

DEA de Systématique Animale et Végétale Muséum National d'Histoire Naturelle Année Universitaire 2000-2001

Phylogénie des Cyrtacanthacridinae (Orthoptera, Acrididae).

Lenoir Jean-Christophe

Sous la direction de Mme. Christiane Amédégnato. Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 45 rue de Buffon, 75 005 PARIS.

Soutenu le 28-29 juin 2001 devant le jury composé de:

Philippe JANVIER Alain DUBOIS Véronique BARRIEL Philippe BOUCHET Joël JEREMIE

Christiane DENYS
Hervé LELIEVRE
Jacques PIERRE
Jean-Yves DUBUISSON

Remerciements

A l'issu de ce stage, je tiens à remercier tout particulièrement Madame Christiane Amédégnato de m'avoir accueilli dans son laboratoire et encadré durant cette étude. Je remercie également Monsieur Simon Poulain pour sa patience, son calme inaltérable et ses compétences à réparer mes bêtises.

Mes remerciements vont également à l'ensemble du Laboratoire d'Entomologie.

Je voudrais remercier Monsieur Philippe Janvier pour sa gentillesse et ses conseils ainsi que Messieurs Frederik Pleijel et Hervé Lelièvre (morphologie), et Madame Véronique Barriel (moléculaire) pour leurs disponibilités et leurs conseils sur les traitements des données.

Je remercie aussi l'ensemble du Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude de l'Université de Grenoble, ainsi que ses étudiants, qui m'ont accueilli chaleureusement. Je tiens à saluer Monsieur François Pompanon. Mes remerciements vont particulièrement à Madame Ioana Marquier pour m'avoir montré toutes les étapes et les subtilités du séquençage d'ADN sur les criquets. Je la remercie aussi pour m'avoir permis d'utiliser quelques uns de ses résultats.

Cette année fut extrêmement riche en enseignements, aussi bien théoriques qu'humains.

Pour leurs discussions passionnées, leurs soutiens et leurs encouragements ainsi que leur hospitalité, je tiens à remercier Charlotte, Jean-Mich'(le bythinelliste ébouriffé), Jack (le rieur), Paco (notre modèle à tous), Karin (la chef de palanquée), Fabrice (le lusophone Saint-Gadidiste), Youn (y'a des fleurs en Bretagne?), Henri (le Freud animalier), Stéphanie (l'arachninsomniaque), Fred (le photocopieur fou), Sandrine (l'oreilliste) et Renaud (l'arracheur de... ;-).

Je remercie aussi Monsieur Jacques Dubois pour avoir eu le courage de relire et critiquer plusieurs fois ce manuscrit afin de l'améliorer.

Enfin, je tiens à féliciter Monsieur Bouchet pour son agréable performance de G.O. de Moulis.

Cette année fut plus qu'agréable, merci à tous.

Résumé

La sous-famille des Cyrtacanthacridinae (Caelifera, Acrididae) est représentée par 36 genres, plus ou moins bien définis parmi lesquels se trouvent de nombreux groupes d'importance économique possédant des espèces grégariaptes. Cette première étude vise à éclaircir les relations phylogénétiques qui unissent les genres de cette sous-famille. Elle s'est faite en analysant des caractères de morphologie et des génitalia mâles. Ceux-ci ont principalement été choisis parmi les moins ambigus proposés par les clés d'identification, en consultant les descriptions ou après avoir observé l'ensemble des individus sélectionnés. Ils ont été codés de manière binaire, ou multiple non-orienté et non-ordonné. Des analyses phylogénétiques sans pondération puis avec pondération successive ont été effectuées afin de proposer une hypothèse sur les relations de parenté qui unissent les genres de Cyrtacanthacridinae. Bien que les caractères utilisés soient très homoplasiques, les arbres montrent que les Cyrtacanthacridinae forment un clade, tout comme les taxons « austral-asiatiques ». Malheureusement, les relations phylogénétiques entre les genres ne sont pas très fiables et difficilement interprétables. Une étude de biologie moléculaire entreprise sur ce groupe permet d'être optimiste quand à la poursuite de ces investigations.

Abstract

The subfamily Cyrtacanthacridinae (Caelifera, Acrididae) is made up of 31 genera, relatively well characterised. Many are of economic importance and comprise gregarious species. This first survey aimed at resolving the phylogenetic relationships between these genera. It was made through analysing characters of morphology and male genitalia. These characters have been chosen among the least ambiguous ones proposed in identification keys, descriptions or after having observed the set of selected individuals. They have been coded as both binary and multi-states characters. Phylogenetic analysis with and without successive weighting have been carried out in order to propose hypotheses of relationships for the Cyrtacanthacridinae. Despite homoplastic characters, the obtained trees show that the Cyrtacanthacridinae form a monophyletic group as the "austral-asiatic" group. Unfortunately, the phylogenetic relationships within the in-group do not seem to be reliable and are difficult to interpret. A first approach using molecular data allows to be confident about further investigations on this group.

Sommaire

F	REMEI	RCIEMENTS	.]
F	RESUM	IE	I)
A	ABSTR	ACT	I
c	'OMM	AIRE	TTI
S	OWINI	AIRE	, 111
1	IN'	TRODUCTION	1
2	M.	ATERIEL ET METHODES	2
	2.1	LISTE ET NOMENCLATURE DES GENRES DE CYRTACANTHACRIDINAE	2
	2.1.	.1 Les genres identifiés comme des Cyrtacanthacridinae sur lesquels a été	
réa		étude	á
	2.1.	.2 Les genres de Cyrtacanthacridinae écartés de l'étude car non accessibles	s 4
	2.1.	.3 Les genres qui n'ont pu faire l'objet de vérifications	4
	2.1.	.4 Les genres qui ne sont pas des Cyrtacanthacridinae mais attribués à cette	
sou	s-famil	le par certains auteurs	2
	2.2	CHOIX DES TAXONS UTILISES POUR L'ETUDE	<i>6</i>
	2.3	CHOIX DES TAXONS EXTRA-GROUPES	8
	2.4	DESCRIPTION ET TERMINOLOGIE DU COMPLEXE PHALLIQUE MALE	8
	2.5	PROTOCOLE DE DISSECTION DES GENITALIA MALES	10
	2.6	CHOIX DES CARACTERES	11
	2.7	CODAGE DES CARACTERES	12
	2.8	Analyses phylogenetiques	13
	2.8	.1 Une approche Heuristique	13
	2.8	.2 Les indices de cohérence, l'indice de rétention et le produit de ces indices	s 14
	2.8	.3 Les indices de Bremer	. 15
	2.8	.4 La pondération successive	. 15
3	RE	SULTATS	16
	3.1	L'ANALYSE DE PARCIMONIE, LES ARBRES LES PLUS COURTS	16
	3.2	LES INDICES DE BREMER	19
	3.3	La ponderation successive	19
	3.4	QUELQUES SEQUENCES MOLECULAIRES	20
4	DIS	SCUSSION	22
	And	alyse phylogénétique	22
		problèmes d'homoplasie	
	La	répartition géographique	25

Dispersion des genres de Cyrtacanthacridinae	26
Comment se répartissent les genres avec des espèces grégariaptes et mig	ratrices?26
Phylogénie moléculaire	27
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	27
BIBLIOGRAPHIE	29
ANNEXES	32
Annexe1 : Liste des caracteres	32
Annexe2: Matrice de caracteres de morphologie et des genitalia m	íALES 37
ANNEXE 3: LIGNES DE COMMANDES DES ANALYSES POUR LE LOGICIEL PAUF	•*4.0BETA8
(SWOFFORD, 1998) POUR PC	38
Annexe 4 : Sequences d'une partie de l'ARNr 16S de quelques	
CYRTACANTHACRIDINAE	39

1 Introduction

L'ordre des Orthoptères (Arthropodes, Hexapodes, Insectes, Ptérygotes, Neoptères) est un des groupes d'insectes les plus anciens. Il regroupe de 18 000 à 20 000 espèces d'Ensifères (sauterelles et grillons) et de Caelifères (criquets) (Kevan, 1982). Avec les Phasmes, ils seraient issus du groupe des Protorthoptères qui existait au Carbonifère et s'est éteint au Permien. De ce groupe seraient entres autres dérivés les Locustopseidea qui auraient permis la radiation depuis le Trias des groupes de Caelifères actuels. Les Acrididae apparaissent entre la fin du Jurassique inférieur (Lias) et le début du Jurassique moyen (Dogger) (Sharov 1968). Leur mode de vie phytophage et leur capacité d'adaptation à la plupart des environnements en ont fait un groupe numériquement important et à très grande répartition. Malgré cela, seuls les groupes posant des problèmes économiques ont réellement fait l'objet d'études, principalement sur leur biologie, leur écologie ou encore leur répartition géographique. Si la classification est relativement précise, les relations phylogénétiques de certaines familles de Caelifères et de nombreuses sous-familles d'Acrididae n'ont attiré l'attention que de peu de scientifiques et restent donc aujourd'hui encore floues ou irrésolues. Ainsi, certains auteurs (Dirsh, 1956; Sharov, 1968; Flook et al., 1997a et b, 1998, 1999, 2000; ou encore Eades, 2000) ont proposé des schémas de relations de parentés des familles d'Acridoidea qui, de leurs propres aveux, ne sont que des regroupements insuffisamment fiables. Ces différents travaux ont été effectués sur des caractères morphologiques : structure alaire (Sharov, 1968), complexe phallique (Dirsh, 1956) et sa musculature supposée (Eades, 2000), ou sur des caractères moléculaires : séquences d'ADN ribosomique mitochondrial (12S, 16S) (Flook et al., 1997a et b, 1998, 1999, 2000) et sur l'ADN ribosomique nucléaire (18S) (Flook et al., 1999, 2000).

Les Orthoptères ont un mode de développement à métamorphose incomplète (hétérométabole), ce sont des exoptérygotes : la larve ressemble à l'adulte et occupe les même milieux et substrats que ce dernier. Au cours des mues successives la larve augmente de taille et se développent les ailes et les organes sexuels. La plupart des espèces de Caelifères sont « solitaires » et ne posent aucun problème économique. D'autres, qui connaissent des phases d'explosion démographique spectaculaires, sont de terribles ravageurs de cultures dont les textes tels que l'Ancien Testament de la Bible ou le Coran en font mention (Steedman, 1990). Les criquets ravageurs étaient la 8^{ème} plaie d'Egypte. Si le criquet migrateur (Locusta migratoria Linné, 1758) (Oedipodinae) vient tout de suite à l'esprit, il n'est pas le seul à poser des problèmes. Ainsi, le criquet du désert ou criquet pèlerin (Schistocerca gregaria Forskal, 1775), le criquet rouge (Nomadacris septemfasciata Serville, 1838), le criquet de Bombay (Patanga succinta Johannson & Linné, 1763), le criquet des arbres (du genre Anacridium le criquet Javanais (Valanga nigricornis Burmeister, Uvarov. 1923), (Cyrtacanthacridinae (Uvarov, 1923, 1924)), mais aussi d'autres espèces grégariaptes appartenant à d'autres groupes comme par exemple Dosciostaurus muroccanus

(Gomphocerinae), sont dans certaines régions, le facteur déterminant entre la suffisance et la famine (Steedman, 1990). Toutes ces espèces de criquets ravageurs se situent sur l'ensemble des terres émergées en régions subtropicales et en méditerranée. La sous-famille des Cyrtacanthacridinae (Caelifera, Acrididae) est représentée par 36 genres, plus ou moins bien définis parmi lesquels se trouvent de nombreux groupes d'importance économique qui possèdent des espèces grégariaptes: *Schistocerca*, *Valanga* ou encore *Patanga*. Leur répartition est mondiale.

Il existe de nombreux travaux sur les genres et les espèces de ce groupe, ainsi que des révisions ayant abouti à des synonymies ou à l'élaboration de clés d'identification. Cependant, aucune étude phylogénétique des Cyrtacanthacridinae n'a jamais été entreprise. En effet, cette sous-famille étant très étendue et ses individus très véloces, il est difficile d'accéder physiquement à l'ensemble des genres. De plus, certains auteurs ne s'accordent pas sur différents regroupements (synonymies) de genres tels que *Cyrtacanthacris*, *Valanga*, *Patanga*, *Austracris* et *Nomadacris* (Key et Jago, 1986).

Malgré les inconvénients cités, le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) à Paris possédant en collection la plupart des genres de cette sous-famille, l'étude visant à éclaircir les relations phylogénétiques qui unissent les genres de Cyrtacanthacridinae a pu être entreprise sans trop de problèmes matériels. Ce travail est une étude préliminaire, devant permettre une meilleure connaissance du groupe et définir les difficultés que celui-ci peut poser, avant d'entreprendre avec plus d'efficacité l'étude d'un des groupe d'importance économique de cette sous-famille : le genre des *Schistocerca*.

Cette phylogénie des Cyrtacanthacridinae a été effectué en analysant des caractères de morphologie et des génitalia mâles.

2 Matériel et Méthodes

2.1 Liste et nomenclature des genres de Cyrtacanthacridinae

En se référant au récent catalogue de Otte (1995b), la sous-famille des Cyrtacanthacridinae comprend de nombreux genres parmi lesquels se trouvent également des genres mal classés qui ne sont pas des Cyrtacanthacridinae. Les caractères identifiant ce groupe se situent au niveau du mésosternum : les angles internes des lobes mésosternaux sont droits ou aigus mais jamais arrondis et leurs marges internes sont rectangulaires ou concaves mais jamais convexes (Uvarov, 1923, 1924). Les Cyrtacanthacridinae se caractérisent également par la présence d'un processus prosternal bien développé et par l'absence d'épine apicale externe sur les tibias postérieurs (Uvarov, 1923, 1924). Pour cette étude, tous les genres ont donc été vérifiés, soit par l'observation des spécimens de collection, soit grâce à leur description dans la littérature. Cela a permis de confirmer le bien fondé de certains genres et d'en écarter d'autres. L'étude n'étant cependant pas une révision des Cyrtacanthacridinae,

les genres manquant dans la collection du MNHN n'ont pas été demandés à d'autres institutions et ont été écartés de l'étude. La liste qui suit regroupe donc les genres identifiés comme des Cyrtacanthacridinae sur lesquels a été réalisée l'étude, les genres de Cyrtacanthacridinae écartés de l'étude car non accessibles, les genres qui n'ont pu faire l'objet de vérifications et enfin les genres qui ne sont pas des Cyrtacanthacridinae mais attribués à cette sous-famille par certains auteurs. Cependant, il n'y a dans ce travail aucun acte taxinomique ou nomenclatural.

