

## À propos de la synonymisation d'*Omocestus navasi* Bolivar avec *Omocestus antigai* (Bolivar) effectuée par TONZO & al. en 2019

Stéphane PUISSANT<sup>1</sup> & Bernard DEFAUT<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Muséum – Jardin des Sciences, mairie de Dijon, CS 73310, F-21033 Dijon Cedex (France). <spuissant@ville-dijon.fr>

<sup>2</sup> Quartier Babi, F-09400 Bédailhac-et-Aynat. <bdefaut@orange.fr>

**Résumé.** Dans une étude récente (TONZO & al., 2019) les auteurs ont conclu en synonymisant *Omocestus navasi* Bolivar avec *Omocestus antigai* (Bolivar). Cependant leur arbre phylogénétique nous paraît confirmer, plutôt qu'infirmier, l'existence d'*O. navasi* comme espèce distincte d'*O. antigai*. Pour notre part, et grâce à un travail sur des enregistrements du commerce et à une analyse de la littérature, nous montrons que les spectres moyens sont bimodaux chez *O. antigai* et uni-modaux chez *O. navasi*, les stridulations d'appel nuptial d'*O. antigai* se caractérisant en effet par la présence de deux pics de fréquences moyennes dominantes dans la courbe du spectre d'amplitude linéaire. D'un autre côté les différentes analyses de délimitation d'espèces pratiquées par les auteurs suggèrent la présence de sous-espèces ou d'espèces cryptiques. Tout cela incite à reprendre ce problème taxinomique dans son ensemble, en associant cette fois biologie moléculaire, morphologie, biométrie et comportement acoustique. Il sera alors possible de mieux caractériser les taxons en présence.

**Mots clés.** Acoustique ; *Omocestus antigai*, *Omocestus navasi* ; stridulations d'appel nuptial ; synonymisation.

**Abstract.** In a recent study (TONZO & al., 2019) the authors lead to the synonymy of *Omocestus navasi* Bolivar with *Omocestus antigai* (Bolivar). However, their phylogenetic tree confirms, rather than denies, the existence of *O. navasi* as a distinct species of *O. antigai*. For our part, and through a work on commercial recordings and an analysis of the literature, we show that the mean spectrum of the dominant medium frequencies are bimodal in *O. antigai* and uni-modal in *O. navasi*, the calling song of *O. antigai* being characterized by the presence of two peaks of dominant average frequencies in the curve of the linear amplitude spectrum. Moreover the various analyses of species delimitation carried out by the authors suggest the presence of subspecies or cryptic species. All this encourages taking up again this taxonomic problem as a whole in order to take into account molecular biology, morphology, biometric measurements and acoustic behavior. It will be then possible to best characterise the potential taxa involved.

**Keywords.** Acoustic ; calling song ; *Omocestus antigai*, *Omocestus navasi*; synonymisation.

—oOo—

### INTRODUCTION

À partir d'un exemple concret : les relations taxinomiques entre *Omocestus navasi* et *O. antigai*, les auteurs s'efforcent de démontrer que [résumé, page 1, nous traduisons] les récents progrès technologiques et développements conceptuels dans le domaine de l'écologie moléculaire et de la systématique [qui] ont facilité la production de données génomiques et changé le paradigme de l'analyse de la biodiversité, conduisent à l'abandon de la méthode traditionnelle de délimitation des espèces, qui s'appuyait seulement (selon les auteurs) sur des traits morphologiques et écologiques.

Les auteurs ont échantillonné 94 spécimens dans 16 localités réparties dans l'aire totale des deux taxons. Ayant mis en œuvre des données de morphométrie géométrique et des données de polymorphisme nucléotidique (SNP) à l'échelle du génome (ddRAD-Seq) auprès de populations couvrant la distribution complète connue des deux taxons, ils en arrivent à la conclusion suivante : les reconstructions phylogénétiques coalescentes, la délimitation des espèces basées sur le modèle bayésien intégratif et les analyses génétiques du paysage ont révélé que les populations affectées aux deux taxons montrent une distribution spatiale de la variation génétique qui ne correspond pas aux attributions taxinomiques actuelles et est incom-

patible avec la spéciation écologique / environnementale (résumé, page 1). Et plus concrètement (page 14) : les analyses bayésiennes de délimitation des espèces et les données phénotypiques et écologiques n'étaient pas le statut taxinomique actuel du complexe et indiquent que *O. navasi* et *O. antigai* doivent être synonymisés en un taxon unique : *O. antigai*.

### NOTRE ANALYSE DE CE TRAVAIL

**1. L'arbre phylogénétique bayésien** (figure 1 des auteurs, reproduite ci-après)

#### 1-1. Interprétation globale

L'arbre phylogénétique des auteurs fait apparaître une divergence basale en deux clades (*a basal split in two clades*), dont les populations respectives sont distribuées à peu près de part et d'autre du rio Sègre.

Nous constatons que cinq populations, sur les sept qui constituent le clade oriental, ont été attribuées à *antigai* avec les critères « classiques », tandis que sept populations sur les neuf qui constituent le clade occidental ont été attribuées à *navasi*. Nous remarquons par ailleurs que la population « TUR », du clade oriental, est topotypique pour *O. antigai* (Turo de l'Home, Montseny, Barcelona) tandis que la population « MON », du clade occidental, est quasi-topotypique pour *O. navasi* (Puerto de Monrepos, un peu à l'ouest de la sierra de Guara, Huesca).

Dans ces conditions, et malgré la position quelque peu « anormale » de quatre des seize populations (qui sera commentée au paragraphe suivant), comment ne pas envisager sérieusement que chacun des clades corresponde à l'un des deux taxons traditionnels, à savoir *Omocestus antigai* pour le clade oriental et *Omocestus navasi* pour le clade occidental ?

### 1-2. Le cas des populations qui ne sont pas dans le « bon » clade

Sur les quatre populations mal situées, trois sont en position géographique médiane : « BOI », « LLE » et « TOS ». Les deux premières, dotées d'une morphologie *antigai* (selon les auteurs), sont associées au clade occidental *navasi* (mais en limite orientale) ; inversement la troisième population, qui a une morphologie *navasi*, est associée au clade oriental *antigai* (en limite occidentale).

D'après les auteurs eux-mêmes (pages 13-14) il y a flux de gènes entre la population à faciès « *navasi* » « TOS », placée dans le clade *antigai*, et la population *navasi* bien placée « PER » (page 13). Pour ce cas précis les auteurs fournissent donc eux-mêmes l'explication.

