

# Géométrie morphologique des ailes des Acrididae (Orthoptera : Caelifera) : sexe, stridulation, caractère

Daniel PETIT<sup>(1)</sup>, Frédérique PICAUD<sup>(2)</sup> & Lahsen ELGHADRAOUI<sup>(3)</sup>

<sup>(1)</sup> UMR 1061 INRA, Faculté des Sciences et Techniques, 123, av. A. Thomas, 87060 Limoges Cedex, France

<sup>(2)</sup> Société Entomologique du Limousin, Av. Baudin, 87000 Limoges Cedex, France

<sup>(3)</sup> Département de Biologie, Université Sidi Mohamed ben Abdellah, Faculté des Sciences et Techniques de Fès-Saïss, B.P. 2202, Route d'Imouzzer, Fès, Maro

**Summary. Geometric morphometrics of Acrididae wings (Orthoptera, Caelifera): sex, stridulation and character.** Tegmina nervation of west palaeartic Acrididae was studied with two independent methods of morphometrics, in order to address adaptive characters toward stridulation and phylogenetic information. Geometric morphometrics dealt with eight landmarks located in the proximal region of tegmina, including median field. The relative width of every field was submitted to a PCA. It appears that sexual dimorphism for LM characterises the males of species producing a high intensity of stridulation (Gomphocerinae and *Stethophyma grossum*). Relatively to females, the males show wider areas (anterior and posterior subcostal, radial), linked to a distal migration of the split between anterior and posterior radial nervures, leading to a greater resonance surface width. The wide anterior cubital area is a deformation shared by Locustini tribe, and has no apparent adaptive value.

**Résumé.** La nervation des élytres d'Acrididae de la région ouest paléarctique a été étudiée au moyen de 2 méthodes de morphométrie de manière à faire ressortir les caractères adaptatifs relatifs à la stridulation et les marqueurs de phylogénie. Huit Points de Repère (PR) situés dans la région proximale des élytres, incluant le champ médian, ont été considérés pour l'analyse de morphométrie géométrique. L'importance relative des champs a été appréhendée par ACP. Il apparaît que le dimorphisme sexuel des PR caractérise les espèces à stridulation de forte intensité chez le mâle (Gomphocerinae et *Stethophyma grossum*). Les mâles présentent par rapport aux femelles un élargissement des champs sous-costaux antérieur et postérieur, et du champ radial, lié à un déplacement distal de la bifurcation entre les radiales antérieure et postérieure, ce qui entraîne un élargissement de la surface de résonance. L'élargissement du champ cubital antérieur est une déformation propre à la tribu des Locustini et n'a pas de valeur adaptative apparente.

**Keywords:** geometric morphometrics, Generalized Procrustes analysis, tegmina, Acrididae, sexual dimorphism, stridulation, phylogeny.

L'analyse des formes dans les recherches en biologie a pris un nouvel essor depuis une douzaine d'années (revue dans Adams *et al.* 2004) avec le développement de méthodes de morphologie (ou morphométrie) géométrique. La plus répandue fait en particulier référence à des comparaisons de points de repères, ou « landmarks » des anglo-saxons, et les différents objets à comparer sont superposés grâce aux Analyses Procrustes Généralisées (APG). De multiples applications ont été développées, sur des structures planes ou en 3 dimensions. Bien que le dimorphisme sexuel des ailes des insectes ait fait l'objet de nombreux travaux dans le passé (Roff 1986, Roff & Fairbairn 1991), personne à notre connaissance n'a étudié ce problème avec les APG, du moins chez les Orthoptères. Ce travail consiste à caractériser, quantifier et interpréter

le dimorphisme sexuel de la nervation des élytres des Orthoptères Caelifères de la famille des Acrididae. Il s'attache de plus à préciser les variations de la nervation qui constituent des marqueurs taxonomiques.

La prise en compte des caractères de la nervation comme information pertinente pour la phylogénie se heurte à la difficulté de l'existence de modifications convergentes entre taxa. Les convergences peuvent être le fruit du hasard mais relèvent souvent d'une pression de sélection favorisant la fixation de telle modification. Plusieurs cas de figure peuvent se présenter, selon la distribution des états de caractères :

(1) Etats de caractères liés à une fonction précise et présents dans plusieurs sous-familles (polyphylétiques)

(2) Etats de caractères liés à une fonction précise et restreints à un groupe monophylétique

(3) Etats de caractères non reliés à une fonction précise et restreints à un groupe monophylétique

(4) Etats de caractères non reliés à une fonction précise et présents dans plusieurs sous-familles (polyphylétiques)

Email: dpetit@unilim.fr, picaud@eduagri.fr, lahelghadraoui@yahoo.fr

Accepté le 1<sup>er</sup> juin 2005

Les 3 premiers cas sont les plus informatifs. La situation (1) permet d'émettre des hypothèses sur l'assignation d'états de caractères à des adaptations vis-à-vis d'une fonction. C'est à notre sens la meilleure source d'information dans le cadre d'une étude morpho-fonctionnelle. La situation (2) correspond au cas où la différenciation du groupe taxonomique étudié est liée à l'acquisition d'une nouvelle fonction. La situation (3) concerne une série de modifications dont la fonction est méconnue dans le contexte actuel mais qui a pu être sélectionnée dans le passé.

La détermination des Acrididae au niveau des sous-familles ou des tribus fait rarement appel aux caractères de la nervation des élytres (tegmina) dans la mesure où les variations par rapport au modèle de base sont relativement faibles. Le critère le plus utilisé, à savoir la présence d'une nervure intercalée dans le champ médian, pour séparer les Gomphocerinae (absence) des Oedipodinae et Acridinae (présence) n'est pas absolu car il existe des exceptions, rares il est vrai, dans ces trois sous-familles. Naturellement, certaines particularités sont utilisées pour la discrimination au niveau spécifique, voire sub-générique, comme par exemple *Stenobothrus lineatus*, *S. nigromaculatus* ou *Chorthippus scalaris* où les 2 cubitales sont confondues, alors que la plupart des espèces de ces deux genres possèdent ces deux nervures séparées.

Du point de vue fonctionnel, les élytres des Acrididae sont impliqués dans le vol et la stridulation. Pour leur intervention dans l'émission sonore, la nervure radiale de part sa rigidité, assure la fonction de corde vibrante, tandis que la ride de la face interne des fémurs postérieurs (ou les épines apicales des tibias postérieurs chez *Stethophyma grossum*) joue le rôle d'archer. La nervure intercalée serrulée joue, par contre, le rôle d'archer chez la plupart des Oedipodinae (*Epacromius tergestinus* ou *Pseudosphingonotus canariensis* par exemple, dont la nervure intercalée est lisse, font exception), en frottant contre la ride interne lisse de la face interne des fémurs postérieurs (Ragge & Reynolds 1998). Le résonateur est constitué par des champs délimités par les nervures principales, mais leur localisation précise n'est pas bien définie comme chez certains Tettigoniidae et Gryllidae où l'on observe un miroir. En ce qui concerne le rôle locomoteur, ils interviennent surtout en tant que stabilisateurs, les ailes postérieures ayant plus particulièrement un rôle de propulsion (Wootton *et al.* 2000).