2.1.1 Les genres identifiés comme des Cyrtacanthacridinae sur lesquels a été réalisée l'étude

Genre	Espèce type du genre
Acanthacris Uvarov, 1924	Gryllus ruficornis Fabricius, 1787
Acridoderes Bolivar, 1889	Acridoderes crassus Bolivar, 1889
Syn.: Anacridoderes Uvarov, 1923 (Dirsh,	
1958), <i>Phyxacra</i> Karny, 1907 (Dirsh, 1966)	
Adramita Uvarov, 1936	Anacridium arabicum Uvarov, 1930
Anacridium Uvarov, 1923	Gryllus Locusta aegypitus Linné, 1764
Austracris Uvarov, 1923	Cyrtacanthacris guttulosa Walker, 1870
Bryophyma Uvarov, 1923	Cyrtacanthacris debilis Karsch, 1896
Syn.: Rhytidacris Uvarov, 1923 (Dirsh, 1966)	
Chondracris Uvarov, 1923	Acridium roseum De Geer, 1773
Congoa Bolivar, 1911	Congoa katangae Bolivar, 1911
Cyrtacanthacris Walker, 1870	Grillus Locusta tatarica Linné, 1758
Finotina Uvarov, 1923	Acridium ranavaloae Finot, 1907
Gowdeya Uvarov, 1923	Gowdeya picta, Uvarov, 1923
Halmenus Scudder, 1893	Halmenus robustus Scudder, 1893
Kinkalidia Sjöstedt, 1930	Kinkalidia robusta Sjöstedt, 1930
Kraussaria Uvarov, 1923	Cyrtacanthacris prasina Walker, 1870
Syn.: Appressalia Sjöstedt, 1932 (Sjöstedt, 1932)	
Mabacris Donskoff, 1985	Mabacris guillaumeti Donskoff, 1985
Nomadacris Uvarov, 1923	Acridium septemfasciata Serville, 1838
Ootua Uvarov, 1927	Ootua antennata Uvarov, 1927
Ornithacris Uvarov, 1924	Gryllus Locusta cyaneus Stoll, 1813
Syn.: Glaphyra Uvarov, 1923 (Uvarov, 1924)	
(nom préoccupé)	
Orthacanthacris Karsch, 1896	Cyrtacanthacris humilicrus Karsch, 1896
Pachyacris Uvarov, 1923	Pachyacris violascens (Walker, 1870)
Pachynotacris Uvarov, 1923	Acridoderes amethystinus Bolivar, 1908
Parakinkalidia Donskoff, 1985	Parakinkalidia rothi Donskoff, 1985

Patanga Uvarov, 1923	Gryllus Locusta succintus Johannson &
	Linné, 1763
Rhadinacris Uvarov, 1923	Acridium schistocercoïdes Brancsik, 1893
Ritchiella Mungai, 1992	Acrydium sanguinea (Sjöstedt, 1912)
Schistocerca Stal, 1873	Gryllus gregarius Forskal, 1775
Taiacris Donskoff, 1985	Taiacris couturieri Donskoff, 1985
Valanga Uvarov, 1923	Acridium nigricorne Burmeister, 1838
Willemsea Uvarov, 1923	Orthacanthacris bimaculata Willemse, 1922

2.1.2 Les genres de Cyrtacanthacridinae écartés de l'étude car non accessibles

Genre	Espèce type du genre
Armatacris Yin, 1979	Armatacris xishaensis Yin, 1979

La description est relativement peu précise et ne permet pas d'affirmer que ce genre n'est pas un Cyrtacanthacridinae. L'auteur indique que ce nouveau genre est proche d'*Austracris* mais le processus prosternal n'est pas comprimé latéralement et non épaissi en son milieu. Ce genre ne sera pas pris en considération car il n'y a pas de matériel en collection.

Cristacridium Willemse, 1932	Cristacridium uvarovi Willemse, 1932
1	

Ce genre a été décrit par Willemse à partir d'une femelle. Les caractères morphologiques ne semblent pas en contradiction avec les représentants de la famille des Cyrtacanthacridinae. Le type se trouve à Leiden (Hollande) et le Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris ne possède aucun *Cristacridium* dans sa collection.

Nichelus Bolivar, 1888	Nichelus fuscopictus Bolivar, 1888

Ce genre est connu uniquement par le type (mâle sans abdomen) qui se trouve au Muséum d'Histoire Naturelle de Madrid et une femelle qui se trouve à l'Institut d'Ecologie et de Systématique de l'Académie des Sciences de Cuba. L'observation morphologique et la dissection de la femelle ne laisse aucun doute sur l'appartenance du genre aux Cyrtacanthacridinae (Amédégnato *et al*, 1995).

2.1.3 Les genres qui n'ont pu faire l'objet de vérifications

Genre	Espèce type du genre
Ordinacris Dirsh, 1966	Ordinacris virilis Dirsh, 1966

Ce genre ressemble au genre *Gowdeya*, cependant le complexe phallique est différent, sa structure de base présente une vague affinité avec le genre *Anacridium* (Dirsh, 1966).

Ce genre n'entre pas dans cette étude car il n'existe pas de spécimen dans les collections du Muséum.

Callichloracris Ramme, 1929	Acridoderes prasinus Karsch, 1891

En 1931, Ramme renomme « *Chloracris (Acridoderes) prasina* (Karsch, 1891) » sous *Callichloracris* en raison de la préoccupation de *Chloracris* Pictet et Saussure (Tettigoniidae).

Ce genre a été écarté car il n'a pu être observé. Dirsh (1965) à propos de *Acridoderes prasinus* Karsch, 1891 écrit : « Cette espèce de Barombi, Cameroun, a été décrite de façon inadéquate. Ramme, 1929, a créé pour elle un nouveau genre. Cependant, le type est perdu et, à partir des références existantes, il est impossible d'établir son identité » .

2.1.4 Les genres qui ne sont pas des Cyrtacanthacridinae mais attribués à cette sous-famille par certains auteurs

Genre	Espèce type du genre
Loiteria Sjöstedt, 1921	Loiteria rubipes Sjöstedt, 1921

Ce genre a été transféré dans les Catantopinae (Key, 1986).

Caledonula Uvarov, 1939	Caledonia fuscovittata Willemse, 1923

Ce genre n'est manifestement pas un Cyrtacanthacridinae et cela depuis la description originale du nouveau genre *Caledonia*, dans la sous-famille Cyrtacanthacrinae (*sensu* Catantopinae), espèce-type : *Caledonia fuscovittata* Willemse, 1923.

Les genres de Cyrtacanthacridinae ont : <u>Description de Caledonia</u>: Le processus prosternal forme une lamelle transverse, Un processus prosternal droit ou coudé mais toujours s'élargit vers le bout et se termine en deux tubercules plus ou moins cylindrique. plus ou moins coniques, à deux côtés (Willemse, 1923). Angles internes des lobes mésosternaux arrondis angles internes des lobes mésosternaux droits ou aigus (Willemse, 1923). mais jamais arrondis (Uvarov, 1923, 1924). Tibia postérieurs pourvus d'une épine apicale externe Tibia postérieurs dépourvus d'épine apicale externe (Willemse, 1923). (Uvarov, 1923, 1924). Plaque sus-anale plus ou moins trilobée. Plaque sus-anale du mâle triangulaire.

Le cas de ce genre est abordé dans la révision des Oxyinae de Hollis (1975). Il le présente comme appartenant à un complexe de genres australiens qui serait intermédiaire entre les Hemiacridinae et les Oxyinae. *Caledonula* est donc cité par erreur dans les Cyrtacanthacridinae (Otte, 1995b).

Hebridea Willemse, 1926	Hebridea rufotibialis Willemse, 1926

Plusieurs caractères font que le spécimen décrit par Willemse n'appartient pas aux Cyrtacanthacridinae :

<u>Description de <i>Hebridea</i></u> :	<u>Les genres de Cyrtacanthacridinae ont</u> :
Espace mésosternal étroit, en forme de X (Willemse,	Espace mésosternal rectangulaire ou trapézoïdal.
1926).	
Angles internes des lobes mésosternaux arrondis.	Angles internes des lobes mésosternaux droits ou aigus
(Willemse, 1926).	mais jamais arrondis (Uvarov, 1923, 1924).
Tibia postérieurs pourvus d'une épine apicale externe »	Tibia postérieurs dépourvus d'épine apicale externe
(Willemse, 1926).	(Uvarov, 1923, 1924).

2.2 Choix des taxons utilisés pour l'étude

Le matériel qui a été utilisé pour effectuer ce travail vient uniquement du Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris. En effet, le Muséum possède la plus grande des collections d'Acridiens notamment Africains et Américains. Pour chaque genre de Cyrtacanthacridinae, l'espèce-type a été choisie en priorité. L'identification des espèces n'a pas été mise en doute. Pour les espèces de certains genres l'étude s'est faite directement sur l'Holotype ou les Paratypes (ex : *Taiacris, Mabacris, Parakinkalidia*). Pour de nombreux genres seul un petit nombre d'individus a été observé (de 1 à 4 spécimens). Ceci est du à la rareté de certains insectes en collection et au fait que, généralement, les groupes sont relativement homogènes. Les jeunes adultes pouvant être incomplètement sclérifiés (notamment au niveau des génitalia) et les individus possédant un morphe grégaire, qui souvent est très différent du morphe solitaire, ont été évités dans la mesure du possible. La plupart des genres de Cyrtacanthacridinae ne possèdent en effet qu'un morphe solitaire.

Les renseignements donnés par la liste qui suit sont : les espèces utilisées pour l'étude (correspondant aux genres identifiés comme des Cyrtacanthacridinae), la localité des individus observés, si ils sont rares en collection (ex : un seul mâle (1M) et/ou une seule femelle (1F)) et si ce sont des Holotypes (HT), des Allotypes (AT) ou des Paratypes (PT), l'année de leur récolte, s'il s'agit de l'espèce-type du genre et le nombre de spécimens observés.

Espèce	Localité	Rareté en collection	Récolte	Espèce- type	Spécimens observés
Acanthacris ruficornis ruficornis (Fabricius, 1787)	République Centre Africaine		1969	oui	1M, 1F
Acridoderes strenuus (Walker, 1870)	Côte d'Ivoire		1968	non	2M, 1F
Adramita arabica (Uvarov, 1930)	Arabie Saoudite	1M, 1F	1969	oui	1M, 1F

Anacridium melanorhodon	Ile de la		1994.	non	1M, 1F
arabafrum Dirsh, 1953	Réunion		M 1046 E 1047		1) (1)
Austracris proxima (Walker, 1870)	Australie		M 1946, F 1947	non	1M, 1F
Bryophyma tectifera Karsch, 1896	Côte d'Ivoire & Cameroun		1938-39	non	2M, 1F
Chondracris rosea (De Geer, 1773)	Bhoutan anglais & Hanoï (Viet Nam)		M 1900, F 1911	oui	1M, 1F
Congoa katangae Bolivar, 1911	Congo Belge (Zaïre)		1939	oui	1M, 1F
Cyrtacanthacris tatarica tatarica	Congo Belge		1939	oui	2M, 1F
(Linné, 1758)	(Zaïre)		1939	oui	2101, 11
Finotina radama (Branksik, 1893)	Madagascar		M 1967, F 1950	non	1M, 1F
Gowdeya picta Uvarov, 1923	R.C.A. et République Démocratique du Congo	1M, qq F	M 1967, F 1971	oui	1M, 1F
Halmenus cuspidatus Snodgrass, 1902	Galapagos	2M, 2F	M 1985, F 1976- 87	Non	2M, 2F
Kinkalidia robusta Sjöstedt, 1931	R.D.C.		1974	non	1M, 1F
Kraussaria angulifera (Krauss, 1877)	Nigéria & Ethiopie		1975	non	1M, 1F
Mabacris guillaumeti Donskoff, 1986	Côte d'Ivoire	НТ М	1979	oui	1M
Nomadacris septemfasciata (Serville, 1838)	Madagascar		M, 1964, F 1963	oui	2M, 1F
Ootua antennata Uvarov, 1927	Iles Marquises	1M	Pas de date	oui	1M
Ornithacris turbida (Walker, 1870)	Sénégal		1937	non	1M, 1F
Orthacanthacris humilicrus Karsch, 1896	Cameroun & Tchad		1952	oui	1M, 1F
Pachyacris vinosa (Walker, 1870)	Inde		1969	non	1M, 1F
Pachynotacris amethystina (Bolivar, 1908)	R.D.C.		1971	oui	2M, 1F
Parakinkalidia rothi Donskoff, 1985	Côte d'Ivoire	HT M, AT F	M 1979, F 1985	oui	1M, 1F
Patanga succincta (Johannson et	Indonésie & Sri		M 1005 E 1000		13.6.15
Linné, 1763)	Lanka		M 1965, F 1969	oui	1M, 1F
Rhadinacris schistocercoïdes	Madagascar		1063		1M 1F
(Brancsik, 1893)	sud		1962	oui	1M, 1F
Ritchiella baumanni (Karsch, 1896) Mungai 1992	Mont Nimba (Guinée)		1951	non	1M, 1F
Schistocerca camerata Scudder, 1899	Mexique		1973	non	1M, 1F
Taiacris couturieri Donskoff, 1985	Côte d'Ivoire	HT M, AT F, PT M	1980	oui	2M, 1F
Valanga papuasica (Finot,1907)	Nouvelle Guinée		1968	non	1M, 1F

Willemsea bimaculata (Willemse,	Nouvelle	1M, 1F	M 1929. F 1978	oui	1M. 1F
1922)	Guinée	1171, 11	141 1929, 1 1970	our	1141, 11

2.3 Choix des taxons extra-groupes

Le choix des taxons extra-groupes doit se faire parmi des taxons assez éloignés du groupe étudié. Cependant, ils doivent quand même avoir les même types de caractères pour pouvoir être comparés. Donc prendre des individus de sous-familles d'Acrididae plus basales que les Cyrtacanthacridinae semblait idéal. Malheureusement, il est difficile de savoir quelles sont les relations de parentés entre les sous-familles d'Acrididae car elles n'ont jamais explicitement fait l'objet d'hypothèses phylogénétiques. Comme d'autres groupes d'Acrididae tels les Gomphocerinae, les Acridinae ou encore les Oedipodinae sont trop différents au niveau des caractères étudiés, les deux taxons extra-groupes ont été choisis parmi des genres appartenant aux Teratodinae. L'observation de ces derniers semble indiquer qu'ils sont suffisamment proches des Cyrtacanthacridinae, notamment au niveau de la structure de leur génitalia. Les taxons extra-groupes ne doivent pas être non-monophylétique et au moins au nombre de deux pour tester la monophylie de l'intra-groupe (Barriel et Tassy, 1998).

