mésoptères que les trois taxons ibériques. (Voir aussi les trois derniers paramètres du tableau II).

Comme chez les ♂♂, le paramètre qui sépare nettement *G. a. provincialis* de la sous-espèce nominative est le rapport longueur / largeur du fémur postérieur (paramètre 17) : il est  $\leq 4,10$  chez *G. a. provincialis* (rarement égal à 4,15 : 6% des exemplaires mesurés) et  $\geq 4,15$  chez *G. a. armoricanus* (descendant rarement jusqu'à 4,05 : 5% des exemplaires mesurés).

Comme chez les ♂♂ les carènes prozonales sont davantage divergentes vers l'avant en moyenne (paramètre 16), le champ Sc tend à être plus large chez *G. a. provincialis*, en valeur absolue (non représenté) et relativement au champ C (paramètre 18), mais pas relativement au champ M (à la différence de ce qu'on observait plus haut chez les ♂♂).

Tableau III. Caractérisation biométrique des ssp. de *Gomphocerippus binotatus* et de *G. armoricanus* : ♂♂

	<i>Gomphocerippus binotatus</i>				<i>Gomphocerippus armoricanus</i>		
	0	ssp. <i>binotatus</i>	ssp. <i>ibericus</i>	ssp. <i>beticus</i>	0	ssp. <i>armoricanus</i>	ssp. <i>provincialis</i>
E_F	1	<b>1,36</b> [0,95] -0,70 – <b>3,10</b> {-0,33 – <b>3,06</b> } (27)	<b>0,76</b> [0,61] 0,00 – 2,30 {- <b>0,46</b> – 1,97} (26)	<b>0,85</b> [0,60] -0,30 – 2,20 {- <b>0,35</b> – 2,05} (16)	1	<b>-0,22</b> [0,65] <b>-1,40</b> – 1,40 {- <b>1,52</b> – 1,09} (24)	<b>0,43</b> (0,31) -0,90 – 1,40 {-0,80 – <b>1,65</b> } (31)
([E_F] / E) x 100	2	<b>8,69</b> [5,24] -5,83 – <b>17,32</b> {-1,78 – <b>19,17</b> } (27)	<b>5,65</b> [4,37] 0,00 – 15,65 {- <b>3,09</b> – 14,18} (26)	<b>6,43</b> [4,50] -2,54 – 16,92 {- <b>2,57</b> – 15,44} (16)	2	<b>-1,79</b> [4,95] <b>-11,76</b> – 9,72 {- <b>11,69</b> – 8,11} (24)	<b>2,92</b> [4,52] -8,11 – 9,40 {-6,12 – <b>11,95</b> } (31)
([E_F] / F) x 100	3	<b>12,10</b> [7,59] -6,97 – 26,05 {-3,08 – <b>27,27</b> } (27)	<b>7,47</b> [5,96] 0,00 – 21,90 {- <b>4,45</b> – 19,40} (26)	<b>8,68</b> [6,05] -3,06 – 22,45 {- <b>3,42</b> – 20,78} (16)	3	<b>-1,91</b> [6,04] <b>-13,21</b> – 13,53 {- <b>13,99</b> – 10,18} (24)	<b>3,95</b> [5,86] -9,73 – 12,56 {-7,76 – <b>15,67</b> } (31)
Corps_E	4	<b>21,36</b> [1,60] 16,80 – <b>24,50</b> {18,16 – <b>24,56</b> } (27)	<b>19,00</b> [1,06] 17,60 – 21,20 { <b>16,88</b> – 21,11} (27)	<b>18,91</b> [0,78] 17,40 – 20,20 { <b>17,34</b> – 20,47} (18)	4	<b>19,25</b> [0,88] 16,80 – 20,90 { <b>17,48</b> – 21,02} (24)	<b>19,62</b> [1,14] 16,00 – 21,60 { <b>17,34</b> – 21,90} (31)
long.Pronot	5	<b>3,95</b> [0,25] 3,60 – <b>4,44</b> {3,46 – <b>4,45</b> } (27)	<b>3,59</b> [0,23] 3,13 – 3,98 {3,13 – 4,04} (27)	<b>3,75</b> [0,15] 3,45 – 4,02 {3,46 – 4,05} (18)	5	<b>3,70</b> [0,18] 3,37 – 4,09 {3,34 – 4,06} (25)	<b>3,74</b> [0,26] 3,00 – 4,19 {3,21 – 4,27} (31)
E	6	<b>15,21</b> [1,24] 12,00 – <b>17,90</b> {12,73 – <b>17,50</b> } (27)	<b>13,29</b> [0,87] 11,90 – 15,00 { <b>11,55</b> – 15,02} (27)	<b>13,08</b> [0,65] 11,80 – 14,30 { <b>11,78</b> – 14,39} (18)	6	<b>13,39</b> [0,78] 11,60 – 14,70 {11,82 – 14,96} (24)	<b>13,73</b> [0,85] 11,10 – 15,00 {12,03 – 15,43} (31)
Stigma	7	<b>5,43</b> [0,59] 4,10 – <b>6,50</b> {4,26 – <b>6,61</b> } (23)	<b>4,70</b> [0,29] 4,10-5,50 {4,11-5,29} (26)	<b>4,36</b> [0,30] 3,90-4,80 { <b>3,75</b> -4,97} (15)	7	<b>4,50</b> [0,39] <b>3,60</b> -5,30 { <b>3,72</b> -5,28} (20)	<b>4,56</b> [0,38] <b>3,40</b> -5,20 { <b>3,79</b> -5,33} (30)
larg.post.Mtz	8	<b>2,30</b> [0,20] 1,83 – 2,66 {1,90 – <b>2,69</b> } (27)	<b>2,20</b> [0,15] 1,82 – 2,50 {1,90 – 2,50} (27)	<b>2,23</b> [0,13] 1,93 – 2,46 {1,97 – 2,48} (18)	8	<b>2,20</b> [0,12] 1,90 – 2,51 {1,97 – 2,44} (24)	<b>2,36</b> [0,17] 1,93 – 2,66 {2,02 – <b>2,70</b> } (31)
(larg.post.Prz- rétréc.prz) x (Long.Prz / 2)	9	<b>0,41</b> [0,08] 0,27 – <b>0,58</b> {0,25 – <b>0,57</b> } (27)	<b>0,35</b> [0,07] 0,24 – 0,47 { <b>0,21</b> – 0,49} (26)	<b>0,32</b> [0,07] <b>0,19</b> – 0,45 { <b>0,18</b> – 0,46} (18)	9	<b>0,31</b> [0,07] <b>0,20</b> – 0,43 { <b>0,17</b> – 0,44} (23)	<b>0,40</b> [0,07] 0,26 – <b>0,55</b> {0,26 – <b>0,53</b> } (31)
Corps_F	10	<b>20,00</b> [1,31] 17,50 – <b>22,60</b> {17,37 – <b>22,62</b> } (27)	<b>18,16</b> [0,95] 16,60 – 19,70 { <b>16,25</b> – 20,07} (26)	<b>18,03</b> [0,66] 17,00 – 19,30 { <b>16,71</b> – 19,35} (16)	10	<b>19,47</b> [0,72] 18,20 – <b>21,00</b> {18,03 – <b>20,90</b> } (24)	<b>19,18</b> [0,83] 16,90 – <b>21,50</b> {17,51 – <b>20,84</b> } (32)
F	11	<b>11,24</b> [0,66] 10,05 – <b>12,80</b> {9,91 – <b>12,56</b> } (27)	<b>10,20</b> [0,58] 9,35 – 11,30 { <b>9,04</b> – 11,36} (27)	<b>9,83</b> [0,31] 9,10 – 10,30 { <b>9,20</b> – 10,45} (16)	11	<b>11,07</b> [0,40] 10,35 – 11,90 {10,26 – 11,88} (24)	<b>10,69</b> [0,49] 9,25 – 11,80 {9,71 – 11,67} (32)
Antenne	12	<b>10,15</b> [0,94] 8,29- <b>12,45</b> {8,27- <b>12,03</b> } (24)	<b>8,89</b> [0,83] <b>7,26</b> -10,62 { <b>7,24</b> -10,54} (24)	<b>8,61</b> [0,45] 8,00-9,33 { <b>7,71</b> -9,50} (15)	12	<b>9,61</b> [0,52] <b>8,16</b> – 10,39 { <b>8,57</b> – 10,66} (20)	<b>10,01</b> [0,64] 9,00 – <b>11,75</b> {8,72 – <b>11,29</b> } (27)
Antenne / Œil	13	<b>5,30</b> [0,41] 4,48- <b>6,17</b> {4,47- <b>6,13</b> } (24)	<b>4,79</b> [0,42] <b>4,08</b> -5,54 { <b>3,95</b> -5,62} (24)	<b>4,54</b> [0,23] <b>4,15</b> -4,93 { <b>4,09</b> -5,00} (15)	13	<b>5,06</b> [0,37] 4,29 – 5,86 {4,31 – 5,81} (20)	<b>5,14</b> [0,41] 4,53- <b>6,47</b> {4,32- <b>5,95</b> } (27)
Antenne / mi- ni.Vertex	14	<b>11,49</b> [0,84] 10,09 – <b>13,12</b> {9,81 – <b>13,16</b> } (24)	<b>10,50</b> [0,67] <b>8,88</b> – 11,82 { <b>9,17</b> – 11,83} (24)	<b>9,94</b> [0,56] <b>9,09</b> – 11,15 { <b>9,17</b> – 11,83} (15)	14	<b>10,91</b> [0,80] 9,04 – <b>12,54</b> {9,31 – <b>12,51</b> } (20)	<b>11,19</b> [0,88] 9,82- <b>14,38</b> {9,44- <b>12,94</b> } (27)
Antenne / larg. Tête	15	<b>3,36</b> [0,23] 2,93 – <b>3,85</b> { <b>2,90</b> – <b>3,81</b> } (24)	<b>2,99</b> [0,26] <b>2,42</b> -3,41 { <b>2,48</b> -3,50} (24)	<b>2,87</b> [0,14] 2,70-3,08 { <b>2,59</b> -3,15} (15)	15	<b>3,22</b> [0,22] 2,61-3,56 { <b>2,78</b> - <b>3,65</b> } (20)	<b>3,22</b> [0,22] 2,87-4,01 { <b>2,78</b> - <b>3,67</b> } (27)
(E_Aile / E) x 100	16	<b>-0,71</b> [1,10] <b>-2,47</b> – 1,53 {- <b>2,91</b> – 1,49} (26)	<b>-0,40</b> [1,46] <b>-2,60</b> – 3,00 {- <b>3,31</b> – 2,52} (24)	<b>0,43</b> [1,47] -1,69 – 3,02 {-2,50 – <b>3,37</b> } (17)	16	<b>-0,06</b> [1,36] <b>-2,08</b> – 2,99 {- <b>2,77</b> – 2,65} (18)	<b>-0,09</b> [1,45] <b>-4,27</b> – 2,60 {- <b>2,99</b> – 2,82} (24)
(long.Pronot / E) x 100	17	<b>26,06</b> [1,47] <b>23,49</b> – 30,00 { <b>23,12</b> – 29,00} (27)	<b>27,03</b> [1,19] <b>24,20</b> – 29,17 { <b>24,65</b> – 29,41} (27)	<b>28,74</b> [1,41] 27,19 – <b>31,78</b> {25,92 – <b>31,56</b> } (18)	17	<b>27,75</b> [1,69] <b>24,09</b> – 31,43 { <b>24,38</b> – 31,12} (23)	<b>27,29</b> [1,71] <b>23,97</b> – 31,61 { <b>23,88</b> – 30,70} (30)
E / long.Prz	18	<b>7,70</b> [0,53] 5,80 – <b>8,56</b> {6,65 – <b>8,76</b> } (27)	<b>7,43</b> [0,33] 6,77 – <b>7,92</b> {6,78 – <b>8,09</b> } (27)	<b>6,93</b> [0,39] 6,31 – 7,46 { <b>6,15</b> – 7,71} (18)	18	<b>7,19</b> [0,59] 6,24 – <b>8,71</b> {6,01 – <b>8,37</b> } (23)	<b>7,49</b> [0,58] 6,29 – <b>9,10</b> {6,33 – <b>8,65</b> } (30)
(M / stigma) x 10	19	<b>13,62</b> [1,42] <b>10,92</b> – 16,09 { <b>10,78</b> – 16,46} (22)	<b>13,99</b> [1,29] <b>11,91</b> – 17,80 { <b>11,41</b> – 16,57} (26)	<b>15,69</b> [1,12] 14,17 – <b>18,05</b> {13,44 – <b>17,94</b> } (13)	19	<b>15,25</b> [1,41] 12,69 – <b>18,78</b> {12,43 – <b>18,07</b> } (20)	<b>15,18</b> [1,38] 12,92 – <b>18,82</b> {12,42 – <b>17,95</b> } (30)
F / f	20	<b>4,09</b> [0,17] <b>3,78</b> – <b>4,42</b> { <b>3,75</b> – <b>4,42</b> } (27)	<b>3,96</b> [0,15] 3,71 – <b>4,28</b> { <b>3,67</b> – <b>4,26</b> } (27)	<b>3,69</b> [0,10] <b>3,43</b> – <b>3,83</b> { <b>3,49</b> – <b>3,90</b> } (16)	20	<b>4,31</b> [0,16] <b>4,07</b> – <b>4,62</b> { <b>3,99</b> – <b>4,62</b> } (24)	<b>3,89</b> [0,14] <b>3,56</b> – <b>4,13</b> { <b>3,62</b> – <b>4,17</b> } (32)
larg.C / larg.Sc	21	<b>1,99</b> [0,33] 1,31 – <b>2,65</b> {1,32 – <b>2,66</b> } (18)	<b>1,89</b> [0,32] 0,89 – <b>2,42</b> {1,24 – <b>2,54</b> } (26)	<b>1,65</b> [0,17] 1,39 – 2,00 {1,32 – 1,98} (15)	21	<b>1,84</b> [0,36] 1,28 – <b>2,51</b> {1,13 – <b>2,56</b> } (20)	<b>1,66</b> [0,27] 1,24 – 2,14 {1,13 – 2,19} (20)
larg.Sc	22	<b>0,32</b> [0,06] 0,21 – 0,47 {0,20 – 0,44} (22)	<b>0,29</b> [0,04] 0,23 – 0,37 {0,22 – 0,36} (22)	<b>0,33</b> [0,04] 0,26 – 0,40 {0,25 – 0,41} (15)	22	<b>0,30</b> [0,06] 0,22 – 0,40 { <b>0,19</b> – 0,41} (19)	<b>0,38</b> [0,08] 0,23 – <b>0,60</b> {0,22 – <b>0,54</b> } (28)
Dent / Râpe	23	<b>29,87</b> [3,04] <b>24,93</b> – 36,18 { <b>23,79</b> – 35,95} (16)	<b>32,86</b> [2,98] 28,88 – 37,24 {26,89 – <b>38,83</b> } (16)	<b>30,46</b> [3,36] <b>24,93</b> – 37,24 { <b>24,69</b> – 36,22} (7)	23	<b>29,31</b> [2,97] <b>23,88</b> – 35,08 { <b>23,37</b> – 35,25} (19)	<b>32,24</b> [3,30] 25,17 – <b>38,06</b> {25,64 – <b>38,85</b> } (28)