Le but de ce travail est de préciser quel est le statut des différentes régions des élytres, parmi les 4 propositions énoncées ci-dessus. On peut prédire que les espèces dont le mâle produit un son intense par rapport aux femelles, grâce à l'intervention des

élytres, auront un dimorphisme sexuel de cet organe plus marqué que chez les espèces dont le son est très peu intense quel que soit le sexe. Théoriquement, la ou les surface(s) de résonance devraient être affectées en premier lieu par ce dimorphisme. En conséquence, les espèces représentatives ont été choisies au sein de sous-familles et de tribus variées pour rendre compte des différentes intensités de production de son : intensité importante dans le cas de *Chorthippus biguttulus* et *Dociopterus maroccanus* (Gomphocerinae), *Stethophyma grossum* (Acridinae), mais faible dans les cas de *Locusta migratoria*, *Oedipoda miniata*, *Aiolopus strepens* (Oedipodinae). Nous avons évidemment exclu les espèces dont le crépitement en vol est dû aux frottements des ailes postérieures entre elles (*Psophus stridulus*, *Chorthippus scalaris*, *Arcyptera fusca*, etc...) et donc chez lesquelles les élytres n'interviennent pas dans la production du son (Bellmann & Luquet 1995).

Il n'existe pas de méthode universelle permettant de rendre compte de la variation des modèles de nervation que l'on peut observer sur les élytres. C'est la raison pour laquelle nous avons privilégié deux techniques indépendantes et complémentaires de morphométrie : (i) la morphométrie géométrique utilisant des points de repères fixes (PR), ou « landmarks » des auteurs anglosaxons, formés par la rencontre ou la séparation de 2 nervures, ou par la rencontre d'une nervure avec un bord externe, et (ii) l'analyse en composantes principales (ACP) basée sur des mesures de longueur. Pour limiter l'impact des contraintes adaptatives liées au vol sur ces 2 méthodes, nous nous sommes focalisés sur la région proximale de l'élytre, c'est-à-dire la région incluant le champ médian (ou discoïdal). En effet, la partie distale de l'élytre est celle qui subit le plus de télescopage en cas de réduction des capacités de vol (ElGhadraoui 2002). Les variations de la nervation liées à l'adaptation au vol seront traitées dans un autre article.

### Matériel et Méthodes

Si la délimitation des Gomphocerinae dans la région considérée ne pose pas de problème, il n'en est pas de même pour ce qui concerne les Acridinae et les Oedipodinae, puisque les différents ouvrages consultés donnent des avis très différents. Par exemple, la tribu des Vichetini définie dans Harz (1975) est éclatée en plusieurs tribus, appartenant soit aux Oedipodinae soit aux Acridinae selon la classification du site Orthoptera Species On Line (<http://osf2x.orthoptera.org/osf2.2/OSF2XFrameset.htm>). C'est la raison pour laquelle nous avons systématiquement détaillé l'appartenance des espèces aux tribus de ces 2 sous-familles, notamment pour les dessins d'enveloppes (tableau 1).

La nomenclature des nervures élytrales suit les propositions de Béthoux & Nel (2001, 2002). Compte tenu que les nervures principales chez les autres ordres d'insectes se divisent en deux veines, l'antérieure saillante et de profil convexe et la postérieure en creux et de profil concave, ces auteurs ont homogénéisé la

**Tableau 1.** Liste des espèces étudiées dans ce travail. La classification reprend celle adoptée dans *Orthoptera Species On Line*. Les codes à 4 lettres désignent les espèces prises en compte dans les graphes des figures 2, 3 et 4. Les espèces étudiées pour le dimorphisme sexuel sont en caractères gras.**Eyprepocnemidinae***Eyprepocnemis plorans* (Charpentier 1825) Eplo*Heteracris littoralis* (Rambur 1838) Hlit**Eremogryllinae***Eremogryllus hammadiae* Krauss 1902 Eham**Gomphocerinae**

## Arcypterini

*Arcyptera fusca* (Pallas 1773) Afus*Ramburiella hispanica* (Rambur 1838) Rhis

## Doclostaurini

***Doclostaurus maroccanus* (Thunberg 1815) Dmar**

## Ochrilidini

*Ochrilidia tibialis* (Fieber 1853) Otib

## Chrysochraontini

*Chrysochraon dispar* (Germar 1835) Cdis

## Scyllini

*Brachycrotaphus tryxalicerus* (Fischer-Waldheim 1853) Btry

## Chorthippini

***Chorthippus biguttulus* (L. 1758) Cbig***Chorthippus vagans* (Eversmann 1848) Cvag*Chorthippus scalaris* (Fischer-Waldheim 1846) Cscs*Chorthippus dorsatus* (Zetterstedt 1821) Cdor*Euchorthippus declivus* (Brisout 1848) Edec

## Gomphocerini

*Omocestus viridulus* (L. 1758) Ovir*Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier 1825) Ohae*Stenobothrus lineatus* (Panzer 1796) Slin*Stenobothrus stigmaticus* (Rambur 1838) Ssti*Myrmeleotettix maculatus* (Thunberg 1815) Mmac*Gomphocerus sibiricus* (L. 1767) Gsib*Gomphocerippus rufus* (L. 1758) Gruf*Gomphoceridius brevipennis* (Brisout 1858) Gbre**Acridinae**

## Acridini

*Acrida hungarica* (Herbst 1786) Ahun*Acrida turrita* L. (1758) Atur

## Truxalini

*Truxalis nasuta* (L. 1758) Tnas

## Calephorini

*Calephorus compressicornis* (Latreille 1804) Ccom

## Parapleurini

*Mecostethus parapleurus* Hagenbach 1822 Mpar***Stethophyma grossum* (L. 1758) Sgro****Oedipodinae**

## Aiolopini

*Paracinema tricolor* Thunberg (1815) *bisignata* (Charpentier 1825) Ptri*Epacromius tergestinus* (Charpentier 1825) Eter***Aiolopus strepens* (Latreille 1804) Astar***Duroniella lucasi* (Bolivar 1881) Dluc*Platypygus platyphgius* (Pantel 1886) Ppla

## Oedipodini

***Oedipoda miniata* (Pallas 1771) Omin***Oedipoda caerulescens* (L. 1758) Ocae*Celes variabilis* (Pallas 1771) Cvar

## Acrotolini

*Acrotylus patruelis* (Herrich-Schaeffer 1838) Apat*Acrotylus insubricus* (Scopoli 1786) Ains

## Bryodemini

*Bryodema tuberculata* (Fabricius 1775) Btub

## Locustini

***Locusta migratoria* (L., 1758) Lmig***Oedaleus decorus* (Germar 1826) Odec*Psophus stridulus* (L. 1758) Pstr*Pyrgodera armata* Fischer-Waldheim 1846 Parm*Scintharista notabilis* (Walker 1870) Snot

## Sphingonotini

*Hyalorhipis schestoperoni* Uvarov 1929 Hsch*Sphingonotus caeruleus* (L. 1767) Scae*Thalpomena algeriana* (Lucas 1849) Talg