Sous-Famille des Teratodinae

- *Teratodes* Brulle, 1952. *Teratodes monticollis* (Gray 1832). Inde. Pas de date.
- *Pelecinotus* Bolivar, 1902. *Pelecinotus brachypterus* Bolivar, 1902. Inde méridionale. Pas de date.

D'après Otte (1995a), *Pelecinotus brachypterus* était un Catantopinae mais, au cours de l'étude, ceci s'est avéré être une erreur.

2.4 Description et terminologie du complexe phallique mâle

Ce travail s'est effectué sur des caractères de morphologie ainsi que sur l'anatomie des génitalia (ou complexe phallique) des individus étudiés. La morphologie est relativement standard (caractères de la tête, thorax, abdomen) et ne nécessite pas de précisions particulières. Par contre, la structure des génitalia est très spécialisée et demande à être définie.

Le complexe phallique mâle se compose de trois couches concentriques qui sont de l'extérieur vers l'intérieur : l'épiphalle, l'ectophalle et l'endophalle.

1- L'épiphalle est relié dorsalement aux paraproctes et au pallium, et à la couche ectophallique par une invagination circulaire. Cette couche possède différentes sclérifications

qui sont l'épiphalle proprement dit et les sclérites latéro-ventraux (Amédégnato, 1976). Le sclérite épiphallique se situe dans la partie dorsale (fig. 1 et Fig. 2). Il peut ressembler à une plaque, ou être plus compliqué et avoir une forme de pont plus ou moins large qui peut être interrompu et donc séparer ce sclérite en deux. Généralement une paire de projections en forme de griffes se trouve dans la partie antérieure, ce sont les ancorae; la partie postérieure possède aussi une paire de projections : les lophi, qui peuvent avoir des formes très variées (formes de dents, de crochets, de doigts, de lobes ou encore de tubercules). De chaque côté de l'épiphalle se trouve un petit sclérite de forme irrégulière ou ovale qui sert à l'attachement des muscles rétracteurs du phallus (Snodgrass, 1935 in Dirsh, 1956). Ces sclérites ovales peuvent être considérés comme faisant partie de la structure de l'épiphalle (Dirsh, 1956). Les sclérites latéroventraux sont pratiquement inexistants chez

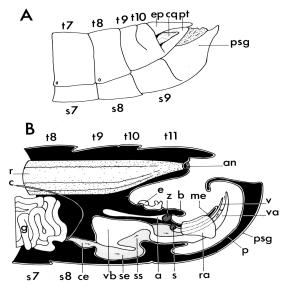


figure 1 : A : Extrémité abdominale mâle de *Locusta* migratoria.

B: Section longitudinale de l'extrémité abdominale mâle de *Locusta migratoria* (modifié d'après F.O. ALBRECHT, 1953)

a : apodème du cingulum, an : anus, b : bourrelet basal, c : canal déférent, ce : canal éjaculateur, cq : cerque, e : épiphallus, ep : épiprocte (t11), g : glandes accessoires mâles, me : membrane ectophallique, p : pallium, psg : plaque sousgénitale, pt : paraprocte (s11), r : rectum, ra : ramus du cingulum, s : section transversale des valves du cingulum, se : sac éjaculateur, ss : sac du spermatophore, s8-s9 : sternites abdominaux (s9 : plaque sous-génitale), t8 à t11 : tergites abdominaux, v : valve du cingulum, va : valve apicale du pénis, vb : valve basale du pénis, z : zygoma (section transversale de l'apodème du cingulum). Les flèches signalent le sens d'écoulement du sperme.(Duranton et al, 1982)

les groupes primitifs (Amédégnato, 1976). Chez les Cyrtacanthacridinae, ils sont bien développés et fusionnés ventralement.

- 2- L'ectophalle représente la couche intermédiaire qui elle aussi est plus ou moins sclérifiée. Elle forme le cingulum qui présente différentes structures : les régions latérales (rami), et la partie dorsale (la zygoma et les apodèmes du cingulum) (Fig. 2). Chez les groupes à génitalia complexes, dont font partie les Cyrtacanthacridinae, la zone de membrane reliant l'ectophalle et l'endophalle se sclérifie pour donner l'arche du cingulum. Les groupes possédant un édéage bien développé peuvent voir leur ectophalle produire une extension. Celle-ci englobe l'endophalle et participe à la formation de l'édéage ou, forme un gaine peu ou pas sclérifiée autour de l'édéage (valve supérieure de l'édéage).
- **3-** L'endophalle représente la structure de mise en communication des produits des glandes génitales avec l'extérieur. Il se compose de deux chambres communicantes : le sac éjaculateur suivi du sac spermatophore. Ces sacs sont séparés par une constriction sclérifiée : le processus du gonopore (Amédégnato, 1976).

Le sperme provenant des glandes génitales est acheminé, via le canal éjaculateur, dans le sac éjaculateur, puis est stocké dans le sac spermatophore. Ceci est régulé par des

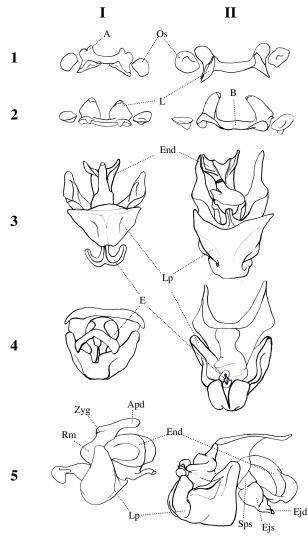


Figure 2 : Pièces du complexe génital mâle.

Colonne I : Pachyacris vinosa Colonne II : Ornithacris turbida

1 : Epiphalle vue dorsale

- 2 : Epiphalle vue de face
- 3 : Complexe phallique : vue ventrale
- 4 : Complexe phallique : vue postérieure
- 5 : Complexe phallique : vue latérale droite
- A: Ancorae ; Apd: Apodèmes du cingulum ; B: pont de l'épiphalle ; E: Edéage ; Ejd: Canal éjaculateur ; Ejs: Sac éjaculateur ; End: Endophalle ; L: Lophi ; Lp: Sclérites latéro-ventraux ; Os: Sclérites ovales ; Rm: Rami du cingulum ; Sps: Sac spermatophore ; Zyg: Zygoma du cingulum.

mouvements des sclérites endophalliques qui peuvent compresser le gonopore. Le transfert du contenu du sac spermatophore vers la chambre spermatique femelle s'effectue par des mouvements de ces mêmes valves ainsi que par la pression de l'hémolymphe entourant le complexe phallique durant la copulation (Dirsh, 1956).

2.5 Protocole de dissection des génitalia mâles

Les génitalia des mâles se situent au niveau de l'extrémité de l'abdomen de l'animal. Pour pouvoir observer cet organe, il est nécessaire de disséquer les individus étudiés. Comme indiqué précédemment certains genres étudiés sont représentés par un petit nombre d'individus, voir des individus uniques. La dissection de leur génitalia ne devait donc en aucun cas affecter leur état de conservation.

Les mâles mis en collection depuis plusieurs années sont donc, pour cette opération, mis à ramollir. Leur extrémité abdominale est immergée dans de l'eau distillée pendant que le reste de l'animal

est placé dans une atmosphère humide (ramollissoir). La durée de cette étape dépend de l'état de dessiccation de l'animal ; une nuit est généralement suffisante pour assurer un bon état de réhydratation. Une fois ramolli, l'insecte est placé sur un bloc de pâte à modeler, les pattes postérieures sont repliées et l'apex des ailes dégagé sur le côté afin de faciliter l'accès à l'extrémité de l'abdomen qui est maintenu en place par des épingles. Le tout est placé sous loupe binoculaire.

La dissection est effectuée avec des pinces fines et une paire de micro-ciseaux. Il faut soulever la plaque sus-anale et les paraproctes vers le haut tout en maintenant la plaque sousgénitale vers le bas. L'orifice génital ainsi mis à jour est maintenu béant grâce à une très fine épingle insérée dans la partie supérieure de celui-ci et enfoncé perpendiculairement dans le support au travers du corps de l'animal. Une boutonnière est alors réalisée dans la membrane reliant les paraproctes à la plaque sous-génitale. A partir de ces incisions le palium est découpé le long du repli qu'il forme naturellement; il n'y a ici que cette membrane à découper. Ensuite, la membrane inférieure des paraproctes est découpée. La découpe s'effectue le plus haut et le plus loin possible afin de ne pas couper latéralement l'un des sclérites ovales de l'épiphalle. Aucune membrane ne reliant plus le complexe phallique à la cuticule, l'épiphalle est basculé vers l'arrière de l'animal afin de permettre la section des muscles ainsi que du conduit spermatique qui se situe ventralement. Le seul passage d'une pince entre le complexe phallique et la cuticule de la plaque sous-génitale permet de défaire les liens musculaires qui les unissent. L'ensemble des génitalia peut être retiré de l'insecte en prenant garde de lui infliger le moins de manipulations possibles afin qu'il garde sa position naturelle. L'ensemble est ensuite plongé dans une solution de potasse à 10% pour dissoudre les muscles. Une fois nettoyés et rincés, les différents sclérites formant le complexe phallique peuvent être étudiés. Ils sont dessinés sous loupe binoculaire dans différentes positions. Les planche de dessins permettent le codage des caractères qui sont vérifiés par une nouvelle observations des génitalia.

2.6 Choix des caractères

La liste des 48 caractères utilisés dans cette étude se situe en annexe 1.

Les caractères de morphologie ont principalement été choisis parmi les moins ambigus proposés par les clés d'identification des genres de Cyrtacanthacridinae Africains (Uvarov, 1923, 1924, Dirsh, 1965, 1966), ainsi qu'en consultant les descriptions des taxons choisis. D'autres, comme les caractères 11 à 15, 17, 26 à 31, 34 et de 38 à 48, ont été décris après avoir observé l'ensemble des individus sélectionnés.

Cette étude s'est faite sur 48 caractères dont 24 sont des caractères morphologiques de la tête, du pronotum, des ailes et des pattes postérieures. Les 24 autres sont issus de la morphologie des derniers segments de l'abdomen et l'anatomie des génitalia mâles. L'observation des caractères s'est effectuée directement sur les individus, après les avoir dessiné sous loupe binoculaire à faible grossissement (morphologie), ou à fort grossissement (génitalia mâles disséqués).

Dirsh (1956) indique que les caractères offerts par les apodèmes du cingulum et la zygoma dans les groupes où le cingulum est bien développé peuvent être utilisés pour la classification des groupes de rang inférieurs mais peuvent poser problème pour les groupes de

rang taxonomique élevé. Seul le caractère 48 qui correspond au développement des apodèmes du cingulum a été utilisé car il présentait une certaine variation entre les genres de Cyrtacanthacridinae. Dirsh (1956) signale également que l'épiphalle porte d'excellents caractères taxonomiques pour différencier les familles, certains groupes de familles ou quelques sous-familles. En effet, parmi les Acrididae, les Calliptaminae, les Euryphyminae ainsi que les Eremogryllinae peuvent être clairement séparés seulement sur la forme de leur épiphalle. Pour les autres sous-familles d'Acrididae l'épiphalle varie beaucoup et ne peut être utilisé. Cependant, dans de nombreux cas, c'est un caractère qui permet de grouper les genres dans les sous-familles.

Pour les Cyrtacanthacridinae, la structure des épiphalles bien qu'homogène permet, par l'absence ou la présence d'ancorae plus ou moins développées, d'étudier les genres (caractère 47).

2.7 Codage des caractères

Parmi les 48 caractères sur lesquels se base cette étude, 28 ont été codés de manière binaire. Leur polarisation se fait grâce aux taxons extra-groupes. Les 20 autres caractères ont été codés par des états multiples non-orientés et non-ordonnés, les taxons extra-groupes indiquent quels sont les états plésiomorphes *a posteriori* mais les polarités entre les différents états ne sont pas connues *a priori*.

Certains caractères comme la forme des cerques (32), leur longueur (33), ainsi que leur section (35), auraient pu faire l'objet d'une orientation ou d'un recodage traduisant le sens supposé des transformations grâce à l'observation des larves de différents stades pour quelques taxons (ontogénie). Cependant, le manque de données et de bibliographie sur ce sujet empêche de faire ces hypothèses *a priori*.

Le caractère 25 qui correspond à la forme de la plaque sous-génitale mâle (sternite 9 et 10) a été codée avec 8 états de caractères. Cette option de codage a été choisie après avoir essayé d'autres codages plus simples mais non satisfaisants. Le caractère 25, divisé en plusieurs caractères binaires (absence / présence), multipliait artificiellement son poids et posait des problèmes d'indépendance entre ces caractères. De plus, l'observation fine de ce caractère laisse penser que tous les états de celui-ci sont continus; il a donc été artificiellement séparé en différents états. En effet, le 9ème sternite abdominal semble se développer à partir de deux expansions latérales, les coxopodites (Bitsch et Matsuda, 1979) fusionnées à leurs bases et ventralement. Cette fusion apparaît plus ou moins importante (plus ou moins sclérifiée) vers l'extrémité du sternite. Le 10ème sternite semble se développer selon les mêmes modalités, la fusion ventrale pouvant n'être que partielle (donnant une forme bilobée à l'extrémité abdominale (Fig. 3C). Quand les expansions latérales du 10ème sternite sont fusionnées sur toute leur partie ventrale, elles peuvent fusionner dorsalement donnant

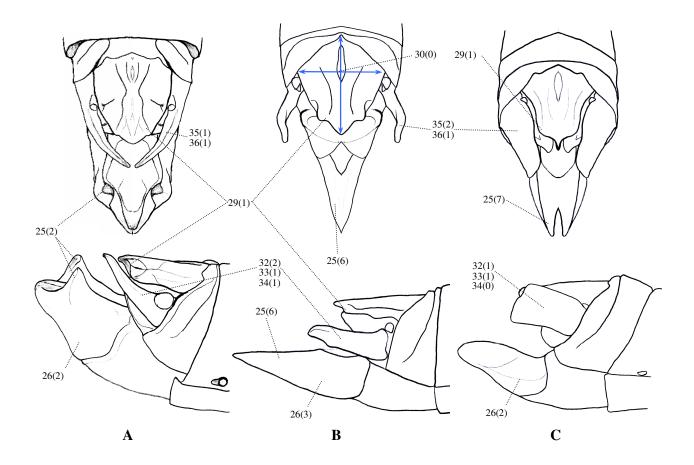


Figure 3: Plaques sous-génitales mâle de Cyrtacanthacridinae vue dorsale (rangée du haut) et latérale droite (rangée du bas).

