

Notes de lecture phylogénétique sur les Orthoptères. 8. Implications taxinomiques pour les Gomphocerinae de France de trois publications récentes en phylogénie moléculaire (Orthoptera, Acrididae)

Bernard DEFAUT

Quartier Babi, hameau d'Aynat, 09400 Béceilhac-et-Aynat, "bdefault@orange.fr"

Résumé. Le travail de HAWLITSCHKE & al. (2022) montre que, en utilisant de nombreuses données nucléaires, les espèces proches de *G. biguttulus* se répartissent correctement dans des sous-clades, ce qui n'est pas le cas avec des données mitochondriales. Il se confirme que les espèces du groupe *biguttulus* sont très proches de *Gomphocerippus rufus*, et surtout il apparaît que l'espèce *apricarius* est plus proche de *Stauroderus scalaris* et de *Gomphocerus sibiricus* que des espèces du clade *G. rufus – biguttulus* ; j'en déduis que cette espèce *apricarius* n'appartient pas au genre *Gomphocerippus* (= *Glyptobothrus*) mais à un autre genre, qui reste à définir. L'étude de SCHMIDT & al. (2024) montre que l'espèce *vagans* est encore plus éloignée du groupe *rufus-biguttulus* que ne l'est *apricarius*, et que l'espèce *pullus* en est encore plus éloignée que ne le sont celles du genre *Pseudochorthippus* ; ces deux espèces n'appartiennent donc pas au genre *Gomphocerippus*, elles non plus. Le travail de SEVASTIANOV & al. (2023) confirme que les taxons *vagans* et *pullus* n'appartiennent pas au genre *Gomphocerippus*, et montre aussi que ce que l'on appelait jusque-là « *Omocestus* » *raymondi* est en réalité beaucoup plus proche de *Stenobothrus* et de *Myrmeleotettix*.

Mots clés. Gomphocerini ; « *Gomphocerippus* » *apricarius* ; « *Gomphocerippus* » *pullus* « *Gomphocerippus* » *vagans*, « *Omocestus* » *raymondi*.

Abstract. The work of HAWLITSCHKE & al. (2022) shows that using numerous nuclear data, species close to *G. biguttulus* are in correctly individualized subclades, which is not the case with mitochondrial data. It is confirmed that the species of the *biguttulus* group are very close to *Gomphocerippus rufus*, and above all it appears that the species *apricarius* is closer to *Stauroderus scalaris* and *Gomphocerus sibiricus* than to the species of the clade *G. rufus – biguttulus* ; I deduce that this species *apricarius* does not belong to the genus *Gomphocerippus* (= *Glyptobothrus*) but to another genus, which remains to be defined. The study by SCHMIDT & al. (2024) shows that the species *vagans* is even further away from the *rufus-biguttulus* group than is *apricarius*, and that the species *pullus* is even further from it than those of the genus *Pseudochorthippus* ; these two species do not belong to the genus *Gomphocerippus* either. The work of SEVASTIANOV & al. (2023) confirms that the taxa *vagans* and *pullus* do not belong to the genus *Gomphocerippus*, and also shows that what was previously called "*Omocestus*" *raymondi* is actually much closer to *Stenobothrus* and *Myrmeleotettix*.

Keywords. Gomphocerini ; « *Gomphocerippus* » *apricarius* ; « *Gomphocerippus* » *pullus* « *Gomphocerippus* » *vagans*, « *Omocestus* » *raymondi*.

—oOo—

I. L'ARBRE DE COALESCENCE DE HAWLITSCHKE & AL., 2022

Nota. Je ne m'intéresserai ici qu'aux implications taxinomiques de l'arbre nucléaire de cet important travail (les auteurs ont aussi établi une comparaison entre arbre nucléaire et arbre mitochondrial, notamment).

L'arbre de leur figure 2, basé sur 540 gènes nucléaires, est structuré comme suit (figure 1) :

1. Le clade CHRYSOCHRAONTINI (avec *Euchorthippus declivus* et *Euthystira brachyptera*) s'oppose à la divergence entre STENOBOTHRINA¹ et GOMPHOCERINA, et donc à tous les autres clades de l'arbre.

2. Ensuite, le clade STENOBOTHRINA, comprenant un sous-clade *Stenobothrus* (avec l'espèce type du genre : *lineatus*, ainsi que *nigromaculatus* et

rubicundulus) et un sous-clade *Omocestus* (avec l'espèce type du genre : *viridulus*, ainsi que *haemorrhoidalis* et *rufipes*), s'oppose au clade GOMPHOCERINA, regroupant tous les autres clades.

On note que les espèces des deux genres sont correctement réparties dans les deux sous-clades.

3. Vient enfin le clade GOMPHOCERINA,

3a. Avec d'abord le sous-clade *Pseudochorthippus* (deux espèces, dont l'espèce type du genre : *parallelus*, ainsi que *erythropus*), qui s'oppose à tous les autres sous-clades.

Remarque : les arbres mitochondriaux de NATTIER & al. (2011) et de VEDENINA & MUGUE (2011), conduisaient à intégrer le genre *Pseudochorthippus* aux STENOBOTHRINA. (Même résultat avec l'arbre mitochondrial et nucléaire de SEVASTIANOV & al., 2023 : voir plus loin). On peut noter que le rattachement désormais aux GOMPHOCERINA est soutenu pas le caractère morphologique du bord antérieur des tegmina dilaté en lobe à la base.

