

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
RÉPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE

Université Mohamed KHIDER Biskra
Faculté des Sciences Exacte et des Sciences de la Nature et de la Vie
Département des Sciences de la Nature et de la Vie

N° d'ordre :
Série :

Thèse

En vue de l'obtention du Diplôme de Doctorat en sciences

Option : **Biologie Appliquée**

Présentée par : **BENGUERAICHI Fatiha**

Thème

**Analyse comparative et phylogénétique des
mitogénomes de dix espèces Oedipodinae
(Orthoptera : Acrididae) de la région de
Biskra, Algérie**

Soutenu le : 12/02/2026

Devant le jury :

MERABTI Brahim	Professeur	Président	Université de Biskra
MOUSSI Abdelhamid	Professeur	Directeur de la thèse	Université de Biskra
HAMIDECHI Abdelhafidh	Professeur	Examineur	Université Khanchela
BENKENANA Naima	Professeur	Examinatrice	Université Constantine 1
BOUAZZA Lyas	MCA	Examineur	Université Khanchela
BENHARZELLA Naouel	MCA	Examinatrice	Université de Biskra

Année Universitaire : 2025-2026

Remerciements

Je tiens à exprimer ma profonde reconnaissance et mon respect sincère à mon directeur de thèse, Monsieur Abdelhamid MOUSSI, pour m'avoir accompagnée tout au long de ce travail.

Sa bienveillance, sa disponibilité constante, sa patience et ses précieux conseils ont été déterminants dans l'aboutissement de cette recherche.

J'adresse mes remerciements les plus sincères à Monsieur le Professeur Brahim MERABTI, qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury de thèse.

Je suis honorée de remercier Monsieur le Professeur Abdelhafidh HAMIDECHI et Monsieur le Docteur Lyas BOUAZZA, qui ont accepté d'évaluer ce travail en qualité de rapporteurs. Je leur suis profondément reconnaissante pour l'intérêt qu'ils ont porté à cette recherche et pour leurs remarques enrichissantes.

Mes sincères remerciements vont également à Madame le Professeur Naima BENKENANA et Madame le Docteur Naouel BENHARZELLA, qui ont accepté de faire partie de ce jury de thèse en tant qu'examinatrices. Je les remercie chaleureusement pour le temps qu'elles ont consacré à l'évaluation de cette recherche.

Je tiens à présenter mes plus vifs remerciements à ma collègue Rachida HAFAYED, pour sa précieuse aide lors du transport de mes échantillons en Chine en vue du séquençage.

J'adresse mes sincères remerciements à Monsieur Mohamed SOTRI, pour avoir fourni l'azote liquide utilisé lors de l'extraction d'ADN.

Je tiens également à exprimer ma profonde gratitude à Louai Abdelouadoud HAMZAOUI, pour son aide précieuse dans l'utilisation des outils bioinformatiques.

J'adresse mes sincères remerciements à toute l'équipe du laboratoire du Département des Sciences de la Nature et de la Vie pour leur soutien et leur collaboration.

Je remercie également les membres du Laboratoire de Biologie Moléculaire du CRBt Constantine, notamment Rima Hind BOUDCHICHA et Ali BOUMEGOURA.

Enfin, j'adresse mes remerciements à toutes celles et tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation de ce travail.

المخلص

تركز هذه الأطروحة على توصيف المقارن الجينومات الميتوكوندريا الكاملة لعشرة أنواع من الجراد تنتمي إلى الفصيلة الفرعية Oedipodinae، مقسمة إلى سبعة أجناس موجودة في الجزائر. حيث تحدد تسلسلات تسعة من هذه الأنواع لأول مرة، مما يوفر أول بيانات لجينوم الميتوكوندري لهذه الأجناس.

يتراوح حجم الجينومات الميتوكوندريا، المتحصل عليها من خلال تسلسل الجيل الثاني والتجميع الجديد، من 15603 إلى 15766 زوجاً من القواعد الازوتية. تظهر الميتوجينومات على شكل جزيئات دائرية مزدوجة السلسلة، تشفر 37 جيناً نموذجياً لجينومات الميتوكوندري للحشرات. كما كشف تحليل خصائص الجينوم الميتوكوندريا عن تشابه بين الأجناس العشرة من حيث المكونين AT، تحيز النوكليوتيدات والشفرات المستخدمة. تبدأ الجينات المشفرة للبروتين بالشفرات النموذجية ATN، باستثناء جين COX1 عند *Sphingonotus octofasciatus* التي تبدأ بشيفرة غير اعتيادية CCG. يتواجد جينا الحمض النووي الريبوزي الريبوسومي على السلسلة-N، وتتخذ 22 جزيئات الحمض النووي الريبوزي الناقل هياكل نموذجية على شكل ورقة البرسيم، باستثناء trnS الذي يفتقر إلى الذراع DHU. تحمل جزيئات الحمض النووي الريبوزي الناقل المشفرة بواسطة السلسلة-N أزواج قواعد غير اعتيادية أكثر بمرتين إلى ثلاث مرات من تلك المشفرة بواسطة السلسلة-J. كما تُظهر المناطق الغنية بـ A+T اختلافاً بين الأنواع العشرة من حيث التركيب النيوكليوتيدي والحجم وعدد الوحدات المتكررة كذلك تحتوي بعض التسلسلات المحفوظة داخلها.

تُظهر العلاقات التطورية، التي أُعيد بناؤها من أربع مجموعات بيانات باستخدام طريقتي Maximum de Vraisemblance و Inférence Bayésienne، تفرعاً عرقياً لمجموعات Oedipodinae و Acridinae و Gomphocerinae، مع دعم عقدي قوي. تُسلط هذه النتائج الضوء على التناقضات بين التصنيف الحالي و العلاقات التطورية، مما يشير إلى الحاجة إلى مراجعة تصنيفية شاملة لهذه المجموعات الفرعية داخل فصيلة Acrididae.

الكلمات المفتاحية: Acrididae ; التركيبة النكليوتيدية ; الجينات المشفرة للبروتين; NGS; العلاقات التطورية ; المناطق الغنية بـ A+T.

Résumé

Cette thèse s'intéresse à la caractérisation comparative des mitogénomes de dix espèces d'orthoptères de la sous-famille Oedipodinae, réparties en sept genres présentés en Algérie. Neuf de ces espèces ont été séquencées pour la première fois, apportant les premières données génomiques mitochondriales complètes pour leurs genres respectifs.

Les mitogénomes, obtenus grâce au séquençage de nouvelle génération suivi d'un assemblage *de novo*, présentent une taille comprise entre 15 603 et 15 766 pb. Ils se présentent sous forme de molécules circulaires bicaténaires, codant pour les 37 gènes typiques des génomes mitochondriaux des insectes. L'analyse des caractéristiques des mitogénomes révèle une homogénéité remarquable concernant la composition en AT, le biais nucléotidique et l'usage des codons. Les gènes codant pour des protéines s'initient généralement par des codons ATN conventionnels, à l'exception du gène COX1 chez *Sphingonotus octofasciatus*, qui commence par un codon CCG. Les deux gènes d'ARN ribosomique sont localisés sur le brin-N et les 22 ARNt adoptent des structures caractéristiques en feuille de trèfle, hormis trnS (AGN) qui présente une structure tronquée sans bras DHU. Les ARNt codés sur le brin-N portent deux à trois fois plus de paires de bases non canoniques que ceux codés sur le brin-J. Les régions riches en A+T manifestent une variabilité interspécifique significative en termes de composition nucléotidique, de taille et de nombre d'unités répétées, bien que certains blocs conservés y soient détectés.

L'analyse phylogénétique, basée sur quatre jeux de données et menée selon les approches de Maximum de Vraisemblance et d'Inférence Bayésienne, met en évidence une paraphylie des sous-familles Oedipodinae, Acridinae et Gomphocerinae, avec des valeurs statistiques robustes. Ces résultats révèlent des discordances notables entre la classification actuelle et les relations évolutives déduites, soulignant la nécessité d'une révision taxonomique approfondie au sein des Acrididae.

Mots clés : Acrididae ; composition nucléotidique ; gènes codant pour des protéines ; NGS ; phylogénie ; région riche en A+T.

Abstract

This thesis focuses on the comparative characterization of the mitogenomes of ten species of Oedipodinae grasshoppers from Algeria, distributed across seven different genera. Nine of these species have been sequenced for the first time, providing the first complete mitochondrial genomic data for their respective genera.

The mitogenomes, obtained through next-generation sequencing and *de novo* assembly, range in size from 15,603 to 15,766 bp. They are circular, double-stranded molecules encoding the 37 genes typically found in insect mitochondrial genomes. Analysis of the mitogenome characteristics revealed similarities in AT content, AT skew and GC skew, codon usage, and nucleotide bias. All protein-coding genes begin with a typical ATN codon, except for the COX1 gene in *Sphingonotus octofasciatus*, which starts with a CCG codon. The two ribosomal RNA genes are located on the N-strand, and the 22 tRNAs fold into the typical cloverleaf structures, except for trnS (AGN), which has a truncated structure that lacks the DHU arm. tRNAs encoded on the N-strand contain two to three times more non-canonical base pairs than those on the J-strand. The A+T-rich regions of the ten species vary in terms of their nucleotide composition, length, and number of repeated units. Furthermore, conserved blocks are identified in all species within these regions.

Phylogenetic analysis, based on four datasets and conducted using Maximum Likelihood and Bayesian Inference approaches, reveals paraphyly of the subfamilies Oedipodinae, Acridinae, and Gomphocerinae, with robust statistical support. These findings highlight inconsistencies between the current taxonomy and the phylogenetic relationships of these subfamilies within the Acrididae, suggesting the need for a comprehensive taxonomic revision.

Keywords: Acrididae; A+ T-rich regions; NGS; nucleotide composition; phylogeny; protein-coding genes.

Table des matières

Liste des figures	
Liste des photos	
Liste des tableaux	
Liste des abréviations	

Chapitre 1. Introduction générale

Introduction générale.....	1
1. Limites de l'identification morphologique et transition vers les approches moléculaires.....	2
1.1. Limites de l'identification morphologique.....	2
1.2. Marqueurs moléculaires pour l'identification et la phylogénie.....	3
1.2.1. Code-barres ADN.....	3
1.2.2. Mitogénomes : un outil puissant pour la phylogénie.....	4
2. Outils technologiques : séquençage de nouvelle génération (NGS).....	6
3. Oedipodinae : diversité, écologie et défis taxonomiques.....	9
3.1. Caractéristiques générales et distribution.....	9
3.2. Caractéristiques morphologiques et adaptations écologiques.....	10
3.3. Région de Biskra : un carrefour écologique.....	11
3.4. Historique, évolution de la taxonomie des Oedipodinae et défis actuels.....	11
4. Problématique et objectifs.....	13

Chapitre 2. Matériel et Méthodes

1. Présentation de la région d'étude.....	15
2. Échantillonnage.....	16
3. Méthodes	17
3.1. Extraction de l'ADN	17
3.1.1. Choix initial du protocole d'extraction d'ADN et ses limites.....	18
3.1.2. Évaluation de protocoles alternatives pour l'extraction d'ADN.....	18
3.1.3. Critères d'évaluation des protocoles.....	19
3.1.4. Optimisation du protocole de Chen et al. (2010).....	20
3.2. Séquençage, assemblage et annotation de mitogénomes	21
3.3. Analyse de séquences	22
3.4. Analyse phylogénétique	24

Chapitre 3. Résultats

1. Extraction d'ADN (Évaluation de protocoles alternatives pour l'extraction d'ADN).....	30
2. Analyses comparatives des dix mitogénomes d'Oedipodinae	33
2.1. Organisation du mitogénome	33

2.1.1. Arrangement du génome.....	35
2.1.2. Espaceurs et chevauchements intergéniques.....	38
2.2. Composition nucléotidique	40
2.3. Gènes codant pour des protéines	45
2.3.1. Ordre des gènes.....	45
2.3.2. Codons d'initiation et de terminaison.....	45
2.3.3. Biais d'utilisation des codons synonymes.....	46
2.3.4. Taux d'évolution des PCG.....	51
2.4. Gènes d'ARN de transfert	51
2.5. Gènes d'ARN ribosomique	58
2.6. Région riche en A+T	61
3. Analyses phylogénétiques	63

Chapitre 4. Discussion

1. Extraction de l'ADN.....	74
2. Analyses comparatives des dix mitogénomes d'Oedipodinae.....	76
2.1. Organisation du mitogénome	76
2.1.1. Arrangement du génome.....	77
2.1.2. Espaceurs et chevauchements intergéniques.....	78
2.2. Composition nucléotidique des mitogénomes	79
2.3. Gènes codant pour des protéines	80
2.3.1. Ordre des gènes.....	80
2.3.2. Codons d'initiation et de terminaison.....	81
2.3.3. Biais d'utilisation des codons synonymes.....	82
2.3.4. Taux d'évolution des PCG.....	84
2.4. Gènes d'ARN de transfert	84
2.5. Gènes de l'ARN ribosomique	86
2.6. Région riche en A+T	86
3. Analyses phylogénétiques	87
3.1. Jeux de données.....	88
3.2. Relation entre les trois sous familles.....	89
3.3. Relations entre les Oedipodinae.....	90
Conclusion.....	100
Références.....	102
Annexes.....	134

Liste des figures

Titre	Page
Figure 1. Carte montrant la zone d'étude et les sites de collecte des différentes espèces de la sous-famille Oedipodinae de la région en Algérie.	16
Figure 2. Taille des PCG, des ARN et des régions riches en A+T (CR), respectivement des mitogénomes d'Oedipodinae séquencés dans la cadre de cette étude.	35
Figure 3. Cartes de dix nouvelles séquences de mitogénomes.	38
Figure 4. Variations de la composition nucléotidique au sein des dix mitogénomes d'Oedipodinae analysés.	43
Figure 5. Composition nucléotidique de 13 PCG de dix mitogénomes d'Oedipodinae.	45
Figure 6. Utilisation relative des codons synonymes (RSCU) des gènes codant pour les protéines mitochondriales dans les dix mitogénomes nouvellement séquencés.	48
Figure 7. Modèles d'utilisation des codons des gènes codant pour les protéines mitochondriales de dix espèces d'Oedipodinae.	50
Figure 8. Taux de substitution non synonyme (Ka), taux de substitution synonyme (Ks) et rapport Ka/Ks pour chaque PCG des dix mitogénomes d'Oedipodinae.	51
Figure 9. Structure secondaire putative de l'ARNt pour les dix espèces d'Oedipodinae.	57
Figure 10. Organisation de la région de contrôle dans les dix génomes mitochondriaux.	62
Figure 11. Blocs de séquences conservés dans les régions riches en A+T de dix espèces.	65
Figure 12. Structures tige-boucle putatives dans la région riche en A+T de dix espèces détectées par le serveur Web Mfold (Zuker, 2003).	67
Figure 13. Arbre phylogénétique obtenu à partir de l'inférence bayésienne (BI) et de l'analyse de vraisemblance maximale (ML) basée sur l'ensemble de données PCG+RNA.	71

Liste des photos

Titre	Page
Photo 1. Profil électrophorétique montrant l'intégrité de l'ADN total extrait par le protocole de salting-out.	18
Photo 2. Profil électrophorétique de l'ADN total extrait de criquets par les quatre protocoles testés, révélé sur gel d'agarose à 0,8 % en présence de bromure d'éthidium et visualisé sur UV.	31
Photo 3. Profile électrophorétique représentant le produit de PCR correspondant au fragment cible de 669 pb du gène COX1. Ces fragments ont été séparés par électrophorèse sur gel d'agarose à 1% et visualisée sur UV après coloration au bromure d'éthidium. M : marqueur de taille.	32
Photo 4. Profil électrophorétique de l'ADN total extrait de criquets par le protocole 2 optimisé, révélé sur gel d'agarose à 0,8 % en présence de bromure d'éthidium et visualisé sur UV.	32
Photo 5. Profile électrophorétique représentant le produit de PCR correspondant au fragment cible de 669 pb du gène COX1. Ces fragments ont été séparés par électrophorèse sur gel d'agarose à 1% et visualisée sur UV après coloration au BEt. M : marqueur de taille.	33

Liste des tableaux

Titre	Page
Tableau 1. Récapitulatif de quelques échecs d'identification d'insectes par code-barres d'ADN (COX1), avec les causes et références associées.	5
Tableau 2. Informations sur les échantillons de cette étude.	17
Tableau 3. Programme de PCR pour le gène COX1	20
Tableau 4. Paramètres analysés lors de la comparaison de différentes méthodes d'extraction d'ADN	30
Tableau 5. Filiation tribale des espèces séquencées dans cette étude.	34
Tableau 6. Distribution des régions intergéniques et des gènes chevauchants dans les dix génomes mitochondriaux analysés.	39
Tableau 7. Compositions nucléotidiques des mitogénomes des dix espèces étudiées.	41
Tableau 8. Codons d'initiation et de terminaison des PCG des dix mitogénomes étudiés.	46
Tableau 9. Séquences identiques des gènes d'ARNt chez les dix espèces étudiées	59
Tableau 10. Nombre total de différents types de mismatches de bases dans les ARNt des dix mitogénomes nouvellement séquencés.	60
Tableau 11. Synthèse des principaux résultats phylogénétiques concernant <i>Heteropternis</i> .	96

Liste des abréviations

ADNmt: AND mitochondrial

BI: Bayesian Inference

BLAST: Basic Local Alignment Search Tool

BS: BootStrap

COX1: Cytochrome C oxydase 1

CTAB: CetylTrimethylAmmonium Bromide

GRAVY: Grand average of hydropathicity

ML: Maximum Likelihood

NCBI: National Center for Biotechnology Information

NGS: Next Generation Sequencing

OSF: Orthoptera Species File

PCG: Protein-Coding Genes

PCR: Polymerase Chain Reaction

PVPP: PolyVinylPolyPyrrolidone

RSCU: Relative Synonymous Codon Usage

SDS: Sodium Dodecyl Sulfate

*Introduction
générale*

Introduction générale

Les insectes constituent le groupe d'êtres vivants le plus diversifié du règne animal. En conséquence, c'est aussi la plus incomplètement inventoriée (Gillon, 1990). Selon diverses estimations (Novotny et al., 2002 ; Chapman, 2006 ; Raven et al., 2012 ; Braud et al., 2014), le nombre total d'espèces d'insectes pourrait atteindre plusieurs dizaines de millions (5-80 millions), dont seulement un cinquième ont été nommées (Stork, 2018). Environ 7 000 (Braud et al., 2014) à 10 000 (Raven et al., 2012) nouvelles espèces inventoriées par an, tandis que 17 500 à 35 000 autres s'éteignent à tout jamais, la plupart avant même d'être découvertes (Braud et al., 2014).

L'importance écologique des insectes est immense, et leur biodiversité est un facteur important pour la conservation de la nature, l'intégrité de l'environnement et le potentiel invasif de certaines espèces généralistes (Cardoso et al., 2020). Mais ils sont actuellement confrontés à un déclin alarmant. L'étude de Sánchez-Bayo et Wyckhuys (2019) révèle que plus de 40% des espèces d'insectes sont menacées d'extinction. Les causes principales de ce déclin sont : la destruction des habitats, la pollution, l'urbanisation, l'agriculture intensive, l'introduction d'espèces invasives et les changements climatiques (Sánchez-Bayo et Wyckhuys, 2019 ; Hernandez, 2020). Ce déclin rapide pourrait avoir des conséquences majeures sur la biodiversité et les services écosystémiques (Cardoso et al., 2020).

L'identification d'une espèce est le premier pas vers une meilleure connaissance de l'insecte (Braud et al., 2014) car l'identification précise des organismes est une pierre angulaire fondamentale de pratiquement toutes les recherches biologiques et sous-tend de nombreuses sciences environnementales appliquées (Balakrishnan, 2005; Šamulková et al., 2025). Elle est essentielle à la compréhension des paramètres clés de la diversité des espèces, des interactions écologiques et des processus évolutifs (Wiley, 2007 ; Gascon et al., 2015 ; Siddig et al., 2016). Cependant, son importance va au-delà de la recherche théorique et joue un rôle clé dans la conservation de la nature, l'évaluation des impacts humains sur les écosystèmes et le soutien à la lutte biologique contre les espèces envahissantes (Buckley et Jetz, 2008 ; Sentis et al. 2015 ; Myhrvold et al., 2015 ; Šamulková et al., 2025). La taxonomie est donc essentielle pour explorer et comprendre la biodiversité (Scarpa, 2013).

1. Limites de l'identification morphologique et transition vers les approches moléculaires

1.1. Limites de l'identification morphologique

La taxonomie repose traditionnellement sur des traits morphologiques et écologiques pour interpréter et classer la diversité biologique. Cependant, cette approche présente plusieurs limites (Scotland et al., 2003 ; Dayrat, 2005) :

- l'identification morphologique prend beaucoup de temps et peut donner des résultats ambigus (Goyal & Sobti 2022) ;
- les espèces cryptiques ou sœurs peuvent être mal identifiées en raison de la variabilité phénotypique ;
- les variations morphologiques liées à l'environnement ou à d'autres facteurs peuvent rendre difficile l'identification d'espèces cryptiques en raison de la malléabilité phénotypique ;
- les taxons morphologiquement énigmatiques sont courants dans de nombreux groupes négligés par cette approche (Jarman & Elliott, 2000) ;
- les clés morphologiques sont souvent limitées à des stades de vie particuliers, ce qui restreint leur utilisation ;
- l'utilisation de clés morphologiques requiert un haut niveau de compétence afin d'éviter les erreurs d'identification (Xiao et al., 2010 ; Nazir et al., 2014).

Au cours des dernières décennies, les progrès des technologies moléculaires ont accéléré notre compréhension de la taxonomie, permettant de surmonter les limites des méthodes classiques d'évaluation morphologique (Deka, 2021 ; Goyal & Sobti, 2022). L'utilisation croissante des marqueurs moléculaires, en particulier de l'ADN mitochondrial (ADNmt), a permis de révéler des modèles cryptiques de diversité d'espèces qui ne peuvent être discernés par les seules études morphologiques classiques (Scarpa, 2013). Cette transition a ouvert de nouvelles voies pour dépasser les contraintes imposées par les délimitations d'espèces basées uniquement sur des informations morphologiques (Moritz et Hillis, 1996).

Dans ce contexte, l'utilisation de l'ADNmt a révolutionné les domaines de la taxonomie et de la phylogéographie (Zhang et Hewitt, 1996 ; Avise, 2000 ; Pereira et al., 2020), particulièrement dans les études phylogénétiques grâce aux progrès des techniques de séquençage et des méthodes d'analyse statistique robustes (Deka, 2021). Son efficacité a été

démontrée dans divers groupes, notamment chez les insectes (Guryev et al., 2001), y compris chez les Orthoptères (Flook & Rowell, 1997 ; Chapco & Litzemberger, 2002), en apportant une meilleure résolution des relations phylogénétiques profondes (Saccone et al., 1999 ; Gao et al., 2017). L'ADNmt est aussi largement utilisé en génétique évolutive pour estimer les temps de divergence entre taxons et évaluer les taux de mutation à partir de sites supposés neutres (Haag-Liautard et al., 2008).

1.2. Marqueurs moléculaires pour l'identification et la phylogénie

La phylogénie moléculaire exploite les informations contenues dans les séquences d'ADN cibles pour évaluer les relations évolutives entre les groupes d'organismes, contribuant significativement à la phylogénie et à la taxonomie à différents niveaux hiérarchiques, ce qui a conduit, au cours des dernières décennies, à de nombreux changements dans la réorganisation phylogénétique de plusieurs taxons (Scarpa, 2013).

1.2.1. Code-barres ADN

Le code-barres ADN est une méthode essentielle pour évaluer et surveiller la diversité des espèces face aux menaces croissantes qui pèsent sur la biodiversité mondiale (Odah, 2023). Le concept de « DNA barcoding » ou « code-barres ADN » a été initialement proposé par Hebert et al. en 2003, qui a été acceptée par les scientifiques pour l'identification des espèces animales. Cette approche repose sur le séquençage d'une région standardisée de l'ADNmt d'environ 650-710 pb codant pour la sous-unité 1 du gène de la cytochrome c oxydase (COX1) (Folmer et al., 1994 ; Hebert et al., 2003). L'hypothèse fondamentale du code-barres ADN est que chaque espèce possède une séquence unique dans ce gène, permettant une bio-identification rapide et numérique des animaux à n'importe quel stade de leur vie ou à partir de fragments (Hebert et al., 2003 ; Janzen et al., 2005 ; Pires & Marinoni, 2010). L'utilisation de courtes régions génétiques standardisées comme étiquette interne d'espèce pour reconnaître l'espèce est une méthode précise, fiable et rapide (Janzen et al., 2005 ; Hebert & Gregory, 2005). Ce segment du gène COX1 mitochondrial a été largement accepté pour l'identification précise des espèces animales (Hebert et al., 2003, 2004), séparant efficacement les espèces sur la base des variations interspécifiques et intraspécifiques (Matz & Nielsen, 2005) et aidant à résoudre les complexes d'espèces cryptiques (Burns et al., 2007 ; Deng et al., 2012), ainsi que les études écologiques (Valentini et al., 2009). Les données générées sont également utilisées pour construire des bibliothèques de référence de codes-

barres pour l'identification des espèces inconnues en faisant correspondre les séquences avec les espèces connues (Guralnick & Hill, 2009 ; Janzen et al., 2009).

Le code-barres ADN, bien qu'étant un outil puissant pour l'identification et l'étude de la biodiversité, présente des limites liées à :

- l'absence d'un concept d'espèce bien défini, utilisable de manière cohérente dans le code-barres de l'ADN (Rubinoff et al., 2006 ; Pires & Marinoni, 2010) ;
- la grande variabilité dans les régions adjacentes à l'amorce peut rendre les amorces universelles inutilisables (Sanna et al., 2009) ;
- l'absence de différences génétiques diagnostiques entre certaines espèces pourtant distinctes au plan morphologique, du fait par exemple d'un temps de divergence court (Meyer & Paulay, 2005 ; Bouzid et al., 2008) ou d'un phénomène d'introgession entre les espèces (Funk & Omland, 2003) ;
- les fortes variations génétiques au sein d'autres espèces, pouvant suggérer l'existence d'espèces distinctes, mais résultant plutôt de l'existence d'une forte variabilité génétique entre populations géographiquement isolées (Decaëns et al., 2013) ;
- le risque d'amplification de pseudogènes (ou copies nucléaires) qui peuvent engendrer des complications méthodologiques et affecter la fiabilité des résultats (Song et al., 2008 ; Decaëns et al., 2013).

Il convient également de noter que le code-barres ADN basé sur la région COX1 a montré des problèmes dans l'identification d'insectes (Siozios et al., 2020 ; Šamulková et al., 2025), comme le démontrent plusieurs études (tableau 1), soulignant la nécessité de données plus robustes.

1.2.2. Mitogénomes : un outil puissant pour la phylogénie

Au début, seules des régions d'AND mitochondriales relativement courtes étaient ciblées, mais avec l'amélioration des méthodologies, le séquençage de génomes mitochondriaux complets est devenu plus courant, même lors de l'exploration de modèles complexes tels que l'ADN ancien. Les génomes mitochondriaux complets sont particulièrement utiles pour tenter de répondre à des questions de longue date sur l'évolution humaine ou pour explorer l'histoire évolutive d'espèces énigmatiques (Hahn et al., 2013). Le séquençage du mitogénome et son organisation génétique offrent plus d'informations que les séquences courtes de mono ou multi gène (Fenn et al., 2008 ; Gao et al., 2017), ce qui permet d'explorer la phylogénie,

Tableau 1. Récapitulatif de quelques échecs d'identification d'insectes par code-barres d'ADN (COX1), avec les causes et références associées.

Groupe d'insectes	Espèce / Genre	Causes de l'échec	Référence
Lepidoptera	<i>Astraptes fulgerator</i>	Espèces cryptiques non distinguées	Brower (2006)
Lepidoptera : Hesperiiidae	<i>Erynnispropertius</i> et <i>E. horatius</i>	Introgression mitochondriale.	Zakharov et al., 2009
Lepidoptera : Lycaenidae	<i>Calycopiscecropset</i> <i>Calycopisisobeon</i>	Introgression mitochondriale.	Cong et al., 2017
Diptera: Tephritidae	<i>Anastrepha fraterculus</i>	Introgression mitochondriale, Divergence de COX1 insuffisante (<1 %).	Frey et al., 2013 et Bartolini et al., (2020)
Grasshoppers et crayfish	Quatre sous-familles différentes d'Acrididae et genre <i>Orconectes</i>	Coamplification de Numts avec l'ADNmt orthologue.	Song et al., 2008
Orthoptera : Tettigoniidae	Plusieurs espèces	Espèces morphologiquement distinctes non séparées.	Zhou et al., 2019
Acrididae : Oedipodinae	Bryodemini et Sphingonotini	Tri incomplet des lignées, hybridation, présence de pseudogènes mitochondriaux (NUMTs) et taxonomie imparfaite dans les bases de données	Kock et al., 2024

l'écologie des communautés, l'évolution moléculaire et la biogéographie des animaux (Hahn et al., 2013 ; Timmermans et al., 2014 ; Ge et al., 2022). L'analyse phylogénétique utilisant des séquences entières du mitogénome a produit des résultats robustes et a fourni des signaux phylogénétiques meilleurs que ceux obtenus à l'aide de gènes uniques (Zhang et al., 2021). En taxonomie et en phylogéographie, le mitogénome s'est imposé comme un marqueur de choix en raison du nombre élevé de copies mitochondriales par cellule et donc de son accessibilité, de sa stabilité dans les échantillons de musée et de son taux d'évolution rapide (Hahn et al., 2013 ; Pereira et al., 2020).

La comparaison des mitogénomes est désormais une méthode courante pour reconstruire l'évolution du génome, apportant des données précieuses sur les relations phylogénétiques (Boore et al., 2005). Son utilisation permet aussi d'étudier les origines des populations via des échantillons anciens issus de spécimens muséaux, archéologiques ou fossiles (Nesheva, 2014). Le génome mitochondrial possède des caractéristiques uniques : organisation hautement économisée (l'absence d'introns), absence de recombinaison, transmission maternelle, contenu et organisation génétiques conservés et taux de mutation

élevé par rapport au génome nucléaire (Wei et al., 2010 ; Hahn et al., 2013 ; Li, 2019 ; Nascimento et al., 2021), ce qui en fait un outil puissant pour dater les événements évolutifs et retracer les migrations des insectes aux mammifères (Haag-Liautard et al., 2008 ; Wei et al., 2010 ; Nascimento et al., 2021). Il s'est révélé efficace dans le diagnostic des espèces, la génétique des populations et l'étude des relations évolutives pour divers taxons animaux (Yang et al., 2018).

Le mitogénome est devenu un moteur de la phylogénétique (Gao et al., 2017) et l'alternance entre régions conservées et variables dans sa séquence a permis la conception d'amorces universelles, simplifiant son amplification et son séquençage par rapport à l'ADN nucléaire (Ladoukakis et al., 2017). Son rôle central dans la phylogénie s'illustre aussi par l'utilisation d'arbres phylogénétiques pour organiser l'histoire évolutive des organismes et améliorer leur identification (Balaban et al., 2024).

Au cours des dernières années, le séquençage des génomes mitochondriaux a connu une accélération remarquable, rendue possible par les avancées technologiques majeures dans le domaine du séquençage à haut débit. (Bronstein et al., 2018 ; Zardoya, 2020).

2. Outils technologiques : séquençage de nouvelle génération (NGS)

Le processus de séquençage de l'ADN utilise des méthodes biochimiques afin de déterminer l'ordre correct des bases nucléotidiques dans une macromolécule d'ADN à l'aide de séquenceur (Kchouk et al., 2017). Le séquençage de Sanger « séquençage de première génération » (Tyagi & Bhide, 2020 ; Saini et al., 2023) a été largement utilisé pendant trois décennies et encore aujourd'hui pour le séquençage d'ADN simple ou à faible débit. Cependant, il est difficile d'améliorer davantage la vitesse d'analyse qui ne permet pas le séquençage de génomes complexes, le séquençage restait extrêmement coûteux et prenait beaucoup de temps (Kchouk et al., 2017).

Les technologies de séquençage de nouvelle génération ont émergé pour briser les limites de la première génération (Kchouk et al., 2017). Les nouvelles méthodes de séquençage sont appelées « Séquençage massivement parallèle » (MPS) (Klein et al., 2014), ou plus communément « Séquençage de Nouvelle Génération » « Next Generation Sequencing (NGS)», qui fait référence à des technologies de séquençage de l'ADN modernes et très performantes permettant de déterminer rapidement et à moindre coût la séquence nucléotidique complète de génomes entiers (Chen et al., 2013 ; Krahn et al., 2016 ; Bronstein et al., 2018 ; Tyagi & Bhide, 2020 ; Saini et al., 2023). Le séquençage de nouvelle génération

a évolué rapidement depuis son avènement au début des années 2000. Deux approches biotechnologiques distinctes se sont succédé, permettant de distinguer aujourd'hui chronologiquement des méthodes de séquençage de deuxième, puis de troisième génération, qui se distinguent par des principes techniques et des performances radicalement différents (Goodwin et al., 2016).

Les caractéristiques de base de la technologie de séquençage de nouvelle génération sont : (i) les technologies NGS sont des systèmes massivement parallèles reposant sur l'immobilisation de millions, voire de milliards de matrice d'ADN sur une surface solide; (ii) l'accélération du séquençage du processus par rapport à la première génération ; (iii) le faible coût du séquençage et (iiii) le résultat du séquençage est directement détecté sans nécessiter d'électrophorèse (Kchouk et al., 2017 ; Asrat, 2021). Une caractéristique supplémentaire des systèmes NGS est le besoin accru de puissance informatique et de stockage nécessaire pour traiter et conserver les données massives produites (Asrat, 2021).

Aujourd'hui, un certain nombre de plateformes et de technologies NGS différentes sont disponibles, avec des formats, des performances, des modèles d'erreur et des exigences opérationnelles variés (MacCannell, 2019). Les principales technologies de NGS actuellement utilisées, classées par plateforme, sont :

- **Le pyroséquençage 454** représente la première technologie de séquençage de nouvelle génération, initialement mise au point par 454 Life Sciences puis acquise par Roche. Cette innovation, émergée dans les premières années 2000 et lancée commercialement en 2005, repose sur la détection du pyrophosphate libéré lors de l'incorporation d'un nucléotide, générant un signal lumineux proportionnel. Le pyroséquençage 454 se distingue par sa capacité à produire des lectures relativement longues (~400-700 pb) avec une vitesse d'exécution appréciable, mais présente l'inconvénient d'un coût élevé et d'une sensibilité marquée aux séquences d'homopolymères (Margulies et al., 2005 ; Ahmadian et al., 2006 ; Kchouk et al., 2017) ;

- **Illumina/Solexa**. La technologie de séquençage développée par Solexa a été introduite en 2006, avant que la société ne soit rachetée par Illumina en 2007. Cette acquisition marque le lancement du Genome Analyzer, qui s'imposera rapidement comme la plateforme dominante, grâce à sa grande précision, son coût relativement faible et sa capacité de montée en débit. Le séquençage appliqué dans cette technologie repose sur l'incorporation de nucléotides modifiés par des terminateurs réversibles couplés à des fluorochromes, permettant la détection

séquentielle de chaque base au cours d'une synthèse d'ADN réalisée sur une flow cell. Cette plateforme se caractérise par son très haut débit et la production de lectures courtes (~150-300 pb) (Bentley et al., 2008 ; Kchouk et al., 2017).

- **Sequencing by Oligo Ligation Detection (SOLiD)** a été publié par Applied Biosystem (maintenant Thermo Fisher Scientific) vers de 2007-2008. Le séquençage appliqué dans cette technologie repose sur la ligation séquentielle d'oligomères marquées. Il utilise deux bases d'interrogation par ligation pour déterminer la séquence. SOLiD se caractérise par très grande précision, lectures courtes (~50-75 pb), mais traitement bioinformatique complexe (Ahmadian et al., 2006 ; McKernan et al., 2009 ; Kchouk et al., 2017).

- **Ion Torrent**, commercialisé par Life Technologies en 2010, représente la dernière technologie de cette génération de séquençage. Son principe de séquençage repose sur la détection des ions hydrogène émis durant l'incorporation des nucléotides grâce à un système de capteurs à semi-conducteurs. Cette approche présente l'avantage d'être rapide et de ne pas nécessiter de marquage par fluorescence, cependant elle montre des limitations en termes de précision lors du séquençage des régions homopolymériques (Rothberg et al., 2011).

Ces plateformes de séquençage NGS varient en termes de débit (nombre de pb totales séquencées au cours du run), de coût du séquençage par pb, de taux d'erreur, le temps d'exécution et de structure de lecture (longueur de lecture en pb et nombre de lectures par run) (Goodwin et al., 2016).

Les approches de séquençage NGS sont divisées en deux grandes approches établies sur la chimie du séquençage: le séquençage par ligature pour SOLiD et le séquençage par synthèse pour le pyroséquençage 454, Illumina GA, Ion Torrent (Barzon et al., 2011 ; Chen et al., 2013 ; Goodwin et al., 2016 ; Asrat, 2021).

Le fonctionnement du système NGS comprend quatre ou cinq étapes principales : l'extraction des acides nucléiques, la préparation de la librairie (construction de la librairie et génération de clusters), le séquençage et l'analyse des données à l'aide d'une série d'algorithmes bioinformatiques (MacCannell, 2019 ; Cheng et al., 2023 ; illumina 2025).