Les nombres représentent les caractères et les chiffres entre parenthèses les état de ces caractères

 ${f A}$: Anacridium melanorhodon arabafrum

B : Patanga succinta

 ${f C}$: Schistocerca alutecea albolineata

ainsi une forme plus ou moins conique à cette structure (Fig. 3B). Enfin, ces expansions peuvent présenter des lames latérales donnant à l'ensemble une forme trilobée (Fig. 3A). De plus, le $10^{\rm ème}$ sternite peut faire l'objet d'un important allongement par rapport au sternite qui le précéde (caractère 26).

2.8 Analyses phylogénétiques

2.8.1 Une approche Heuristique

L'analyse phylogénétique de cette étude a été effectuée à l'aide du logiciel PAUP*4.0beta8 (Swofford, 1998) pour PC.

La recherche des arbres les plus parcimonieux a été faite par une analyse heuristique de 100 répliquâts. L'option d'optimisation des caractères utilisés privilégie les réversions

(Acctran). La polarisation des caractères et l'enracinement des arbres s'est faite par la méthode des taxons extra-groupes (Annexe 3).

2.8.2 Les indices de cohérence, l'indice de rétention et le produit de ces indices

Pour pouvoir juger de la solidité des hypothèses de relations de parentés proposées par une analyse phylogénétique, certains indices mesurant le taux d'homoplasie d'un arbre ou des caractères le composant ont été élaborés. Ces indices sont les suivants :

L'indice de cohérence I.C. de Kluge et Farris (1969) indique le degré d'homoplasie que présente un caractère pour un arbre particulier, c'est le quotient obtenu en divisant le nombre de pas minimum que peut présenter ce caractère (m) (c'est à dire son nombre d'états moins 1) par le nombre de pas qu'il effectue sur l'arbre en question (s). Cet indice est inférieur ou égal à 1 et ne peut pas atteindre la valeur 0 (m≤s et m≠0). Un caractère possédant un I.C. de 1 est totalement dépourvu d'homoplasie. Plus la valeur de cet indice diminue, plus l'homoplasie du caractère est importante (Wiley *et al*, 1991). Par extension, l'I.C. d'un arbre correspond au rapport entre la somme du nombre minimum de pas de chaque caractère et le nombre de transformations de l'arbre (qui est la somme du nombre de pas de chaque caractère pour cet arbre). Cet indice possède quelques inconvénients : il tend vers 1 quand il y a des caractères présentant des autapomorphies, il faut donc corriger cet indice en enlevant ces caractères non-informatifs. De plus, l'indice de cohérence I.C. est inversement proportionnel au nombre de taxons, « même lorsque la quantité d'homoplasie est tenue constante » (Archie, 1989 *in* Darlu et Tassy, 1993).

L'indice de rétention I.R. de Farris (1989) mesure la fraction de synapomorphies « apparentes » par rapport aux synapomorphies « réelles ». Pour le calculer, il faut les valeurs de s, m et g qui est le nombre de pas minimum nécessaire pour expliquer l'évolution des transformations d'un caractère dans les plus mauvaises circonstances, c'est à dire sur un arbre où tous les taxons sont reliés à une polytomie basale (y compris l'extra-groupe). Le calcul de l'I.R. est alors : I.R.=(g-s)/(g-m). Si I.R. est égal à 1, le nombre de synapomorphies « apparentes » correspond au nombre de synapomorphies « réelles », le caractère soutient donc bien la topologie de l'arbre obtenu. Si I.R. est égal à 0, le caractère ne présente aucune synapomorphie pour l'arbre étudié, il est donc totalement homoplasique. Si l'indice de rétention se situe entre les deux précédentes valeurs, le caractère possède une certaine part d'homoplasie mais soutient néanmoins certains clades.

Le produit de ces deux indices (R.C.) a pour avantage d'éliminer automatiquement les caractères autapomorphiques et les caractères totalement homoplasiques. Ainsi, seul les caractères synapomorphiques et partiellement homoplasiques participent au calcul de la cohérence finale (Wiley *et al.*, 1991).

2.8.3 Les indices de Bremer

Les indices de Bremer (Bremer, 1988, 1994) permettent de tester la solidité des nœuds de l'arbre le plus parcimonieux. Ils représentent le nombre de pas à ajouter pour perdre ce nœud. Ces indices ont été calculés à la main en comparant la topologie des consensus issus d'analyses successives.

L'indice de Bremer de 1 est calculé en repérant, sur le consensus de tous les arbres possédant le nombre de pas minimum plus un, les nœuds qui ont disparus par rapport au consensus des arbres possédant le nombre de pas minimum.

L'indice de Bremer de 2 est calculé en repérant, sur le consensus de tous les arbres possédant le nombre de pas minimum plus deux, les nœuds qui ont disparus par rapport au consensus précédent.

Les analyses sont répétées jusqu'à obtenir une multifurcation basale.

2.8.4 La pondération successive

Lorsqu'une matrice possède de nombreux caractères homoplasiques, la question de leur importance pour traduire les relations de parentés entre les taxons étudiés se pose toujours. Cette « importance » est directement liée au problème de leur pondération éventuelle. Par définition, « l'analyse cladistique attribue en principe un poids égal à tous les caractères » qui doivent avoir « évolué indépendamment les uns des autres » (Darlu et Tassy, 1993). Cependant, les caractères totalement homoplasiques ne font que perturber les reconstructions phylogénétiques car ils ne sont pas le fait d'une parenté commune. Il est donc tentant d'éliminer ce genre de caractère (ce qui revient à leur donner un poids de 0) ; toutefois, certains caractères, bien qu'étant en partie homoplasiques sont susceptibles apporter une information phylogénétique.

En pondérant *a priori* certains caractères, il est possible « d'orienter » la reconstruction phylogénétique. Si une telle action est entreprise elle doit faire l'objet d'une bonne argumentation. Dans le cas présent, aucun critère n'a permis de privilégier certains caractères.

Dans l'ensemble, les caractères montrent une importante homoplasie et l'utilisation du produit de l'indice de cohérence et de l'indice de rétention peut apporter une indication sur leur « taux » d'homoplasie. C'est dans cette optique qu'une analyse de parcimonie avec pondération successive selon la méthode de Farris (1969) a été entreprise.

En effet, cette méthode utilise une pondération des caractères en fonction de la valeur du produit de leurs indices de cohérence et de rétention. Cette pondération s'effectue *a posteriori* et uniquement en fonction de l'homoplasie de chaque caractère.

Le principe de la méthode de pondération successive est le suivant : tout d'abord, une analyse de parcimonie est effectuée avec tous les caractères de la matrice non-pondérés (c'est à dire avec un poids de 1), ensuite les valeurs des I.C. et des I.R. de chaque caractère sont calculées pour chaque arbre de même parcimonie ; soit la valeur la plus élevée (option « maximum »), soit la valeur moyenne (option « mean »), soit la valeur minimale (option « minimum ») de l'ensemble des arbres est retenue (Darlu et Tassy, 1993). Le produit des indices retenus sert alors d'indice de pondération des caractères en question pour un nouvelle analyse de parcimonie. L'étape précédente est alors répétée sur les nouveaux arbres trouvés, et une nouvelle analyse est effectuée. Cette procédure est répétée jusqu'à ce que soit obtenu deux fois le même résultat. Il n'y a pas forcément de congruence entre les premiers arbres, qui sont en fait ceux obtenus par une analyse heuristique en parcimonie avec des caractères non-pondérés, et les arbres obtenus à la fin de l'analyse avec pondération successive.

La pondération successive permet donc aux caractères d'une matrice de juger « euxmême » de leur « fiabilité » (Carpenter, 1994). Ce type d'analyse a été effectuée afin de faire apparaître une topologie d'arbre privilégiant les caractères les moins homoplasiques.

3 Résultats

3.1 L'analyse de parcimonie, les arbres les plus courts

Une 1^{ère} recherche heuristique sur la totalité de la matrice a été effectuée (Annexe 3.A).

Cette analyse donne 587 arbres de 274 pas (I.C=0,2701, I.R.=0,4751).

Le consensus strict de ces arbres (Fig. 4) donne un arbre pratiquement irrésolu. Il est possible de voir sur ce cladogramme que l'intra-groupe formé par les Cyrtacanthacridinae semble monophylétique. Ce groupe est soutenu par 17 changements de caractères dont 13 synapomorphies (en gras): $\mathbf{1}(0\Rightarrow\mathbf{1})$, $\mathbf{8}(0\Rightarrow\mathbf{1})$, $\mathbf{9}(1\Rightarrow\mathbf{0})$, $\mathbf{12}(0\Rightarrow\mathbf{1})$, $\mathbf{15}(1\Rightarrow\mathbf{2})$, $\mathbf{23}(1\Rightarrow\mathbf{0})$, $\mathbf{24}(0\Rightarrow\mathbf{1})$, $\mathbf{25}(0\Rightarrow\mathbf{5})$, $\mathbf{26}(1\Rightarrow\mathbf{2})$, $\mathbf{29}(0\Rightarrow\mathbf{1})$, $\mathbf{33}(0\Rightarrow\mathbf{1})$, $\mathbf{35}(0\Rightarrow\mathbf{2})$, $\mathbf{36}(0\Rightarrow\mathbf{1})$, $\mathbf{38}(1\Rightarrow\mathbf{2})$, $\mathbf{39}(0\Rightarrow\mathbf{1})$, $\mathbf{47}(0\Rightarrow\mathbf{1})$, $\mathbf{48}(0\Rightarrow\mathbf{1})$. Il apparaît également un regroupement des taxons : (*Patanga, Valanga, Willemsea (Austracris (Nomadacris, Ornithacris)*)), qui forment un groupe monophylétique. Les relations de parentés entre les autres genres restent irrésolues.

Cependant, cette matrice comprend deux taxons pour lesquels beaucoup de caractères n'ont pu être observés : *Mabacris guillaumeti* et *Parakinkalidia rothi*. En effet, ces deux taxons représentés chacun par un seul individu mâle en collection, avaient déjà été disséqués

lors de leur description rendant l'observation des caractères de génitalia étudiés ici impossible.

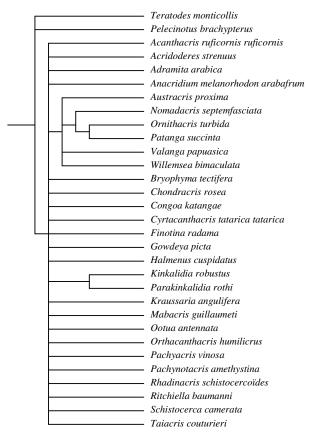


Figure 4 : Arbre de consensus issu d'une l'analyse heuristique sur la totalité de la matrice (Arbres ayant servis au consensus : 274 pas, I.C= 0,2701, I.R.=0,4751). Extra-groupes : *Teratodes monticollis, Pelecinotus brachypterus*.

Une nouvelle analyse sur la même matrice sans ces deux taxons est effectuée (Annexe 3.B). Cette recherche produit 2 arbres de 266 pas (I.C excluant les caractères non-informatifs=0,2782, I.R.=0,4696). Le consensus de ces arbres (Fig. 5) donne un arbre ne présentant qu'une multifurcation.

Les deux arbres qui ont permis de faire ce consensus strict ne sont en désaccord que sur la position du clade ((Bryophyma, Rhadinacris) Schistocerca), et celle de Finotina et Gowdeya. Le nœud soutenant l'intra-groupe est caractérisé par 13 changements de caractères dont 6 synapomorphies (en gras) : $\mathbf{1}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$, $\mathbf{8}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$, $\mathbf{10}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$, $\mathbf{12}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$, $\mathbf{15}(\mathbf{1} \Rightarrow \mathbf{2})$, $\mathbf{24}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$, $\mathbf{25}(\mathbf{0} \rightarrow \mathbf{5})$, $\mathbf{26}(\mathbf{1} \rightarrow \mathbf{0})$, $\mathbf{29}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$, $\mathbf{30}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{2})$, $\mathbf{35}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{2})$, $\mathbf{38}(\mathbf{1} \rightarrow \mathbf{0})$, $\mathbf{47}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$. 9 de ces caractères (1, 8, 12, 15, 24, 25, 29, 35, 47) sont les mêmes avec les mêmes transformations que pour le consensus précédent. Les taxons : (Valanga (Willemsea (Austracris (Nomadacris (Ornithacris, Patanga))))) forment toujours un groupe monophylétique. Ceci est également le cas des taxons ((Acanthacris, Kraussaria)((Chondracris, Ritchiella) Cyrtacanthacris)) ou encore ((Anacridium, Orthacanthacris)(Ootua, Taiacris)).

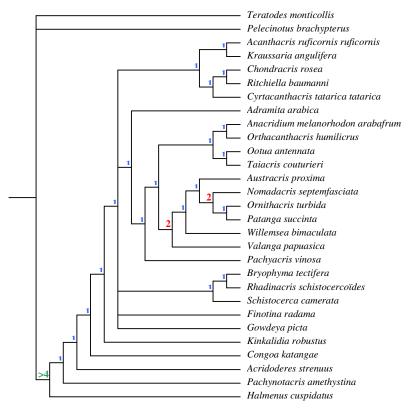


Figure 5 : Arbre de consensus issu d'une l'analyse heuristique sans les deux taxons : *Mabacris guillaumeti* et *Parakinkalidia rothi* (Arbres ayant servis au consensus : 266 pas, I.C. excluant les caractères non-informatifs=0,2782, I.R.=0,4696). Extragroupes : *Teratodes monticollis, Pelecinotus brachypterus*. Les chiffres correspondent aux indices de Bremer.