Certes, les populations à faciès « *antigai* » mal placées « BOI » et « LLE » n'ont pas révélé de flux de gènes avec les populations *antigai* voisines bien placées, sans doute parce qu'elles sont isolées à une altitude trop haute (comme il est écrit page 14). Il n'empêche que leur position géographique médiane suggère très fortement la possibilité de croisements, éventuellement à une époque antérieure plus froide, qui aurait favorisé la mise en contact.

Il reste le cas du taxon *O. « navasi » bellmanni* décrit récemment par l'un d'entre nous (PUISSANT, 2008), et dont la localité est située à l'extrémité orientale du clade *antigai* (« BAT » = Tour de Batère sur la figure 1 des auteurs), ce qui est en effet anormal.

Il va être nécessaire de réviser soigneusement sa morphologie et surtout d'étudier ses émissions sonores sur des bases nouvelles.

On peut quand même admettre que, globalement, le clade oriental, incluant le taxon *bellmanni*, est bien *antigai* et que le clade occidental est bien *navasi*, avec des populations intermédiaires dans la zone de contact (ce qui est une situation classique). Nous rattachons de fait la sous-espèce *bellmanni* à l'espèce *antigai* : *Omocestus antigai* ssp. *bellmanni* **comb. nov.**

## 2. Résultats des analyses de délimitation d'espèces

Les auteurs indiquent (page 9, figure 2a, tableau 2) que la méthode BFD supporte faiblement un modèle à une seule espèce, mais supporte fortement un modèle à six espèces distinctes : BAT + SET (= espèce nouvelle) ; TOS (= espèce nouvelle) ; CRE + ERR + QUE + **TUR** (= *antigai*) ; PER + SAR + CHI + NER + ESP

(= espèce nouvelle) ; **MON** + BOR (= *navasi*) ; BOI + LLE (= espèce nouvelle).

Ils indiquent aussi que les analyses BPP supportent pleinement (*fully supported*) un modèle à 13 espèces distinctes (pages 9 et 10), distribuées dans deux clades (figure 4, reproduite ici) ; ils insistent (page 11) sur le fait que les populations BOR + MON, NER + SAR, BOI + LLE et SET + BAT sont délimitées de manière consistante comme autant d'espèces distinctes. Ils indiquent encore que les analyses IBP supportent un modèle à 11 espèces (page 9), distribuées dans deux clades (figure 5, non reproduite) ; etc., etc.

Les auteurs résument ainsi la situation (page 13, nous traduisons) : « *En résumé, la forte structure génétique de notre système d'étude et le nombre élevé de loci employés sont susceptibles d'avoir extraordinairement gonflé le nombre d'espèces identifiées par les analyses BPP et BFD et les analyses intégratives mises en œuvre dans IBP ne semblent pas aider à améliorer ce problème* ». Et ils insistent un peu plus loin en ces termes (nous traduisons) : « *Notre système d'étude présente un degré élevé de différenciation génétique (FST moyenne de 0,35) et des estimations extraordinairement élevées de la dérive génétique après divergence pour tous les groupes génétiques déduits par l'analyse de la structure.* »

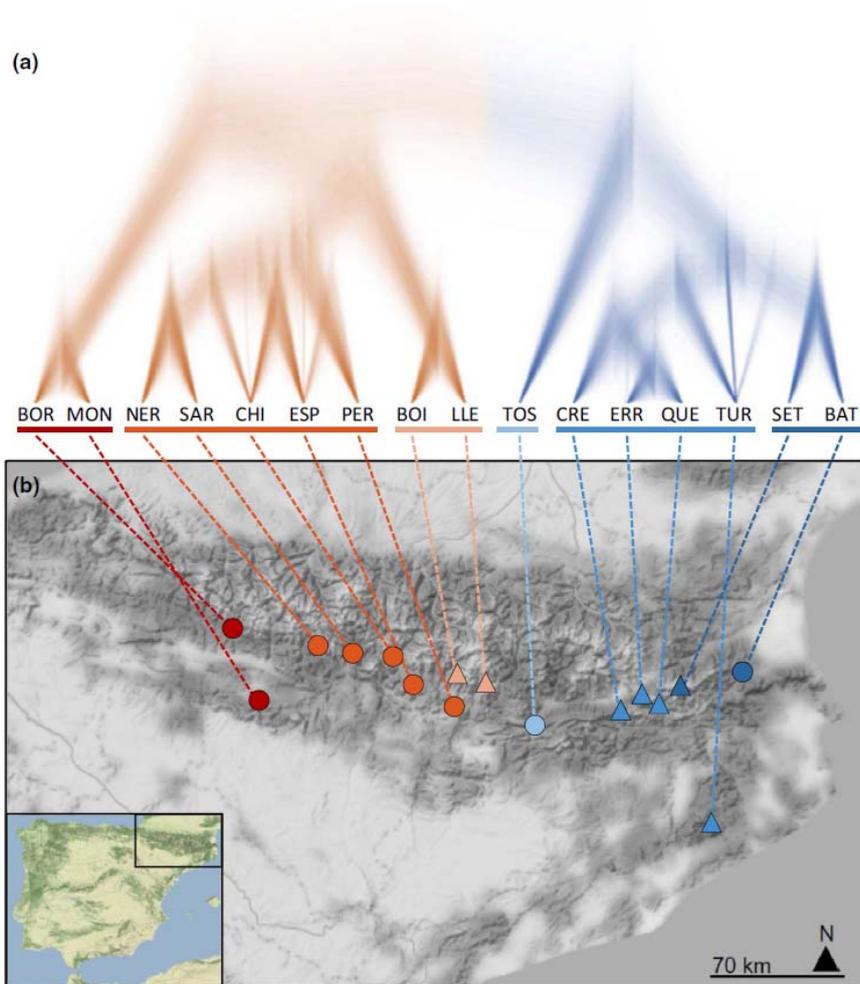
Dans ces conditions, il ne nous semble pas que le modèle à une seule espèce s'imposait absolument.