3b. Ensuite le sous-clade *Chorthippus* (*sensu stricto*) (avec deux espèces, dont l'espèce type du

¹ Pour les auteurs, cette entité taxinomique est envisagée au rang de tribu (terminaison INI) ; pour moi c'est une sous-tribu (terminaison INA) de la tribu GOMPHOCERINI, laquelle contient aussi la sous-tribu GOMPHOCERINA (cf. DEFAUT, 2012 et 2017).

genre : *albomarginatus*, ainsi que *dorsatus*), qui s'oppose aux autres clades

3c. Ensuite, un sous-clade à contenu surprenant, qui s'oppose aux autres clades : il contient les espèces *alticola*, *apricarius*, *Stauroderus scalaris* et *Gomphocerus sibiricus*. Les auteurs ne s'interrogent pas sur les implications taxinomiques que cela pose, mais ils demandent, à un autre endroit, que leur travail ne serve pas de base à de nouvelles combinaisons nomenclaturales, car ils ont des études complémentaires en projet². En attendant, ils conservent encore l'espèce *apricarius* dans le genre *Chorthippus*.

Pour la faune de France en préparation, je décide de rapporter, provisoirement, l'espèce *apricarius* au genre « *Gomphocerippus* », vocable que je place entre « » pour signifier, justement, que cela est provisoire. Remarquons en passant que cette espèce mériterait bien d'être rangée dans un genre particulier, puisqu'elle est davantage éloignée moléculairement (figure 1) et morphologiquement de *Gomphocerus sibiricus* que ne l'est *Stauroderus scalaris*.

Ou sinon il faudrait peut-être rapporter ces trois espèces au même genre *Gomphocerus* Thunberg, 1815. À l'appui de cette hypothèse on peut noter qu'elles ont toutes les trois les nervures tegminale Cu1 et Cu2 fusionnée, au moins partiellement. Mais les morphologies générales sont franchement dissemblables.

D'autre part, sur le phylogramme de SEVASTIANOV & al. 2023, *apricarius* est associé à 12 espèces habituelles du genre *Gomphocerippus*, dont l'espèce type *rufus* (figure 3) -

3d. Enfin un clade que je rapporte à *Gomphocerippus* Roberts 1941 (synonyme de *Glyptobothrus* Chopard, 1952), avec six espèces, dont l'espèce type du genre : *rufus*, et aussi *mollis*, *brunneus*, *rubratibialis*, *eisentrauti* et *biguttulus*.

Dans des études phylogénétiques antérieures, basées sur un petit nombre de marqueurs mitochondriaux, ces espèces sont mal séparées les unes des autres. Cette fois, leur répartition dans les clades est cohérente.

Je note que *G. rufus* est en opposition à la divergence suivante (celle entre *G. mollis* et les autres espèces). Cette particularité pourrait permettre de rattacher *rufus* à un sous-genre nominatif (qui serait *Gomphocerippus* Roberts 1941), et les cinq autres espèces au sous-genre *Glyptobothrus* Chopard 1952 ; mais la faible différenciation génétique et morphologique de ces deux entités peut retenir d'adopter cette solution.

Remarques concernant les objections de FONTANA & al. (2024).

1) À mon avis, le renflement apical des antennes chez *Gomphocerippus rufus* ne peut à lui seul justifier l'isolement de cette espèce dans un genre particulier, malgré FONTANA & al. (2024). En effet, nombre de

genres chez les Gomphocerinae contiennent aussi des espèces à antennes renflées à l'apex (par exemple *Stenobothrus grammicus* et *S. palpalis*), à côté d'espèces à antennes filiformes (*Stenobothrus lineatus*, *S. fischeri*, etc.) ; JAGO (1971 : 260-261) s'était d'ailleurs logiquement interrogé à ce sujet.

Quoi qu'il en soit, si de bons arguments obligeaient un jour à restreindre le genre *Gomphocerippus* Roberts 1941 aux espèces *rufus* et *longipennis*, il faudrait adopter le genre *Glyptobothrus* Chopard 1952 pour les autres espèces du clade, sûrement pas le genre *Chorthippus*.

2) Un autre argument invoqué par FONTANA & al. (2024) pour écarter le genre *Gomphocerippus*, est que sur les dix-huit genres ou sous-genres que contient la tribu Gomphocerini, seulement treize ont été analysés par les molécularistes (en réalité, ils citent uniquement « NOLEN & al. 2020 »).

Certes, on ne peut totalement exclure *a priori* que l'un ou l'autre des genres de GOMPHOCERINI décrits avant 1941 (c'est-à-dire avant la description du genre *Gomphocerippus*) ne vienne quelque jour prochain se nicher dans un clade contenant les espèces *rufus*, *mollis*, *brunneus*, *rubratibialis*, *eisentrauti* et *biguttulus*. Voici les sept genres candidats : *Aeropedellus* Hebard 1935 (localité type de l'espèce type : dans le Colorado, USA), *Bruneria* McNeill 1897 (localité type de l'espèce type : en Californie, USA), *Dasyhippus* Uvarov 1930 (localité type de l'espèce type : en Turquie), *Gomphoceridius* Bolívar 1914 (localité type de l'espèce type : Pic-du-Midi-de-Bigorre, Hautes-Pyrénées), *Mesasippus* Tarbinsky 1931 (localité type de l'espèce type : au Kazakhstan), *Myrmeleotettix* Bolívar 1914 (localité type de l'espèce type : la Suède), *Phlibostroma* Scudder, 1875 (localité type de l'espèce type : dans le Nebraska, USA).

On ne peut totalement l'exclure, mais je n'y crois pas plus que ça, soit à cause de la morphologie des espèces (au minimum les genres *Mesasippus* : carènes latérales du pronotum strictement parallèles³, et *Myrmeleotettix* : faciès général), soit à cause de l'éloignement géographique ou bioclimatique de la localité type des espèces types (les autres genres). Le candidat le moins fantaisiste serait le genre asiatique *Dasyhippus*, dont l'espèce type a jadis été rapportée au genre « *Chorthippus* » (comme *Mesasippus* d'ailleurs), et dont les carènes latérales du pronotum sont anguleuses (répartition des espèces : de la Turquie à la Russie et la Chine orientales, la localité type l'espèce type étant en Turquie, très près de la frontière avec la Syrie).

