

## Notes de lecture phylogénétique sur les Orthoptères. 6. L'étude de HOCHKIRCH & al. (2023) sur le genre *Oedipoda* et la notion de sous-espèce

Bernard DEFAUT<sup>1</sup>, Stéphane PUISSANT<sup>2</sup> & Benoit NABHOLZ<sup>3,4</sup>

<sup>1</sup> Quartier Babi, F-09400 Bédeilhac-et-Aynat.

<sup>2</sup> Muséum d'Histoire naturelle, Direction Biodiversité - Jardin de l'Arquebuse, 14, rue Jehan de Marville, F-21000 Dijon

<sup>3</sup> ISEM, Univ Montpellier, CNRS, IRD, Montpellier, France

<sup>4</sup> Institut Universitaire de France (IUF), Paris, France

**Résumé.** Le phylogramme des auteurs répartit pas moins de dix-sept taxons paléarctiques du genre *Oedipoda* (taxons de rang spécifique ou sous-spécifique) dans deux grands ensembles : le groupe *caerulescens* (avec huit taxons) et le groupe *germanica* (neuf taxons, non comptées deux espèces nouvelles sur les Canaries, non encore décrites, ni nommées).

Dans notre analyse nous discutons les relations complexes entre *O. germanica*, *O. fuscocincta* et *O. coerulea*, mais surtout nous contestons la synonymisation d'*O. fuscocincta morini* avec la ssp. nominative, nous réfutons l'extension du taxon *O. caerulescens sardeti* à l'Espagne et à la France continentales, et nous constatons que la répartition de la sous-espèce nominative d'*O. caerulescens* (localité type : « régions méridionales [de l'Europe] ») est désormais incertaine : soit dans le Sud-Est de la France et en Ibérie, soit plus au nord en Europe.

**Mots clés / keywords.** *Oedipoda caerulescens sardeti*; *Oedipoda fuscocincta morini*.

**Abstract.** The authors' phylogram divides no less than seventeen Palearctic taxa of the genus *Oedipoda* (taxa of specific or subspecific rank) into two large groups: the *caerulescens* group (with eight taxa) and the *germanica* group (nine taxa, not counted two new species from Canary Islands, not yet described nor named). In our analysis we discuss the complex relationships between *O. germanica*, *O. fuscocincta* and *O. coerulea*, but above all we dispute the synonymization of *O. fuscocincta morini* with the nominative ssp., we refute the extension of the taxon *O. caerulescens sardeti* to mainland Spain and France, and we find that the repartition of the nominative subspecies of *O. caerulescens* (type locality: "southern regions [of Europe]") is now uncertain: either in the south-eastern of France and Iberia, or further north in Europe.

—oOo—

### INTRODUCTION

Le travail que nous analysons et commentons ici est une importante révision taxinomique du genre *Oedipoda*, à fondement génétique, et nous sommes d'accord avec les auteurs lorsqu'ils écrivent qu'il constitue « a solid basis for a future revision of the Mediterranean species of the genus ».

Nous avons publié une première analyse de ce travail, volontairement succincte et presque exclusivement limitée à l'aspect génétique (NABHOLZ & al., 2024). Pour l'essentiel nous y donnons plusieurs exemples d'espèces valides, quoique proches, qui ne sont pas supportées par des données mitochondriales.

Cette analyse a suscité une réponse (HOCHKIRCH & al., 2024), dont il est tenu compte ici.

Dans la première partie de notre exposé nous présentons la structure du phylogramme de HOCHKIRCH & al. (2023) (figure 1), et nous commenterons certaines des conséquences taxinomiques qu'ils en ont déduites.

Par ailleurs, les auteurs ont opéré des synonymisations de plusieurs sous-espèces avec leur sous-espèce nominative respective, ainsi que d'autres modifications d'ordre taxinomique ; nous en contesterons quelques-unes. Pour étayer notre point de vue nous serons amenés dans un premier temps à préciser et commenter la notion de sous-espèce. Pour ce faire nous nous appuyerons sur des exemples pris surtout

(pas exclusivement) chez les Orthoptères et les Cigales, deux groupes entomophonateurs pour lesquels certaines décisions taxinomiques importantes peuvent relever à la fois de la morphologie et de l'acoustique.

Précisons ici que la présente analyse résulte aussi de nombreux échanges épistolaires constructifs de l'un d'entre nous (BD) avec le premier co-auteur de l'article analysé (Axel Hochkirch).

### I. LE PHYLOGRAMME DES AUTEURS

Les cent-soixante-dix-sept spécimens d'*Oedipoda* de cette étude ont été récoltés depuis les Açores et les îles Canaries jusqu'en Sibérie occidentale, Kirghizistan, Chine occidentale (Sin-Kiang) et Inde ; ils sont rapportés à dix-sept taxons de rang spécifique ou sous-spécifique.

Deux gènes mitochondriaux (12S et NDS) et un gène nucléaire (ITS2) ont été mis en œuvre.

#### 1. STRUCTURATION DU PHYLOGRAMME. (FIGURE 1)

Le phylogramme, dont la figure 1 est une représentation simplifiée, regroupe les taxons en deux grands ensembles : le groupe *caerulescens* et le groupe *germanica*. Cela vient confirmer une conclusion d'une étude morphologique antérieure (DEFAUT, 2006), comme le soulignent les auteurs.

Le clade *Oedipoda* groupe *caerulescens* se divise en deux clades secondaires, dont l'un contient trois sous-clades : celui de la ssp. (prétendument) nominative *O. c. caerulescens* (Eurasie), celui de ce que les auteurs appellent *O. c. « sardeti »* (Ibérie et France méridionale ; nous y reviendrons), et celui de la sous-espèce *O. c. sulfurescens* (Maghreb). L'autre clade contient cinq sous-clades : *O. miniata* (Moyen-Orient), *O. mauritanica* (Baléares, Sardaigne, Sicile, Maghreb), *O. charpentieri* (Espagne, France), *O. canariensis* (îles Canaries) et *O. schochii* (Turquie, Arménie, Iran).

Le clade *Oedipoda* groupe *germanica* se divise en huit clades diversement hiérarchisés : clades *germanica* / *fuscocincta* (Açores, Europe, Maghreb), *coerulea* (Pyrénées ibériques), *meridionalis* (Balkans), *venusta* (Crête, Grèce), *aurea* (Grèce, Jordanie), *pentagonalis* (Italie méridionale), *himalayana* (Inde) et *fedschenki* (Inde).

## 2. IMPLICATIONS TAXINOMIQUES ÉTABLIES PAR LES AUTEURS

Ce phylogramme confirme l'individualisation d'*O. caerulescens* ssp. *sulfurescens* et d'*O. coerulea* comme taxons légitimes par rapport à, respectivement, *O. caerulescens* ssp. *caerulescens* et *O. germanica* / *fuscocincta*. Il fait aussi apparaître deux taxons nouveaux dans les Canaries, dépendant tous d'*O. canariensis*, mais qui restent cependant non décrits morphologiquement, ni nommés. Le phylogramme conduit aussi les auteurs à élever au rang d'espèce les taxons *O. miniata* ssp. *mauritanica*, *O. germanica* ssp. *meridionalis* et *O. germanica* ssp. *pentagonalis*.

## 3. PROBLÈMES SOULEVÉS PAR LES AUTEURS

Nous retenons ici ceux qui nous intéressent le plus, c'est-à-dire ceux qui concernent la *faune de France*. (Nota : pour suivre notre exposé il vaudrait mieux disposer aussi du phylogramme de la publication originale).