## 3. La non-prise en compte par les auteurs du comportement acoustique

Nous remarquons que les auteurs n'ont pas intégré à leur étude les données de la littérature relatives au comportement acoustique. Il est pourtant bien connu que l'étude des émissions sonores, en particulier pour les Orthoptères, est décisive pour la séparation des taxons puisque les stridulations d'appel nuptial des mâles constituent la principale barrière reproductrice précopulatoire (YERSIN (1854), RAGGE & REYNOLDS (1998), TISHECHKIN & VEDENINA (2016), notamment), ces stridulations constituant un système de reconnaissance de partenaires spécifiques distincts (SMRs : « specific mate recognition systems » : e. g. CLARIDGE & al. (1997), SUEUR (2006)).

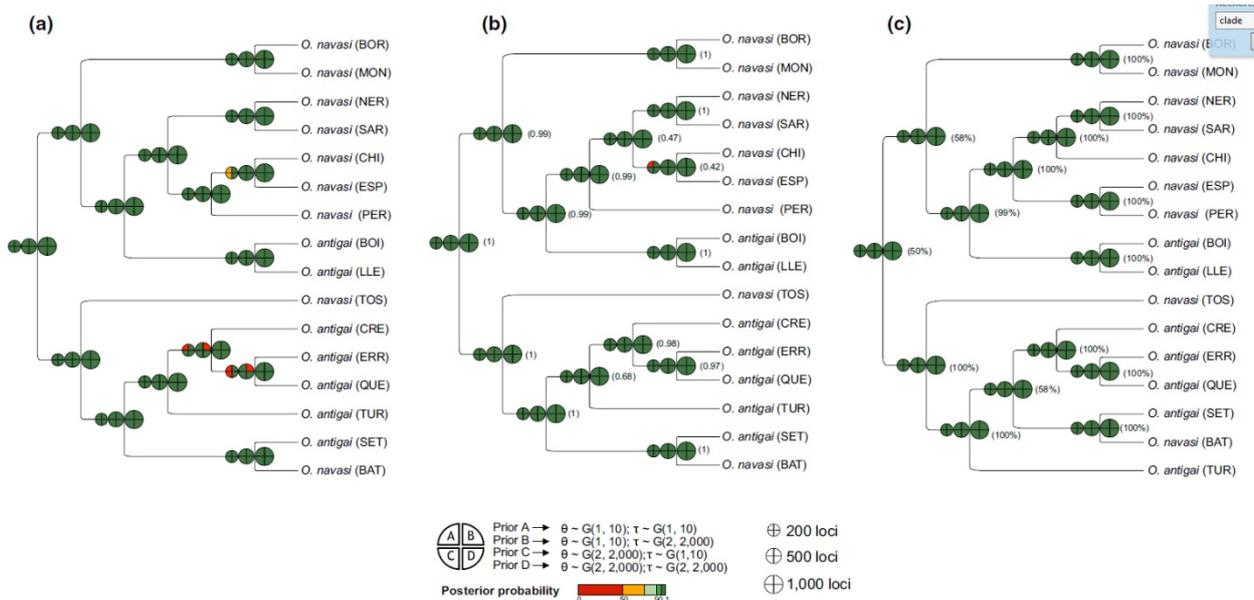
Cela est d'autant plus regrettable que pour les deux taxons en cause ici, on peut relever des indications très intéressantes dans la littérature, notamment CLEMENTE & al. (1990), CLEMENTE & al. (1999), RAGGE (1986), RAGGE & REYNOLDS (1998) et REYNOLDS (1986), et que des enregistrements sont disponibles dans le commerce : RAGGE & REYNOLDS (1998), SARDET & al. (2015).

L'acoustique permet également de différencier les espèces étroitement apparentées (espèces *cryptiques*), alors même que les études moléculaires ne sont pas en mesure de déceler des différences dans un gène en particulier. Les espèces cryptiques sont la conséquence d'une divergence récente, et cela a été observé notamment chez les Orthoptères (VEDENINA & MUGUE, 2011) et chez les Cigales (HERTACH & al., 2016).



**Figure 1** (figure 1 de TONZO & al., 2019). **Arbre phylogénétique bayésien**

Cercles = *O. navasi* selon les critères « classiques ». Triangles = *O. antigai* selon les critères « classiques ».



**Figure 2** (figure 4 des de TONZO & al., 2019). **Résultats de l'analyse de délimitation d'espèces intégrant des données moléculaires et phénotypiques**

À ce propos nous résumons des informations puisées dans cette littérature, principalement CLEMENTE & al. (1999) (mais nous verrons plus loin que leurs attributions taxinomiques sont très probablement erronées).

### 3-1. Stridulation ordinaire (= stridulation d'appel).

#### Structure.

D'après la littérature la phrase chez *Omocestus* « *antigai* » est un trille émis par un mouvement alterné des fémurs postérieurs ; elle comprend 18 à 55 accents (en moyenne 41), émis à la cadence de 19 à 23 par seconde (en moyenne 20). Les phrases durent 1,1 à 2,9 secondes (en moyenne 2,05), et sont émises à la cadence d'1 phrase toutes les 3 à 10 secondes (souvent 6 secondes), en strophes de durée indéfinie.

Chez *Omocestus navasi* la phrase comprend un nombre plus faible d'accents : 10 à 25 (15 en moyenne), émis à une cadence plus basse : 10 à 19 accents par seconde (14 en moyenne), et elle tend à être plus courte : 0,7 à 2,0 secondes (1,15 en moyenne)

#### Fréquences

Toujours d'après la littérature la bande passante chez *Omocestus* « *antigai* » s'étend de 5 à 12 kHz, avec un pic principal vers 5,5 kHz et un pic secondaire entre 6,5 et 7,5 kHz. Par ailleurs le début de la stridulation, qui est d'intensité sonore très faible, est émis à une **fréquence plus élevée** : entre 6 et 14 kHz, avec un pic principal à 8 kHz et un pic secondaire situé entre 9 et 10,5 kHz.

Chez *Omocestus navasi* la bande passante va de 3,5 à 12,5 kHz, avec un pic principal vers 6 kHz, et des pics secondaires à 4 et à 8 kHz. Mais d'autre part, et surtout, le spectre de fréquences **ne varie pas** au cours de l'émission

### 3-2. Stridulation de cour.

#### Structure.

Chez *Omocestus* « *antigai* » elle est constituée d'une longue série de phrases. Chaque phrase débute par des accents d'une intensité sonore très faible, et qui augmente peu ensuite, se maintenant à un niveau pratiquement inaudible. La phrase comprend 20 à 29 accents (en moyenne 24), émis à la cadence 20 à 24 par seconde (en moyenne 22). Les phrases durent 0,9 à 1,35 seconde (en moyenne 1,1).