Tableau IV. Caractérisation biométrique des ssp. de *Gomphocerippus binotatus* et de *G. armoricanus* : ♀♀

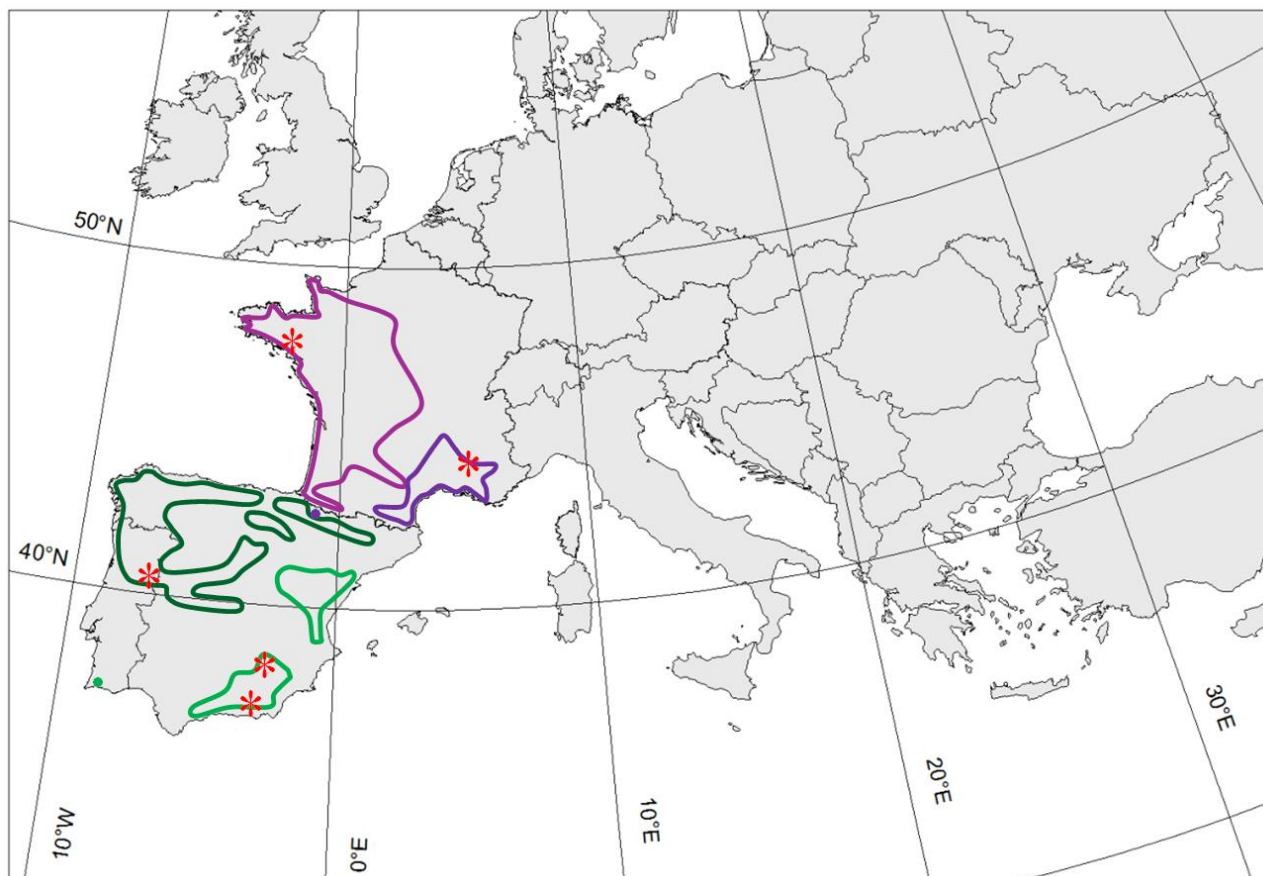
	0	<i>Gomphocerippus binotatus</i>			0	<i>Gomphocerippus armoricanus</i>	
		ssp. <i>binotatus</i>	ssp. <i>ibericus</i>	ssp. <i>beticus</i>		ssp. <i>armoricanus</i>	ssp. <i>provincialis</i>
E_F	1	<b>0,76</b> [1,12] -1,60 – <b>3,10</b> {-1,48 – <b>3,00</b> } (26)	<b>0,47</b> [0,93] -2,00 – 2,10 {-1,39 – 2,32} (38)	<b>0,35</b> [0,59] -1,00 – 1,30 {-0,83 – 1,54} (16)	1	<b>-0,72</b> [0,85] <b>-2,20</b> – 1,30 {-2,42 – 0,99} (40)	<b>0,17</b> (0,95) -1,20 – <b>2,30</b> {-1,74 – <b>2,07</b> } (17)
([E_F] / E) x 100	2	<b>3,81</b> [5,84] -9,94 – <b>14,76</b> {-7,87 – <b>15,49</b> } (26)	<b>2,49</b> [5,38] <b>-12,20</b> – 11,80 {-8,28 – 13,25} (38)	<b>2,18</b> [3,76] -6,62 – 7,60 {-5,34 – 9,71} (16)	2	<b>-4,45</b> [5,21] <b>-14,19</b> – 6,99 {-14,87 – 5,97} (40)	<b>0,88</b> [5,50] -7,79 – <b>12,37</b> {-10,13 – <b>11,89</b> } (17)
([E_F] / F) x 100	3	<b>5,18</b> [7,56] -10,88 – <b>21,53</b> {-9,93 – <b>20,30</b> } (26)	<b>3,42</b> [6,78] <b>-13,42</b> – 15,91 {-10,14 – 16,98} (38)	<b>2,94</b> [4,86] -8,00 – 10,09 {-6,79 – 12,66} (16)	3	<b>-4,95</b> [6,01] <b>-15,60</b> – 9,09 {-16,98 – 7,07} (40)	<b>1,33</b> [7,04] -8,82 – <b>16,91</b> {-12,75 – <b>15,41</b> } (31)
E	4	<b>18,46</b> [2,03] 15,10 – <b>23,20</b> {14,40 – <b>22,51</b> } (27)	<b>17,14</b> [1,45] 14,10 – 20,60 {14,24 – 20,05} (38)	<b>15,85</b> [0,87] 14,10 – 17,10 {14,10 – 17,60} (19)	7	<b>16,82</b> [1,06] 14,20 – 19,00 {14,70 – 18,95} (40)	<b>16,57</b> [1,18] 14,50 – 18,60 {14,21 – 18,93} (31)
Corps_E	5	<b>26,56</b> [2,59] 21,70 – <b>32,10</b> {21,37 – <b>31,75</b> } (27)	<b>24,73</b> [1,86] <b>20,20</b> – 29,30 {21,01 – 28,46} (38)	<b>23,29</b> [1,55] <b>20,30</b> – 25,30 {20,18 – 26,40} (19)	8	<b>24,41</b> [1,51] 21,90 – 28,80 {21,39 – 27,43} (40)	<b>24,47</b> [1,67] 21,60 – 27,30 {21,13 – 27,82} (17)
long.Pronot	6	<b>5,27</b> [0,49] 4,55 – <b>6,33</b> {4,29 – <b>6,25</b> } (28)	<b>4,79</b> [0,38] <b>4,02</b> – 5,68 { <b>4,02</b> – 5,55} (42)	<b>4,78</b> [0,42] <b>3,86</b> – 5,43 { <b>3,94</b> – 5,62} (19)	4	<b>4,81</b> [0,28] <b>4,17</b> – 5,31 {4,26 – 5,36} (39)	<b>4,94</b> [0,42] <b>4,12</b> – 5,41 { <b>4,10</b> – 5,78} (17)
long.Mtz / mi- ni.Vertex	7	<b>2,08</b> [0,14] 1,83 – <b>2,33</b> {1,80 – <b>2,35</b> } (28)	<b>1,89</b> [0,21] <b>1,15</b> – 2,23 { <b>1,47</b> – 2,30} (42)	<b>1,87</b> [0,13] <b>1,63</b> – 2,10 { <b>1,61</b> – 2,14} (19)	5	<b>1,89</b> [0,12] <b>1,67</b> – 2,17 { <b>1,65</b> – 2,14} (41)	<b>1,94</b> [0,10] 1,75 – 2,14 { <b>1,75</b> – 2,14} (17)
long.Mtz / Sillon	8	<b>1,43</b> [0,09] 1,28 – <b>1,68</b> {1,25 – <b>1,61</b> } (28)	<b>1,36</b> [0,10] <b>1,14</b> – 1,60 { <b>1,16</b> – 1,56} (42)	<b>1,36</b> [0,09] <b>1,12</b> – 1,49 { <b>1,18</b> – 1,55} (19)	9	<b>1,34</b> [0,07] <b>1,18</b> – 1,50 { <b>1,20</b> – 1,48} (41)	<b>1,41</b> [0,07] 1,27 – 1,52 {1,28 – 1,55} (17)
Antenne	9	<b>9,41</b> [0,84] 8,00 – <b>10,95</b> {7,72 – 11,10} (21)	<b>8,63</b> [0,85] <b>7,06</b> – 10,42 { <b>6,92</b> – 12,33} (35)	<b>7,81</b> [0,86] <b>6,41</b> – 9,10 { <b>6,10</b> – 9,53} (15)	10	<b>9,02</b> [0,72] 7,26 – 10,65 {7,59 – 10,46} (35)	<b>9,24</b> [0,64] 8,20 – 10,39 {7,95 – 10,52} (16)
Antenne / mi- ni.Vertex	10	<b>7,45</b> [0,48] 6,56 – <b>8,31</b> {6,49 – <b>8,42</b> } (21)	<b>6,70</b> [0,77] <b>4,66</b> – 8,01 { <b>5,17</b> – 8,23} (35)	<b>6,23</b> [0,53] <b>5,25</b> – 7,12 { <b>5,17</b> – 7,28} (15)	11	<b>7,14</b> [0,60] 6,11 – <b>8,51</b> {5,94 – 8,34} (35)	<b>7,15</b> [0,49] 6,42 – 8,19 {6,17 – 8,13} (16)
Antenne / larg. Tête	11	<b>2,48</b> [0,11] 2,27 – 2,65 {2,26 – 2,69} (21)	<b>2,27</b> [0,19] <b>1,89</b> – 2,58 { <b>1,90</b> – 2,64} (35)	<b>2,12</b> [0,16] <b>1,83</b> – 2,43 { <b>1,79</b> – 2,45} (15)	12	<b>2,41</b> [0,16] 2,04 – <b>2,72</b> {2,09 – <b>2,74</b> } (35)	<b>2,39</b> [0,14] 2,17 – 2,67 {2,10 – 2,67} (16)
Antenne / long.Tête	12	<b>2,72</b> [0,33] 1,47 – <b>3,05</b> {2,07 – <b>3,37</b> } (21)	<b>2,58</b> [0,21] 2,24 – 2,96 {2,17 – 2,99} (35)	<b>2,42</b> [0,24] 2,05 – 2,89 {1,93 – 2,91} (15)	13	<b>2,80</b> [0,24] 2,43 – <b>3,42</b> {2,33 – <b>3,27</b> } (34)	<b>2,67</b> [0,21] 2,32 – 3,05 {2,25 – 3,09} (16)
long.Cerque / larg.Cerque	13	<b>1,78</b> [0,19] 1,44 – <b>2,16</b> {1,41 – <b>2,16</b> } (21)	<b>1,69</b> [0,18] <b>1,31</b> – 2,09 {1,32 – 2,05} (34)	<b>1,72</b> [0,15] 1,42 – 1,95 {1,43 – 2,01} (13)	14	<b>1,76</b> [0,20] 1,46 – <b>2,18</b> {1,35 – <b>2,16</b> } (29)	<b>1,62</b> [0,17] <b>1,30</b> – 1,86 { <b>1,28</b> – 1,96} (15)
Corps_F	14	<b>25,68</b> [2,08] 21,70 – <b>30,10</b> {21,51 – <b>29,85</b> } (27)	<b>24,19</b> [1,71] 20,60 – 27,60 {20,78 – 27,61} (42)	<b>22,89</b> [1,64] 20,60 – 25,20 { <b>19,61</b> – 26,17} (16)	15	<b>25,11</b> [1,33] 22,50 – <b>29,70</b> {22,45 – 27,77} (41)	<b>24,31</b> [1,55] 21,40 – 27,10 {21,20 – 27,41} (17)
F	15	<b>14,66</b> [1,25] 12,25 – <b>17,30</b> {12,17 – <b>17,16</b> } (28)	<b>13,44</b> [0,98] 11,60 – 15,40 {11,48 – 15,40} (42)	<b>12,34</b> [1,01] <b>10,85</b> – 13,80 {10,33 – 14,36} (16)	16	<b>14,30</b> [0,70] 12,80 – <b>16,00</b> {12,90 – 15,69} (41)	<b>13,41</b> [0,87] 11,35 – 14,90 {11,67 – 15,16} (17)
(larg.post.Prz- rétréc. prz) x (Long. Prz / 2)	16	<b>0,55</b> [0,19] 0,21 – 0,98 {0,18 – 0,93} (28)	<b>0,64</b> [0,26] 0,12 – <b>1,41</b> {0,12 – <b>1,16</b> } (42)	<b>0,54</b> [0,14] 0,38 – 0,83 {0,27 – 0,81} (19)	17	<b>0,58</b> [0,18] <b>0,16</b> – 0,98 {0,22 – 0,93} (39)	<b>0,74</b> [0,30] 0,46 – <b>1,72</b> {0,15 – <b>1,34</b> } (17)
F / f	17	<b>4,22</b> [0,20] 3,86 – <b>4,69</b> {3,82 – <b>4,62</b> } (26)	<b>4,04</b> [0,16] 3,72 – 4,47 {3,72 – 4,36} (42)	<b>3,72</b> [0,14] <b>3,55</b> – 4,02 { <b>3,44</b> – 4,01} (16)	18	<b>4,34</b> [0,15] <b>4,02</b> – <b>4,62</b> { <b>4,04</b> – <b>4,64</b> } (40)	<b>3,91</b> [0,13] <b>3,67</b> – <b>4,17</b> { <b>3,64</b> – <b>4,18</b> } (17)
larg.C / larg.Sc	18	<b>1,92</b> [0,30] 1,50 – 2,18 {1,32 – <b>2,51</b> } (7)	<b>1,76</b> [0,20] 1,36 – 2,18 {1,35 – 2,17} (19)	<b>1,78</b> [0,23] 1,45 – 2,20 {1,33 – 2,23} (10)	19	<b>1,75</b> [0,19] 1,45 – <b>2,06</b> {1,37 – <b>2,13</b> } (26)	<b>1,57</b> [0,06] 1,53 – 1,67 {1,44 – 1,70} (4)
long.Pronot / larg.ant.Prz	19	<b>2,52</b> [0,20] 2,10 – <b>2,90</b> {2,12 – <b>2,92</b> } (28)	<b>2,27</b> [0,25] <b>1,39</b> – 2,77 { <b>1,77</b> – 2,77} (42)	<b>2,24</b> [0,18] 1,76 – 2,51 { <b>1,87</b> – 2,60} (19)	20	<b>2,38</b> [0,13] 2,06 – 2,66 {2,12 – 2,64} (39)	<b>2,30</b> [0,09] 2,18 – 2,47 {2,13 – 2,47} (17)
(E_Aile / E) x 100	20	<b>-0,11</b> [1,66] -3,31 – <b>2,91</b> {-3,42 – <b>3,21</b> } (24)	<b>-0,13</b> [1,43] -4,03 – <b>3,39</b> {-2,99 – <b>2,74</b> } (32)	<b>-0,42</b> [1,28] -2,05 – 2,56 {-2,97 – 2,14} (18)	21	<b>-0,79</b> [1,47] <b>-4,54</b> – 2,78 {-3,74 – 2,15} (38)	<b>-0,40</b> [1,38] -3,33 – 1,71 {-3,17 – 2,36} (17)
(M / stigma) x 10	21	<b>12,93</b> [1,40] <b>9,76</b> – 17,50 { <b>10,13</b> – 15,74} (25)	<b>12,23</b> [1,54] <b>7,70</b> – 16,27 { <b>9,14</b> – 15,31} (36)	<b>14,09</b> [1,25] 12,00 – 16,09 {11,59 – <b>16,58</b> } (12)	22	<b>13,76</b> [1,12] 11,69 – 16,67 {11,53 – 15,99} (33)	<b>13,95</b> [1,32] 12,00 – 17,08 {11,30 – <b>16,60</b> } (17)
(long.post.E / Stigma) x 10	22	<b>13,98</b> [0,82] <b>11,71</b> – 15,66 { <b>12,34</b> – 15,63} (24)	<b>13,98</b> [0,64] <b>12,86</b> – 15,88 {12,70 – 15,26} (36)	<b>14,57</b> [0,89] 13,64 – <b>17,00</b> {12,79 – <b>16,36</b> } (12)	23	<b>14,66</b> [0,57] 13,81 – <b>16,23</b> {13,51 – <b>15,80</b> } (33)	<b>14,57</b> [0,56] 13,52 – 15,74 {13,46 – 15,68} (17)
Stigma	23	<b>6,96</b> [1,02] 4,80 – <b>8,70</b> {4,91 – <b>9,01</b> } (25)	<b>6,63</b> [0,87] <b>5,10</b> – <b>8,70</b> {4,90 – <b>8,36</b> } (36)	<b>5,45</b> [0,54] 4,60 – 6,50 {4,38 – 6,52} (12)	23	<b>5,95</b> [0,55] 4,90 – 7,10 {4,85 – 7,05} (33)	<b>5,84</b> [0,65] 4,70 – 7,10 {4,54 – 7,15} (17)