## Tropidolophini

*Leptoternis gracilis* (Eversmann 1848) Lgra*Morphacris sulcata* (Saussure 1884) Msul

nomenclature pour la rendre compatible avec celles des ordres voisins des Orthoptères. Ces auteurs ont insisté sur l'inadéquation des termes nervures « médiane postérieure » et « cubitale antérieure 2 » qui ne répondent pas aux critères requis : la « MP » est convexe et la « CuA2 » est concave. En s'appuyant sur l'étude critique d'un matériel fossile abondant depuis le Permien, ils proposent la nomenclature suivante, adaptée aux Caelifères (fig. 1) :

sous-costale SC, divisée en SCA (nommée costale par les auteurs tels que Ragge (1955), Chopard (1951) ou Harz (1975 : p. 77) et SCP (nommée sous-costale par les auteurs)

radiale R, divisée en RA et RP (nommée secteur de la radiale par les auteurs)

médiane M, divisée en MA1 et MA2 (nommée MP par les auteurs) et MP

cubitale Cu, divisée en CuA et CuP1 et CuP2

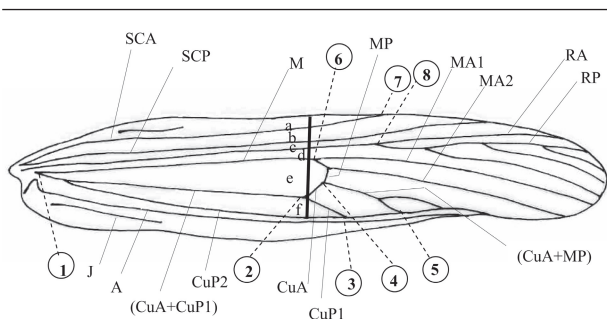
anale A

jugale J (nommée axillaire par les auteurs)

Par ailleurs, il y a des nervures mixtes, provenant de la fusion de 2 nervures : l'ancienne « CuA1 » des auteurs, issue de la fusion de CuA et MP

l'ancienne « CuA » des auteurs, issue de la fusion de CuA et CuP1.

Les points de repère (PR) retenus (fig. 1) sont des points de séparation ou de rencontre de nervures, ou de rencontre



**Figure 1**  
Repères des landmarks et des largeurs de champs sur un élytre de criquet mâle (d'après Béthoux & Nel 2001, 2002, modifié)

Abréviations des nervures : SC = nervure sous-costale; R = nervure radiale; M = nervure médiane; Cu = nervure cubitale; A = nervure anale; J = nervure jugale; A = antérieure; P = postérieure; a = champ costal; b = champ sous-costal antérieur; c = champ sous-costal postérieur; d = champ radial; e = champ médian; f = champ cubital antérieur. Le trait épais indique l'emplacement des mesures de largeurs relatives, entre le bord antérieur et CuP2.

entre une nervure et le bord antérieur : (1) séparation entre M et Cu, (2) séparation entre CuA et CuP1, (3) rencontre entre CuP1 et CuP2, (4) rencontre entre CuA et MP, (5) rencontre entre CuA+MP et CuP2, (6) séparation entre MA1 et MA2, (7) rencontre entre la marge antérieure et SCA, et enfin (8) séparation entre RA et RP. Notons que la bifurcation distale de CuA+MP est parfois absente chez certains individus, ce qui nous a empêché de prendre ce point en considération. Nous n'avons pu inclure certaines espèces qui, comme *Euchorthippus declivus* ou *Gomphocerus sibiricus*, présentent une tendance à la réduction des élytres dans la partie distale, rendant impossible l'identification des PR relativement distaux, comme les PR 5 et 8. Nous avons été confrontés également au problème de la variabilité intraspécifique du modèle de nervation. En effet, il arrive que chez certains individus, la MA2 soit fusionnée avec CuA+MP ou que CuP1 soit absente. Nous avons alors choisi comme représentant de l'espèce l'individu chez qui le modèle fondamental était le plus reconnaissable, de manière à éviter des confusions dans l'assignation des PR.

Les élytres ont été aplatis et montés entre 2 lames de microscope dans du glycérol gélatiné selon Kaiser (produit Merck), puis dessinés à la chambre claire et enfin scannés. Les coordonnées des PR ont été obtenues par lecture du pointeur de la souris dans un logiciel de dessin. Le programme TPSRelW vers. 1.11 (Rohlf 1997) permet de rapporter tous les objets mesurés à la même taille centroïde et de superposer par la méthode des moindres carrés les points homologues par translation et rotation, de manière à calculer le consensus, c'est-à-dire le barycentre de l'ensemble des PR de l'ensemble des échantillons (méthode APG). Les coordonnées de chaque espèce après alignement ont été obtenues grâce au programme TPSSplin vers. 1.15 (Rohlf 1997). Les composantes des flexions relatives (relative warps) sur les 2 premiers axes ont été prises en considération pour comparer les différentes espèces (TPSrelW vers. 1.11 (Rohlf 1997)).

La contribution des différents PR à la variabilité globale a été évaluée en calculant pour chaque PR, la somme des distances euclidiennes de chaque espèce par rapport au consensus, puis en rapportant la somme obtenue pour chaque PR à la somme de l'ensemble pour les 8 PR.

Pour les études de dimorphisme, 10 mâles et 10 femelles de 6 espèces ont été dessinés, appartenant à 2 tribus différentes

pour les Gomphocerinae (*D. maroccanus* et *C. biguttulus*), 3 pour les Oedipodinae (*Aiolopus strepens*, *Oedipoda miniata* et *Locusta migratoria*) et enfin 1 pour les Acridinae (*Stethophyma grossum*). La projection de l'ensemble des individus sur les 2 premiers axes de flexion relative a été obtenue grâce au programme TPSrelW. Pour chaque espèce, le dimorphisme a été quantifié en effectuant une analyse discriminante (A.D.), grâce au logiciel SYSTAT vers. 7.0 (S.P.S.S. 1997), sur les coordonnées des projections de chaque individu sur ces 2 premiers axes.

Pour l'ACP, réalisée avec le logiciel Kyplot vers. 2.0 (Yoshioka 2001), une droite perpendiculaire à l'axe d'allongement de l'élytre a été tracée, passant par le PR 2, c'est-à-dire la séparation de CuA et CuP1, secteur où la largeur de l'élytre est souvent maximale (fig. 1). Les largeurs des différents champs ont été mesurées, puis rapportées en pourcentage par rapport à la largeur totale : (a) champ costal, (b) champ sous-costal antérieur, (c) champ sous-costal postérieur, (d) champ radial, (e) champ médian, (f) champ cubital antérieur. Afin d'éviter la redondance d'une des mesures, un des champs a été retiré de l'analyse, en l'occurrence le radial.