Le mâle termine les phrases en relevant subitement l'une des deux pattes postérieures, produisant un **son grinçant très sonore**. Ce grincement final dure 0,1 à 0,2 seconde (en moyenne 0,14)

Chez *Omocestus navasi* le volume sonore des phrases est très faible au début, presque imperceptible ; puis il augmente progressivement, pour se maintenir au même niveau jusqu'à la fin, laquelle est généralement brusque. Les phrases comprennent 21 à 36 accents (29 en moyenne), ce qui est assez comparable à *Omocestus* « *antigai* » ; mais ces accents sont

émis à une cadence plus lente : 15 à 17 par seconde (en moyenne 16), et en conséquence les phrases sont plus longues que chez *O.* « *antigai* » : 1,3 à 2,1 secondes (1,8 en moyenne).

Mais la différence essentielle avec l'espèce précédente est l'**absence totale** ici du grincement très sonore à la fin des phrases.

#### Fréquences

Chez *Omocestus* « *antigai* » la bande passante s'étale de 5 à 9 kHz ; mais elle est plus large pour le grincement final : 3,5 à 9 kHz, avec un pic principal vers 7,5 kHz

Chez *Omocestus navasi* la bande passante va de 4,5 à 12 kHz, avec un pic principal vers 8 kHz, et un autre vers 6 kHz.

#### Remarques :

1) La position des enregistrements de CLEMENTE & al. (1999) sur la carte de la figure 6 montre que ce que les auteurs ont déterminé comme *Omocestus* « *antigai* » (celui des trois enregistrements qui est en position la plus orientale sur notre figure 6) relève plus probablement soit d'une sous-espèce d'*O. navasi*, soit d'une espèce cryptique, distincte de ce même *O. navasi* (taxon dont la localité type est beaucoup plus occidentale, on l'a vu).

2) Pour leur part RAGGE & REYNOLDS (1998 : 73, 319, 326) n'ont pas contesté les différences morphologiques entre les deux taxons, mises en évidence par CLEMENTE & al. (1990), et ils ont même signalé que le chant de cour était peut-être différent ; mais étant dans l'impossibilité de trouver une claire limite géographique entre les deux entités, ils ont préféré, au moins provisoirement (c'est ce qu'ils écrivent !), considérer *navasi* comme une forme locale d'*antigai*, plutôt que comme un taxon distinct (à notre avis un statut minimal de sous-espèce aurait été approprié).

## 4. Nouvelles données acoustiques

Nous avons tenté une nouvelle évaluation de la taxinomie par l'acoustique des espèces du groupe *O. antigai* / *O. navasi*. Nous présentons ici des cartes d'identité acoustique réalisées à partir d'enregistrements réalisés dans trois localités différentes : par W.J. Reynolds (figure 4 ; CD in : RAGGE & REYNOLDS, 1998) et par C. Roesti (figures 3 et 5 ; CD in : SARDET & al., 2015). Une attention toute particulière est portée aux fréquences émises lors de la stridulation d'appel. Un astérisque (\*) indique la fréquence présentant l'amplitude moyenne la plus élevée. Les émissions sonores dans ces trois localités seront comparées aux émissions sonores de trois autres localités publiées par CLEMENTE & al. (1999). La figure 6 permet de géolocaliser les types de fréquences émises pour les populations dont un enregistrement est disponible dans le commerce.

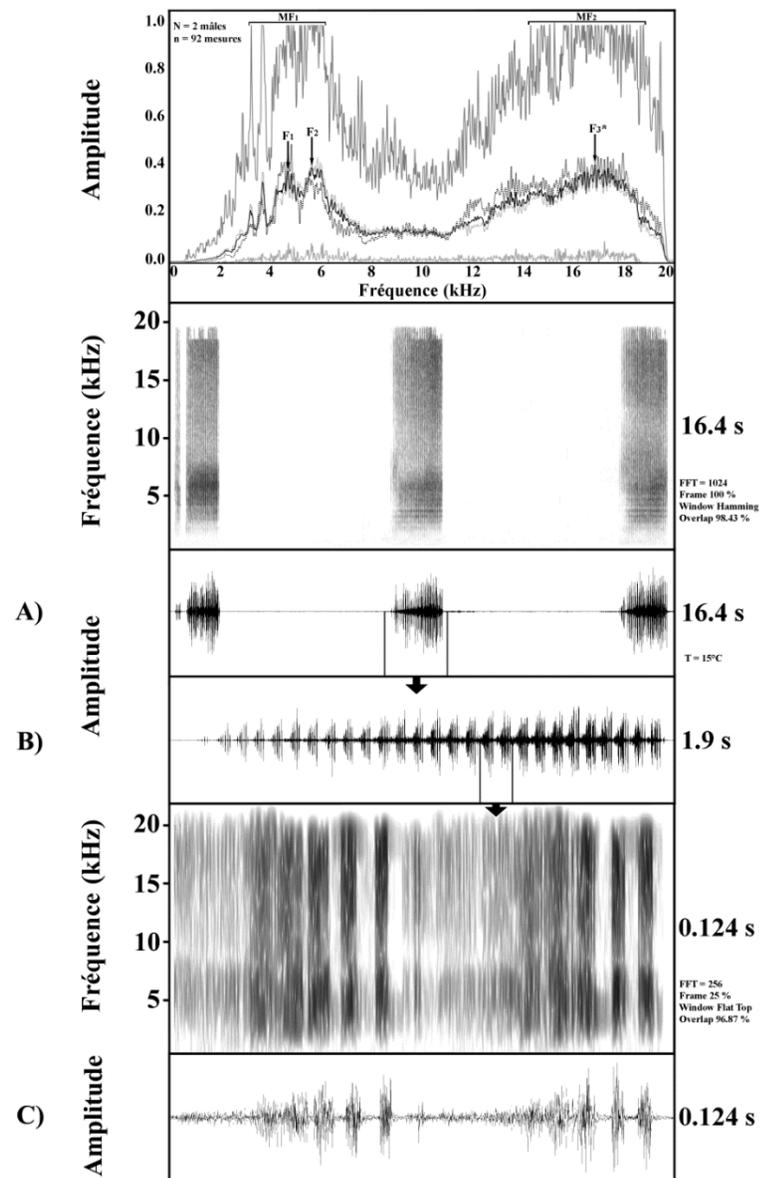


Figure 3. *Omocestus antigai* (Bolívar, 1897), stridulation d'appel nuptial de deux mâles, Pla Guillem, Casteil, France, 15°C

A) Spectres fréquentiels, spectrogramme et oscillogramme (du haut vers le bas) visualisant trois phrases ;  
 B) Oscillogramme détaillé d'une phrase entière constituée ici de 26 syllabes ;  
 C) Spectrogramme détaillé et oscillogramme (du haut vers le bas) de deux syllabes, chacune de ces syllabes étant composée d'environ sept à huit pulsations.  
 [Voir « Abréviations et définitions des données acoustiques globales » pour la définition des abréviations et des différentes natures de spectres fréquentiels.]