Par ailleurs, je dois rappeler ici que, en réalité, NOLEN & al. (2020) ont exprimé un avis similaire au mien : « *Interestingly, Gomphocerippus rufus, a species characterized by a distinctive mating display and clubbed antenna is nested inside the European Chorthippus clade, suggesting that this lineage belongs to the same radiation and should instead be classified as Chorthippus.* ».

Ainsi, selon NOLEN & al. (2020), *Gomphocerippus rufus* est suffisamment proche des espèces du groupe *biguttulus* pour qu'ils envisagent de le ranger dans le même genre. Leur seule erreur porte sur le genre choisi : *Chorthippus*, au lieu de *Gomphocerippus*.

² Mais quelle urgence y a-t-il donc à publier des résultats si les auteurs eux-mêmes les considèrent comme non exploitables ? Quoi qu'il en soit, je ne me sens pas tenu d'attendre que les molécularistes aient terminé leurs révisions des Gomphocerinae pour adopter, concernant la faune de France en préparation, des modifications taxinomiques qui paraissent évidentes.

³ D'ailleurs l'espèce type de ce genre est très éloignée des espèces du genre *Gomphocerippus* sur la figure 3 (phylogramme de SEVASTIANOV & al., 2023), plus éloignée que ne le sont les espèces du genre *Chorthippus* sensu stricto !

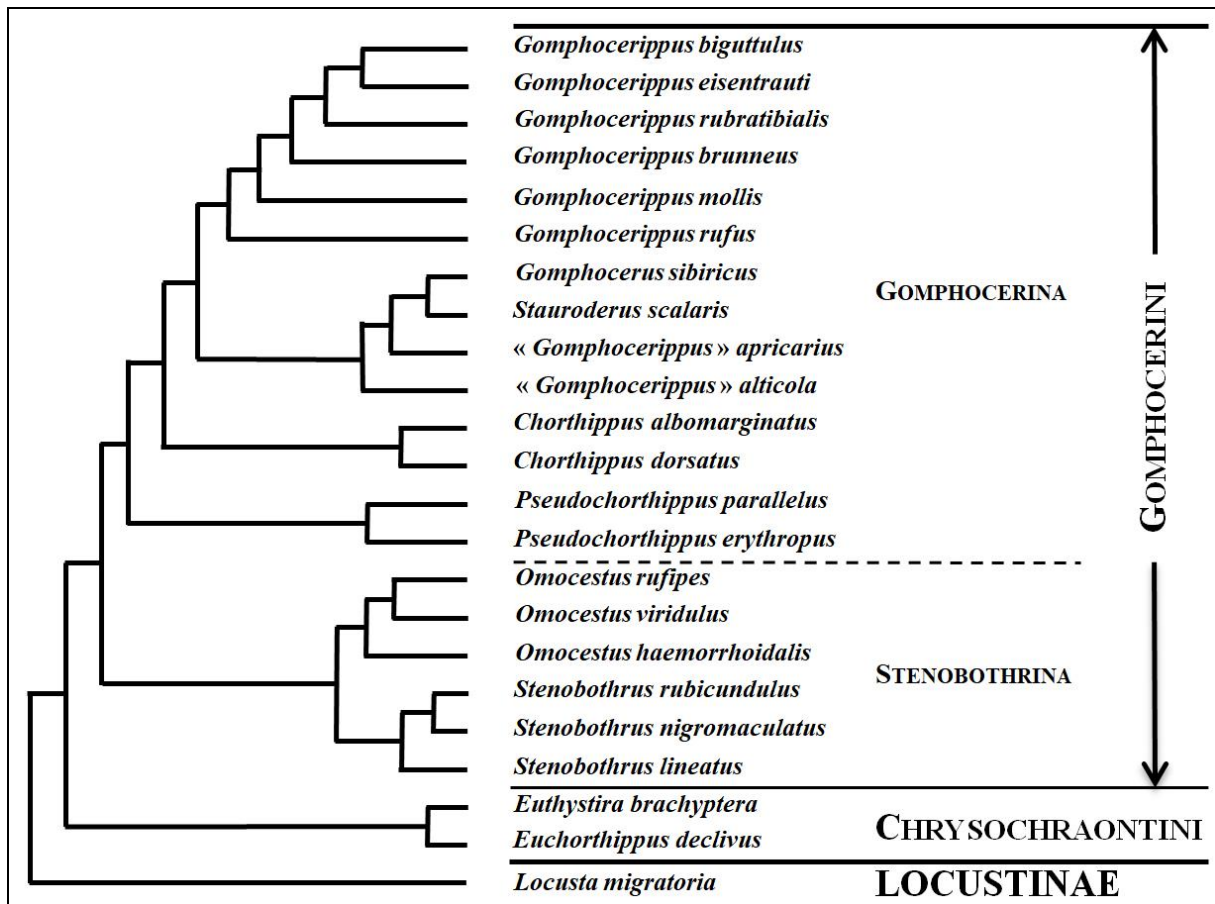


Figure 1. Structuration de l'arbre de coalescence pour le genre *Chorthippus* et des genres voisins, basé sur 540 gènes nucléaires (d'après HAWLITSCHKE & al. 2022, modifié).

Sur la figure originale des auteurs, le taxon *erythropus* est considéré comme sous-espèce de *P. parallelus* et les taxons *alticola*, *apricarius*, *mollis*, *brunneus*, *rubratibialis*, *eisentrauti* et *biguttulus* sont tous rapportés au genre *Chorthippus*.