## Résultats

### Morphométrie géométrique

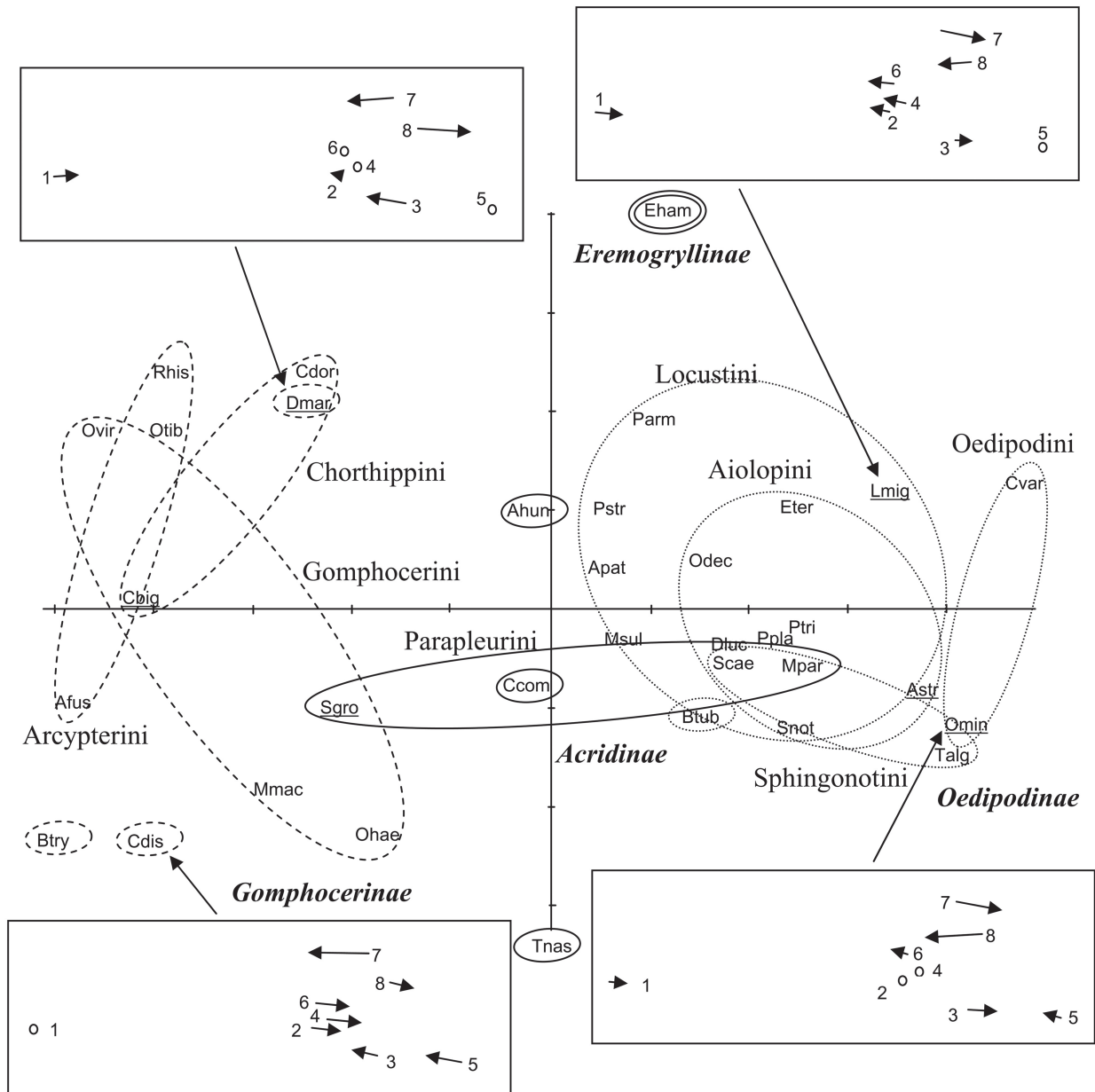
#### 1. Analyse globale des mâles des espèces (36 espèces)

Le graphe d'ordination des flexions relatives (fig. 2) exprime 68,4 % sur le premier axe et 21,52 % sur le deuxième axe. Le PR 7 (rencontre de la sous-costale antérieure avec la marge antérieure de l'élytre) est celui dont la variabilité est la plus forte, avec 26,02 % de la variabilité totale, dans le sens d'un déplacement proximo-distal. Avec 12-13 % de la variabilité totale, les PR 1 (longueur relative du champ médian), 5 (rencontre de CuA+MP avec CuP2) et 8 (divergence entre RA et RP) sont les points sujets ensuite aux plus forts déplacements (tableau 2).

De manière très intéressante, le graphe d'ordination des espèces sépare horizontalement les Gomphocerinae des autres sous-familles. Il y a des mouvements relatifs corrélés positivement entre les PR 7 et 3 et négativement avec le PR 8. Ainsi les Gomphocerinae se caractérisent par un déplacement proximal des PR 7 et 3, qui viennent environ au niveau de la même verticale que l'extrémité du champ médian (PR 2, 4 et 6), ainsi que par un déplacement distal du PR 8, c'est-à-dire que la divergence entre RA et RP est plus distale. Inversement, chez les Oedipodinae (sauf *Psophus stridulus*), les PR 7 et 3 sont au moins aussi distaux

**Tableau 2.** Contribution des différents points de repère (PR) aux flexions relatives pour l'ensemble des mâles.

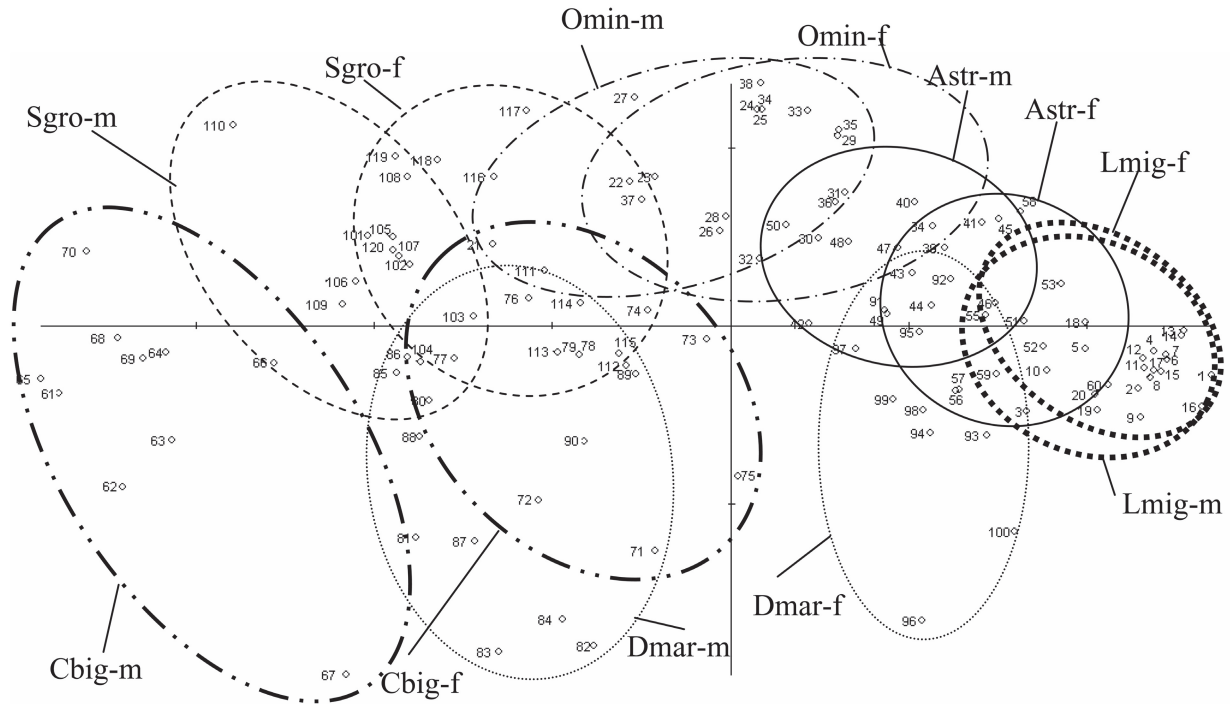
	PR1	PR2	PR3	PR4	PR5	PR6	PR7	PR8
% de variation	12,49	7,86	10,84	7,31	13,36	8,24	<b>26,02</b>	13,89