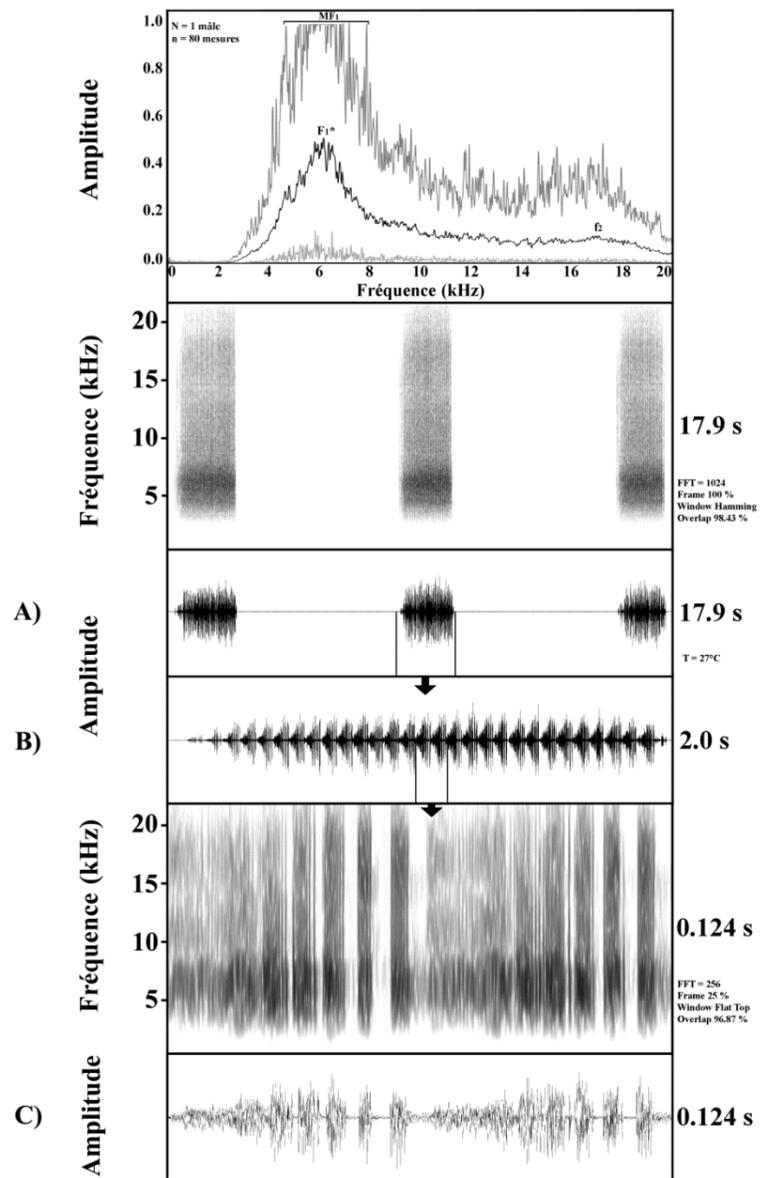


Figure 4. *Omocestus antigai* (Bolívar, 1897), stridulation d'appel nuptial d'un mâle, Val d'Eyne, Pyrénées-Orientales, France, 27°C.  
 (locus typicus d'*O. broelemanni* (Azam))

A) spectres fréquentiels, spectrogramme et oscillogramme (du haut vers le bas) visualisant trois phrases ;  
 B) oscillogramme détaillé d'une phrase entière constituée ici de 30 syllabes ;  
 C) spectrogramme détaillé et oscillogramme (du haut vers le bas) de deux syllabes, chacune de ces syllabes étant composée de sept à huit pulsations.  
 [Voir « Abréviations et définitions des données acoustiques globales » pour la définition des abréviations et des différentes natures de spectres fréquentiels.]