### 3-1. Relations taxinomiques entre *Oedipoda germanica* et *O. fuscocincta*

La structuration du clade *germanica* / *fuscocincta* est complexe : ce clade se divise en deux sous-clades dont l'un, du spécimen 480 au spécimen 515, ne contient que des individus déterminés comme *O. fuscocincta* (incluant *O. f. morini* de Corse), tandis que l'autre, du spécimen 311 au spécimen 400, contient à la fois *O. fuscocincta* (incluant *O. f. morini* de Sardaigne) et *O. germanica*. Question : est-ce qu'avec d'autres marqueurs génétiques ou avec d'autres méthodes de construction, la structuration aurait été plus claire ?

Constatant qu'*O. germanica* est « niché » au sein du clade *fuscocincta*, les auteurs suggèrent (page 7) que cela pourrait être la conséquence d'une introgression d'ADN mitochondrial, les deux espèces *O. fuscocincta* et *O. germanica* étant (prétendument) indiquées par SARDET & al. (2021) comme pouvant s'hybrider dans les Pyrénées. En réalité ces derniers auteurs évoquent uniquement l'hybridation d'*O. coerulea* avec *O. germanica* (p. 192), comme en a d'ailleurs convenu

A. Hochkirch postérieurement (*in litt.*, 16/06/2023). Et nous sommes d'avis, avec A. Hochkirch (*in litt.*, 22/08/2023), que l'exemplaire pyrénéo-ibérique 484, déterminé par son collecteur (en 2004) comme *fuscocincta*, est probablement *O. coerulea*, en réalité. (Nota : la proximité étroite avec le clade *germanica* peut évoquer aussi un hybride *germanica* X *coerulea*).

Les auteurs suggèrent aussi une autre explication : *fuscocincta* serait une variété ou une sous-espèce de *germanica*. La deuxième option (sous-espèce) n'est pas à exclure, mais la première l'est, car lorsqu'une variation morphologique est localisée géographiquement, cela désigne au minimum une sous-espèce.

### 3-2. Les *Oedipoda coerulea* de Sierra Nevada et ceux des Pyrénées sont dans des sous-clades distincts

Selon A. Hochkirch *in litt.* (principalement 22/08/2023), les quatre exemplaires du sous-clade nommé « *O. coerulea* » ont été récoltés dans les Pyrénées ibériques (spécimens 412, 482, 411, 217) et forment un clade distinct du clade *fuscocincta* ; les deux autres exemplaires de l'étude identifiables comme *O. coerulea* proviennent de Sierra Nevada (337 : Pampaneira, ≈ 1 060 m<sup>1</sup>, et 338 : hôtel Santa Cruz, 1 540 m) et sont réunis dans un sous-clade particulier au sein du clade *fuscocincta*, ce qui pose problème. Mais comme la Sierra Nevada est à 600 km des Pyrénées, on doit réellement se demander s'il ne s'agirait pas d'un taxon indépendant. Il serait alors utile de voir où se situeraient des exemplaires provenant de localités intermédiaires (le taxon nommé « *coerulea* » semble très répandu sur le territoire ibérique). À ce propos, il n'y a pas que la couleur des ailes à prendre en compte pour une bonne détermination ; par exemple *O. fuscocincta* (toutes sous-espèces confondues) et *O. coerulea* se distinguent par un rapport longueur de métazone et longueur de prozone différent, et par une couleur différente de la face interne des tibias postérieurs.

La situation se complique du fait que, comme le soulignent les auteurs, la localité type d'*O. coerulea* reste à définir, son descripteur ayant écrit qu'il ne la connaissait pas (SAUSSURE, 1884, p. 150 : « Patria ? »). Remarquons ici que les types ne sont pas présents, du moins en tant que tels, dans la collection du musée de Genève ; mais on pourrait cependant les y rechercher dans les boîtes d'*O. miniata* et d'*O. fuscocincta* (boîtes V19 et V20 : cf. HOLLIER, 2012, page 241).

### 3-3. Le clade pyrénéen *O. coerulea* contient un exemplaire à ailes rouges

Sur les quatre exemplaires pyrénéens qui constituent le sous-clade *coerulea*, trois avaient les ailes bleues, comme il se doit, mais un les avait rouges (exemplaire 482, récolté au même endroit que le 484) ; et pour cette raison il avait été identifié comme *germanica* par son récolteur. Cela perturbe les auteurs.

<sup>1</sup> Du moins, c'est l'altitude du village.

Cependant, il existe un autre caractère morphologique pertinent pour séparer les espèces *coerulea* et *germanica* : la bande noire du champ cubital des ailes postérieures est très courte chez *coerulea*, très longue chez *germanica* (de longueur intermédiaire chez les hybrides) ; mais comme le récolteur pyrénéiste n'a fourni qu'une patte postérieure, il n'est pas possible d'affirmer qu'il s'agit d'un hybride, ce qui est pourtant une hypothèse crédible.

## II. DES MODIFICATIONS TAXINOMIQUES CONTESTABLES

Comme déjà dit, les auteurs ont cru devoir synonymiser plusieurs sous-espèces avec leur taxon nominatif respectif ; il s'agit précisément d'*Oedipoda germanica kraussi* Ramme 1913 (localité type : Tyrol), *O. fuscocincta morini* Deffaut 2006 (localité type : Évisa, Corse), *O. fuscocincta portugalensis* Ramme 1931 (localité type au Portugal), *O. caerulescens armoricana* Sellier 1947 (localité type : dunes de la presqu'île de Quiberon).

La faune de France n'ayant déjà pas retenu comme sous-espèces valides *O. germanica kraussi* (cf. DEFAUT & MORICHON, 2015, pages 499, 500, 501), *O. fuscocincta portugalensis* (d°, pages 495 et 506), ni *O. caerulescens armoricana* (d°, pages 474, 476 et 477), nous n'envisagerons ici que l'autre taxon : *Oedipoda fuscocincta morini*.

D'autre part ils ont étendu le territoire de l'endémique corso-sarde *O. caerulescens sardeti* Deffaut 2006 (localité type : Asco, Corse) à l'Ibérie et à la France continentale méridionale, mais en se dispensant de renouveler sa caractérisation morphologique.

Nous envisagerons successivement ces deux points. Mais nous devons d'abord exposer notre conception de la sous-espèce

### 1. LE CONCEPT DE SOUS-ESPÈCE

Ce concept est couramment utilisé dans le monde animal : Arachnides, Insectes (Orthoptères, Odonates, Rhopalocères, Carabidae, etc.), Reptiles, Oiseaux, Mammifères...

Le rang taxinomique de sous-espèce est d'ailleurs accepté et régi par la dernière édition du Code international de nomenclature zoologique (CINZ, 1999).

#### 1-1. Définition

Au sens où nous l'entendons, après beaucoup d'autres (notamment MAYR, 1963 et LHERMINIER & SOLIGNAC, 2005 : pages 179, 490 et suivantes), une sous-espèce est une population localisée géographiquement, dont la morphologie diffère un peu de celle qui est habituelle à l'espèce. Cependant, et par définition, les individus de cette population restent indéfiniment interféconds avec ceux de la population dont ils dérivent ; dans le cas contraire, il s'agirait de deux espèces dis-

tinctes. On peut admettre que la sous-espèce est souvent, mais pas obligatoirement, une *espèce naissante*.