Les caractères qui sont en désaccord entre ces deux arbres sont les caractères 2, 3, 8, 10, 15, 17, 21, 25, 28, 31, 33, 36, 40, 41 et 45. Le faible indice de cohérence (I.C.=0,2782) indique que les caractères qui composent cette matrice sont très homoplasiques et n'apportent donc pas forcément tous une bonne information phylogénétique. Les caractères qui sont très homoplasiques (I.R.=0) pour cette topologie d'arbre sont : 6, 16, 18, 20, 37, 44 et 46. Ces caractères n'apportant que du bruit dans l'analyse, ils peuvent être supprimés.

Une analyse faite sans ces caractères donne deux arbres de 242 pas (I.C.=0,2686, I.R.=0,4899). Le consensus strict de ces deux arbres possède la même topologie que le précédent et fait 250 pas.

Il n'en reste pas moins que l'indice de cohérence est très faible. Les caractères qui sont en partie homoplasiques (et qui soutiennent quand même certains nœuds de l'arbre) peuvent être pondérés en fonction de leur degré d'homoplasie. C'est ce que permet l'analyse de pondérations successives.

3.2 Les indices de Bremer

La figure 5 montre les indices de Bremer des nœuds de l'arbre de consensus issu de l'analyse heuristique non-pondérée sans les deux taxons : *Mabacris guillaumeti* et *Parakinkalidia rothi*.

Pour la recherche des indices de Bremer (Annexe 3.C), l'analyse donne 355 arbres de 267 pas et moins (indice=1), puis 11 366 arbres de moins de 268 pas (indice=2). L'indice soutenant le clade des Cyrtacanthacridinae est d'au moins 4 : l'analyse donne 197 909 arbres de moins de 269 pas (indice=3) dont le consensus montre toujours les Cyrtacanthacridinae comme un groupe monophylétique. L'indice de Bremer de 5 pour ce nœud n'a pas pu être confirmé. L'analyse visant à retenir tous les arbres de 270 pas et moins (indice=4) a du être stoppée alors que 470 302 arbres avaient été trouvés. Le consensus de ces arbres présente encore le clade des Cyrtacanthacridinae.

3.3 La pondération successive

Cette analyse a été faite sur la matrice totale sans les taxons *Mabacris guillaumeti* et *Parakinkalidia rothi*. La pondération des caractères se fait en fonction de la valeur de l'indice R.C. minimum pour chaque caractère sur l'ensemble des arbres minimaux trouvés à l'issu de chaque analyse. Une recherche heuristique après pondération est effectuée jusqu'à obtenir au moins deux fois le même résultat (annexe 3.D).

Cette analyse donne deux arbres de 276 pas (I.C. excluant les caractères non-informatifs=0,5489, I.R.=0,7956). Le consensus de ces deux arbres est représenté par la figure 6.

Pour construire cet arbre, les caractères qui ont été pondérés 0 sont : 6, 13, 16, 18, 20, 22, 37, 44 et 46 (c'est à dire les mêmes que ceux qui ont été enlevés précédemment plus les caractères 13 et 22), ceux qui ont fait l'objet d'une pondération de 10 sont : 1, 10, 12, 29, 32, et 34 (tous ces caractères sont issus de morphologie).

Malgré la pondération, le clade ((*Bryophyma, Rhadinacris*) *Schistocerca*) reste inchangé et les genres *Austracris, Willemsea, Valanga, Pachyacris, Nomadacris* et *Patanga* font toujours partie d'un groupe monophylétique. L'intra-groupe est soutenu par 13 changements de caractères dont 4 synapomorphies (en gras) : $\mathbf{1}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$, $\mathbf{9}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$, $\mathbf{15}(\mathbf{1} \Rightarrow \mathbf{0})$, $\mathbf{24}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$, $\mathbf{25}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{5})$, $\mathbf{26}(\mathbf{1} \Rightarrow \mathbf{2})$, $\mathbf{29}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$, $\mathbf{33}(\mathbf{0} \rightarrow \mathbf{2})$, $\mathbf{36}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$, $\mathbf{38}(\mathbf{1} \Rightarrow \mathbf{2})$, $\mathbf{39}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{1})$, $\mathbf{47}(\mathbf{0} \Rightarrow \mathbf{2})$. Seuls les caractères 1, 24, 25 et 29 avec les même transformations sont partagés avec le consensus non-pondéré. Les caractères 1, 24 et 29 sont des synapomorphies que partages les deux arbres.

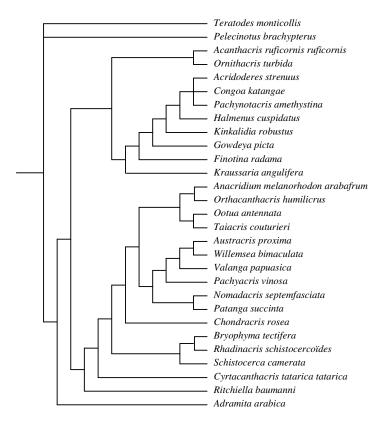


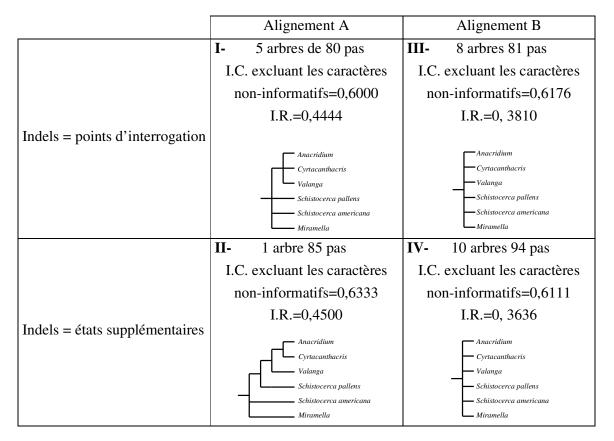
Figure 6 : Arbre de consensus issu d'une l'analyse heuristique avec pondération successive sans les deux taxons : *Mabacris guillaumeti* et *Parakinkalidia rothi* (276 pas, I.C excluant les caractères non-informatifs=0,5489, I.R.=0,7956). Extragroupes : *Teratodes monticollis, Pelecinotus brachypterus*.

3.4 Quelques séquences moléculaires

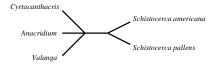
Un fragment de 491 bases de l'ARNr 16S de 5 individus appartenant à plusieurs genres de Cyrtacanthacridinae a été séquencé puis aligné (Alignement A) au Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude à l'Université de Grenoble. Cet alignement s'est fait par l'intermédiaire de deux logiciels qui ont donné pratiquement les mêmes résultats : a) avec le program ABI Prism. Sequence Navigator 1.01 (Perkin-Elmer), options : Align - Clustal et b) avec le logiciel "Multiple sequence alignement with hierarchical clustering", F. Corpet, 1988. Quelques corrections (positions des insertion/délétion) ont été faites à la main, en tenant compte du principe de parcimonie. Une analyse exhaustive est faite sur ces séquences alignées (avec pour extra-groupe *Miramella alpina alpina*) ainsi que sur ces mêmes séquences mais alignées différemment en appliquant la méthode de Barriel, 1994 (Alignement B).

	Aligneme	ent A	Aligneme	ent B		
	2	3	4	2	3	4
	89012345	6789012345	5678901	89012345	56789012345	5678901
Anacridium melanorhodon arabafrum	CTGAGCGA	ATATTTTA	-AAGAGC	CTGAGCG	ATATTTT	AAAGAGC
Cyrtacanthacris aeruginosa flavescens	CTGAGCGA	ATTTTTTTTC	GAAGAGC	CTGAGCG	ATTTTTTTTT	GAAGAGC
Schistocerca americana	CTGAGC-0	GATTTTTA	AAAGAGC	CTGAGCG	GATTTTT	AAAGAGC
Schistocerca pallens	CTGAGC-A	AGATTTTTA	AAAGAGC	CTGAGCA	GATTTTT	AAAGAGC
Valanga sp	CTGAGT-T	TAATTTTG	SAAGAGC	CTGAGTTT	CAATTTTG	SAAGAGC
Miramella alpina alpina	CTGACA-A	A-AGTTTTA	AAAGAGC	CTGA-CA	AAGTTTT	AAAGAGC

Tableau 1 : Résultats des analyses exhaustives de parcimonie sur des séquences d'ADNr 16S de 5 espèces de Cyrtacanthacridinae appartenant à 4 genres. Extra-groupe : *Miramella alpina alpina*.



Une analyse sans taxon extra-groupe sur l'alignement A donne deux arbres de 37 pas (I.C. excluant les caractères non-informatifs=0,6842, I.R.=0,5000). Le consensus de ces arbres fait 39 pas.



Figure~7:~Consensus~de~deux~arbres~de~37~pas~(I.C.~excluant~les~caractères~non-informatifs=0,6842,~I.R.=0,5000)~d'une~analyse~exhaustive~sans~taxon~extra-groupe~sur~l'alignement~A.

4 Discussion

Analyse phylogénétique

La sous-famille des Cyrtacanthacridinae est un groupe qui possède de nombreux genres. Tous ces genres bien que répartis mondialement sont morphologiquement très homogènes. Une analyse phylogénétique basée sur des caractères de morphologie et des génitalia mâles de tous les genres que possède la collection du Muséum donne 587 hypothèses de relations de parentés. Le consensus de ces hypothèses donne un arbre presque totalement irrésolu (Fig. 4). Seule la monophylie des Cyrtacanthacridinae est clairement montrée par cet arbre. En examinant la matrice (Annexe 2) il est possible de voir que deux des taxons étudiés n'ont pu faire l'objet d'observations pour plusieurs caractères, ce qui se traduit par un grand nombre de point d'interrogations. Lorsque ces taxons sont retirés de l'analyse, celle-ci donne deux arbres qui sont en désaccord sur la position du clade ((Bryophyma, Rhadinacris) Schistocerca) et la position de Finotina et Gowdeya (monophylétique ou non) en groupe frère du clade ((Acanthacris, Kraussaria)(Chondracri, Ritchiella) Cyrtacanthacris) ou du clade (Pachyacris (((Anacridium, Orthacanthacris)(Ootua, Taiacris))(Valanga (Willemsea (Austracris (Nomadacris (Ornithacris, Patanga)))))))). Le consensus de ces hypothèses donne un arbre sur lequel ce désaccord se traduit par une multifurcation (Fig. 5 et

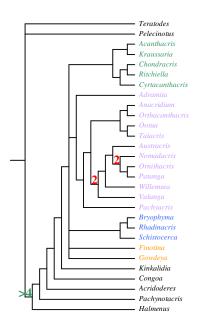


Figure 5bis : Arbre de consensus issu d'une l'analyse heuristique (Arbres ayant servis au consensus : 266 pas, I.C excluant les caractères non-informatifs=0,2782, I.R.=0,4696). Extra-groupes : Teratodes monticollis, Pelecinotus brachypterus. Les chiffres indiquent la valeur des indices de Bremer.

5bis). Les indices I.C. et I.R. des arbres donnant ce consensus sont peu élevés ce qui signifie que les caractères utilisés sont très homoplasiques. Les figures 5 et 5bis montrent néanmoins que l'ensemble des genres de Cyrtacanthacridinae forme un clade, celui-ci est soutenu par 13 transformations de caractères (6 synapomorphies) et par un indice de Bremer au moins égal à quatre. En enlevant les nombreux caractères extrêmement homoplasiques (7 caractères sur 48 avec un I.R. de 0), la topologie de l'arbre de consensus obtenu est exactement la même que précédemment, à l'exception près qu'il est plus court ce qui est normal car des caractères, donc des transformations, ont été retirés de l'analyse. Les valeurs des indices des arbres obtenus ne diffèrent presque pas de celles des arbres précédents (légère augmentation de l'I.C. : $0,2701 \rightarrow 0,2782,$ et légère diminution de 1'I.R.: 0,4751 \rightarrow 0,4696). Dans cette étude, le bruit apporté par les caractères strictement homoplasiques n'influe donc pas sur la topologie, ni sur la valeur des indices I.C. et I.R., mais uniquement sur le nombre de pas de l'arbre. Les indices de Bremer de cette arbre sont faibles ce qui indique que les regroupements de cet arbre ne sont pas très fiables. La position du premier taxon extra-groupe dans la matrice pour l'exécution des analyses n'a pas eu d'effet sur la topologie des arbres obtenus (Barriel et Tassy, 1998).

Les problèmes d'homoplasie

L'importante homoplasie que montre ces arbres vient du fait que ce groupe d'insectes, les Caelifères, présente de nombreuses convergences, notamment écomorphologiques. En effet, différentes espèces graminicoles ou géophiles vont avoir les mêmes formes, les mêmes mécanismes mimétiques (Amédégnato, 1993). Uvarov (1977), définit même des morphes en fonction du mode de vie des groupes (c'est-à-dire de leur milieu de vie et leur substrat alimentaire): terricole, aquaticole, arboricole, herbicole ou encore graminicole. Les adaptations convergentes sont donc très courantes chez les criquets. Ainsi, le brachyptérisme rencontré chez *Halmenus* (4 espèces), genre cantonné aux îles Galapagos, et chez *Congoa* qui n'est représenté que par une seul espèce distribuée ponctuellement en Afrique Centrale et Afrique du Sud, sont très probablement des convergences car tous les autres genres de la sous-famille ont des ailes bien développées. Seul l'arbre sans pondération supporte cette hypothèse (Fig. 8).