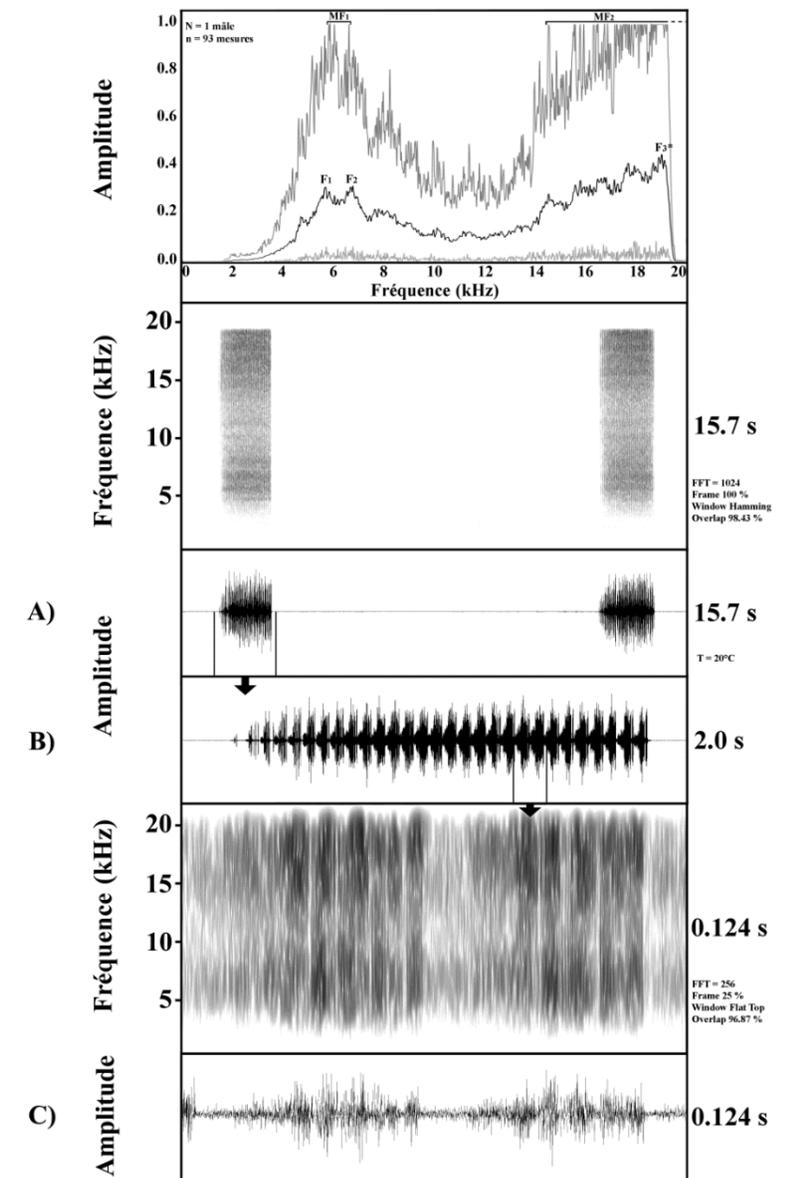
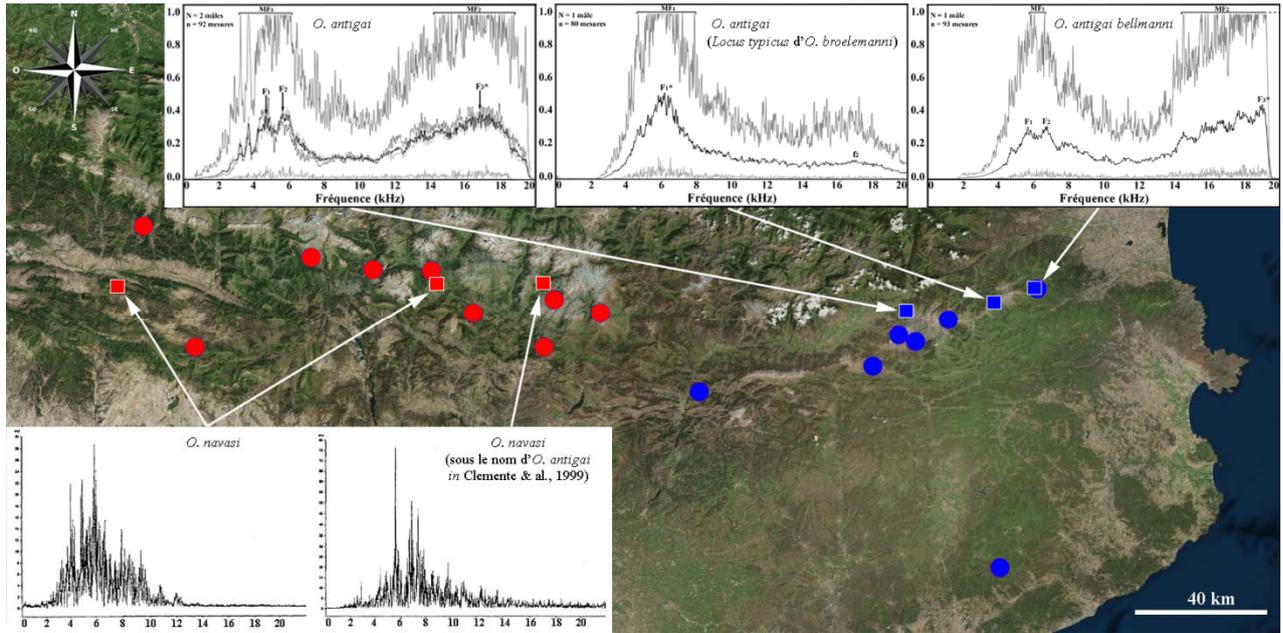


Figure 5. *Omocestus antigai* (Bolívar, 1897) *bellmanni* (Puissant, 2008), stridulation d'appel nuptial d'un mâle, Tour de Batère, Corsavy, France, 20°C (locus typicus d'*O. navasi bellmanni*)

A) spectres fréquentiels, spectrogramme et oscillogramme (du haut vers le bas) visualisant deux phrases ;  
 B) oscillogramme détaillé d'une phrase entière constituée ici de 28 syllabes ;  
 C) spectrogramme détaillé et oscillogramme (du haut vers le bas) de deux syllabes, chacune de ces syllabes étant composée de sept à huit pulsations. [Voir « Abréviations et définitions des données acoustiques globales » pour la définition des abréviations et des différentes natures de spectres fréquentiels.]



**Figure 6. Positionnement géographique des enregistrements.**

En bas : enregistrements de CLEMENTE & al. (1999) ; en haut : enregistrements de Reynolds (*in* RAGGE & REYNOLDS 1998) et de ROESTI (*in* SARDET & al., 2015). En rouge : populations d'*O. navasi* ; en bleu : celles d'*O. antigai* (d'après TONZO & al., 2019, modifié).

#### **Microphones utilisés pour les enregistrements**

CLEMENTE & al. (1990) : UHER M518A dynamique cardioïde microphone, réponse de fréquences 0.03 - 17 kHz  $\pm$  3 dB ; UHER M655 dynamique unidirectionnel microphone ; JVC MD250 dynamique unidirectionnel microphone.

W.J. Reynolds : AKG D202 dynamique cardioïde microphone, réponse de fréquences 0.02 - 18 kHz  $\pm$  2 dB.

C. Roesti : Telinga Pro5PiP omnidirectionnel microphone (Tobo, Sweden).

#### **Techniques d'analyse acoustique**

Les signaux ont été analysés à l'aide du logiciel Avisoft-SASLab Pro (SPECHT, 2017). Pour générer des spectrogrammes comparables à partir d'enregistrements ayant différents niveaux d'enregistrement, chaque stridulation d'appel a été normalisée à 75 % de la plage dynamique, avec l'option « Supprimer le décalage » (« Remove offset ») cochée afin d'éliminer le décalage de polarisation du signal. Pour augmenter le rapport signal / bruit, un filtre de fréquence passe-haut de 1,5 à 3 kHz a été appliqué au signal à l'aide de la fonction « Finite Impulse Response » (FIR).