Pour leur part, HOCHKIRCH & al. (2024) suivent BRABY & al. (2012), pour qui les caractères diagnostic fixes caractérisant la sous-espèce doivent être corrélés à une structure génétique indépendance de la population. Cela est discutable ; par exemple, si c'est une modification du comportement acoustique qui est à l'origine de la spéciation, le génome réagira avec retard.

La différence avec une variété est que celle-ci est toujours en mélange étroit avec la forme typique, alors que, par définition, la sous-espèce est confinée à une région particulière ; c'est pour cela que l'on peut dire aussi que la sous-espèce est une *race géographique*.

Mais cette définition de la sous-espèce pose au moins deux problèmes :

#### 1-2. Comment vérifier l'interfécondité des sous-espèces avec leur sous-espèce nominative ?

Idéalement, la preuve devrait être apportée de manière expérimentale, en recourant par exemple à des croisements en élevage. Mais cela est très lourd et, dans les faits, fort peu appliqué. C'est sans doute cette difficulté qui avait amené l'orthoptériste Philippe Dreux (1926-2013, professeur à l'université Pierre et Marie Curie, à déclarer à l'un d'entre nous (BD) : « Pour moi, la notion de sous-espèce relève plus de l'Art que de la Science ».

Pour inférer l'interfécondité malgré l'absence de vérification expérimentale, on peut s'appuyer sur la modestie des modifications morphologiques ou comportementales : par exemple les seules modifications morphologiques apparentes d'*Oedipoda fuscocincta morini* relativement à la ssp. nominative sont la couleur des ailes postérieures (bleu-vert à bleue, contre jaune pour la sous-espèce nominative) et une taille un peu plus faible. Pour *Oedipoda caerulescens sardeti*, la différence avec *O. c. caerulescens* porte essentiellement sur la longueur du prolongement cubital de la bande sombre des ailes postérieures et sur la couleur des tarses postérieurs. Ces différences peuvent paraître suffisamment mineures pour écarter *a priori* qu'il s'agisse d'espèces distinctes (le descripteur du taxon *sardeti* avait cependant hésité, principalement parce que la longueur du prolongement cubital de la bande sombre des ailes postérieures est un critère pertinent pour distinguer *O. charpentieri* d'*O. caerulescens*, et *O. coerulea* d'*O. germanica*). Chez les cigales, *Tibicinia quadrisignata pilleti* du Maroc se distingue de la sous-espèce nominative d'Europe de l'Ouest par la couleur du corps et pas sa cymbalisation de cour, ainsi que par des fréquences d'émission légèrement plus hautes en moyenne.

Toutefois on peut avoir d'étonnantes surprises. Par exemple, le représentant français du criquet ibérique *Gomphocerippus binotatus* a d'abord été reconnu

comme *possiblement* distinct au rang de sous-espèce (DEFAUT, 2011), mais non nommé du fait de sérieux doutes quant à la légitimité d'un tel statut. Quatre ans plus tard, sous la pression de l'entourage, il a cependant été décrit comme sous-espèce : *G. binotatus armoricanus*, bien qu'il n'y ait pas eu d'argument morphologique nouveau (DEFAUT 2015).

Mais la révision moléculaire du groupe *Gomphocerippus binotatus* par NOGUEREALES (2017) a obligé à élever ce taxon français au rang d'espèce valide, dotée elle-même de deux sous-espèces. D'abord simplement « moléculaires », celles-ci ont été ensuite individualisées au plan morphologique, notamment par la proportion des fémurs postérieurs (DEFAUT & NOGUEREALES, 2019).

### 1-3. Le problème des sous-espèces parapatriques

La situation géographique la plus typique d'une sous-espèce, la moins contestable, est celle de l'allopatricité. Par exemple, le taxon macroptère *Paracryptera m. microptera*, dont l'aire s'étend de l'Asie à l'Europe centrale, est représenté dans les causses languedociens (France) par une population aux organes du vol abrégés, *P. m. carpentieri*. Les deux aires ne sont pas contiguës, et l'on imagine facilement que *P. m. carpentieri* peut représenter une espèce naissante, ne serait-ce qu'à cause d'une dérive génétique consécutive à son isolement géographique (cf. DEFAUT 2023).

La situation parapatrique est davantage problématique. Elle est bien documentée pour les Ensifères *Ephippiger d. diurnus*, distribué de la France continentale aux Pays-Bas et à la Suisse, et *E. diurnus cunii* qui occupe les Pyrénées orientales et la chaîne catalane. Par exemple, les exemplaires des Pyrénées ariégeoises à Saurat (*E. d. diurnus*) et ceux des Pyrénées orientales à Nohèdes (*E. d. cunii*) ont une morphologie et des caractéristiques acoustiques tellement différentes qu'on croit avoir affaire à deux espèces distinctes. Le problème est que la transition morphologique et éthologique est continue, progressive, entre les individus de ces deux pôles géographiques. Cela indique que les deux taxons sont indéfiniment interféconds, comme il convient pour un statut de sous-espèce. Mais si l'on identifie sans peine au rang sous-spécifique les individus présents à chaque extrémité du cline, on est bien embarrassé pour attribuer un statut et un nom à ceux qui sont en situation intermédiaire.

Il existe aussi des situations contradictoires : dans les « anneaux de spéciation » on observe une succession de sous-espèces parapatriques de part et d'autre d'une population ancestrale ; elles sont toutes interfertiles de proche en proche, sauf que les populations terminales, aux deux extrémités de l'anneau, sont interstériles. Cela a été documenté par exemple pour l'anneau de spéciation du Pouillot verdâtre, *Phylloscopus trochiloides*, autour du plateau tibétain : en Sibérie les taxons terminaux *P. t. plumbeitarsus* et *P. t. viridanus* se révèlent interstériles, et doivent donc être considérés, non plus comme des sous-espèces, mais comme

deux espèces distinctes (BARTON & al., 2007). Dans le monde végétal on peut citer l'anneau de spéciation d'*Euphorbia tithymaloides* autour de la mer des Caraïbes, dont les deux sous-espèces terminales sont interstériles sur les îles Vierges (CACHO & BAUM, 2012). Il existe d'autres exemples (ils ne concernent pas les Orthoptères, à notre connaissance), comme le célèbre anneau de spéciation de Goélands autour du pôle nord, mais dont la réalité a été contestée. On trouvera un exposé éclairant sur les anneaux de spéciation chez FORTIN & al. (2021 : 430-437).

## 2. LA SYNONYMISATION D'*OEDIPODA FUSCOCINCTA* LUCAS 1847, SSP. *MORINI* DEFAUT 2006

Les auteurs écrivent, page 9 (nous traduisons) : « Nos résultats ne supportent pas de rang taxinomique spécial pour les spécimens de Corse (479 et 480) et en conséquence *O. fuscocincta morini* Defaut, 2006 syn. nov. est synonymisé avec la forme nominative ».

C'est même plus grave que cela : en réalité ces deux exemplaires corses d'*O. f. morini* sont dans le sous-clade *O. f. fuscocincta* où ils sont étroitement imbriqués avec des spécimens de Tunisie (73), Maroc (243) et Sierra Nevada ibérique (337 et 338), tandis que les deux exemplaires sardes d'*O. f. morini* sont dans une branche particulière du sous-clade frère contenant *O. germanica*.