**Figure 2**  
**Graphe d'ordination des flexions relatives des élytres d'Acrididés mâles**  
 Dans les cartouches, figurent les patterns des PR en mode vecteur. Lignes en tirés : Gomphocerinae; traits pleins : Acridinae; doubles traits : Eremogryllinae; pointillés : Oedipodinae. Seules les tribus représentées par au moins 2 genres sont nommées. Pour les autres, se rapporter au tableau 1 qui contient également les codes des espèces. Espèces soulignées : étudiées pour le dimorphisme sexuel.

que le PR 8. Par ailleurs, le champ médian, délimité distalement par les PR 2, 4 et 6, est plus court chez les Oedipodinae que chez les Gomphocerinae. Concernant les Acridinae, leur position est intermédiaire entre celle des 2 autres sous-familles et il n'y a pas de déformation

caractéristique : dans la tribu des Parapleurini, *S. grossum* se trouve dans le domaine de variation des Gomphocerinae, tandis que *M. parapleurus* est proche des Aiolopini (Oedipodinae). *Truxalis nasuta* présente un allongement exceptionnel du champ médian.



**Figure 3**  
**Dimorphisme sexuel des élytres chez 6 espèces d'Acrididae (graphe d'ordination des flexions relatives)**

Cbig=*Chorthippus biguttulus*; Dmar=*Dociostaurus maroccanus*; Lmig=*Locusta migratoria*; Omin=*Oedipoda miniata*; Astr=*Aiolopus strepens*; Sgro=*Stethophyma grossum*.

Le graphe d'ordination sépare verticalement les espèces selon la longueur relative du champ médian : allongé vers le bas et raccourci vers le haut. *E. hammadae* (Eremogryllinae) est l'espèce dont le champ médian est le plus court, à l'opposé de *T. nasuta*. Cette séparation verticale est sans rapport avec la systématique car des espèces congénériques peuvent être très éloignées, comme dans le cas d'*O. haemorrhoidalis* (vers le bas) et *O. viridulus* (vers le haut). Il en est de même pour des genres voisins, comme *Truxalis nasuta* (vers le bas) et *Acrida hungarica* (vers le haut).

## 2. Dimorphisme sexuel (6 espèces)

Le premier axe (78,2 % de la variance totale) du graphe d'ordination des flexions relatives (fig. 3 et 4) présente dans son pôle gauche des espèces avec une migration proximale du point de rencontre entre SCA avec la marge antérieure, et une migration distale de la bifurcation entre RA et RP et dans son pôle droit des espèces avec un raccourcissement du champ médian. Le deuxième axe (11,9 % de la variance totale) est orienté vers le haut dans le sens d'un rapprochement entre les PR 3 et 5 et vers le bas un éloignement.

Les 2 Gomphocerinae étudiés présentent un fort dimorphisme sexuel dans la mesure où les enveloppes des projections des flexions relatives sur les 2 premiers axes sont nettement séparées. L'origine principale de cette déformation vient de la migration proximale du PR 7 (rencontre de SCA avec la marge antérieure) chez les mâles. En revanche, les aires correspondant à *L. migratoria*, *A. strepens* et *O. miniata* sont largement recouvrantes, attestant que les modèles des mâles et des femelles sont très voisins. *S. grossum* est dans une situation intermédiaire dans la mesure où les aires sont légèrement chevauchantes. Les analyses discriminantes portant sur les coordonnées de chaque individu dans le graphe d'ordination apportent des précisions sur la signficativité des séparations des aires des mâles et des femelles (tableau 3). Le dimorphisme des 2 Gomphocerinae est le plus affirmé (A.D. :  $p < 0,0001$  pour les 2 espèces), suivi par celui de *Stethophyma grossum* (A.D. :  $p = 0,0007$ ). Les Oedipodinae présentent un dimorphisme moins accentué pour *A. strepens* et *O. miniata* (A.D. :  $p = 0,0015$  et  $0,038$  respectivement), voire non significatif pour *L. migratoria* (A.D. :  $p > 0,5$ ).