Les calculs de fréquences ont été réalisés pour une série de mesures, sélectionnées manuellement, d'une durée de 0,03 s prises dans le maximum d'amplitude des syllabes. Les spectres moyens sont obtenus pour une transformation de Fourier glissante utilisant une fenêtre de Hamming de 1024 échantillons (précision fréquentielle  $\Delta f = 43,1$  Hz) avec un

chevauchement (overlap) de 98,43 %. La courbe de chaque spectre d'amplitude (linéaire) a été normalisée à son maximum afin d'être compilée. Pour chaque spectrogramme, les transformations rapides de Fourier (« FFT »), la trame en pourcentage (« frame »), le type de fenêtre (« window type ») et le pourcentage de chevauchement (« overlap percentage ») sont indiqués directement sur chaque figure. Ces paramètres de fréquence sont adaptés aux informations à fournir, c'est-à-dire à la précision des résultats recherchés, soit sur le domaine temps, soit sur le domaine des fréquences.

#### **Abréviations et définitions des données acoustiques globales**

N : nombre de mâles analysés

n : nombre de mesures pour l'échantillonnage

FFT (fast Fourier transform) : transformation rapide de Fourier

MF1, MF2 : pics pour lesquels le maximum d'amplitude des fréquences est atteint

F1, F2, F3 : pics des valeurs d'amplitudes moyennes des fréquences avec (\*) pour la fréquence moyenne dominante

f2 : amplitude moyenne d'une fréquence suffisamment marquée pour être notée mais pour laquelle le maximum d'amplitude n'est jamais atteint

Spectre supérieur gris foncé : spectre du maximum d'amplitude linéaire, tracé à partir de la valeur d'amplitude maximale relevée pour chaque fréquence, c'est-à-dire le résultat maximum d'amplitude noté pour

chaque fréquence lors des « n » mesures successives réalisées manuellement dans le plein signal

Spectre noir : spectre moyen d'amplitude linéaire tracé à partir de la valeur d'amplitude moyenne relevée pour chaque fréquence, c'est-à-dire la moyenne des valeurs d'amplitudes notées pour chaque fréquence lors des « n » mesures successives réalisées manuellement dans le plein signal

Spectres en pointillés : spectre moyen d'amplitude linéaire tracé pour un mâle

Spectre inférieur gris clair : spectre du minimum d'amplitude linéaire tracé à partir de la valeur d'amplitude minimale relevée pour chaque fréquence, c'est-à-dire le résultat minimum d'amplitude noté pour chaque fréquence lors des « n » mesures successives réalisées manuellement dans le plein signal.

**4-1. Taxons du clade *O. antigai*** (enregistrements de W.J. Reynolds in RAGGE & REYNOLDS (1998), et de C. Roesti in SARDET & al. (2015)).

**4-1-1. Stridulation d'appel de deux mâles du Pla Guillem**, Casteil, France (figures 3 et 6, enregistrements de C. Roesti, T° = 15°C).

Rythme d'émission : 3 phrases pour un pas de temps d'un peu plus de 16 s à une température de 15°C

Spectre moyen bimodal (MF1 et MF2)

Le premier grand groupe de fréquences atteignant le maximum d'amplitude (MF1) comporte deux pics de fréquences (F1 et F2) d'amplitude moyenne marquée.

MF1 : de 3910,9 à 6070,3 Hz

MF2 : de 14996,9 à 18773,4 Hz

F1 = 4664,1 Hz (mâle 1 à 4664,1 Hz - mâle 2 à 4804,7 Hz)

F2 = 5625,0 Hz (mâle 1 à 5531,2 Hz - mâle 2 à 5835,9 Hz)

F3\* = 16851,6 Hz (mâle 1 à 16851,6 Hz - mâle 2 à 17953,1 Hz)

**4-1-2. Stridulation d'appel d'un mâle du Val d'Eyne**, Pyrénées-Orientales (*locus typicus* d'*O. broelemanni* (Azam)), figures 4 et 6, France (enregistrement de W.J. Reynolds, T° = 27°C).

Rythme d'émission : 3 phrases pour un pas de temps d'environ 18 s à une température de 27°C

Spectre moyen uni-modal (MF1) ? Mais voir remarque ci-dessous

MF1 : de 4672,7 à 7881,1 Hz

MF2 : absente (?)

F1\* = 6180,0 Hz

Présence d'un léger second pic de fréquence f2 = 17118,9 Hz dont l'amplitude maximale n'atteint pas la moitié de l'amplitude maximale de MF1. Cependant et au vu des caractéristiques techniques du microphone utilisé, il n'est pas exclu que ce second pic soit plus important. Seuls des enregistrements réalisés à l'aide de microphones plus sensibles dans les hautes fréquences permettront de lever le doute.

**4-1-3. Stridulation d'appel d'un mâle de la Tour de Batère**, Corsavy (*locus typicus* d'*O. « navasi » bell-*

*manni* Puissant, figures 5 et 6), France (enregistrement de C. Roesti, T° = 20°C).

Rythme d'émission : 2 phrases pour un pas de temps d'un peu moins de 16 s à une température de 20°C, ce qui est sensiblement moins rapide qu'à Pla Guillem (voir plus haut : 3 phrases pour un pas de temps analogue et pour une température de seulement 15°C). Cette différence dans la cadence d'émission pourrait caractériser une sous-espèce particulière en ce lieu : *Omocestus antigai bellmanni*.

Spectre moyen bimodal (MF1 et MF2)

Le premier grand groupe de fréquences atteignant le maximum d'amplitude (MF1) comporte deux pics de fréquences (F1 et F2) d'amplitude moyenne marquée.

Le second grand groupe de fréquences atteignant le maximum d'amplitude (MF2) n'est pas représenté dans sa totalité car les plus hautes fréquences émises ne sont pas captées par le matériel d'enregistrement dont les limites techniques plafonnent visiblement aux alentours de 19500 Hz. De fait, la fréquence d'amplitude moyenne dominante F3\* demandera à l'avenir à être précisée par des enregistrements livrés par un matériel technique plus performant dans les hautes fréquences, *i.e.* pouvant au moins capter des fréquences jusqu'à 48000 Hz.

MF1 : de 5857,0 à 6610,7 Hz

MF2 : de 14534,9 à ? Hz

F1 = 5663,2 Hz

F2 = 6761,4 Hz

F3\* = 19035,3 Hz

**4-2. Taxons du clade *O. navasi*** (interprété d'après CLEMENTE & al. 1999).

On l'a vu plus haut, les émissions sonores attribuées par les auteurs à *O. antigai* ont été enregistrées en réalité dans le secteur géographique d'*O. navasi* (figure 6).