Cette synonymisation d'*O. f. morini* a été longuement discutée en privé avec Axel Hochkirch.

Dans sa description originale, ce taxon corso-sarde se distingue de la ssp. nominative principalement par ses dimensions un peu moindres (longueur du corps mesuré à l'apex des fémurs postérieurs, longueur de l'œil, largeur du vertex), mais surtout par la couleur bleu-vert des ailes postérieures (jaune chez la ssp. nominative). Cette couleur nettement différente en Corse-Sardaigne peut résulter d'une simple dérive génétique, et est susceptible de donner lieu à une sélection sexuelle, laquelle constituerait une barrière prézygotique. Il est vrai que la sélection par les femelles de la couleur des ailes postérieures chez les Acridiens n'a guère été étudiée en Europe ou Afrique ; elle est évoquée rapidement par BAUR & al. (2006 : 244) à propos d'un représentant, justement, du genre *Oedipoda* (*O. caerulea*) : « Pendant sa brève cour, le mâle lève et abaisse ses fémurs postérieurs, se place parallèlement à la femelle et tente de la chevaucher. Il agite de temps en temps ses ailes bleues et doit alors se retenir de s'envoler » ; et plus loin (p. 258), mais à propos d'*Aiolopus strepens* : « Les mâles à la recherche de femelles volent ici et là, puis marchent sur le sol et entre les buissons. De temps à autre, ils vibrent des ailes afin de montrer les reflets bleus de leurs ailes ».

Cependant, selon Hochkirch (in litt., 27/09/2024, nous traduisons), JACOBS (1953) « écrit en fait explicitement que la couleur des ailes postérieures ne semble pas jouer de rôle dans le choix du partenaire pour *Oedipoda caerulea*, car les mâles suivent égale-

ment les femelles d'*Oedipoda germanica* et même de *Calliptamus italicus* ». Qui a raison de JACOBS (1953) ou BAUR & al. (2006) ?

D'un autre côté il y a aussi DURANTON & al. (1982 : 427), mais à propos des acridiens du Sahel en général : « 1.7.4. Comportement sexuel : [...] Le battement des ailes au sol [...] peut exercer une attraction visuelle lorsque les ailes sont brillamment colorées ». On peut en rapprocher les observations de GARCÍA & al. (1997 : 113 et 115) à propos de deux espèces appartenant au genre proche, *Sphingonotus* : *S. arenarius* et *S. rubescens* (que les auteurs appellent à tort *S. coeruleans corsicus*) : « The visual signal, always mute, consists of the well known movements of hind legs showing the conspicuous dark / light colour pattern on the inside of the hind femora. [...] This display appears to enable others to locate and identify a conspecific individual. ».

Enfin, OTTE (1970) a étudié de manière approfondie ce problème chez les Locustinae (= Oedipodinae) d'Amérique du Nord. D'où il ressort que les mâles de nombreuses espèces opèrent des vols d'approche des femelles, durant lesquels ils arborent leurs ailes postérieures vivement colorées ou portant des marques sombres contrastées (cf. notamment les pages 8 à 10, 13 et 75, voire 105).

Dans leur réponse à notre propre article dans *Zootaxa*, HOCHKIRCH & al., 2024, rappellent que BRABY & al., 2012, recommandent que le (ou les) caractère(s) diagnostic fixe(s) caractérisant la sous-espèce soi(en)t corrélé(s) – **ou supposé(s) être corrélé(s)**<sup>2</sup> – à une structure génétique indépendante de la population<sup>3</sup>.

Dans le cas de *Oedipoda f. morini* on peut vraiment le supposer, car 100% des individus corses observés avaient les ailes bleues, alors que 100% des individus du continent maghrébin les avaient jaunes.

De toute façon, nous ne voyons pas comment on peut refuser un statut de sous-espèce à une population insulaire dont la couleur des ailes postérieures est si nettement distincte de celle de la population continentale : une morphologie particulière associée à une situation allopatrique particulière, c'est la définition-même de la sous-espèce (voir plus haut). A. Hochkirch (in litt., 01 et 02 X 2024) nous oppose que les deux exemplaires sud-ibériques 337 et 338, dans le clade *Oedipoda fuscocincta*, avaient eux aussi les ailes bleues. Mais cela se passe en Sierra Nevada, donc loin de la Corse-Sardaigne et loin du continent maghrébin ; il peut donc s'agir d'un taxon indépendant (nous avons déjà évoqué

cette éventualité plus haut) : il faudrait regarder autre chose que la simple couleur des ailes.

Sur un plan plus général, on peut aussi supposer que les mâles et les femelles d'une même espèce se reconnaissent et maintiennent la cohésion du groupe sur de grandes distances grâce au repérage des couleurs exhibées par les individus en vol. Ainsi, la coloration alaire serait à ces espèces ce que les stridulations et les cymbalisations sont à d'autres espèces de criquets ou de cigales. Il s'agirait en quelque sorte d'un "chromatoguidage", équivalent fonctionnel du sonoguidage.

Cette forme de communication doit être bien plus évoluée qu'on pourrait le penser de prime abord et mériterait qu'une thèse soit enclenchée sur le sujet. Notons au passage que chez certaines espèces de Locustinae (= Oedipodinae), par exemple *Psophus stridulus* et *Bryodemella tuberculata*, cet affichage de la couleur des ailes postérieures s'accompagne d'un crépitement sonore, sans doute une stridulation renforçant le signal d'appel du mâle pour les femelles (et peut-être aussi pour les autres mâles, en marquant une forme de territoire sonore). Une fois que les mâles et les femelles sont à proximité, une autre phase éthologique s'enclenche. Pour les cigales, ces différences entre émissions sonores à longue distance (appel nuptial) et émissions sonores à courte distance (chant de cour) ont été relativement bien étudiées (BOULARD 1995, COOLEY 2001, SUEUR & AUBIN 2004).

Nous persistons donc à penser que la couleur bleue des ailes associée à une taille réduite chez les *Oedipoda fuscocincta* corso-sardes, dans un contexte d'isolement insulaire, traduit un début de spéciation.

Mais nous avons développé ailleurs (NABHOLZ & al., 2024) un argument plus fort pour considérer comme injustifiée la synonymisation proposée par HOCHKIRCH & al. (2023) : en utilisant seulement des marqueurs mitochondriaux, ou bien un petit nombre de marqueurs nucléaires, ou même un mélange des deux (comme c'est le cas ici), on peut se trouver dans l'incapacité d'individualiser des espèces pourtant valides, parce qu'elles se sont différenciées récemment. Cela a été le cas avec des espèces de *Gomphocerippus* du groupe *biguttulus* ou avec des espèces du genre *Omocestus* (HAWLITSCHKE & al. 2017, 2022 ; NATTIER & al. 2011 ; NOLEN & al. 2020 ; SCHMIDT & al. 2024, VEDENINA & MUGUE, 2011). Alors que les séparations spécifiques deviennent claires en utilisant une quantité suffisante de données moléculaires, c'est-à-dire plusieurs centaines de gènes nucléaires, comme l'on fait HAWLITSCHKE & al. 2022, NOLEN & al. 2020 ou SCHMIDT & al. 2024 (dans ces trois publications une comparaison est effectuée entre phylogramme mitochondrial et phylogramme nucléaire).