L'analyse de pondération successive a été effectuée afin de faire apparaître une topologie d'arbre privilégiant les caractères les moins homoplasiques. Cette analyse donne

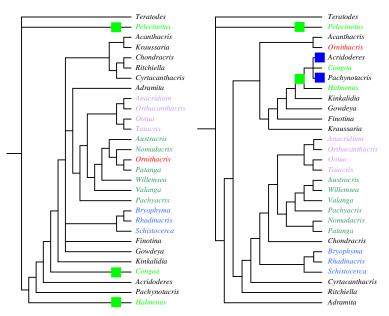


Figure 8 : Arbre de consensus issu d'une l'analyse heuristique sans pondération (Arbres ayant servis au consensus : 266 pas, I.C excluant les caractères non-informatifs= 0,2782, I.R.=0,4696) à gauche, et avec pondération successive (276 pas, I.C excluant les caractères non-informatifs=0,5489, I.R.=0,7956) à droite. Extra-groupes : *Teratodes monticollis, Pelecinotus brachypterus*. Apparition du brachyptérisme. Reversion.

deux arbres dont le consensus bien résolu possède des indices de cohérence et de rétention élevés (I.C. excluant les caractères non-informatifs=0,5489, I.R.=0,7956) (Fig. 6) par rapport à précédemment.

Les arbres trouvés sans pondération puis avec pondérations ne sont pas totalement congruents (Fig. 8) ce qui est normal. Mais Carpenter (1994) indique que Platnick et al. (1991) et Brothers et Carpenter (1993) ont démontré que la pondération successive provoquait des changements dans la topologie et la longueur des arbres (qui décroît par rapport aux arbres issus d'une non-pondération). Ceci n'est pas le cas ici, en effet : les arbres nonpondérés font 266 pas alors que les arbres issus de pondération successive font 276 pas. Cependant certains clades définis sans pondération se retrouvent après pondération successive. C'est le cas du clade ((Bryophyma, Rhadinacris) Schistocerca) ainsi que du clade contenant les regroupements ((Anacridium, Orthacanthacris)(Ootua, Taiacris)) et contenant également Austracris, Willemsea, Valanga, Pachyacris, Nomadacris et Patanga. Pour ce dernier clade, la topologie est modifiée d'un arbre à l'autre. De plus, il contient Ornithacris sur l'arbre non pondéré. En pondération successive Ornithacris est groupe frère de Acanthacris. Pour ce nouvel arbre, la monophylie de l'intra-groupe est également soutenue par 13 transformations de caractères dont 4 synapomorphies. Seules 3 synapomorphies soutenant le clade des Cyrtacanthacridinae sont communes aux deux analyses (1(1), 24(1) et 29(1)).

Une des grandes différences entre les deux arbres proposés se situe au niveau de *Ritchiella* et *Chondracris*. L'arbre non pondéré montre les deux taxons comme groupe frère, alors que l'analyse de pondération successive ne leur donne pas d'ancêtre commun exclusif. Sur ce point, l'analyse non pondérée semble plus appropriée. En effet, les espèces du genre *Ritchiella* étaient, avant la révision de Mungai (1992), attribués au genre *Chondracris*. *Ritchiella* a été séparé de *Chondracris* à cause de ses différences au niveau des génitalia mâles et il s'est avéré que les espèces de *Ritchiella* étaient Afro-tropicales alors que celles du genre de *Chondracris* étaient Orientales (Indes, Indonésie, Chine). De la même manière Steedman (1990) indique que l'une des espèces de *Ornithacris* (*Ornithacris cavroisi*) est morphologiquement semblable à *Nomadacris septemfasciata*, ce qui se retrouve dans cette phylogénie non-pondérée.

Aucun caractère de génitalia n'a fait l'objet de pondération de 10 durant l'analyse de pondération successive. Ceci signifie qu'ils sont homoplasiques. Ils ne font pas non plus partis des synapomorphies supportant le clade des Cyrtacanthacridinae. Ces caractères, bien qu'informatifs, ne sont pas phylogénétiquement plus important que les caractères de morphologie générale.

La répartition géographique

A part Halmenus qui est indigène aux îles Galapagos, Ootua aux les îles Marquises, Schistocerca qui possède une répartition sur tout le continent américain (sauf l'extrême Nord), africain et le pourtour méditerranéen, ainsi que Anacridium, Cyrtacanthacris et Nomadacris qui se répartissent sur l'ensemble du continent africain et « austral-asiatique » (c'est à dire l'Inde, l'Indonésie, la Chine et l'Australie), les autres taxons sont soit africains, soit « australasiatiques ». Le groupe de genre le plus important et le plus conservé de ces reconstructions phylogénétiques comprend des taxons presque exclusivement « austral-asiatiques » : Austracris en Australie, Patanga et Valanga en Indonésie, Chine et Australie, Pachyacris Indes et Chine, Willemsea en Nouvelle-Guinée (Fig. 9). C'est également ce regroupement qui est soutenu par un indice de Bremer de 2 au lieu de 1 pour tous les autres nœuds de l'arbre non-pondérés (excepté le nœud de l'intra-groupe) (Fig. 5 et 5bis). La séparation de ces taxons « austral-asiatiques » par rapport aux autres taxons est l'hypothèse la plus soutenue proposée par ces résultats. Ces taxons auraient une ascendance commune plus récente qu'avec les autres taxons. Il est également intéressant de remarquer que les taxons qui possèdent le plus de pas sur l'arbre non-pondéré sont Rhadinacris et Finotina, respectivement 12 et 10 pas, tous deux endémique à Madagascar. Il ne possèdent cependant que deux changements de

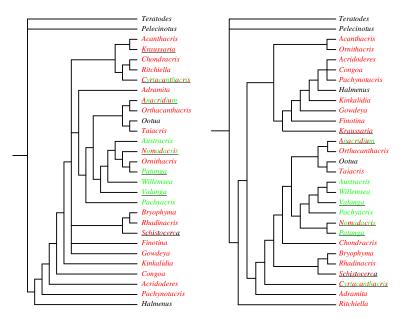


Figure 9 : Arbre de consensus issu d'une l'analyse heuristique sans pondération (Arbres ayant servis au consensus : 266 pas, I.C excluant les caractères non-informatifs= 0,2782, I.R.=0,4696) à gauche, et avec pondération successive (276 pas, I.C excluant les caractères non-informatifs=0,5489, I.R.=0,7956) à droite. Extra-groupes : *Teratodes monticollis, Pelecinotus brachypterus*.

Rouge = Taxons Africains

Vert = Taxons Austral-asiatiques

Noir = Taxons ayant une autre répartition

Les genres soulignés sont grégariaptes et migrateurs

caractères en commun : 13(2) et 17(0). Ceci explique peut-être pourquoi ces taxons font partis de ceux qui posent des problèmes de congruence entre les deux arbres obtenus sans pondérations. Ces taxons font peut-être partis des plus anciens et ils auraient eu plus de temps pour diverger. Ils peuvent aussi avoir rencontré dans cette île des conditions climatiques qui les a obligé à évoluer plus rapidement que les autres. Aucune hypothèse ne peut ici être confortée.

Dispersion des genres de Cyrtacanthacridinae

Les Cyrtacanthacridinae sont de très bon voiliers. Ils sont suffisamment robustes pour pouvoir être transportés par les courants d'altitudes sans dommages et peuvent ainsi migrer sur des milliers de kilomètres. De plus, la répartition de certaines espèces pouvant couvrir plusieurs continents, il est difficile d'imaginer un scénario de dispersion.

Bien que les deux arbres de consensus (avec et sans pondération) ne s'accordent pas sur la position relative des genres, la majorité des taxons basaux de ces deux arbres sont africains (Fig. 9). Le plus vieil ancêtre commun des Cyrtacanthacridinae pourrait donc peut-être avoir été Africain. A partir de cet ancêtre se seraient diversifiés plusieurs groupes : un groupe qui est resté africain, et un autre qui a colonisé des régions plus à l'Est (Indes, Indonésie, Chine, Australie). Cette hypothèse reste cependant très incertaine vu les valeurs faibles des indices des arbres phylogénétiques (I.C.<0,3, I.R.<0,5 et indices de Bremer ≤4).

Comment se répartissent les genres avec des espèces grégariaptes et migratrices?

Pour l'arbre non pondéré (Fig. 5 et 9) les taxons grégariaptes et migrateurs (Anacridium, Cyrtacanthacris, Kraussaria, Nomadacris, Patanga, Schistocerca et Valanga) se répartissent avec un ou deux représentants par clade. Ceci n'est pas le cas dans l'analyse pondérée (Fig. 6 et 9) où ils ne présentent pas une distribution particulière. Les espèces grégariaptes ne deviennent grégaires et n'entreprennent des migrations que lorsqu'elles sont confrontées à des conditions écologiques et climatiques très particulières. Le fait que la sousfamille des Cyrtacanthacridinae soit représentée par de nombreuses espèces ayant des phases grégaires réparties dans chaque clade pourrait indiquer que l'ancêtre commun de ces Cyrtacanthacridinae possédait cette capacité. Il ne serait pas impensable que, pour certaines espèces de Cyrtacanthacridinae encore non-grégariaptes, de nouvelles conditions déclenchent leur grégarisation. Cette hypothèse reste cependant à confronter à celle de l'apparition convergente de la grégariaptitude qui ne peut être écartée à cause de la faible robustesse des arbres.

Il est intéressant de remarquer que les taxons qui possèdent une répartitions géographique sur plusieurs continents (*Anacridium, Nomadacris* et *Schistocerca*) sont ceux

qui ont des espèces à phases grégaires et très migratrices. Ces migrations permettent donc bien la conquête de nouveaux milieux.

Phylogénie moléculaire

Les séquences obtenues et alignées par Marquier (données non-publiées), ont permis la construction de 5 arbres de 80 pas lorsque les indels sont traités comme des points d'interrogation, et d'un arbre de 85 pas avec des indices I.C. et I.R. plus important (Tableau 1) lorsqu'ils sont traités comme des états supplémentaires. Cet alignement A possède 62 caractères variables et seulement 14 caractères informatifs, ce qui est peu sur les 491 nucléotides qui constituent ces séquences. Pour l'analyse I, le nombre de transversions est de 43 contre 41 transitions, il n'y as pas de biais dans le rapport transitions/transversions.

En effectuant les mêmes analyses sur un alignement différent (Alignement B selon la méthode de Barriel, 1994), les arbres obtenus sont plus nombreux, plus long et leurs indices sont légèrement moins important. Les consensus des arbres de ces dernières analyses sont irrésolus.

Les analyses ne se font qu'avec un extra-groupe donc il n'est pas possible de tester la monophylie des quatre genres de Cyrtacanthacridinae. Malgré cela, l'observation des séquences (Annexe 4) permet de remarquer la grande conservations de celles-ci pour les taxons de l'intra-groupe par rapport à *Miramela*. Si la variabilité n'augmente pas lorsque les analyses se font sur plus de taxons il sera donc peut-être nécessaire de trouver des marqueurs plus variables.

Une analyse sans taxon extra-groupe montre que les deux espèces de *Schistocerca* forment un clade. Ils partagent 7 changements de caractères et possèdent chacun des autapomorphies : 7 pour *Schistocerca americana* et 2 pour *Schistocerca pallens*.

Ces analyses de séquences, bien que peu informatives sur les relations de parentés de la sous-famille des Cyrtacanthacridinae, laissent suggérer un futur prometteur de ce type de données pour ces taxons.

Conclusion et Perspectives

Cette étude se représente comme étant la première approche de la phylogénie de la sous-famille des Cyrtacanthacridinae. Elle propose que les Cyrtacanthacridinae sont issues d'un ancêtre africain, possédant des capacités de grégarisme et de migration qui ont permis à ses descendants de coloniser la plupart des continents. Ce travail a cependant plusieurs limites. La première est la durée de l'étude, en effet, il n'est pas possible dans le temps imparti d'avoir une bonne connaissance d'un groupe si vaste. Effectuer une étude sur un plus grand nombre de caractères, notamment de morphologie générale comme les pièces buccales

ou les structures alaires, permettrait certainement d'obtenir un résultat plus fiable. Une étude plus poussée de certains caractères, comme par exemple le mode de développement de la plaque sous-génitale, serait également un facteur permettant d'améliorer les résultats (essayer de trouver des indications sur l'embryologie et le développement des derniers articles abdominaux dans les travaux du début du XXème siècle, ou faire l'élevage des espèces possédant des états de caractères différents). De plus, seuls les taxons d'importance économique (les ravageurs) ont fait l'objet d'études poussées de biologie, d'écologie ou de répartition. Pour les autres taxons, la bibliographie est réduite à la description de quelques caractères des individus découverts et de l'indication de quelques localités. Ceci pose des problèmes pour corroborer des caractéristiques géographiques ou écologiques avec les phylogénies obtenues.

Une seconde limite est celle de l'échantillonnage utilisé pour l'étude. Cette sous-famille comprend d'un peu plus de 30 genres, et seuls 29 taxons plus 2 extra-groupes ont été utilisés pour cette phylogénie. Pour être encore plus rigoureux, ce type d'étude devrait intégrer plusieurs espèces d'un même genre. Cela permettrait de vérifier la monophylie des genres et pourrait donner des solutions aux problèmes de taxonomie. Les études phylogénétiques de cette sous-famille ne seront que plus fiables si elles sont faites avec plus de caractères et plus de taxons.

Il existe peu d'études moléculaires sur les criquets en général. Bachmann et al (1994), Flook et Rowell (1997a et b, 1998), Flook et al (1999, 2000), Chapco et al (1997, 1999) ou encore Clemente et al (2000) ont travaillé sur des reconstitutions phylogénétiques au niveau familial, sous-familial, spécifique ou sur des études de génétique des populations. Pour la sous-famille des Cyrtacanthacridinae, seul *Schistocerca gregaria* a fait l'objet de séquençage d'ADN. La poursuite de ce travail qui sera une phylogénie moléculaire sur les espèces sud-américaines du genre *Schistocerca*, ainsi que les études moléculaires actuelles (Marquier, en cours), laissent envisager que les relations de parentés des Cyrtacanthacridinae devraient être bientôt mieux connues.