**Conventions adoptée dans les tableaux III et IV** (aux deux pages précédentes).

Dans la toute première colonne les intitulés des paramètres primaires sont inscrits en caractères maigres, ceux des combinaisons de paramètres primaires en caractères **gras**.

Dans les colonnes suivantes, et pour chaque paramètre, sont donnés d'abord la valeur moyenne, puis entre [ ] l'écart type, puis les valeurs extrêmes mesurées, puis entre { } les valeurs extrêmes théoriques (moyenne  $\pm$  deux fois l'écart type), puis entre ( ) le nombre d'individus mesurés.

Les mesures effectuées chez les trois sous-espèces de *G. binotatus* (en Ibérie) sont dans les colonnes 3 à 5 : ssp. *binotatus* au NW, ssp. *ibericus* au SE, ssp. *beticus* en Sierra Nevada au-dessus de 2 000 m. Les mesures effectuées dans les deux sous-espèces de *G. armoricanus* (en France) sont dans les colonnes 7 et 8 : ssp. *armoricanus* à l'W et au SW, ssp. *provincialis* au SE. Pour souligner les ressemblances, des couleurs ont été appliquées aux nombres (sauf impossibilité) et des trames grises à certaines cellules.



**Figure 3. Répartition européenne de la super-espèce *Gomphocerippus* groupe *binotatus***

Astérisque [\*] : localités types (la localité type la plus méridionale est celle de la ssp. *G. b. beticus*, à répartition exigüe).

Points : présences localisées.

Principaux documents mis en œuvre : BRETAGNE VIVANTE (2013), CON (2005), DEFAUT (2011), DEFAUT & al. (2009), LLUCIÀ POMARES (2002), NOGUERALES (2017), SARDET & al. (2015).

En Ibérie : *Gomphocerippus binotatus* (Charpentier) ssp. *binotatus* (**vert foncé**) et ssp. *ibericus* nov. + *beticus* nov. (**vert clair**).

En France : *Gomphocerippus armoricanus* Defaut, ssp. *armoricanus* (**prune**) et ssp. *provincialis* nov. (**violet**, présent aussi dans les Pyrénées aragonaises)

(Il manque seulement *Gomphocerippus atasi* Defaut, des montagnes marocaines : Rif, Moyen-Atlas et Haut-Atlas).

## DISCUSSION

### 1. Divergence initiale entre *G. binotatus* et *G. armoricanus*.

Au sein de la super-espèce *Gomphocerippus* gr. *binotatus*, la divergence entre les espèces *G. binotatus* et *G. armoricanus* remonterait à 710 000 ans selon NOGUERALES & al. (2018b : figure 1), ce qui corres-

pond à l'interglaciaire Günz-Mindel. Les auteurs ont proposé que ces deux espèces aient divergé parce que, pendant la période glaciaire, certaines populations de l'ancêtre commun se seraient maintenues dans des refuges climatiques au nord des Pyrénées, tandis que certaines autres auraient persisté dans des abris méridionaux et que d'autres encore refluaient vers le sud, en Ibérie ; la chaîne des Pyrénées aurait constitué une

barrière géographique efficace entre les populations ibériques et françaises.

## 2. Divergences taxinomiques postérieures.

Toujours selon NOGUERALE & *al.* (2018b : figure 1) la divergence entre les sous-espèces de *G. b. binotatus* et *G. b. ibericus* remonterait à 250 000 ans : interglaciaire Mindel-Riss. Quel que soit le déterminisme responsable de ce début de spéciation (en relation avec la glaciation Mindel ?), la race nominative occupe le Nord-Ouest et le Centre de l'Ibérie, l'autre race (*ibericus*) occupe le Sud et l'Est (figure 3). Enfin, la divergence entre la sous-espèce nominative de *G. armoricanus* (France occidentale) et la sous-espèce *provincialis* (France sud-orientale) remonterait à 130 000 ans : interglaciaire Riss-Würm.

Toutes les divergences taxinomiques au sein de *Gomphocerippus* gr. *binotatus* sont donc antérieures à la dernière glaciation (Würm). On doit se demander alors quel a été le rôle de cette dernière, et aussi quel a été précisément le rôle de chacune des glaciations précédentes dans la disposition taxinomique finale.

Pour pouvoir répondre à ces questions il faudrait d'abord affiner la répartition des taxons, notamment dans leurs zones de contact.

## 3. Implications du contact géographique des deux taxons français au col de Fontfroide (Monts de l'Espinouse)

Les deux taxons français *G. a. armoricanus* et *G. a. provincialis* sont en contact dans le secteur du col de Fontfroide, à Fraisse-sur-Agoult (département de l'Hérault, près de la limite avec le département du Tarn) (figure 3). Curieusement l'exemplaire analysé génétiquement (gène CO1) s'est rangé dans le clade occidental (*G. a. armoricanus*), alors que les deux ♂♂ étudiés biométriquement (et issus d'une récolte indépendante) appartiennent nettement à la sous-espèce orientale *G. a. provincialis* : les fémurs postérieurs sont larges. Le modèle génétique et morphologique observé dans la population du col de Fontfroide pourrait être le résultat d'une divergence récente des deux sous-espèces dans leurs refuges respectifs, suivie postérieurement d'une coalescence. Ce phénomène de contact secondaire après divergence pourrait expliquer la variabilité morphologique rencontrée dans la population du col de Fontfroide, une région qu'on pourrait considérer comme une zone de contact entre les deux lignées.

Par ailleurs on pourrait légitimement se demander si *G. a. armoricanus* ne dériverait pas d'un ancêtre de *G. b. binotatus* ayant migré d'Ibérie en France occidentale en passant par l'extrémité occidentale des Pyrénées, et si *G. a. provincialis* ne dériverait pas d'un ancêtre de *G. b. ibericus* ayant migré en France orientale par l'extrémité orientale des Pyrénées, tel que peut le suggérer la figure 1b. Mais la conclusion de l'analyse génétique infirme cette hypothèse : *G. a. provincialis* et *G. a. armoricanus* sont réunis dans un clade distinct de celui contenant *G. b. binotatus* et *G. b. ibericus* (figure 2). Les taxons *G. a. armoricanus* et *G. a. provincialis*,

ainsi que leur ancêtre commun, paraissent être le résultat d'une spéciation allopatrique résultant de leur persistance durant les derniers 700 000 ans dans des refuges climatiques séparés géographiquement (NOGUERALE & *al.*, 2018b) ; l'analyse biométrique (tableau III) n'apporte rien à ce sujet : les particularités biométriques de *G. b. binotatus* (en rose sur le tableau) ne se retrouvent pas chez *G. a. armoricanus* en nombre supérieur relativement à *G. a. provincialis*, et les particularités biométriques de *G. b. ibericus* (en marron sur le tableau) ne se retrouvent pas chez *G. a. provincialis* en nombre supérieur relativement à *G. a. armoricanus*.

## 4. La population microptère de la montagne d'Aret (monts de l'Espinouse, Hérault)

À une douzaine de km seulement au nord-est du col de Fontfroide (montagne d'Aret), et à une altitude comparable (1 070 m, contre 950 m pour les exemplaires du col de Fontfroide), Stéphane Jaulin a récolté en 2008<sup>2</sup> trois ♀♀ franchement microptères qui s'intègrent très mal au tableau biométrique du taxon *G. a. provincialis*, de nombreux paramètres atteignant des valeurs incongrues ; ils sont par contre presque tous compatibles avec les valeurs obtenues en 2011 chez les 33 exemplaire du taxon *G. saulcyi algoaldensis* (tableau V). On remarque en particulier que la plupart des dimensions de ce taxon sont compatibles avec *algoaldensis* et toujours plus faibles que chez *provincialis*, et cela tant en valeur absolue (paramètres 1, et 5 à 7) que relative (paramètres 2 à 4) ; par ailleurs ce taxon est aussi fortement microptère que *algoaldensis* (paramètres 8 à 10) ou presque (paramètres 11 à 13). Enfin, comme chez *algoaldensis*, et peut-être même avantage, les carènes prozonales sont moins divergentes vers l'avant (paramètre 14) et vers l'arrière (paramètre 15) que chez *provincialis*. On notera aussi que les antennes semblent plus courtes en proportions non seulement par rapport à *provincialis*, mais aussi par rapport à *algoaldensis* (paramètres 2 et 3)

Ces trois exemplaires ne peuvent donc être maintenus dans le taxon *G. a. provincialis*. Le tableau V ne suffit peut-être pas pour conclure définitivement à la présence de *G. s. algoaldensis* sur les monts de l'Espinouse, mais cette hypothèse est sérieusement envisageable désormais. Si elle venait à être confirmée, les aires de *G. a. provincialis* et de *G. s. algoaldensis* seraient parapatricques, comme le sont par exemple celles de *Pseudochorthippus parallelus* et *erythropus* et celles de *Oedipoda germanica* et *coerulescens* ; cela rapprocherait taxinomiquement *algoaldensis* du groupe *G. binotatus* / *armoricanus* (voir ce que nous en avons dit plus haut), et cela renforcerait le statut d'espèce valide pour ce taxon.

Pour aller plus loin il faudrait au minimum mesurer davantage d'exemplaires ; mais dans l'idéal il faudrait aussi une analyse moléculaire des exemplaires de la montagne d'Aret, voire une analyse minutieuse des stridulations de tous les taxons du complexe *binotatus* / *saulcyi*.