Dans ce contexte méthodologique en constante évolution, l'application des approches moléculaires modernes aux groupes taxonomiques complexes revêt une importance particulière (Hebert et al., 2003 ; Rubinoff et al., 2006 ; Hajibabaei et al., 2007 ; Cameron et al., 2007 ; Song et al., 2015). Parmi ces groupes, les Oedipodinae (Orthoptera : Acrididae) représentent un système modèle intéressant pour les études évolutives et biogéographiques et

illustrent parfaitement les défis contemporains de la systématique moléculaire (Chapco et al., 2001 ; Woller et al., 2014 ; Dey & Husemann, 2016). Cette sous-famille, caractérisée par une diversité morphologique remarquable et une distribution géographique étendue (Fries et al. 2007 ; Sofrane et al., 2022), a longtemps posé des difficultés taxonomiques que les seules approches morphologiques traditionnelles n'ont pu résoudre de manière satisfaisante (Dayrat 2005 ; Chapco & Contreras, 2011 ; Husemann et al., 2012 ; Defaut 2014a). De plus, des études phylogénétiques antérieures ont suggéré que la sous-famille est relativement récente (Song et al., 2015), tout en montrant que les relations au sein de la sous-famille et sa biogéographie demeurent difficiles à résoudre (Fries et al. 2007, Chapco & Contreras 2011). Les incohérences phylogénétiques mises en évidence par les premiers marqueurs moléculaires, combinées à la présence persistante d'espèces cryptiques et à la complexité des relations intergénériques (Husemann et al., 2013 ; Defaut 2014b), font des Oedipodinae un modèle d'étude privilégié. Le recours au séquençage complet des génomes mitochondriaux, désormais facilité par les technologies de séquençage de nouvelle génération (NGS), offre une perspective nouvelle et puissante pour clarifier leur systématique (Cameron, 2014 ; Crampton-Platt et al., 2016).

3. Oedipodinae : diversité, écologie et défis taxonomiques

3.1. Caractéristiques générales et distribution

Les Oedipodinae Walker, 1871 (Orthoptera : Acrididae) (Cigliano et al., 2025), également connus sous le nom de criquets à ailes colorées (band-winged grasshoppers) (Fries et al., 2007 ; 2016 ; Gupta et al., 2019), constituent une sous-famille d'orthoptères caelifères de la famille des Acrididae (Cigliano et al., 2025). Ils sont répartis sur les principaux continents, ce qui en fait la sous-famille la plus cosmopolite des 28 sous-familles des Acrididae (Song et al., 2018 ; Cigliano et al., 2025). Cette sous-famille représente un groupe diversifié avec plus de 1000 espèces/sous-espèces valides, 138 genres et 16 tribus (Cigliano et al., 2025). Elle constitue la quatrième sous-famille d'Acrididae la plus riche en espèces dans le monde et la plus diversifiée en Algérie (Song et al., 2018 ; Sofrane et al., 2022 ; Louveaux et al., 2023). En Algérie, la sous-famille comprend 58 espèces connues appartenant à 18 genres (Louveaux et al., 2023). Parmi les Oedipodinae, on compte plusieurs ravageurs majeurs, tels que le criquet migrateur (*Locusta migratoria*), le criquet pèlerin australien (*Chortoicetes terminifera*) et le criquet à ailes claires (*Camnula pellucida*) (Fries et al., 2007).

Les criquets, y compris les Oedipodinae, constituent des herbivores dominants et représentent une composante omniprésente des prairies du monde entier (Uvarov, 1966 ; Mitchell et Pfadt, 1974 ; Gangwere et al., 1997 ; Cigliano et al., 2000 ; Guo et al., 2006). Ils occupent une place écologique essentielle dans les écosystèmes terrestres en tant que consommateurs primaires d'herbacées et proies pour divers prédateurs (Joern & Gaines, 1990 ; Belovsky & Slade, 1993), soutenant ainsi d'autres composantes biologiques de l'écosystème (Belovsky et Slade, 1993). Les criquets constituent également d'excellents indicateurs de l'utilisation du paysage car ils sont écologiquement sensibles tout en demeurant suffisamment mobiles et abondants pour servir de bioindicateurs (Samways & Sergeev, 1997 ; Gebeyehu & Samways, 2002 ; Bazelet & Samways, 2014). Cependant, leur importance écologique s'accompagne d'un impact économique potentiellement majeur (Sultana et al., 2022), particulièrement lors de pullulations acridiennes susceptibles de provoquer des pertes agricoles significatives, notamment dans les zones arides et semi-arides (Bughio et al., 2012 ; Latchininsky, 2013 ; Hou et al., 2020).

3.2. Caractéristiques morphologiques et adaptations écologiques

Les Oedipodinae se distinguent des autres sous-familles d'Acrididae par plusieurs traits morphologiques spécifiques. Leur corps est généralement robuste et bien adapté aux environnements ouverts et arides. La structure des ailes est particulièrement remarquable, avec des ailes postérieures souvent colorées de teintes vives, servant à la fois pour la communication et la dissuasion des prédateurs. De plus, la forme et la texture du pronotum varient considérablement entre les espèces, constituant un critère important pour l'identification taxonomique (Dirsh, 1965 ; Uvarov, 1966 ; Otte, 1984).

Ces caractéristiques morphologiques jouent un rôle clé dans l'adaptation écologique des Oedipodinae. Leur coloration cryptique permet de se fondre dans leur environnement, offrant un camouflage efficace contre les prédateurs (Uvarov, 1966 ; Baños-Villalba et al., 2018). Leur régime alimentaire est principalement composé de graminées, bien que certaines espèces montrent des préférences pour des plantes spécifiques en fonction de leur habitat. En termes de cycle de vie, la plupart des Oedipodinae suivent un développement saisonnier influencé par les conditions climatiques, ce qui leur permet d'exploiter efficacement les ressources disponibles dans leur écosystème (Otte, 1984).

3.3. Région de Biskra : un carrefour écologique

La région de Biskra illustre parfaitement la complexité écologique des milieux où prospèrent les Oedipodinae (Harrat & Moussi, 2014). Située à la jonction du nord méditerranéen et du sud saharien, cette région se distingue par un climat aride à semi-aride, caractérisé par des températures estivales élevées et des précipitations faibles et irrégulières (ONM 2020). Son relief contrasté, alternant zones désertiques, formations steppiques et oasis, engendre une hétérogénéité écologique notable, favorisant une diversité d'habitats et influençant directement la répartition spatiale des espèces (Moussi et al., 2011 ; Deghiche-Diab et al., 2020). Cette mosaïque d'habitats offre un cadre exceptionnel pour comprendre les mécanismes d'adaptation et de spéciation au sein du groupe.

Les particularités environnementales de Biskra conditionnent la distribution des Oedipodinae, qui privilégient certains types d'habitats en fonction de leurs besoins écologiques. Par exemple, certaines espèces sont principalement associées aux milieux ouverts et secs, tandis que d'autres se trouvent en bordure d'oasis ou dans des zones présentant une végétation plus dense et une disponibilité hydrique accrue. Les fluctuations climatiques influencent également les cycles de vie et les comportements des espèces, notamment en ce qui concerne leur reproduction et leurs migrations saisonnières (Doumandji et al., 2006 ; Moussi et al., 2011).

D'un point de vue biogéographique, la région de Biskra occupe une position stratégique en tant que zone de transition entre le nord méditerranéen et le sud saharien. Ce rôle de carrefour écologique favorise la rencontre entre des espèces d'origines diverses, contribuant ainsi à une richesse spécifique notable. Cette position géographique pourrait également jouer un rôle déterminant dans l'évolution des populations locales, en facilitant les échanges génétiques entre populations septentrionales et méridionales, ou au contraire, en créant des barrières écologiques favorisant l'isolement reproducteur et la spéciation allopatrique (Le Houérou, 2009 ; Blondel et al., 2010).

3.4. Historique, évolution de la taxonomie des Oedipodinae et défis actuels

L'histoire taxonomique des Oedipodinae remonte aux premières descriptions établies par les pionniers de l'entomologie. Initialement, ces criquets ont été classés sur la base de caractères morphologiques visibles, tels que la forme du corps, la structure des ailes et les motifs de coloration (Dirsh, 1975). Ces premières tentatives de classification ont permis de regrouper les espèces partageant des caractéristiques communes, bien que les critères

employés fussent parfois subjectifs et dépendants des outils d'observation disponibles à l'époque (Mayr, 1982).

Avec l'évolution des connaissances, les critères de classification des Oedipodinae ont considérablement changé. La taxonomie traditionnelle, fondée essentiellement sur la morphologie externe, a progressivement intégré des approches plus complexes, incluant des analyses comportementales, écologiques et surtout moléculaires (Faye, 2017). L'essor des techniques de biologie moléculaire a permis de comparer les séquences ADN entre différentes espèces, révélant parfois des divergences insoupçonnées entre des taxons morphologiquement proches (Scarpa, 2013). Cette transition a ainsi contribué à une révision en profondeur des relations phylogénétiques au sein des Oedipodinae.

Les révisions taxonomiques récentes ont mis en évidence plusieurs conflits, notamment entre les classifications fondées sur les caractères morphologiques et celles basées sur les données génétiques (Fries et al., 2007 ; Husemann et al., 2012 ; Defaut, 2014b ; Song et al., 2018). Dans certains cas, des espèces historiquement considérées comme distinctes se sont révélées être des variantes d'un même taxon, tandis qu'inversement, d'autres espèces morphologiquement similaires ont été divisées en plusieurs entités distinctes sur la base de leur ADN (Hillis et al., 1996). Ces controverses ont conduit à des propositions de réorganisation taxonomique, dont certaines restent aujourd'hui débattues (Chapco & Litzberger, 2001 ; Bugrov et al., 2006 ; Song et al., 2018).

La phylogénie des Oedipodinae fait l'objet de nombreuses études moléculaires (Petit, 2005 ; Fries et al., 2007 ; Liu et al., 2008 ; Chapco & Contreras, 2011 ; Husemann et al., 2012, 2013, 2014, 2015 ; Song et al., 2018 ; Hochkirch et al., 2023). Toutefois, en Algérie, seules deux études ont abordé ce sujet (Moussi et al., 2018 ; Sofrane et al., 2022). Ces travaux reposent sur l'analyse du code-barres ADN combinée à d'autres marqueurs mitochondriaux (CYTB, ND5, 12S) et/ou nucléaires (ITS, 18S, H3). Néanmoins, ces approches moléculaires révèlent parfois une résolution phylogénétique insatisfaisante, accompagnée d'incohérences par rapport à la classification systématique établie (Fries et al., 2007 ; Husemann et al., 2012 ; Song et al., 2018). La taxonomie de cette sous-famille demeure problématique et nécessite une révision approfondie, d'autant plus que les données génétiques disponibles restent lacunaires. L'absence de séquences code-barres ADN pour de nombreux genres et régions géographiques illustre ces lacunes.

Dans ce contexte, une meilleure compréhension de la diversité, de la systématique et de l'évolution des Oedipodinae est indispensable non seulement pour renforcer les stratégies de gestion durable des populations acridiennes, mais aussi pour assurer la préservation des équilibres écologiques (Chapco & Contreras 2011 ; Hochkirch et al., 2023). La région de Biskra, par sa richesse spécifique et sa position biogéographique unique, constitue un terrain d'étude privilégié pour aborder ces questions fondamentales.

4. Problématique et objectifs

Malgré l'importance écologique et économique considérable des Oedipodinae, ainsi que de leur abondance et de leur influence potentielle sur les écosystèmes, la compréhension des relations phylogénétiques au sein de cette sous-famille et de leurs liens avec d'autres sous-familles, particulièrement les Gomphocerinae et les Aridinae, demeurent insuffisamment élucidées. À ce jour, les connaissances disponibles sur les mitogénomes des Oedipodinae restent extrêmement limitées, voire inexistantes à l'échelle nationale, où seule une séquence mitochondriale complète de *Locusta migratoria* (provenant d'Adrar) est répertoriée dans la base de données GenBank.

L'absence de séquences mitochondriales complètes pour les Oedipodinae de l'Algérie représente un vide scientifique majeur, limitant les possibilités de comparaison, de classification phylogénétique fiable et d'évaluation de la diversité génétique locale. Ce déficit entrave également les approches intégratives de la taxonomie moderne, qui combinent données morphologiques et moléculaires. L'acquisition et l'analyse des mitogénomes de ces espèces pourraient ainsi non seulement enrichir les bases de données internationales, mais aussi offrir de nouveaux éclairages sur les relations évolutives au sein de ce groupe.

Face à ce constat, une analyse comparative et phylogénétique des mitogénomes de dix espèces d'Oedipodinae, dont neuf sont séquencées pour la première fois, s'avère essentielle pour combler ce manque de connaissances, renforcer les outils de diagnostic moléculaire et clarifier la position systématique de ces espèces dans un contexte biogéographique saharien.

Dans ce contexte, cette recherche poursuit trois objectifs principaux : i) séquencer et annoter les génomes mitochondriaux complets de dix espèces d'Oedipodinae d'Algérie ; ii) réaliser une analyse comparative de ces mitogénomes afin de mettre en évidence leurs similitudes et leurs divergences ; iii) reconstruire les relations phylogénétiques en intégrant ces dix mitogénomes avec ceux d'autres espèces d'Oedipodinae et de sous-familles apparentées disponibles dans GenBan.

Matériel et Méthodes

Matériel et Méthodes

Ce chapitre décrit en détail le matériel biologique utilisé ainsi que l'ensemble des procédures expérimentales mises en œuvre pour atteindre les objectifs de cette thèse.

1. Présentation de la région d'étude

La région de Biskra est située dans le Sud-Est de l'Algérie septentrionale (environ 34° 51' à 50" Nord, 5° 44' à 50" Est), aux portes du Sahara, plus précisément au sud des monts des Aurès (interieur.gov.dz, 2021 ; ANIREF 2022). La wilaya de Biskra couvre une superficie de 10 246 km² (Direction des travaux publics de la wilaya de Biskra, 2024). Elle constitue une zone de transition entre l'Atlas saharien et les plaines désertiques du Sud, représentant ainsi un véritable espace tampon entre le Tell et le Grand Sud (Selahdja, 2024).

Biskra est caractérisée par un climat désertique chaud (classification de Köppen *Bwh*), avec des étés longs et extrêmement chauds et des hivers relativement doux. La température annuelle moyenne est de 21,8 °C. Les précipitations sont rares, avec une moyenne annuelle d'environ 128,8 mm par an (interieur.gov.dz, 2021)

La région se divise en deux territoires aux caractéristiques géologiques, topographiques et bioclimatiques distinctes. Le premier territoire se trouve au Nord et est délimité par les chaînes montagneuses de l'Atlas, dont l'altitude varie entre 100 et 1 500 m, et se caractérise par une végétation arbustive. Le second territoire se trouve au Sud et correspond à une plaine saharienne à faible altitude avec des contreforts en pente interrompus par des lits d'oueds provenant des montagnes de l'Atlas et disparaissant dans la grande dépression fermée du Chott Melghir. Il se caractérise par des formations steppiques naturelles et des oasis fortement influencées par l'activité humaine (Moussi et al., 2018).

Nos échantillons ont été collectés dans quatre stations : Beni Souik et El Kantara appartiennent à la région du Nord et Bouchagroune et Biskra (chef-lieu de wilaya) appartiennent à la région du Sud.

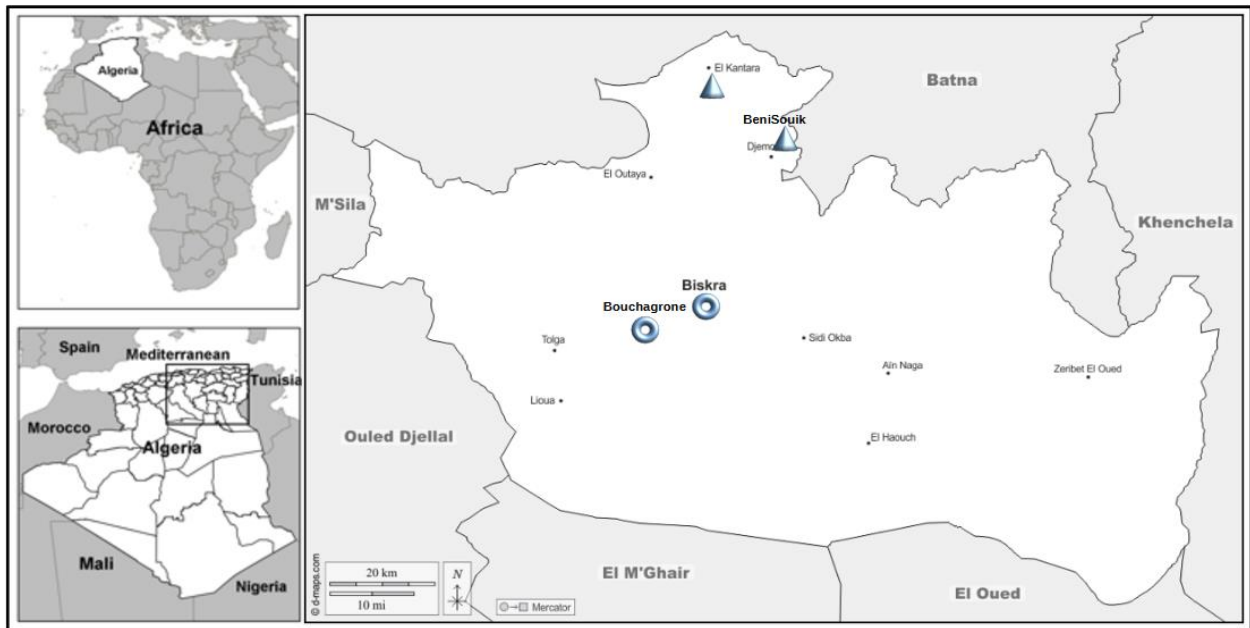


Figure 1. Carte montrant la région d'étude et les sites de collecte des spécimens de la sous-famille Oedipodinae.

2. Échantillonnage

Des spécimens adultes d'espèces d'Oedipodinae ont été collectés dans différents endroits répartis en différents sites de la Wilaya de Biskra : El Kantara, Beni Souik, chef-lieu de wilaya et Bouchagrone. Les sites de collectes sont indiqués dans la figure 1.

Les échantillons ont été capturés à la main ou à l'aide d'un filet fauchoir durant la journée, entre juin et octobre 2019, à l'exception de l'espèce *Leptopternis rothschildi*. Les individus collectés sont placés dans des boîtes portant des étiquettes indiquant la localité et la date de collecte puis transportés au laboratoire de département de biologie de l'université Mohamed KHIDER, Biskra.

L'identification des individus des criquets capturés est basée sur l'utilisation des critères morphologiques les plus caractéristiques tels que : la forme de l'individu, les ailes, le pronotum, les fémurs postérieurs, les organes génitaux et les organes de stridulation (Dirsh, 1956 ; Uvarov, 1966 ; Louveaux & Thami ben Halima 1986). La collecte et la classification taxonomique a été effectuée par Pr. A. Moussi sur des spécimens adultes utilisant les clés : Chopard (1943), Louveaux et al. (2022) et Cigliano et al. (2022). Suite à l'identification morphologique des spécimens, ceux-ci sont parfois utilisés directement pour l'extraction d'ADN, et d'autres fois, ils sont conservés dans de l'éthanol absolu et stockés à -20°C jusqu'à utilisation.

Au total, 27 extraits d'ADN, représentant 15 espèces différentes collectées en divers sites de la région de Biskra, ont été envoyés à la société Biomarke Company (Beijing, Chine). Les génomes mitochondriaux complets de 10 espèces ont été séquencés avec succès et sont indiqués

dans le tableau 2 ; ces derniers constituent le matériau analysé dans le cadre de cette thèse. Concernant les 17 extraits restants, des fragments de gène COX1 de 680 pb ont été obtenus pour 13 d'entre eux, tandis que le séquençage a échoué pour les 4 extraits restants.

Tableau 2. Informations sur les échantillons de cette étude.

Nom de l'espèce	Emplacement	Coordonnées	Altitude (m)	Date de collecte	Conservation des échantillons
<i>Leptopternis rothschildi</i> Bolívar, 1913	Biskra	34°51'16.6"N 5°41'06.1"E	105	2017	Congelé
<i>Locusta migratoria</i> (Linnaeus, 1758)	Biskra	34°52'18.1"N 5°42'02.5"E	121	16/10/2019	Frais
<i>Scintharista notabilis notabilis</i> (Walker, 1870)	Biskra	34°52'18.1"N 5°42'02.5"E	121	16/10/2019	Frais
<i>Sphingonotu ssavignyi</i> Saussure, 1884	Biskra	34°51'17.5"N 5°41'17.9"E	106	26/09/2019	Dans l'éthanol
<i>Aiolopus simulatrix simulatrix</i> (Walker, 1870)	Biskra	34°51'17.5"N 5°41'17.9"E	106	26/09/2019	Dans l'éthanol
<i>Hilethera aeolopoides</i> (Uvarov, 1922)	Bouchagroun	34°44'22.4"N 5°28'06.0"E	161	21/09/2019	Dans l'éthanol
<i>Sphingonotus octofasciatus</i> (Serville, 1838)	BeniSouik	35°05'13"N 5°52'01"E	666	21/06/2019	Dans l'éthanol
<i>Thalpomena coeruleascens</i> Uvarov, 1923	BeniSouik	35°05'13"N 5°52'01"E	666	21/06/2019	Frais
<i>Sphingonotus finotianus</i> (Saussure, 1885)	El Kantara	35°12'40.0"N 5°41'38.0"E	502	18/06/2019	Dans l'éthanol
<i>Acrotylus insubricus insubricus</i> (Scopoli, 1786)	El Kantara	35°12'40.0"N 5°41'38.0"E	502	18/06/2019	Frais

Tous les échantillons ont été collectés par Pr. Abdelhamid MOUSSI.

3. Méthodes

Cette section décrit la méthodologie expérimentale mise en œuvre au laboratoire ainsi que les outils d'analyse utilisés tout au long de l'étude. La stratégie mise en place comprend les étapes suivantes :

- ◆ L'extraction d'ADN et le séquençage de nouvelle génération (NGS),
- ◆ L'assemblage et l'annotation des séquences brutes issues du NGS, et enfin
- ◆ L'exploitation par des analyses comparatives et phylogénétiques des génomes mitochondriaux complets.

3.1. Extraction de l'ADN

L'extraction de l'ADN est une étape de routine dans de nombreuses études moléculaires sur les insectes (Chen et al., 2010). Le choix d'une technique d'extraction d'ADN dépend de plusieurs facteurs, notamment : la source de matériel biologique, la nature du génome (cellulaire, exogène), le nombre de copies de l'acide nucléique dans l'échantillon, les méthodes de biologie

moléculaire utilisées ultérieurement (PCR, séquençage, Southern-blot, ...), la présence de composés interférents, le débit et le coût (Bienvenu, 1999 ; Chen et al., 2010).

L'ADN total a été extrait à partir de tissus musculaires des pattes fémorales plus les muscles thoraciques pour les petits individus. Les muscles striés constituent une bonne source d'extraction d'ADN mitochondriale car les cellules musculaires sont riches en mitochondries.

3.1.1. Choix initial du protocole d'extraction d'ADN et ses limites

Pour notre étude, initialement, nous avons utilisé le kit "REDEExtract-N-Amp™ Tissue PCR Kit" de Sigma-Aldrich. Néanmoins, en raison de son coût élevé, des délais de livraison prolongés et de ses résultats insatisfaisants (avec des échecs de production d'amplicons), nous avons testé la méthode d'extraction d'ADN basée sur le relargage des protéines à force ionique élevée, plus communément appelée technique du salting-out ou au chlorure de sodium saturé (NaCl). Ce protocole, décrit par Paxton et al. en 1996, a été privilégié pour plusieurs raisons : sa rapidité, sa facilité de mise en œuvre et surtout l'absence de produits dangereux comme le phénol, réduisant ainsi les risques d'intoxication.

Cependant, les résultats obtenus avec cette méthode n'ont pas été satisfaisants, comme en témoigne la photo 1. Ce profil révèle un faible rendement et une intégrité d'ADN insuffisante pour les applications en aval (PCR, séquençage), nous a donc conduits à explorer et tester d'autres protocoles d'extraction afin d'obtenir un ADN de meilleure qualité et quantité.

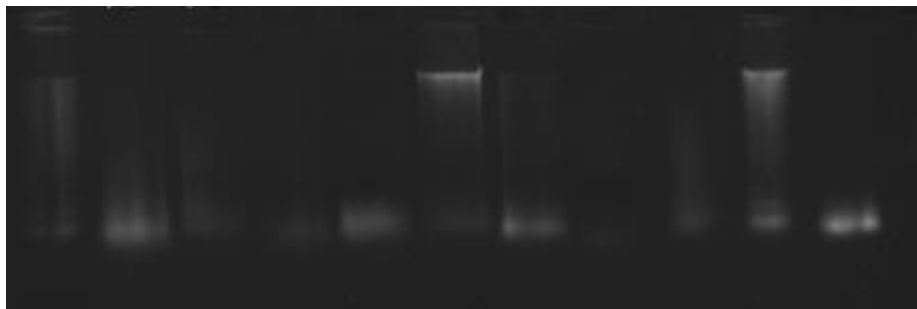


Photo 1. Profil électrophorétique montrant l'intégrité de l'ADN total extrait par le protocole de salting-out. Les extraits ont été migrés sur un gel d'agarose à 0.8% coloré au bromure d'éthidium et visualisés sur UV.

3.1.2. Évaluation de protocoles alternatifs pour l'extraction d'ADN

Face aux limitations du protocole initial, nous avons entrepris d'évaluer l'efficacité de quatre protocoles d'extraction d'ADN alternatifs : protocole 1 (P1) : PVPP/chloroforme (Chl), P2 : SDS/NaCl/Phénol-Chl, P3 : CTAB/Phénol-Chl et P4 : SDS/Phénol-Chl. Ces protocoles sont détaillés en Annexe 1. Tous ces protocoles ont déjà été utilisés pour extraire l'ADN des insectes (Chen et al., 2010 ; Mega & Revers 2011). Le protocole choisi sera celui qui permettra

l'extraction d'ADN en quantité suffisante et de bonne qualité, et assurant une amplification réussie du fragment du gène de la sous-unité 1 de la cytochrome oxydase (COX1).

3.1.3. Critères d'évaluation des protocoles

La concentration et la pureté de l'ADN extrait ont été mesurées à l'aide du spectrophotomètre NanoDrop 8000 (Thermo Scientific, USA). Le NanoDrop est calculé la concentration d'ADN et fournit les rapports de densité optique, A260/A280 et A260/A230, qui déterminent la pureté de l'ADN. La pureté de la solution d'ADN extraite est essentielle, car elle conditionne la fiabilité des analyses ultérieures. Les acides nucléiques ont un spectre d'absorption maximum en UV à 260 nm. L'absorbance est directement proportionnelle à la concentration d'ADN ou d'ARN. Le rapport A260/A280 est couramment utilisé pour évaluer la pureté de l'ADN. Une valeur comprise entre 1,8 et 2,0 indique que l'échantillon est relativement pur et exempt de contamination par des protéines. Le rapport A260/A230 permet de détecter la présence de contaminants organiques et de sels résiduels provenant des tampons d'extraction. Une valeur comprise entre 2,0 et 2,2 est considérée comme acceptable (Desjardins & Conklin, 2010). Ces valeurs seuils sont critiques car elles garantissent la fiabilité des analyses moléculaires en aval et la reproductibilité des résultats de séquençage.

Intégrité de l'ADN : outre les ratios d'absorbance, il est important de vérifier l'intégrité physique de l'ADN extrait, c'est-à-dire qu'il ne soit pas dégradé ou fragmenté. Cela peut être évalué par électrophorèse sur gel d'agarose.

Amplification du gène COX1 par PCR

L'amplification par PCR (Polymerase Chain Reaction) est une technique moléculaire puissante permettant de produire plusieurs millions ou milliards de copies d'un fragment d'ADN spécifique à partir d'un échantillon initial contenant très peu de matériel génétique. Les amorces utilisées sont (Husemann et al., 2012) :

COX1-F COI CCATCTTACCGCAA AATGAT
COX1-R COI CTG GGTGWCCAAAGA ATCAAA

❖ Préparation du mélange réactionnel pour PCR

Mix de PCR	Quantité (en µl)
✓ ADN	100µg (calculer en fonction de la concentration de l'ADN)
✓ Tampon de <i>Taq</i>	5
✓ <i>Taq</i> polymérase (5 U/ µl)	0,5
✓ Mix de dNTPs (2 mM)	2
✓ Amorce sens (10mM)	1
✓ Amorce antisens (10mM)	1
✓ H ₂ O distillée	QSP

Le volume total est de 50 μ l.

Dans le tube témoin, l'ADN est remplacé par de l'eau distillée.

❖ Déroulement de la PCR

Les tubes contenant le mélange réactionnel à amplifier sont placés dans le thermocycleur (Prime), selon le programme indiqué dans le tableau 3.

Tableau 3. Programme de PCR pour le gène COX1.

Nombre de cycles	Étape	Température (°C)	Durée
1	Dénaturation initiale	94	3 min
30X	Dénaturation	94	30 s
	Hybridation	54	1min
	Elongation	72	1min
1	Elongation finale	72	10 min
	Conservation	4	Indéfiniment

❖ Visualisation des fragments amplifiés

Une fois la PCR terminée, les produits d'amplification sont analysés par électrophorèse sur gel d'agarose à 1%. Dans chaque puits, un mélange constitué de 6 μ l de produit d'amplification et 4 μ l de bleu de bromophénol est déposé, ainsi qu'un puits est réservé à 3 μ l de marqueur de poids moléculaire. Ensuite, le système est soumis à une tension électrique initiale de 30 V pendant 10 minutes, puis la tension est augmentée à 100 V pendant 30 minutes supplémentaires.

3.1.4. Optimisation du protocole de Chen et al. (2010)

D'après les résultats obtenus, le protocole de Chen et al. (2010) s'est avéré le plus approprié et a été sélectionné. Cependant, dans le but d'optimiser ce protocole selon nos conditions expérimentales, certains ajustements y ont été apportés. Les étapes suivantes décrivent les modifications qui ont été effectuées sur le protocole initial.

- ✓ Pour garantir une extraction optimale de l'ADN à partir des différents échantillons, un broyage préalable est nécessaire. Chaque échantillon a été congelé dans de l'azote liquide puis rapidement réduit en une poudre fine dans des micro-tubes à l'aide d'un broyage manuel. Cette étape de broyage intense vise à désintégrer au maximum les

structures cellulaires et tissulaires, facilitant ainsi la libération et la récupération ultérieure de l'ADN lors de l'extraction.

- ✓ Afin de favoriser une digestion efficace des protéines, la température d'incubation avec la protéinase K a été augmentée à 55 °C pendant 2 heures, avec un vortexage des tubes toutes les 5 minutes pour assurer un brassage optimal des échantillons avec la protéinase K, enzyme responsable de la dégradation des protéines.
- ✓ Suite à l'ajout d'éthanol absolu préalablement refroidi à -20 °C, le mélange a été placé au congélateur à la même température pendant 30 minutes. Cette étape de refroidissement prolongé favorise une meilleure précipitation des acides nucléiques présents dans la solution, facilitant ainsi leur récupération ultérieure.

3.2. Séquençage, assemblage et annotation de mitogenomes

Les extraits d'ADN obtenus ont été envoyés aux services de la société Biomarker Company à Beijing en Chine pour le séquençage de l'ADN, réalisé en collaboration avec le professeur Yuan Huang de l'université Shaanxi Normal en Chine. Le séquençage à haut débit des dix génomes mitochondriaux de toutes les espèces a été réalisé sur un système Illumina HiSeq 2500. Pour chaque échantillon, une librairie¹ d'ADN a été constituée générant environ 4 Gb de données brutes, avec des lectures « reads² » d'une longueur moyenne de 150 pb.

L'assemblage *de novo* des lectures obtenues a été réalisé à l'aide de BLAST (Gertz et al., 2006) et de MitoZ 2.4 (Meng et al., 2019). Dans un premier temps, les reads sont assemblés en contigs, puis ces contigs sont combinés en scaffolds, et enfin les scaffolds sont assemblés pour obtenir la séquence complète.

L'annotation génomique est une étape fondamentale en génomique qui consiste à identifier, localiser et caractériser les éléments fonctionnels d'un génome, notamment les gènes, leurs structures (exons, introns) et les séquences régulatrices qui contrôlent leur expression. En attribuant une fonction biologique à ces éléments, l'annotation génomique est cruciale pour déchiffrer le rôle des séquences d'ADN et pour mieux comprendre les processus biologiques sous-jacents. Cette démarche s'appuie sur des algorithmes bioinformatiques avancés, ainsi que

¹ Librairie est l'ensemble des fragments d'ADN que l'on veut séquençer; ensemble de fragments d'ADN ou d'ARN préparés et modifiés (avec des adaptateurs, des amorces et des index) à partir d'un échantillon original, afin de pouvoir être séquençés en parallèle sur un séquenceur de nouvelle génération (NGS).

² lecture « reads »: est un fragment d'ADN ou d'ARN séquençé, résultant d'une fragmentation aléatoire de l'échantillon initial

sur des bases de données génomiques spécialisées, permettant d'automatiser et d'affiner la prédiction des éléments codants et non codants (Yandell & Ence, 2012 ; Salzberg, 2019).

L'annotation des séquences assemblées a été effectuée à l'aide de plusieurs logiciels et outils web. Pour identifier et analyser les ARNt dans les séquences complètes des génomes mitochondriaux concaténés, deux logiciels nécessitant seulement une analyse en ligne ont été employés : le MITOS WebServer (Bernt et al., 2013) et le tRNAscan-SE 1.21 (Lowe & Chan, 2016). Ces logiciels ont permis de déterminer plusieurs caractéristiques des ARNt, notamment leur position relative, leur longueur, leur anticodon et leur structure secondaire. La localisation des gènes codant pour les ARN ribosomiques a été identifiée à l'aide de MitoZ 2.4 et de MITOS WebServer. L'annotation des gènes codant pour des protéines (PCG) a été réalisée en utilisant le logiciel Geneious R10 (Biomatters, Auckland, New Zealand) (Kearse et al., 2012).

Les cartes du mitogénome des dix espèces étudiées ont été générées à l'aide du serveur en ligne CG View (Grant & Stothard, 2008) <https://proksee.ca/>, avec des paramètres par défaut.

Pour un accès public et une facilité de référence, les dix génomes mitochondriaux séquencés dans le cadre de cette étude ont été déposés dans la base de données GenBank. Chaque séquence y a reçu un numéro d'accèsion unique, permettant son identification, sa consultation et son référencement. L'ensemble de ces numéros d'accèsion est répertorié dans le tableau 1 de l'annexe 2.

3.3. Analyse de séquences

Des études comparatives du génome mitochondrial chez différentes espèces d'insectes peuvent révéler des informations précieuses sur leur évolution, leur biogéographie et leurs adaptations écologiques.

Notre recherche a examiné plusieurs aspects génomiques clés dans le but de comprendre la variabilité génétique, reconstruire l'évolution des espèces et déterminer leurs relations phylogénétiques. Les caractéristiques analysées incluent :

- ✓ L'étendue du génome et la composition en nucléotides ;
- ✓ L'architecture génomique, englobant la quantité, la nature, la séquence et la répartition des gènes sur le génome circulaire ;
- ✓ Les préférences d'utilisation des codons pour l'encodage des acides aminés, ainsi que les taux de mutations ;
- ✓ La région non codante (la présence et la taille des régions intergéniques et régulatrices).

Cette étude a été menée à l'aide de divers logiciels et en s'appuyant sur plusieurs outils en ligne.

L'analyse de la composition en nucléotides des dix nouveaux génomes mitochondriaux a été effectuée avec le logiciel MEGA X (Kumar et al., 2018). L'asymétrie des brins a été calculée en utilisant les formules (Perna et Kocher, 1995) :

- $AT\text{-skew} = (A-T)/(A+T)$
- $GC\text{-skew} = (G-C)/(G+C)$

Dans ces formules, A, C, G et T représentent les fréquences relatives de chaque base nucléotidique, de telle sorte que zéro indique un équilibre parfait et 1 ou -1 indique un biais total.

L'organisation génique de l'AND mitochondrial présente trois configurations possibles : les gènes peuvent être adjacents (sans espacement), se chevaucher sur quelques nucléotides, ou être séparés par des séquences non codantes appelées espaceurs intergéniques de longueur variable. Les espaceurs intergéniques et les régions de chevauchement entre les gènes ont été évalués manuellement.

Le calcul du biais d'usage du codon (Relative Synonymous Codon Usage, RSCU) est une méthode utilisée pour évaluer la fréquence d'usage des codons synonymes pour un acide aminé donné par rapport à leur fréquence attendue si tous les codons synonymes étaient utilisés de manière égale (Sharp et al., 1986 ; Xu et al., 2008). Le biais d'usage du codon a été calculé à l'aide de MEGA version X (Kumar et al., 2018) pour les dix mitogénomes étudiés.

Dans le domaine de l'évolution moléculaire, l'un des outils puissants pour comprendre les mécanismes de l'évolution des séquences d'ADN, reconstruire les arbres phylogéniques et identifier les exons codant pour les protéines consiste à estimer les taux de substitution non synonymes et synonymes³ (Zhang & Yu, 2006). Les substitutions synonymes (Ks) est une mesure importante pour comprendre l'évolution des séquences d'ADN et les forces évolutives qui façonnent la diversité génétique (Lopez et al., 2002). Par ailleurs, en raison de leur relative constance dans le temps, peuvent être utilisées comme une horloge moléculaire pour dater le temps évolutif d'espèces étroitement apparentées (Nei & Gojorborit, 1986).

³ $K_a = \text{taux de substitution non synonyme/site}$ où les substitutions non synonymes sont des changements de nucléotides qui modifient la séquence protéique ;

$K_s = \text{taux de substitution synonyme/site}$ où les substitution synonyme, substitutions silencieuses, sont des changements de nucléotides qui ne modifie pas l'acide aminé dans la protéine (Choudhuri, 2014 ; Jeffares et al., 2015).

Le rapport Ka/Ks (noté ω), également appelé dN/dS, est largement utilisé comme estimateur de la force de sélection pour l'évolution des séquences d'ADN. Il compare les taux de mutations non synonymes et synonymes dans les gènes codant pour des protéines (Hurst, 2002 ; Zhang & Yu, 2006, Mugal et al., 2013). Un rapport $\omega > 1$ indiquant une sélection positive, $\omega < 1$ indiquant une sélection purifiante (négative) et ω proche de 1 indiquant une mutation neutre (Zhang & Yu, 2006 ; Jeffares et al., 2015). Le logiciel DnaSP v. 6 (Rozas et al., 2017) a permis de déterminer les taux de substitution synonymes (Ks) et non synonymes (Ka) des gènes codant pour des protéines (PCG) et le ratio Ka/Ks (ω), indicateur du taux d'évolution des PCG, a été calculé en Excel.