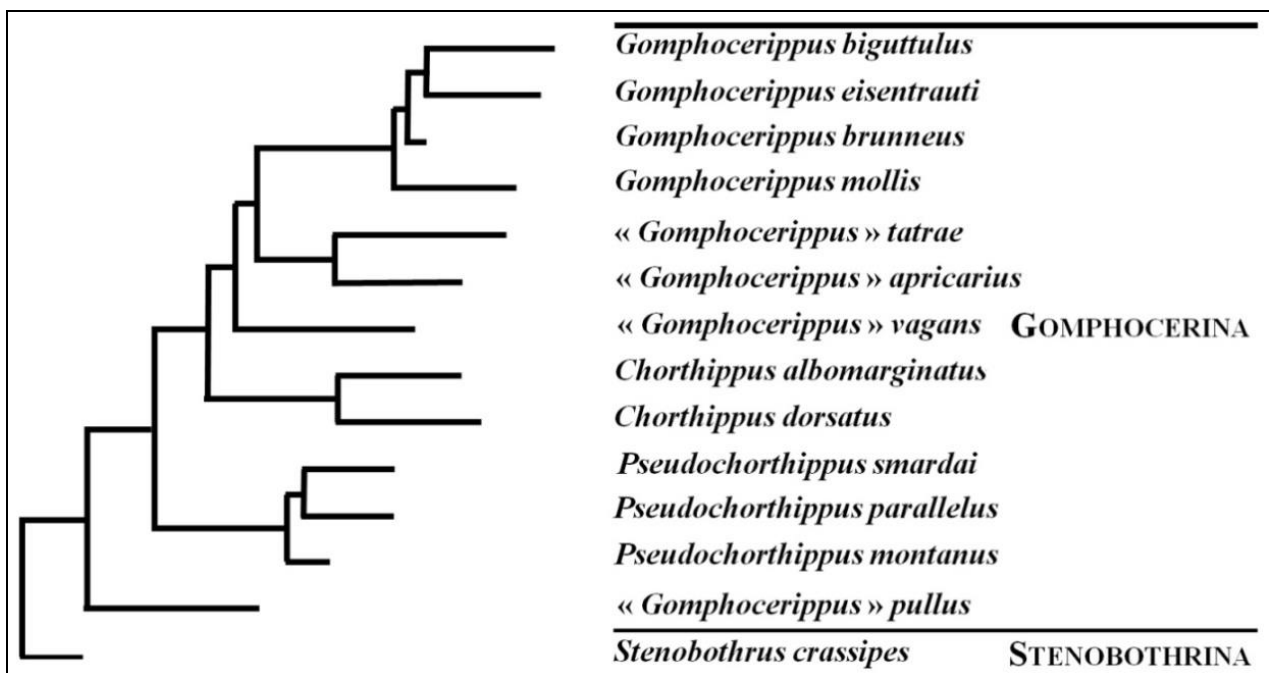


Figure 2. Structuration de l'arbre phylogénétique pour le genre *Chorthippus* et des genres voisins, basé sur 6763 marqueurs nucléaires (d'après SCHMIDT & al. 2024, modifié).

Sur la figure originale des auteurs, les taxons *montanus*, *parallelus* et *tatrae* sont rapportés au genre *Pseudochorthippus*, et tous les autres taxons au genre *Chorthippus*.

3) FONTANA & *al.* (2024) invoquent aussi le principe de stabilité pour maintenir *G. rufus* et les espèces du groupe *biguttulus* dans le genre *Chorthippus*. Mais le principe de stabilité du CINZ n'a rien à voir avec cela : se reporter à l'article 23.2. (Vraiment, aurait-il fallu maintenir aussi le vocable « *Gryllus (Locusta) biguttulus* » ?)

À mon sens, s'il y a bien une conclusion qui s'impose désormais, grâce aux études de phylogénie moléculaire, dont celle-ci, c'est que les espèces du groupe *biguttulus* n'appartiennent pas au genre *Chorthippus* Fieber 1852. Le fait que le site Orthoptera Species File (CIGLIANO & *al.*, 2024) range tous les *Glyptobothrus*, dont les espèces du groupe *biguttulus*, dans le genre *Chorthippus* n'est pas une preuve recevable, malgré HOCHKIRCH & *al.* (2024), ne serait-ce que parce que ce choix n'est pas argumenté.

Finalement il me paraît raisonnable de supposer que, lorsque tous les genres de GOMPHOCERINI auront été analysés par les molécularistes, les espèces du groupe *biguttulus* seront définitivement rapportées au genre *Gomphocerippus* Roberts, sinon à *Glyptobothrus* Chopard. Et si par extraordinaire ce n'était pas le cas, je publierais une nouvelle *note de lecture* pour en rendre compte. Ainsi va la Science.

En attendant les espèces du groupe *biguttulus* sont mieux placées dans le genre *Gomphocerippus*, à côté de *G. rufus*, que dans le genre *Chorthippus*, à côté de *C. albomarginatus* (cf. figure 1).

II. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DE SCHMIDT & AL., 2024.

Cette étude est basée sur l'approche RADseq (séquençage de l'ADN associé à des sites de restriction), avec traitement ici de 6763 marqueurs nucléaires pris chez 65 exemplaires pour 10 espèces de « *Chorthippus* » (*sensu latissimo* : incluant les genres *Gomphocerippus* [= *Glyptobothrus*] et *Chorthippus sensu stricto*) et trois espèces de *Pseudochorthippus*. Elle est donc moins riche en genres que la précédente, et malheureusement *Gomphocerippus rufus*, et surtout *Gomphocerus sibiricus* et *Stauroderus scalaris*, n'y sont pas présents (figure 2) ; ce qui fait que le clade réunissant les sept espèces allant de *vagans* à *biguttulus* semble pouvoir être attribué au genre *Gomphocerippus* (ou *Glyptobothrus*), ce qui est trompeur (comparer avec la figure 1). Sauf, évidemment, à admettre que les espèces *Gomphocerus sibiricus*, *Stauroderus scalaris* et celles du genre *Gomphocerippus* (= *Glyptobothrus*) appartiennent toutes, en réalité, au même genre *Gomphocerus* Thunberg 1815. Ce qui ne me paraît pas réaliste.