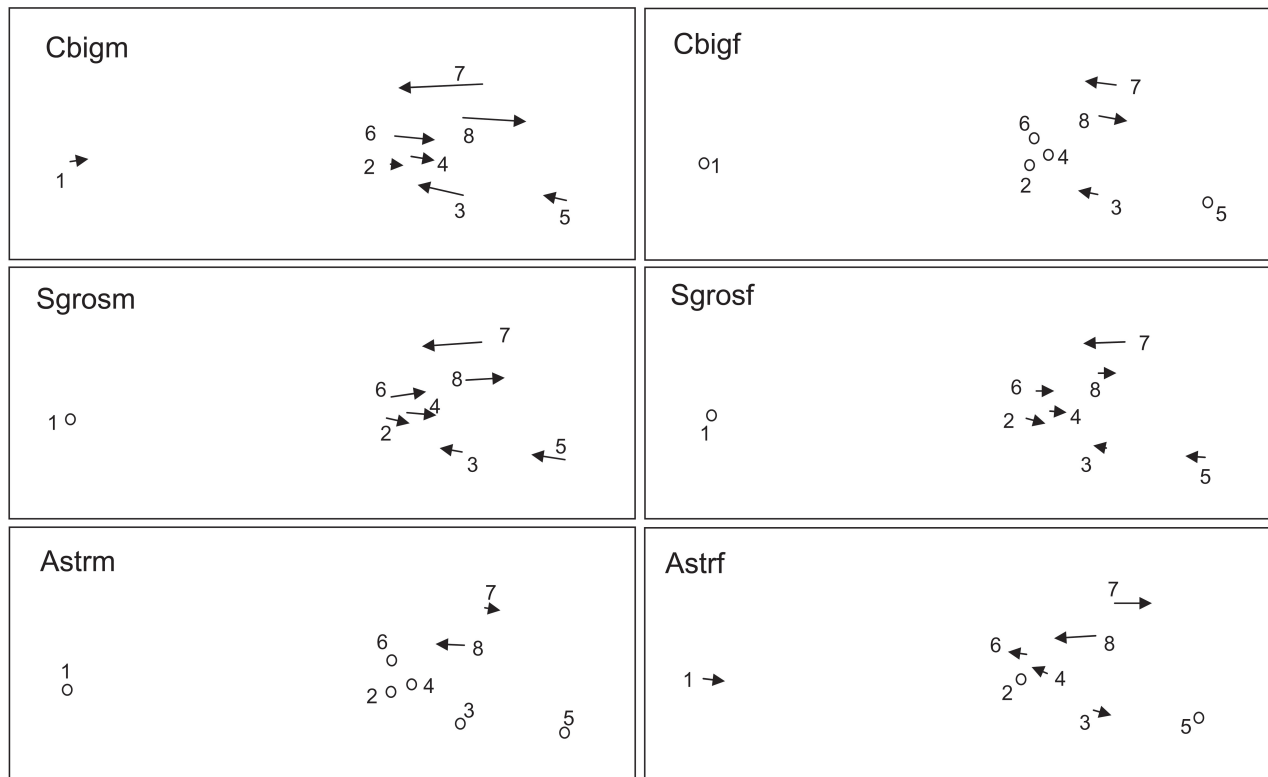


Figure 4

**Patterns des flexions relatives des élytres des 2 sexes**

Cbigm : mâle de *Chorthippus biguttulus*; Cbigf : femelle de *C. biguttulus*; SgrosM : mâle de *Stethophyma grossum*; Sgrof : femelle de *S. grossum*; Astrm : mâle d'*Aiolopus strepens*; Astrf : femelle d'*A. strepens*.

La contribution de chaque PR à la variabilité totale par espèce a été calculée en considérant pour chaque PR la somme des distances euclidiennes de chaque individu par rapport au consensus du PR correspondant (tableau 4). Cette méthode permet de confirmer la plus grande variabilité chez les Gomphocerinae, environ double de celle des autres espèces, traduisant leur dimorphisme sexuel plus accentué. *L. migratoria* est l'espèce la moins dimorphe. Dans tous les cas, le PR 7 est le plus sujet à des déplacements selon le sexe, puis ensuite les PR 5 et 8.

Nous avons calculé les PR consensus des femelles et des mâles pour chaque espèce de manière à appréhender les flexions moyennes des femelles par rapport à celles des mâles, espèce par espèce. Les plaques minces des flexions principales montrent que les femelles de *C. biguttulus* se caractérisent par une opposition de déplacement du PR 7 qui migre distalement, et du PR 8 en sens inverse ; les femelles de *D. maroccanus* montrent une autre combinaison de déplacement : PR 7 distalement et PR 5 en sens inverse.

Pour *A. strepens* et *O. miniata*, on observe les mêmes déplacements relatifs (PR 7 et PR 8) que chez *C. biguttulus*, mais de faible ampleur. *S. grossum* montre les mêmes déplacements (PR 7 et PR 5) que *D. maroccanus* mais également à une plus faible échelle. Aucune tendance ne se dégage chez *L. migratoria*, en raison de sa quasi-absence de dimorphisme.

**Développement relatif des différents champs dans l'ensemble des mâles (46 espèces)**

**Tableau 3.** Analyses discriminantes de la séparation des aires des mâles et des femelles de chaque espèce.

Espèces	Degrés de liberté	F-ratio approché	p
<i>D. maroccanus</i>	2,17	103,4	<0,0001
<i>C. biguttulus</i>	2,17	58,0	<0,0001
<i>S. grossum</i>	2,17	16,4	0,0007
<i>A. strepens</i>	2,17	9,7	0,0015
<i>O. miniata</i>	2,17	4,0	0,0381
<i>L. migratoria</i>	2,17	0,5	>0,5

**Tableau 4.** Contributions relatives de chaque PR aux distances euclidiennes totales par rapport au consensus par espèce.

Espèces	PR1	PR2	PR3	PR4	PR5	PR6	PR7	PR8	total des distances
<i>D. maroccanus</i>	12,706	4,5692	5,8411	6,0179	20,37	5,2489	35,95	9,2961	<b>9,5105</b>
<i>C. biguttulus</i>	11,741	4,9854	5,7367	6,8697	11,709	9,5838	37,243	12,132	<b>9,4775</b>
<i>S. grossum</i>	8,0609	9,9503	9,4842	10,561	17,676	11,914	20,567	11,783	<b>4,9709</b>
<i>O. miniata</i>	8,047	9,3525	12,78	8,0988	13,803	8,3362	25,402	14,186	<b>4,3453</b>
<i>A. strepens</i>	9,0384	6,4003	13,026	6,1049	17,091	9,1695	20,967	18,214	<b>4,2094</b>
<i>L. migratoria</i>	9,9261	10,289	13,166	8,388	14,519	7,1182	20,199	16,403	<b>2,9643</b>

L'ensemble des mesures des largeurs de champ, rapportées en pourcentages, a été traité dans un premier temps par une analyse de corrélation. La largeur du champ b (tableau 5) est corrélée positivement avec celles du champ c ( $p < 0,01$ ) et du champ d ( $p < 0,05$ ) pour l'ensemble des 46 espèces prises en considération. Cependant, plusieurs largeurs de champ s'opposent de manière significative. Ainsi, les champs b, c et d s'élargissent au détriment des champs a ( $p < 0,001$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,01$  respectivement) et e ( $p < 0,01$ ,  $p < 0,001$  et  $p < 0,001$  respectivement). Le champ f quant à lui, est corrélé négativement avec le champ b (sous-costal antérieur) ( $p < 0,001$ ).

Afin d'éviter la redondance des caractères puisque la totalité des largeurs de champs représente 100%, nous avons effectué une ACP en retirant la variable d (largeur du champ radial), extrêmement corrélée à b et c. Le résultat illustré dans la fig. 5 oppose nettement les Gomphocerinae qui se caractérisent par des valeurs élevées des largeurs de champ b et c, dans la partie droite, des autres sous-familles dans la partie gauche. On peut remarquer que 2 espèces de Gomphocerinae (*S. stigmaticus* et *G. brevipennis*) se situent près du centre de la projection. Par ailleurs, le développement du champ e (médián) est particulièrement net chez *Chorthippus scalaris*, *Myrmeleotettix maculatus*

**Tableau 5.** Corrélations de Pearson entre les largeurs de champ des élytres des mâles d'Acrididae (46 espèces). Les variables a, b, c, d, e et f sont définies dans la figure 1. Les probabilités de Bonferroni sont traduites par le code suivant : \*\*\* ( $p < 0,001$ ), \*\* ( $p < 0,01$ ), \* ( $p < 0,05$ ).

	a	b	c	d	e
a	-				
b	-0,611 ***	-			
c	-0,511 **	0,489 **	-		
d	-0,566 ***	0,446 *	0,380	-	
e	0,336	-0,516 **	-0,570 ***	-0,612 ***	-
f	0,171	-0,609 ***	-0,239	-0,271	-0,117 -