<sup>2</sup> Ces exemplaires n'ont cependant pas fait partie de l'étude de 2011.

Tableau V. Caractérisation biométrique de la population de la montagne d'Aret (Hérault) : ♀♀

		<i>Gomphocerippus saulcyi algoaldensis</i>	population la montagne d'Aret	<i>Gomphocerippus armoricanus provincialis</i>
1	Corps_F	23,50 [1,16] 21,10 – 27,20 {21,17 – 25,82} (33)	22,23 [1,23] 21,20 – 23,60 {19,76 – 24,70} (3)	24,32 [1,31] 21,40 – 27,10 {21,70 – 26,95} (25)
2	Antenne / larg.Tête	2,42 [0,15] 2,07 – 2,84 {2,11 – 2,73} (33)	2,07 [0,19] 1,93 – 2,20 {1,69 – 2,45} (2)	2,40 [0,15] 2,17 – 2,68 {2,11 – 2,69} (22)
3	Antenne / mini.Vertex	7,20 [0,52] 6,05 – 8,69 {6,16 – 8,25} (33)	6,00 [0,79] 5,45 – 6,56 {4,42 – 7,59} (2)	7,24 [0,54] 6,42 – 8,34 {6,15 – 8,33} (22)
4	Antenne / long.Tête	.	2,41 [0,31] 2,19 – 2,64 {1,78 – 3,04} (2)	2,78 [0,34] 2,32 – 3,99 {2,09 – 3,47} (22)
5	Corps_E	20,42 [1,12] 18,60 – 23,70 {18,18 – 22,67} (33)	20,20 [1,76] 18,90 – 22,20 {16,68 – 23,72} (3)	24,49 [1,46] 21,60 – 27,30 {21,57 – 27,42} (25)
6	E	13,00 [0,84] 11,60 – 15,00 {11,31 – 14,69} (33)	13,47 [1,33] 12,60 – 15,00 {10,80 – 16,13} (3)	16,74 [1,02] 14,50 – 18,60 {14,70 – 18,78} (25)
7	F	12,97 [0,68] 11,90 – 14,93 {11,62 – 14,33} (33)	12,45 [1,04] 11,80 – 13,65 {10,37 – 14,53} (3)	13,51 [0,75] 11,35 – 14,90 {12,01 – 15,01} (25)
8	(F / E) x 100	90,96 [4,66] 88,67 – 106,45 {90,63 – 109,28} (33)	92,54 [1,38] 91,00 – 93,65 {89,79 – 95,29} (3)	80,81 [3,25] 73,12 – 88,31 {74,31 – 87,31} (25)
9	(long.Pronot / E) x 100	34,85 [1,74] 31,68 – 39,16 {31,37 – 38,33} (33)	34,14 [1,78] 32,09 – 35,31 {30,58 – 37,70} (3)	29,42 [1,45] 25,86 – 31,42 {26,51 – 32,32} (25)
10	E_F	-3,07 [0,58] -4,40 – -1,90 {-4,23 – -1,91} (33)	-2,03 [0,55] -2,40 – -1,40 {-3,13 – -0,93} (3)	0,17 [0,91] -1,20 – 2,30 {-1,64 – 1,98} (25)
11	([E_F] / Corps_F) x 100	-13,07 [2,33] -18,64 – -7,69 {-17,74 – -8,40} (33)	-9,25 [2,87] -10,96 – -5,93 {-14,99 – -3,50} (3)	0,73 [3,72] -5,02 – 9,20 {-6,72 – 8,18} (25)
12	([E_F] / E) x 100	-23,78 [4,95] -35,48 – -12,67 {-33,68 – -13,88} (33)	-15,45 [5,30] -18,75 – -9,33 {-26,04 – -4,85} (3)	0,90 [5,26] -7,79 – 12,37 {-9,62 – 11,42} (25)
13	([E_F] / F) x 100	-23,68 [4,28] -33,33 – -14,29 {-32,25 – -15,12} (33)	-16,64 [5,54] -20,17 – -10,26 {-27,71 – -5,56} (3)	1,31 [6,66] -8,82 – 16,91 {-12,01 – 14,64} (25)
14	(larg.post.Prz-rétréc.prz) x (2 / long.Prz)	0,44 [0,12] 0,22 – 0,67 {0,20 – 0,67} (33)	0,39 [0,15] 0,26 – 0,55 {0,09 – 0,68} (3)	0,54 [0,19] 0,26 – 1,25 {0,15 – 0,93} (25)
15	(larg.post.Prz-rétréc.prz) x (long.Prz / 2)	0,53 [0,14] 0,27 – 0,86 {0,24 – 0,82} (33)	0,48 [0,21] 0,29 – 0,70 {0,06 – 0,89} (3)	0,79 [0,32] 0,46 – 1,75 {0,15 – 1,44} (25)
16	F / f	4,02 [0,12] 3,73 – 4,27 {3,77 – 4,27} (33)	3,93 [0,09] 3,85 – 4,03 {3,75 – 4,11} (3)	3,93 [0,12] 3,67 – 4,17 {3,68 – 4,18} (25)

## CLEF DE DÉTERMINATION

### DES ESPÈCES ET SOUS-ESPÈCES DE *GOMPHOCERIPPUS* GR. *BINOTATUS*

- 1 (2)** Taxon **microptère**. Les tegmina n'atteignent généralement pas l'apex des genoux postérieurs chez le ♂, jamais chez la ♀ : typiquement il manque **plus de 0,8 mm** chez le ♂ et **plus de 1,2 mm** chez la ♀ ; mais il y a de nombreuses exceptions chez les ssp. de *sauleyi* ♂♀. Paramètre (*long.Pronot / E*) x 100 généralement  $\geq 29,0$  chez le ♂ et  $\geq 31,0$  chez la ♀ ; paramètre (*E\_F / F*) x 100 généralement  $\leq 6,5$  chez le ♂ et  $\leq -13,5$ . Taxons essentiellement **alticoles**, et non spécialement liés aux Fabacées arbustives, à l'exception de *G. s. algoaldensis*.  
Coloration ♂♀ souvent **moins bariolée** que chez *G. binotatus*, dominée par les tons bruns et gris avec des taches brunâtre pâle (mais les couleurs vert vif, jaune vif et beige soutenu ne sont pas toujours absentes, en particulier chez *G. s. sauleyi* et *G. s. algoaldensis*).  
..... 1. *Gomphocerippus* gr. *sauleyi* (Krauss, 1888)  
[Taxons rattachés actuellement à la super-espèce *Gomphocerippus* gr. *sauleyi* : *G. s. algoaldensis* (Chopard), *G. s. daime* (Azam), *G. s. sauleyi* (Krauss), *G. s. vicdessossi* (Defaut), *G. s. moralesi* (Uvarov).]
- 2 (1)** Taxon **macroptère** : les tegmina dépassent les genoux postérieurs ou les atteignent presque (il peut manquer **jusqu'à 0,8 mm** chez le ♂, **jusqu'à 1,2 mm** chez la ♀, rarement davantage) ; paramètre (*long.Pronot / E*) x 100 généralement  $\leq 28,5$  chez le ♂ et  $\leq 30,5$  chez la ♀ ; paramètre (*E\_F / F*) x 100 généralement  $\geq 6,0$  chez le ♂ et  $\geq -13,0$ . Les individus se tiennent très souvent perchés dans les **Fabacées arbustives** qu'ils consomment, par exemple *Ulex* pl. sp. sur silice et *Genista scorpius* sur calcaire  
Coloration générale ♂♀ **fortement bariolée et très contrastée**, souvent **vert vif** avec **des marques jaune vif**, ou brune avec **des marques beige soutenu**. Face inféro-externe des fémurs postérieurs entièrement ou presque entièrement **jaune** (mais souvent nuancé de brunâtre ou d'orangé tout à fait à l'apex). Taxon surtout répandu **en plaine**, mais pouvant monter localement en altitude.  
..... 2. *Gomphocerippus* gr. *binotatus* (Charpentier, 1825)
- 3 (4)** Rapport longueur de l'œil / largeur minimale du vertex = ♂ 2,50 à 2,80 (rarement 2,45), ♀ 1,90 à 2,40. Râpe stridulatoire tendant à être plus courte (♂ 2,70 mm en moyenne). Carènes latérales du pronotum moins anguleuses dans la prozone vers l'arrière (♂♀). Tibias postérieurs brun rougeâtre.  
**Moyen-Atlas** septentrional (Tazekka : Bab-bou-Idir !). Signalé aussi dans le Rif et le Haut-Atlas : le même taxon ?  
..... 2-1. *Gomphocerippus atlas* Defaut, 1987, stat. nov.
- 4 (3)** Rapport longueur de l'œil / largeur minimale du vertex = ♂ 1,80 à 2,45, ♀ 1,50 à 1,95. Râpe stridulatoire tendant à être plus longue (♂ 3,45 mm en moyenne). Carènes latérales du pronotum davantage anguleuses vers l'arrière dans la prozone, en moyenne (♂♀). Tibias postérieurs rouge franc, rouge orangé, orangés, jaunes ou jaunâtres.  
**Europe occidentale.**
- 5 (10)** ♂ davantage holoptère : en général tegmina au repos dépassant davantage les fémurs postérieurs : d'au moins 0,60 mm ; indices (*E\_F* / *E*) x 100 et (*E\_F* / *F*) x 100 généralement supérieurs à 2.  
♀ davantage holoptère également, mais moins nettement : souvent les tegmina au repos dépassent les ailes ou sont dépassés par elles jusqu'à 0,10 mm (75% des 80 exemplaires sont concernés) ; l'indice (*E\_F* / *F*) x 100 est  $\geq 0,0$  chez 73% des 80 exemplaires concernés.  
**Péninsule Ibérique.**  
..... 2-2. *Gomphocerippus binotatus* (Charpentier, 1825).
- 6 (9)** Fémur postérieur proportionnellement plus étroit : rapport *F / f* = ♂ 3,85 à 4,40 (très rarement 3,80), ♀ 3,95 à 4,70. (rarement 3,70). (Figure 4a.)
- 7 (8)** Plutôt plus grand : corps mesuré à l'apex des organes du vol au repos ♂ généralement  $\geq 20,5$  mm, ♀ souvent  $> 24,5$  mm ; corps mesuré à l'apex des fémurs postérieurs au repos ♂ généralement  $\geq 19,0$  mm, ♀ généralement  $\geq 23,5$  mm. Antennes plus longues relativement à la largeur de l'espace interoculaire (rapport = 11,4 en moyenne).  
**Nord, Ouest et Centre de la Péninsule Ibérique** : Portugal central et septentrional (depuis les districts de Coimbra et de Castelo Branco jusqu'à ceux de Viana do Castelo et de Bragança), Espagne centrale (à l'est jusqu'aux provinces de Ségo-vie, Tolède, Avila, Madrid) et septentrionale (à l'est jusqu'aux provinces de Lérida et de Logroño).  
..... 2-2-1. *Gomphocerippus binotatus* (Charpentier, 1825), ssp. *binotatus*
- 8 (7)** Plutôt plus petit : corps mesuré à l'apex des organes du vol au repos ♂ généralement  $\leq 20,0$  mm, ♀ souvent  $< 25,5$  mm ; corps mesuré à l'apex des fémurs postérieurs au repos ♂ généralement  $\leq 18,5$  mm, ♀ généralement  $\leq 24,50$  mm. Antennes moins longues relativement à la largeur de l'espace interoculaire (rapport = 10,3 en moyenne).  
**Sud et Est de la Péninsule Ibérique** : extrême Sud du Portugal (district de Faro : *Monchique*) et Espagne sud-orientale (des provinces de Teruel, Castellón, Valencia, Alicante ?, Murcia, Albacete, Granada, Jaén, Almería et Malaga).  
..... 2-2-2. *Gomphocerippus binotatus* (Charpentier, 1825), *ibericus* ssp. nov.

9 (6) Fémur postérieur proportionnellement plus large : rapport  $F/f = \text{♂ } 3,40 \text{ à } 3,80$  (très rarement 3,85),  $\text{♀ } 3,50 \text{ à } 3,90$  (rarement jusqu'à 4,0). (Figure 4b.)  
**Sierra Nevada**, à partir de 2 000 m  
 ..... 2-2-3. *Gomphocerippus binotatus* (Charpentier, 1825), *beticus* ssp. nov.

10 (5) ♂ davantage mésoptère : en général tegmina au repos ne dépassant pas les fémurs postérieurs ou les dépassant moins longuement : de moins de 0,20 mm ; indices  $100 \times ([E\_F] / E)$  et  $100 \times ([E\_F] / F)$  généralement inférieurs à 2.  
 ♀ souvent davantage mésoptère également, mais moins nettement : les tegmina au repos sont dépassés par  $\geq 0,20$  mm dans 67% des 64 exemplaires concernés ; l'indice  $([E\_F] / F) \times 100$  est  $< 0,0$  chez 70% des 64 exemplaires concernés.

**France surtout planitiaire** (cependant ce taxon monte au moins jusqu'à 1 300 m dans les Pyrénées occidentales françaises et dans les Pyrénées catalanes ibériques [Haut-Urgel] et jusqu'à 1 000 m en Montagne Noire).  
 ..... 2-3. *Gomphocerippus armoricanus* (Defaut, 2015)

11 (12) Fémur postérieur plus étroit : rapport  $F/f = \text{♂♀ } 4,20 \text{ à } 4,60$  (rarement 4,10) (figure 4c). ♂ davantage microptère : indice  $100 \times (F / E)$  souvent supérieur à 79.  
**Départements atlantiques** (depuis la Normandie et la Bretagne jusqu'aux Pyrénées basques), s'étendant au **piémont pyrénéen** (vers l'est jusque dans les Hautes-Pyrénées) et vers le **Centre-Sud** (vers l'est jusqu'aux causses du Lot et aux Monts de Lacauene).  
 ..... 2-3-1. *Gomphocerippus armoricanus* (Defaut 2015), ssp. *armoricanus*.