En tous cas la figure 2 des auteurs [ici aussi figure 2] montre : 1) que « *Gomphocerippus* » *vagans* est encore plus éloigné du groupe *biguttulus* que ne l'est *apricarius*, et 2) que « *Gomphocerippus* » *pullus* est encore bien plus éloigné du groupe *biguttulus*, puisque il l'est davantage que ne le sont les trois espèces du genre *Pseudochorthippus*. (Sur

le phylogramme de SEVASTIANOV & *al.*, 2023, le taxon *pullus* occupe un clade frère du clade *Pseudochorthippus* : figure 3)

Ainsi, les espèces *vagans* et *pullus* n'appartiendraient pas au genre *Gomphocerippus*, puisqu'elles sont éloignées du clade contenant *G. mollis*, *brunneus*, *biguttulus*, lequel clade est associé chez HAWLITSCHKE & *al.* 2022 (notamment) à *G. rufus*, espèce type du genre *Gomphocerippus*.

Mais pour leur part, les auteurs se demandent si le positionnement de *pullus* dans leur arbre phylogénétique n'annonce pas la nécessité de re-synonymiser le genre « *Chorthippus* » (*sensu latissimo* !) avec *Pseudochorthippus* lors d'une future révision⁴. En réalité cette option obligerait à synonymiser tous les genres des GOMPHOCERINA avec le genre *Gomphocerus* Thunberg 1815, puisque c'est le plus anciennement décrit. Mais, à mon sens, une telle décision serait très problématique, compte tenu des différences morphologiques.

III. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DE SEVASTIANOV & AL., 2023.

Nota. Je ne m'intéresserai pas ici à la reconstitution par les auteurs de l'évolution de la stridulation d'appel, malgré son intérêt

Ce travail s'appuie sur deux gènes mitochondriaux (CO1 et cytb) et deux gènes nucléaires (ITS1 et ITS2) chez 52 spécimens de 46 espèces de Gomphocerinae, mais étendu, si je comprends bien, à 79 espèces à partir de Gene Bank.

1. Clade attribuable aux GOMPHOCERINA

Les auteurs font remonter la disjonction entre GOMPHOCERINA et STENOBOETHRINA à 11,25 Mya, c'est-à-dire au Miocène moyen : étage Serravallien. (*Nota* : ces deux entités taxinomiques sont envisagées par les auteurs au rang de tribu [terminaison INI], afin de suivre HARZ (1975) et STOROZHENKO (1986))

Le sous-clade *Gomphocerippus* (avec 13 espèces !) contient l'espèce *apricarius*, laquelle était associée à *Gomphocerus sibiricus* et *Stauroderus scalaris* chez HAWLITSCHKE & *al.* (2022). Il s'oppose à un sous-clade contenant *Gomphocerus sibiricus* et *Stauroderus scalaris*, et contenant aussi l'espèce *vagans*. Je note alors que chez cette dernière espèce les nervures tegminales Cu1 et Cu2 sont entièrement séparées, ce qui l'écarte de *Gomphocerus sibiricus* et de *Stauroderus scalaris*. Je note aussi que sur la figure 2 (phylogramme de SCHMIDT & *al.*, 2024), *vagans* était déjà en position éloignée des *Gomphocerippus*.

⁴ Page 5 : « Both the CO1 and RAD datasets indicate that *C. pullus* forms a distinct cluster between the genus *Pseudochorthippus* and the outgroup *S. crassipes*. Due to the lack of other outgroups, the current dataset makes it difficult to determine the status of *C. pullus*. Nonetheless, it further underlines the need to revise *Chorthippus* and *Pseudochorthippus* or to re-synonymize them again. »

On remarque encore que l'espèce *Aeropedellus variegatus* appartient aux GOMPHOCERINA, étant dans un clade frère du clade regroupant *Gomphocerippus* et *Chorthippus* sensu stricto (cependant l'espèce type du genre *Aeropedellus* n'est pas présente dans cette étude). Ce clade est apparemment hétérogène puisqu'il contient aussi *Mesasippus kozhevnikovi*, *Schmidtia schmidtii* et « *Chorthippus* » *angulatus* ; mais il est pourtant bien soutenu (PP = 1), ce qui est forcément significatif.

2. Clade attribuable aux STENOBOTHRINA

Dans le sous-clade qui s'oppose au sous-clade *Omocestus*, on observe une étroite intrication d'espèces appartenant aux genres *Stenobothrus* (13 espèces) et *Myrmeleotettix* (3 espèces). Mais peut-être qu'une étude s'appuyant sur un grand nombre de gènes nucléaires séparerait correctement ces deux genres.

Il est remarquable que l'espèce *raymondi* (Yersin, 1863), jusque-là rattachée au genre *Omocestus* avec de bons arguments morphologiques, se retrouve ici associée aux genres *Stenobothrus* et *Myrmeleotettix* (sauf erreur, c'est la première fois que cette espèce apparaît dans un phylogramme).

Enfin, l'espèce *pullus* est dans un clade frère du clade *Pseudochorthippus*. Dans l'étude de SCHMIDT & al. (2024) elle est également dans une position singulière : dans un clade GOMPHOCERINA (pas STENOBO-

THRINA !) s'opposant au clade qui regroupe *Pseudochorthippus*, *Chorthippus* et *Gomphocerippus*.

Ce ne serait donc pas un *Gomphocerippus* (ou un *Glyptobothrus*), comme admis jusque-là.

3. Clade ARCYPTERINI + DOCIOSTAUINI + RAMBURIELLI

Le genre *Dociostaurus*, tel qu'admis aujourd'hui, se révèle potentiellement artificiel : les quatre espèces sont associées soit à au genre *Arcyptera* (*D. brevicollis* et *D. hispanicus*, soit sont dans un clade indépendant (avec l'espèce type du genre, *D. maroccanus*, et avec aussi *D. genei*).

