

Notes de lecture taxinomique : la thèse de Víctor NOGUERALES (2017) sur le complexe *Gomphocerippus binotatus / saulcyi* (Caelifera, Acrididae)

Bernard DEFAUT

Quartier Babi, F-09400 Bédeilhac-et-Aynat <bdefaut@club-internet.fr>

Résumé. La thèse de Víctor NOGUERALES (2017) contient notamment une révision taxinomique du complexe *Gomphocerippus binotatus / saulcyi* basée sur la morphologie (biométrie classique et géométrie morphométrique), et sur des données génétiques : polymorphisme nucléotidique (SNP), gène mitochondrial CO1 et dix-huit marqueurs microsatellites nucléaires, qui sont analysés par une suite complète d'outils d'analyse bayésienne. L'auteur confirme les principales conclusions de ma révision taxinomique de 2011 (2015) : il met en évidence deux clades phylogénétiques, qu'il rapporte l'un à *Gomphocerippus* groupe *binotatus*, et qui comprend les entités *binotatus* (Charpentier), *atlas* (Defaut) et *armoricanus* Defaut, et l'autre à *Gomphocerippus* groupe *saulcyi*, avec les entités *saulcyi* (Krauss), *algoaldensis* (Chopard), *daimei* (Azam), *moralesi* (Uvarov) et *vicdessossi* (Defaut). Il élève au rang d'espèce ces huit taxons élémentaires, que je considérais en 2011 à un rang sous-spécifique ; cependant il a indiqué postérieurement (NOGUERALES, 2018a) que ce nouveau schéma taxinomique devait être considéré comme une hypothèse de travail, nécessitant une vérification par un échantillonnage génétique plus large. À un niveau clairement infra-spécifique il caractérise deux races génétiques chez *G. binotatus* et deux races génétiques chez *G. armoricanus*, qui devront être confirmées morphologiquement.

Mots clés. Chorologie ; complexe *Gomphocerippus binotatus / saulcyi* ; taxinomie.

Abstract. The thesis of Víctor Noguerals (2017) includes a taxonomic revision of the *Gomphocerippus binotatus / saulcyi* complex, based on morphology (classical biometric and morphometric geometry), and on genetic data: single nucleotide polymorphism (SNP), CO1 mitochondrial gene and eighteen nuclear microsatellite markers, which are analyzed by a comprehensive suite of Bayesian analysis tools. The author confirms the conclusions of my taxonomic revision of 2011 (2015): it highlights two main phylogenetic clades, related to *Gomphocerippus* group *binotatus*, and which includes the entities *binotatus* (Charpentier), *atlas* (Defaut) and *armoricanus* Defaut, and with *Gomphocerippus* group *saulcyi*, which consists of *saulcyi* (Krauss), *algoaldensis* (Chopard), *daimei* (Azam), *moralesi* (Uvarov) and *vicdessossi* (Defaut). He elevates these eight elementary taxa to the rank of valid species, which I considered in 2011 to a subspecific rank; however he indicated later (NOGUERALES, 2018) that this new taxonomic scheme must be considered as a working hypothesis, requiring a check by a broader genetic sampling. At a clearly infra-specific level he characterizes two genetic races in *G. binotatus* and two genetic races in *G. armoricanus*, which will have to be morphologically confirmed.

Keywords. Chorology ; *Gomphocerippus* group *binotatus / saulcyi* complex ; taxonomy.

–oOo–

INTRODUCTION

En 2017 Víctor NOGUERALES RODRÍGUEZ a soutenu une thèse intitulée : « *Understanding the processes of diversification along the speciation continuum in a recent evolutionary radiation of grasshoppers* » [Comprendre les processus de diversification le long du continuum de spéciation chez une radiation évolutive récente de criquets].

Cette thèse m'a intéressé en premier lieu par ses qualités propres, également parce qu'elle aborde avec les méthodes de la biologie la plus moderne la taxinomie du complexe *Gomphocerippus binotatus / saulcyi*, lequel est envisagé sur l'ensemble de son aire européenne : France et Ibérie. Elle est rédigée en partie en espagnol, mais surtout en anglais (la plupart des chapitres sont des articles publiés en anglais ou destinés à l'être, comme il est habituel dans les thèses contemporaines).

Je vais m'efforcer de donner une idée, malheureusement très incomplète, du riche contenu de cette thèse.