Chez les ♂♂ de la population alticole des Pyrénées-Atlantiques (Larrau) le champ Sc des tegmina tend à être plus large que dans toutes les autres populations françaises et ibériques de *C. binotatus* (largeur maxi = 0.33 mm en moyenne, contre 0.26 à 0.29 mm) et le rapport largeur du champ M (mesurée à l'apex) / largeur maxi du champ Sc est plus faible :  $\leq 1.40$ , contre  $\geq 1.35$ . Faudrait-il voir là encore une autre ssp. ?

12 (11) Fémur postérieur plus large : rapport  $F/f = \text{♂♀ } 3,55 \text{ à } 4,15$  (figure 4d). ♂ davantage macroptère : indice  $100 \times (F / E)$  souvent inférieur à 77.  
**Départements méditerranéens** : depuis les départements des Pyrénées-Orientales, de l'Hérault, du Gard et de l'Ardèche jusqu'en Provence. Une population en Ariège, vers Tarascon (peut-être isolée).  
 ..... 2-3-2. *Gomphocerippus armoricanus* (Defaut 2015), *provincialis* ssp. nov.

**Remarque.** Les difficultés pratiques seront surtout pour séparer *G. a. armoricanus* de *G. s. saulcyi* dans les Pyrénées, où ces taxons sont parapatriques : 20 à 25% des exemplaires ♂♂ de *G. a. armoricanus* sont microptères avec les paramètres proposés dans la clef, 10 à 20% des ♂♂ de *G. s. saulcyi* sont macroptères, et 20 à 30% des exemplaires ♀♀ de *G. s. saulcyi* sont macroptères (les ♀♀ de *G. a. armoricanus* ne sont quasiment jamais microptères en plaine (seulement 2%) mais peuvent l'être en altitude (14% au col d'Erroyrmedi). Le critère le plus discriminant sera donc de constater sur le terrain des relations privilégiées (*G. a. armoricanus*), ou non (*G. s. saulcyi*), avec des Fabacées arbustives.



a. *G. b. binotatus*, néotype ♂.



b. *G. b. beticus*, holotype ♂.



c. *G. a. armoricanus*, paratype ♂.



d. *G. a. provincialis*, holotype ♂.

Figure 4. Silhouette des fémurs postérieurs chez *Gomphocerippus* gr. *binotatus*



## RÉFÉRENCES

- BRETAGNE VIVANTE, 2013 – *Atlas de répartition provisoire des orthoptères, phasmes, mantes et forficules de Bretagne*, 20 p.
- CON – [abréviation de « Coordination Orthoptères Normandie »].
- Coordination Orthoptères Normandie, 2005. *Atlas des Orthoptères de Normandie*. Coordination Orthoptères Normandie, chez Peter Stallegger, (*Le Château*, 61470 St. Aubin de Bonneval), 12 p.
- DEFAUT Bernard, 2011 – Révision préliminaire des *Chorthippus* du groupe *binotatus* (Charpentier, 1825) (Caelifera, Acrididae, Gomphocerinae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **16** : 17-54.
- DEFAUT Bernard, 2015 – *Gomphocerippus binotatus armoricanus*, sous-espèce nouvelle de France (Acrididae, Gomphocerinae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **20** : 25-26.
- DEFAUT Bernard, Éric 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.
- LLUCIÀ POMARES David, 2002 – *Revisión de los ortópteros* (Insecta: Orthoptera) de *Cataluña (España)*. Sociedad Entomológica Aragonesa, 226 pages.
- NOGUERALES Víctor, 2017 – *Understanding the processes of diversification along the speciation continuum in a recent evolutionary radiation of grasshoppers*. Thesis Doctoral. Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos, IREC (CSIC-UCLM-JCCM), Ciudad-Real, España, 267 pages.
- NOGUERALES Víctor, Pedro J. CORDERO & Joaquín ORTEGO, 2016 – Hierarchical genetic structure shaped by topography in a narrow-endemic montane grasshopper. *BMC Evolutionary Biology*, **16** : 96 (15 pages). [Chapitre V de la thèse].
- NOGUERALES Víctor, Pedro J. CORDERO & Joaquín ORTEGO, 2017 – Testing the role of ancient and contemporary landscape on structuring genetic variation in a specialist grasshopper. *Ecology and Evolution*, **7**: 3110-3122. (Chapitre IV de la thèse).
- NOGUERALES Víctor, Pedro J. CORDERO & Joaquín ORTEGO, 2018a – Integrating genomic and phenotypic data to evaluate alternative phylogenetic and species delimitation hypotheses in a recent evolutionary radiation of grasshoppers. *Molecular Ecology*, 2018, **27** : 1229-1244. [Chapitre I de la thèse].  
<https://doi.org/10.1111/mec.14504>
- NOGUERALES Víctor, Pedro J. CORDERO & Joaquín ORTEGO, 2018b – Inferring the demographic history of an oligophagous grasshopper : Effects of climatic niche stability and host-plant distribution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **118** : 343-356. [Chapitre III de la thèse].
- SARDET Éric, Christian ROESTI & Yoan BRAUD, 2015 – *Cahier d'identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg & Suisse*. Biotope éditions. 304 pages, 1 CD audio.

## ANNEXE I

DESCRIPTION DU NOUVEAU NÉOTYPE  
ET DES NOUVEAUX HOLOTYPES1. Description du néotype de *Gryllus binotatus* Charpentier, 1825.

Comme déjà dit il s'agit de l'exemplaire ♂ n°6760 récolté le 12 IX 2013 par l'un d'entre nous (Víctor Noguerales) sur la *Serra da Estrela*. (Beira Alta, Portugal). Coordonnées Greenwich de la localité type : W 7,56841°, N 40,31732° ; altitude : 1 600 m.

Échantillon décrit sur le sec. L'exemplaire est complet et en bon état (il manque seulement l'extrémité du tarse arrière droit). La patte arrière gauche a été recollée. Cet exemplaire a été d'abord conservé dans l'alcool, ce qui a modifié sa coloration. (Photo de l'habitus actuel en annexe III).

**Tête.** Dessus de la tête assez globuleux. Occiput surtout jaunâtre, pourvu de deux sillons longitudinaux assez marqués, divergeant vers l'arrière et de couleur grise. Vertex de contour pentagonal, profondément creusé, bordé (sauf à l'arrière) de carènes bien saillantes ; pas de carène médiane. Fovéoles temporales allongées, un peu enfoncées, bordées tout autour par une carène assez saillante. Face superficiellement ponctuée ; front oblique ; côte frontale faiblement sillonnée, à bourrelets latéraux resserrés au niveau de l'ocelle médian, divergeant vers le bas sous l'ocelle, puis presque parallèles. Yeux globuleux, brun foncé avec des stries beige clair. Antennes filiformes, longues de 11,6 mm, composées de 27 articles.

**Disque du pronotum.** Prozone allongée longitudinalement, un peu bombée dorsalement à l'avant, ponctuée superficiellement sur le quart antérieur, lisse par ailleurs mais avec quatre gros points enfoncés (assez superficiels) dans la moitié postérieure ; bord antérieur convexe vers l'avant. Sillon typique bien marqué, un peu sinueux, interrompant les trois carènes. Métazone aussi large que longue, finement et superficiellement ponctuée, mais lisse à l'avant, sur le cinquième antérieur ; bord postérieur fortement convexe vers l'arrière. Carènes assez saillantes, les latérales divergeant faiblement vers l'avant dans la moitié antérieure de la prozone, divergeant plus nettement vers l'arrière de la prozone et sur la métazone.

**Paranotum.** Prozone surtout lisse, mais faiblement ponctuée le long du bord antérieur. Métazone faiblement ridée et ponctuée. Angle inféro-postérieur du paranotum arrondi.

**Espace mésosternal** subcarré.

**Épiprocte** abondamment poilu par en-dessus, de contour approximativement pentagonal (à base arrondie : concave vers l'arrière), creusé longitudinalement au milieu sur les deux tiers antérieurs. Deux saillies transversales obliques vers la base.

**Plaque sous-génitale** courtement conique, arrondie à l'apex.

**Cerques** très peu visibles. Chez un topotype ils sont coniques, un peu aplatis latéralement

**Fémurs postérieurs** avec le dessus et la face interne beige pâle, traversés de deux bandes d'un brun soutenu. Face externe actuellement d'un brunâtre un peu rosé ; la carène supérieure est bordée inférieurement de brun foncé ; la carène inférieure

porte sept petites taches brun foncé. Face inféro-externe jaune pâle. Râpe stridulatoire longue de 4,1 mm et munies de 102 dents. Genoux postérieurs rembrunis, brun foncé.

**Tibias postérieurs** actuellement d'un jaune orangé pâle. Épines rougeâtres à la base, noires à l'apex ; sur les deux tibias il y a 13 épines au bord externe, et 12 au bord interne.

**Tarses.** Arolium bien développé, atteignant le milieu des griffes, élargi vers l'apex.

**Tegmina** uniformément bruns (assez clair) ; stigma blanc, situé vers la base du tiers postérieur. Largeurs maximales du champ C et du champ M à peu près équivalentes.

**Ailes postérieures** (peu visibles) hyalines, dépassant très légèrement (0,04 mm) l'apex des tegmina au repos. (Sur le topotype ♂ dont les organes du vol sont étalés sur un côté, les ailes sont un peu rembrunies à l'apex.)

**Dimensions.** Longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex des tegmina : 22,3 mm, longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex des fémurs postérieurs en position horizontale : 20,3, dépassement des ailes au repos par les tegmina : 0,04, longueur des yeux : 1,88, largeur minimale du vertex et de l'espace interoculaire : 0,89, longueur du sillon sous-oculaire : 1,29, longueur de l'antenne : 11,6, longueur du pronotum : 4,27, longueur de la prozone du pronotum : 2,11, longueur des tympanes : 1,23, largeur minimale des tympanes : 0,23, longueur du tegmen de droite : 16,2, longueur du champ médian du tegmen : 7,3, distance entre le centre du stigma et l'apex tegminal : 5,8, largeur maximale du champ M : 0,60, largeur maximale du champ sous-costal (mesurée sur le tegmen gauche) : 0,37, longueur du fémur postérieur de droite : 11,8, largeur maximale de ce fémur postérieur : 2,82, nombre total de dents stridulatoires sur le fémur de gauche (elles sont régulièrement espacées) : 102, longueur de cette râpe stridulatoire : 4,09.

**Indices de microptérie**<sup>3</sup>. (E / stigma) x 10 = 28. (F / E) x 100 = 73. **Indices d'holoptérie.** ([E\_F] / E) x 100 = 12. ([E\_F] / F) x 100 = 17. **Indice de brachyptérie.** ([E\_Aile] / E) x 100 = 0,24.

La série de *topotypes* (notion non reconnue par le CINZ, mais utile quand même !) récoltés avec le néotype comprend 5 ♂♂ et 1 ♀. Le néotype et le topotype ♀ seront donnés prochainement au Musée National des Sciences Naturelles (MNCN-CSIC) de Madrid. Un autre ♂ topotype ira dans la collection B. Default.

## 2. Description de l'holotype de *Gomphocerippus binotatus* (Charpentier, 1825.), ssp. *ibericus* nov.

Exemplaire ♂ récolté le 14 VIII 2013 par l'un d'entre nous (Víctor Noguerales) dans la *Sierra de Alcaraz*, sur le *Pico Almenaras* (Albacete, Espagne). Coordonnées Greenwich de la localité type : W 2,4402°, N 38,5435° ; altitude : 1 655 m.

Échantillon décrit sur le sec. L'exemplaire est complet et en bon état, mais la patte arrière gauche a été recollée. L'aile et le tegmen gauches sont étalés. (Photo de l'habitus actuel en annexe III).

**Tête.** Dessus de la tête assez globuleux. Occiput gris jaunâtre latéralement, gris-brun au milieu ; les mêmes deux sillons longitudinaux divergeant vers l'arrière que chez le néotype de *G. binotatus* mais très peu profonds, principalement indiqués par une teinte plus sombre que de part et d'autre. Vertex de contour pentagonal, moins profondément creusé que chez le néotype de *G. binotatus*, bordé (sauf à l'arrière) de carènes bien

saillantes ; les carènes postérieures sont moins fortement convergentes vers l'arrière que chez le néotype de *G. binotatus* ; pas de carène médiane. Fovoles temporales allongées, un peu enfoncées, bordées tout autour par une carène assez saillante. Face superficiellement ponctuée ; front oblique ; côte frontale à peine sillonnée, à bourrelets latéraux resserrés au niveau de l'ocelle médian, divergeant vers le bas sous l'ocelle. Yeux globuleux, uniformément brunâtres. Antennes filiformes, longues de 9,7 mm, composées de 24 articles.

**Disque du pronotum.** Prozone à peine bombée dorsalement à l'avant, sublisse mais avec quatre gros points enfoncés (assez superficiels) dans la moitié postérieure ; bord antérieur convexe vers l'avant. Sillon typique bien marqué, un peu sinueux, interrompant les trois carènes. Métazone sublisse ; bord postérieur convexe vers l'arrière. Carènes assez saillantes, les latérales divergeant faiblement vers l'avant dans la moitié antérieure de la prozone, divergeant un peu plus nettement vers l'arrière de la prozone et sur la métazone, mais presque parallèles à la fin.

**Paranotum.** Prozone lisse. Métazone faiblement ridée et ponctuée sur la moitié postérieure. Angle inféro-postérieur du paranotum arrondi.

**Espace mésosternal** légèrement transverse, subrectangulaire.

**Épiprocte** poilu par en-dessus, de contour approximativement pentagonal (à base très arrondie : concave vers l'arrière), creusé longitudinalement au milieu sur les deux tiers antérieurs. Deux saillies transversales obliques vers la base.

**Plaque sous-génitale** courtement conique, arrondie à l'apex.

**Cerques** en cône faiblement rétréci vers l'apex, et un peu aplati latéralement.

**Fémurs postérieurs** avec le dessus et la face interne jaunâtre, traversés de deux bandes d'un brun soutenu, qui s'élargissent sur la face interne. Face externe uniformément brune, mais avec 8 ou 9 petites taches brun foncé sur la carène inférieure (celle-ci étant de couleur jaune) et une douzaine de taches identiques sur la carène supérieure. Face inféro-externe jaune vif. Un anneau jaune avant les genoux. Râpe stridulatoire longue de 4,0 mm et munies de 116 dents. Genoux postérieurs fortement rembrunis, brun noirâtres.