Le score GRAVY (Grand average of hydropathicity) est utilisé pour déterminer la valeur d'hydrophobie d'un peptide ou protéine, qui calcule la somme des valeurs d'hydropathie de tous les acides aminés d'une protéine divisée par le nombre total de résidus qu'elle contient. Une valeur GRAVY positive indique une hydrophobie tandis qu'une valeur négative signifie un comportement hydrophile (Kyte & Doolittle, 1982). La valeur moyenne d'hydropathie pour chaque protéine de l'étude a été calculée l'aide de Galaxy (<http://www.gravy-calculator.de/index.php>), consulté le 10 septembre 2023.

L'analyse des régions non codantes a porté sur la recherche de structures secondaires potentiellement impliquées dans les mécanismes de réplication ou de régulation transcriptionnelle, ainsi que sur l'identification de séquences répétitives directes et inversées. La prédiction des structures secondaires en boucle-tige de la région riche en A+T a été réalisée à l'aide du logiciel Mfold (Zuker, 2003), accessible en ligne (<https://www.unafold.org/mfold/applications/dna-folding-form.php>). L'identification des répétitions en tandem, incluant leur localisation, leur fréquence et leur longueur, a été effectuée avec le programme Tandem Repeat Finder (Benson, 1999) (<https://tandem.bu.edu/trf/trf.html>), en appliquant les paramètres par défaut.

3.4. Analyse phylogénétique

Suite à l'obtention et à l'annotation des génomes mitochondriaux complets, une analyse phylogénétique approfondie a été menée. La phylogénie, qui étudie les relations évolutives entre des groupes d'organismes (Ziemert & Jensen, 2012) ou de taxons, tels que des espèces, des genres ou des familles, y compris l'ordre de ramification et parfois les temps de divergence (Patwardhan et al., 2014). La phylogénétique est la science des constructions phylogénétiques et l'arbre phylogénétique est le résultat de cette construction (Darlu et al., 2019).

L'objectif de cette étude phylogénétique est de déterminer la position évolutive des espèces nouvellement séquencées au sein de la sous-famille des Oedipodinae, d'examiner leurs relations avec des espèces étroitement apparentées et d'éclaircir les liens phylogénétiques existant entre les sous-familles Oedipodinae, Acridinae et Gomphocerinae.

Pour atteindre ces objectifs, une analyse de 153 mitogénomes représentant 113 espèces distinctes a été réalisée. Dix espèces de la sous-famille Oedipodinae ont fait l'objet d'un séquençage original dans le cadre de ces travaux, tandis que les 143 mitogénomes restants ont été récupérés de la base de données GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) via des recherches Basic Local Alignment Search Tool (BLAST) effectuées dans la base de données nucléotidiques du National Center for Biotechnology Information (NCBI). L'analyse comprend l'ensemble des séquences d'Oedipodinae disponibles jusqu'au 25/11/2024 (n=81), à l'exception de *Locusta migratoria*, où le nombre de séquences est très important. Par ailleurs, des séquences des sous-familles Acridinae (n=13) et Gomphocerinae (n=47) ont été incorporées à l'analyse en tant que groupes internes, leur proximité phylogénétique avec les Oedipodinae étant documentée par les études de Chapco & Contreras (2011) et Song et al. (2018). De plus, deux espèces ont été utilisées comme hors groupe (outgroups): *Ommexecha virens* Serville, 1831 (NC_020778) et *Tristira magellanica* (Bruner, 1900) (NC_020773), comme détaillé dans le tableau 1 de l'annexe 2. Quatre ensembles de données différents ont été préparés, **i**) 13 PCG (PCG123), **ii**) 13 PCG utilisant uniquement les positions 1 et 2 des codons (PCG12), **iii**) 13 PCG+2ARNr (PCG+ARNr) et **iv**) 13 PCG+2 ARNr+22 ARNt (37 gènes). La saturation de séquence de chaque ensemble de données a été évaluée à l'aide du test de saturation de substitution basée sur le test de Xia et al. (2003) tel qu'implémenté dans DAMBE v7.3.11 (Data Analysis in Molecular Biology and Evolution) (Xia, 2018).

Une procédure analytique standard pour l'analyse phylogénétique consiste à : sélectionner et télécharger les entrées GenBank, extraire les gènes cibles (pour les ensembles de données multigéniques, tels que les génomes d'organelles) et/ou extraire d'autres données, l'alignement des séquences, l'optimisation de l'alignement, la concaténation des alignements (pour les ensembles de données multigéniques), sélection des schémas de partitionnement et des modèles évolutifs les mieux adaptés, reconstruction de la phylogénie et enfin visualisation et annotation du phylogramme (Smith, 2015). PhyloSuite (Zhang et al., 2020) est un outil polyvalent conçu pour combiner l'ensemble des étapes d'analyse phylogénétique décrites ci-dessus au sein d'un flux de travail unifié. Il intègre divers algorithmes et fonctionnalités – de la gestion des séquences à la reconstruction phylogénétique – tout en offrant une interface conviviale qui ne requiert pas de compétences avancées en programmation.

L'ensemble des étapes de construction du phylogramme a été exécuté à l'aide du pipeline intégré de PhyloSuite. La procédure débute par la sélection de la fonction « Multi-gene phylogeny », suivie des étapes détaillées ci-après :

✓ **Téléchargement et préparation des séquences**

Pour construire l'arbre phylogénétique, nous avons d'abord préparé un fichier contenant les numéros d'accèsion des séquences sélectionnées à partir de la base de données GenBank, accessible via le site du NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Ces identifiants ont ensuite été copiés dans la zone de saisie dédiée de PhyloSuite, permettant ainsi l'extraction automatique des séquences. Après avoir lancé le processus de téléchargement via la fonction « Démarrer », nous avons également importé, par glisser-déposer, les fichiers au format GenBank (.gb) correspondant aux dix nouvelles séquences générées au cours de cette étude.

✓ **Normalisation des séquences**

Cette fonction comporte deux aspects principaux : la première consiste à normaliser les noms de gènes synonymes et la seconde à identifier les annotations problématiques. Par exemple, dans les mitogénomes, les deux copies de trnS et trnL sont souvent confondues. Ces deux ARNt ré-annotent avec ARWEN (<http://130.235.46.10/ARWEN/>), semi-automatique.

✓ **Extraction de séquences**

PhyloSuite génère un dossier de résultats contenant un fichier d'ordre des gènes et plusieurs tableaux statistiques. Ces éléments sont utiles à différentes fins : certains sont conçus pour des études comparatives, tandis que d'autres sont destinés à des analyses en aval.

✓ **Alignements multiples de séquences**

L'alignement des séquences est extrêmement important car elle établit les hypothèses d'homologies primaires qui seront testées lors de l'analyse phylogénétique. MAFFT est un programme d'alignement de séquences multiples (Multiple sequence alignment, MSA) caractérisé par sa précision, sa vitesse et son utilité dans des situations pratiques (Katoh & Standley, 2013). Les séquences ont été alignées avec MAFFT (Katoh & Standley, 2013), pour les PCG en utilisant le mode d'alignement des codons (la procédure est que les séquences nucléotidiques sont traduites en séquences d'acides aminés utilisant le tableau 5 de code génétique mitochondrial des invertébrés, alignées par MAFFT, puis retraduites en nucléotides) et pour les ARN en utilisant le mode d'alignement normal.

✓ **Optimisation de l'alignement**

La qualité des alignements est cruciale (Ganser et al., 2022). Il a été démontré que la suppression des régions mal alignées d'un alignement augmente la précision et la qualité des analyses ultérieures. Une telle phase de découpage d'alignement est compliquée dans les analyses phylogénétiques à grande échelle qui traitent des milliers d'alignements. trimAl, un outil de découpage automatisé des alignements, particulièrement adapté aux analyses phylogénétiques à grande échelle. trimAl peut prendre en compte plusieurs paramètres, seuls ou en combinaisons multiples, pour sélectionner les positions les plus fiables dans l'alignement (Capella-Gutiérrez et al., 2009). L'application trimAl procède au nettoyage automatique des alignements multiples de séquences en détectant et supprimant les régions d'alignement ambiguës ou erronées, optimisant ainsi la robustesse de l'alignement résultant.

✓ **Concaténation de séquences**

Les séquences des différents gènes sont ensuite concaténées en un fichier unique, conformément aux jeux de données retenus pour les analyses phylogénétiques.

✓ **Stratégie de partitionnement optimale et sélection du modèle**

Dans les analyses phylogénétiques, il est important de prendre en compte les variations des taux et des schémas d'évolution entre les sites (Kumar et al., 2012). Le partitionnement tente d'y parvenir en estimant des modèles indépendants d'évolution moléculaire pour des sous-ensembles de sites considérés comme ayant évolué de manière similaire. Choisir un bon schéma de partitionnement peut s'avérer complexe, car le nombre de schémas possibles peut être extrêmement important (Lanfear et al., 2017). PartitionFinder 2 est un programme permettant de sélectionner automatiquement les schémas de partitionnement et les modèles d'évolution les plus adaptés aux analyses phylogénétiques.

Le schéma de partitionnement le mieux adapté et les modèles de substitution de nucléotides correspondants pour l'ensemble de donnée a été déterminé avec PartitionFinder v. 2.1.1 (Lanfear et al., 2017).

✓ **Reconstruction de l'arbre phylogénétique**

Les résultats de PartitionFinder2 ont été utilisés pour reconstruire les arbres phylogénétiques.

• **Par la méthode du maximum de vraisemblance (ML)**

La méthode du maximum de vraisemblance (Maximum Likelihood, ML) constitue un cadre d'inférence statistique largement utilisé en phylogénie moléculaire pour estimer les

paramètres d'un modèle probabiliste de génération des séquences. Grâce aux avancées technologiques en informatique, elle est devenue une approche pratique et puissante pour l'analyse de données génétiques complexes (Kishino & Hasegawa, 2001). Le principe de cette méthode repose sur la recherche de l'arbre phylogénétique le plus vraisemblable, c'est-à-dire celui qui, selon un modèle évolutif donné, a le plus de chances d'avoir produit les séquences observées (Ludwig et al., 2011). Bien que conceptuellement simple, la méthode fournit des estimations robustes, dotées de bonnes propriétés statistiques, ce qui explique sa large adoption dans les études évolutives modernes (Dhar & Minin, 2016).

Les analyses ML ont été réalisées avec IQ-TREE 1.7 (Nguyen et al., 2015) avec 5000 bootstraps ultrarapides et le test du rapport de vraisemblance approximatif (SH-aLRT) avec 1000 répliqués.

- **Par la méthode bayésienne (BI)**

L'inférence bayésienne combine les informations a priori et la vraisemblance des données pour générer la probabilité postérieure des arbres phylogénétiques. Cette approche offre une interprétation probabiliste directe des résultats et permet l'intégration de connaissances préalables. Associée aux algorithmes Markov Chain Monte Carlo (MCMC), elle utilise une chaîne de Markov pour échantillonner l'espace des paramètres et estimer la distribution de probabilité postérieure avec une précision proportionnelle au nombre d'itérations (Huelsenbeck & Ronquist, 2001).

Les analyses BI ont été réalisées avec Mr Bayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012). Ici, deux exécutions simultanées avec quatre chaînes ont été réalisées sur 10 millions de générations, échantillonnées tous les 1000 arbres. Les 25 % initiaux d'arbres de chaque exécution ont été éliminés en tant que burn-in et les probabilités postérieures (PP) ont été calculées dans un arbre consensus.

- ✓ **Visualisation et annotation de l'arbre phylogénétique**

Après avoir obtenu les arbres phylogénétiques à partir des analyses ML et BI, ces arbres ont été visualisés et annotés à l'aide de l'outil en ligne iTOL (<https://itol.embl.de/>) (Letunic & Bork, 2021).

Résultats

Résultats

Le développement des technologies de séquençage de nouvelle génération, associé à celui des pipelines bioinformatiques, facilite l'assemblage de haute qualité des génomes mitochondriaux chez les insectes. L'analyse des lectures Illumina nous a permis de déterminer la structure et l'organisation complètes des mitogénomes de dix espèces de la sous-famille Oedipodinae collectées dans la région de Biskra en Algérie. Ce chapitre présente par conséquent les résultats issus des analyses comparatives et évolutives de ces mitogénomes.

1. Extraction d'ADN (Évaluation de protocoles alternatifs pour l'extraction d'ADN)

L'analyse spectrophotométrique par NanoDrop permet d'obtenir les concentrations d'ADN et d'évaluer sa pureté via les ratios A260/A280 et A260/A230. Ces critères qualitatifs et quantitatifs déterminent la viabilité de l'ADN pour les procédures moléculaires subséquentes et conditionnent la robustesse des résultats analytiques. La spectrophotométrie exploite l'absorption maximale des acides nucléiques à 260 nm pour quantifier l'ADN. Les ratios A260/A280 (1,8-2,0) et A260/A230 (2,0-2,2) permettent d'évaluer respectivement la pureté vis-à-vis des contaminations protéiques et des contaminants organiques/sels résiduels (Desjardins & Conklin, 2010).

Afin de comparer les quatre protocoles d'extraction appliqués aux échantillons de criquets, les concentrations moyennes d'ADN ainsi que les rapports d'absorbance moyens obtenus sont compilés dans le tableau 4.

Tableau 4. Paramètres analysés lors de la comparaison de différentes méthodes d'extraction d'ADN (les moyens du rendement, des concentrations et des taux d'absorption des extraits d'ADN de criquets, obtenus par quatre protocoles d'extraction distincts, en plus du protocole optimisé).

Protocole	Rendement (ng/mg)	Concentration (ng/ μ)	A260/A280	A260/A230
P1. PVPP/Chl	5397.65	1009.2	2.21	1.76
P2. SDS/NaCl/Phé-Chl	496.93	261.84	1.68	1.68
P3. CTAB/Phé-Chl	4480.26	798.07	1.73	1.62
P4. SDS/Phé-Chl	1457.46	281.16	1.76	1.75
P4. SDS/Phé-Chl optimisé	1994.82	400.10	1.89	1.78

Note : P1, P2, P3 et P4 : protocole 1, 2, 3 et 4 ; Phé : phénol; Chl : chloroforme

L'analyse des rendements et des concentrations moyennes d'ADN révèle que le P1 génère les valeurs les plus élevées, tandis que le P2 enregistre les plus faibles performances en termes de rendement et de concentration (Tableau 4). Malgré ces variations, l'ensemble des protocoles testés permet d'obtenir des quantités d'ADN suffisantes pour répondre aux exigences de la PCR, généralement comprises entre 25 et 100 ng par 100 µl de réaction (https://www.agilent.com/files/Mobio/PCR_Reaction_Condition_Guidelines.pdf).

L'analyse des rapports d'absorbance 260/280 obtenus pour les quatre protocoles d'extraction d'ADN révèle de légères variations en termes de pureté des extraits. Les valeurs moyennes observées se situent globalement proches de l'intervalle optimal compris entre 1,8 et 2,0, ce qui indique une faible contamination protéique, en particulier pour le P2. En revanche, les rapports A260/A230 mesurés pour l'ensemble des protocoles demeurent inférieurs à l'intervalle de référence (2,0–2,2), témoignant d'une contamination notable par des composés organiques ou des sels résiduels.

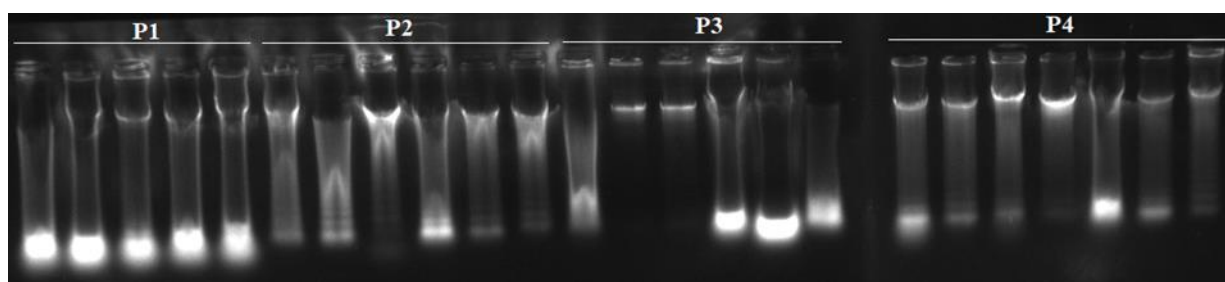


Photo 2. Profil électrophorétique de l'ADN total extrait de criquets par les quatre protocoles testés, révélé sur gel d'agarose à 0,8 % en présence de bromure d'éthidium et visualisé sur UV.

L'analyse électrophorétique sur gel d'agarose révèle des performances contrastées entre les quatre protocoles d'extraction testés (Photo 2). Le P1 produit un rendement élevé d'ADN (bandes intenses), mais sa fragmentation importante est visible par la migration de l'ADN sur une longue distance dans le gel. Le P2 produit majoritairement un ADN dégradé, visible sous forme de bandes diffuses s'étendant vers le bas du gel. Le P3 donne des résultats intermédiaires : bien que les quantités d'ADN extraites soient globalement satisfaisantes, environ la moitié des échantillons présentent des signes de dégradation. À l'inverse, le P4 se distingue par une meilleure performance globale, fournissant un ADN de qualité acceptable avec une intégrité structurelle jugée satisfaisante.

Une fois le profil électrophorétique obtenu, attestant de l'intégrité de l'ADN extrait, l'amplification du fragment de 669 pb du gène COX1 est réalisée uniquement sur l'ADN le moins dégradé pour chaque méthode testée. La photo 3 montre le profil électrophorétique obtenu.

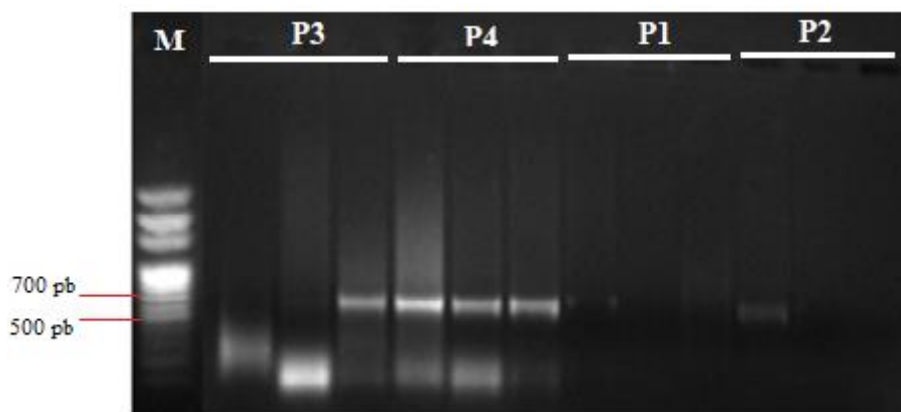


Photo 3. Profil électrophorétique représentant le produit de PCR correspondant au fragment cible de 669 pb du gène COX1. Ces fragments ont été séparés par électrophorèse sur gel d'agarose à 1% et visualisée sur UV après coloration au bromure d'éthidium. M : marqueur de taille.

L'électrophorèse sur gel d'agarose à 1 % révélée au bromure d'éthidium présente les produits d'amplification PCR du fragment COX1 de 669 pb (Photo 3). Une amplification réussie, matérialisée par des bandes uniques et bien définies, est observée pour l'ensemble des échantillons du P4 ainsi que pour un échantillon du P3, bien qu'une intensité réduite soit notée pour l'un des extraits du P2. En revanche, aucune amplification n'est détectée pour les extraits issus du P1.

L'évaluation comparative des quatre protocoles d'extraction (Tableau 4, Photo 2) et des résultats de PCR (Photo 3) conduit au choix du protocole 4 comme méthode optimale. Afin d'améliorer le rendement d'extraction, des modifications sont apportées à ce protocole, générant les profils électrophorétiques présentés en photo 4. La validation de cette optimisation par amplification PCR du gène COX1 est illustrée en photo 5.

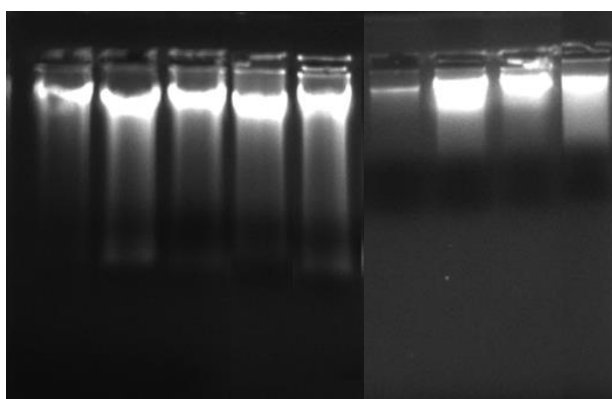


Photo 4. Profil électrophorétique de l'ADN total extrait de criquets par le protocole 2 optimisé, révéle sur gel d'agarose à 0,8 % en présence de bromure d'éthidium et visualisé sur UV.

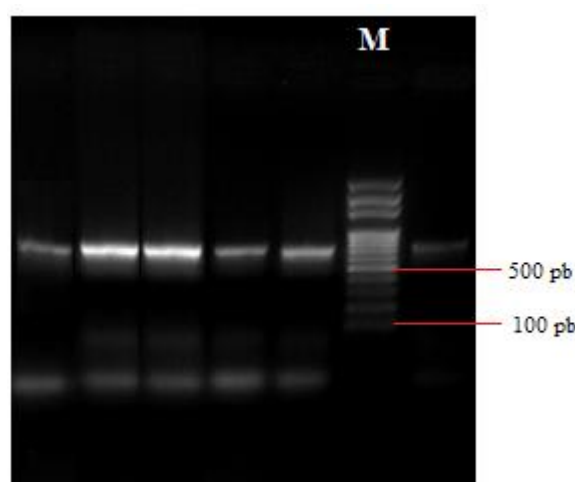


Photo 5. Profile électrophorétique représentant le produit de PCR correspondant au fragment cible de 669 pb du gène COX1. Ces fragments ont été séparés par électrophorèse sur gel d'agarose à 1% et visualisée sur UV après coloration au bromure d'éthidium. M : marqueur de taille.

L'optimisation du protocole 4 améliore considérablement les performances d'extraction. Cette optimisation permet d'obtenir des rendements et des concentrations d'ADN plus élevés (Tableau 4), ainsi qu'une excellente intégrité de l'ADN, comme en témoignent l'intensité des bandes et l'absence de traînées observées sur la photo 5. Une amélioration notable de la pureté est également constatée (Tableau 4), contribuant au succès de l'amplification du fragment du gène COX1. Les résultats du séquençage effectué par Biomarker Company (Chine) confirment l'efficacité du protocole d'extraction optimisé : 23 des 27 extraits d'ADN (85 %) sont séquencés avec succès, permettant l'obtention de 10 génomes mitochondriaux complets et de 13 fragments partiels du gène COX1.

2. Analyses comparatives des dix mitogénomes d'Oedipodinae

La comparaison de séquences complètes de génomes mitochondriaux d'animaux devient de plus en plus courante pour la reconstruction phylogénétique et comme modèle pour l'évolution du génome (Boore et al. 2006). Cette comparaison des génomes mitochondriaux dans les études sur les insectes offre une perspective précieuse sur leur évolution, leur diversité génétique, leur classification et leurs adaptations, tout en ouvrant la voie à des applications biotechnologiques potentielles (Xing et al., 2025).

Nous avons analysé les principales caractéristiques des mitogénomes, notamment leurs compositions nucléotidiques, leurs réarrangements génétiques et leurs taux d'évolution.

2.1. Organisation de mitogénomes

Nous avons séquencé et annoté les génomes mitochondriaux de dix espèces des quatre tribus de la sous-famille Oedipodinae, comme présenté dans le tableau 5.

Tableau 5. Filiation tribale des espèces séquencées dans cette étude.

Tribus	Espèces
Locustini Kirby, 1825	<i>Locusta migratoria</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Scintharista notabilis notabilis</i> (Walker, 1870)
Acrotlyini Johnston 1956	<i>Acrotylus insubricus insubricus</i> (Scopoli, 1786)
Sphingonotini Johnston 1956	<i>Sphingonotus (Sphingonotus) savignyi</i> Saussure, 1884
	<i>Sphingonotus (Neosphingonotus) finotianus</i> (Saussure, 1885)
	<i>Thalpomena coerulescens</i> Uvarov, 1923
	<i>Sphingonotus (Sphingonotus) octofasciatus</i> (Serville, 1938)
Epacromiini Brunner von Wattenwyl, 1893	<i>Hilethera aeolopoides</i> (Uvarov, 1922)
	<i>Aiolopus simulatrix simulatrix</i> (Walker, 1870)
N'est pas classé dans une tribu selon l'OSF	<i>Leptopternis rothschildi</i> Bolívar, 1913

Les mitogénomes des dix espèces étudiées varient en taille de 15603 pb (*S. notabilis*) à 15766 pb (*T. coerulescens*), s'inscrivant dans l'intervalle des séquences observées chez les Oedipodinae (15568 pb, *Locusta migratoria tibetensis*, à 16398 pb, *Bryodema gebleri*) et plus largement chez les Acrididae, tels que : Acridinae [15599 pb (*Acrida cinerea*) à 15758 pb (*Acrida cinerea*)], Gomphocerinae [15561 pb (*Chorthippus dubius*) à 16143 pb (*Chorthippus fallax*)], Catantopinae [15576 pb (*Xenocatantops humilis*) à 16164 pb (*Longzhouacris mirabilis*)], Melanoplinae [15221 pb (*Qinlingacris elaeodes*) à 15981 pb (*Kingdonella pienbaensis*)], Oxyinae [15427 pb (*Oxya japonica*) à 16402 pb (*Oxytauchira brachyptera*)] et Acridoidea, tels que : Tristiridae [16494 pb *Tristira magellanica*], Ommexechidae [15536 pb *Ommexeca virens*] et Pamphagidae [15645 pb (*Sinotmethis amicus*) à 15674 pb (*Filchnerella yongdengensis*)] (ces informations ont été extraites de GenBank jusqu'au 30/07/2024). La région codante de ces génomes mitochondriaux présente une longueur remarquablement stable d'environ 14800 pb. Les séquences non codantes, totalisant entre 839 et 993 pb, sont dispersées dans les mitogénomes, dont une région majeure de 730 à 898 pb, présumée riche en A+T (Figure 2).

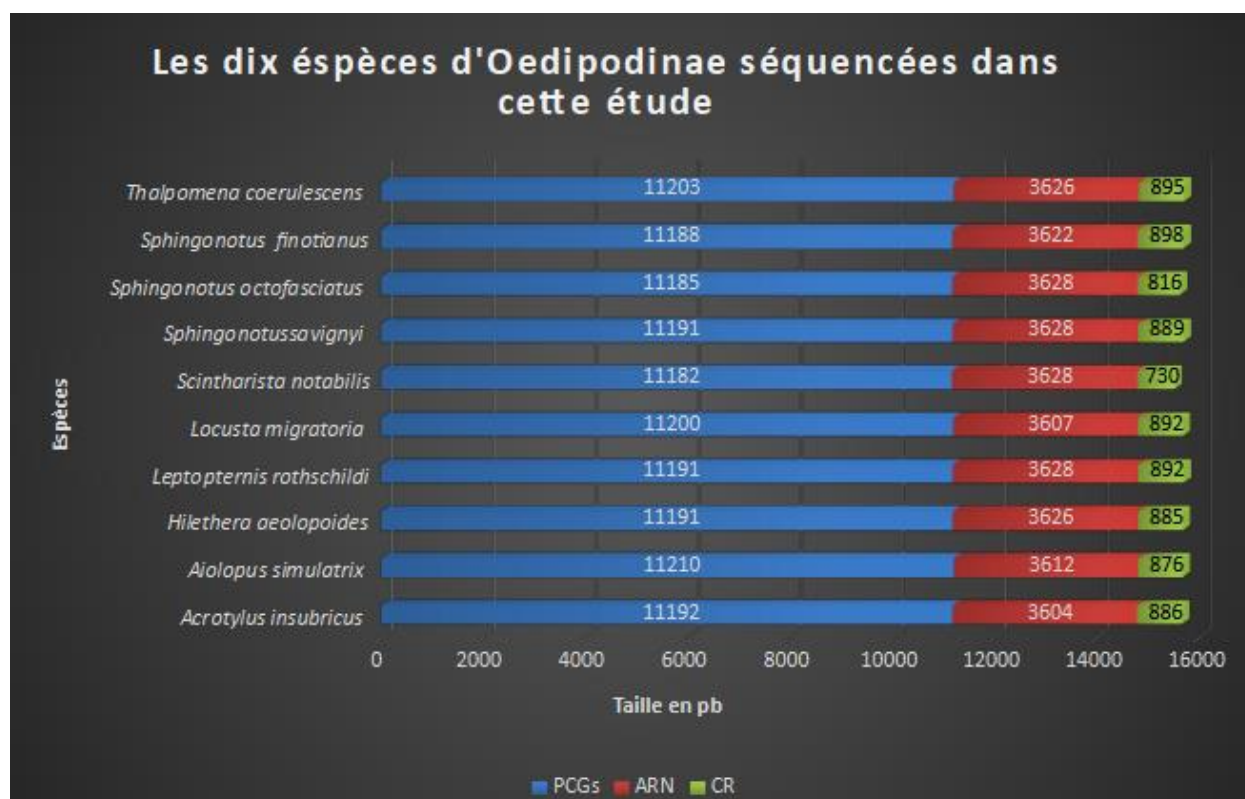


Figure 2. Taille des PCG, des ARN et des régions riches en A+T (CR), respectivement des mitogénomes d'Oedipodinae séquencés dans le cadre de cette étude.

2.1.1. Arrangement du génome

Chaque mitogénome nouvellement séquencé est circulaire compacte et double brin, contenant 37 gènes mitochondriaux : 13 gènes codant pour des protéines (Protein-Coding Genes, PCG), 22 ARN de transfert (ARNt) et deux ARN ribosomiques (ARNr), et une région non codante appelée région riche en A+T. Parmi ces gènes, quatre PCG (ND1, ND4, ND4L et ND5), huit ARNt (trnC, trnF, trnH, trnL1, trnP, trnQ, trnV et trnY) et deux ARNr (lrRNA et srRNA) sont codés sur le brin minoritaire (brin-N), tandis que les 23 autres gènes sont situés sur le brin majoritaire (brin-J). La position et l'orientation des gènes dans les mitogénomes sont présentées dans la figure 3.

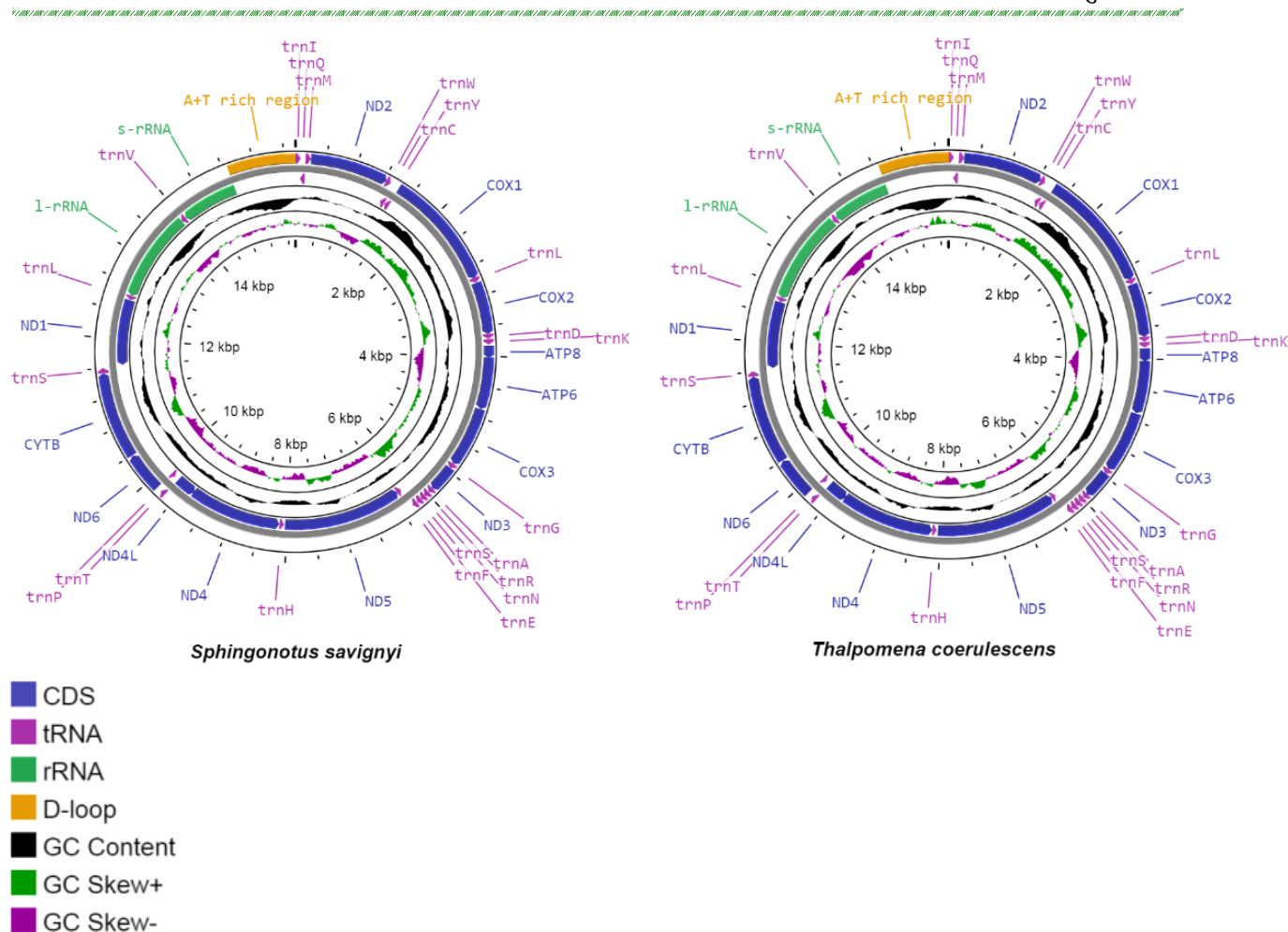


Figure 3. Cartes de dix nouvelles séquences de mitogénomes. La direction de la transcription des gènes est indiquée par les flèches sur les brins. Les gènes d'ARNt sont représentés par les abréviations IUPAC-IUB à une seule lettre pour leur acide aminé correspondant.

Abréviations : ATP6 et ATP8 pour les sous-unités 6 et 8 de l'adénosine triphosphate (ATP) synthase ; COX1–COX3 pour les sous-unités 1–3 du cytochrome C oxydase ; CYTB pour le cytochrome B ; ND1–ND6 et ND4L pour les sous-unités 1–6 et 4 L du nicotinamide adénine dinucléotide hydrogène (NADH) déshydrogénase ; l-ARNr et s-ARNr pour les sous-unités d'ARNr grandes et petites.

2.1.2. Espaceurs et chevauchements intergéniques

En plus de la région riche en A+T, les dix mitogénomes étudiés contiennent des régions non codantes intergéniques. Ces régions intergéniques, présentes à 14 à 18 emplacements selon le mitogénome, occupent une longueur totale de 89 à 108 pb. Leur taille individuelle varie de 1 à 23 pb, la plus longue (23 pb) étant située entre les gènes trnS et ND1 chez *H. aeolopoides* (Tableau 6).

Des gènes qui se chevauchent existent dans les dix génomes mitochondriaux. La taille de ces chevauchements varie de 1 à 8 pb. Le chevauchement le plus long (8 pb) est situé entre trnW et trnC, ainsi qu'entre trnY et COX1 dans toutes les espèces (Tableau 6).

Tableau 6. Distribution des régions intergéniques et des gènes chevauchants dans les dix génomes mitochondriaux analysés.

Gènes / Espèces	A.i	A. s	H. a	L.r	L.m	S.n	S.s	S.o	S.f	T.c
trnI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
trnQ	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3
trnM	-1	5	7	-1	-1	3	-1	0	-1	-1
ND2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
trnW	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2
trnC	-8	-8	-8	-8	-8	-8	-8	-8	-8	-8
trnY	9	15	11	6	10	10	6	8	6	10
COX1	-8	-8	-8	-8	-8	-8	-8	-2	-8	-8
trnL2	-5	-5	-5	-5	-5	-5	-5	-5	-5	-5
COX2	3	8	4	6	3	2	4	6	4	6
trnD	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2
trnK	3	3	2	4	3	3	4	3	4	4
ATP8	16	13	17	14	17	19	19	17	14	9
ATP6	-7	-7	-7	-7	-7	-7	-7	-7	-7	-7
COX3	4	3	4	4	4	4	4	4	4	4
trnG	2	2	2	2	3	1	2	2	2	2
ND3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
trnA	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2
trnR	3	2	4	4	5	5	4	4	4	3
trnN	0	4	0	0	0	4	0	0	0	0
trnS1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
trnE	3	3	3	3	0	0	3	3	3	0
trnF	-2	0	0	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2
ND5	3	3	0	0	0	3	0	0	3	0
trnH	16	15	15	15	15	15	15	15	15	15
ND4	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2
ND4L	-5	-7	-7	-7	-7	-7	-7	-7	-7	-7
trnT	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
trnP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ND6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
CYTB	-1	3	4	6	4	3	6	3	6	6
trnS2	-2	0	-1	-1	-1	8	-1	-1	-1	-1
ND1	21	20	23	21	21	21	21	21	21	21
trnL1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
rrnL (16S)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
trnV	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
rrnS (12S)	3	0	1	0	4	0	0	0	0	0
D-loop	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N° de régions non codantes (NC)	17	18	17	15	15	18	15	15	17	14
Longueur des régions NC	983	984	991	986	989	839	986	910	993	984

Note : - indique le chevauchement entre les gènes.

A.i: *Acrotylus insubricus*, A.s: *Aiolopus simulatrix*, H.a: *Hilethera aeolopoides*, L.r: *Leptopternis rothschildi*, L.m: *Locusta migratoria*, S.n: *Scintharista notabilis*, S.s: *Sphingonotus savignyi*, S.o: *Sphingonotus octofasciatus*, S. f: *Sphingonotus finotianus*, T.c: *Thalpomena coeruleascens*.

2.2. Composition nucléotidique

En général, le comportement compositionnel des nucléotides est évalué à l'aide de trois paramètres : la teneur en A+T (A+T%), AT-skew et GC-skew (Zhang et al., 2013 ; Li et al., 2020). Après une analyse globale des trois paramètres sur l'intégralité du brin-J du génome, nous avons procédé à une analyse plus fine en partitionnant le mitogénome et en évaluant les mêmes paramètres sur chaque portion (Tableau 7).