Dans leur réponse à cette critique, HOCHKIRCH & al. (2024) en sont surtout restés à des considérations générales. Ils écrivent cependant (nous traduisons) : « Nous convenons que les conclusions taxinomiques

<sup>2</sup> C'est nous qui soulignons.

<sup>3</sup> Citation exacte de BRABY & al. (2012): "We recommend that, under the general lineage (unified) species concept, the definition of subspecies be restricted to extant animal groups that comprise evolving populations representing partially isolated lineages of a species that are allopatric, phenotypically distinct, and have at least one fixed diagnosable character state, and that these character differences are (or are assumed to be) correlated with evolutionary independence according to population genetic structure."

tirées uniquement de données génétiques doivent être prises avec prudence et que toutes les preuves doivent être prises en compte. Cela est particulièrement vrai pour les gènes mitochondriaux, qui peuvent être affectés par l'introgression, le tri de lignée incomplet ou les NUMT, comme l'ont correctement indiqué Nabholz et al. (2024) ». Ils insistent plus loin en affirmant que les principales raisons des incohérences entre les ensembles de données mitochondriales et nucléaires sont, d'une part « l'hybridation et l'introgression mitochondriale ultérieure », d'autre part « le tri incomplet des lignées » ; mais ils en tirent une conclusion différente que celle qu'on attend concernant *O. f. morini*, quoi que strictement parallèle : le remplacement du genre *Chorthippus* par le genre *Gomphocerippus* par l'un d'entre nous (BD) pour les espèces du groupe *biguttulus* est infondé, car il s'appuie sur un phylogramme mitochondrial<sup>4</sup>... Ce qui revient à valider pleinement notre argument !

### 3. LA DÉNATURATION DU CONCEPT *OEDIPODA CAERULESCENS* SSP. *SARDETI* DEFAUT 2006

Les auteurs ayant constaté sur leur phylogramme que le sous-clade *O. c. sulfurescens* (spécimens 378 à 244) avait un sous-clade frère (spécimens 478 à 335), ils ont retenu pour celui-ci le nom « *O. c. sardeti* » simplement parce que *O. c. sardeti* y était effectivement représenté dans une des branches : spécimens 478 et 394.

Mais, tel que défini originellement, l'endémique corso-sarde *Oedipoda caerulescens sardeti* est nettement caractérisé au plan morphologique relativement aux exemplaires d'Ibérie (Galicia, Teruel, Caceres, Sevilla), de France méridionale (Var, Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault, Pyrénées-Orientales, Aude, Ariège, Haute-Garonne, Tarn, Tarn-et-Garonne) et de France centrale et septentrionale (Charente-Maritime, Vienne, Ille-et-Vilaine, Sarthe, Côte-d'Or, Pas-de-Calais) : en Corse / Sardaigne le prolongement cubital de la bande alaire sombre est très court (chez la ssp. nominative il atteint le milieu du champ cubital ou le dépasse un peu), les rapports longueur de l'œil / largeur du vertex et longueur de l'œil / longueur du sillon sous-oculaire sont plus bas en moyenne, les tarsi postérieurs sont rouges ou brun-rouges (contre bruns à jaunâtres) ; accessoirement, si les ailes sont généralement bleues comme dans la ssp. nominative, elles sont parfois du même bleu-vert que chez *O. f. morini* (ce qui l'a fait généralement confondre avec *O. coerulea* !). C'est donc un taxon bien caractérisé morphologiquement.

Mais cette caractérisation ne s'applique plus du tout si l'on étend la répartition de ce taxon à l'Ibérie et à la France continentale méridionale, comme le font les auteurs : dans cette nouvelle acception il faudrait une nouvelle caractérisation morphologique relativement à ce qu'ils appellent « *O. caerulescens* lignée princi-

pale »<sup>5</sup>. (Dans notre échange épistolaire du 18/06/2023, Axel Hochkirch en a convenu).

Finalement, le taxon franco-ibérique du groupe *caerulescens* comprend deux sous-espèces (et doit donc être envisagé à un rang d'espèce, et du coup le taxon *sulfurescens* doit l'être aussi !) : la sous-espèce *sardeti* en Corse-Sardaigne, et une sous-espèce continentale, qu'il conviendrait de nommer. À ce propos il faudrait d'abord contrôler, par comparaison morphologique avec le type porte-nom de la Société Linnéenne de Londres, si la sous-espèce continentale peut être assimilée à l'*Oedipoda caerulescens* de Linné (localité type : Europe méridionale) ; auquel cas, ce que les auteurs ont appelé « *Oedipoda caerulescens* lignée principale » deviendrait *Oedipoda bifasciata* (Müller, 1766) (localité type : Turin), plutôt qu'*Oedipoda armoricana* Sellier, 1947 (localité type : Quiberon)<sup>6</sup>.

En attendant, on ne sait plus où on peut rencontrer, en France, l'*Oedipoda c. caerulescens* de Linné : est-ce dans la partie centrale et septentrionale du pays, ou au contraire dans la partie sud-orientale ?

Notons encore que le clade de l'espèce franco-ibérique (et italienne : Sardaigne) contient aussi le taxon maghrébin *sulfurescens* Saussure 1884 : c'est bien net sur le phylogramme des auteurs.

On observe aussi sur le phylogramme que la position du taxon initial « *sardeti* » dans leur clade « *sardeti* » le met dans une situation analogue à celle d'*O. germanica* dans le clade « *fuscocincta* » (c'est bien perceptible ici sur notre figure 1). Par conséquent, si *O. germanica* est maintenu comme espèce indépendante d'*O. fuscocincta* (ce à quoi les auteurs n'osent pas renoncer, à juste titre selon nous), il n'y a plus aucune raison de nier l'indépendance taxinomique du taxon corso-sarde au sein de l'espèce franco-ibérique.

### 4. LES SOUS-CLADES DU CLADE « *O. CAERULESCENS* LIGNÉE PRINCIPALE »

Nous observons que le clade « *Oedipoda caerulescens* lignée principale » (« *Oedipoda c. caerulescens* » sur notre figure 1) se divise en deux sous-clades bien nets, dont les auteurs ne disent rien, curieusement. Sollicité sur ce point, A. Hochkirch explique qu'ils sont insuffisamment supportés. Mais est-ce bien convaincant ? Nous notons en tous cas que les seules localités communes à ces deux sous-clades sont le Parnasse (en Grèce continentale) et la province de Mazandaran (dans le Nord de l'Iran) :

- Localités des trente exemplaires du sous-clade positionné en haut : Sud de l'Italie, île d'Elbe, Slovaquie, Roumanie, Grèce (dont le Parnasse, les Cyclades et le Dodéca-

<sup>4</sup> Cette question est réenvisagée indépendamment dans un autre article de cette même revue : DEFAUT (2024).

<sup>5</sup> Sur la légende de la figure 3a des auteurs, le taxon « *Oedipoda caerulescens* lignée principale » est clairement assimilé à la sous-espèce nominative ; mais cette assimilation n'est argumentée nulle part.

<sup>6</sup> KRUSEMAN, 1982, page 31, attribuait déjà une vaste répartition au taxon *armoricana* : « de la plaine d'Allemagne du Nord par les dunes jusqu'à la presqu'île de Quiberon ». Mais le vocable *bifasciata* a priorité sur *armoricana*.

nèse), Turquie, Arménie, Ukraine, Russie, Kirghizistan, Iran (province Mazandaran).