LE CONTENU DES NEUF PRINCIPALES PARTIES DE LA THÈSE

Introduction générale (pages 9-39, rédigée en espagnol).

L'auteur rappelle d'abord quelques modes importants de spéciation. J'en ai retenu les éléments suivants.

Spéciation sympatrique. Une spéciation peut survenir même en l'absence de barrière physique aux flux génétiques : en cas d'adaptation à des conditions environnementales différentes. Il s'agit alors d'une spéciation *divergente* au sein d'une même aire géographique, par *sélection naturelle* (laquelle est un mécanisme évolutif dit *adaptatif*, ou *déterministe*) (figure 1, page 15 : scénario **A**).

Spéciation allopatrique (ou vicariante). Lorsque son aire est discontinue, une espèce pourra facilement évoluer de manière différenciée, soit par simple *dérive génétique* (qui est un mécanisme évolutif dit *neutre*, ou *stochastique*) : figure 1, page 15 : scénario **F**), soit comme dans le cas précédent par *sélection naturelle* : figure 1, page 15 : scénario **C**).

Spéciation parapatrique. L'auteur n'envisage pas la spéciation parapatrique dans son texte, mais seulement sur la figure 1, page 15 : scénario B : « *Divergence avec flux génétique* ». Si je comprends bien, il s'agit d'une évolution adaptative (sélection naturelle) en sympatrie, aboutissant à une répartition parapatrique (non allopatrique) des nouveaux taxons ainsi formés.

Mais l'auteur explique par un autre mécanisme la situation parapatrique des taxons de *Gomphocerippus* groupe *binotatus* : une spéciation allopatrique neutre (consécutive à la période glaciaire), suivie d'une extension des aires de répartition (à l'Holocène), jusqu'à leur coalescence : figure 1, page 15 : scénario E).

L'auteur envisage ensuite les phénomènes micro-évolutifs.

À une petite échelle spatiale, un isolement génétique intra-populationnel et une divergence écologique peuvent se produire comme conséquences d'une distance suffisante entre les populations (*isolation-by-distance* IBD), ou d'une grande hétérogénéité environnementale ou de l'existence de gradients écologiques forts (*isolation-by-environment* : IBE), ou encore de l'existence de barrières géographiques qui interrompent les flux de gènes (*isolation-by-resistance* : IBR).

Chapitre I (pages 41-76, en anglais : « *Integrative species delimitation in a recent evolutionary radiation of grasshoppers : evaluating the importance of number of loci and different phenotypic traits* ») [Le chapitre I a été publié : NOGUERALE & al., 2018a.]

L'auteur y aborde la macroévolution du complexe *Gomphocerippus binotatus / saulcyi* (qu'il appelle « *Chorthippus* ») groupe *binotatus*, à tort : voir DEFAUT 2012, 2017, 2018). Quatre-vingt exemplaires ont été prélevés sur le terrain : cinq ♂♂ et cinq ♀♀ pour chacun des huit taxons que j'avais proposés en 2011. L'auteur a recueilli pour chacun de ces exemplaires des données morphologiques (biométrie linéaire classique et géométrie morphologique) ; au plan génétique il a utilisé un polymorphisme nucléotidique (SNP), obtenu par des techniques de séquençage massif (ddRADseq). Les arbres phylogénétiques ont été construits en utilisant trois types d'analyse bayésienne (« BFD », « BPP » et « iBPP »).

Il en ressort que les huit taxons de rang sous-spécifique que j'avais proposés en 2011 (et 2015) se regroupent, comme attendu, en deux clades monophylétiques (*G. gr. binotatus* et *G. gr. saulcyi*), dont les huit taxons constitutifs mériteraient le rang d'espèces valides, ce qui est nouveau.

« Néanmoins, les relations phylogénétiques entre la majorité des taxons qui forment le clade *G. saulcyi* n'ont pas pu être totalement résolues et les résultats montrent une polytomie qui inclut *G. daimei*, *G. moralesi*, *G. saulcyi* et *G. vicdessossi* » (page 253).

« La méthode bayésienne employée pour délimiter les espèces intégrant des données génomiques et phénotypiques dans un cadre statistique unifié (iBPP) a montré une haute efficacité pour révéler les limites taxinomiques dans les différents scénarios démogra-

phiques. Les résultats obtenus indiquent que l'utilisation de différentes sources d'information phénotypique (morphométrie classique et géométrie morphométrique) pour les deux sexes peut avoir un impact important sur la délimitation des espèces, tandis que le nombre de loci employés a une répercussion faible sur les déductions obtenues » (page 253).