Nos résultats démontrent que les dix espèces partagent une composition nucléotidique similaire, avec une préférence pour les nucléotides A et T. La teneur en A+T varie légèrement, s'étendant de 73% chez *S. octofasciatus* à 75,3% chez *L. migratoria* dans l'ensemble du mitogénome (Tableau 7). Ces valeurs sont cohérentes avec celles observées dans d'autres mitogénomes d'Oedipodinae analysés dans cette étude (73.4% *Helioscirtus moseri moseri* à 76.4% *Mecostethus sp.*), Acridinae (71.7% *Sinophlaeoba bannaensis* à 76.3% *Acrida oxycephala*), Gomphocerinae (73.5% *Notostaurus albicornis albicornis* à 76.4% *Arcyptera coreana*) (Tableau S1), ainsi qu'avec les données publiées pour les Caelifera (Li et al., 2020 ; Zhongying et al., 2020 ; Li et al., 2020 ; Zheng et al., 2021 ; Li et al., 2021 ; Luo et al., 2024) et avec d'autres insectes (Li H et al., 2012 ; Zhang et al., 2015 ; Ma et al., 2017 ; Han et al., 2018 ; Li et al., 2019 ; Ma et al., 2020 ; Yang et al., 2021 ; Zhao et al., 2021 ; Zhang et al., 2022 ; Hua et al., 2024).

Dans les quatre partitions principales (PCG, ARNr, ARNt, région riche en A+T) des dix mitogénomes d'Oedipodinae que nous avons analysé, la teneur en AT la plus élevée est observée dans la région riche en A+T (Figure 4). Dans trois types de gènes codants, les ARNr révèlent une teneur en A+T légèrement plus élevée que les PCG et les ARNt. Dans la comparaison de la teneur en A+T dans trois positions de codons des PCG, nous avons constaté que la troisième position de codon contient plus d'adénine et de thymine que la première et deuxième position de codons. Ces résultats des dix espèces sont cohérents avec ceux des autres Caelifera (Liu & Huang, 2010 ; Sheffield et al., 2008 ; Zhang et al., 2013) ainsi que d'autres insectes (Yang et al., 2018 ; Zhao et al., 2021). Tous les ARNt distribués dans le brin majeur (brin-J) présentent un pourcentage d'A+T plus élevé que ceux du brin mineur (brin-N) (Tableau 7).

Tableau 7. Compositions nucléotidiques des mitogénomes des dix espèces étudiées.

Paramètre	AT%									
	A.i	A.s	H.a	L.r	L.m	S.n	S.s	S.o	S. f	T.c
Génome entier (brin-J)	74,4	74,5	74,3	73,9	75,3	74,0	73,7	73,0	73,9	74,8
PCG*	72,8	72,9	72,9	73,0	74,1	72,9	72,3	71,8	72,4	73,6
Première position du codon	67,5	67,6	67,3	67,7	68,9	69,0	67,1	66,7	67,1	68,2
Deuxième position du codon	65,3	65,4	65,5	65,4	65,9	65,8	65,8	65,4	65,7	65,9
Troisième codon position	85,6	85,7	86,0	85,8	87,4	84,0	83,9	83,3	84,5	86,7
22 gènes d'ARNt	74,5	72,9	72,8	72,8	74,0	73,9	73,0	73,1	72,6	73,8
Gènes d'ARNt sur le brin-J	74.2	73.7	73.5	73.7	75.3	74.4	73.7	73.8	73.5	74.4
Gènes d'ARNt sur le brin-N	73	71.6	71.7	71.3	71.9	73	71.7	71.9	71.3	72.8
2 gènes d'ARNr	79,6	76,9	76,4	75,0	77,5	75,0	76,7	76,0	76,9	76,9
rrnL (16S)	77,7	77,7	77,2	76,0	78,6	76,2	78,0	77,3	78,1	78,2
rrnS (12S)	75,3	75,2	75,1	73,4	75,6	73,1	74,6	74,0	74,9	74,8
Région riche en A+T	86,3	88,5	86,8	84,9	86,2	85,3	83,8	80,3	84,0	85,5

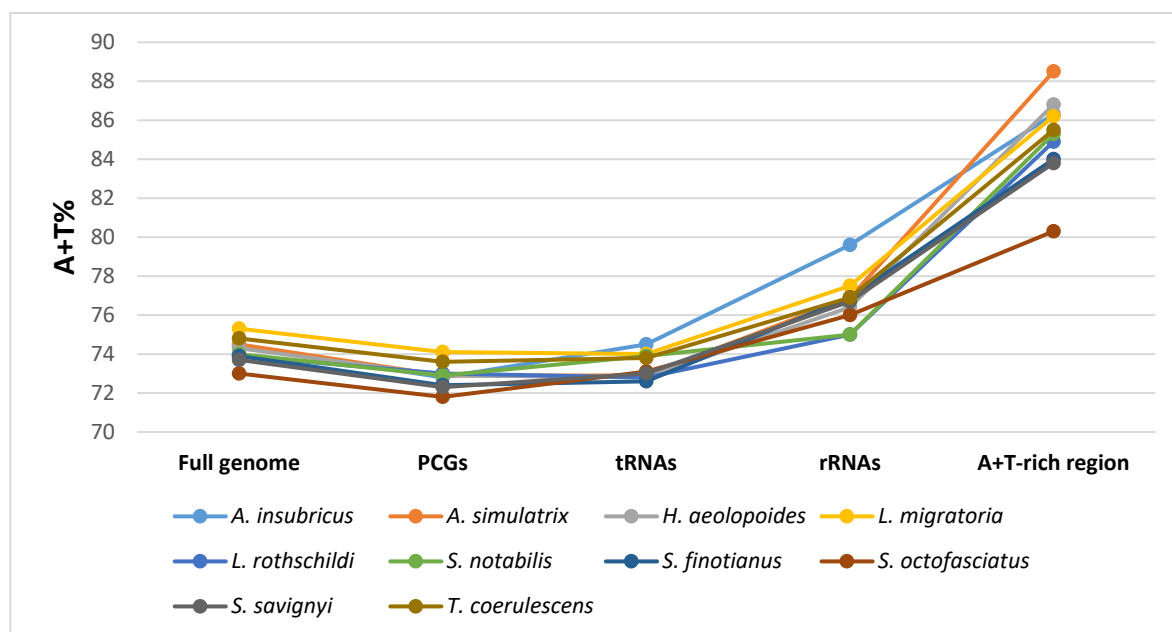
Paramètre	AT-skew									
	A.i	A.s	H.a	L.r	L.m	S.n	S.s	S.o	S. f	T.c
Génome entier (brin-J)	0.178	0.196	0.186	0.188	0.185	0.217	0.195	0.198	0.193	0.178
Protein-coding genes*	-0.108	-0.108	-0.101	-0.117	-0.113	-0.1	-0.111	-0.11	-0.11	-0.117
Première position du codon	0.005	-0.01	-0.005	-0.02	-0.026	-0.01	-0.011	-0.004	-0.009	-0.005
Deuxième position du codon	-0.385	-0.394	-0.387	-0.388	-0.38	-0.386	-0.387	-0.391	-0.387	-0.387
Troisième codon position	0.016	0.033	0.041	0.018	0.02	0.049	0.026	0.027	0.026	0
22 gènes d'ARNt	0.025	0.038	0.026	0.022	0.028	0.035	0.021	0.02	0.027	0.024
Gènes d'ARNt sur le brin-J	0.11	0.132	0.113	0.1	0.123	0.155	0.101	0.1	0.105	0.099
Gènes d'ARNt sur le brin-N	-0.126	-0.132	-0.13	-0.117	-0.144	-0.178	-0.121	-0.121	-0.112	-0.11
2 gènes d'ARNr	-0.168	-0.193	-0.173	-0.171	-0.172	-0.211	-0.176	-0.19	-0.176	-0.18
rrnL (16S)	-0.148	-0.175	-0.158	-0.167	-0.154	-0.204	-0.171	-0.189	-0.168	-0.181
rrnS (12S)	-0.2	-0.222	-0.198	-0.179	-0.203	-0.224	-0.183	-0.191	-0.19	-0.179
Région riche en A+T	0.166	0.196	0.161	0.100	0.175	0.101	0.178	0.178	0.187	0.153

Paramètre	GC-skew									
	A.i	A.s	H.a	L.r	L.m	S.n	S.s	S.o	S.f	T.c
Génome entier (brin-J)	-0.17	-0.177	-0.206	-0.197	-0.183	-0.216	-0.205	-0.206	-0.202	-0.174
Protein-coding genes*	-0.029	-0.042	-0.038	-0.036	-0.034	-0.039	-0.046	-0.04	-0.045	-0.02
Première position du codon	0.188	0.192	0.21	0.197	0.217	0.205	0.186	0.184	0.185	0.196
Deuxième position du codon	-0.171	-0.181	-0.176	-0.173	-0.174	-0.168	-0.174	-0.173	-0.175	-0.168
Troisième position du codon	-0.176	-0.243	-0.264	-0.222	-0.271	-0.238	-0.247	-0.211	-0.247	-0.156
22 gènes d'ARNt	0.104	0.119	0.115	0.142	0.144	0.119	0.143	0.128	0.139	0.13
tRNA genes in J-strand	0.008	0.029	0.008	0.049	0.035	-0.008	0.049	0.037	0.044	0.033
tRNA genes in N-strand	0.264	0.267	0.289	0.29	0.307	0.329	0.294	0.276	0.29	0.288
2 gènes d'ARNr	0.231	0.239	0.269	0.228	0.243	0.263	0.231	0.235	0.246	0.253
rrnL (16S)	0.247	0.232	0.273	0.23	0.248	0.274	0.234	0.248	0.243	0.261
rrnS (12S)	0.21	0.25	0.263	0.225	0.236	0.247	0.226	0.217		0.242
Région riche en A+T	-0.124	-0.192	-0.350	-0.117	-0.317	-0.140	-0.264	-0.162	-0.231	-0.169

Notes : *Les codons stop ont été exclus.

AT%= [A+T] / [A+T+G+C], AT-skew=[A-T] / [A+T], GC-skew=[G-C] / [G+C].

A.i: *Acrotylus insubricus*, A.s: *Aiolopus simulatrix*, H.a: *Hilethera aeolopoides*, L.r: *Leptopternis rothschildi*, L.m: *Locusta migratoria*, S.n: *Scintharista notabilis*, S.s: *Sphingonotus savignyi*, S.o: *Sphingonotus octofasciatus*, S.f: *Sphingonotus finotianus*, T.c: *Thalpomena coeruleascens*.



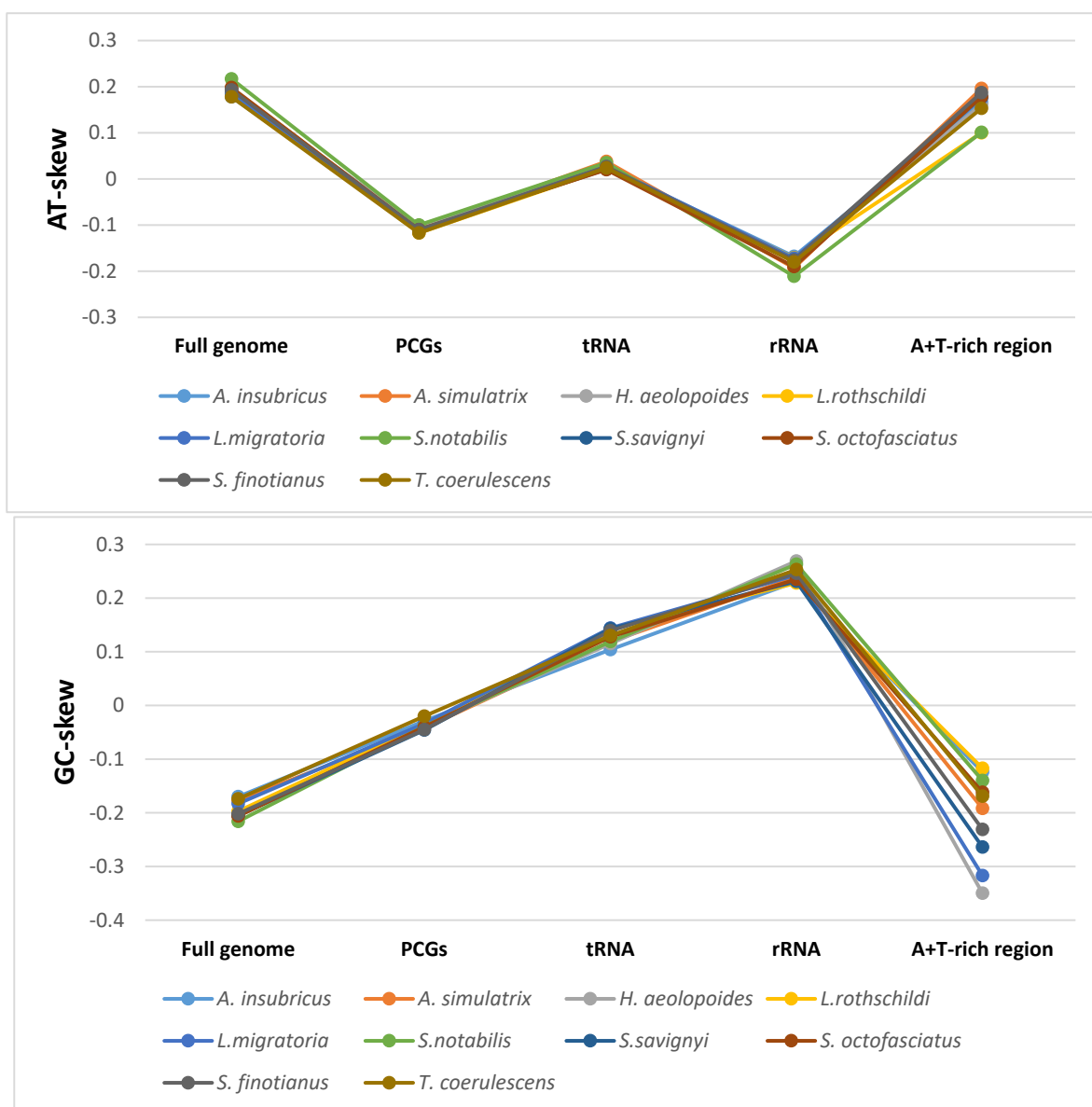


Figure 4. Variations de la composition nucléotidique au sein des dix mitogénomes d’Oedipodinae analysés.

Afin de faciliter l'analyse, les skews de chaque partition du mitogénome sont classés en trois niveaux : faible (0,000-0,100), modéré (0,100-0,200) et élevé (>0,200).

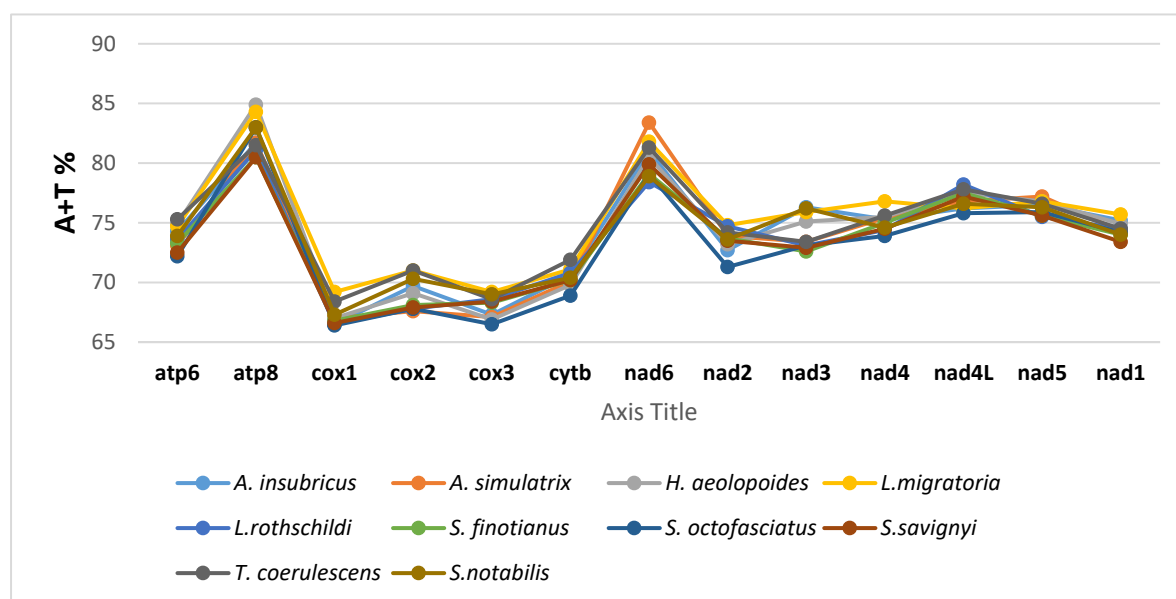
Les dix mitogénomes présentent un A/C-skew modéré, indiquant que les A et les C sont plus abondants que les T et les G. Pour les trois types de gènes codants, les ARNt présentent une très faible A-skew, tandis que les ARNr et les PCG présentent une T-skew modérée. La deuxième position du codon présente une T-skew très claire, contrairement aux première et troisième position du codon. Pour les régions riches en A+T, toutes les espèces présentent une A-skew modérée.

Les ARNt présentent une G-skew modérée, et tous ceux localisés sur le brin-N affichent une valeur de G-skew plus élevée que ceux situés sur le brin-J. Les ARNr, quant à eux, présentent les valeurs de G-skew les plus élevées. En revanche, les PCG montrent une GC-skew

globalement faible. Une GC-skew marquée est observée aux première et troisième position du codon, tandis que la deuxième position présente une C-skew modérée. Ces résultats diffèrent de ceux rapportés chez les Gomphocerinae par Zhang et al. (2013).

➤ **Composition nucléotidique de chaque PCG**

Nos résultats montrent que les pourcentages A+T de tous les gènes ND, sauf ND6, ainsi que de l'ATP6 sont d'environ 75 %. Le gène ATP8 révèle la teneur en A+T la plus élevée (>80 %). La teneur en A+T des deux gènes COX1 et COX3 est inférieure à celle des autres gènes (Figure 5). Le nombre d'adénines est presque égal à celui de thymines dans tous les PCG distribués sur le brin-J, sauf dans ATP8, ND6 et ND2 qui présentent une valeur d'A-skew modérée, tandis que chacun des quatre autres PCG (ND4, ND4L, ND5 et ND1) codés par le brin-N présente une valeur de T-skew très évidente (Figure 5). Tous les PCG du brin-J révèlent un biais en C variable selon les gènes : le gène ATP8 exhibe le C-skew le plus élevé, suivi de près par ND6 et ATP6, tandis que les gènes COX se distinguent par un C-skew nettement plus faible. En revanche, les PCG du brin-N présentent globalement un biais modéré en guanine pour toutes les espèces, à l'exception d'*A. insubricus* qui présente un faible G-skew (Figure 5).



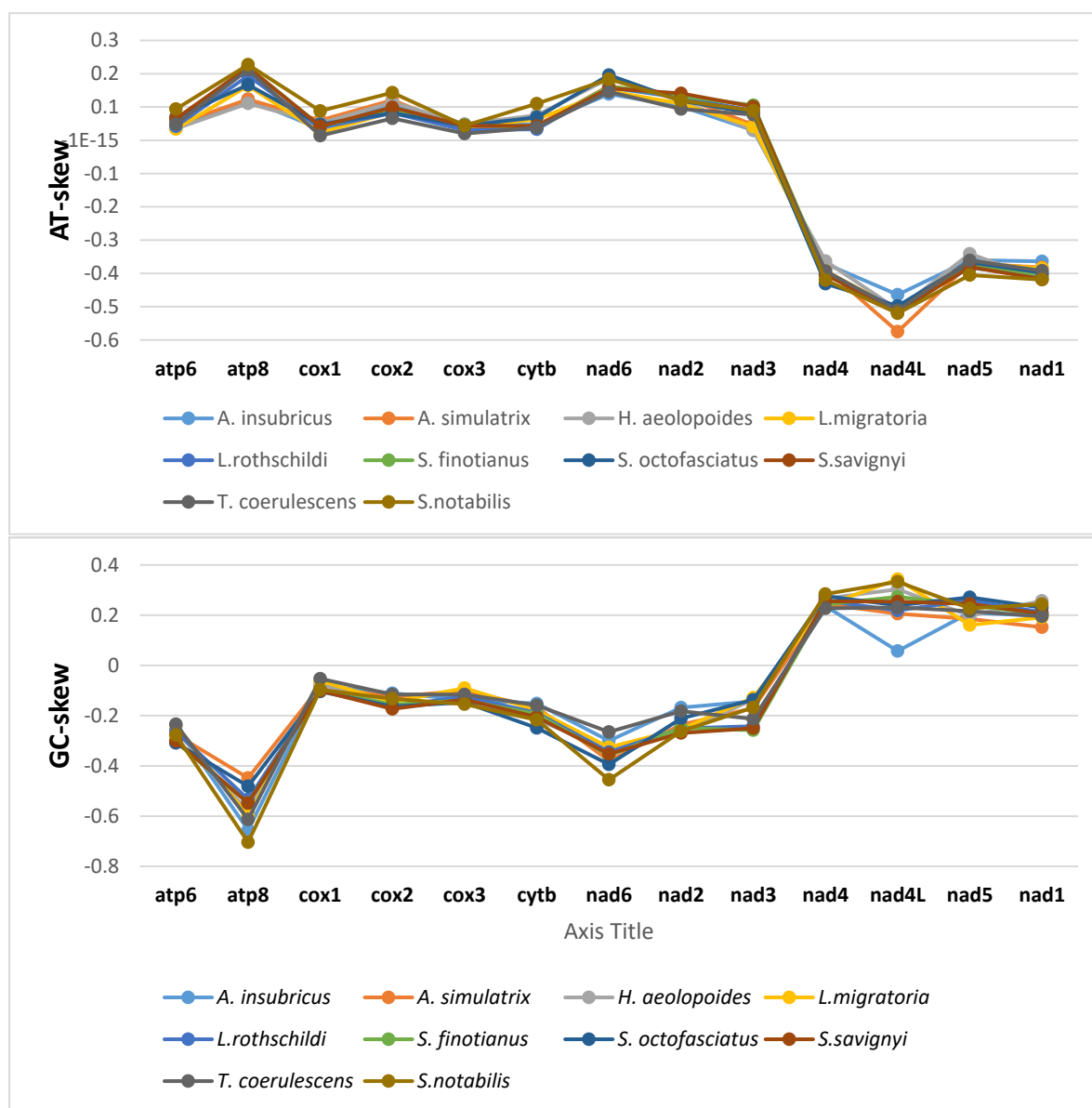


Figure 5. Composition nucléotidique des 13 PCG de dix mitogénomes d'Oedipodinae.

2.3. Gènes codant pour des protéines

2.3.1. Ordre des gènes

Les dix mitogénomes étudiés présentent une organisation génique typique des acridiens, avec neuf PCG sur le brin-J et quatre sur le brin-N (Figure 3). La région des PCG, représentant environ 71% du génome total, s'étend sur 11 182 à 11 203 pb (Figure 2; Tableau S6).

2.3.2. Codons d'initiation et de terminaison

Les codons d'initiation des PCG des dix espèces examinées sont les ATN typiques (ATG, ATA, ATT, ATC), à l'exception de COX1 chez *S. octofasciatus*, qui commence par CCG. Les 13 PCG se terminent par les codons conventionnels (TAA ou TAG), à l'exception du gène ND5 qui se termine par un codon tronqué (T). Les codons d'initiation et de terminaison des PCG sont récapitulés dans le tableau 8.

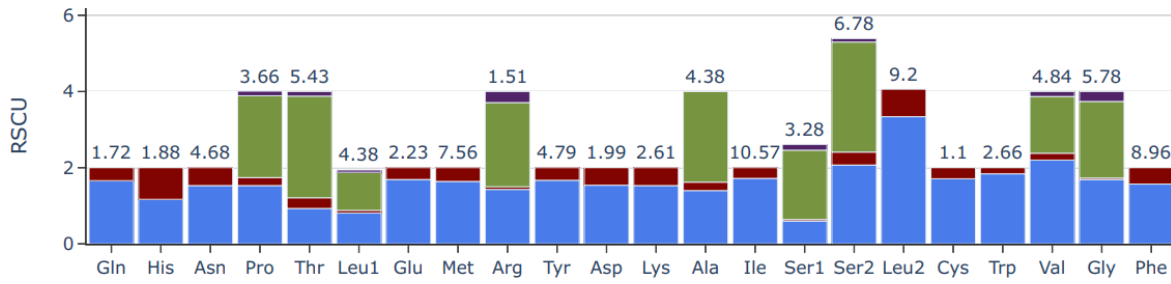
Tableau 8. Codons d'initiation et de terminaison des PCG des dix mitogénomes étudiés.

Species/ Genes	ATP6	ATP8	COX 1	COX 2	COX 3	CYT B	ND1	ND2	ND3	ND4	ND4 L	ND5	ND6
<i>A. insubricus</i>	ATG/ TAA	ATC/ TAA	ATC/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAG	ATA/ TAG	ATG/ TAA	ATT/ TAG	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATT/ T	ATG/ TAA
<i>A. simulatrix</i>	ATG/ TAA	ATC/ TAA	ATC/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAG	ATG/ TAA	ATG/ TAG	ATG/ TAA	ATT/ TAG	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATT/ T	ATG/ TAA
<i>H. aeolopoides</i>	ATG/ TAA	ATT/ TAA	ATC/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATA/ TAG	ATG/ TAA	ATT/ TAG	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATT/ T	ATG/ TAA
<i>L. rothschildi</i>	ATG/ TAA	ATC/ TAA	ATC/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATA/ TAG	ATG/ TAA	ATT/ TAG	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATT/ T	ATG/ TAA
<i>L. migratoria</i>	ATG/ TAA	ATC/ TAA	ATC/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATA/ TAA	ATG/ TAA	ATT/ TAG	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATT/ T	ATG/ TAA
<i>S. notabilis</i>	ATG/ TAA	ATC/ TAA	ATC/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATA/ TAA	ATG/ TAA	ATT/ TAG	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATT/ T	ATG/ TAA
<i>S. savignyi</i>	ATG/ TAA	ATC/ TAA	ATC/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATA/ TAG	ATG/ TAA	ATT/ TAG	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATT/ T	ATG/ TAA
<i>S. octofasciatus</i>	ATG/ TAA	ATC/ TAA	CCG/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATA/ TAG	ATG/ TAA	ATT/ TAG	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATT/ T	ATG/ TAA
<i>S. finotianus</i>	ATG/ TAA	ATC/ TAA	ATC/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATA/ TAG	ATG/ TAA	ATT/ TAG	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATT/ T	ATG/ TAA
<i>T. coeruleascens</i>	ATG/ TAA	ATA/ TAA	ATC/ TAA	ATA/ TAA	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATA/ TAG	ATG/ TAA	ATT/ TAG	ATG/ TAA	ATG/ TAA	ATT/ T	ATG/ TAA

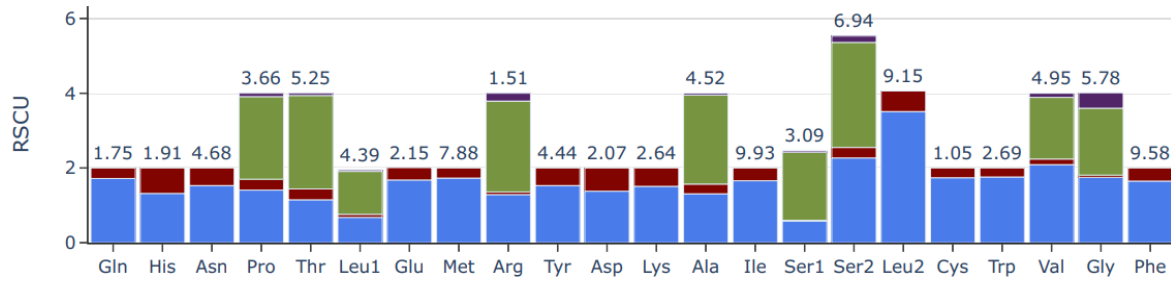
2.3.3. Biais d'utilisation des codons synonymes

Les valeurs d'usage relatif des codons synonymes (RSCU) de tous les nouveaux mitogénomes sont calculées et résumées dans la figure 6. Une analyse comparative montre que les préférences de codons synonymes sont hautement conservées parmi les dix génomes mitochondriaux. Hors codons stops, le nombre total de codons dans les PCG pour les dix espèces est similaire, allant de 3 715 (*S. notabilis* et *S. octofasciatus*) à 3 722 (*T. coeruleascens*). L'intervalle chez les autres Oedipodinae analysés dans cette étude est de 3 706 à 3 730 codons (Tableau S3).

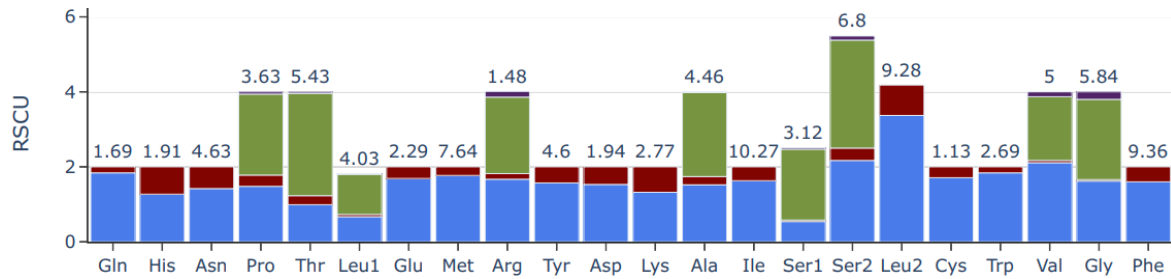
Acrotylus insubricus



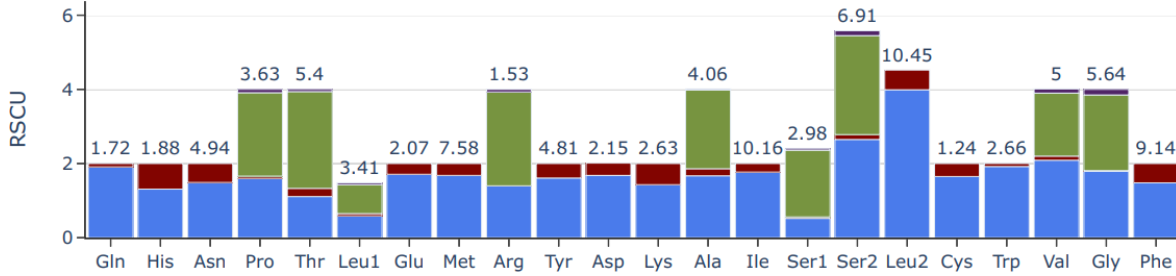
Aiolopus simulatrix



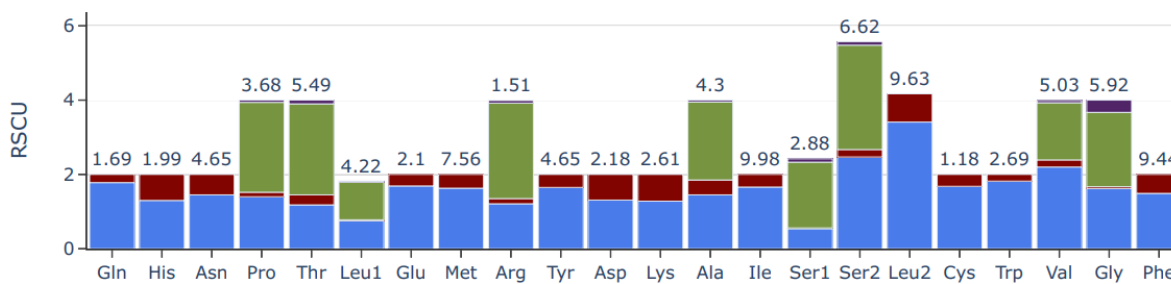
Hilethera aeolopoides



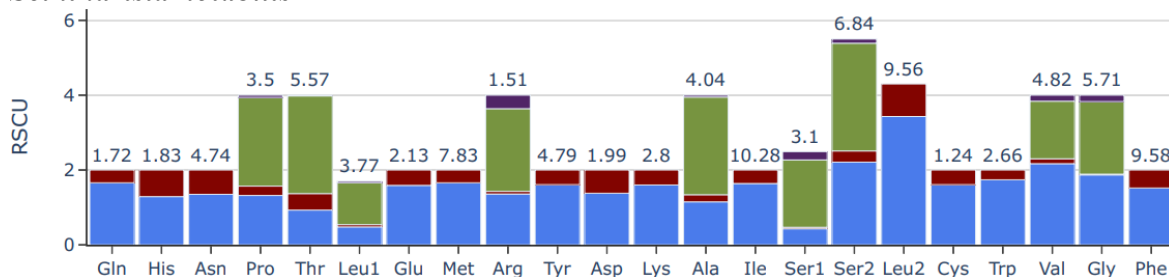
Locusta migratoria



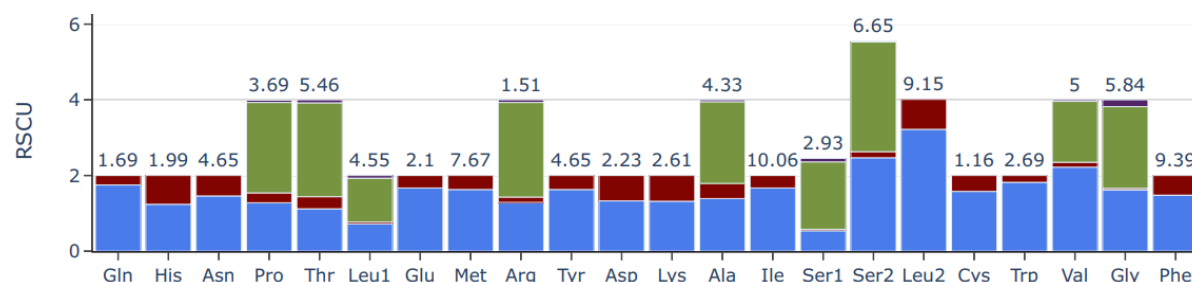
Leptopternis rothschildi



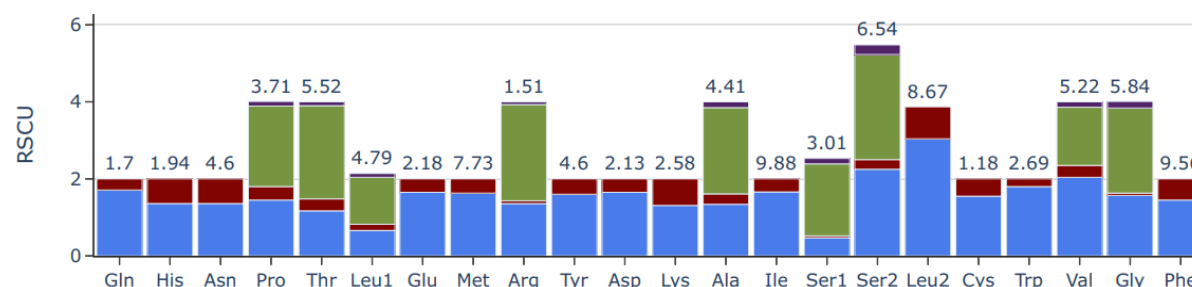
Scintharista notabilis



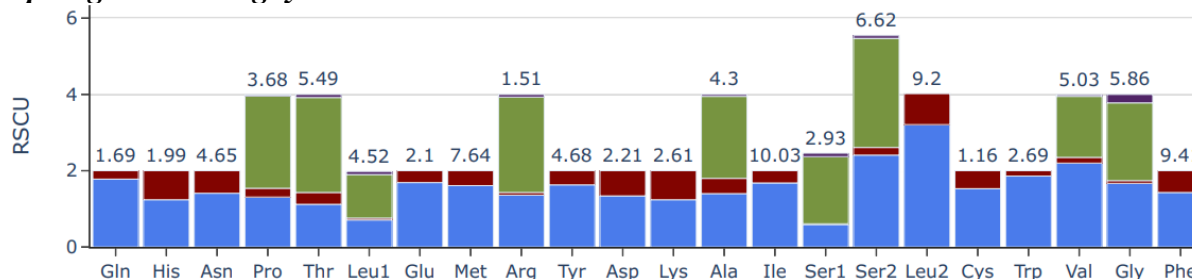
Sphingonotus finotianus



Sphingonotus octofasciatus



Sphingonotus savignyi



Thalpomena coerulecens

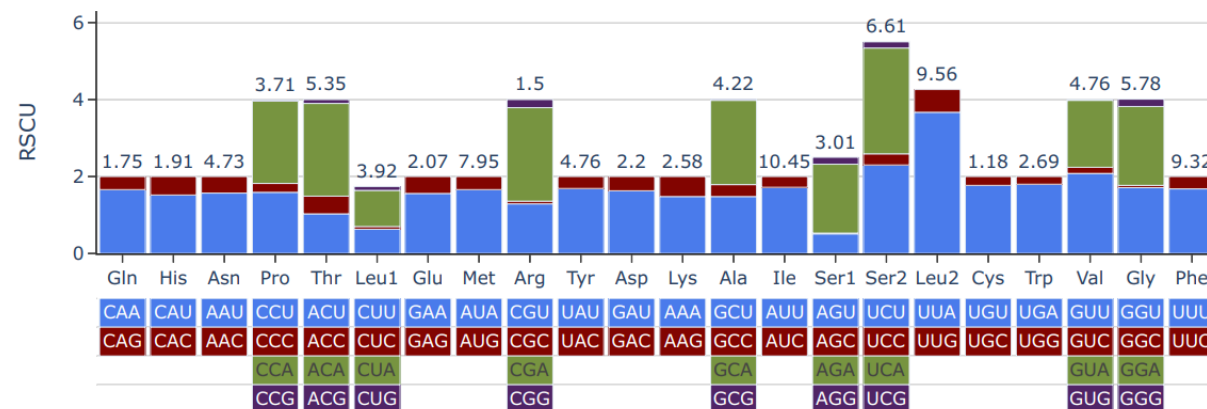


Figure 6. Utilisation relative des codons synonymes (RSCU) des gènes codant pour les protéines mitochondriales dans les dix mitogénomes nouvellement séquencés.