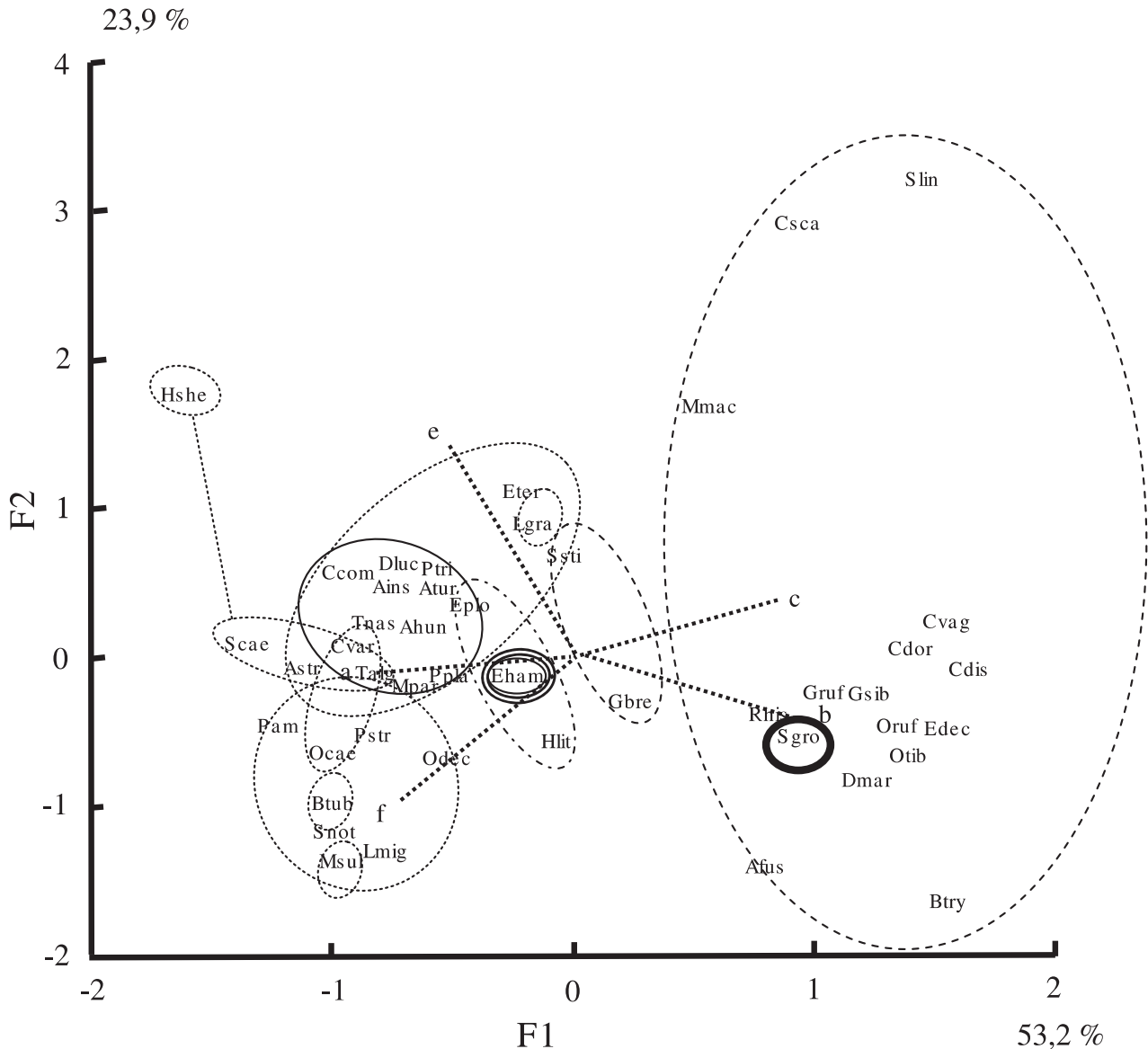
et *Stenobothrus lineatus*, dont les projections sont situées vers le haut du graphe par rapport aux autres Gomphocerinae. La seule exception à l'opposition entre les Gomphocerinae et les autres sous-familles concerne *S. grossum* puisque la projection de cet Acridinae se trouve dans l'enveloppe des Gomphocerinae. Sa position est donc éloignée de celle des autres Acridinae et en particulier de celle de *Mecostethus*, genre pourtant classé dans la même tribu, les Parapleurini. Les autres Acridinae ont des projections largement recouvrantes par rapport à certains Oedipodinae, particulièrement les Aiolopini, en raison d'un champ médián large. Les Eyprepocnemidinae et Eremogryllinae occupent une position proche du centre. Certaines tribus d'Oedipodinae sont bien individualisées, comme les Locustini, caractérisés par un fort élargissement du champ f (cubital antérieur). En revanche, d'autres tribus ont des modèles de nervation très hétérogènes, comme les Tropicodolophini : la projection de *Morphacris sulcata* est incluse dans la variation des Locustini, alors que celle de *Leptoternis gracilis* est relativement originale.

## Discussion

### Dimorphisme sexuel de la nervation et production des sons

La stridulation forte fémoro-élytrale est caractéristique de la sous-famille des Gomphocerinae. Ainsi, ce trait est à la fois phylogénique et adaptatif, ce qui le fait appartenir à la situation 2 de l'introduction. La méthode de la morphométrie géométrique établit clairement la liaison entre le dimorphisme sexuel de la nervation des élytres et la forte stridulation des mâles. Des mesures physiques de l'intensité sonore produite par la stridulation des 2 sexes de chaque espèce seraient évidemment du plus grand intérêt. Le dimorphisme est le plus accentué chez les Gomphocerinae et *S. grossum*. Les trois Oedipodinae étudiés (*A. strepens*, *O. miniata* et surtout *L. migratoria*) présentent un modèle plus homogène entre mâles et femelles.

L'adaptation à la stridulation forte des mâles dépasse



**Figure 5**  
**Projections sur les 2 premiers axes de l'ACP sans le champ d (radial).**

Enveloppe en tirés : Gomphocerinae, en pointillés : Oedipodinae, trait plein : Acridinae, points/tirés : Eyreprocnemidinae, double trait plein : Eremogryllinae.

les clivages systématiques dans la mesure où *S. grossum*, bien qu'appartenant à une sous-famille différente de celle des Gomphocerinae, présente un dimorphisme sexuel faisant intervenir les mêmes déplacements de PR que chez *D. maroccanus*. Ces déformations, attribuables à la situation 1 de l'introduction, concernent essentiellement :

- le déplacement proximal du PR 7 (rencontre de la SCA avec le bord antérieur de l'élytre), en relation avec la réduction du champ costal a ;

- le déplacement distal du PR 8 (lieu de divergence entre RA et RP) ;

- déplacement distal des PR 2, 4 et 6 (allongement du champ médian).

Par ailleurs, les ACP ont montré la grande homogénéité des Gomphocerinae due au développement des champs b, c et d (sous-costal antérieur, sous-costal postérieur, et radial). Dans la mesure où les espèces de ce groupe sont typiquement stridulantes selon un même mécanisme, on peut émettre l'hypothèse que la zone

de résonance des élytres des mâles est constituée par les champs b, c, et d qui sont de manière générale plus larges. L'interprétation de cet ensemble est que la surface de résonance est au contact immédiat de la partie corde vibrante constituée par la radiale. Le déplacement distal du PR 8 (séparation des radiales antérieure et postérieure) est peut-être en relation avec une plus grande amplitude de vibration de la radiale.