Toutefois, avec le recul, l'auteur estime nécessaire de prendre ce résultat comme une hypothèse de travail, nécessitant une vérification par la prise en compte de données génomiques et morphologiques de plusieurs populations au sein de chaque entité taxinomique. (NOGUERALE, 2018a).

Chapitre II (pages 77-84, en anglais : « *Isolation and characterization of 18 polymorphic microsatellites in the grasshoppers Chorthippus group binotatus (Orthoptera : Acrididae) species complex* »).

L'auteur y décrit les dix-huit marqueurs microsatellites utilisés.

Chapitre III (pages 85-128, en anglais : « *Inferring the demographic history of an oligophagous grasshopper : effects of climatic niche stability and host-plant distribution* ». [Le chapitre III a été publié : NOGUERALE & al., 2018b].

Sont envisagés les effets de l'histoire climatique sur la répartition en Europe du criquet oligophage *Gomphocerippus binotatus* au sens large (incluant les taxons *G. binotatus* et *G. armoricanus*) et de ses plantes-hôtes, ainsi que le rôle de cette histoire sur l'évolution du taxon. Quatre lignées évolutives sont mises en évidence. Les deux lignées principales (*binotatus* en Ibérie, *armoricanus* en France) seraient issues d'une différenciation allopatrique il y a 0,71 million d'années, résultant de la présence de la barrière géographique des Pyrénées et de l'isolement des populations dans des refuges climatiques pendant l'ère glaciaire : Ibérie pour *G. binotatus*, refuges climatiques locaux pour *G. armoricanus*. Elles se subdivisent chacune en deux sous-lignées.

« La sous-lignée de *Gomphocerippus a. armoricanus* [et non « la lignée de *Gomphocerippus b. binotatus* » comme écrit improprement par l'auteur], qui est distribuée actuellement dans le Centre et l'Ouest de la France, présente des signaux génétiques indicatifs d'un goulot d'étranglement démographique, probablement occasionné par la sévérité des fluctuations climatiques des derniers 21 000 ans (page 254).

Chapitre IV (pages 129-165, en anglais : « *Testing the role of ancient and contemporary landscapes on structuring genetic variation in a specialist grasshopper* »).

L'auteur montre que la complexité topographique actuelle est bien davantage responsable de la diversité génétique de *G. binotatus* dans le Sud-Est de l'Espagne que l'évolution géologique du paysage. Dans ce cas ce sont donc des processus neutres de différenciation qui seraient en cause (dérive génétique).

Et « *cette conclusion est renforcée par le fait que le scénario d'isolement par résistance basé sur la complexité topographique du paysage est celui qui explique le mieux la différenciation génétique des populations.* » (Page 255).

Chapitre V (pages 167-200, en anglais : « *Hierarchical genetic structure shaped by topography in a narrow-endemic montane grasshopper* »). [Le chapitre V a été publié : NOGUERALES & al., 2016]

Le rôle de la complexité topographique sur la structure génétique spatiale de *Gomphocerippus moralesi* (IBR) est comparé au rôle de l'éloignement géographique (IBD) et de la diversité environnementale (IBE). Il en ressort que le premier mécanisme (IBR) joue le rôle principal : mécanisme *neutre* d'isolement des populations par la complexité topographique du territoire.

Finalement, et « *malgré son aire de distribution réduite, ce taxon montre une structure génétique spatiale marquée qui probablement est due à sa capacité dispersive limitée et à la faible connectivité inter-populationnelle consécutive au relief abrupt qui caractérise les Pyrénées* » (page 255). L'auteur m'a précisé dans un courrier du 14/09/2017 que cette différenciation génétique n'est pas associée à une différenciation morphologique.

Chapitre VI (pages 201-237, en anglais : « *The role of environment and core-margin effects on range-wide phenotypic variation of a montane grasshopper* »)

Sont étudiés les déterminismes pouvant expliquer la variabilité phénotypique de *G. moralesi*. En particulier, le raccourcissement des tegmina avec l'altitude (gradient thermique) s'expliquerait par une sélection *divergente* ; la variation génétique de loci potentiellement impliqués dans l'expression de ce trait morphologique serait en relation avec les différents régimes climatiques locaux.