- Localités des vingt-trois exemplaires du sous-clade positionné en bas : France (Morbihan [Quiberon], Moselle, Isère, Allier, Drôme), Allemagne, nord de l'Italie, Sicile, Slovaquie, Grèce continentale (dont Parnasse), nord de l'Iran (province Mazandaran).

S'il fallait accorder une signification taxinomique à ces sous-clades, notons que celui en position inférieure contient probablement la localité type de *Grillus bifasciatus* Müller 1766 (Turin), et assurément celle d'*Oedipoda armoricana* Sellier 1947 (Quiberon).

## CONCLUSION

Certes, comme l'insinuent malicieusement HOCHKIRCH & al. (2024), des raisonnements apparemment très objectifs peuvent être sous-tendus involontairement par une tendance spontanée à *diviser* ou au contraire à *rassembler* [*« Splitters versus Lumpers ? »*]. Et cela est sans doute inévitable, malheureusement.

Néanmoins il vaudrait mieux être très prudent avant d'invalider des sous-espèces uniquement sur des considérations génétiques, surtout lorsqu'on n'utilise que des gènes mitochondriaux ou qu'un petit nombre de gènes nucléaires.

Nous appelons ici à l'utilisation d'une approche multidisciplinaire, appelée taxinomie intégrative (SCHLICK-STEINER & al., 2010), où des analyses intégrant les émissions sonores, la phylogénie des gènes notamment mitochondriaux, les traits morphologiques distinctifs et la connaissance détaillée des aires de répartition des espèces, sont utilisées pour délimiter les espèces comme une somme de preuves cumulative (DE QUEIROZ, 2007)

Et naturellement nous demandons à l'INPN de conserver leur statut sous-spécifique aux deux taxons insulaires corses *Oedipoda fuscocincta morini* et *Oedipoda « caerulescens » sardeti*.

## ANNEXE :

### Les taxons du genre *Oedipoda* en France (provisoire)

Une fois réinterprétée par nos soins, l'étude des auteurs pourrait conduire à la liste suivante, mais qui devra être discutée dans le cadre de la nouvelle *liste de référence des Orthoptères de France*, prévue pour 2025.

Elle présente deux alternatives, selon la localisation géographique d'*Oedipoda caerulescens*, comme expliqué plus haut :

1. *Oedipoda coerulea* Saussure, 1884 : région pyrénéenne
2. *Oedipoda germanica* Latreille, 1804 : toute la France (sauf les îles, dont la Corse)

3. *Oedipoda charpentieri* Fieber, 1853 : France méditerranéenne (mais pas en Corse).

4. *Oedipoda caerulescens* L., 1758 : Centre et Nord de la France (et Sud-Ouest ?)

5. *Oedipoda sulfurescens* Saussure, 1884 :

5a. *Oedipoda sulfurescens* Saussure, 1884, ssp. [non nommée]: Sud de la France<sup>7</sup> (ou seulement Sud-Est ?<sup>8</sup>)

5b. *Oedipoda sulfurescens* Saussure, 1884, ssp. *sardeti* Defaut, 2006 (Corse)

### Alternative :

4. *Oedipoda bifasciata* Muller, 1766 : Centre et Nord de la France (et Sud-Ouest ?)

5. *Oedipoda caerulescens* L., 1758 :

5a. *Oedipoda caerulescens* L., 1758, ssp. *caerulescens* : Sud de la France<sup>4</sup> (ou seulement Sud-Est ?<sup>5</sup>)

5b. *Oedipoda caerulescens* L., 1758, ssp. *sardeti* Defaut, 2006 (Corse)

**Remerciements :** à Axel Hochkirch, pour les échanges nombreux et intéressants, et à David Lluçà Pomares pour sa précieuse relecture.

## RÉFÉRENCES

- BARTON Nicholas H., Derek E. G. BRIGGS, Jonathan A. EISEN, David B. GOLDSTEIN & Nipam H. PATEL, 2007 – *Evolution*, xiv + 833 p. Cold Spring Harbor.
- BAUR Bertrand, Hannes BAUR, Christian ROESTI, Daniel ROESTI & Philippe THORENS, 2006 – *Sauterelles, Grillons et Criquets de Suisse*. Haupt edit., 352 pages.
- BERGER Dirk, 2008 – *The evolution of complex courtship songs in the genus Stenobothrus Fischer, 1853 (Orthoptera, Caelifera, Gomphocerinae)*. Thèse, Université Friedrich Alexander, Nuremberg, 169 p.
- BOULARD Michel, 1995 – Postures de cymbalisations et cartes d'identité acoustique des Cigales. 4. Généralités et espèces méditerranéennes. *EPHE. Biologie et Évolution des Insectes*, 7/8 : 1-72.
- BRABY M.F., R. EASTWOOD & N. MURRAY (2012) – The subspecies concept in butterflies: has its application in taxonomy and conservation biology outlived its usefulness? *Biological Journal of the Linnean Society*, 106, 699–716. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01909.x>
- CACHO N. Ivalu & David A. BAUM, 2012 – The Caribbean slipper spurge *Euphorbia tithymaloides* : the first example of a ring species in plants. *Proceedings Biological Sciences*, 279 (1742): 3377-3383.
- CHAPCO William & Daniel CONTRERAS, 2011 – Subfamilies Acridinae, Gomphocerinae and Oedipodinae are « fuzzy sets » : a proposal for a common African

<sup>7</sup> C'est ce qu'écrivent les auteurs

<sup>8</sup> C'est ce qu'on voit sur leur carte.