Le biais A+T se reflète dans l'usage des codons du mitogénome des dix espèces. Parmi les codons correspondant à chaque acide aminé, les codons riches en A+T ont le taux d'utilisation le plus élevé pour la plupart des acides aminés, indiquant un fort biais vers les codons riches en A+T (Figure 6; Tableau S3). Selon les analyses du RSCU, les codons les plus fréquemment utilisés sont ATT (I), TTA (L), TTT (F) et ATA (M), qui sont entièrement composés de nucléotides A et T. Les codons avec un A ou un T en troisième position sont fortement surreprésentés par rapport à ceux avec un G ou un C en troisième position (Figure 6; Tableau S3). Certains codons riches en G+C ne sont pas utilisés chez certaines espèces, comme GCG (Ala) chez *Acrotylus insubricus* et CGC (Arg) chez *Locusta migratoria* (Figure 6).

Par conséquent, les acides aminés les plus abondants sont l'isoleucine (I), la leucine 2 (L2) et la phénylalanine (F), avec plus de 320 utilisations, puis la méthionine (M) et la sérine 2 (S2), avec plus de 240 utilisations, tandis que la cystéine (C), l'arginine (R), l'asparagine (N), l'histidine (H), l'aspartate (D) et le glutamate (E) sont les acides aminés les moins utilisés (Figure 7 ; Tableau S4).

L'isoleucine, la leucine et la phénylalanine sont des acides aminés apolaires hydrophobes, tandis que l'arginine, l'histidine, l'aspartate et le glutamate sont des acides aminés polaires hydrophiles. Les acides aminés hydrophobes sont donc privilégiés dans le génome mitochondrial de dix espèces. Ces résultats sont confirmés par les valeurs GRAVY positives de tous les PCG pour les dix espèces (Tableau S5), indiquant que les protéines du mitogénome sont hydrophobes.

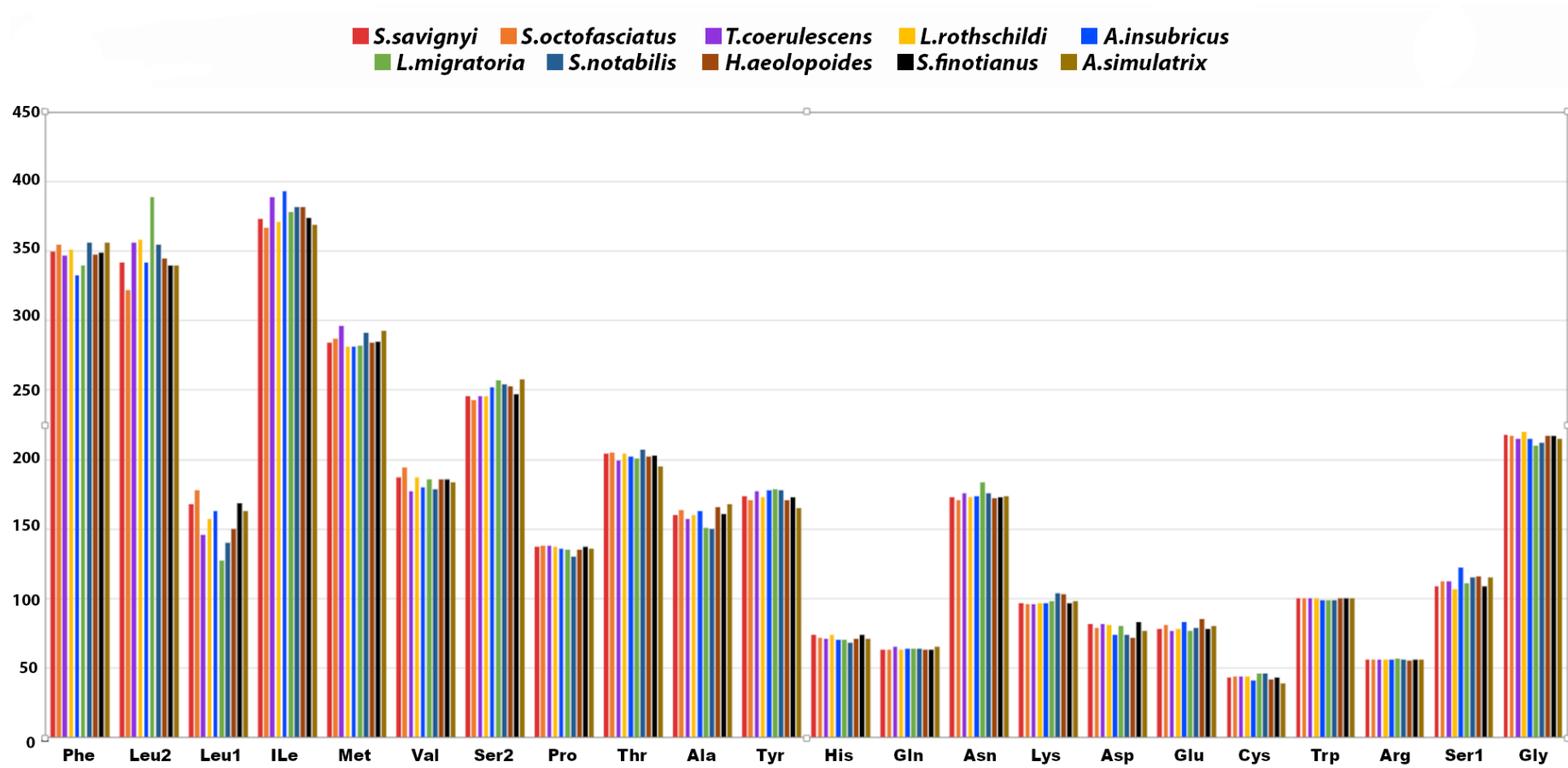


Figure 7. Modèles d'utilisation des codons des gènes codant pour les protéines mitochondriales de dix espèces d'Oedipodinae.

2.3.4. Taux d'évolution des PCG

Compte tenu des forces évolutives agissant sur les PCG mitochondriaux des dix nouvelles séquences, le taux moyen de substitutions non synonymes (K_a), le taux moyen de substitutions synonymes (K_s) et le rapport moyen K_a/K_s (ω) sont calculés pour chaque PCG et présentés dans la figure 8. Étant donné que le taux de substitution synonyme est beaucoup plus élevé que celui de substitution non synonyme et qu'il est similaire pour de nombreux gènes différents, les valeurs globales de K_a/K_s sont inférieures à 1,0 chez les dix Oedipodinae, indiquant l'existence d'une sélection purificatrice chez ces espèces.

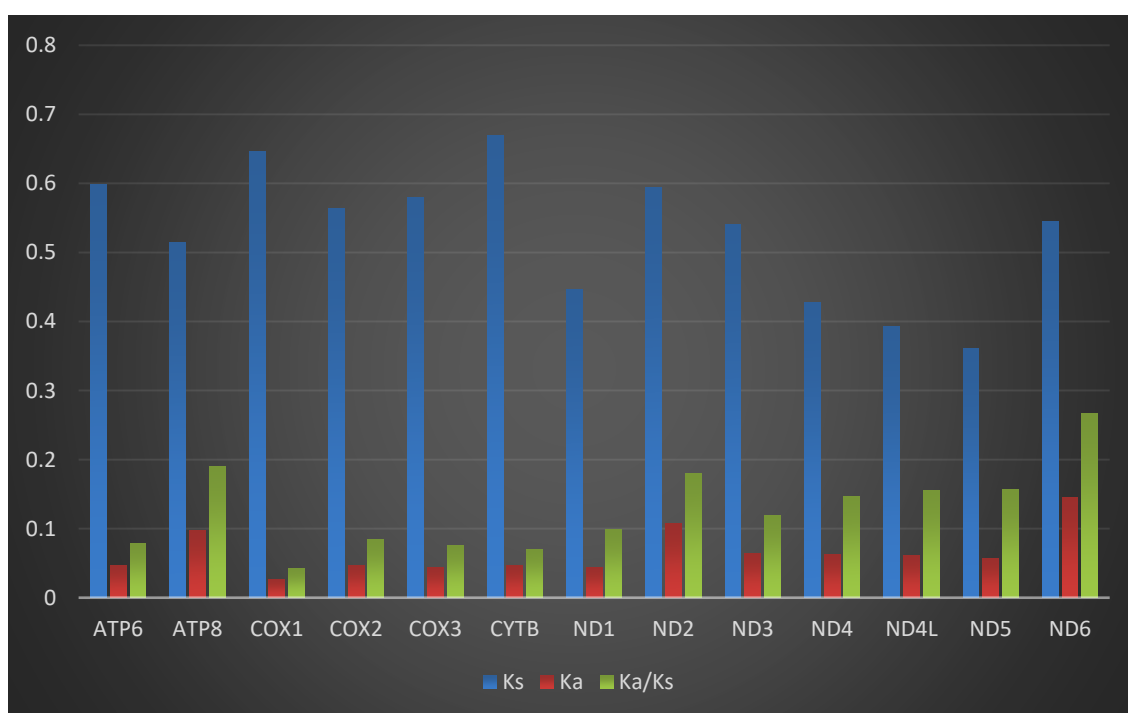


Figure 8. Taux de substitution non synonyme (K_a), taux de substitution synonyme (K_s) et rapport K_a/K_s pour chaque PCG des dix mitogénomes d'Oedipodinae.

Abréviations : ATP6 et ATP8 pour les sous-unités 6 et 8 de l'adénosine triphosphate (ATP) synthase ; COX1–COX3 pour les sous-unités 1–3 de la cytochrome C oxydase ; CYTB pour le cytochrome B ; et ND1–ND6 et ND4L pour les sous-unités 1–6 et 4L de la nicotinamide adénine dinucléotide hydrogène (NADH) déshydrogénase.

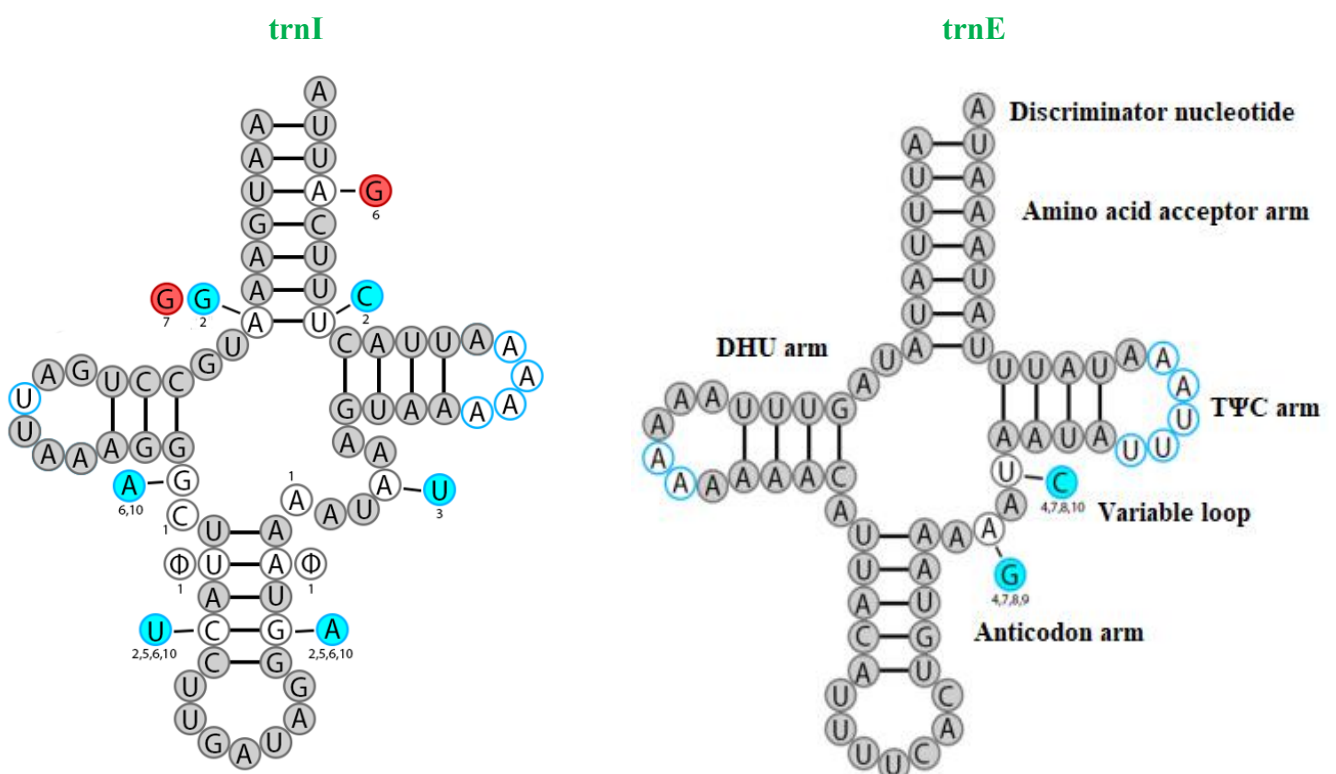
2.4. Gènes d'ARN de transfert

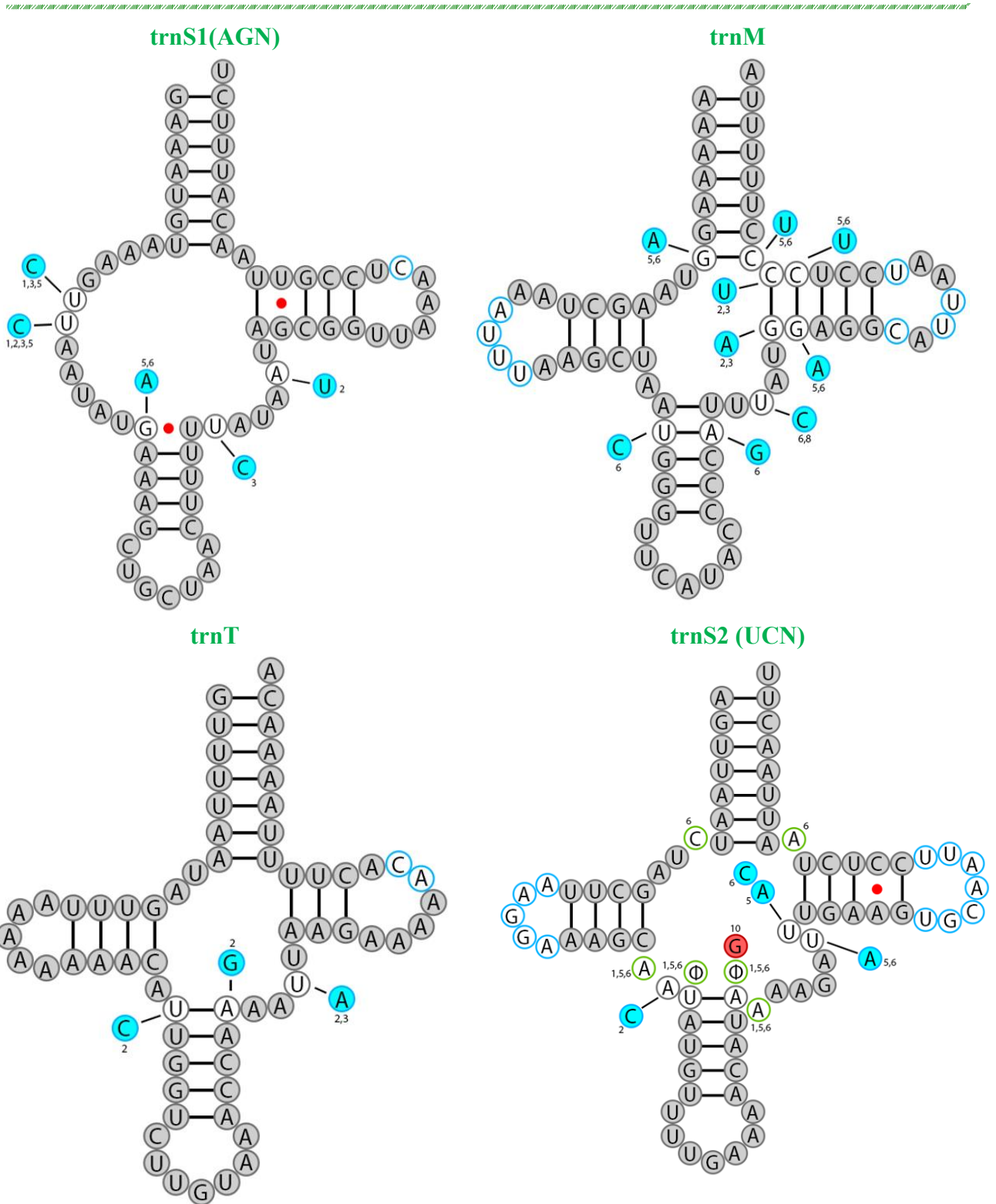
L'ensemble des 22 ARNt typiques des mitogénomes des métazoaires est présent chez les dix espèces séquencées : deux pour la leucine et la sérine, et un pour les autres acides aminés. Quatorze ARNt sont situés sur le brin-J (trnI, trnM, trnW, trnL2 (UUR), trnD, trnK, trnG, trnA, trnR, trnN, trnS1 (AGN), trnE, trnT, trnS2 (UCN)) et les huit autres sont situés sur le brin-N (trnQ, trnC, trnY, trnF, trnH, trnP, trnL1 (CUN), trnV) (Figure 3). Les longueurs des 22 gènes d'ARNt, pour les dix espèces, varient de 63 pb pour trnP et trnD à 73 pb pour trnE.

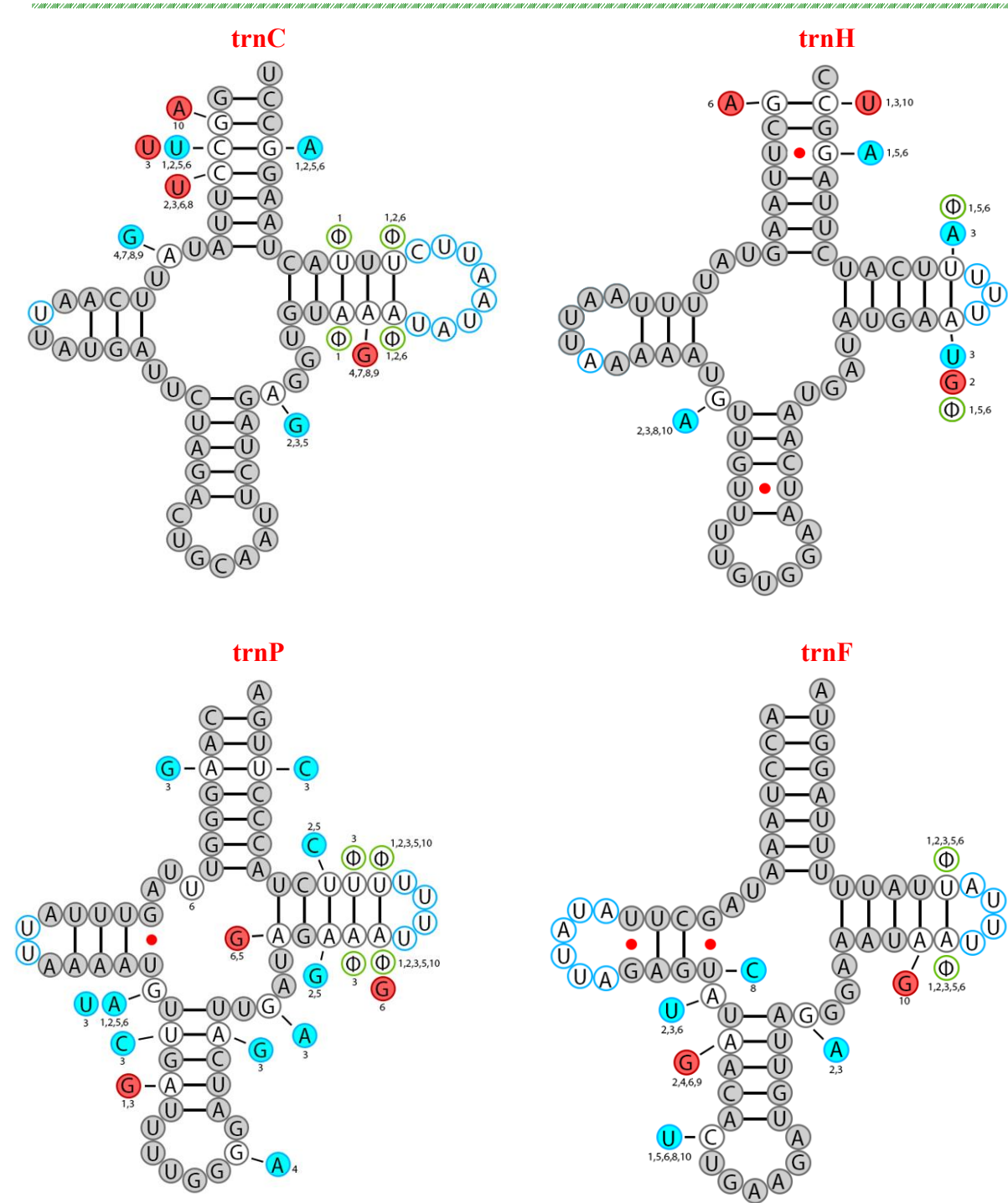
Les structures secondaires prédites des ARNt sont présentées dans la figure 10. Toutes les structures secondaires des gènes d'ARNt sont déterminées par tRNAscan-SE, à l'exception de trnE chez *S. notabilis* qui est déterminé avec ARWEN (Laslett & Canback, 2008). Nous observons que la séquence de trnE contient une insertion de huit nucléotides d'adénine formant un poly-A d'une taille de 16 nucléotides. Tous les ARNt des dix espèces présentent la structure secondaire typique en feuille de trèfle contenant un bras d'acide aminé ou bras accepteur (7 pb), un bras pseudouridine TΨC (3-5 pb), un bras DiHydroUridine (DHU) ou bras D (3-4 pb), un bras de l'anticodon (4-5 pb) et un bras variable (4-6 bases), à l'exception de trnS1 (AGN), qui ne possède pas de tige avec la boucle DHU (Figure 9).

Dans la plupart des ARNt des dix espèces étudiées, la boucle du bras de l'anticodon et le bras accepteur sont les parties les plus conservées et les substitutions nucléotidiques sont largement limitées aux boucles TΨC et DHU, avec des polymorphismes d'insertion-délétion évidents.

Les gènes d'ARNt provenant des dix mitogénomes utilisent l'anticodon standard identique à celui des autres génomes mitochondriaux d'orthoptères (Ma et al., 2009) et leur disposition est similaire à celle des autres membres des Caelifera (Ma et al., 2009 ; Zhongying et al. 2020).







- 1: *Acrotylus insubricus*
 - 2: *Aiolopus simulatrix*
 - 3: *Hilethera aeolopoides*
 - 4: *Leptopternis rothschildi*
 - 5: *Locusta migratoria*
 - 6: *Scintharista notabilis*
 - 7: *Sphingonotus savignyi*
 - 8: *Sphingonotus octofasciatus*
 - 9: *Sphingonotus finotianus*
 - 10: *Thalpomena coeruleascens*
- ⊖ identical in all species
 - ⊕ not identical in all species
 - Ⓝ nucleotides appearing in species mentioned in numbers
 - Ⓞ nucleotides appearing in species mentioned in numbers that form non-canonical base pairs
 - Ⓟ different in all species
 - ⊖ deletion
 - Ⓝ insertion

Figure 9. Structure secondaire putative de l'ARNt pour les dix espèces d'Oedipodinae.

Les analyses d'alignement multiple et de structure secondaire des ARNt révèlent qu'au moins deux espèces sur dix présentent des séquences identiques pour chaque type d'ARNt, à l'exception de l'ARNt P qui diffère chez toutes les espèces. *L. rothschildi*, *S. finotianus* et *S. savignyi* possèdent des séquences identiques pour les gènes trnA, trnC, trnD, trnG, trnH, trnR, trnK, trnL1, trnL2, trnR, trnS2, trnV et trnW (Tableau 9). En général, les ARNt situés sur le brin-J contiennent plus de sites conservés que ceux situés sur le brin-N (Figure 9). Ce résultat est cohérent avec le résultat de Liu & Huang (2010) chez *Acrida cinerea* (Acridinae). La conservation des gènes d'ARNt n'est pas associée à la fréquence d'utilisation des codons ni au contenu A+T (Liu & Huang, 2010).

D'après la structure secondaire des ARNt, leurs tiges (accepteur, TΨC, anticodon et DHU) présentent plusieurs paires de bases non canoniques. Nous observons que les huit ARNt codés par le brin-N portent deux (chez *A. insubricus*, *A. simulatrix* et *H. aeolopoides*) à trois fois (*L. migratoria* et *S. notabilis*) plus de paires de bases non canoniques que les ARNt codés par le brin-J. Parmi les 14 ARNt du brin-J, six (trnM, trnL2, trnK, trnN, trnE, trnT) ne contiennent pas de paire de bases non canonique (Tableau 10). Les paires de bases G•U ou U•G apparaissent dans 14 ARNt et sont dominantes dans toutes les espèces, où trnI, trnG, trnA, trnR, trnS1, trnC, trnY, trnF, trnP, trnL1 ne contiennent que cette paire. Les paires A•A et A•G sont présentes uniquement dans trnD et trnW respectivement : A•A est présent dans toutes les espèces et A•G est présent dans *H. aeolopoides*, *L. rothschildi*, *S. finotianus*, *S. savignyi* et *T. coeruleus*. A•C est présent dans trnS2 et trnW dans *A. simulatrix*, *H. aeolopoides*, *L. rothschildi*, *S. finotianus*, *S. octofasciatus*, *S. savignyi* et *T. coeruleus*. U•U est présent dans trnQ dans *H. aeolopoides*, *L. migratoria*, *S. notabilis*, dans trnV dans *L. migratoria* et dans trnH dans toutes les espèces. Ces résultats sont cohérents avec ceux d'autres sous-familles telles que Melanoplinae (Zhongying et al., 2020), Oxyinae (Li et al., 2020) et Tetrigidae (Luo et al., 2024).

2.5. Gènes de l'ARN ribosomique

Deux gènes d'ARNr, le grand ARNr (16S) et le petit ARNr (12S), sont situés sur le brin-N entre trnL (CUN)–trnV et trnV–la région riche en A+T, respectivement (Figure 3). La longueur de l'ARNr1 varie de 1309 pb (*A. insubricus*) à 1321 pb (*S. notabilis*), et celle de l'ARNrs varie de 816 pb (*L. migratoria*) à 840 pb (*H. aeolopoides*) (Tableau S7). Par conséquent, il n'y a pas de variation de taille substantielle entre les ARNr au sein des dix mitogénomes d'Oedipodinae. Les longueurs des deux ARNr sont similaires à celles des autres mitogénomes d'Oedipodinae analysés dans cette étude, où l'intervalle est de 1262 pb (*Aiolopus thalassinus*) – 1 324 pb (*Oedipoda caeruleus* OQ615379) pour le grand ARNr et de 461 pb (*Ceracris kiangsu*) – 839 pb (*Aiolopus thalassinus tamulus*) et *Oedipoda caeruleus* OQ615379.1) pour le petit ARNr (Tableau S6).

Tableau 9. Séquences identiques des gènes d'ARNt chez les dix espèces étudiées.

	trn A	trn D	trn E	trn G	trn I	trn K	trn L2	trn M	trn N	trn R	trn S1	trn S2	trn T	trn W	trn C	trn F	trn H	trn L1	trn P	trn Q	trn V	trn Y
<i>A.insubricus</i>																						
<i>A.simulatrix</i>																						
<i>H.aeolopoides</i>																						
<i>L.rothschildi</i>																						
<i>L.migratoria</i>																						
<i>S.notabilis</i>																						
<i>S.fiotianus</i>																						
<i>S.octofasciatus</i>																						
<i>S.savignyi</i>																						
<i>T.coerulescens</i>																						

Notes : pour chaque ARNt :

- une couleur apparaît, le bleu, indiquant la présence de séquences similaires entre les espèces correspondantes ;
- deux couleurs apparaissent, le bleu et le vert, indiquant la présence de séquences identiques en vert autres que les séquences identiques en bleu ;
- ou trois couleurs apparaissent, le bleu, le vert et l'orange, indiquant la présence de séquences identiques en orange autres que les séquences identiques en bleu et vert.

Notes : les tRAN colorés en vert sont situés sur le brin majoritaire (brin-J), les tRAN colorés en rouge sont situés sur le brin minoritaire (brin-N).

Tableau 10. Nombre total de différents types de mismatches de bases dans les ARNt des dix mitogénomes nouvellement séquencés.

	<i>A.i</i>	<i>A.s</i>	<i>H.a</i>	<i>L.r</i>	<i>L.m</i>	<i>S.n</i>	<i>S.f</i>	<i>S.o</i>	<i>S.s</i>	<i>T.c</i>
trnI	*	*	*	*	*	1UG	1GU	*	*	*
trnM	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
trnW	*	*	1AG	1AG	*	*	1AG	1AC	1AG	1AG
trnL2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
trnD	1AA	1AA	1AA	1AA	1AA	1AA	1AA	1AA	1AA	1AA
trnK	*	*	*	*	*	*	*		*	*
trnG	1UG	1UG	1UG	1UG	1UG	1UG	1UG	1UG	1UG	1UG
trnA	1GU	2GU	2GU	2GU	1GU	1GU	2GU	1GU	2GU	2GU
trnR	1GU	1GU/1UG	1GU	1GU	1GU	1GU	1GU	1GU	1GU	1GU
trnN	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
trnS1	1GU/1UG	1GU/1UG	1GU/1UG	1GU/1UG	1UG	1UG	1GU/1UG	1GU/1UG	1GU/1UG	1GU/1UG
trnE	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
trnT	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
trnS2	*	1AC	1AC	1AC	*	*	1AC	1AC1UG	1AC	1AC/1UG
Σ	6	9	9	9	5	6	10	9	9	10
trnQ	1UG	1UG/1GU	1UG/1GU/1UU	1UG/2GU	1UG/1GU/1UU	1UG/1GU/2UU	1UG/2GU	1UG	1UG/1GU	1UG/2GU
trnC	*	1UG	2UG	1UG	*	1UG	1UG	2UG	1UG	1AC
trnY	2UG	1UG/2GU	1UG/2GU	2UG/2GU	2UG/1GU	2UG/1GU	2UG/2GU	2UG/2GU	2UG/3GU	2UG/1GU
trnF	1UG/1GU	1UG/2GU	1UG/1GU	1UG/2GU	1UG/1GU	1UG/2GU	1UG/1GU	1UG	1UG/2GU	2UG/1GU
trnH	1UU/1GU	1UU/2UG	1UU/1UG/1GU	1UU/1UG	1UU	1UU	1UU/1UG	1UU/1UG	1UU/1UG	1UU/1UG/1GU
trnP	2GU	1GU	2GU	1GU	1UG/1GU	2UG/1GU	1GU	1GU	1GU	1GU
trnL1	*	1UG	1UG		1GU	1GU	*	*	*	*
trnV	3UG/1GU	2GU	2GU	1GU	1UU/2UG/1GU	1GU	1GU	3GU	1GU	2GU
Σ	13	16	18	15	16	17	14	14	15	16
Σ	19	25	27	24	21	23	24	23	24	26

Note : * : indique l'absence de mismatches de bases.

Note : les tRAN colorés en vert sont situés sur le brin majoritaire (brin-J), les tRAN colorés en rouge sont situés sur le brin minoritaire (brin-N).

A.i: *Acrotylus insubricus*, *A.s:* *Aiolopus simulatrix*, *H.a:* *Hilethera aeolopoides*, *L.r:* *Leptopternis rothschildi*, *L.m:* *Locusta migratoria*, *S.n:* *Scintharista notabilis*, *S.s:* *Sphingonotus savignyi*, *S.o:* *Sphingonotus octofasciatus*, *S. f:* *Sphingonotus finotianus*, *T.c:* *Thalpomena coeruleascens*.

2.6. Région riche en A+T

La région riche en A+T est la région non codante la plus longue des dix mitogénomes similaires aux autres mitogénomes métazoaires (Zhang et al., 1995 ; Ma et al., 2009 ; Li & Liang, 2018 ; Li et Li, 2022). Elle est située entre les gènes *rrnS* et *trnI* (Figure 3) avec des longueurs comprises entre 730 pb chez *S. notabilis* et 898 pb chez *S. finotianus* (Figure 2), cette longueur se situe dans la gamme des Oedipodinae utilisés dans cette étude (711 pb chez *Locusta migratoria tibetensis* à 1401 pb chez *Heteropternis Respondens*). La taille de la région riche en A+T n'est donc pas constante au sein des Oedipodinae mais varie entre elles (Figure 1A de l'Annexe 3).

Ces régions contiennent le pourcentage le plus élevé de nucléotides A+T. La proportion d'A+T dans les dix nouveaux mitogénomes varie entre 80,3% chez *S. octofasciatus* et 88,5% chez *A. simulatrix* (Tableau 7).

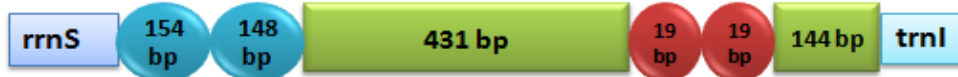
Une comparaison des répétitions en tandem dans la région riches en A+T des dix espèces est présentée dans la figure 11. Les régions riches en A+T chez *A. simulatrix*, *S. finotianus*, *S. octofasciatus* et *S. savignyi* ont trois unités de répétition en tandem. Chez l'*A. insubricus*, *H. aeolopoides*, *L. rothschildi*, *S. notabilis* et *T. coeruleus* la région riche en A+T contient deux éléments répétés, tandis qu'une unité de répétition en tandem se trouve dans la région riche en A+T de *L. migratoria* (Figure 11 ; Tableau 3 de l'annexe 2).

Les motifs T, sur le brin principal, sont trouvés dans les dix mitogénomes séquencés à l'intérieur de la séquence tige-boucle dans le premier tiers de la région riche en A+T adjacente au gène *rrnS*, avec 8 pb, mais avec deux nucléotides cytosine insérés (Figure 11; Figure 2 de l'annexe 3). L'insertion de deux cytosine dans le segment T est observée dans d'autres sous-familles : Acridinae (Liu & Huang, 2010), Oxyinae (Li et al., 2020) et Melanoplinae (Zhongying et al., 2020).

La région riche en A+T de *L. rothschildi*/*S. notabilis* et *S. savignyi*/*S. finotianus* est hautement conservée ; elles partagent respectivement 98,9%, bien que loin du côté phylogénétique, et 94,3% d'identité nucléotidique, tandis que *S. notabilis*/*S. octofasciatus* et *L. rothschildi*/*S. octofasciatus* présentent la plus faible identité nucléotidique dans leurs régions riches en A+T (53,5%).

De plus, la région riche en A+T des insectes contient quelques blocs conservés (Zhang et al., 1995 ; Liu & Huang, 2010). Les blocs E2 et E1 forment une structure secondaire en tige-boucle hautement conservée et une séquence consensus de « TATA » en 5' et « GAA(A)T » en 3' flanquant cette structure (Zhang et al., 1995 ; Zhang & Hewitt, 1997).

Acrotylus insubricus (886 bp)



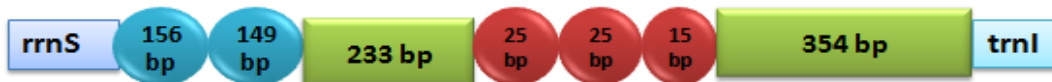
Aiolopus simulatrix (876 bp)



Hilethera aeolopoides (885 bp)



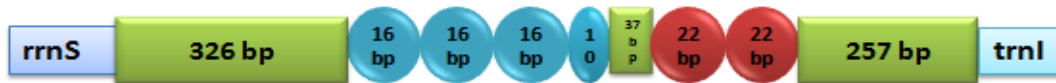
Leptopternis rothschildi (892bp)



Locusta migratoria (892bp)



Scintharista notabilis (730 bp)



Sphingonotus finotianus (898 bp)



Sphingonotus octofasciatus (816 bp)



Sphingonotus savignyi (889 bp)



Thalpomena coerulescens (895 bp)



Figure 10. Organisation de la région de contrôle dans les dix génomes mitochondriaux. Les répétitions en tandem sont représentées par l'ovale bleu, rouge ou violet avec la longueur de la répétition à l'intérieur. Les régions non répétées sont représentées par un rectangle vert avec la longueur de la séquence à l'intérieur. Le rectangle arrondi vert clair est la structure du poly (A).

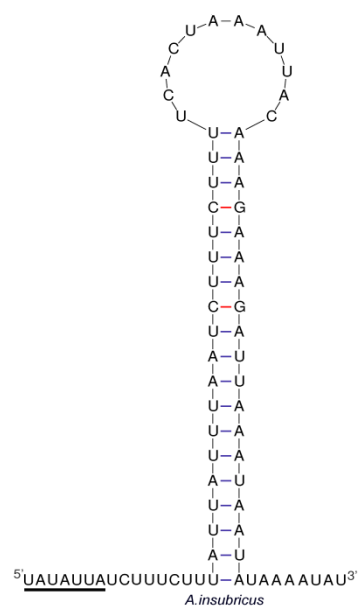
Dans les dix mitogénomes séquencés dans cette étude, sept blocs conservés sont identifiés par alignement entre les dix séquences avec *Schistocerca gregaria* (Forskål, 1775) et avec toutes les espèces d'Oedipodinae utilisées dans cette étude (Figure 11 ; Figure 2 de l'annexe 3). Les blocs E2, qui contient les motifs en T, et E1 forment une structure secondaire en tige-boucle (Figure 12). Cependant, le motif « G(A)nT » n'a pas été trouvé à l'extrémité 3' chez les dix espèces et le motif « TATA » à l'extrémité 5' est trouvé chez huit espèces, mais le motif est séparé de la tige-boucle par un certain nombre de nucléotides. De plus, ces blocs avec la structure tige-boucle sont conservés dans plusieurs sous-familles d'Acrididae (Ma et al., 2009 ; Liu & Huang, 2010).