D'autre part « *les populations de Gomphocerippus moralesi localisées sur les limites de l'aire de distribution de l'espèce ont montré une moindre diversité génétique et des tegmina proportionnellement plus longs en comparaison des populations situées dans le centre de la distribution. Cette découverte suggère que les populations périphériques expérimentent une moindre stabilité démographique qui réduit leurs tailles démographiques et qui favorise la sélection de phénotypes ayant une meilleure capacité de dispersion* » (page 255).

Le mémoire se termine par une **discussion générale** (pages 239-249, en espagnol), suivie de **conclusions** en espagnol (pages 251-255) puis en anglais (pages 257-261).

IMPLICATIONS TAXINOMIQUES

Mon propre travail publié sur les *Gomphocerippus* du groupe *binotatus* (DEFAUT 2011, complété très par-

tiellement en 2015) s'était appuyé sur le régime alimentaire des huit taxons (certains étant oligotrophes, d'autres eurytrophes), sur leur répartition géographique (surtout parapatrique ou allopatrique), sur leurs caractéristiques colorimétriques et surtout sur leurs caractéristiques biométriques. En conclusion j'avais pu proposer une classification comprenant deux espèces et huit sous-espèces :

- *Gomphocerippus binotatus*, avec les sous-espèces *binotatus* (Charpentier), *atlas* (Default) et *armoricanus* Default,

- *Gomphocerippus saulcyi* (Krauss) avec les sous-espèces *saulcyi* (Krauss), *moralesi* (Uvarov), *daimei* (Azam) et *vicdessossi* (Default).

L'affiliation du taxon *algoaldensis* (Chopard) restait ambiguë, de même d'ailleurs que son régime alimentaire.

Comme déjà dit, le travail de Víctor NOGUERALES confirme ces résultats pour l'essentiel ; mais il élève, quoique avec doute, toutes les sous-espèces d'un cran hiérarchique : elles deviendraient des espèces à part entière.

Si cela venait à être confirmé on devrait admettre les taxons *G. binotatus* et *G. saulcyi* au rang de super-espèces.

D'autre part le problème de la position taxinomique du taxon *algoaldensis* est désormais résolu : il appartient au groupe *Gomphocerippus saulcyi*. Pourtant, d'après l'auteur lui-même, son régime alimentaire est nettement oligotrophe, donc identique à celui des taxons du groupe *binotatus*. Cela surprend, évidemment, et je note alors qu'à la page 57 *G. algoaldensis* est associé au groupe *saulcyi* sur deux des cinq arbres et au groupe *binotatus* sur les trois autres arbres, ce qui pourrait traduire une certaine ambiguïté (?).

D'autre part il reste à étudier ou à confirmer la morphologie des deux races génétiques de *G. binotatus*, en Ibérie (figure 1, ci-dessous), et de *G. armoricanus*, en France ; également la morphologie des deux (peut-être quatre) races génétiques de *G. moralesi* de part et d'autre de la Noguera Ribagorçana.

V. Noguerales et moi-même avons programmé la première de ces études.

Remarque. Les deux races ibériques de *G. binotatus* avaient été plus que pressenties dans mon travail de 2011 (page 29) :

« *Peut-être [les individus examinés] tendent-ils à être plus grands en « Ibérie occidentale » (non individualisée sur les tableaux : il s'agit du Portugal et des provinces espagnoles contiguës d'Orense, Zamora et Salamanca, ainsi que des provinces nord-occidentales de Palencia, Santander et Logroño et de la province centrale de Madrid), relativement à l'« Ibérie orientale » (provinces de Malaga, Granada, Valencia et Teruel) ; les différences porteraient sur les éléments suivants : tête, pronotum, tegmina, fémurs postérieurs, corps mesuré à l'apex des organes du vol et à l'apex*

des fémurs postérieurs. Il semble aussi que le rapport longueur du pronotum / largeur de la tête y soit plus élevé et que les carènes latérales du pronotum y soient davantage divergentes vers l'arrière de la prozone. Mais d'une part je ne disposais pas d'exemplaires en nombre suffisant, d'autre part la répartition du taxon

paraît continue sur l'ensemble de la Péninsule, ce qui fait que la séparation de sous-espèces « ouest- » et « est-ibériques » ne va pas de soi. Je laisse à mes collègues espagnols le soin d'approfondir cela s'ils estiment que cela en vaut la peine. ».