**Tibias postérieurs** rouge orangé, avec un anneau jaune à la base. Épines rouge orangé à la base, noires à l'apex ; il y a 12 épines au bord externe sur le tibia gauche, 13 sur le tibia droit, et 12 épines au bord interne sur les deux tibias.

**Tarses.** Arolium bien développé, dépassant un peu le milieu des griffes, fortement élargi vers l'apex.

**Tegmina** uniformément d'un brun assez clair ; stigma blanc, situé vers la base du tiers postérieur. Largeurs maximales du champ C et du champ M à peu près équivalentes (légèrement supérieure pour le champ C).

**Ailes postérieures** entièrement hyalines, légèrement plus courtes (0,2 mm) que les tegmina au repos.

**Dimensions.** Longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex des tegmina : 20,2 mm, longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex des fémurs postérieurs en position horizontale : 19,5, dépassement des ailes au repos par les tegmina : -0,18 [ce sont les ailes qui dépassent les tegmina], longueur des yeux : 2,01, largeur minimale du vertex et de l'espace interoculaire : 0,92, longueur du sillon sous-oculaire : 1,35, longueur de l'antenne : 9,73, longueur du pronotum : 3,84, longueur de la prozone du pronotum : 1,94, longueur des tympanes : 1,40, largeur minimale des tympanes : 0,18, longueur du tegmen de gauche : 14,2, longueur du champ médian du tegmen : 7,0, distance entre le centre du stigma et l'apex tegminal : 5,0,

<sup>3</sup> La signification des abréviations conventionnelles est donnée plus haut, dans le paragraphe « Méthode d'étude ».

largeur maximale du champ M : 0,51, largeur maximale du champ sous-costal : 0,32, longueur du fémur postérieur : 10,9, largeur maximale de ce fémur postérieur : 2,66, nombre total de dents stridulatoires sur le fémur de gauche (elles sont régulièrement espacées) : 116, longueur de cette râpe stridulatoire : 4,02.

**Indices de microptérie.** (E / stigma) x 10 = 28. (F / E) x 100 = 77. **Indices d'holoptérie.** ([E\_F] / E) x 100 = 5. ([E\_F] / F) x 100 = 6. **Indice de brachyptérie.** ([E\_Aile] / E) x 100 = -1,25.

La **série type** comprend aussi une femelle paratype, récoltée avec l'holotype. Ces deux exemplaires seront donnés prochainement au Musée National des Sciences Naturelles (MNCN-CSIC) de Madrid.

### 3. Description de l'holotype de *Gomphocerippus binotatus* (Charpentier, 1825.), ssp. *beticus* nov.

Exemplaire ♂ n°5494 récolté le 17 VIII 2013 par l'un d'entre nous (Victor Noguerales Rodriguez) sur la *Serra Nevada*, au *Puerto de la Ragua* (Granada, Espagne). Coordonnées Greenwich de la localité type : W 3,02602°, N 37,11648° ; 2 100 m.

Échantillon décrit sur le sec. L'exemplaire est complet et en bon état. Les deux pattes postérieures ont été recollées. Cet exemplaire a été d'abord conservé dans l'alcool, ce qui a modifié sa coloration initiale. (Photo de l'habitus actuel en annexe III).

**Tête.** Dessus de la tête assez globuleux. Occiput jaunâtre latéralement, brunâtre au milieu ; les deux sillons longitudinaux divergeant vers l'arrière chez le néotype de *G. binotatus* sont seulement indiqués ici par deux doubles rangées de points enfoncés, de teinte plus sombre. Vertex semblable à celui de l'holotype de *G. binotatus ibericus* : de contour pentagonal, moins profondément creusé que chez le néotype de *G. binotatus*, et bordé (sauf à l'arrière) de carènes bien sailantes ; les carènes postérieures sont moins fortement convergentes vers l'arrière que chez le néotype de *G. binotatus* ; pas de carène médiane. Fovéoles temporales allongées, un peu enfoncées, bordées tout autour par une carène assez sailante. Face superficiellement ponctuée ; front oblique ; côte frontale nettement sillonnée depuis l'ocelle médian jusqu'à peu avant la base ; les bourrelets latéraux sont resserrés au niveau de l'ocelle médian, puis divergent vers le bas sous l'ocelle, pour finir subparallèles avant de s'effacer. Yeux globuleux, uniformément bruns. Antennes filiformes, longues de 9,0 mm, composées de 25 articles.

**Disque du pronotum.** Prozone sublisse mais finement et superficiellement ponctuée tout-à-fait à l'avant, et avec quatre gros points enfoncés (assez superficiels) dans la moitié postérieure ; bord antérieur convexe vers l'avant. Sillon typique bien marqué, peu sinueux, interrompant les trois carènes. Métazone finement et superficiellement ponctuée ; bord postérieur fortement convexe vers l'arrière. Carènes latérales divergeant peu vers l'avant dans la moitié antérieure de la prozone, divergeant un peu plus nettement vers l'arrière de la prozone et sur la métazone ; carène médiane davantage sailante que les latérales, davantage sailante aussi que la médiane chez le néotype de *G. binotatus* et l'holotype de *G. b. ibericus*, surtout dans la prozone.

**Paranotum.** Prozone surtout lisse, mais faiblement ponctuée le long du bord antérieur, en haut. Métazone faiblement ridée et ponctuée, mais sublisse en bas. Angle inféro-postérieur du paranotum arrondi.

**Espace mésosternal** subcarré.

(**Épiprocte** très peu visible).

**Plaque sous-génitale** conique, très courte, arrondie à l'apex.

**Cerques** peu visibles, apparemment assez semblables à ceux de *G. b. ibericus*.

**Fémurs postérieurs** avec le dessus et la face interne jaunâtres, celle-ci avec des macules bruns. Face externe uniformément brunâtre, mais la carène supérieure est bordée inférieurement de brun assez foncé. Face inféro-externe jaunâtre. Râpe stridulatoire longue de 3,05 mm et munies de 87 dents. Genoux postérieurs faiblement rembrunis, bruns.

**Tibias postérieurs** actuellement jaunâtres. Épines jaunâtres à la base, noires à l'apex ; il y a 13 épines au bord externe sur le tibia gauche, 12 sur le tibia droit, et 11 épines au bord interne sur le tibia gauche, 12 sur le tibia droit.

**Tarses.** Arolium bien développé, dépassant un peu le milieu des griffes, fortement élargi vers l'apex.

**Tegmina** uniformément brun assez clair ; stigma blanc présent vers la base du tiers postérieur. Largeurs maximales du champ C et du champ M à peu près équivalentes (légèrement supérieure chez C).

(**Ailes postérieures** non visibles).

**Dimensions.** Longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex des tegmina : 19,8 mm, longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex des fémurs postérieurs en position horizontale : 18,4, dépassement des ailes au repos par les tegmina : -0,03 [ce sont les ailes qui dépassent les tegmina], longueur des yeux : 1,97, largeur minimale du vertex et de l'espace interoculaire : 0,95, longueur du sillon sous-oculaire : 1,37, longueur de l'antenne : 8,96, longueur du pronotum : 3,92, longueur de la prozone du pronotum : 2,01, longueur des tympanes : 1,17, largeur minimale des tympanes : 0,31, longueur du tegmen : 14,2, longueur du champ médian du tegmen : 7,7, distance entre le centre du stigma et l'apex tegminal : 4,7, largeur maximale du champ M : 0,50, largeur maximale du champ sous-costal : 0,32, longueur du fémur postérieur : 10,1, largeur maximale de ce fémur postérieur : 2,76, nombre total de dents stridulatoires sur le fémur de droite (elles sont régulièrement espacées) : 87, longueur de cette râpe stridulatoire : 3,05.

**Indices de microptérie.** (E / stigma) x 10 = 30. (F / E) x 100 = 71. **Indices d'holoptérie.** ([E\_F] / E) x 100 = 10. ([E\_F] / F) x 100 = 14. **Indice de brachyptérie.** ([E\_Aile] / E) x 100 = -0,23.

La **série type** comprend aussi 12 paratypes ♂♂ et 9 paratypes ♀♀, tous récoltés avec l'holotype. L'holotype et un paratype ♀ seront donnés prochainement au Musée National des Sciences Naturelles (MNCN-CSIC) de Madrid, un couple de paratypes sera donné au MNHN de Paris, un couple de paratypes ira dans la collection B. Defaut, les autres paratypes resteront dans la collection V. Noguerales (Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos, IREC).

### 4. Description de l'holotype de *Gomphocerippus armoricanus* (Defaut, 2015.), ssp. *provincialis* nov.

L'holotype et le reste de la série type ont été récoltés le 22 IX 2018 par l'un d'entre nous (Bernard Defaut) aidé par d'autres membres de l'association *Ascete*, sur la *PlatEAU de Saint-Laurent*, commune de Saint-May (Drôme, France).

La localité type est une garide subméditerranéenne à genêt scorpion et buis, avec aussi la staeheline, l'aphyllanthe, le chêne pubescent et le cornouiller sanguin. Substrat carbonaté, pente de 10° orientée vers le sud-ouest. Coordonnées Greenwich : W 5,33964°, N 44,42512° ; altitude : 705 m. Station Dr 2291 du récolteur.

Échantillon décrit sur le sec. L'exemplaire est en bon état, mais il manque la patte arrière droite (sur aucun des paratypes possédant les deux pattes postérieures il n'a été possible de faire autant de mesures que sur cet exemplaire). (Photo de l'habitus actuel en annexe III).

**Tête.** Dessus de la tête assez globuleux. Occiput brun-mauve latéralement, gris au milieu, et avec de chaque côté un sillon peu profond séparant les deux teintes, divergeant vers l'arrière et de couleur brun foncé. Vertex de contour pentagonal, un peu creusé (moins profondément que chez le néotype de *G. binotatus*), bordé (sauf à l'arrière) de carènes bien saillantes ; pas de carène médiane. Fovéoles temporales allongées, un peu enfoncées, bordées tout autour par une carène assez saillante. Face sublisse ; front oblique ; côte frontale sillonnée superficiellement, à bourrelets latéraux resserrés au niveau de l'ocelle médian, divergeant peu ensuite vers le bas. Yeux globuleux, uniformément brun doré. Antennes filiformes, longues de 9,3 mm, composées de 25 articles.

**Disque du pronotum.** Prozone allongée longitudinalement, à peine bombée dorsalement vers le milieu, sublisse mais avec quatre gros points enfoncés (assez superficiels) dans la moitié postérieure ; bord antérieur à peine convexe vers l'avant. Sillon typique bien marqué, sinueux, interrompant les trois carènes. Métazone un peu plus large au milieu qu'elle n'est longue, superficiellement ponctuée. Carènes latérales assez saillantes, divergeant bien vers l'avant dans la moitié antérieure de la prozone, également vers l'arrière de la prozone et sur la métazone ; bord postérieur fortement convexe vers l'arrière.

**Paranotum.** Prozone surtout lisse, mais faiblement ridée au haut de la métazone. Angle inféro-postérieur du paranotum arrondi.

**Espace mésosternal** un peu transverse, subrectangulaire.

**Épiprocte** non visible ; sur un des topotypes il semble conforme à ce qui a été noté pour le néotype de *G. binotatus* : silhouette pentagonale, deux saillies obliques vers la base, pilosité abondante.

**Plaque sous-génitale** conique, très courte, arrondie à l'apex.

**Cerques** en cône faiblement rétréci vers l'apex, et un peu aplati latéralement

**Fémurs postérieurs** avec le dessus brun foncé maculé de deux taches beige clair. Face interne brun foncé sur la moitié basale, brun-roux sur la moitié apicale, et avec une bande transverse jaune vif entre ces deux teintes. Face externe brune ; la carène inférieure porte une série de petites taches jaunes. Face inféro-externe jaune vif dans la moitié basale, passant à un brun orangé dans la moitié distale. Un anneau apical jaune clair. Râpe stridulatoire longue de 3,3 mm et munie de 101 dents.

**Tibias postérieurs** rouge foncé, éclairci à l'apex. Un anneau jaune clair à la base. Épines rouges à la base, noires à l'apex ; sur le tibia gauche il y a 13 épines au bord externe, et 12 au bord interne.

**Tarses.** Arolium bien développé, dépassant un peu le milieu des griffes, fortement élargi vers l'apex.

**Tegmina** bruns, avec des reflets dorés ; stigma blanc-châtre, situé vers la base du tiers postérieur. Largeurs maximales du champ C et du champ M à peu près équivalentes (le champ C étant légèrement plus large).

(Ailes postérieures non visibles)

**Dimensions.** Longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex des tegmina : 20,1 mm, longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex des fémurs postérieurs en position horizontale : 18,9, dépassement des ailes au repos par les tegmina : 0,11, longueur des yeux : 1,95, largeur minimale du vertex et de l'espace interoculaire : 0,88, longueur du sillon sous-oculaire : 1,32, longueur de l'antenne : 9,3, longueur du pro-

notum : 3,57, longueur de la prozone du pronotum : 1,76, largeur minimale des tympans : 0,23, longueur du tegmen de droite : 14,9, longueur du champ médian du tegmen : 8,2, distance entre le centre du stigma et l'apex tegminal : 4,7, largeur maximale du champ M : 0,56, largeur maximale du champ sous-costal : 0,40, longueur du fémur postérieur de gauche : 10,5, largeur maximale de ce fémur postérieur : 2,81, nombre total de dents stridulatoires sur le fémur de gauche (elles sont régulièrement espacées) : 101, longueur de cette râpe stridulatoire : 3,34.

**Indices de microptérie.** (E / stigma) x 10 = 32. (F / E) x 100 = 70. **Indices d'holoptérie.** ([E\_F] / E) x 100 = 8. ([E\_F] / F) x 100 = 11. **Indice de brachyptérie.** ([E\_Aile] / E) x 100 = 0,76.