3. Analyses phylogénétiques

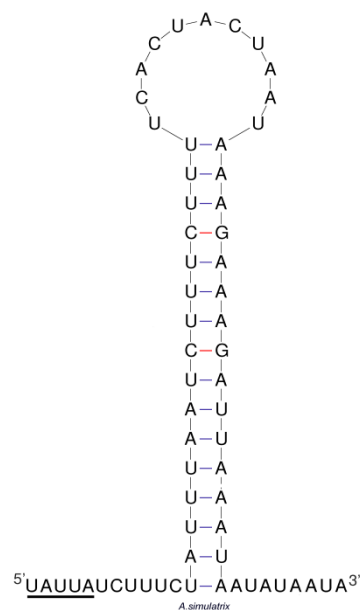
Pour clarifier la position phylogénétique de dix espèces d'Oedipodinae nouvellement séquencées, nous avons analysé 153 séquences complètes de mitogénome représentant 113 espèces au total : 60 espèces d'Oedipodinae, 11 d'Acridinae et 41 de Gomphocerinae. Deux autres espèces d'Acrididae, *Ommexecha virens* (Ommexechinae) et *Tristira magellanica* (Tristirinae), sont utilisées comme groupe externes (Tableau 1 de l'annexe 2). Ces séquences couvrent l'ensemble des mitogénomes disponibles dans GenBank au 25/11/2024, à l'exception de *Locusta migratoria* (Oedipodinae).

La taxonomie des espèces suit l'OSF (version 5.0/5.0 ; Cigliano et al., 2024). Les tests de saturation de substitution n'ont révélé aucune saturation significative dans les quatre ensembles de données (PCG12, PCG123, PCG+ARNr et 37 gènes), les valeurs de Iss étant significativement inférieures aux seuils critiques ($Iss < Iss.cSym$ ou $Iss.cAsym$, $p = 0$; Tableau S3). Ces résultats indiquent que les séquences conservent un signal phylogénétique suffisant pour des reconstructions fiables.

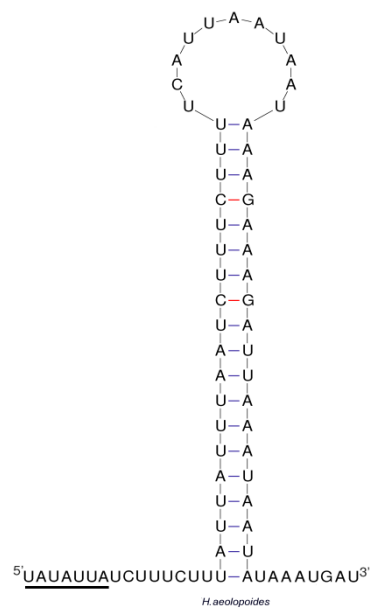
Les analyses de vraisemblance maximale et d'inférence bayésienne ont produit des topologies arborescentes largement congruentes. Les différences observées concernent essentiellement certaines branches terminales au sein des Oedipodinae et des Gomphocerinae (Figure 14). La majorité des nœuds présentent des valeurs de support élevées, tant pour les probabilités postérieures (PP) que pour les bootstrap (BS), ce qui renforce la robustesse des résultats.



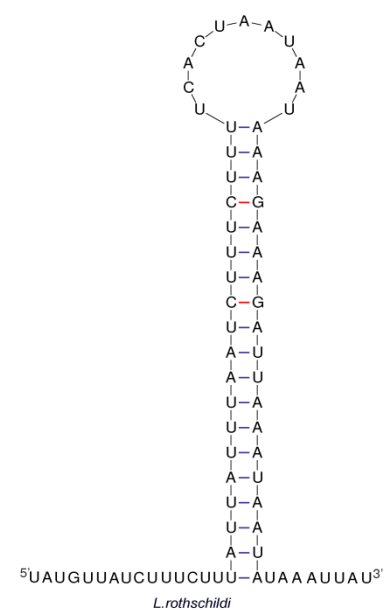
Acrotylus insubricus



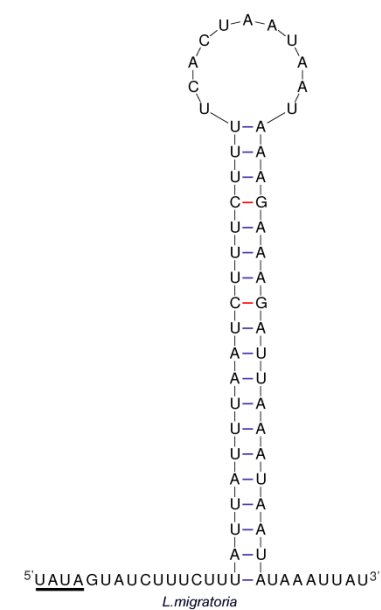
Aiolopus simulatrix



Hilethera aeolopoides



Leptopternis rothschildi



Locusta migratoria

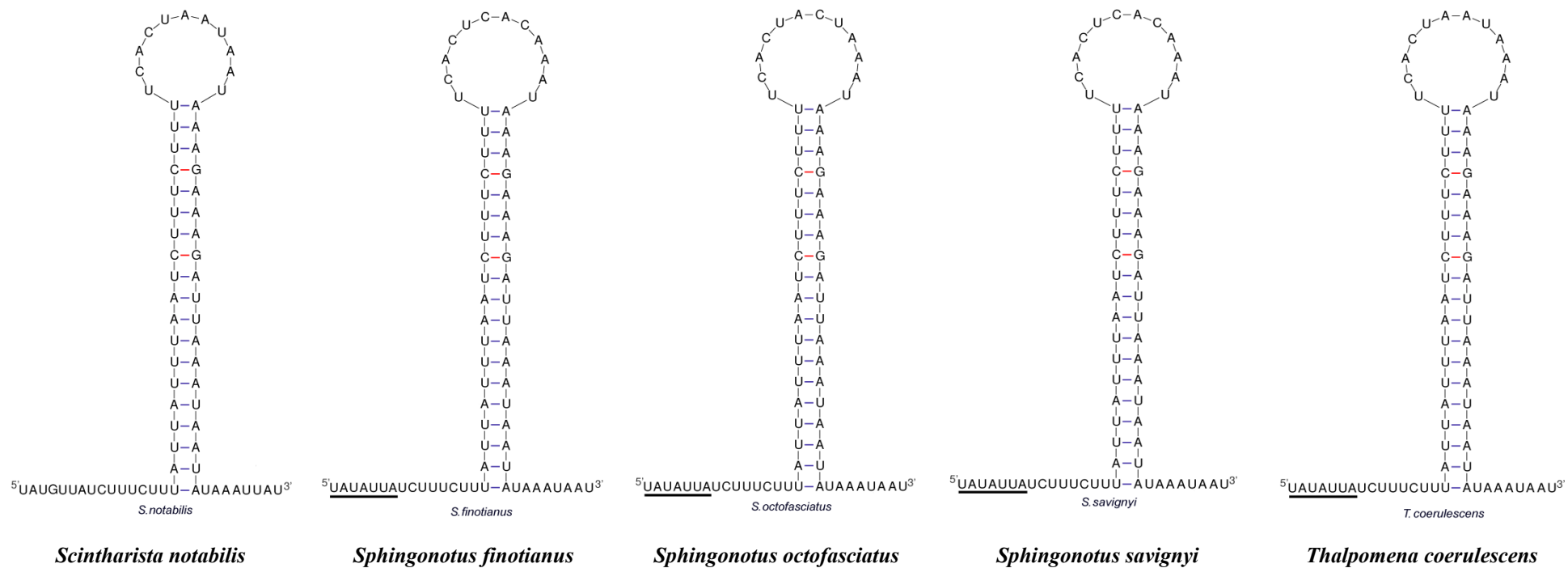


Figure 12. Structures tige-boucle putatives dans la région riche en A+T de dix espèces détectées par le serveur Web Mfold (Zuker, 2003). La boîte « TATA » est soulignée.

Les deux méthodes produisent des topologies similaires pour chaque jeu de données (Figure 3, 4, 5 et 6 de l'annexe 3), à l'exception de l'ensemble de données 37 gènes où les relations diffèrent entre les clades principaux des trois sous-familles (Figure 6 de l'annexe 3). Dans l'arbre bayésien, le clade A (*Ceracris* + *Phlaeoba*) apparaît comme groupe frère du clade (Oedipodinae + Acridinae), avec un support nodal relativement élevé (PP = 0,901), tandis que dans l'arbre de maximum de vraisemblance, il est positionné comme groupe frère des Gomphocerinae, mais avec un support bootstrap modéré (BS = 50). Ce clade inclut également deux espèces de Gomphocerinae : *Chorthippus fallax* et *Gonista bicolor* (Figure 13).

Au niveau des sous-familles, les résultats indiquent que, mis à part le genre *Ceracris* (Parapleurini), qui apparaît comme clade sœur du genre *Phlaeoba* (Acridinae), toutes les autres espèces d'Oedipodinae se regroupent dans un clade principal. Celui-ci est clade sœur du genre *Acrida* (Acridinae), et l'ensemble constitue un clade sœur de Gomphocerinae. Toutefois, quelques espèces montrent des positions inattendues : *Orinhippus tibetanus* et *Chorthippus fallax* (Gomphocerinae) sont positionnés au sein du clade Oedipodinae et *Gonista bicolor* avec *Phlaeoba* (Acridinae) (Figure 13). Ces résultats suggèrent que les sous-familles Oedipodinae, Acridinae et Gomphocerinae ne sont pas monophylétiques.

Au niveau tribal et générique, les topologies obtenues par ML et IB sont globalement cohérentes. Le genre *Phlaeoba* (espèces *P. albonema*, *P. infumata*, *P. tenebrosa*) est systématiquement clade sœur de *Ceracris*. Les espèces *P. angustidorsis* et *P. antennata* présentent toutefois une position variable selon les ensembles de données : regroupées avec le clade (*Ceracris* + autres *Phlaeoba*) dans PCG123 et 37 gènes (Figure 4 et 6 de l'annexe 3), elles apparaissent comme clade sœur d'*Acrida* dans PCG12 et PCG+ARNr (Figure 3 et 5 de l'annexe 3). Concernant les Gomphocerinae, plusieurs genres apparaissent monophylétiques dans toutes les analyses (*Dociostaurus*, *Leuconemacris*, *Mongolotettix*, *Arcyptera* sauf *A. meridionalis*). Ces résultats, bien que pertinents, ne constituent pas l'objectif principal de cette étude et n'ont pas été approfondis.

Chez les Oedipodinae, notre étude couvre huit tribus sur les seize reconnues. Les analyses révèlent huit clades distincts nommés provisoirement A-H (Figure 13), chacun incluant le genre type correspondant, ce qui soutient leur validité taxonomique.

Dans les reconstructions phylogénétiques basées sur les matrices PCG12, PCG123 et PCG+ARNr, le clade de la tribu Trilophidiini constitue la première lignée divergente avec un support nodal important (BS=92, 63 et 81 respectivement ; PP=1 pour toutes les matrices) (Figure 3, 4 et 5 de l'annexe 3), tandis qu'avec le jeu de données 37 gènes, le clade basal correspond à la tribu Epacromiini avec un soutien robuste (PP=1) (Figure 6 de l'annexe 3).

- ✧ **Clade A** – (BS=100, PP=1) : le plus basal, il inclut *Ceracris* Walker, 1870 et *Mecostethus* Fischer, 1852 (le genre type de la tribu Parapleurini Brunner von Wattenwyl, 1893). Bien que *Ceracris* soit actuellement classé parmi les Oedipodinae selon l'OSF, il s'associe à *Phlaeoba* (Acridinae) avec un support statistique élevé (BS=99, PP=1), indiquant un caractère paraphylétique.
- ✧ **Clade B** – (BS = 100, PP = 1) : comprend deux séquences du genre *Trilophidia* Stål, 1873 (Trilophidiini Shumakov, 1963), qui forment un clade fortement soutenu (BS=100, PP=1) avec l'*Hilethera aeolopoides* (Epacromiini) dans toutes les topologies générés.
- ✧ **Clade C** – (BS = 100, PP = 1) : regroupe *Epacromius* Uvarov, 1942 (le genre type) et *Aiolopus* Fieber, 1853. Cependant, *Mecostethus* sp. (Parapleurini) apparaît comme groupe frère de ces deux genres.
- ✧ **Clade D** – (BS = 99, PP = 1) : la tribu Acrotylini Johnston, 1956 est représentée par une seule espèce, *Acrotylus insubricus* (Scopoli, 1786), donc, la monophylie d'Acrotylini n'a pu être testée. L'*A. insubricus* forme un clade bien soutenu (BS=72, 97 et 99, PP=0.87, 1 et 1 respectivement) avec l'*Heteropternis respondens* (Epacromiini) dans PCG12, PCG123 et 37 gènes, mais apparaît clade sœur du groupe (*Heteropternis* + Locustini) dans PCG+ARNr.
- ✧ **Clade E** – (BS=100, PP=1) : inclut les genres *Pternoscirta* Saussure, 1884, *Oedaleus* Fieber, 1853, *Scintharista* Saussure, 1884, *Gastrimargus* Saussure, 1884 et *Locusta* Linnaeus, 1758 de la tribu Locustini Kirby, 1825. Cependant, *Mecostethus parapleurus* (Hagenbach, 1822), appartenant à la tribu Parapleurini, s'intègre également dans ce clade. Les séquences de *Locusta migratoria* présentent des branches très courtes, traduisant une relation extrêmement étroite, tandis que les deux séquences de *Gastrimargus* montrent une divergence marquée.
- ✧ **Clade F** – (BS=100, PP=1) : constitué des deux espèces du genre *Oedipoda* Latreille, 1829, confirmant la monophylie de la tribu Oedipodini Walker, 1871.
- ✧ **Clade G** – (BS=100, PP=1) : représente la tribu Bryodemini Bey-Bienko, 1930, incluant les genres *Bryodema* Fieber, 1853, *Bryodemella* Yin, 1982, *Bryodemacri* Benediktov, 1998, *Angaracris* Bey-Bienko, 1930, *Uvaroviola* Bey-Bienko, 1930 et *Compsorhipis* Saussure, 1889. Cependant, l'espèce *Hilethera xinjiangensis* (Epacromiini) de la Chine apparaît comme groupe frère de la tribu Bryodemini avec un support robuste (BS=100, PP=1).
- ✧ **Clade H** – (BS=100, PP=1) : ce dernier clade comprend les genres *Sphingonotus* Fieber, 1852, *Thalpomena* Saussure, 1884 et *Helioscirtus* Saussure, 1884 de la tribu Sphingonotini Johnston, 1956, ainsi que *Leptopternis* Saussure, 1884 (non assigné à une tribu selon l'OSF).

De manière inattendue, ce clade inclut également deux espèces appartenant à d'autres sous-familles : *Orinhippus tibetanus* (Gomphocerinae) et *Sinophlaeoba bannaensis* (Acridinae). L'espèce *Pyrgodera armata* (Fischer von Waldheim, 1820) (Locustini) se positionne comme groupe frère du clade (Bryodemini + Sphingonotini) avec un support significatif (BS=99, PP=1).

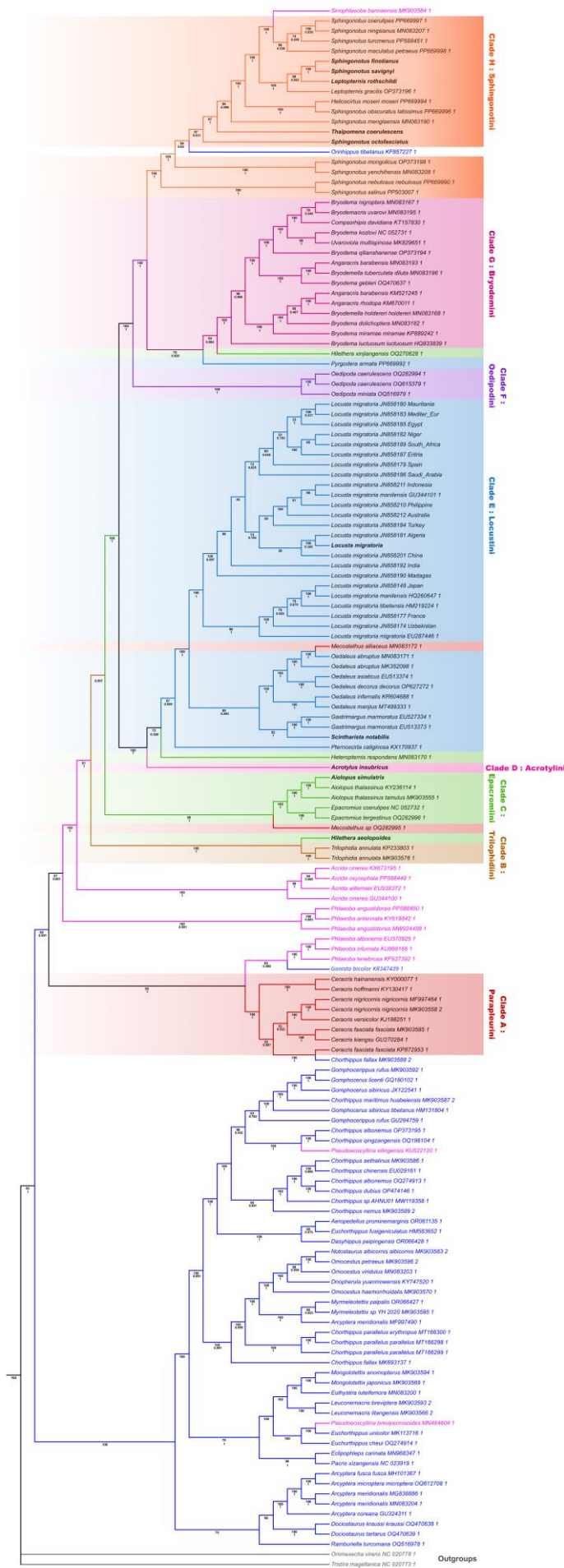


Figure 13. Arbre phylogénétique reconstruit par inférence bayésienne (BI) et par la méthode du maximum de vraisemblance (ML), à partir de l'ensemble de données PCG + ARNr. Le support bootstrap (ML) en haut et les probabilités postérieures (BI) en bas sont indiqués aux nœuds. Le numéro d'accession de chaque espèce enregistrée dans GenBank est indiqué. Les espèces séquencées dans cette étude sont écrites en gras. Le bleu représente les Gomphocerinae, le rose représente les Acridinae, le noir représente les Oedipodinae et le gris représente les espèces du groupe externe.

Discussion

Discussion

L'ADN mitochondrial animal est de petite taille (15–20 kb), circulaire et extrachromosomique (Boore, 1999 ; Cameron, 2014 ; Lavrov & Pett, 2016). Il se distingue par sa densité importante en gènes et l'absence d'introns, sauf chez les Cnidaires (Boore et al., 2006), ainsi que par l'absence de recombinaison, l'hérédité maternelle et des taux de substitution élevés (Toews & Brelsford, 2012; Zhang et al., 2021). Ces caractéristiques en font un outil privilégié pour l'étude des insectes, plus pratique que le génome nucléaire (Cameron, 2014). Les mitogénomes sont ainsi largement utilisés en systématique moléculaire (à différents niveaux taxonomiques), génétique des populations, phylogéographie, diagnostic et études évolutives (Cameron, 2014 ; Zhang et al., 2021 ; Xing et al., 2025).

La comparaison des génomes mitochondriaux offre des avantages considérables pour l'étude de l'évolution et a permis de résoudre de nombreuses questions phylogénétiques (Boore et al., 2006). L'utilisation de séquences d'ADN mitochondriale entières s'avère beaucoup plus puissante pour la reconstruction phylogénétique que l'analyse de gènes uniques (Macey et al., 2004 ; Boore et al., 2005). De plus, Les séquences complètes du génome mitochondrial fournissent également un ensemble de caractères au niveau du génome, tels que les structures secondaires de l'ARN, les mécanismes de réplication et de transcription, et en particulier les arrangements relatifs des gènes, qui constituent un indicateur fiable d'une ascendance commune (Boore et al., 2005). La caractérisation du génome mitochondrial a enrichi notre connaissance des génomes mitochondriaux des orthoptères du monde entier. Par conséquent, les relations phylogénétiques chez les orthoptères peuvent être réexaminées (Gao et al., 2017).

Dans la présente étude, nous avons déterminé pour la première fois les séquences mitogénomiques complètes de 9 espèces d'Oedipodinae ainsi qu'une séquence de *Locusta migratoria*. Ces séquences ont été comparées à celles d'autres espèces de la même sous-famille et à celles d'autres sous-familles, afin d'examiner différentes caractéristiques, notamment la structure et l'arrangement du génome, la composition en nucléotides, l'utilisation des codons, le modèle d'espacement et la structure de la région riche en A+T. De plus, une analyse phylogénétique utilisant les séquences mitogénomiques disponibles d'autres espèces d'Oedipodinae, Acridinae et Gomphocerinae a été réalisée pour déterminer les relations phylogénétiques entre ces sous-familles d'Acrididae.

1. Extraction de l'ADN

L'analyse de l'ADN est devenue indispensable dans un large éventail de domaines de la biologie moderne (la biotechnologie, la phylogénie, etc.) (Alberts al., 2015). La réussite de toute

étude moléculaire en aval (PCR, séquençage etc.) dépend intrinsèquement de la qualité de l'ADN initialement extrait, c'est-à-dire de sa quantité, de sa pureté et de son intégrité (Green & Sambrook, 2012 ; Batalini et al., 2020). L'extraction de l'ADN, bien que semblant être une étape préliminaire simple, constitue souvent un défi majeur en laboratoire. Son efficacité dépend de plusieurs facteurs, notamment la nature du tissu utilisé, l'état de conservation de l'échantillon, ainsi que la méthode d'extraction employée (Chen et al., 2010 ; Naeem et al., 2020).

Une méthode d'extraction efficace devrait permettre d'obtenir un rendement élevé et constant en ADN à partir d'un grand nombre d'échantillons, tout en garantissant une pureté optimale. Elle devrait également reposer sur l'utilisation de réactifs peu toxiques, s'effectuer dans un délai réduit et offrir un bon rapport coût-efficacité. La simplicité de mise en œuvre et la réduction de la charge de travail constituent aussi des critères essentiels dans le choix d'une méthode d'extraction idéale (Koshy et al., 2017 ; Naeem et al., 2020).

L'évaluation globale des quatre protocoles révèle des rendements d'extraction satisfaisants avec une pureté acceptable concernant la contamination protéique, bien qu'une contamination organique et des sels résiduels aient été notés.

La comparaison avec les données de la littérature montre des performances variables selon les protocoles testés. Le P3 a généré des rendements et une pureté inférieure à ceux rapportés par Chen et al. (2010), tandis que le P4 a surpassé ces valeurs, avec des rendements environ deux fois plus élevés, tout en maintenant des ratios A260/A280 et une intégrité d'ADN comparables. Par ailleurs, une autre étude a montré que l'extraction d'ADN par la méthode au phénol-chloroforme présente une productivité nettement supérieure à celle obtenue avec des protocoles basés sur des concentrations salines élevées (Naeem et al., 2020). En revanche, le P1 présente une discordance notable avec l'étude originale de Mega et Revers (2011) : alors que ces auteurs rapportent un ADN intact pour tous les arthropodes analysés, nos extraits ont révélé une dégradation significative, bien que les paramètres de concentration et de pureté restent comparables à ceux qu'ils avaient rapportés.

Concernant l'aptitude de l'ADN extrait aux applications moléculaires, l'amplification PCR s'est révélée pleinement réussie avec le P4 et partiellement efficace avec le P3. Ces résultats diffèrent de ceux de Chen et al. (2010), qui démontrent que ces deux méthodes génèrent des quantités d'ADN suffisantes pour la PCR. De même, Mega et Revers (2011) ont rapporté des performances optimales de leurs extraits en AFLP, tous les échantillons testés présentant une qualité satisfaisante, alors que nos tentatives d'amplification du fragment du gène COX1 à partir de nos extraits ont échoué.

Bien que l'ADN obtenu avec le P4 ait présenté des indices de pureté non satisfaisants lors de l'analyse spectrophotométrique (présence de contaminants organiques et de sels résiduels), les résultats d'amplification ont révélé des bandes nettes et bien définies (Photo 3 et 5). Cette observation suggère que la présence de contaminants détectée par spectrophotométrie ne compromet pas nécessairement les performances de la PCR (Naeem et al., 2020 ; Batalini et al., 2020). Par ailleurs, le P4 présente un avantage économique notable comparativement au kit commercial.

En comparaison avec les travaux de Chen et al. (2010), les résultats obtenus avec notre P4 ont révélé des concentrations d'ADN plus faibles que celles rapportées par ces auteurs, malgré les optimisations apportées à notre méthode. Ces différences laissent penser que la reproductibilité des méthodes conventionnelles d'extraction pourrait être influencée par plusieurs facteurs, notamment la provenance des réactifs, le type d'équipement utilisé et les conditions environnementales du laboratoire (Batalini et al., 2020).

2. Analyses comparatives des dix mitogénomes d'Oedipodinae

2.1. Organisation du mitogénome

Le génome mitochondrial des insectes se compose de deux parties distinctes : une vaste région codante, qui en constitue la majeure partie, et une région non codante plus réduite. La région codante comprend 37 gènes : 13 codent pour des sous-unités protéiques des enzymes impliquées dans la phosphorylation oxydative, deux pour les ARN ribosomiques (ARNr) du ribosome mitochondrial et 22 pour les ARN de transfert (ARNt) nécessaires à la traduction des protéines mitochondriales (Boore, 1999 ; Cameron, 2014b ; Lavrov & Pett, 2016). Ces éléments, associés aux ARN et protéines importés du cytoplasme, permettent aux mitochondries de disposer de leurs propres mécanismes de réplication de l'ADN, de transcription, de maturation des ARNm et de synthèse protéique (Boore, 1999).

Il s'agit du contenu génétique le plus souvent trouvé dans l'ADNmt des métazoaires (Wolstenholme, 1992), bien que certaines différences aient été signalées chez les invertébrés, comme l'absence du gène ATPase 8 chez les nématodes (Flook et al., 1995). Cet ensemble de 37 gènes reste globalement conservé chez les métazoaires bilatériens, à quelques exceptions près (par exemple, la perte d'un petit nombre de gènes dans certains groupes dérivés) (Cameron, 2014b).

Chez les insectes, malgré des variations de taille globale des mitogénomes, la région codante conserve une longueur relativement stable, comprise entre 14 700-14 800 pb chez les Oedipodinae, Acridinae et Gomphocerinae (Figure 1 de l'annexe 3), ainsi que chez d'autres

ordres comme les coléoptères (Sheffield et al., 2008). Les différences de taille totale entre espèces résultent principalement de variations dans la longueur de la région de contrôle (Luo et al., 2024). Cette stabilité joue un rôle crucial dans le fonctionnement et l'évolution des mitochondries puisque les gènes mitochondriaux sont vitaux à l'activité de l'organite, leur structure et leur taille tendent à se maintenir d'une espèce à l'autre. Toute modification de l'étendue de la région codante pourrait compromettre l'efficacité énergétique et la viabilité des insectes, ce qui explique pourquoi la sélection naturelle en favorise la stabilité (Sheffield et al., 2008).

La région non codante, généralement unique et étendue, contraste avec le reste du génome mitochondrial, caractérisé par une quasi-absence de séquences intergéniques. Cette zone peut toutefois présenter des variations de taille marquées entre les espèces des sous-familles étudiées (Figure 1 de l'Annexe 3), mais aussi entre différents ordres, comme les lépidoptères (Yang et al., 2020), les coléoptères (Sheffield et al., 2008) et plus largement l'ensemble des insectes (Li et al., 2020 ; Yang et al., 2020 ; Luo et al., 2024). Ces variations s'expliquent par divers mécanismes, notamment la duplication de séquences et la réplication par glissement des répétitions en tandem⁴. Toutefois, la taille du génome mitochondrial est généralement considérée comme ayant peu d'impact direct sur la taxonomie ou l'évolution (Flook et al., 1995).

2.1.1. Arrangement du génome

Les caractéristiques du réarrangement génétique sont également un sujet d'actualité dans la recherche sur le mitogénome (Yoshizawa et al., 2018 ; Xie et al., 2019 ; Papetti et al., 2021 ; Ge et al. 2022 ; Gaugel et al., 2023). Les comparaisons des arrangements géniques dans le mitogénome peuvent constituer des caractères informatifs et des signatures moléculaires potentiellement puissantes pour la reconstruction phylogénétique à différents rangs taxonomiques et pour l'étude de l'évolution adaptative (Flook et al., 1995 ; Babbucci et al., 2014 ; Ge et al., 2022 ; Gaugel et al., 2023), car les réarrangements semblent être des événements uniques, relativement rares en tant qu'événements évolutifs (Boore, 1999 ; Cameron, 2014 ; Zhang et al., 2015 ; Galaska et al., 2019).

L'ordre et l'orientation géniques des dix mitogénomes sont identiques à ceux des Caelifera, caractérisés par la transposition $\text{trnK/trnD} \rightarrow \text{trnD/trnK}$. Cette transposition représente une synapomorphie confirmée pour ce groupe (Fenn et al., 2008 ; Liu & Huang, 2010 ; Song et al.,

⁴ Ce phénomène est attribué à la réplication par glissement des répétitions en tandem (slippage replication of tandem arrays), un mécanisme au cours duquel l'ADN polymérase perd son alignement correct sur des séquences répétées. Ce désalignement peut conduire à l'insertion ou à la délétion de motifs répétés, entraînant ainsi une variation de la taille des séquences en tandem (Levinson & Gutman, 1987 ; Schlötterer C, Tautz D, 1992 ; Hancock, 1995).

2015 ; Li et al., 2019 ; Xu et al., 2021, Zhang et al., 2023 ; Gaugel et al., 2023), à l'exception des trois sous-familles de Tridactylidae, qui conservent la condition ancestrale (Song et al., 2015).

Les ADNmt des insectes présentent différents ordres génétiques, résultant de mécanismes de réarrangement où un gène peut être transposé (déplacé vers un emplacement différent sur le même brin), inversé (déplacé vers le brin opposé tout en conservant sa position relative), ou subir une combinaison de ces deux événements (Babbucci et al., 2014). Le fait que la plupart des réarrangements génétiques affectent préférentiellement les ARNt, comparativement aux PCG et aux ARNr, témoigne de la neutralité sélective relative à la position des ARNt dans le génome mitochondrial (Dowton et al., 2009 ; Kaur et al., 2024).

2.1.3. Espaceurs et chevauchements intergéniques

Les gènes chevauchants correspondent à deux gènes adjacents dont les régions codantes se chevauchent partiellement (Fukuda et al., 1999 ; Pavesi et al., 2018). Ce phénomène a été identifié dans les génomes procaryotes, eucaryotes, viraux et mitochondriaux (Fukuda et al., 1999 ; Veeramachaneni et al., 2004 ; Pavesi et al., 2018 ; Wright et al., 2022). Ces régions de chevauchement sont impliquées dans la régulation de l'expression génique et de la traduction (Fukuda et al., 1999).

Les régions intergéniques, également connues d'ADN espaceur ou parfois Junk DNA, sont des segments d'ADN situés entre deux gènes codant pour des protéines ou des ARN (Tropp, 2008 ; Yadav & Mohapatra, 2018). Elles jouent un rôle important dans l'initiation de la réplication et la régulation de l'expression des gènes et peuvent contenir des éléments régulateurs, tels que des sites de liaison pour des facteurs de transcription, des activateurs, des promoteurs, des opérateurs, etc., qui influencent l'activité des gènes voisins (Skelly & Clark-Walker, 1990 ; Cornuet et al., 1991 ; Moudy et al., 2004 ; Velten et al., 2005 ; Nakagawa et al., 2008 ; Yadav & Mohapatra, 2018 ; Wheeler et al., 2020). La taille de ces régions varie significativement entre les organismes. Chez les eucaryotes, on observe généralement de longues séquences intergéniques. En revanche, dans les génomes bactériens, de levures et mitochondriaux, ces régions sont nettement plus courtes, voire inexistantes (Wolstenholme, 1992 ; Yadav & Mohapatra, 2018).

Les séquences analysées (Oedipodinae, Acridinae et Gomphocerinae) présentent une grande similarité concernant le nombre et la longueur des régions intergéniques ainsi que des chevauchements intergéniques. Cependant, quelques exceptions notables sont observées, notamment chez *Chorthippus fallax* MK693137 avec un espaceur trnI/trnQ de 195 pb et chez *Acrida cinerea* KX673195 avec un espaceur trnH/ND4 de 185 pb. Cette organisation génomique est également observée chez d'autres sous-familles d'Acrididae, telles que les Melanoplinae (Xu

et al., 2021), Oxyinae (Li et al., 2020), Catantopinae (Li et al., 2019), ainsi que dans la famille Pamphagidae (Zheng et al., 2021).

Chez les insectes, l'évolution mitochondriale est traditionnellement considérée comme favorisant la réduction de la taille du génome, notamment par l'élimination des espaceurs intergéniques (Sheffield et al., 2008). Cependant, de grands espaceurs intergéniques sont observés chez cinq espèces de la sous-famille Scelimeninae (Orthoptera: Caelifera: Tetrigidae) entre trnS2/ND1 : 642 pb chez *Falconius longicornis*, 945 pb chez *Zhengitettix curvispinus*, 862 pb chez *Loxilobus prominoculus*, 709 pb chez *Eucriotettix oculatus*, et 399 pb chez *Thoradonta nodulosa* (Li et al., 2021). Des espaceurs de grande taille sont également rapportés chez d'autres groupes d'insectes (Ma et al., 2017).

2.2. Composition nucléotidique des mitogénomes

La teneur en A+T, l'AT-skew et le GC-skew sont reconnues comme les paramètres généraux pour l'étude de la composition nucléotidique des mitogénomes (Li et al., 2020). L'asymétrie des brins se traduit généralement par un AT-skew, exprimée par $(A-T)/(A+T)$, et un GC-skew, exprimée par $(G-C)/(G+C)$ (Perna & Kocher, 1995). Les valeurs positives d'AT-skew indiquent plus de A que de T sur le brin cible, et les valeurs positives de GC-skew indiquent plus de G que de C, et vice versa.

Chez les insectes, la composition nucléotidique des mitogénomes est caractérisée par une forte dominance des bases A et T et un faible contenu en C et G (Li et al., 2012 ; Cameron, 2014 ; Zhongying et al., 2020). Ce biais varie considérablement à la fois d'un ordre à l'autre et au sein des ordres (Cameron, 2014). Ces caractéristiques sont le reflet de l'histoire évolutive et des adaptations des insectes.

Le biais A+T observé dans les mitogénomes est principalement dû à des mutations asymétriques et à la pression de sélection au cours des processus de réplication et de transcription de l'ADN mitochondrial (Zhang et al., 2015). Ainsi, les pressions mutationnelles asymétriques entre le brin-J et le brin-N peuvent façonner la composition nucléotidique des génomes viraux, procaryotes et eucaryotes au cours de ces processus (Nikolaou & Almirantis, 2005 ; Moeckel et al., 2023). Lobry & Sueoka (2002) démontrent que les asymétries s'expriment principalement dans les positions du troisième codon des gènes ainsi que dans les régions non codantes où la pression sélective est minimale.

Dans l'ADNmt de la *Drosophila melanogaster* et de la souris, la transition de G:C à A:T est la mutation dominante (Haag-Liautard et al., 2008 ; Stewart et al., 2008). De plus, certains chercheurs supposent que la mutation de C en T dans le mitogénome des insectes est à l'origine

de la teneur élevée en A+T des gènes mitochondriaux (Consortium, 2006 ; Zhongying et al., 2020, Li et al., 2020).

Chez les vertébrés, la désamination cytidine qui favorise les transitions C:G vers T:A est la principale source de mutation dans l'ADNmt (Tanaka & Strand, 1994 ; Faith & Pollock, 2003). Des expériences ont montré que l'ADN à brin unique est plus susceptible de subir des désaminations spontanées des nucléotides A et C, pendant la réplication, que l'ADN double brin. (Frederico et al., 1990 ; Reyes et al., 1998). La désamination de l'adénine donne de l'hypoxanthine, qui s'apparie préférentiellement avec la cytosine plutôt qu'à la thymine, tandis que la désamination de la cytosine produit de l'uracile (U), qui est reconnu comme une thymine (T) par les mécanismes de réplication de l'AND et s'associe donc à A au lieu de G (Lindahl, 1993).

2.3. Gènes codant pour des protéines

Les gènes codant pour les protéines (PCG) constituent des éléments essentiels des génomes mitochondriaux, car ils produisent les protéines impliquées dans divers processus cellulaires. Dans cette étude, nous avons analysé les PCG de dix espèces appartenant à la sous-famille des Oedipodinae, afin de caractériser leurs propriétés moléculaires et leur dynamique évolutive. Les résultats mettent en évidence l'ordre des gènes, les codons d'initiation et de terminaison (start/stop codons), le biais d'utilisation des codons synonymes ainsi que les taux d'évolution des PCG. L'action de la sélection purificatrice contribue à éclairer les contraintes fonctionnelles et l'évolution adaptative de ces gènes mitochondriaux essentiels, améliorant ainsi notre compréhension de la biologie et de la diversification évolutive des Oedipodinae.

2.3.1. Ordre des gènes

Conformément à ce qui a été rapporté dans d'autres mitogénomes d'Acrididae (Liu & Huang, 2010 ; Zhang et al., 2013 ; Li et al., 2020 ; Zhongying et al., 2020), les dix espèces d'Oedipodinae analysées possèdent 13 gènes codant pour des protéines : les sous-unités 6 et 8 de l'ATPase (ATPase 6 et ATPase 8), les sous-unités 1 à 3 de la cytochrome oxydase (COX1–COX3) et les sous-unités 1 à 6 et 4L de la NADH déshydrogénase (ND1–ND6 et ND4L). Neuf PCG sont situés sur le brin-J, tandis que les quatre autres (ND1, ND4, ND4L et ND5) sont localisés sur le brin-N. Cet agencement (Figure 3, Tableau 2 de l'annexe 2) est cohérent avec d'autres mitogénomes d'Acrididae publiés et reflète un schéma relativement conservé au sein des orthoptères (Gaugel et al., 2023).