Bibliographie

- AMEDEGNATO, C., 1976. Structure et évolution des génitalia chez les Acrididae et familles apparentées. Acrida. 5 : 1-16.
- AMÉDÉGNATO, C., 1993. African-American relationships in the Acridians (Insecta, Orthoptera) in WILMA, G. & LAVACAT, R. *The Africa-South America Connection*. Clarendon Press. Oxford.
- AMÉDÉGNATO, C., RUIZ-BALIU, A. & CARBONELL, C.S., 1995. Acridiofauna cubana (Orthopthera): sinopsis de su taxonomia y origen. Revista Brasileira de Entomologia. 3:683-708.
- BACHAMANN, L., VENANZETTI, V. & SBORDONI, V., 1994. Characterization of a Species-Specific Satellite DNA Family of *Dolichopoda schiavazzii* (Orthoptera, Rhaphidophoridae) Cave Crickets. Journal of Molecular Evolution. 39: 274-281.
- BARRIEL, V., 1994. Phylogénies moléculaires et insertion-délétions de nucléotides. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie. 317 : 693-701.
- BARRIEL, V. & TASSY, P., 1998. Rooting with Multiple Outgroups: Consensus Versus Parsimony. Cladistics. 14: 193-200.
- BITSCH, J. & MATSUDA, R., 1979. Insectes, Thorax, Abdomen. Dans GRASSE, P.P. *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*. VIII (2). p 600.
- Bremer, K., 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperme phylogenetic reconstruction. Evolution. 42(2): 795-803.
- BREMER, K., 1994. Branch support and stability. Cladistics. 10: 295-304.
- BROTHERS, D.J. & CARPENTER, J.M., 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrisidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). Journal of hynenoptera Research. 2: 227-304.
- CARPENTER, J.M., 1994. Successive weighting, reliability and evidence. Cladistics. 10: 215-220.
- CHAPCO, W., MARTEL, R.K.B. & KUPERUS, W.R., 1997. Molecular Phylogeny of North American Band-Winged Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). Annals of the Entomological Society of America. Vol 90, No 5: 555-562.
- CHAPCO, W., KUPERUS, W.R. & LITZENBERGER, G., 1999. Molecular Phylogeny of Melanopline Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): The genus *Melanoplus*. Annals of the Entomological Society of America. Vol 92, No 5.: 617-623.
- CLEMENTE, M., REMIS, M.I. & VILARDI, J.C., 2000. Mitochondrial DNA Variation in the South America Grasshopper *Dichroplus elongatus* (Orthoptera: Acrididae). Annals of the Entomological Society of America. Vol 93, No 3: 653662.
- CORPET, F., 1988. Multiple sequence alignement with hierarchical clustering. Nucl. Acids Res., 16 (22): 10881-10890
- DARLU, P. & TASSY, P., 1993. Reconstruction phylogénétique, Concepts et méthodes. Collection Biologie théorique. Masson, Paris. p 245.
- DIRSH, V. M., 1956. The Phallic complex in Acridoidea (Orthopera) in relation to taxonomy. Transact of the Royal entomological Society of London. Vol 7, Part 7: 223-356.
- DIRSH, V. M., 1965. The African Genera of Acridoidea . Cambridge University Press. p 557.
- DIRSH, V. M., 1966. *Acridoidea of Angola (I)*. Companhia de Diamantes de Angola, Serviços culturais. Lisboa. p 321.
- DURANTON, J.-F., LAUNOIS, M., LAUNOIS-LUONG, M.-H. & LECOQ, M., 1982. *Manuel de prospection acridienne en zone tropicale sèche. Tome 1 : De la théorie...* . Groupement d'Etudes et de Recherches pour le Développement de l'Agronomie Tropicale. p 695.
- EADES, D.C., 2000. Evolutionary relationships of phallic structures of Acridomorpha (Orthoptera). Journal of Orthopera Research. 9: 181-210.

- FARRIS, J.S., 1969. A successive approximations approach to character weighting. Systematic Zoology. 18: 374-385.
- FARRIS, J.S., 1989. The retension index and the rescaled consistency index. Cladistics. 5: 417-419.
- FLOOK, P.K. & ROWELL, C.H.F.; 1997a. The Phylogeny of the Caelifera (Insect, Orthoptera) as Deduced from mtrRNA Gene Sequences. Molecular Phylogenetics & Evolution. Vol 8, No 1: 89-103.
- FLOOK, P.K. & ROWELL, C.H.F.; 1997b. The Effectiveness of Mitochondrial rRNA Gene Sequences for the Recontruction of the Phylogeny of an Insect Order (Orthoptera). Molecular Phylogenetics & Evolution. Vol 8, No 2: 177-192.
- FLOOK, P.K. & ROWELL, C.H.F., 1998. Inferences about orthoperoid phylogeny and molecular evolution from small subunit nuclear ribosomal DNA sequences. Insect Molecular Biology. 7(2): 163-178.
- FLOOK, P.K., KLEE, S. & ROWELL, C.H.F., 1999. Combined Molecular Phylogenetic Analysis of the Orthoptera (Arthropoda, Insecta) and Implications for Their Higher Systematics. Systematic Biology. 48(2): 233-253.
- FLOOK, P.K., KLEE, S. & ROWELL, C.H.F., 2000. Molecular Phylogeny Analysis of the Pneumoroidea (Orthoptera, Caelifera): Molecular Data Resolve Morphological Character Conflicts in the Basal Acridomorpha. Molecular Phylogenetics & Evolution. Vol 15, No 3: 345-354.
- HOLLIS, D., 1975. A review of the subfamily *Oxyinae* (Orthoptera : Acridoidea). Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology. Vol 31, No 6 : 191-234.
- KEVAN, D.K. McE., 1982. Orthopera in "Symopsis and Classification of Living Organisms". (Ed. S.P. Parker), McGraw Hill, New York et al. 2: 352-379.
- KEY, H.L., 1986. A provisional Synonymic List of the Australian Acridoidea (Orthoptera). CSIRO Australia. Division of Entomology Technival Paper. 24: 1-47.
- KEY, H.L. & JAGO, N.D., 1986. *Nomadacris* Uvarov, 1923 (Insecta, Orthoptera): Proposed conservation by setting aside the first reviser action of Jago, 1981. Z.N.(S.)2525. Bulletin of zoological Nomenclature. 43:102-104.
- KLUGE, A.G. & FARRIS, J.M., 1969. Quantative phyletic and the evolution of anurans. Systematic Zoology. 18: 1-32.
- MUNGAI, M. N., 1992. Revision of the Old World grasshopper genus *Chondracris* Uvarov 1923 (Orthoptera Acrididae Cyrtacanthacridinae), with description of a new genus. Tropical Zoolgy. 5: 255-277.
- OTTE, D., 1995a. *Orthoptera species file 4*. The Orthopterist's Society and The Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Philadelphia.
- OTTE, D., 1995b. *Orthoptera species file 5*. The Orthopterist's Society and The Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Philadelphia. p 630.
- PLATNICK, N.I., CODDINGTON, J.A., FORESTER, R.R & GRISWOLD, C.E., 1991. Spinneret mophology and the phylogeny of haplogine spiders (Araneae, Araneomorphae). Am. Mus. Novitates. 3016: 1-73.
- SHAROV, A. G., 1968. Translated from Russian 1971. *Phylogeny of the Orthopteroidea*. Academy of U.S.S.R. Transactions of the Intitute of Paleontology. Vol 188. p 249.
- SJÖSTEDT, Y., 1932. Orthopterentypen im naturhistorishen Reichsmuseum zu Stockholm. 2. Acrididae. 24, A(1). p 89, 20 pls.
- STEEDMAN, A., 1990. Locust handbook. (3rd edn) Chatham: Natural Resources Institute, vi. p 204.
- SWOFFORD, D.L., 1998. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimomy (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- UVAROV, B.P., 1923-1924. A Revision of the Old World Cyrtacanthacrini. I, Introduction an key to genera (t. XI). II, Genera Phyxacra to Willemsea (t. XI). III, Genera Valanga to Patanga (t. XII). IV, Genera Austracric to Cyrtacanthacris (t. XIII). V, Genera Cyrtacanthacris to Loiteria (t. XIV). Annals & Magasin of Natural History. Ser 9. p 103.

- UVAROV, B.P., 1977. *Grasshoppers and Locusts. A Handboock of general acridology, Vol.* 2. Centre for overseas pest research. London. p 613.
- WILEY, E.O., SIEGEL-CAUSEY, D., BROOKS, D.R. & FUNK, V.A., 1991. *The compleat cladist, A Primer of phylogenetic procedures*. The university of Kansas, Museum of Natural History. Special publication No 19. p 158.
- WILLEMSE, D., 1923. Locustidae (Acrididae a. a.) et Phasgonuridae (Locustidae a. a.) de la Nouvelle Calédonie et des Iles Loyalty. Sarasin & Roux, Nova Calenolula, A Zoology. III: 109-112.
- WILLEMSE, D., 1926. *Contribution à la faune des orthoptères des Nouvelles-Hébrides*. Transaction of the Entomological Society of London 1926. p 527.

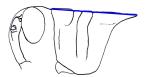
Annexes

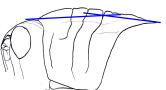
Annexe1 : Liste des caractères

- 1. Angles des marges internes des lobes mésosternaux :
 - 0. obtus ou arrondis
 - 1. droits ou aigus
- 2. Longueur du processus prosternal :
 - 0. moyenne
 - correspond approximativement à la hauteur des coxa de la paire de pattes antérieure
 - 1. long
 - correspond à environ deux fois la hauteur des coxa de la paire de pattes antérieure
- 3. Forme du processus prosternal :
 - 0. non coudé
 - droit ou incliné
 - 1. coudé
- 4. Aplatissement latéral du processus prosternal :
 - 0. non
 - 1. oui
- 5. Apex du processus prosternal :
 - 0. arrondi
 - 1. pointu
- 6. Côte frontale touche le clypeus :
 - 0. oui
 - 1. non
- 7. Carènes de la côte frontale divergent vraiment en allant vers le clypeus :
 - 0. non
 - 1. oui
- 8. Surface entre les carènes de la côte frontale au niveau du clypeus :
 - 0. déprimée
 - 1. plane
- 9. Importante dilatation de la carène frontale au-dessus de l'ocelle médian :
 - 0. non
 - 1. oui
- 10. Etat des carènes de la côte frontale en allant vers le clypeus :
 - 0. constantes
 - 1. s'effaçant
- 11. Courbure du pronotum :

se définit par l'angle entre les droites passant par le "fond" du sillon séparant la prozone de la métazone et les bords antérieur et postérieur du pronotum.

- 0. plat
- 1. convexe
- 2. concave







12. Rapport entre la hauteur (clypeus-vertex) et la largeur (au niveau des joues entre le bas des yeux et le clypeus) de la face :

- 0. plus haut que large
- 1. aussi haut que large

13. Longueur de la métazone par rapport à la prozone :

- 0. moins longue
- 1. égale
- 2. plus longue

14. Forme de la section du pronotum :

- arrondie
- 1. tectiforme

15. Œil:

0. moyen

espace interoculaire supérieur à la moitié du diamètre horizontal de l'œil et inférieur ou égal à ce même diamètre

1. peti

espace interoculaire supérieur au diamètre horizontal de l'æil

2. proéminent

espace interoculaire inférieur ou égal à la moitié du diamètre horizontal de l'æil



16. Longueur des élytres :

- 0. dépassent l'abdomen
- 1. sont de même longueur que l'abdomen
- 2. sont bien plus court que l'abdomen (brachyptère)

17. Nervure cubitale antérieure capte la nervure médiane postérieure et forme une cellule discoïdale :

- 0. oui
- 1. non

18. Forme de l'apex des élytres :

- 0. arrondi
- 1. anguleux, tronquer obliquement

19. Elytres s'amincissant vers l'apex :

- 0. non
- 1. oui

20. Veines transversales des élytres :

- 0. perpendiculaires aux nervures principales
- 1. inclinées par rapport aux nervures principales

21. Nombre d'épines internes sur les tibia postérieurs :

- 0. 9 ou 10
- 1. 11 ou 12





22. Nombre d'épines externes sur les tibia postérieurs :

- 0. de 7 à 9
- 1. moins de 7
- 2. plus de 9

23. Pilosité des tibia postérieurs :

- 0. nulle ou très faible
- 1. moyenne
- 2. forte

24. Epaisseur de l'étranglement terminal du fémur postérieur (vue de dessus) par rapport à la distance entre la carène supero-externe et la carène médiane supérieure :

- 0. moins large
- 1. aussi large
- 2. plus large

25. Forme de la plaque sous-génitale mâle : (Figure 3)

- 0. conique courte remontante, légèrement ouverte
- 1. presque trilobée, ouverte
- 2. trilobée
- 3. conique avec des expansions latérales en forme de lames, ouverte
- 4. conique avec le dessus plat, pas ouverte
- 5. conique, ouverte jusqu'au bout
- 6. très conique, complètement fermée (en forme d'épée)
- 7. bilobée (pas totalement fusionnée au bout), ouverte

26. Longueur du 10ème sternite abdominal par rapport au 9ème :

- 0. moins long
- 1. égal
- 2. plus long

entre une fois et une fois et demi plus long

3. beaucoup plus long

au moins une fois et demi plus long

27. Lobe de la plaque sous-génitale femelle :

- 0. sans lobes
- 1. lobée latéralement

28. Echancrures de la plaque sous-génitale femelle allant vers le guide œuf :

- 0. non
- 1. oui

29. Forme de la plaque sus-anale mâle :

- 0. triangulaire
- 1. présente des angles latéralement et un lobe médian (Figure 3)

30. Longueur de la plaque sus-anale mâle par rapport à sa largeur : (Figure 3)

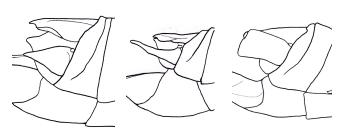
- 0. plus longue que large
- 1. aussi longue que large
- 2. moins longue que large

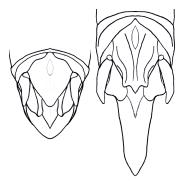
31. Présence d'une furcula au niveau de la plaque sus-anale mâle :

- 0. oui
- 1. non

32. Forme du cerque mâle :

- 0. triangulaire
- 1. rectangulaire
- 2. allongé et pointu





33. Longueur du cerque mâle :

0. court

le cerque est considéré comme court lorsque sa longueur ne dépasse pas deux fois la hauteur de sa base

1. long

le cerque est considéré comme long lorsque sa longueur dépasse deux fois la hauteur de sa base