La **série type** comprend aussi 12 ♂♂ paratypes et 7 ♀♀ paratypes, tous récoltés avec l'holotype. L'holotype et un paratype ♀ seront donnés au MNHN de Paris, un couple de paratypes sera donné au Musée National des Sciences Naturelles (MNCN-CSIC) de Madrid, un autre couple de paratypes sera donné à V. Noguerales, les 10 autres paratypes ♂♂ et les 4 autres paratypes ♀♀ resteront dans la collection B. Default.

## ANNEXE II ORIGINE GÉOGRAPHIQUE DES ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS

Les noms des taxons sont ceux adoptés au terme de la présente étude.

Abréviations utilisées pour les personnes : **BD** = Bernard DEFAUT, **BDu** = Benoît DUHAZÉ, **DM** = Didier MORIN, **JPM** = Jean-Philippe MAUREL, **LV** = Lionel Valladares, **SD** = Samuel DANFLOUS, **SJ** = Stéphane JAULIN, **SP** = Stéphane PUISSANT, **VNR** = Víctor NOGUERALEs RODRIGUEZ.

Autres abréviations : **coll.** = collection, **rec.** = récolteur.

### 1. *Gomphocerippus binotatus* (Charpentier, 1825), **ssp. binotatus** (27 exemplaires ♂♂, 28 exemplaires ♀♀)

Serra da Estrela (Beira Alta, Portugal), N 40,317320° ; W 7,568410°, 1 600 m, 12 IX 2013, le ♂ **NEOTYPE**, 5 ♂♂ et 1 ♀ **topotypes**, VNR rec. et coll. \_\_ Route Covilla-Manteigas, Serra da Estrela (Beira Alta, Portugal), ≈ N 40,326°, ≈ W 7,608°, ≈ 1950 m, 22 VIII 2007, 1 ♂ DM récolteur et collection. \_\_ Sabugueiro, Route de Manteigas, Serra da Estrela (Beira Alta, Portugal), ≈ N 40,3989°, ≈ W 7,6280°, 1 200 m, 23 VIII 2007, 1 ♂ et 1 ♀, DM rec. et coll. \_\_ Formation à Génistées (zone brûlée), vers Guarda, Serra da Estrela (Beira Alta, Portugal), ≈ N 40,539°, ≈ W 7,380°, ≈ 1130 m, 14 VIII 2007, 1 ♂ et 1 ♀, DM rec. et coll. \_\_ Lucenza (Orense, Espagne), ≈ N 41,956°, ≈ W 7,617°, ≈ 850 m, 25 VIII 2007, 1 ♂ et 1 ♀, DM rec. et coll. \_\_ Formation à Génistées, Peña de Francia (Salamanca, Espagne), N 40,5143°, W 6,1696°, 1 7000 m, 13 VIII 2007, 1 ♂ et 1 ♀, DM rec. et coll. \_\_ Formation à *Cytisus oromediterraneus*, Puerto Serranillos, Sierra de Gredos (Avila, Espagne), N 40,30749°, W 4,94754°, 1575 m, 23 VIII 2013, 1 ♂ et 1 ♀, VNR rec. et coll. \_\_ Formation à *Cytisus oromediterraneus*, Puerto del Pico (Avila, Espagne), N 40,32179°, W 5,013875°, 1 400 m, VIII 2013, 1 ♂ et 2 ♀♀, VNR rec. et coll. \_\_ Formation à *Cytisus oromediterraneus*, Puerto de Casillas, Sierra de Gredos (Avila, Espagne), N 40,34345°, W 4,57510°, 1 465 m, 23 VIII 2013, 1 ♀, VNR rec. et coll. \_\_ El Puente (Zamora, Espagne), ≈ N 42,083°, ≈ W 6,641°, ≈ 900 m, 24 VIII 2007, 1 ♂ et 1 ♀, DM rec. et coll. \_\_ Formation à *Cytisus* et *Retama monosperma*, Puerto del Lanchar (Toledo, Espagne), N 39,5214°, W 4,3769°, 1 068 m, 12 VIII 2013, 1 ♂, VNR rec. et coll. \_\_ Pradales

(Madrid, Espagne), N 41,45611°, W 3,70889°, 1 250 m, 08 VII 1989, 2 ♂♂, DM réc. et coll. Formation à *Cytisus oromediteraneus*, Puerto de la Moruera (Madrid, Espagne), N 40,8301°, W 3,8305°, 1 790 m, IX 2014, 1 ♂ et 1 ♀, VNR réc. et coll. Puerto Somosierra (Madrid, Espagne), N 41,13103°, W 3,58044°, 1 430 m, 11 VIII 2013, 1 ♂ et 1 ♀, VNR réc. et coll. Puerto de la Queserra (Madrid, Espagne), N 41,2158°, W 3,4204°, 1 730 m, 11 VIII 2013, 1 ♂ et 1 ♀, VNR réc. et coll. Pico Abantos [= Puerto Malagón] (Madrid, Espagne), N 40,61667°, W 4,15000°, 1 740 m, 23 VII 2013, 1 ♀, VNR réc. et coll. Salinas de Pisuerga (Palencia, Espagne), N 42,85056°, W 4,38361°, 950 m, 09 IX 1999, 1 ♂ et 1 ♀, DM réc. et coll. Puerto de Palombera, Cabué-miga / Campoo (Santander, Espagne), N 43,0636°, W 4,2325°, 1 260 m (d'après les coordonnées de DM reportées sur Google Earth, lequel indique par ailleurs l'altitude de 1 100 m), 08 IX 1999, 2 ♂♂ et 4 ♀♀, DM réc. et coll. Ezcarai, col de San Lorenzo, Sierra de la Demanda (Logroño, Espagne), N 42,23611°, W 2,96917°, 2 000 m, 19 X 1989, 1 ♂ et 4 ♀♀, DM réc. et coll. San Millán de la Cogolla (Logroño, Espagne), N 42,23833°, W 2,93278°, 1 700 m, 25 VIII 1990, 3 ♂♂ et 5 ♀♀, DM réc. et coll.

**1<sup>bis</sup>. Population « anormale » du Haut-Urgel** (et exclue des résultats principaux) (1 exemplaire ♂ et 4 exemplaires ♀♀)

Garide à *Cytisus scorpius*, Montan de Tost (Lérida, Espagne), N 42,239114°, E 01,372835°, 1 150 m, 27 VII 1983, 1 ♂ et 4 ♀♀, BD réc. et coll.

[Commentaires dans le paragraphe 4 de la discussion].

**2. *Gomphocerippus binotatus* (Charpentier, 1825), ssp. *ibericus* nov.** (34 exemplaires ♂♂ et 42 exemplaires ♀♀)

Serra de Monchique (Algarve, Portugal), N 37,3155°, W 8,5904°, 910 m, 14 IX 2013, 1 ♂ et 1 ♀, VNR réc. et coll. Route de Foia, Serra de Monchique (Algarve, Portugal), ≈ N 37,312°, ≈ W 8,578°, 700 m, 17 VIII 2007, 2 ♂♂ et 2 ♀♀, DM réc. et coll. Atajate (Malaga), N 36,64757°, W 5,23639°, 800 m, [station « E 0037 » du récolteur], 05 VII 1983, 1 ♂ et 1 ♀, BD réc. et coll. Route C 339, Puerto de Alizar, Serranía de Ronda (Malaga, Espagne), [coordonnées Greenwich non repérées], 400 m, 22 VI 1998, 1 ♂, DM réc. et coll. Formation à *Echinopartium boisieri*, Pico Maroma, Sierra de Tejada / Almirajara (Malaga, Espagne), N 36,9187°, W 4,0668°, 1 595 m, IX 2013, 1 ♂ et 1 ♀, VNR réc. et coll. Formation à *Cytisus scoparius*, Puerto del Pinar (Granada, Espagne), N 38,0463°, W 2,4851°, 1 660 m, 14 VIII 2013, 1 ♂ et 1 ♀, VNR réc. et coll. Formation à *Erinacea anthyllis*, Sierra de Baza (Granada, Espagne), N 37,2273°, W 2,7521°, 1 875 m, 16 VIII 2013, 1 ♂, VNR réc. et coll. Formation à Génistéés, 2 km au N de la Losa, Sierra de la Sagra (Granada, Espagne), N 37,9839°, W 2,5954°, 1 430 m, 07 VII 1993, 2 ♀♀, DM réc. et coll. La Losa, Sierra de la Sagra (Granada, Espagne), N 37,9550°, W 2,5655°, 2 100 m, 07 VII 1993, 1 ♂ et 3 ♀♀, DM réc. et coll. Formation à *Erinacea anthyllis*, Barranco de Molina, Sierra de Maria (Almeria, Espagne), N 37,6621°, W 2,2467°, 1 670 m, 16 VIII 2013, 1 ♂ et 1 ♀, DM réc. et coll. Formation à *Erinacea anthyllis*, Poyotello (Jaén, Espagne), N 38,1195°, W 2,6165°, 1 600 m, 14 VIII 2013, 2 ♀♀, VNR réc. et coll. Formation à *Echinopartium*, La Pandera (Jaén, Espagne), N 37,6369°, W 3,8059°, 1 510 m, 17 VIII 2013, 1 ♂ et 1 ♀, VNR réc. et coll. Formation à *Erinacea anthyllis*, Puerto Llano, Sierra de Cazorla (Jaén, Espagne), N 37,8106°, W 2,9626°, 1 770 m, IX 2013, 1 ♂ et 2 ♀♀, VNR réc. et coll. Formation en coussins, Siles, sierra de Cazorla (Jaén, Espagne), N 38,37148°, W 2,49683°, 1 460 m, 09 IX 2011, 3 ♂♂ et 3 ♀♀, DM réc. et coll. La Cumbre, Homos de Segura, Sierra de Cazorla (Jaén, Espagne), N 38,21307°, W 2,64926°, 1 580 m, 09 IX 2011, 1 ♂ et 1 ♀, DM réc. et coll. Formation à *Echinopartium anthyllis*, Pico Almenaras, Sierra de Alcaraz (Albacete, Espagne), N 38,5435°, W

2,4402°, 1 655 m, 14 VIII 2013, le ♂ **HOLOTYPE** et une ♀ **PARATYPE**, VNR réc. et coll. Formation à *Cytisus*, Fuente de la Carrasca, Sierra de la Cabras (Albacete, Espagne), 14 VIII 2013, N 38,0455°, W 2,3961°, 1 530 m, 1 ♂ et 1 ♀, VNR réc. et coll. Vers Pico Almenara, piste du Puerto de Barrancazo (Albacete, Espagne), N 38,54345°, W 2,45513°, 1 540 m [le récolteur a indiqué "561 m"], 11 VI 2009, 2 ♂♂, DM réc. et coll. Puerto del Barrancazo (Albacete, Espagne), N 38,5767°, W 2,4186°, 1 430 m [le récolteur indique « 1560 m »], 11 VII 2009, 1 ♀, DM réc. et coll. Puerto de Crucetillas (Albacete, Espagne), N 38,5275°, W 2,4249°, 1 480 m [le récolteur a indiqué « 1 432 m »], 12 VII 2009, 3 ♀♀, DM réc. et coll. Cumbres de Valencia (Valencia, Espagne), N 38,9021°, W 0,7953°, 700 m, 14 VII 1993, 1 ♂ et 2 ♀♀, DM réc. et coll. Garide sur calcaire (SX4), Campillos-Sierra (Cuenca, Espagne), N 40,12544°, W 1,69579°, 1 300 m, [station « E 0044 » du récolteur], 09 VII 1983, 1 ♂ et 1 ♀, BD réc. et coll. Torre de Arcos (Teruel, Espagne), N 40,7364°, W 0,0777°, 900 m, 27 VII 1991, 2 ♀♀, DM réc. et coll. Garide calcaire (SX3), Corbalán (Teruel, Espagne), N 40,404984°, W 1,016277°, 1 260 m, [station « E 0045 » du récolteur], 09 VII 1983, 1 ♂ et 1 ♀, BD réc. et coll. Cabigordo (col) (à 6 km de Corbalán, Teruel, Espagne), N 40,419988°, W 0,941498°, 1 550 m, [station « E 0047 » du récolteur], 09 VII 1983, 1 ♂, BD réc. et coll. Landine à xérophytes en coussins (SX4), Sierra de la Rocha, Cantavieja (Teruel, Espagne), N 40,539201°, W 0,484904°, 1 600 m, [station « E 0021 » du récolteur], 1 ♂ et 1 ♀, BD réc. et coll. Garrigue calcaire (SH3), masías de los Barrancos, Ejulve (Teruel, Espagne), N 40,700385°, W 0,547512°, 1 000 m, [station « E 0009 » du récolteur], 4 ♂♂ et 4 ♀♀ les 06 et 07 IX 1980, et 1 ♂ le 17 IX 1982, BD réc. et coll. La Tosquilla, Ejulve (Teruel, Espagne), N 40,79159°, W 0,59964°, 1 070 m, 22 VII 1966 (!), 1 ♂, BD réc. et coll. Garrigue (SX3/4), col de Majalinos, Ejulve (Teruel, Espagne), N 40,75200°, W 0,59600°, 1 450 m, 21 VII 1983, 1 ♂, BD réc. et coll. à 1,8 km au SW d'Ejulve (Teruel, Espagne), N 40,767295°, W 0,5716°, 1 114 m, 17 X 2015, 1 ♂ et 1 ♀, BD réc. et coll. à 4 km au NE d'Ejulve (Teruel, Espagne), N 40,78905°, W 0,53331°, 1 100 m, [station « E 0077 » du récolteur], 19 VI 2006, 1 ♀, BD réc. et coll. garide (SX3/4), Val de la Agustina, Las Cuevas-de-Cañart (Teruel, Espagne), N 40,73293°, W 0,47034°, 1 150 m, [station "E 0092" du récolteur], 18 X 2015, 2 ♀♀, BD réc. et coll. Garrigue calcaire, Sero, Artesa-de-Segre (Lerida, Espagne), N 41,881233°, E 01,112876°, 400 m, [station "E 0027" du récolteur], 02 VIII 1981, 1 ♂, BD réc. et coll.

**2<sup>bis</sup>. Un exemplaire ♂ considéré comme aberrant** (et exclu des résultats principaux) :

Clairière à fougères, piste au sud du Puerto de Crucetillas (Albacete, Espagne), N 38° 31,849', W 2° 12,607', 11 VII 2009, 1 ♂, D. Morin réc. et coll.