4. Vue d'ensemble du phylogramme

En examinant la figure 3 on est tenté de rétrograder la tribu CHRYSOCHRAONTINI au rang de sous-tribu et de l'intégrer à la tribu GOMPHOCERINI, et symétriquement de rétrograder les tribus ARCYPTERINI, DOCIOSTAUINI et RAMBURIELLI au rang de sous-tribus et de les intégrer toutes trois dans la tribu élargie ARCYPTERINI Bolívar 1914. (Selon les auteurs la divergence entre ces tribus ainsi comprises, remonte à 23,69 Mya, c'est-à-dire à la fin de l'Oligocène : Chattien.)

Je m'en tiens à ces simples suggestions, parce que la tribu ARCYPTERINI ainsi élargie est faiblement supportée (PP = 0,35), et parce que le phylogramme est construit sur un petit nombre de gènes mitochondriaux et de gènes nucléaires.

CONCLUSION : NOUVELLE CLASSIFICATION DES GOMPHOCERINAE DE FRANCE

Remarque : comme l'endémique pyrénéen *Gomphoceridius brevipennis* n'apparaît jamais dans les phylogrammes (du moins, à ma connaissance), c'est arbitrairement que je l'ai rangé dans la sous-tribu STENOBOTHRINA. Le même problème se pose pour les taxons suivants, qui pourront donc être appelés à changer de genre : *Omocestus defauti*, *Chorthippus jucundus*, *Gomphocerippus cialancensis*, *Gomphocerippus sampeyrensis*, *corsicus* / *pascuorum*.

1. Tribu RAMBURIELLI Defaut 2012

Genre *Ramburiella* Bolívar 1906

Ramburiella hispanica (Rambur 1838), ssp. *latipedium* Defaut & François 2021

2. Tribus DOCIOSTAUINI Mishchenko 1974

Genre *Dociostaurus* Fieber 1853

Sous-genre *Dociostaurus* Fieber 1853

Dociostaurus maroccanus (Thunberg 1815)

Sous-genre *Kazakia* Soltani 1978

Dociostaurus genei (Ocskay 1832), ssp. *genei* ; *Dociostaurus jagoi* Soltani 1978, ssp. *occidentalis* Soltani 1978.

3. Tribu ARCYPTERINI Bolívar 1914

Genre *Arcyptera* Audinet Serville 1838

Sous-genre *Arcyptera* Audinet Serville 1838

Arcyptera fusca ssp. *occidentalis* Defaut 2020 ; ssp. indéterminée (*in* DEFAUT 2020)

Sous-genre *Pararcyptera* Tarbinski 1930

Arcyptera kheili Azam 1900 ; *Arcyptera brevipennis* (Brunner von Wattenwyl 1861), ssp. *vicheti* Harz 1975 ; *Arcyptera microptera* (Fischer de Waldheim, 1833), ssp. *carpentieri* Azam 1907, ssp. *lozeriensis* Defaut 2023

4. Tribu CHRYSOCHRAONTINI Brunner von Wattenwyl 1893

Genre *Chrysochraon* Fischer 1853

Chrysochraon dispar (Germar 1834) ssp. *dispar*

Genre *Euthystira* Fieber 1852

Euthystira brachyptera Ocskay (1826), ssp. *brachyptera*

Genre *Euchorthippus* Tarbinsky 1926

Euchorthippus declivus (Brisout de Barneville 1849); *Euchorthippus elegantulus* Zeuner 1940;

Euchorthippus chopardi Descamps 1968

5. Tribu GOMPHOCERINI Fieber 1853

5-1. Sous-tribu STENOBOTHRINA Harz 1975

Genre *Omocestus* Bolívar 1878

Sous-genre *Omocestus* Bolívar 1878

Omocestus rufipes (Zetterstedt 1821); *Omocestus viridulus* (L. 1758)

Sous-genre (ou section ?) *Dirshius* Harz 1975

Omocestus haemorrhoidalis (Charpentier 1825), ssp. *haemorrhoidalis*; *Omocestus petraeus* (Brisout de Barneville 1856); *Omocestus defaulti* Sardet & Braud 2007

Sous-genre (ou section ?) *Dreuxius* Defaut 1988

Omocestus antigai (Bolívar 1897), ssp. *antigai*; et ssp. *bellmanni* Puissant 2008

Genre *Gomphoceridius* Bolívar 1914

Gomphoceridius brevipennis (Brisout de Barneville 1848)

Genre *Myrmeleotettix* Bolívar 1914

Myrmeleotettix maculatus (Thunberg 1815), ssp. *maculatus*

Genre *Stenobothrus* Fischer 1853

Sous-genre *Stenobothrus* Fischer 1853

Stenobothrus stigmaticus (Rambur 1838), ssp. *stigmaticus*; *Stenobothrus fischeri* (Eversmann 1848), ssp. *glaucescens* Bolívar 1897; *Stenobothrus lineatus* (Panzer 1796), ssp. *lineatus*; *Stenobothrus festivus* Bolívar 1887; *Stenobothrus nigromaculatus* (Herrich-Schaeffer 1840), ssp. *nigromaculatus*; *Stenobothrus grammicus* Cazorro & Ruiz 1888

Sous-genre *Stenobothrodes* Tarbinsky 1948

Stenobothrus rubicundulus Kruseman & Jeekel 1967; *Stenobothrus coticus* Kruseman & Jeekel 1967

Genre indéterminé, évoqué provisoirement comme « *Omocestus* » :

« *Omocestus* » *raymondi* (Yersin 1863)

5-2. Sous-tribu GOMPHOCERINA Fieber 1853

Genre *Pseudochorthippus* Defaut 2012

Pseudochorthippus parallelus (Zetterstedt 1821), ssp. *parallelus*; *Pseudochorthippus erythropus* (Faber 1958); *Pseudochorthippus montanus* (Charpentier 1825), ssp. *montanus*

Genre *Chorthippus* Fieber 1852

Chorthippus dorsatus (Zetterstedt 1821), ssp. *dorsatus*; *Chorthippus albomarginatus* (de Geer 1773), ssp. *albomarginatus*; *Chorthippus jucundus* (Fischer 1853)