34. Etranglement du cerque mâle dès sa base :

- 0. non
- 1. oui

35. Section du cerque mâle : (Figure 3)

- 0. ronde
- 1. ovale
- 2. plate

36. Courbure du cerque mâle :

- 0. nulle
- 1. vers l'intérieur
- 2. vers le haut puis vers l'intérieur

37. Dentition du cerque mâle :

- 0. non
- 1. oui

38. Longueur de l'édéage dépassant du cingulum :

- 0. court
- 1. moyen
- 2. long

39. Largeur de l'édéage :

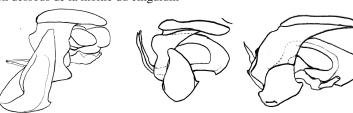
- 0. large
- 1. fin

40. Epaisseur de la zone de l'articulation entre le sclérite latéro-ventral et le cingulum :

- 0. fine
- 1. large

41. Position de l'articulation du sclérite latéro-ventral de profil par rapport au cingulum :

- 0. au-dessus de la moitié du cingulum
- 1. à la moitié du cingulum
- 2. en dessous de la moitié du cingulum

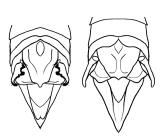


42. Apodème antéro-latéral des sclérites latéro-ventraux :

- 0. absent
- 1. peu développé
- 2. développé

43. Hauteur par rapport à la largeur du sclérite latéro-ventral vue de profil :

- 0. plus haut que large
- 1. aussi haut que large



2. moins haut que large

44. Digitation postérieure et médiane des sclérites latéraux-ventraux :

- 0. absente
- 1. faible
- 2. forte

45. Renflements latéro-postérieurs des sclérites latéraux-ventraux :

- 0. non développés
- 1. peu développés
- 2. très développés

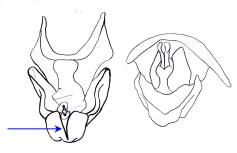






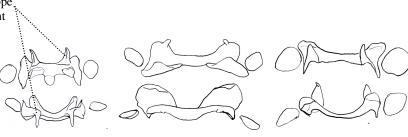
46. Séparation postérieure des sclérites latéraux-ventraux :

- 0. oui
- 1. non



47. Ancorae de l'épiphalle :

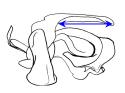
- 0. bien développé
- 1. bourgeonnant
- 2. absent

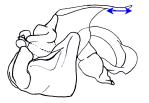


48. Apodèmes du cingulum :

- 0. très développés
 - la longueur où ils sont bien individualisés est plus importante que celle où ils sont soudés aux ramis du cingulum
- 1. peu développés

la longueur où ils sont bien individualisés est égale ou moins importante que celle où ils sont soudés aux ramis du cingulum





Annexe2 : Matrice de caractères de morphologie et des génitalia mâles

	1	2	3	4 5	5 6	7	8	9	10	11	12	13	14	1.5	5 1	6 1	7 1	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32 3	3 34	1 35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
Teratodes monticollis	0	0	0	1 1	0	0	0	1	0	1	0	2	1	1	(1	1	0	0	-	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0 (0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0
Pelecinotus brachypterus	0	0	0	0 1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	2		- [-	-	-	1	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0 () 0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0
Acanthacris ruficornis ruficornis	1	1	1	0 1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0) ()	0	0	0	0	1	0	1	1	3	0	0	1	2	0	0 -	0	2	1	0	2	1	0	0	2	0	0	2	1	2	1
Acridoderes strenuus	1	0	0	0 1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	2)	1	1	0	1	0	0	0	1	3	2	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	2	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0
Adramita arabica	1	0	0	1 1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0		1	1	0	0	0	0	0	1	1	5	2	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	2	1
Anacridium melanorhodon arabafrum	1	0	0	1 1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	2	. ())	0	0	0	1	0	0	2	2	2	1	0	1	0	0	2	1	1	1	0	1	1	1	0	2	0	0	2	1	2	1
Austracris proxima	1	1	1	0 1	0	0	1	0	0	0	1	2	0	2	. ()	1	0	0	0	1	0	0	1	6	3	0	0	1	0	1	2	1	2	2	0	0	0	0	2	1	2	1	0	1	1	1
Bryophyma tectifera	1	0	0	0 (0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	. ()	1	0	1	0	1	0	1	2	3	2	0	1	1	0	0	0 (0	2	1	1	2	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0
Chondracris rosea	1	1	1	0 1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	() ()	0	0	0	1	2	1	1	4	2	1	1	1	0	1	0 () 1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1
Congoa katangae	1	1	1	0 1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	2	:	-	-	-	-	0	0	1	1	5	2	0	0	1	2	0	0 -	0	2	1	0	2	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0
Cyrtacanthacris tatarica tatarica	1	1	1	0 1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	() ()	0	0	0	0	0	0	1	4	2	0	0	1	0	0	0 (0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	2	1
Finotina radama	1	1	1	0 1	0	0	1	0	1	1	1	2	1	0	() ()	0	0	0	0	0	0	1	5	2	0	1	1	0	1	0 (0	2	0	0	2	1	1	1	0	0	0	2	1	1	1
Gowdeya picta	1	0	0	1 1	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0	() [1	0	0	0	1	0	0	1	5	2	0	1	1	1	0	0 -	0	2	0	0	2	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1
Halmenus cuspidatus	1	0	0	0 1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	2	: [-	-	-	-	0	0	1	1	7	0	0	0	1	2	0	0 (0	2	0	0	0	1	0	2	0	2	0	0	1	1	0
Kinkalidia robusta	1	0	0	0 1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	(1	0	0	0	0	0	1	1	5	1	0	0	1	2	1	0 -	0	1	1	0	1	1	1	?	2	0	0	1	1	1	1
Kraussaria angulifera	1	1	1	1 1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0)	0	0	0	0	1	0	1	2	2	1	1	1	0	0	0 -	0	2	1	0	2	1	0	0	2	0	0	2	1	1	1
Mabacris guillaumeti	1	0	0	1 1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	()	1	0	0	0	1	0	1	2	1	2	?	?	1	0	1	2	1	2	1	0	2	0	?	?	?	?	?	?	?	2	1
Nomadacris septemfasciata	1	1	0	1 1	0) 1	0	0	0	?:	1	1	0	0	()	1	0	0	0	1	0	0	1	6	3	0	0	1	0	1	2	1	1	2	0	1	0	1	1	1	2	1	1	1	2	0
Ootua antennata	1	0	0	1 1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	1	•	1	0	0	1	1	0	0	2	0	2	?	?	1	0	1	2	1	1	2	0	2	0	0	1	1	2	0	0	1	2	1
Ornithacris turbida	1	1	1	0 1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	()	1	0	0	0	1	0	0	1	5	3	0	1	1	0	1	0 (0	2	1	0	0	0	0	1	1	1	0	2	0	2	1
Orthacanthacris humilicrus	1	0	0	1 (0	0	0	1	0	1	1	1	1	2		,	1	0	1	0	1	2	2	2	3	1	1	0	1	0	1	2	1	1	2	0	2	0	0	1	0	1	2	0	1	2	1
Pachyacris vinosa	1	0	0	0 1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	2	() ()	1	0	1	1	0	0	1	5	1	0	0	1	0	1	2	1	2	1	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1
Pachynotacris amethystina	1	0	0	0 1	1	0	1	1	1	2	1	1	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	5	2	0	0	1	2	1	0 -	0	2	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Parakinkalidia rothi	1	0	0	0 1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	1	•	1	0	0	0	0	0	0	1	5	1	?	?	1	0	0	0 -	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1
Patanga succinta	1	0	0	0 1	0	1	1	0	0	2	1	2	0	0	() [1	0	0	0	1	0	0	1	6	3	0	1	1	0	1	2	1	2	1	0	0	1	0	1	2	0	0	0	1	2	1
Rhadinacris schistcercoïdes	1	0	0	1 (0	0	0	0	0	2	1	2	0	2) ()	0	1	0	1	0	0	2	4	3	0	0	1	0	0	0 (0	2	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1
Ritchiella baumanni	1	1	0	0 1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	() ()	0	0	0	0	0	1	1	4	2	0	1	1	0	0	0 (0	2	1	0	2	1	1	0	0	0	0	2	0	2	1
Schistocerca camerata	1	0	0	0 (0) 1	0	0	0	0	1	0	1	2	. (1	1	0	0	0	1	0	0	1	7	2	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	2	0	0	1	1	1	1
Taiacris couturieri	1	0	0	1 1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	(1	1	0	0	0	1	2	1	2	4	2	?	?	1	0	1	2 -	1	0	0	0	2	0	0	?	0	0	0	2	1	2	1
Valanga papuasica	1	0	0	0 1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	. (1	1	0	0	0	1	0	0	1	6	2	0	0	1	0	1	2	1	2	2	0	0	0	0	2	2	2	0	0	1	1	1
Willemsea bimaculata	1	0	0	0	0) 1	1	0	0	2	?	0	0	2	. (1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	?	0	?	2	?	2	2	0	1	0	0	2	2	2	2	0	?	1	1

Annexe 3 : Lignes de commandes des analyses pour le logiciel PAUP*4.0beta8 (Swofford, 1998) pour PC

A- Première analyse heuristique sur l'ensemble de la matrice.

begin paup;

[Précision du type d'analyse : maximum de parcimonie]

set criterion=parsimony maxtree=1000;

[Exécution d'une recherche heuristique aléatoire de 100 réplicâts]

hsearch start=stepwise addseq=random nreps=100;

[Définition des taxons extra-groupes]

outgroup 'Teratodes monticollis' 'Pelecinotus brachypterus' /only;

[Définition du type d'enracinement des arbres trouvés]

roottrees outroot=polytomy method=outgroup;

end:

B- Seconde analyse en excluant les taxons qui n'ont pas pu faire l'objet d'observation pour tous leurs caractères.

begin paup;

[Déletion des taxons possédant de nombreux points d'interrogation]

delete 'Mabacris guillaumeti' 'Parakinkalidia rothi';

set criterion=parsimony maxtree=1000;

hsearch start=stepwise addseq=random nreps=100;

outgroup 'Teratodes monticollis' 'Pelecinotus brachypterus' /only;

roottrees outroot=polytomy method=outgroup;

end:

C- Evaluation des Indices de Bremer.

begin paup;

delete 'Mabacris guillaumeti' 'Parakinkalidia rothi';

set criterion=parsimony maxtree=1000;

[Exécution de plusieurs analyses heuristique en gardant tous les arbres faisant au moins une certaine longueur]

hsearch start=stepwise addseq=random nreps=100 keep=266 [puis 267, 268, 269, 270];

outgroup 'Teratodes monticollis' 'Pelecinotus brachypterus' /only;

roottrees outroot=polytomy method=outgroup;

contree / strict=yes semistrict=no treefile=B.tre append=yes;

end;

D- Analyses faite avec pondération successive.

begin paup;

delete 'Mabacris guillaumeti' 'Parakinkalidia rothi';

set criterion=parsimony maxtree=1000;

hsearch start=stepwise addseq=random nreps=100;

outgroup 'Teratodes monticollis' 'Pelecinotus brachypterus' /only;

roottrees outroot=polytomy method=outgroup;

[Pondération des caractères, avec un poids entre 0 et 10, en fonction de la valeur de leur indice R.C. minimale sur l'ensemble des arbres qui viennent d'être trouvés]

reweight index=rc fit=minimum basewt=10 truncate=no minforfit=range;

[Exécution d'une nouvelle recherche heuristique avec les caractères venant d'être pondérés]

hsearch start=stepwise addseq=random nreps=100;

outgroup 'Teratodes monticollis' 'Pelecinotus brachypterus' /only;

roottrees outroot=polytomy method=outgroup;

[Nouvelle pondération des caractères, avec un poids entre 0 et 10, en fonction de la valeur de leur indice R.C. minimale sur l'ensemble des arbres qui viennent d'être trouvés]

reweight index=rc fit=minimum basewt=10 truncate=no minforfit=range;

[Nouvelle recherche heuristique]

hsearch start=stepwise addseq=random nreps=100;

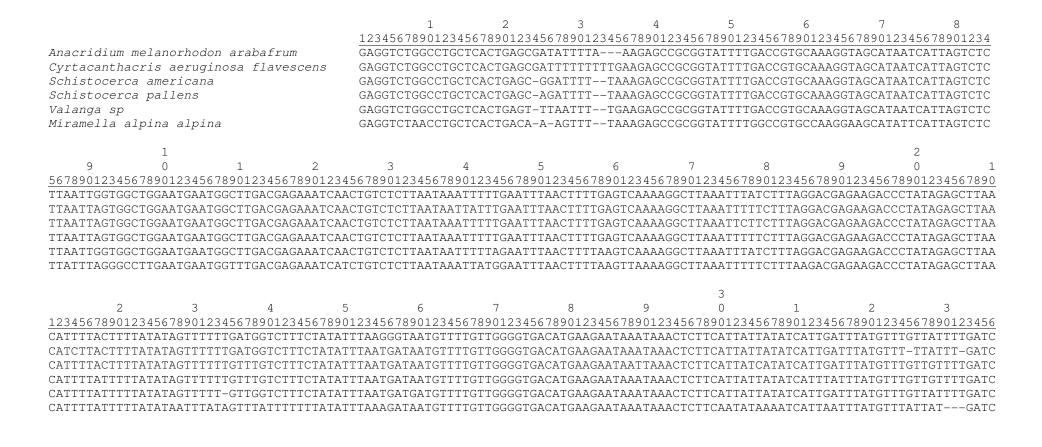
outgroup 'Teratodes monticollis' 'Pelecinotus brachypterus' /only;

roottrees outroot=polytomy method=outgroup;

[Répétition du cycle jusqu'à obtenir au moins deux fois le même résultat]

end;

Annexe 4 : Séquences d'une partie de l'ARNr 16S de quelques Cyrtacanthacridinae



4 5 6 7 8 9 0 1 2 3 3 4 5 7 8 9 0 1 2 3 3 4 5 7 8 9 0 1 2 3 3 4 5 7 8 9 0 1 2 3 4 5 6

7 8 9
34567890123456789012345678901
CCAATGATTAGGTCTGTTCGACCTTTAAA
CCATTAATTAGGTCTGTTCGACCTTTAAA
CCATTAATTAGGTCTGTTCGACCTTTAAA
CCAGTGATTAGGTCTGTTCGACCTTTAAA
CCAGTGATTAGGTCTGTTCGACCTTTAAA
CCAATAATTAGGTCGGT-CGACCTT-AAA