- origin. *Journal of Orthoptera Research*, **20** (2) : 173-190.
- CINZ – voir « Commission Internationale de Nomenclature Zoologique ».
- COMMISSION INTERNATIONALE DE NOMENCLATURE ZOOLOGIQUE, 1999 – *Code International de Nomenclature Zoologique*, 4<sup>e</sup> édition. The International Trust for Zoological Nomenclature, c/o The Natural History Museum, Londres, 306 p. (texte bilingue : anglais et français).
- CONTRERAS Daniel & William CHAPCO, 2006 – Molecular phylogenetic evidence for dispersal events in gomphocerine grasshoppers. *Journal of Orthoptera Research*, **15** (1) : 91-98.
- COOLEY John R., 2001 – Long-range acoustical Signals, Phonotaxis and Tisk in the Sexual Pair-Forming Behaviors of *Okanagana canadensis* and *O. rimosa* (Hemiptera, Cicadidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **94** (5)755-760.
- DEFAUT Bernard, 2006 – Révision préliminaire des Oedipoda ouest-paléarctiques (Caelifera, Acrididae, Gomphocerinae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **11** : 23-48.
- 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, 2017 – Notes de lecture phylogénétique sur les Orthoptères. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **22** : 2-13.
- DEFAUT Bernard, 2023 – Révision biométrie des taxons français du genre *Arcyptera* Audinet Ser-ville, 1838, sous-genre *Pararcyptera* Tarbinsky, 1930. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **28** : 5-30.
- DEFAUT Bernard, 2024 – Notes de lecture phylogénétique sur les Orthoptères. 8. Implications taxinomiques pour les Gomphocerinae de France de trois publications récentes en phylogénie moléculaire (Orthoptera, Acrididae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **29** : 29-36.
- DEFAUT Bernard & David MORICHON, 2015 – *Faune de France n° 97. Criquets de France (Orthoptera Caelifera) volume 1, fascicules a & b*. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, 687 p.
- DEFAUT Bernard & David MORICHON, 2016 – Étude des synusies orthoptériques dans les milieux ouverts et semi-ouverts de la réserve naturelle de Nohèdes (F-66500) *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **21** : 57-143.
- DEFAUT Bernard & Víctor NOGUERALE, 2019 – Révision taxinomique de la super-espèce *Gomphocerippus binotatus* (Charpentier). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **24** : 5-27.
- DE QUEYROZ Kevin, 2007 – Species concepts and species delimitation. *Systematik Biology*, **56**: 879-886.
- DURANTON Jean-François, Michel LAUNOIS, M.-H. LAUNOIS-LUONG & Michel LECOQ, 1982 – *Manuel de prospection acridienne en zone tropicale sèche*. Gerdat, Paris, 2 volumes, 1 496 p.
- FORTIN Corinne, Gérard GUILLOT, Guillaume LECOINTRE & Marie-Laure LE LOUARN, 2021 – *Guide critique de l'évolution*, 2<sup>e</sup> édition (sous la direction de Guillaume Lecoindre). Belin, 668 pages.
- GARCÍA Maria Dolores, Maria-Eulalia CLEMENTE, Angel HERNÁNDEZ & Juan José PRESA, 1997 – First data on the Communicative Behaviour of Three Mediterranean Grasshoppers (Orthoptera : Acrididae). *Journal of Orthoptera Research*, **6** : 113-116.
- HAWLITSCHKEK Oliver, J. MORINIÈRE, G. U. C. LEHMANN, A. W. LEHMANN, M. KROPF, A. DUNZ, F. GLAW, M. DETCHAROEN, S. SCHMIDT, A. HAUSMANN, N. U. SZUCSICH, S. A. CAETANO-WYLER & G. HASZPRUNAR, 2017 – DNA barcoding of crickets, katydids and grasshoppers (Orthoptera) from Central Europe with focus on Austria, Germany and Switzerland. Molecular Ecology Resources. *Molecular Ecology Resources*, **17**, 1037-1053.  
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12638>
- HAWLITSCHKEK Oliver, Edgardo M. ORTIZ, Sajad NOORI, Kathleen C. WEBSTER, Martin HUSEMANN, Ricardo J. PEREIRA, 2022 – Transcriptomic data reveals nuclear-mitochondrial discordance in Gomphocerinae grasshoppers (Insecte: Orthoptera: Acrididae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **170**: 107439.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107439>
- 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 Tereals Hidden Diversity in *Cicadetta brevipennis* (Hemiptera: Cicadidae) and Unexpected Relationships with a Song Divergent Relative. *PLoS ONE*, **11** (11): 1-41.
- HERTACH Thomas, Tomi TRILAR, Elizabeth J. WADE, Chris SIMON & Peter NAGEL, 2015 – Songs, genetics, and morphology: revealing the taxonomic units in the European *Cicadetta cerdaniensis* cicada group, with a description of new taxa (Hemiptera: Cicadidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **173** (2): 320-351.
- HOCHKIRCH Axel, Lara-Sophie DEY & Martin HUSEMANN, 2023 – Phylogeography of the grasshopper genus *Oedipoda* (Acrididae : Oedipodinae) in the Mediterranean : classic refugia and criptic lineages. *Biological Journal of the Linnean Society*, **20** : 1-11.
- HOCHKIRCH Axel, Lara-Sophie DEY & Martin HUSEMANN, 2024 – Splitters versus Lumpers ? Subspecies designations must rely on robust morphological and/or genetic data – a response to Nabholz *et al.* (2024). *Zootaxa* 5481 (2): 297-300.



- HOLLIER John, 2012 – An annotated list of the Orthoptera (Insecta) species described by Henri de Saussure, with an account of the primary type material housed in the Muséum d'histoire naturelle de Genève, Part 2 : The Acrididae: Oedipodinae. *Revue suisse de Zoologie*, **119** (2): 215-260.
- HUSEMANN Martin, David LLUCIÀ POMARES & Axel HOCHKIRCH, 2013 – A review of the Iberian Sphingonotini with description of two novel species (Orthoptera : Acrididae : Oedipodinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **168** : 29-60.
- JACOBS Werner, 1953 – Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. Z. Tierpsychol., Suppl. I, vii + 228 p.
- KATAYAMA Natsu, Jessica K. ABBOTT, Jostein KJAERANDSEN & Erik I. SVESSON, 2014 – Sexual selection on wing interference patterns in *Drosophila melanogaster*. *PNAS*, **111** (42) : 15144-15148.
- KRUSEMAN, Gideon W., 1982 – Matériaux pour la faunistique des Orthoptères de France : 2, les Acridiens des musées de Paris et d'Amsterdam. *Verlagen en Technische Gegevens*. Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Universiteit van Amsterdam, **36**, 134 p.
- LHERMINIER Philippe & Michel SOLIGNAC, 2005 – De l'espèce. Syllepse, Paris, 694 p.
- MAYR, E. (1963) – *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, 814 pp.
- NABHOLZ Benoit, Stéphane PUISSANT & Bernard DEFAUT, 2024 – A cautionary note on synonymization based on mitochondrial data in Orthoptera : a comment of Hochkirch *et al.*, 2023. *Zootaxa* 5481 (1): 146-150.
- NATTIER Romain, Tony ROBILLARD, Christiane AMEDEGNATO, Arnaud COULOUX, Corinne CRUAUD & Laure DESUTTER-GRANDCOLAS, 2011 – Evolution of acoustic communication in the Gomphocerinae (Orthoptera: Caelifera: Acrididae). *Zoologica Scripta*, **40** (5): 479-497.  
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2011.00485.x>
- NOGUERALES Víctor, 2017 – *Understanding the processes of diversification along the speciation continuum in a recent evolutionary radiation of grasshoppers*. Thèse PhD. Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos, IREC (CSIC-UCLM-JCCM), Ciudad Real, España. 267 p.
- NOLEN Zachary J., Burcin YILDIRIM, Iker IRISSARI, Shanlin LIU, Clara Groot CREGO, Daniel Buchvaldt AMBY, Frieder MAYER, M. Thomas P. GILBERT & Ricardo J. PEREIRA, 2020 – Historical isolation facilitates species radiation by sexual selection : Insights from Chorthippus grasshoppers. *Molecular Ecology*, **29**: 4985-5002.  
<https://doi.org/10.1111/MEC.15695>
- OTTE Daniel, 1970 – *A comparative Study of Communicative Behavior in Grasshoppers*. Miscellaneous publications, Museum of zoology, University of Michigan, n° 141
- SARDET Éric, Christian ROESTI & Yoan BRAUD, 2021 – *Grasshoppers of Britain and Western Europe. A photographic guide*. Bloomsbury Publishing Plc, 304 p.
- SCHLICK-STEINER Birgit C., Florian M. STEINER, Bernhard SEIFERT, Christian STAUFFER, Erhard CHRISTIAN & Ross H. CROZIER, 2010 – Integrative Taxonomy: A Multisource Approach to Exploring Biodiversity. *Annual Review of Entomology*, **55**: 421-438.
- SCHMIDT Robin, Christophe DUFRESNES, Anton KRISTIN, Sven KÜNZEL, Miguel VENCES & Oliver HAWLITSCHKE, 2024 – Phylogenetic insights into Central European *Chorthippus* and *Pseudochorthippus* (Orthoptera: Acrididae) species using ddRADseq data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **193**. 108012 (six pages).  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2024.108012>
- SUEUR Jérôme & Thiéry AUBIN, 2004 – Acoustic signals in cicada courtship behaviour (order Hemiptera, genus Tibicina). *The Zoological Society of London*, **262**: 217-224.
- 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.
- ZHANG Hong-Li, Yuan HUANG, Li-Liang LIN, Xiao-Yang WANG & Zhe-Min ZHENG, 2013 – The phylogeny of the Orthoptera (Insecta) as deduced from mitogenomic gene sequences. *Zoological Studies*, **52** : 37-49.