Les spectres de fréquence des émissions sonores d'*O. navasi*, tels que représentés par les auteurs, sont uni-modaux ce qui, si cela vient à être confirmé (nous ne disposons d'aucun enregistrement d'*O. navasi*), constitue une **différence fondamentale** avec *O. antigai*. Par ailleurs ces spectres ne présentent guère, voire pas, de fréquences émises au-dessus des 12 000 Hz, alors que chez *O. antigai* les fréquences du second groupe de fréquences moyennes dominantes s'étalent bien au-delà des 11 000 Hz, jusqu'aux limites techniques des microphones utilisés.

## CONCLUSIONS

Les hautes fréquences dominantes (> 16 kHz) observées chez les populations d'*O. antigai* constituent une particularité rare chez les Caelifères, lesquels ne sont pas des insectes connus pour émettre dans les hautes fréquences. De ce point de vue, les fréquences émises par *O. antigai bellmanni* relèvent du domaine de l'ultrason (> 20kHz) et devraient être étudiées plus précisément, la fréquence dominante demandant à être précisée ; les caractéristiques fréquentielles propres à

*O. antigai bellmanni* renforcent son individualité taxinomique.

TONZO & al. (2019) ont conclu leur étude en synonymisant *Omocestus navasi* Bolivar avec *Omocestus antigai* (Bolivar). Cependant leur arbre phylogénétique nous paraît confirmer, plutôt qu'infirmier, l'existence d'*O. navasi* comme espèce distincte d'*O. antigai*.

D'un autre côté la multiplication des espèces suggérée par leurs différentes analyses de délimitation d'espèces incite à reprendre complètement ce problème taxinomique. En associant cette fois biologie moléculaire, morphologie, biométrie et comportement acoustique, et, bien sûr, en recourant à des topotypes pour ce qui concerne les taxons *antigai*, *bellmanni*, *broelemanni* et *navasi*, il serait probablement possible de caractériser tous les taxons en présence, et aussi, mais dans un second temps, de préciser leur écologie. Nous espérons pouvoir réaliser ces études prochainement.

## RÉFÉRENCES

- CLARIDGE M. F., H. A. DAWAH & M.R. WILSON, 1997 – Practical approaches to species concepts for living organisms, In *Species: the units of biodiversity*, Claridge M.F., Dawah H.A. and Wilson M.R. Eds, Chapman and Hall, London, pp. 1-15.
- CLEMENTE María-Eulalia, María-Dolores GARCÍA & Juan-José PRESA, 1990 – Los *Gomphocerinae* de la Peninsula iberica: II. *Omocestus* Bolívar, 1878. (*Insecta, Orthoptera, Caelifera*). *Graellsia*, **46** : 191-246.
- CLEMENTE María-Eulalia, María-Dolores GARCÍA, M.-I. ARNALDOS, E. ROMERA & J.-J. PRESA, 1999 – Confirmación de las posiciones taxonómicas específicas de *Omocestus antigai* (Bolívar, 1897) y *Omocestus navasi* Bolívar, 1908 (*Orthoptera, Acrididae*). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (Sección Biológica), **95** (3-4) : 27-50.
- HERTACH Thomas, Stéphane PUISSANT, Matija GOGALA, Tomi TRILAR, Reto HAGMANN, Hannes BAUR, Gernot KUNZ, Elizabeth J. WADE, Simon P. LOADER, Chris SIMON & Peter NAGEL, 2016 – Complex within a Complex: Integrative Taxonomy Reveals Hidden Diversity in *Cicadetta brevipennis* (Hemiptera: Cicadidae) and Unexpected Relationships with a Song Divergent Relative. *PLoS ONE*, **11** (11): 1-41.
- PUISSANT Stéphane, 2008 – Sur la présence en France d'*Omocestus navasi* Bolivar, 1908, avec description d'une nouvelle sous-espèce (Caelifera, Acrididae, Gomphocerinae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **13** : 69-73.
- RAGGE David-Robert, 1986 – The song of the western European grasshoppers of the genus *Omocestus* in relation to their taxonomy (Orthoptera: Acrididae). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Entomology series, **53** : 213-249.
- RAGGE David-Robert & W.-Jim REYNOLDS, 1998 – *The Songs of the Grasshoppers and Crickets of Western Europe*. Harley Books (Colchester, Essex C06 4 AH, England), 591 p. Deux CD-ROM.
- REYNOLDS W.-Jim, 1986 – A description of the song of *Omocestus broelemanni* (Orthoptera : Acrididae) with notes on its taxonomic position. *Journal of Natural History*, **20** : 111-116.
- SARDET Éric, Christian ROESTI & Yoan BRAUD, 2015 – *Cahier d'identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg & Suisse*. Biotope Editions, Mèze, 304 p. Un CD sonore.
- SPECHT R., 2017 – Avisoft-SASLab Pro. Sound Analysis and Synthesis Laboratory. Version 5.2.10. <http://www.avisoft.com/>
- SUEUR Jérôme, 2006 – Insect Species and Their Songs, In *Insect Sounds and Communication. Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution*, DROSOPOULOS S. and CLARIDGE M.F. Eds, Taylor & Francis, London, New-York, pp. 207-217.
- TISHECHKIN Dmitri-Yu & VEDENINA Varvara-Yu, 2016 – Acoustic Signals in Insects: a Reproductive Barrier and a Taxonomic Character. *Entomological Review*, **96** (9): 1127-1164.
- TONZO Vanina, Anna PAPADOPOULOU & Joaquin ORTEGO, 2019 – Genomic data reveal deep genetic structure but not support for current taxonomic designation in a grasshopper species complex. *Molecular ecology*, **28** (17): 3869-3886.
- VEDENINA Varvara Yu. & Nicolay MUGUE, 2011 – Speciation in Gomphocerine Grasshoppers: Molecular Phylogeny versus Bioacoustics and Courtship Behavior, *Journal of Orthoptera Research*, **20** (1): 109-125.
- YERSIN Alexandre, 1854 – Mémoire sur quelques faits relatifs à la stridulation des Orthoptères et leur distribution géographique en Europe. *Bulletin des Séances de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, **4** : 108-128.