2.3.2. Codons d'initiation et de terminaison

Chez les insectes, la plupart des gènes codant pour des protéines — à l'exception de COX1— utilisent des codons d'initiation typiques ATN (codant pour la méthionine ou l'isoleucine) (Sheffield et al., 2008). Toutefois, le gène COX1 se distingue par l'utilisation de codons atypiques. Par exemple, le codon **CCG** a été signalé chez plusieurs Acrididae (Ye et al., 2012 ; Zhang et al., 2013 ; Song et al., 2014 ; Zhongying et al., 2020), chez le Pampagidae (Zhang et al., 2013) ainsi que chez *Anabrus simplex* (Tettigoniidae : Ensifera). Cependant, ce codon n'est pas conservé de manière universelle, puisque d'autres codons d'initiation ont été rapportés pour COX1 : **ACG** (Flook et al., 1995), **TTA** (Zhou et al., 2007 ; Ma et al., 2012), **ACC** (Yang et al., 2016 ; Li et al., 2019 ; Chang et al., 2020 ; Zhongying et al., 2020 ; Zhang et al., 2023), **ACA** (Luo et al., 2024), **AAA** (Liu & Huang, 2010 ; Chang et al., 2020 ; Luo et al., 2024), **CAA** (Leavitt et al., 2013 ; Chang et al., 2020 ; Zhang et al., 2023), **ATCA** (Zhang et al., 2015), **TCG** (Nardi et al., 2003 ; Zhou & Yang, 2022), **TTG** (Lutz-Bonengel et al., 2004 ; Hong et al., 2008 ; Li et al., 2012 ; Ma et al., 2017 ; Yu et al., 2019 ; Li et al., 2021 ; Zhao et al., 2021), **CGA** (Kim et al., 2018 ; Han et al., 2018 ; Yang et al., 2020 ; Ma et al., 2020) et **CTG** (Tableau S2).

Des codons d'initiation atypiques sont également identifiés dans d'autres gènes mitochondriaux. Par exemple : **GCU** dans ND5 (Liu & Huang, 2010) ; **GTG** dans ND1 (Li et al., 2012), ND5 (Zhang et al., 2022), ATP6 (Zhang et al., 2023), COX2 (Kim et al., 2018), ATP8 et ATP6 chez *E. gibbosus* ; ainsi que dans ND6 (Li R. et al., 2021). Dans les espèces analysées dans cette étude, le codon **GTG** a été observé dans ND2, ND5 et ATP6 (Tableau S2), tandis que le codon **TTG** est retrouvé dans ND1 et ND5 (Zhou & Yang, 2022), ainsi que dans ATP8 (Li et al., 2021 ; Yang et al., 2023), ND5 (Zhang et al., 2022) et ND4L (Li, 2019).

Concernant les codons de terminaison, de nombreux mitogénomes d'insectes présentent des codons incomplets (Sheffield et al., 2008 ; Yang et al., 2020 ; Zhou & Yang, 2022) ainsi que dans les mitogénomes de métazoaires en général (Ojala et al., 1981 ; Li et al., 2021). Ce codon incomplet est complété par l'ajout de résidus adénine à l'extrémité 3' lors de la maturation de l'ARNm par la poly (A) polymérase, générant ainsi un codon stop TAA fonctionnel (Ojala et al., 1981 ; Babbucci et al., 2014 ; Li et al., 2019 ; Zardoya, 2020).

L'utilisation de codons d'initiation atypiques et de codons de terminaison incomplets est interprétée, dans une perspective évolutive, comme une stratégie visant à minimiser la taille des espaceurs intergéniques et à réduire les chevauchements entre gènes (Bae et al., 2004 ; Sheffield et al., 2008 ; Ma et al., 2020).

2.3.3. Biais d'utilisation des codons synonymes⁵

Avec les progrès rapides du séquençage des génomes mitochondriaux complets, l'analyse du biais d'usage des codons à l'échelle du génome, plutôt que sur un seul gène ou un petit ensemble de gènes, a suscité un intérêt croissant. Ces recherches sont essentielles pour comprendre l'évolution fonctionnelle des génomes, tant au sein des espèces qu'entre elles (Zhongying et al., 2020).

Le biais d'usage des codons synonymes est un phénomène universel, rapporté dans l'ensemble des règnes du vivant (Moutinho & Eyre-Walker, 2024). De nombreuses études ont montré que les codons synonymes ne sont pas utilisés de manière aléatoire, certains étant préférentiellement employés par rapport à d'autres (Duret, 2002 ; Angellotti et al., 2007 ; Plotkin & Kudla, 2011 ; Shi et al., 2022 ; Moutinho & Eyre-Walker, 2024).

Les modèles expliquant cette variation se répartissent en deux grandes catégories, correspondant à deux forces évolutives indépendantes et non exclusives : le biais mutationnel et la sélection traductionnelle (Duret, 2002 ; Plotkin & Kudla, 2011 ; Benisty et al., 2023). Le modèle sélectif postule une coadaptation entre l'usage des codons synonymes et l'abondance relative des ARNt afin d'optimiser l'efficacité et la précision de la traduction (Duret, 2002 ; Plotkin & Kudla, 2011 ; Moutinho & Eyre-Walker, 2024). À l'inverse, le modèle neutre, ou biais mutationnel, attribue les variations d'usage des codons à des processus mutationnels non sélectifs, considérant que les mutations et la composition en bases constituent la principale force façonnant les fréquences de codons (Duret, 2002 ; Plotkin & Kudla, 2011). Ainsi, les mécanismes mutationnels expliqueraient la majorité des différences observées entre espèces, tandis que la sélection traductionnelle jouerait un rôle majeur dans les variations systématiques au sein d'un même génome (sauf chez les mammifères) (Plotkin & Kudla, 2011).

La quantification des biais d'usage des codons, en particulier à l'échelle génomique, contribue à la compréhension des processus évolutifs (Angellotti et al., 2007). Elle revêt également une importance pour les études d'adaptation moléculaire et les applications biotechnologiques (Shi et al., 2022). L'utilisation relative des codons synonymes (RSCU) constitue un indicateur de ce biais et est couramment utilisée en génomique comparative afin d'éclairer les différences d'expression génétique, l'évolution des génomes et les mécanismes de régulation de la traduction (Plotkin & Kudla, 2011 ; Yu et al., 2019 ; Benisty et al., 2023).

⁵ Le biais d'usage des codons se définit comme une utilisation différentielle des codons synonymes pour coder un acide aminé (Hershberg & Petrov, 2008 ; Benisty et al., 2023).

Dans notre étude, le modèle d'usage des codons dans les dix mitogénomes d'Oedipodinae analysés est conforme au code génétique mitochondrial standard des invertébrés et révèle une forte préférence pour les codons riches en A+T. Cette tendance, déjà observée chez d'autres insectes, contribue au biais A+T global des mitogénomes (Ma et al., 2017 ; Zhao et al., 2021). Par ailleurs, les propriétés physicochimiques des acides aminés influencent également la sélection et la formation de ce biais (Yang et al., 2023).

L'analyse comparative montre que les préférences en codons synonymes sont hautement conservées parmi les dix espèces étudiées. Les codons les plus fréquemment utilisés (ATT (I), TTT (F), TTA (L), et TTT (M)) sont exclusivement composés de bases A et T. Ces résultats concordent avec ceux rapportés pour d'autres Oedipodinae, ainsi que pour d'autres sous-familles d'Acrididae telles que les Gomphocerinae (Zhang et al., 2013 ; Wang et al., 2023), les Acridinae (Liu & Huang, 2010), les Melanoplinae (Podismini: *Sinopodisma*) (Zhongying et al., 2020), les Catantopinae (*Traulia*, *Choroedocus*, *Stenocatantops*) (Li et al., 2019). Ils sont également cohérents avec les observations faites dans d'autres familles comme les Pamphagidae (Zheng et al., 2021) ou les Scelimeninae (Li et al., 2021), et dans d'autres ordres d'insectes, notamment les lépidoptères (Li et al., 2012 ; Han et al., 2018 ; Ma et al., 2020 ; Yang et al., 2021), les diptères (Li, 2019 ; Li et al., 2021 ; Zhang et al., 2022 ; Yang et al., 2023 ; Li & Li, 2022), les mécoptères (Hua et al., 2024) et les hétéroptères (Zhao et al., 2021).

Il convient toutefois de souligner que certaines différences existent. Chez certains Acrididae : Melanoplinae (Podismini : *Alulacris*) (Xu et al., 2021), Catantopinae (*Ranacris*), Habrocneminae et Conophyminae (Zhang et al., 2023), des codons contenant C et G (TCA, TCT, CGA, ACA, GGA et GCT) apparaissent plus fréquemment. Des résultats similaires sont également rapportés chez les diptères (*Delia antiqua*) (Zhang et al., 2015) et chez les Blattodea (Ma et al., 2017).

Enfin, l'abondance d'acides aminés hydrophobes observée s'explique par le rôle des 13 gènes mitochondriaux codant pour des protéines transmembranaires, formant des sous-unités essentielles des complexes de phosphorylation oxydative I, III, IV et V de la chaîne respiratoire (Kühlbrandt, 2015). Ces protéines, COX1-3 (Timón-Gómez et al., 2018), ND1-6 (Voet et al., 2013), ainsi que les cinq autres protéines (Eaglesfield & Tokatlidis, 2021) sont hautement hydrophobes, ce qui justifie leur production directe dans la mitochondrie. Si elles étaient synthétisées dans le cytosol, leur importation et leur insertion dans la membrane interne seraient difficiles (Zardoya, 2020).

2.3.4. Taux d'évolution des PCG

Dans l'étude de la divergence évolutive des séquences d'ADN, il est souvent nécessaire d'estimer séparément le nombre de substitutions de nucléotides synonymes (silencieuses) et non synonymes (altérant les acides aminés) (Nei & Gojoborit, 1986). Le rapport entre ces deux types de substitutions, noté dN/dS ou ω , constitue un indicateur largement utilisé en génétique évolutive pour évaluer la force et la nature de la sélection naturelle agissant sur les gènes codant des protéines (Mugal et al., 2013 ; Jeffares et al., 2015 ; Zhou & Yang, 2022).

Dans notre étude, les rapports Ka/Ks moyens sont inférieurs à 0,3 pour les 13 PCG, ce qui indique que l'ensemble de ces gènes évolue principalement sous l'effet d'une sélection purificatrice. Les gènes du complexe de la cytochrome c oxydase (COX1-3) et le gène CYTB présentent des taux d'évolution nettement plus faibles que ceux du complexe de la NADH déshydrogénase (ND1-6). Parmi ces derniers, ND6 affiche le rapport Ka/Ks le plus élevé, tandis que COX1 présente le plus faible, traduisant de fortes contraintes évolutives sur ce gène. Ces résultats suggèrent qu'une sélection purificatrice intense agit sur les gènes du complexe COX chez les dix espèces d'Oedipodinae étudiées, en accord avec les observations faites sur d'autres mitogénomes d'insectes (Schmidt et al., 2001 ; Li et al., 2012, 2021 ; Yu et al., 2019 ; Li et al., 2021). À l'inverse, le gène ND6, qui présente les ratios Ka/Ks les plus élevés, semble évoluer plus rapidement que les autres PCG, ce qui suggère qu'il pourrait constituer un marqueur pertinent pour l'évaluation des relations intraspécifiques (Yu et al., 2019).

Enfin, l'analyse de la pression de sélection montre que les rapports ω de l'ensemble des PCG demeurent inférieurs à 1, confirmant que ces gènes remplissent des fonctions essentielles et subissent une sélection purificatrice visant à maintenir leur intégrité fonctionnelle (Chang et al., 2020).

2.4. Gènes d'ARN de transfert

Les gènes d'ARNt jouent un rôle crucial dans la synthèse des protéines, en servant d'adaptateurs qui transportent des acides aminés spécifiques vers le ribosome au cours de la traduction. Dans cette étude, nous avons examiné les caractéristiques et les structures secondaires des gènes d'ARNt chez dix espèces appartenant à la sous-famille des Oedipodinae. Nos résultats montrent que les gènes codant pour les ARNt dans ces dix nouveaux mitogénomes présentent globalement les mêmes caractéristiques que celles décrites dans la plupart des métazoaires.

La longueur des ARNt dans les mitogénomes analysés varie de 61 à 72 pb chez les Oedipodinae, Acridinae, Gomphocerinae et Oxyinae (Li et al., 2020), contre 56–71 pb chez les

Catantopinae, 58–71 pb chez les Melanoplinae (Zhongying et al., 2020) ou 64–71 pb chez d'autres espèces du même groupe (Xu et al., 2021). Pour les familles Pamphagidae et Scelimeninae, les longueurs sont respectivement de 63–72 pb (Li et al., 2020 ; Zheng et al., 2021) et 58–73 pb (Li et al., 2021). Des intervalles similaires sont rapportés pour d'autres ordres d'insectes : Blattodea 64–71 pb (Ma et al., 2017), coléoptères 60–75 pb (Sheffield et al., 2008 ; Yu et al., 2019), hémiptères 62–74 pb (Li et al., 2021), diptères 58–72 pb (Zhang et al., 2015 ; Li & Li, 2022 ; Zhou et al., 2022), lépidoptères 53–75 pb (Kim et al., 2018 ; Han et al., 2018 ; Yang et al., 2020 ; Ma et al., 2020), et hétéroptères 62–72 pb (Zhao et al., 2021).

Nos analyses confirment que la longueur des ARNt est remarquablement conservée au sein des taxons et varie peu entre les sous-familles, familles ou ordres. Les rares variations observées sont généralement attribuées à des différences de taille au niveau des bras TΨC et DHU (Liu & Huang, 2010 ; Kaur et al., 2024). La présence de polymorphismes indels à divers niveaux taxonomiques souligne la valeur phylogénétique potentielle des séquences d'ARNt, notamment lorsque les structures secondaires sont prises en considération (Li et al., 2012).

L'analyse comparative a montré que les structures secondaires des ARNt, incluant la perte du bras DHU dans trnS1 (AGN), sont hautement conservées chez les dix espèces étudiées. Cette caractéristique est largement partagée par d'autres insectes et métazoaires (Yang et al., 2021). La plupart des ARNt adoptent la structure canonique en feuille de trèfle, à l'exception de trnS1 (AGN), dont le bras DHU est réduit à une simple boucle. La perte du bras DHU dans trnS1 est une particularité fréquente des mitogénomes de métazoaires, y compris chez les mammifères (Garey & Wolstenholme, 1989 ; Wolstenholme, 1992 ; Wang et al., 2016 ; Yu et al., 2019 ; Ma et al., 2020).

La machinerie traductionnelle mitochondriale développe des stratégies spécifiques pour s'adapter à ces structures d'ARNt non canoniques ou tronquées (Salinas-Giegé et al., 2015). Ces ARNt atypiques sont néanmoins fonctionnels *in vitro* et adoptent une conformation compatible avec le ribosome (Krahn et al., 2020). Chez les mammifères, par exemple, la séryl-ARNt synthétase évolue pour reconnaître spécifiquement l'ARNt-Ser non canonique (Chimnaronk et al., 2005).

L'analyse de la structure secondaire des ARNt révèle la présence de plusieurs paires de bases non canoniques dans leurs différentes tiges (accepteur, TΨC, anticodon et DHU). Les mécanismes d'édition des ARNt chez les métazoaires utilisent diverses approches pour corriger ces mésappariements (Leigh & Lang, 2004), notamment par suppression et remplacement de ces paires par paires des Watson-Crick canoniques (Yokobori & Pääbo, 1995 ; Börner et al., 1996 ; Betat et al., 2014). Cependant, les paires wobble G•U/U•G ne sont généralement pas considérées

comme des mésappariements nécessitant une correction, car elles constituent un élément fondamental de la structure secondaire de l'ARN présent dans pratiquement toutes les classes d'ARN des trois domaines phylogénétiques (Varani & McClain, 2000). De plus, elles peuvent servir d'éléments d'identité reconnus par les aminoacyl-ARNt synthétases (Betat et al., 2014 ; Naganuma et al., 2014). Les paires wobble G•U possèdent des propriétés chimiques, structurales, dynamiques et de liaison aux ligands uniques, qui ne peuvent être que partiellement reproduites par les paires Watson-Crick ou d'autres mésappariements. Ces caractéristiques spécifiques marquent les sites contenant des paires G•U pour la reconnaissance par les protéines et autres ARN, permettant aux paires wobble de jouer des rôles fonctionnels essentiels dans une gamme remarquablement étendue de processus biologiques (Varani & McClain, 2000).

2.5. Gènes de l'ARN ribosomique

L'emplacement et les caractéristiques de séquence des gènes d'ARN ribosomique observés dans les dix mitogénomes étudiés sont similaires à ceux rapportés chez d'autres espèces d'Acrididae, ce qui confirme le caractère conservé de ces gènes et leur valeur en tant que sites d'information phylogénétique fiables (Li et al., 2019 ; 2020).

En raison de leur conservation, les gènes d'ARNr sont fréquemment utilisés dans les analyses phylogénétiques. Le gène de la petite sous-unité (*rrnS*) est généralement plus conservé que celui de la grande sous-unité (*rrnL*) et il est largement employé pour explorer la diversité génétique à des niveaux taxonomiques supérieurs, tels que les phylums. En revanche, le gène de la grande sous-unité (*rrnL*), moins conservé, s'avère particulièrement informatif pour des analyses phylogénétiques à des niveaux taxonomiques inférieurs ou intermédiaires, tels que les familles ou les genres (Kaur et al., 2024).

2.6. Région riche en A+T

La région riche en A+T constitue généralement la plus grande partie non codante du génome mitochondrial des métazoaires (Ma et al., 2009) et contient des éléments de contrôle de la réplication et de la transcription (Boore, 1999 ; Fernandez-Silva et al., 2003 ; Ma et al., 2009 ; Wang et al., 2016 ; Falkenberg, 2018). Cette région tire son nom de sa teneur élevée en nucléotides A+T (Simon, 1991 ; Liu & Huang, 2010 ; Han et al., 2018). Chez les vertébrés, elle est également appelée « région de contrôle » en raison de son rôle dans le contrôle de la réplication du génome et l'expression génique par la transcription (Fernandez-Silva et al., 2003 ; Zhang et al., 2013). Chez la plupart des Caelifera, cette région présente une structure tige-boucle, d'où l'appellation alternative de « boucle D » (Ma et al., 2009 ; Zhang et al., 2013). Ces structures tige-boucle conservées suggèrent leur importance fonctionnelle et pourraient fournir des indices pour comprendre le processus d'initiation de la réplication de l'ADNmt (Ma et al.,

2009). Cette région se caractérise également par une longue séquence de polythymine adjacente au gène *trnI* (Li et al., 2020 ; Zhongying et al., 2020).

La région riche en A+T présente un rythme d'évolution plus rapide que les gènes mitochondriaux en raison de contraintes sélectives limitées (Ma et al., 2009 ; Kaur et al., 2024). Elle constitue ainsi un marqueur efficace pour les études phylogénétiques portant sur des espèces intraspécifiques ou étroitement apparentées (Li et al., 2012 ; Kaur et al., 2024).

Chez les orthoptères, le taux de mutation élevé de cette région entraîne une variation de taille significative. Cette variation résulte principalement de la variation de longueur au sein des répétitions en tandem et de la différence de leur nombre de copies (Zhang et al. 1995 ; Ma et al. 2009 ; Li et al. 2012 ; Wang et al. 2016). Le nombre variable d'unités répétées en tandem peut s'avérer utile pour déduire la structure génétique des populations parmi des taxons étroitement apparentés et des individus d'une même espèce (Mancini et al., 2008 ; Zhongying et al., 2020 ; Kaur et al., 2024). Ces répétitions peuvent également jouer divers rôles régulateurs et évolutifs (Zhongying et al., 2020). Toutefois, certains auteurs suggèrent que l'absence de conservation de ces répétitions en tandem dans les mitogénomes d'orthoptères indique qu'ils ne remplissent pas de rôle fonctionnel essentiel (Ma et al., 2009).

3. Analyses phylogénétiques

La classification des espèces repose sur une combinaison de caractéristiques morphologiques, moléculaires et de distribution, les taxons étant regroupés sur la base de traits communs et de leur histoire évolutive (Luo et al., 2024). Dans ce cadre, la clarification des positions phylogénétiques et la reconstruction de phylogénies robustes à partir de multiples sources de données demeurent des objectifs centraux en taxonomie et en systématique (Zhang et al., 2023). L'essor du séquençage de nouvelle génération, dont les coûts ont considérablement diminué et dont l'utilisation est devenue largement disponible, a permis de surmonter de nombreuses limites méthodologiques antérieures et de faciliter le séquençage de génomes mitochondriaux complets (Cameron, 2024). Dans cette dynamique, de plus en plus d'études récentes exploitent les séquences complètes de mitogénomes pour explorer la phylogénie des orthoptères et affiner leur classification (Chang et al., 2020a).

Dans cette étude, l'analyse exhaustive des génomes mitochondriaux de 10 espèces d'Odipodinae de la famille des Acrididae de la wilaya de Biskra, combinée aux données de 143 autres espèces déjà publiées, a permis d'obtenir des informations précieuses sur les relations phylogénétiques et la dynamique évolutive au sein de ce groupe diversifié. Nos résultats améliorent la compréhension systématique des Acrididae dans l'une des régions les plus riches en

biodiversité éclairent également des schémas plus larges d'évolution des Acrididae et de maintien de la biodiversité.

3.1. Jeux de données

Les analyses des mitogénomes s'avèrent utiles pour déduire les relations évolutives récentes (Zhang et al., 2021). Les gènes mitochondriaux étant regroupés au sein d'une même molécule d'ADN, il est attendu qu'ils partagent une généalogie commune (Yuan et al., 2018). Toutefois, de nombreuses études révèlent des résultats phylogénétiques incongruents entre différents gènes mitochondriaux, suggérant que ceux-ci véhiculent des signaux phylogénétiques différents (Meiklejohn et al., 2014 ; Yuan et al., 2018).

Dans ce contexte, les décisions relatives à l'inclusion des données affectent les études phylogénomiques de manière plus critique que les études phylogénétiques à un ou plusieurs locus (Cameron, 2014). Ainsi, la région de contrôle non codante est exclue de presque toutes les études en raison de sa grande variabilité nucléotidique et de longueur (Zhang et al., 2013). De plus, cette région, en tant que marqueur phylogénétique chez les insectes, semble dépendre du groupe et ne peut être appliquée universellement (Fenn et al., 2007 ; Zhang et al., 2013), à l'exception des études phylogéographiques intraspécifiques (Fenn et al., 2007 ; Ma et al., 2012).

Concernant les 37 gènes restants, ils sont utilisés à des degrés divers dans les études précédentes. En pratique, presque toutes les études incluent les 13 gènes codant pour les protéines (Li et al., 2019, 2020 ; Dong et al., 2019 ; Xu et al., 2021 ; Wang et al., 2023) car ils représentent $\approx 75\%$ de la séquence génétique. En effet, lorsque les PCG sont analysés comme une partition unique, une topologie presque identique à celle des analyses combinées est retrouvée, suggérant ainsi qu'une grande partie du signal phylogénétique mitochondrial provient de ces gènes (Fenn et al., 2008).

En revanche, l'inclusion des deux gènes d'ARNr ($\approx 15\%$) (Zhang et al., 2013 ; Dong et al., 2019 ; Xu et al., 2021) et des 22 ARNt ($\approx 10\%$) (Ma et al., 2017 ; Li et al., 2019, 2020 ; Zhongying et al., 2020) est plus variable. Bien que certains auteurs soulignent leur faible performance lorsqu'ils sont analysés individuellement, particulièrement les ARNr dont la résolution est limitée au-delà du niveau du genre (Zhang et al., 2020), leur inclusion conjointe avec les PCG contribue à renforcer le signal phylogénétique et améliore la robustesse des nœuds (Fenn et al., 2008). De fait, rien ne justifie l'exclusion des gènes d'ARNr ou d'ARNt des analyses phylogénomiques des insectes (Cameron, 2014). De même, l'inclusion des troisièmes codons des PCG n'affecte pas négativement la reconstruction phylogénétique dans les analyses combinées (Fenn et al., 2008).

3.2. Relation entre les trois sous familles

Cette étude présente les mitogénomés de dix espèces de criquets de la sous-famille Oedipodinae appartenant à sept genres différents en Algérie ; neuf de ces espèces ont été séquencées pour la première fois, fournissant les premières séquences génomiques mitochondriales pour leurs genres respectifs et constituant de nouvelles contributions à la base de données mondiale.

En plus, pour clarifier la relation évolutive de cette sous-famille et les deux sous familles les plus proches au Oedipodinae comme ont été montrés des études antérieures, on a ajouté tous les mitogénomés disponibles dans la base de données GenBank jusqu'au 25/11/2024.

Les sous familles cosmopolites, Acridinae, Gomphocerinae et Oedipodinae, représente ensemble plus de 37% de la diversité totale des acridiens (Song et al. 2018), incluant plus de 2500 espèces valides (Acridinae MacLeay, 1821 : 481 espèces et 72 sous-espèces ; Gomphocerinae Fieber, 1853 : 1302 espèces et 233 sous-espèces ; Oedipodinae Walker, 1871 : 792 espèces et 198 sous-espèces valides (Cigliano et al., 2025)). Ces insectes sont le plus souvent sauteurs et stridulants (Duranton et al., 1982 ; Petit et al., 2006).

Les différentes topologies obtenues montrent que les trois sous-familles, Oedipodinae, Acridinae et Gomphocerinae, sont paraphylétiques. Ce résultat concorde avec les études menées par Chapco & Contreras (2011), Song et al. (2018) et Dong et al. (2019). Les relations phylogénétiques entre les trois sous-familles selon les différents jeux de données et les deux méthodes sont ((Oedipodinae + Acridinae, *Acrida*) + Gomphocerinae) avec un support nodal fort. Cette position est soutenue par les travaux de Petit (2005), Song et al. (2015, 2018) et Chang et al. (2020a, b).

Ces trois sous-familles constituent le groupe le plus controversé sur le plan taxonomique, car de nombreux auteurs éprouvent des difficultés à définir ce qui constitue chaque sous-famille (Rehn & Grant, 1960 ; Song et al., 2018). Plusieurs traits morphologiques tels que le degré d'angle facial, la production de sons (Uvarov, 1941), le mécanisme stridulatoire, ou la présence de veines intercalaires stridulatoires (Dirsh, 1951), ont été proposés comme caractères taxonomiques principaux pour distinguer ces sous-familles. Cependant, aucun trait n'obtient l'unanimité car les taxonomistes documentent systématiquement de nombreuses exceptions où le strict respect de ce caractère engendrerait des conflits taxonomiques (Rehn & Grant, 1960 ; Dirsh, 1965 ; Uvarov, 1966 ; Otte, 1981, 1984).

Storozhenko et Otte (1994) suggèrent également que la division des Acridinae, Gomphocerinae et Oedipodinae pourrait être artificielle, aucun accord général n'ayant encore été

trouvé quant à leur classification supérieure (Otte, 1995 ; Kim & Kim, 2005). De plus, la phylogénie moléculaire utilisant différents marqueurs démontre également que ces sous-familles partagent un ancêtre commun, ce qui suggère que la taxonomie actuelle ne correspond pas à la phylogénie (Chapco & Contreras, 2011 ; Song et al., 2018). Une étude taxonomique et phylogénétique approfondie de ces sous-familles s'avère nécessaire, notamment parce qu'elles contiennent des dizaines d'espèces nuisibles importantes pour l'agriculture tout en présentant un intérêt biologique fascinant.

3.3. Relations entre les Oedipodinae

Il s'agit de la partie principale de notre étude où nous discutons des relations évolutives au niveau des tribus et des genres inclus dans l'arbre phylogénétique.

Dans cette étude, nous avons analysé 91 séquences d'Oedipodinae couvrant huit tribus et 27 genres. Au niveau tribal, la monophylie des Oedipodini est solidement supportée (BS = 100, PP = 1). En revanche, la plupart des autres tribus ne présentent pas de monophylie, ce qui suggère que les caractères traditionnellement employés pour les définir résultent en réalité de phénomènes de convergence évolutive, probablement liés à des pressions de sélection similaires dans des habitats comparables. De telles convergences morphologiques entre taxons géographiquement éloignés mais non apparentés phylogénétiquement ont déjà été documentées chez d'autres Acrididae (Rowell, 2005; Fries et al., 2007). Ces résultats soulignent la nécessité d'une réévaluation des critères taxonomiques utilisés pour délimiter les tribus au sein des Oedipodinae.

Le clade A représente la tribu **Parapleurini**. Le genre type est **Parapleurus** Fischer, 1853 (= **Mecosthetus** Fieber, 1852). Notre arbre comprend deux genres : *Ceracris* représenté par six espèces et *Mecostethus* représenté par *M. parapleurus* qui groupe avec *Oedaleus abruptus* et une l'espèce inconnue constitue un groupe frère d'Epacromiini. Donc, les deux genres ne forment pas un seul clade et sont répartis dans l'arbre. Cela soulève la question du pourquoi et de la recherche d'une réponse.

Pour résoudre ces problèmes de positionnement phylogénétique aberrant observés chez certaines espèces dans nos reconstructions, deux stratégies d'investigation ont été mises en œuvre. La première consistait à examiner l'historique taxonomique de ces espèces afin de détecter d'éventuelles incohérences classificatoires ou erreurs d'identification. La seconde stratégie reposait sur l'analyse comparative de marqueurs mitochondriaux additionnels, en particulier le gène COX1 disponible dans les bases de données BOLD (Barcode of Life Data) (BOLDSystems Version 5 (<https://boldsystems.org/>) et GenBank (à l'aide de l'outil BLAST), pour rechercher des séquences similaires et confirmer l'identité taxonomique.

1. *Ceracris*

Dans notre reconstruction, toutes les espèces du genre *Ceracris* forment un clade bien soutenu avec le genre *Phlaeoba* (Acridinae) (BS = 99 ; PP = 1). Toutefois, ce groupe se situe en dehors du clade regroupant les véritables Oedipodinae, suggérant une parenté évolutive plus étroite entre *Ceracris* et *Phlaeoba*. Ce résultat, en accord avec plusieurs études antérieures (Song et al., 2015, 2018 ; Chang et al., 2020 ; Dong et al., 2019 ; Kundu et al., 2020 ; Li et al., 2020 ; Wang et al., 2023), remet en question le placement traditionnel de *Ceracris* dans les Oedipodinae et renforce l'hypothèse d'une révision taxonomique nécessaire.

Historiquement, la position systématique du genre *Ceracris* Walker, 1870 a fait l'objet de nombreuses révisions taxonomiques depuis sa description originale, reflétant l'évolution des connaissances morphologiques et phylogénétiques des Acridoidea. Initialement décrit par Walker (1870) et classé dans la sous-famille Oedipodidae, ce genre a connu une trajectoire taxonomique particulièrement mouvementée au cours des 150 dernières années.

Au début du XXe siècle, Kirby (1910, 1914) a proposé de placer *Ceracris* dans la sous-famille Tryxalinae (Truxalinae), un groupe taxonomique qui englobait alors les actuelles sous-familles Acridinae et Gomphocerinae. Cette classification large reflétait les difficultés d'alors à délimiter précisément les groupes taxonomiques au sein des Acridoidea. Une première révision significative a été proposée par Uvarov (1925), qui s'est aligné sur les travaux de Bolivar en considérant *Ceracris* comme un membre des *Phleobae*, apparenté aux genres *Holopercna* et *Sjoestedtia*. Les décennies suivantes ont été marquées par une succession de reclassifications. Bey-Bienko et Mistshenko (1951) ont intégré le genre dans la sous-famille des Acridinae, qui fut par la suite subdivisée en plusieurs sous-familles distinctes, incluant les Gomphocerinae. Cette période a également vu l'émergence de propositions de groupes taxonomiques spécifiques : Yin (1984) a ainsi proposé le premier nom de groupe familial basé sur *Ceracris*, les Ceracrinae. Les années 1980-1990 ont été caractérisées par une instabilité taxonomique notable. Ingrisch (1989) a classé *Ceracris* dans la sous-famille Locustinae (Oedipodina), tribu Epacromini, tandis que Mistshenko et Storozhenko (1990) l'ont placé dans la tribu Mecostethini (synonyme de Parapleurini). Storozhenko et Otte (1994) ont maintenu cette affiliation aux Parapleurini, mais Liu & Hongchang (1995) ont proposé une classification radicalement différente en plaçant le genre dans l'Arcypteridae (selon l'OSF, il est un synonyme de la tribu Arcypterini Bolívar, 1914 de Gomphocerinae).

Le début du XXIe siècle a vu persister cette incertitude taxonomique. Kim & Kim (2005) ont proposé un retour aux Acridinae, tandis que Petit (2005) a suggéré, sur la base d'études moléculaires utilisant les gènes ARN 12S, 16S, CytB et COX1, de transférer *Ceracris* dans une

tribu spéciale nouvellement créée, les Ceracrini nov., au sein des Gomphocerinae. Liu et al. (2006) ont proposé une classification au niveau sous-familial en créant les Ceracrinae, tandis que Storozhenko et al. (2015) ont opté pour un placement dans la tribu Parapleurini. Plus récemment, Feng et al. (2018) et Cao et al. (2019) ont décrit *Ceracris* comme un genre médian chez les Arcypteridae. Les entomologistes chinois insistent pour placer le genre *Ceracris* avec Orthoptera: Acridoidea, Arcypteridae. Alors que, Gao et al. 2017 ont trouvé que *Phlaeoba albonema* appartient à un clade avec des espèces de *Ceracris* dans tous leurs arbres phylogénétiques ; autrement dit, *P. albonema* était la sœur de ((*C. fasciata* + *C. kiangsu*) + *C. versicolor*), et, d'après l'expérience de terrain, ils ont constaté que *Phlaeoba* cohabite toujours avec *Ceracris* dans les mêmes zones écologiques. Par conséquent, ils recommandent de classer *Phlaeoba* parmi les Oedipodinae.

Cette instabilité reflète les difficultés persistantes à définir ses affinités phylogénétiques. Nos résultats confirment cette ambiguïté et suggèrent que son placement actuel dans les Oedipodinae est artificiel.

Une autre position inattendue dans le clade A est que *Chorthippus fallax* MK903588 et *Gonista bicolor* (Gomphocerinae) apparaissent dans le même clade avec *Ceracris* et *Phleobae* respectivement avec un support de nœud fort (BS=100, PP=0.99) (Figure 13). Ce qui concorde avec les études de Chang et al. (2020a) et de Zhang et al. (2015).

2. *Chorthippus fallax*

Chorthippus fallax (Zubovski, 1900) constitue une espèce polytypique (Storozhenko, 1985) subdivisée en cinq sous-espèces selon la classification actuelle (Cigliano et al., 2025). Cette espèce appartient à la sous-famille Gomphocerinae, tribu Gomphocerini Fieber, 1853 (Kim & Puskàs 2012 ; Storozhenko et al., 2015 ; Sergeev et al., 2020). Il n'y a aucun problème à classer cette espèce dans la sous-famille Gomphocerinae.

Deux séquences attribuées à *Chorthippus fallax* sont incluses (MK903588 et MK693137). La séquence MK693137 se regroupe avec *Chorthippus parallelus* dans le clade des Gomphocerinae, ce qui est cohérent avec la taxonomie actuelle. En revanche, MK903588 se place de manière aberrante dans le clade de *Ceracris*, avec un support fort. Les analyses BLAST et BOLD confirment une forte similarité (>92%) avec des séquences de *Ceracris*, mais non avec *Chorthippus*.

Ces résultats indiquent probablement une erreur d'identification morphologique.

3. *Gonista bicolor*

Pour l'espèce *Gonista bicolor* (Haan, 1842), selon l'OSF, cette l'espèce est de la tribu Ochrilidiini Brunner von Wattenwyl, 1893 Gomphocerinae (Cigliano et al., 2025). 12 espèces du genre *Gonista* Bolivar, 1898 sont actuellement connues, réparties en Afrique et en Asie (Cigliano et al., 2025). En Chine, on en trouve cinq, parmi lesquelles *G. bicolor* est l'espèce la plus largement distribuée (Zhang et al. 2015).

La classification taxonomique de *Gonista bicolor* connu une histoire mouvementée depuis sa description initiale par Haan en 1842 sous le nom d'*Acridium (Opsomala) bicolor*. Willemse (1928, 1930) l'a ensuite placée dans la sous-famille des Catantopinae, une classification qui a été révisée par Bey-Bienko & Mistshenko (1951) et par la suite reprise par Sergeev (1993) et Kim & Kim (2005), tous le plaçant au sein des Acridinae. Cependant, Shishodia et al. (2010) ont proposé une classification alternative, assignant *Gonista bicolor* aux Gomphocerinae. Plus récemment, Kim & Puskás (2012) ont réaffirmé son appartenance aux Acridinae, tandis que, Storozhenko et al. (2015) ont affiné sa position en le plaçant dans la sous-famille des Gomphocerinae, au sein de la tribu des Ochrilidiini, tout en conservant le genre *Gonista*. Cependant, la topologie de l'étude de Zhang et al. (2015), qui a généré cette séquence, montre que *Gonista bicolor* constitue un clade avec *Acrida* (Acridinae).

L'histoire taxonomique de cette espèce traduit l'incertitude de son positionnement. Nos résultats confirment cette instabilité et suggèrent que la classification de *Gonista bicolor* reste à clarifier, possiblement par l'intégration de données supplémentaires.

4. *Mecostethus*

Les deux séquences attribuées au genre *Mecostethus* (Parapleurini) se positionnent certes au sein du clade Oedipodinae, mais dans des groupes phylogénétiquement distants, suggérant une assignation taxonomique erronée pour l'une d'entre elles.

Mecostethus parapleurus forme un clade avec *Oedaleus abruptus* et occupe une position topologique identique à celle rapportée par Chang et al. (2020b), auteurs ayant initialement publié cette séquence mitogénomique. Nos analyses comparatives révèlent une identité parfaite (100%) entre un fragment du gène COX1 de *M. parapleurus* et celui d'*O. abruptus* (KC140051_China) selon la base de données BOLD. Cette observation est confirmée par l'analyse BLAST qui établit une identité quasi-parfaite (99,99%) entre les mitogénomes de *M. parapleurus* et d'*O. abruptus*.

Ces résultats suggèrent soit une erreur d'identification taxonomique initiale, soit une contamination croisée des échantillons, nécessitant une révision de l'assignation de cette séquence.

Mecostethus sp. OQ282995 présente une similarité >99 % avec *Stethophyma grossum*, une espèce historiquement rattachée au genre *Mecostethus* (Storozhenko et al., 2015). De plus, ce placement, en groupe frère des Epacromiini avec un soutien maximal, dans l'ensemble des topologies obtenues, est en accord avec les résultats de Rowell et Flook (2004) ainsi que de Petit et al. (2006). Par conséquent, le clade traduit simplement la parenté taxonomique des deux tribus (Defaut, 2014).