Chez les Gomphocerinae à stridulation très sonore, comme *S. lineatus* ou *C. scalaris*, l'élargissement du champ e (médian) au détriment du champ f (cubital antérieur) permet l'amplification de la vibration. On retrouve donc l'importance de la proximité de la surface de résonance avec la corde vibrante (la radiale). Cet élargissement est apparu indépendamment dans les 2 genres, et doit être considéré comme illustrant la situation 1 de l'introduction.

En revanche, les espèces à stridulation en vol, comme *P. stridulus* ou *B. tuberculata*, ne montrent aucun développement particulier d'un champ par rapport aux autres membres de la tribu à laquelle ils appartiennent. Ceci est en rapport avec la production du son sans intervention des élytres (Ragge & Reynolds 1998).

### Intérêt et limites du modèle de nervation dans la phylogénie

Dans l'ensemble des espèces où la stridulation des mâles reste discrète, le développement du champ cubital des Locustini est un caractère dont l'intérêt est particulier. Il s'agit d'un état dérivé dans la mesure où il est absent du groupe frère des Acrididae, à savoir les Pamphagidae (Flook *et al.* 2000). On ne peut exclure un intérêt adaptatif mais celui-ci est alors obscur. Ce caractère ferait partie de la situation 3 citée en introduction. A ce titre, nous avons signalé l'hétérogénéité des Tropicodini et proposons que *Morphacris sulcata* en soit exclu pour rejoindre les Locustini, bien que d'autres caractères doivent être pris en compte pour établir une telle relation. Après la soumission de notre article, les résultats de phylogénie moléculaire publiés par Rowell & Flook (2004) ont apporté une certaine confirmation de notre hypothèse. En comparant des ARN 12S et 16S, ces auteurs montrent que l'ensemble *M. sulcata* et *L. migratoria* forme un clade bien séparé des Sphingonotini et d'*Oedipoda caerulescens*, alors que *Aiolopus thalassinus* occupe une position relativement basale par rapport aux autres Oedipodinae.

Les projections des Aiolopini (Oedipodinae) obtenues avec les 2 méthodes morphométriques sont largement chevauchantes avec celles des Acridini, ce qui explique en partie les difficultés d'attribution de

la position systématique de certains genres au sein de ces 2 taxons selon les auteurs. Par exemple, *Calephorus compressicornis*, *Mecostethus parapleurus* et *Stethophyma grossum* sont inclus dans les Acridinae dans la base de données des Orthoptera Species On Line alors qu'ils sont regroupés au sein des Vichetini dans le travail de Harz (1975).

### Perspectives

L'utilisation de la morphométrie géométrique en tant qu'outil pour la phylogénie se heurte avec le caractère souvent continu des variations, en contradiction avec la discrétisation des états de caractère (Adams & Rosenberg, 1998). On peut souhaiter que le développement de méthodes prenant en compte des PR manquants ou inapplicables chez certains taxons permettra à l'avenir d'enrichir l'information disponible (Adams *et al.* 2004). Cependant, notre approche permet de dégager un certain nombre de synapomorphies pour la sous-famille des Gomphocerinae, ainsi que pour la tribu des Locustini. Aucune classification actuelle des Acrididae n'est encore satisfaisante mais les méthodes de morphométrie géométrique utilisées sur d'autres organes peuvent contribuer significativement à des propositions concrètes, indépendantes et complémentaires des données de séquençage moléculaire.

**Remerciements.** Nous adressons nos vifs remerciements à M. Bernard Defaut (ASCETE, Bédailhac), aux reviewers pour les nombreuses améliorations du texte ainsi que Mme C. Amédégno pour le prêt de spécimens de la collection d'entomologie du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris).

### Littérature citée

- Adams D.C., Rosenberg M.S. 1998. Partial warps, phylogeny, and ontogeny: a comment on Fink and Zelditch (1995). *Systematic Biology* 47: 168-173.
- Adams D.C., Rohlf F.J., Slice D.E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the "revolution". *Italian Journal of Zoology* 71: 5-16.
- Bellmann H., Luquet G. 1995. *Guide des sauterelles, grillons et criquets d'Europe Occidentale*. Delachaux et Niestlé, Lausanne, 383 p.
- Béthoux O., Nel A. 2001. Venation pattern of Orthoptera. *Journal of Orthoptera Research* 10: 195-198.
- Béthoux O., Nel A. 2002. Venation pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister groups. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov. *Zootaxa* 96: 1-88.
- Chopard L. 1951. *Faune de France : Orthoptéroïdes*. Lechevalier, Paris, 359 p.
- Elghadraoui L. 2002. *Etudes bioécologiques sur le criquet marocain (Docostaurus maroccanus) dans la région d'Al-Azagh, Moyen Atlas, Maroc*. Thèse d'état, Université de Fès, 127 pp.
- Flook P.K., Klee S., Rowell C.H.F. 2000. Molecular phylogenetic analysis of the basal Acridomorpha (Orthoptera, Caelifera): resolving morphological character conflicts with molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15: 345-354.
- Harz K. 1975. *Die Orthopteren Europas*, 2. W. Junk, La Haye, 939 p.

- Ragge D.R. 1955.** *The Wing Venation of the Orthoptera*. British Museum (Natural History), London.
- Ragge D.R., Reynolds W.J. 1998.** *The songs of the grasshoppers and crickets of Western Europe*. Harley Books, London.
- Roff D.A. 1986.** The evolution of wing dimorphism in Insects. *Evolution* **40**(5): 1009-1020.
- Roff D.A., Fairbairn D.J. 1991.** Wing dimorphism and the evolution of migratory polymorphisms among the Insects. *American Zoology* **31**: 243-251.
- Rohlf F.J. 1997.** TPSRelW, relative warps vers. 1.11. Software and manual at <http://life.bio.sunysb.edu/morph/morphnet/tpsrelww32.exe>
- Rohlf F.J. 1997.** TPSSplin, thin plates vers. 1.15. Software and manual at <http://life.bio.sunysb.edu/morph/morphnet/tpssplinw32.exe>
- Rowell C.H.F., Flook P.K. 2004.** A dated molecular phylogeny of the Proctolabinae (Orthoptera, Acrididae), especially the Lithoscirtae, and the evolution of their adaptative traits and present biogeography. *Journal of Orthoptera Research* **13**(1): 35-56.
- S.P.S.S. Inc. 1997.** SYSTAT 7.0 for Windows, statistics and graphics.
- Wootton R.J., Evans K.E., Herbert R., Smith C.W. 2000.** The hind wing of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskal). - I. Functional morphology and mode of operation. *Journal of Experimental Biology* **19**: 2921-31
- Yoshioka K. 2001.** Kyplot vers. 2.0. [www.woundedmoon.org/win32/kyplot.html](http://www.woundedmoon.org/win32/kyplot.html).