Genre *Gomphocerus* Thunberg 1815

Gomphocerus sibiricus (L. 1767)

Genre *Stauroderus* Bolívar 1898

Stauroderus scalaris (Fischer von Waldheim 1846), ssp. *scalaris*

Genre *Gomphocerippus* Roberts 1941

Gomphocerippus brunneus (Thunberg 1815), ssp. *brunneus*; *Gomphocerippus jacobsi* (Harz 1975); *Gomphocerippus mollis* (Charpentier 1825) ssp. *mollis* et ssp. *ignifer* (Ramme 1923); *Gomphocerippus biguttulus* (L. 1758), ssp. *biguttulus*; *Gomphocerippus eisentrauti* (Ramme 1931); *Gomphocerippus armoricanus* (Defaut 2015), ssp. *armoricanus* et ssp. *provincialis* Defaut & Nogueras 2019; *Gomphocerippus saulcyi* (Krauss 1888), ssp. *saulcyi*, ssp. *vicdessossi* (Defaut 2011), ssp. *moralesi* (Uvarov 1954), ssp. *daimei* (Azam 1893) et ssp. *algoaldensis* (Chopard 1952); *Gomphocerippus cialancensis* (Nadig 1986); *Gomphocerippus sampeyrensis* (Nadig 1986); *Gomphocerippus corsicus* (Chopard 1924), ssp. *corsicus* et ssp. *pascuorum* (Chopard 1924); *Gomphocerippus rufus* (L. 1758)

Genre *Aeropedellus* Hebard 1935

Aeropedellus variegatus (Fischer von Waldheim 1846)

Genre indéterminé, évoqué provisoirement comme « *Gomphocerippus* »

« *Gomphocerippus* » *apricarius* (L. 1758), ssp. *apricarius*; « *Gomphocerippus* » *vagans* (Eversmann 1848), ssp. *vagans*; « *Gomphocerippus* » *pullus* (Philippi 1830).

RÉFÉRENCES

- CIGLIANO Maria Marta, Holger BRAUN, David C EADES & Daniel OTTE (2024) – Orthoptera Species File. Available from: <http://orthoptera.speciesfile.org>.
- CINZ – voir « Commission Internationale de Nomenclature Zoologique ».
- COMMISSION INTERNATIONALE DE NOMENCLATURE ZOOLOGIQUE, 1999 – *Code International de Nomenclature Zoologique*, 4^e édition. The International Trust for Zoological Nomenclature, c/o The Natural History Museum, Londres, 306 p. (texte bilingue : anglais et français).
- DEFAUT Bernard, 2012 – Implications taxonomiques et nomenclaturales de publications récentes en phylogénie moléculaire : 1. Les Gomphocerinae de France (Orthoptera, Acrididae). *Matériaux orthoptériques et entomocénétiques*, **17** : 15-20.
- DEFAUT Bernard, 2017 – Notes de lecture phylogénétique sur les Orthoptères. *Matériaux orthoptériques et entomocénétiques*, **22** : 5-13.
- DUMAS Pascaline, Guillaume TETREAU & Daniel PETIT, 2010 – Why certain males Grasshoppers have clubbed antennae? *Comptes Rendus Biologies*, Elsevier, **333**: 429-437.
- FONTANA Paolo, Baudewijn ODÉ, Luc WILLEMSE et Bruno MASSA, 2024 – In favor of the principle of nomenclatural stability : the case of the Gomphocerini (Orthoptera : Acrididae) – *Zootaxa*, **5406** (3): 495-496.
- HARZ, 1975 – *Die Orthopteren Europas, II*. W. Junk, La Haye, 939 p.
- HAWLITSCHKEK Oliver, Edgardo M. ORTIZ, Sajad NOORI, Kathleen C. WEBSTER, Martin HUSEMANN & Ricardo J. PEREIRA, 2022 – Transcriptional data reveals nuclear-mito-chondrial discordance in Gomphocerinae grasshoppers (Insecta : Orthoptera : Acrididae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **170** : 107439 (6 pages).
- 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.
- JAGO Nicholas D., 1971 – A review of the Gomphocerinae of the World, with a key to the genera (Orthoptera, Acrididae). *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, **123** : 205-343.
- NATTIER Romain, Tony ROBILLARD, Christiane AMÉDÉGNATO, Arnaud COULOUX, Corinne CRUAUD & Laure DESUTTER-GRANDCOLAS, 2011 – Evolution of acoustic communication in the Gomphocerinae (Orthoptera: Caelifera: Acrididae). *Zoologica Scripta*, **40** (5): 479-497.
- NOLEN Zachary J., Burcin YILDIRIM, Iker IRISARI, 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.
- SCHMIDT Robin, Christophe DUFRESNES, Anton KRISTIN, Sven KÜNZEL, Miguel VENCES & Oliver HAWLITSCHKEK, 2024 – Phylogenetic insights into Central European *Chorthippus* and *Pseudochorthippus* (Orthoptera: Acrididae) species using ddRADseq data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **193** : 108012 (six pages).
- SEVASTIANOV Nikita, Tatiana NERETINA & Varvara VEDENINA, 2023 – Evolution of calling songs in the grasshopper subfamily Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae). *Zoologica scripta*, **52**: 154-175.
- STOROZHENKO Serguei Yurievich, 1986 – *Order Orthoptera (Saltatoria)*. Opredelitel Nasekomykh Dalnego Vostoka (Vol. 1). Nauka
- VEDENINA Varvara & Nicolay MUGUE, 2011 – Speciation in gomphocerine grasshoppers : molecular phylogeny versus bioacoustics and courtship behavior. *Journal of Orthoptera Research*, **20** (1): 109-125