## SOMMAIRE

### INTRODUCTION

#### I. LE PHYLOGRAMME DES AUTEURS

1. STRUCTURATION DU PHYLOGRAMME
2. IMPLICATIONS TAXINOMIQUES ÉTABLIES PAR LES AUTEURS
3. PROBLÈMES SOULEVÉS PAR LES AUTEURS

#### II. DES MODIFICATIONS TAXINOMIQUES CONTESTABLES

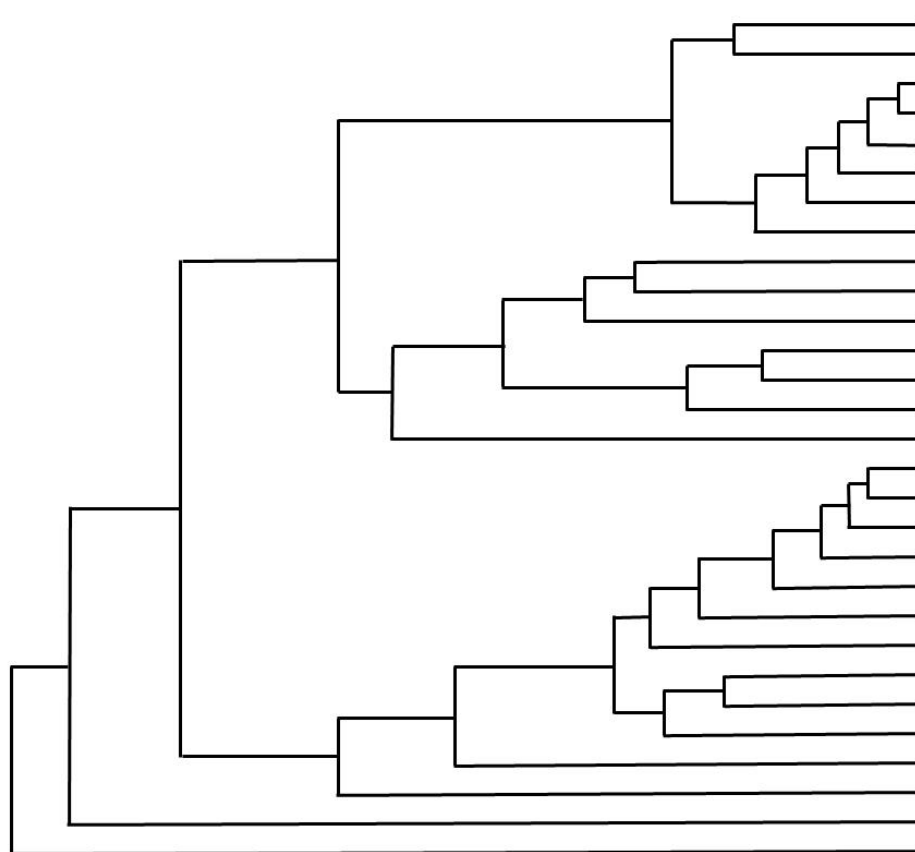
1. LE CONCEPT DE SOUS-ESPÈCE
2. LA SYNONYMISATION D'*OEDIPODA FUSCO-CINCTA* LUCAS 1847, SSP. *MORINI* DEFAUT 2006
3. LA DÉNATURATION DU CONCEPT *OEDIPODA CAERULESCENS* SSP. *SARDETI* DEFAUT 2006
4. LES SOUS-CLADES DU CLADE « *O. CAERULESCENS* LIGNÉE PRINCIPALE »

### CONCLUSION

### ANNEXE : les taxons du genre *Oedipoda* en France (provisoire)

### Remerciements

### RÉFÉRENCES



- O. caeruleascens* l. princ. : Italie, Elbe, Crête, Balkans, Ukraine, Russie, Kirghizistan, Iran ; 30 ex.  
*O. caeruleascens* l. princ. : France, Allemagne, Italie, Sicile, Slovaquie, Grèce, Iran ; 23 ex.  
*O. caeruleascens sardeti* : Corse, Sardaigne ; 2 ex.  
*O. caeruleascens sardeti* : Espagne méridionale ; 1 ex.  
*O. caeruleascens sardeti* : France (Vaucluse), Pyrénées ibériques ; 2 ex.  
*O. caeruleascens sardeti* : Portugal ; 3 ex.  
*O. caeruleascens sardeti* : Espagne méridionale ; 1 ex.  
*O. caeruleascens sulfureascens* : Maroc, Tunisie ; 5 ex.  
*O. miniata* : Balkans, Jordanie, Kirghizistan, Iran, Chine ; 22 ex.  
*O. mauritanica* : Baléares, Sardaigne, Sicile, Maroc, Tunisie ; 9 ex.  
*O. charpentieri* : France, Espagne ; 3 ex.  
*O. canariensis* : La Gomera ; 6 ex.  
*O. canariensis* : Tenerife ; 3 ex.  
*O. canariensis* : Grande Canarie, Fuerteventura ; 7 ex.  
*O. schochii* : Turquie, Arménie, Iran ; 7 ex.  
*O. germanica* : France (départements 66 et 69), Allemagne, Autriche ; 5 ex.  
*O. fuscocincta* : Açores, Pyrénées ibériques ; 2 ex.  
*O. fuscocincta* : Sardaigne ; 2 ex.  
*O. fuscocincta* : Corse, Maroc, Tunisie, Espagne méridionale ; 6 ex.  
*O. fuscocincta* : Sicile, Tunisie ; 2 ex.  
*O. coerulea* : Pyrénées ibériques ; 4 ex.  
*O. meridionalis* : Balkans, Roumanie ; 17 ex.  
*O. venusta* : Grèce, Crête ; 3 ex.  
*O. aurea* : Grèce, Jordanie ; 3 ex.  
*O. pentagonalis* : Italie (Calabre, Chianti) ; 4 ex.  
*O. himalayana* : Inde ; 1 ex.  
*O. fedschenki* : Inde ; 1 ex.  
*Celes variabilis* : Turquie ; 1 ex.  
*Sphingonotus rubescens* : Canaries ; 1 ex.

**Figure 1. Structuration du phylogramme de HOCHKIRCH & al. (2023)**

Nous avons conservé les interprétations taxinomiques des auteurs (mais nous avons abrégé ce qu'ils ont nommé « *O. caeruleascens* lignée principale » en « *O. caeruleascens* l. princ. »).

Nous avons mis en **violet** les noms des taxons qui nous paraissent douteux à un titre ou à un autre : *O. caeruleascens* pour toutes les branches où ce vocable de rang espèce apparaît, *O. caeruleascens sardeti* pour les branches autres que « Corse, Sardaigne » (explications dans le texte), *O. canariensis* pour les branches autres que « Tenerife » (qui est la localité type), et *Oedipoda fuscocincta* pour les branches autres que « Corse, Maroc, Tunisie, Espagne méridionale » (explications dans le texte).