[Les valeurs discordantes sont : largeur maximale de la tête entre le bord externe des joues 3,46, largeur de la face au niveau du clypeus, mesurée entre le bord externe des carènes latérales 2,51, largeur maximale du champ sous-costal 0,56, rapport entre largeurs maximales du champ costal et du champ sous-costal 0,89 ; par ailleurs les pattes postérieures sont dépourvues d'anneau clair.]

**3. *Gomphocerippus binotatus* (Charpentier, 1825), ssp. *beticus* nov.** (18 exemplaires ♂♂ et 19 exemplaires ♀♀).

Puerto de la Ragua, Sierra Nevada (Granada, Espagne), N 37,11648°, W 3,02602°, 2 100 m, 17 VIII 2013, le ♂ **HOLOTYPE**, 12 ♂♂ **PARATYPES** et 9 ♀♀ **PARATYPES**, VNR réc. et coll. Même endroit mais altitude de 2 000 m, 29 VII 1991, 2 ♂♂, DM réc. et coll. Loma de Pietra Blanca, Sierra Nevada (Granada, Espagne), N 37,01304°, W 3,3036°, 2 700 m (sommet de SX4), 30 VII 1991, 3 ♂♂ et ♀, DM Réc. et coll. Formation à

*Genista baetica*, Campos de Otero, Sierra Nevada (Granada, Espagne), N 37,1101°, W 3,4051°, 2 300 m, 13 VIII 2013, 1 ♀, VNR réc. et coll. Route Granada – Veleta, Sierra Nevada (Granada, Espagne), N 37,0990°, W 3,4055°, 2 100 m, 1 ♀, DM réc. et coll. Collado de las Salina, Sierra Nevada (Granada, Espagne), N 37,1155°, W 3,4224°, 2 200 m, 1 ♀.

**3<sup>bis</sup>. Un exemplaire ♀ non identifié formellement**  
(exclu des résultats) :

Route Capileira – Veleta, Sierra Nevada (Granada, Espagne), N 36,9862°, W 3,3141°, 2 500 m, 30 VII 1991, 1 ♀, DM réc. et coll.

[Commentaire plus haut, dans le paragraphe consacré à la caractérisation biométrique des ♀♀ de *G. b. beticus*]

**4. *Gomphocerippus armoricanus* (Defaut, 2015), ssp. *armoricanus* stat. nov.** (26 exemplaires ♂♂ et 41 exemplaires ♀♀).

Lande à *Ulex*, Bodélio, Malansac (Morbihan, France), N 47,69881°, W 2,27956°, 70 m, [station Mo 0075 du récolteur (= Mo 1978 !)], le ♂ **HOLOTYPE** et 2 **PARATYPES** ♀♀ récoltés le 16 VIII 1978, et 5 **PARATYPES** ♂♂ et 7 **PARATYPES** ♀♀ récoltés le 24 VIII 2010 ; l'holotype ♂ et 1 paratype ♀ dans la coll. MNHN, les autres paratypes dans la coll. BD. Même endroit, 27 VIII 2014, 1 ♂ et 1 ♀, VNR réc. et coll. Réserve naturelle du Pinail, Vouneuil (Vienne), N 46,6984°, E 0,5153°, 130 m, 24 VI 1989, 1 ♀, DM réc. et coll. Pinède du phare de la Coubre (La Tremblade, Charente-Maritime), N 45,6970°, W 1,2324°, 10 m, [station CM 0068a du récolteur], 12 VIII 1981, 1 ♂ et 1 ♀, BD réc. et coll. Les Combots, Saint-Palais-sur-mer (Charente-Maritime, France), ≈ N 45,663°, ≈ W 1,111°, ≈ 20 m, [station CM 0660 du récolteur], 07 VII 1997, 1 ♀, BD réc. et coll. Pinède de la Pointe Espagnole, La Tremblade (Charente-Maritime, France), ≈ N 45,782°, ≈ W 1,230°, ≈ 5 m, [station CM 0318 du récolteur], 10 VIII 1983, 1 ♀, BD réc. et coll. Vendays-Montalivet (Gironde, France), N 45,3533°, W 1,0876°, 03 m, 25 VIII 1991, 1 ♂ et 1 ♀, DM réc. et coll. Saumos (Gironde, France), N 44,9240°, W 0,9890°, 30 m, 12 IX 1984, 4 ♀♀, DM réc. et coll. Dunes, Le Porge-Océan (Gironde, France), N 44,8431°, W 1,1875°, 20 m, 12 IX 1984, 2 ♂♂ et 1 ♀, DM réc. et coll. Gujan-Mestras (Gironde, France), N 44,6140°, W 1,0630°, 10 m, 01 IX 1991, 1 ♀, DM réc. et coll. Cazaux (Gironde, France), N 44,5270°, W 1,1530°, 20 m, 2 ♂♂ récoltés le 28 VII 1973, et 1 ♀ récoltée le 17 VII 1973, DM réc. et coll. Lande à genêts, réserve naturelle des prés salés d'Arès et de Lège-Cap-Ferret (Gironde, France), N 44,76942°, W 1,17092°, 04 m, 2 ♀♀, BDu réc. et coll. Le Grand Crohot, Lège-Cap-Ferret (Gironde, France), N 44,79734°, W 1,20889°, 10 m, 23 VIII 2009, 1 ♀, BDu réc. et coll. ptéridaie de la clairière des Péteuils, étang de Cousseau, Lacanau (Gironde, France), N 45, 04249°, W 1,14473°, 20 m, 11 IX 2010, BDu, 2 ♂♂ et 2 ♀♀, réc. et coll. Secteur Aureilhan / Pontenx (Landes, France), ≈ N 44,232°, ≈ W 1,168°, ≈ 10 m, VII 2005, 1 ♂ et 2 ♀♀, LV réc., coll. BD. Soustons (Landes, France), ≈ N 43,743°, ≈ W 1,340°, ≈ 20 m, 18 VI 2008, 1 ♀, SD réc., coll. BD. Lande à *Ulex* au col de Lizarieta, Sare (Pyrénées-Atlantiques, France), N 43,26934°, W 1,62096°, 604 m, 01 XI 2009, 1 ♂ et 1 ♀, BDu réc. et coll. Même endroit, même date (station « PA 1922 » du récolteur, 1 ♂ et 1 ♀, BD réc. et coll. Lande sèche, Étang des Landes, Échougnac (Dordogne, France), N 45,11633°, E 0,26299°, 85 m, 16 VIII 2013, 1 ♀, BDu réc. et coll. Lande sèche, Bois de Desmond, La Jemaye (Dordogne, France), N 45,16213°, E 0,24107°, 90 m, 16 VIII 2013, 1 ♀, BDu réc. et coll. Lande écorchée à *Calluna* et *Ulex*, Lavercantière (Lot, France), N 44,62573°, E 1,34880°, 280 m, [station « L 1273 » du récolteur], 16 IX 2001, 2 ♂♂ et 2 ♀♀, BD réc. et coll. friche, avec *Ulex*, Le Vigan (Lot, France), N 44,75291°, E 1,42253°, 250 m, [station « L 1294 » du récolteur], 24 IX 2001, 1 ♀, BD réc. et coll. Lande du Clapié,

Lacaune (Tarn, France), N 43,6810°, E 2,7390°, 1 200 m, 28 VII 2009, 1 ♂, SD réc., coll. BD. Lande du Tsaquarello, Nages (Tarn, France), N 43,6440°, E 2,7520°, 850 m, 28 VII 2009, 1 ♀, SD réc., coll. BD. Nages (Tarn, France), ≈ N 43,6750°, ≈ E 2,7750°, ≈ 850 m, 08 VIII 2006, 1 ♂, JPM réc., coll. BD. Lande à *Cytisus oromediterraneus*, La Pistoulière, Murat-sur-Vèbre (Tarn, France), N 46,6405°, E 2,8223°, 1 000 m, 29 IX 2017, 4 ♂♂ et 3 ♀♀, SD réc., coll. BD.

**4<sup>bis</sup>. Population « anormale »** du col d'Erroyrondi, dans les Pyrénées-Atlantiques (et exclue partiellement des résultats principaux) (7 exemplaires ♂♂ et 7 exemplaires ♀♀).

Lande à *Ulex gallii*, col d'Erroyrondi Larrau (Pyrénées-Atlantiques, France), N 42,998027°, W 0,976865°, 1 330 m, [station PA 1918 du récolteur], 29 IX 2009, 7 ♂♂ et 7 ♀♀, BD réc. et coll.

[Commentaires plus haut, dans le paragraphe consacré à la caractérisation biométrique des sous-espèces de *G. armoricanus*.]

**5. *Gomphocerippus armoricanus* (Defaut, 2015), ssp. *provincialis* nov.** (34 exemplaires ♂♂ et 25 exemplaires ♀♀).

Garide à *Cytisus scorpius* (SX3), Ormolac (Ariège, France), N 42,81168°, E 1,64448°, 600 m, [station A 0491 du récolteur], 22 VIII 1994, 2 ♂♂ et 1 ♀, BD réc. et coll. Garide à *Genista scorpius* (SX3), Miglos (Ariège, France), N 42,7950°, E 1,6070°, 980 m, 18 IX 2018, 1 ♂ et 1 ♀, SD réc., coll. BD. Montalba-le-Château (Pyrénées-Orientales, France), N 42,7023°, E 2,56586°, 400 m, 20 VII 1999, 1 ♀, SP réc. et coll. Même endroit, 20 IX 2003, 1 ♀, BD réc. et coll. Sous le col de Fontfroide, Fraïsse-sur-Agout (Hérault, France), N 43,60171°, E 2,83684°, 950 m, 01 IX 1996, 3 ♂♂ et 2 ♀♀, DM réc. et coll. Cirque dolomitique, Mourèze (Hérault, France), ≈ N 43,6170°, ≈ E 3,3540°, ≈ 230 m, 21 IX 1993, 1 ♀, DM réc. et coll. Garigue, Péret (Hérault, France), N 43,58307°, E 3,39570°, 270 m, 1 ♂ et 2 ♀♀, DM réc. et coll. Combe du Creu, Fons-sur-Lussan (Gard, France), N 44,195758°, E 4,30637°, 250 m, 20 VII 2008, 2 ♂♂, SJ réc. et coll. La Grangette, Berrias (Ardèche, France), N 44,41373°, E 4,19867°, 200 m, 20 VII 2009, 3 ♂♂ et 1 ♀, DM réc. et coll. Les Martins, Chandolas (Ardèche, France), N 44,41580°, E 4,24280°, 170 m, 20 VI 2009 : 5 ♂♂ et 5 ♀♀, et 24 VIII 2009 : 2 ♂♂ et 1 ♀, DM réc. et coll. Salavas (Ardèche, France), ≈ N 44,392°, ≈ E 4,377°, ≈ 100 m, 25 VII 1982, DM réc. et coll. Garide à *Genista scorpius* et *Buxus* (SX3), Plateau de Saint-Laurent, Saint-May (Drôme, France), N 44,42518°, E 5,33958°, 705 m, [station Dr 2291 du récolteur], 22 IX 2018, le ♂ **HOLOTYPE**, 12 ♂♂ **PARATYPES** et 7 ♀♀ **PARATYPES**, BD (& al.) réc. La Lauze, Blauvac (Vaucluse, France), N 44,48183°, E 5,270567°, 580 m, 14 VII 2010, 2 ♂♂ et 1 ♀, DM réc. et coll.

**5<sup>bis</sup>. Population « anormale »** de la montagne d'Aret (massif de l'Espinouse),

Rosis (Hérault, France), N 43,6456°, E 2,9753°, 1 070 m, 16 VIII 2008, 3 ♀♀, SJ réc. et coll.

**6. *Gomphocerippus atlasi* (Defaut, 1987) stat. nov.** (4 exemplaires ♂♂ et 3 exemplaires ♀♀).

Bab-Bou-Idir, massif du Tazekka (Moyen-Atlas septentrional) (Taza – Al Hoceima, Maroc), N 34,07547°, W 4,123132°, 1 500 m, [station M 0262 de l'auteur], 17 X 1984, le ♂ **HOLOTYPE**, 2 **PARATYPES** ♂♂ et 2 **PARATYPES** ♀♀, BD réc. : l'holotype ♂ et 1 paratype ♀ dans la coll. MNHN, les autres paratypes dans la coll. BD. Même lieu dit, 31 VIII 2013, 1 ♂ et 1 ♀, VNR réc. et coll.

**ANNEXE III**  
**HABITUS DES TYPES DES TAXONS ÉTUDIÉS**



*Gomphocerippus binotatus binotatus*  
Néotype ♂



*Gomphocerippus binotatus ibericus*  
Holotype ♂



*Gomphocerippus binotatus beticus*  
Holotype ♂



*Gomphocerippus armoricanus armoricanus*  
Paratype ♂



*Gomphocerippus armoricanus provincialis*  
Holotype ♂

**Remerciements.** Le premier auteur remercie chaleureusement les personnes qui ont mis à sa disposition du matériel d'étude, cette fois encore : Benoît DUHAZÉ, Didier MORIN, Jean-Philippe MAUREL, Lionel VALLADARES, Samuel DANFLOUS, Stéphane JAULIN et Stéphane PUISSANT.

**Agradecimientos.** Víctor Nogueras agradece a Joaquín ORTEGO y Pedro J. CORDERO su inestimable supervisión y ayuda al desarrollo de su Tesis Doctoral, así como su valiosa contribución a los trabajos que de la misma se desprenden. Dichos trabajos fueron financiados por el Ministerio de Economía y Competitividad y el Fondo Social Europeo (proyectos CGL2011-25053, CGL2014-54671-P, CGL2016-8742-R), la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha – Fondo Social Europeo (proyectos: POII10-0197-0167, PEII-2014023-P) y el Fondo Europeo para el Desarrollo Regional (proyecto: UNCM08-1E-018). Durante su Tesis Doctoral, Víctor Nogueras disfrutó de una beca-contrato FPI (BES-2012-053741) del Ministerio de Economía y Competitividad.