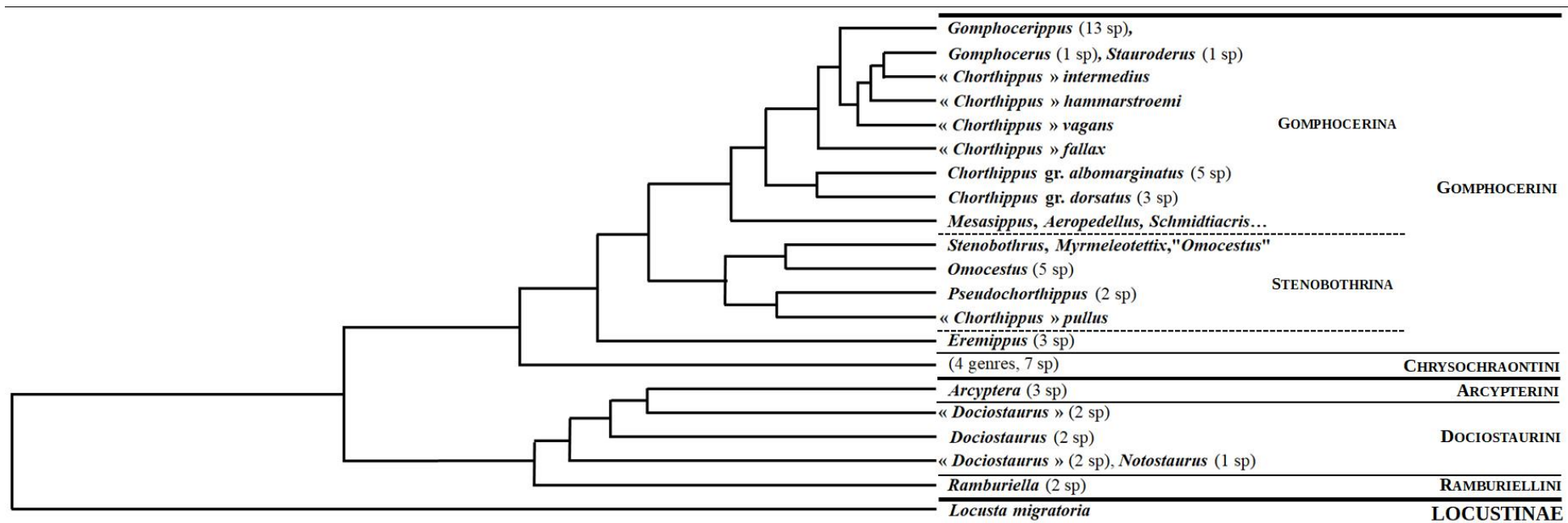


Figure 3. Structuration de l'arbre phylogénétique pour 79 espèces de Gomphocerinae, basée sur 2 gènes mitochondriaux et 2 gènes nucléaires (d'après SEVASTIANOV & al., 2023, modifié).

Détail des noms d'espèces apparaissant sur la figure originale des auteurs, de haut en bas (je mets systématiquement en **gras le nom de l'espèce type des genres) :**

Clade *Gomphocerippus*, que les auteurs appellent « *Chorthippus biguttulus* group » : *Gomphocerippus binotatus*, **rufus**, *aethalinus*, *yersini*, *maritimus*, *biguttulus*, *jacobsi*, *brunneus*, *macrocerus*, *mollis*, *apricarius*, *cazurroi* et *dubius*.

Clade *Gomphocerus* **sibiricus** et *Stauroderus* **scalaris**.

Quatre clades monospécifiques : de *intermedius* à *fallax*.

Clade *Chorthippus* gr. *albomarginatus* (les auteurs lui donnent aussi ce nom) : *Chorthippus lacustris*, *oschei*, *ferdinandi*, **albomarginatus**, *karelini*.

Clade *Chorthippus* gr. *dorsatus* (les auteurs lui donnent aussi ce nom) : *Chorthippus dichrous*, *loratus*, **dorsatus**.

Clade suivant : *Mesasippus* **kozhevnikovi**, *Aeropedellus* *variegatus*, « *Chorthippus* » *angulatus* et *Schmidtia* **schmidtii**.

Clade *Stenobothrus*, *Myrmeleotettix*, « *Omocestus* » : *Stenobothrus clavatus*, *miramae*, *nigromaculatus*, *cotticus*, **lineatus** et *hyalosuperficies*, *Myrmeleotettix pallidus*, *Stenobothrus eurasius*, *rubicundulus*, *zubowskyi* et *fischeri*, *Myrmeleotettix maculatus*, « *Omocestus* » *bolivari*, *Stenobothrus stigmaticus* et *festivus*, « *Omocestus* » *raymondi* et *minutus*, *Myrmeleotettix antennatus*.

Clade *Omocestus* (les auteurs lui donnent aussi ce nom) : *Omocestus rufipes*, *panteli*, **viridulus**, *haemorrhoidalis* et *petraeus*.

Clade *Pseudochorthippus* : *Pseudochorthippus montanus* et **parallelus**,

Clade « *Chorthippus* » *pullus*.

Clade *Eremippus* (les auteurs lui donnent aussi ce nom) : *Eremippus simplex*, *mirami* et *sobolevi*.

Clade CHRYSOCHRAONTINI (les auteurs lui donnent aussi ce nom) : *Podismopsis altaica* et *poppiusi*, *Chrysochraon dispar*, *Mongolotettix japonicus*, *Euthystira brachyptera*, *Euchorthippus pulvinatus* et *declivus*.

Clade *Arcyptera* (les auteurs lui donnent aussi ce nom) : *Arcyptera microptera*, *labiata* et **fusca**.

Clade « *Docioptaurus* » : *Docioptaurus brevicollis* et *hispanicus*.

Clade *Docioptaurus* : *Docioptaurus maroccanus* et *jagoi*.

Clade « *Docioptaurus* » et *Notostaurus* : *Docioptaurus tartarus* et *kraussi*, *Notostaurus albicornis*.

Clade *Ramburiella* : *Ramburiella bolivari* et *turcomana*.