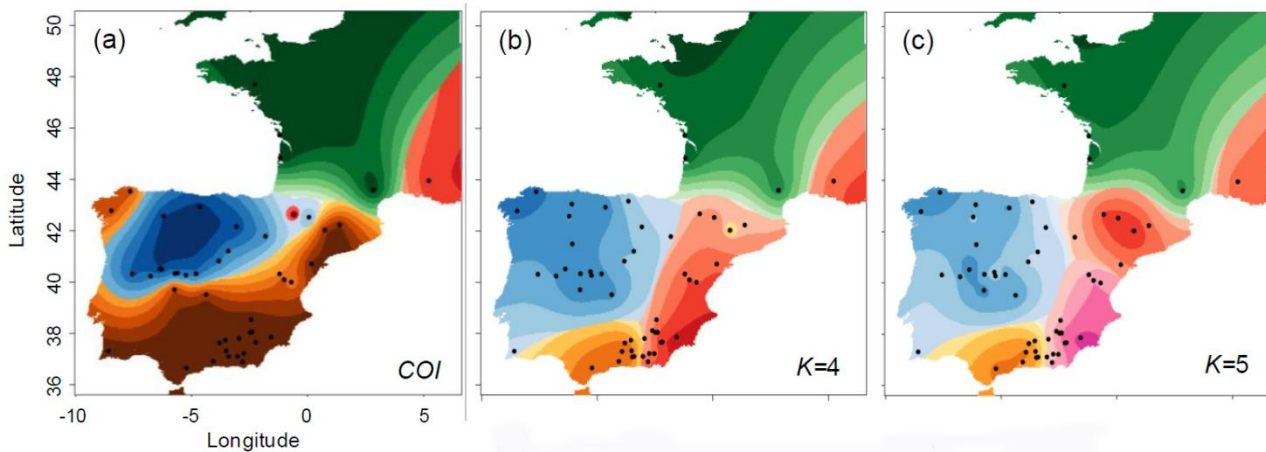


Figure 1. Répartition géographique des races génétiques de *G. binotatus* (Ibérie) et de *G. armoricanus* (France).

Extrait de la figure 1 du chapitre III de la thèse de V. Noguerales (page 95). (a) : races inférées à partir du gène mitochondrial COI ; (b) et (c) : races inférées à partir de marqueurs microsatellites nucléaires.

Remerciements. À Victor Noguerales pour la relecture pertinente de cette présentation.

RÉFÉRENCES

- DEFAUT Bernard, 2011 – Révision préliminaire des *Chorthippus* du groupe *binotatus* (Charpentier, 1825) (Caelifera, Acrididae, Gomphocerinae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **16** : 17-54.
- DEFAUT Bernard, 2012 – Implications taxonomiques et nomenclaturales de publications récentes en phylogénie moléculaire : 1. Les Gomphocerinae de France (Caelifera, Acrididae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **17** : 15-20.
- 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** : 5-13.
- DEFAUT Bernard, 2018 – Notes de lecture phylogénétique sur les Orthoptères. 2. L'étude de HAWLITSCHKEK & al. (2016) sur le code-barres ADN des Caelifères d'Europe centrale. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **23** : 77-82.
- NOGUERALES Víctor, 2017 – *Understanding the processes of diversification along the speciation continuum in a recent evolutionary radiation of grasshoppers*. Tesis Doctoral - Ph.D. Thesis. Instituto de Investigación in Recursos Cinegéticos, IREC (CSIC-UCLM-JCCM), Ciudad-Real, España, 267 pages.
- NOGUERALES Víctor, Pedro J. CORDERO & Joaquin ORTEGO, 2016 – Hierarchical genetic structure shaped by topography in a narrow-endemic montane grasshopper. *BMC Evolutionary Biology*, **16** : 96 (15 pages). [Chapitre V de la thèse].
- NOGUERALES Víctor, Pedro J. CORDERO & Joaquin ORTEGO, 2018a – Integrating genomic and phenotypic data to evaluate alternative phylogenetic and species delimitation hypotheses in a recent evolutionary radiation of grasshoppers. *Molecular Ecology*, 2018, **27** : 1229-1244. [Chapitre I de la thèse]. <https://doi.org/10.1111/mec.14504>
- NOGUERALES Víctor, Pedro J. CORDERO & Joaquin ORTEGO, 2018b – Inferring the demographic history of an oligophagous grasshopper : Effects of climatic niche stability and host-plant distribution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **118** : 343-356. [Chapitre III de la thèse].