Au niveau du clade représentant l'ensemble de la sous-famille Oedipodinae, les relations phylogénétiques entre les différentes tribus et genres présentent une topologie globalement stable, bien que certaines variations de positionnement soient observées selon les reconstructions phylogénétiques analysées.

Les analyses phylogénétiques révèlent des variations dans la position du clade basal des Oedipodinae selon les jeux de données utilisés. Avec les matrices PCG12, PCG123 et PCG+ARNr, Trilophidiini constitue le groupe frère du reste des Oedipodinae, tandis que l'analyse des 37 gènes place Epacromiini en position basale. Cette topologie avec Trilophidiini comme clade basal est cohérente avec les études antérieures de Petit (2005) basée sur deux gènes d'ARN ribosomique (12S-16S) et de Huang et al. (2013), ainsi qu'avec les travaux plus récents de Song et al. (2018), Chang et al. (2020a et b), Li et al. (2020) et Zhang et al. (2025), suggérant que cette configuration pourrait refléter la phylogénie la plus probable.

Le clade B correspond à la tribu **Trilophidiini** Shumakov, 1963, représentée uniquement par le genre *Trilophidia*, comprenant huit espèces valides (Cigliano et al., 2025). Cependant, notre analyse montre que *Hilethera aeolopoides* (Epacromiini) se positionne comme groupe frère de *Trilophidia*, avec un support maximal (BS = 100 ; PP = 1).

Le clade C représente la tribu **Epacromiini** Brunner von Wattenwyl, 1893, qui comprend neuf genres et 59 espèces valides. Le genre type est *Epacromius* (Cigliano et al., 2025). Notre étude inclut quatre genres : *Epacromius* (*E. coerulipes* et *E. tergestinus*), *Aiolopus* (*A. simulatrix*), qui se maintiennent au sein du clade, tandis que *Heteropternis* ainsi qu'*Hilethera* (*H. aeolopoides* et *H. xinjiangensis*) présentent des placements en dehors du clade. Ainsi, nos résultats confirment que la monophylie des Epacromiini est loin d'être établie.

Notre analyse phylogénétique révèle une distribution particulièrement fragmentée des espèces d'Epacromiini à travers différents clades. *Hilethera aeolopoides* et *Trilophidia* forment

un clade fortement soutenu (BS=100, PP=1), tandis qu'*H. xinjiangensis* constitue un clade avec les Bryodemini avec un support nodal élevé, et ce dans toutes les topologies générées. Cette position d'*H. xinjiangensis* dans notre reconstruction est cohérente avec celle obtenue par Dong et al. (2019), la plaçant loin d'*Aiolopus*. Par ailleurs, *Heteropternis respondens* est regroupée avec *Acrotylus insubricus* avec un support modéré (BS = 53 ; PP = 0.6) dans la matrice PCG12, mais cette relation devient fortement soutenue (BS = 97–99 ; PP = 1) avec les matrices PCG123 et 37 gènes. En revanche, avec le jeu de données PCG+ARNr, *H. respondens* apparaît comme groupe frère des Locustini, mais avec un support modéré (BS = 72 ; PP = 0.5).

1. *Hilethera*

Le genre *Hilethera* Uvarov, 1923 (12 espèces valides ; Cigliano et al., 2025), appartient à la tribu Epacromiini (Sergeev, 1993 ; Cigliano et al., 2025). Il présente une distribution très large, de l'Afrique au nord de la Chine (Dong et al., 2019). En Algérie, seule *H. aeolopoides* est recensée. *Hilethera xinjiangensis* Dong, Chen, Wang, Guan, Xu & Robillard, 2019 se trouve au Xinjiang, dans le nord de la Chine (Dong et al., 2019).

Nos résultats révèlent deux placements discordants :

- ✓ *H. aeolopoides* s'associe à *Trilophidia* (Trilophidiini), avec un support maximal.
- ✓ *H. xinjiangensis* se regroupe avec les Bryodemini.

Ces résultats rejoignent ceux de Dong et al. (2019), qui plaçaient déjà *H. xinjiangensis* loin d'*Aiolopus*. L'analyse COX1 des bases de données BOLD et GenBank renforce ces incohérences : *H. aeolopoides* est proche d'un Acrididae non identifié du Pakistan (95,2 %), tandis que *H. xinjiangensis* partage 98–99,7 % de similarité avec des fragments attribués à *Celes variabilis*. La littérature antérieure montre d'ailleurs que plusieurs espèces de *Celes* se regroupent de façon variable avec Bryodemini et Locustini (Petit, 2005 ; Fries et al., 2007 ; Chapco & Contreras, 2011 ; Chang et al., 2020b). Enfin, les données morphologiques (Buglio et al., 2012) indiquent une ressemblance de *Hilethera balucha* avec *Trilophidia annulata*.

Ainsi, l'ensemble des données souligne une instabilité du genre *Hilethera*, suggérant un besoin de révision taxonomique, appuyé par des analyses intégratives.

2. *Heteropternis*

Le genre *Heteropternis* Stål, 1873 (22 espèces et deux sous-espèces) est actuellement placé dans les Epacromiini (Cigliano et al., 2025), mais son appartenance tribale reste controversée. Plusieurs classifications anciennes, fondées sur des critères morphologiques, le rattachaient aux Oedipodini (Kevan, 1966 ; Key & Colless, 1993), voire à une sous-famille distincte, les Heteropterninae (Yin & Wang, 2005).

Les études moléculaires confirment cette instabilité (Tableau 11). Selon les jeux de données et les auteurs, *Heteropternis* apparaît alternativement proche des Locustini et des Acrotylini. Notre étude retrouve également *H. respondens* associé aux Locustini dans plusieurs jeux de données, ce qui corrobore les résultats de Zhang et al. (2025).

Tableau 11. Synthèse des principaux résultats phylogénétiques concernant *Heteropternis*.

Étude	Marqueurs utilisés	Placement de <i>Heteropternis</i>	Support
Petit (2005)	16S	Groupe frère des Locustini, éloigné des Epacromiini.	
Fries et al. (2007)	COX1, COX2, Cytb, NAD5	((Locustini + Acrotylini) + <i>H. coulöniana</i>), loin d' <i>Aiolopus</i> .	PP = 100
Chapco & Contreras (2011)	COX1, COX2, Cytb, NAD5, 16S	(((<i>Acrotylus insubricus</i> + (<i>H. coulöniana</i> + <i>H. obscurella</i>)) + Locustini),	PP = 84, BS = 100
Song et al. (2018)	multilocus	((Locustini + <i>Heteropternis</i> sp.) + <i>Acrotylus patruelis</i>)	BS = 98
Chang et al. (2020b)	Mitogénomes	<i>H. respondens</i> = groupe frère des Locustini distant d' <i>Aiolopus</i> .	
Zhang et al. (2025)	Mitogénomes	((<i>H. rufipes</i> + <i>H. respondens</i>) + Locustini), éloigné également d' <i>Aiolopus</i>	BS = 99, PP = 1

Ainsi, tout comme *Hilethera*, le genre *Heteropternis* illustre la fragilité de la classification tribale actuelle des Epacromiini. Seules des analyses phylogénomiques intégrant un plus grand nombre de taxons et de marqueurs permettront de stabiliser sa position systématique.

Clade D correspond à la tribu **Acrotylini** Johnston, 1956 qui regroupe deux genres, 47 espèces et huit sous-espèces (Cigliano et al. 2025). Dans notre étude, seul *Acrotylus insubricus* est inclus, dont le mitogénome a été séquencé pour la première fois et déposé dans GenBank, représentant ainsi une donnée originale pour le genre. Bien que la position phylogénétique de *A. insubricus* et ses relations avec *Heteropternis* aient été discutées précédemment, il convient de rappeler que Defaut (2014) avait proposé la sous-tribu *Acrotylina* Shumakov, 1963, regroupant *Acrotylus* Fieber, 1853 et *Heteropternis* Stål, 1873.

Clade E correspond à la tribu **Locustini** Kirby, 1825, dont le genre type est *Gryllus* (*Locusta*) Linnaeus, 1758. Cette tribu inclut 13 genres, 88 espèces et 32 sous-espèces valides (Cigliano et al., 2025). Nos analyses incluent les genres *Pternoscirta*, *Oedaleus*, *Scintharista*, *Gastrimargus*, *Locusta* et *Pyrgodera*. La monophylie de la tribu est confirmée par toutes les topologies obtenues, avec des supports nodaux élevés. Toutefois, *Pyrgodera armata* se place

comme groupe frère du clade (Bryodemini + Sphingonotini), avec un soutien significatif (BS = 99, PP = 1).

À l'intérieur de *Locusta*, deux sous-clades sont distingués, un résultat cohérent avec les travaux de Ma (2012). Les deux séquences algériennes de *L. migratoria* s'inscrivent dans le groupe comprenant sous-espèce de la région Sud qui occupe l'Afrique, l'Europe du Sud et l'Asie du Sud-Est jusqu'en Chine (Ma et al. 2012).

Bien que *Pyrgodera* soit inclus dans *Locustini* selon l'OSF, des données morphologiques (Hodjat et al., 2018), comportementales et acoustiques (B.Ю.СавИИИ et al., 2007) confirment également son appartenance à cette tribu. L'analyse dans BOLD montre par ailleurs une similarité de 97,31 % entre *P. armata* et la séquences complète de COX1 disponibles, **validant l'identité de l'espèce mais soulignant un placement phylogénétique discutable.**

Clade F regroupe la tribu **Oedipodini** Walker, 1871, dont le genre type est *Oedipoda* Latreille, 1829. Elle comprend cinq genres, 34 espèces et 24 sous-espèces (Cigliano et al., 2025). Dans notre arbre, deux espèces, *O. caerulescens* et *O. miniata*, forment un clade monophylétique, positionné comme un clade sœur des deux tribus (Bryodemini+Sphingonotini) avec soutien nodal robuste.

Clade G correspond à la tribu **Bryodemini** Bey-Bienko, 1930, composée de sept genres, 45 espèces et 12 sous-espèces (Cigliano et al., 2025). La tribu apparaît monophylétique dans nos résultats. Notre échantillonnage inclut six genres sur sept (*Bryodema*, *Bryodemella*, *Angaracris*, *Bryodemacris*, *Uvaroviola* et *Compsorhipis*), offrant une représentation étendue. Les trois derniers genres sont représentés chacun par une seule espèce, tandis que les trois premiers apparaissent paraphylétiques avec un soutien robuste.

Clade H correspond à la tribu **Sphingonotini** Johnston, 1956, comprenant 16 genres, 209 espèces et 81 sous-espèces (Cigliano et al., 2025). Nos analyses intègrent plusieurs genres, dont *Sphingonotus* (13 espèces, dont deux nouvellement séquencées dans ce travail, *S. savignyi* et *S. octofasciatus*), *Thalpomena* (également séquencées dans cette étude) et *Helioscirtus*. Par ailleurs, deux espèces du genre *Leptopternis*, *L. gracilis* et *L. rothschildi* (également séquencées ici), se regroupent avec *Sphingonotus savignyi* et *S. octofasciatus*. Ce résultat corrobore les propositions antérieures (Johnston, 1956 ; Shumakov, 1963 ; Petit, 2005) suggérant l'inclusion de *Leptopternis* au sein des Sphingonotini.

Le genre *Sphingonotus* Fieber, 1852, particulièrement diversifié avec 145 espèces répertoriées à l'échelle mondiale (Cigliano et al., 2018), n'apparaît pas monophylétique, un constat déjà largement discuté (Husemann et al., 2012).

Deux regroupements inattendus ont également été observés dans ce clade :

1. *Sinophaeoba bannaensis*

Sinophaeoba Niu & Zheng, 2005 appartient à la tribu Phlaeobini Brunner von Wattenwyl, 1893, de la sous-famille des Acridinae. *Sinophaeoba bannaensis* Niu & Zheng, 2005 est l'espèce type du genre et est répartie dans le centre-sud de la Chine (Cigliano et al. 2025). La séquence est publiée par Chang et ses collaborateurs en 2020a, et la séquence est apparaît au sein des espèces d'Oedipodinae dans leur topologie.

Nos analyses comparatives révèlent une identité de 99.49% avec cinq fragments de COX1 de deux *Sphingonotus maculatus* et trois *Sphingonotus rubescens*. Aisi que, dans la topologie de Zhang et al. (2025), l'espèce *Sinophaeoba bannaensis* constitue un clade avec *Sphingonotus menglaensis*.

Ces résultats suggèrent une possible erreur de classification ou contamination des échantillons.

2. *Orinhippus tibetanus*

L'*Orinhippus tibetanus* Uvarov, 1921, appartient actuellement aux Gomphocerinae (Cigliano et al. 2025), apparaît dans nos analyses comme membre des Oedipodinae, et plus précisément au sein des Sphingonotini, avec un fort soutien (PP = 1 ; BS = 99). Ce positionnement confirme les hypothèses anciennes (Uvarov, 1921 [in Uvarov, 1925] ; Bey-Bienko & Mistshenko, 1951 ; Sergeev, 1995) et est appuyé par de récentes études moléculaires (Gao et al., 2017 ; Song et al., 2018 ; Chang et al., 2020 ; Li et al., 2020 ; Wang et al., 2023).

Enfin, la proximité entre *Sphingonotini* et *Bryodemini*, déjà soulignée par Rehn (1958), Otte (1984) et confirmée par plusieurs travaux (Guliaeva et al., 2005 ; Fries et al., 2007 ; Husemann et al., 2012), est également soutenue par nos résultats, qui indiquent une affinité évolutive étroite.

Nos analyses confirment la monophylie de certaines tribus, mais mettent également en évidence la paraphylie récurrente de nombreux genres et tribus. Ce constat traduit les limites des définitions taxonomiques actuelles et souligne la nécessité d'une révision globale de la classification des Oedipodinae. Par ailleurs, bien que les mitogénomes complets offrent une résolution accrue, il est important de rappeler, à la suite de Zwickl & Hillis (2002) et Chapco & Contreras (2011), que l'augmentation de l'échantillonnage taxonomique demeure déterminante pour renforcer la robustesse des phylogénies.

Conclusion

Conclusion

Cette recherche contribue significativement à la compréhension de la diversité génétique, de l'histoire évolutive et des relations phylogénétiques des criquets à ailes colorées en Algérie. Elle fournit la première analyse approfondie des mitogénomés de neuf espèces nouvellement séquencées, auxquelles s'ajoute une espèce déjà séquencée, toutes appartenant à la sous-famille Oedipodinae. Ces génomes mitochondriaux constituent une ressource génomique précieuse pour de futures investigations sur ce groupe taxonomique.

Nos analyses phylogénétiques moléculaires confirment la non-monophylie des Oedipodinae et révèlent plusieurs incohérences avec les classifications traditionnelles fondées sur la morphologie. Ces divergences soulignent la complexité des relations évolutives au sein de cette sous-famille et la nécessité de révisions taxonomiques approfondies. Bien que ces découvertes corroborent en grande partie des résultats antérieurs, notre étude les consolide grâce à l'apport de séquences supplémentaires provenant d'espèces nouvellement séquencées.

Le cadre phylogénétique établi dans cette thèse fournit une base solide pour les futures révisions taxonomiques et plaide en faveur de l'intégration systématique de marqueurs moléculaires pour affiner, voire redéfinir, les classifications au niveau des sous-familles, tribus et genres au sein des Acrididae. Néanmoins, une approche intégrative combinant données moléculaires, morphologiques, comportementales et écologiques demeure essentielle pour élucider pleinement les relations évolutives au sein de ce groupe diversifié d'acridiens. Enfin, cette thèse apporte des éléments décisifs pour une meilleure compréhension de la phylogénie des Oedipodinae et ouvre la voie à de nouvelles perspectives de recherche.

Nous proposons pour la continuité du travail expérimental :

- Approfondissement des analyses phylogénétiques par :
- ✓ Élargissement de l'échantillonnage dont inclure davantage d'espèces d'Oedipodinae, mais aussi d'autres sous-familles d'Acrididae particulièrement Gomphocerinae et Acridinae, pour mieux cerner les relations phylogénétiques à grande échelle ;
- ✓ Intégration de données nucléaires où combiner les données mitochondriales avec des marqueurs nucléaires pour obtenir une phylogénie plus robuste et résoudre les incohérences observées ;
- Utiliser les données mitogénétiques pour étudier la structure génétique des populations d'Oedipodinae en Algérie et comprendre les processus de diversification ;
- Estimation des temps de divergence par l'utilisation des modèles d'horloge moléculaire pour estimer les temps de divergence entre les lignées d'Oedipodinae et mieux comprendre leur histoire évolutive.

*Références
bibliographiques*

Références bibliographiques

1. Alberts B, Johnson A, Lewis J, Morgan D, Raff M, Roberts K, Walter P. (2015). *Molecular Biology of the Cell*. 6th Edition, Garland Science.
2. ANIREF (Agence Nationale d'Intermédiation et de Régulation Foncière). (2022). *Monographie wilaya de Biskra*. Ministère de l'Industrie.
3. Ahmadian A, Ehn M, Hober S. (2006). Pyrosequencing : history, biochemistry and future. *Clin Chim Acta*. 2006 Jan ; 363 (1-2) : 83-94. doi: 10.1016/j.cccn.2005.04.038.
4. Angellotti MC, Bhuiyan SB, Chen G, Wan XF. (2007). Codon O: codon usage bias analysis within and across genomes. *Nucleic Acids Research*, 35 (Issue suppl–2) : W132–W136. doi: 10.1093/nar/gkm392
5. Asrat Z. (2021). Review on Mechanism of DNA Sequencing Technologies in Crop Improvement. *International Journal of Research Studies in Agricultural Sciences (IJRSAS)*, Volume 7, Issue 8, 2021, PP 27-36. DOI: <http://dx.doi.org/10.20431/2454-6224.0708004>
6. Avise JC. (2000). *Phylogeography. The history and formation of species*. Harvard University Press.
7. Babbucci M, Basso A, Scupola A, Patarnello T, Negrisolo E. (2014). Is it an ant or a butterfly? Convergent evolution in the mitochondrial gene order of Hymenoptera and Lepidoptera. *Genome Biol Evol*, 2014 Dec 4 ; 6(12) : 3326-43. doi: 10.1093/gbe/evu265.
8. Bae JS, Kim I, Sohn HD, Jin BR. (2004). The mitochondrial genome of the firefly, *Pyrocoelia rufa*: complete DNA sequence, genome organization, and phylogenetic analysis with other insects. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Volume 32, Issue 3, 2004, Pages 978-985, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.03.009>.
9. Balaban M, Jiang Y, Zhu Q, McDonald D, Knight R, Mirarab S. (2024). Generation of accurate, expandable phylogenomic trees with uDANCE. *Nat Biotechnol*, 2024 May ; 42(5) : 768–777. doi:10.1038/s41587-023-01868-8.
10. Balakrishnan R. (2005). Species concepts, species boundaries and species identification: a view from the tropics. *Syst Biol* 54(4):689-693. <https://doi.org/10.1080/10635150590950308>
11. Baños-Villalba A, Quevedo DP, Edelaar P. (2018). Positioning behavior according to individual color variation improves camouflage in novel habitats. *Behavioral Ecology*, Volume 29, Issue 2, March/April 2018, Pages 404–410. <https://doi.org/10.1093/beheco/arx181>

12. Bartolini I, Rivera J, Nolzco N, Olo’rtegui A. (2020). Towards the implementation of a DNA barcode library for the identification of Peruvian species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). PLoS ONE, 15 (1) : e0228136. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228136>
13. Barzon L, Lavezzo E, Militello V, Toppo S, Palù G. (2011). Applications of Next-Generation Sequencing Technologies to Diagnostic Virology. Int. J. Mol. Sci, 2011, 12 (11), 7861-7884. <https://doi.org/10.3390/ijms12117861>
14. Batalini L, Castro S, Souto C, Neitzke-Abreu H, Lima-Junior M. (2020). Evaluation of DNA Extraction Methods for Detection of *Leishmania* by Polymerase Chain Reaction. American Journal of Molecular Biology, 10, 265-272. doi: 10.4236/ajmb.2020.104018.
15. Bazelet CS, Samways MJ. (2014). Habitat quality of grassland fragments affects dispersal ability of a mobile grasshopper, *Ornithacris cyanea* (Orthoptera: Acrididae). African Entomology, 22(4), 714-725. <https://hdl.handle.net/10520/EJC163604>
16. Belovsky GE, Slade JB. (1993). The role of vertebrate and invertebrate predators in a grasshopper community. Oikos 68 : 193-201.
17. Benisty H, Hernandez-Alias X, Weber M, Anglada-Girotto M, Mantica F, Radusky L, Senger G, Calvet F et al. (2023). Genes enriched in A/T-ending codons are co-regulated and conserved across mammals. Cell Syst, 2023 Apr 19;14 (4) : 312-323.e3. doi: 10.1016/j.cels.2023.02.002.
18. Benson G. (1999). Tandem repeats finder: a program to analyze DNA sequences. Nucleic Acids Research, 27 (2) : 573–580. doi: 10.1093/nar/27.2.573.
19. Bentley DR, Balasubramanian S, Swerdlow HP, Smith GP, Milton J, Brown CG, Hall KP, Evers DJ et al. (2008). Accurate whole human genome sequencing using reversible terminator chemistry. Nature. 2008 Nov 6 ; 456 (7218) : 53-9. doi: 10.1038/nature07517.
20. Bernt M, Donath A, Jühling F, Externbrink F, Florentz C, Fritzsich G, Pütz J, Middendorf M, Stadler PF. (2013). MITOS: Improved de novo Metazoan Mitochondrial Genome Annotation. Molecular Phylogenetics and Evolution, 69 (2) : 313-319 ; <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.08.023>
21. Betat H, Long Y, Jackman JE, Mörl M. (2014). From end to end: tRNA editing at 5’- and 3’-terminal positions. International Journal of Molecular Sciences, 15 (12) : 23975–23998. doi: 10.3390/ijms151223975.
22. Bey-Bienko GY, Mistshenko LL. (1951). Fauna of the USSR Locusts and grasshoppers of the U.S.S.R. and adjacent countries. Part 1. Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences, 38 : 1–448.

23. Bienvenu T, Meunier C, Bousquet S, Chiron S, Richard L, Gautheret-Dejean A, Rouselle J-F, Feldmann D. (1999). Les techniques d'extraction de l'ADN à partir d'un échantillon sanguin. *Annales de Biologie Clinique*, 1999 ; 57(1) : 77-84.
24. Blondel J, Aronson J, Bodiou J-Y, Boeuf G. (2010). *The Mediterranean Region: Biological Diversity in Space and Time*. Oxford and New York : Oxford University Press. 2ND Edition.
25. Boore JL. (1999). Animal mitochondrial genomes. *Nucleic Acids Research*, Volume 27, Issue 8, 1 April 1999, Pages 1767–1780. <https://doi.org/10.1093/nar/27.8.1767>
26. Boore JL, Macey JR, Medina M. (2005). Sequencing and comparing whole mitochondrial genomes of animals. *Methods Enzymol*, 2005 ; 395 : 311-48. doi: 10.1016/S0076-6879(05)95019-2.
27. Boore JL. (2006). The use of genome-level characters for phylogenetic reconstruction. *Trends in Ecology & Evolution*, Volume 21, Issue 8, 2006, Pages 439-446, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.05.009>.
28. Börner GV, Mörl M, Janke A, Pääbo S. (1996). RNA editing changes the identity of a mitochondrial tRNA in marsupials. *The European Molecular Biology Organization Journal*, 15 (21) : 5949–5957. doi: 10.1002/j.1460-2075.1996.tb00981.x.
29. Bouzid W, Stefka J, Hypsa V, Lek S, Scholz T, Legal L, Ben Hassine OK, Loot G. (2008). Geography and host specificity: two forces behind the genetic structure of the freshwater fish parasite *Ligula intestinalis* (Cestoda: Diphyllbothriidae). *Int J Parasitol*, 2008 Oct ; 38 (12) : 1465-79. doi: 10.1016/j.ijpara.2008.03.008.
30. Braud Y, Franc A, Gay PE. (2014). *Les acridiens des formations herbeuses de Madagascar*. FAO : Rome, 134 p., 17 fig., 147 ill. © FAO, 2014.
31. Bronstein O, Kroh A, Haring E. (2018). Mind the gap! The mitochondrial control region and its power as a phylogenetic marker in echinoids. *BMC Evol Biol*, 18, 80 (2018). <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1198-x>
32. Brower AVZ. (2006). Problems with DNA barcodes for species delimitation: "Ten species" of *Astraptes fulgerator* reassessed (Lepidoptera: Hesperiiidae). *Systematics and Biodiversity*, 4 (2), 127–132. doi:10.1017/S147720000500191X
33. Bughio BA, Sultana R, Wagan MS. (2012). A new species of the genus *Hilethera* Uvarov (Oedipodinae: Acrididae: Orthoptera) from Pakistan. *Journal of Cell and Animal Biology*, Vol. 6(2), pp. 29-32, 30 January, 2012. DOI: 10.5897/JCAB12.008
34. Bugrov A, Novikova O, Mayorov V, Adkison L, Blinov A. (2006). Molecular phylogeny of Palaearctic genera of Gomphocerinae grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). *Systematic Entomology*, (2006), 31, 362–368. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2005.00317.x

35. Burns JM, Janzen DH, Hajibabaei M, Hallwachs W, Hebert PD. (2008). DNA barcodes and cryptic species of skipper butterflies in the genus *Perichares* in Area de Conservacion Guanacaste, Costa Rica. Proc Natl Acad Sci U S A, 2008 Apr 29 ; 105 (17) : 6350-5. doi: 10.1073/pnas.0712181105.
36. В.Ю. **Савицкий**, **Лекарев** А.Ю., Savitsky VY, Lekarev AY. (2007). New data on acoustic communication and sexual behaviour of grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea) from semi-deserts and deserts of Russia and adjacent countries. Russian Entomological Journal, 16 (1), 1–38. http://kmkjournals.com/upload/PDF/REJ/16/ent16_1%20001_038%20Savitsky.pdf
37. Cameron SA, Hines HM, Williams PH. (2007). A comprehensive phylogeny of the bumble bees (*Bombus*). Biological Journal of the Linnean Society, 2007, 91, 161–188.
38. Cameron SL. (2014a). Insect Mitochondrial Genomics : Implications for evolution and phylogeny. Annual Review of Entomology, 59, 95-117. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011613-162007>.
39. Cameron SL. (2014b). How to sequence and annotate insect mitochondrial genomes for systematic and comparative genomics research. Systematic Entomology, 39(3), pp. 400-411. <https://doi.org/10.1111/syen.12071>
40. Cao CQ, Dang Y, Yin Z. (2019). A new species and key to all known species of the genus *Ceracris* Walker, 1870 from China (Orthoptera: Acridoidea, Arcypteridae). Zootaxa, 2019 Feb 12 ; 4555 (2) : 275-279. doi: 10.11646/zootaxa.4555.2.8.
41. Capella-Gutiérrez S, Silla-Martínez JM, Gabaldón T. (2009). trimAl: a tool for automated alignment trimming in large-scale phylogenetic analyses. Bioinformatics, 2009 Aug 1 ; 25 (15) : 1972-3. doi: 10.1093/bioinformatics/btp348.
42. Cardoso P, Barton PS, Birkhofer K, Chichorro F, Deacon C, Fartmann T, Fukushima CS, Gaigher R et al. (2020). Scientists' warning to humanity on insect extinctions. Biological Conservation, Volume 242, 2020, 108426, ISSN 0006-3207. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108426>.
43. Chang H, Nie Y, Zhang N, Zhang X, Sun H, Mao Y, Qiu Z, Huang Y. (2020b). MtOrt: an empirical mitochondrial amino acid substitution model for evolutionary studies of Orthoptera insects. BMC Evol Biol, 2020 May 19 ; 20 (1) : 57. doi: 10.1186/s12862-020-01623-6.
44. Chang H, Qiu Z, Yuan H, Wang X, Li X, Sun H, Guo X, Lu Y et al. (2020a). Evolutionary rates of and selective constraints on the mitochondrial genomes of Orthoptera insects with different wing types. Mol Phylogenet Evol, 2020 Apr ; 145 : 106734. doi: 10.1016/j.ympev.2020.106734.

45. Chapco W, Contreras D. (2011). Subfamilies Acridinae, Gomphocerinae and Oedipodinae are "fuzzy sets": a proposal for a common African origin. *Journal of Orthoptera Research*, 20 (2) : 173-190; <https://doi.org/10.1665/034.020.0205>.
46. Chapco W, Litzenberger G, Kuperus WR. (2001). A molecular biogeographic analysis of the relationships between North American Melanoploid grasshoppers and their Eurasian and South American relatives. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18 (3): 460-466.
47. Chapco W, Litzenberger G. (2002). A molecular phylogenetic study of two relict species of melanopline grasshoppers. *Genome*. 2002 Apr ; 45 (2) : 313-8. doi: 10.1139/g01-156.
48. Chapman AD. (2006). Numbers of living species in Australia and the World. Canberra: Australian Biological Resources Study. 60 p.
49. Chen H, Rangasamy M, Tan SY, Wang H, Siegfried BD. (2010). Evaluation of Five Methods for Total DNA Extraction from Western Corn Rootworm Beetles. *PLoS ONE*, 5 (8) : e11963. doi:10.1371/journal.pone.0011963
50. Chen ZL, Zhou SY, Ye DD, Chen Y, Lu CW. (2013). Molecular phylogeny of the ant subfamily Formicinae (Hymenoptera, Formicidae) from China based on mitochondrial genes. *Sociobiology*, 60 : 135-144. DOI: 10.13102/sociobiology.v60i2.135-144
51. Cheng C, Fei Z, Xiao P. (2023). Methods to improve the accuracy of next-generation sequencing. *Front Bioeng Biotechnol*, 2023 Jan 20 ; 11 : 982111. doi: 10.3389/fbioe.2023.982111.
52. Chimnarong S, Jeppesen MG, Suzuki T, Nyborg J, Watanabe K. (2005). Dual-mode recognition of noncanonical tRNAs^{Ser} by seryl-tRNA synthetase in mammalian mitochondria. *EMBO J*, 24 : 3369–3379. <https://doi.org/10.1038/sj.emboj.7600811>
53. Chopard L. (1943). Les Orthoptéroïdes de l’Afrique du Nord. Larose, Paris.
54. Cigliano MM, De Wysiecki ML, Lange CE. (2000). Grasshopper (Orthoptera: Acridoidea) species diversity in the Pampas, Argentina. *March 2000 Diversity and Distributions*, 6 (2) : 81 – 91. DOI: 10.1046/j.1472-4642.2000.00077.x
55. Cigliano MM, Braun H, Eades DC, Otte D. (2025). Orthoptera Species File. <http://orthoptera.speciesfile.org/otus/809669/overvie>
56. Cong Q, Shen J, Borek D, Robbins RK, Opler PA, Otwinowski Z, Grishin NV. (2017). When COI barcodes deceive: complete genomes reveal introgression in hairstreaks. *Proc Biol Sci*, 2017 Feb 8;284(1848):20161735. doi: 10.1098/rspb.2016.1735.
57. Cornuet JM, Garnery L, Solignac M. (1991). Putative origin and function of the intergenic region between COI and COII of *Apis mellifera* L. mitochondrial DNA. *Genetics*, Volume 128, Issue 2, 1 June 1991, Pages 393– 403, <https://doi.org/10.1093/genetics/128.2.393>

58. Crampton-Platt A, Yu DW, Zhou X, Vogler AP. (2016). Mitochondrial metagenomics: letting the genes out of the bottle. *GigaScience*, Volume 5, Issue 1, December 2016, s13742–016–0120–y. <https://doi.org/10.1186/s13742-016-0120-y>
59. Dayrat B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, Volume 85, Issue 3, July 2005, Pages 407–417. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x>
60. Darlu P, Tassy P, Cyrille D’Haese C, Zaragüeta-Bagils R. 2019. ([Chapitre 1] De la généalogie à la phylogénie. pages 9 à 22. Dans : La reconstruction phylogénétique, Concepts et méthodes. Éditions Matériologiques. Paris. Pages : 432.
61. Decaëns T, Porco D, Rougerie R, Brown GG, James SW. (2013). Potential of DNA barcoding for earthworm research in taxonomy and ecology. *Applied Soil Ecology*, 65 (2013) 35–42. doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.01.001
62. Defaut B. (2014a). Une classification des Locustinae pour la Faune de France en voie d’achèvement (Orthoptera, Acrididae). *Matériaux orthoptériques et entomocénétiques*, 2014, 19: 71-76
63. Defaut B. (2014b). Notes de lecture concernant l’étude de HUSEMANN & al. (2013) sur les *Sphingonotini* ibériques (Acrididae, Locustinae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, 2014, 19: 115-120
64. Deghiche-Diab N, Belhamra M, Deghiche L, Boultif M. (2020). Cartography and distribution of insects species according to habitats diversity in Ziban Biskra-Algeria. *Munis Entomology & Zoology*, 15 (2) : 412-421
65. Deng J, Yu F, Zhang TX, Hu H-Y, Zhu C-D, Wu S-A, Zhang Y-Z. (2012). DNA barcoding of six *Ceroplastes* species (Hemiptera: Coccoidea: Coccidae) from China. *Molecular Ecology Resources* 12(5): 791–796. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1755-0998.2012.03152.x>
66. Desjardins P, Conklin D. (2010). NanoDrop microvolume quantitation of nucleic acids. *J Vis Exp*; 2010 Nov 22 ; (45) : 2565. doi: 10.3791/2565.
67. Dey LS, Husemann M. (2016). Morphological and biogeographical analyses of the genera *Thalpomena* and *Pseudocoel*. Theodore J. Cohn Research Grant Reports, Volume 36 (1) / January 2016.
68. Deka PC. (2020). Molecular Plant Breeding and Genome Editing Tools for Crop Improvement. IGI Global. Engineering Science Reference.
69. Dhar A, Minin VN. (2016). Maximum Likelihood Phylogenetic Inference, Editor(s): Richard M. Kliman, *Encyclopedia of Evolutionary Biology*. Academic Press, 2016, Pages 499-506, ISBN 9780128004265. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800049-6.00207-9>.

70. Dirsh VM. (1951). Revision of the group Truxales (Orthoptera: Acrididae). Eos, Revista española de Entomología. Tomo Extra. 1950: 119–247.
71. Dirsh VM. (1965). The African Genera of Acridoidea. Cambridge University Press.
72. Dirsh VM. (1975). In Classification of the Acridomorphoid Insects. E. W. Classey Ltd., Farringdon, Oxon. 1–171 pp.
73. Dirsh VM. (1956). The phallic complex in Acridoidea (Orthoptera) in relation to taxonomy. Transactions of the Royal Entomological Society of London, 108(7), 223–356.
10.1111/j.1365-2311.1956.tb02270.x
74. do Nascimento BLS, da Silva FS, Nunes-Neto JP, de Almeida Medeiros DB, Cruz ACR, da Silva SP, da Silva E Silva LH, de Oliveira Monteiro HA et al. (2021). First Description of the Mitogenome and Phylogeny of Culicinae Species from the Amazon Region. Genes (Basel). 2021 Dec 14 ; 12 (12) : 1983. doi: 10.3390/genes12121983
75. Dong J, Chen Z, Wang Q, Guan D, Xu S, Robillard T. (2019). A new species of the genus *Hilethera* Uvarov, 1923 (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae) from China and its complete mitochondrial genome. Zootaxa, Magnolia Press, 4564 (2), pp.514; ff10.11646/zootaxa.4564.2.10ff. fhal-02454368ff
76. Downton M, Cameron SL, Dowavic JI, Austin AD, Whiting MF. (2009). Characterization of 67 mitochondrial tRNA gene rearrangements in the Hymenoptera suggests that mitochondrial tRNA gene position is selectively neutral. Molecular Biology and Evolution, 26 (7) : 1607-1617.
77. Duranton J-F, Launois M, Launois-Luong M-H, Lecoq M. (1982). Manuel de prospection acridienne en zone tropicale sèche. G.E.R.D.A.T.-P.R.I.F.A.S., Paris, Volume 1, 1 496 p
78. Duret L. (2002). Evolution of synonymous codon usage in metazoans. Curr Opin Genet Dev, 2002 Dec ; 12 (6) :640-9. doi: 10.1016/s0959-437x(02)00353-2.
79. Eaglesfield R, Tokatlidis K. (2021). Targeting and Insertion of Membrane Proteins in Mitochondria. Front. Cell Dev. Biol, 9 : 803205. doi: 10.3389/fcell.2021.803205.e Collection 2021
80. Faith JJ, Pollock DD. (2003). Likelihood analysis of asymmetrical mutation bias gradients in vertebrate mitochondrial genomes. Genetics, 2003 Oct ; 165 (2) : 735-45.
doi: 10.1093/genetics/165.2.735.
81. Falkenberg M. (2018). Mitochondrial DNA replication in mammalian cells: overview of the pathway. Essays Biochem, 62 (3) : 287–296. <https://doi.org/10.1042/EBC2017 0100>
82. Feng L, Qiao N, Yin H. (2018). A new species of the genus *Ceracris* Walker, 1870 from Hainan of China (Orthoptera: Acridoidea, Arcypteridae). Zootaxa, 2018 Oct 31 ; 4508 (3) : 443-445. doi: 10.11646/zootaxa.4508.3.9.

83. Fenn JD, Cameron SL, Whiting MF. (2007). The complete mitochondrial genome sequence of the Mormon cricket (*Anabrus simplex* :Tettigoniidae: Orthoptera) and an analysis of control region variability. *Insect Mol Biol*, 2007, 16 : 239-252. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2006.00721.x>
84. Fenn JD, Song H, Cameron SL, Whiting MF. (2008). A preliminary mitochondrial genome phylogeny of Orthoptera (Insecta) and approaches to maximizing phylogenetic signal found within mitochondrial genome data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Volume 49, Issue 1, 2008, Pages 59-68. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.07.004>.
85. Fernandez-Silva P, Enriquez JA, Montoya J. (2003). Replication and transcription of mammalian mitochondrial. *Exp. Physiol*, 88, 41–56. DOI: <https://doi.org/10.1113/eph8802514>
86. Flook PK, Rowell CH, Gellissen G. (1995). The sequence, organization, and evolution of the *Locusta migratoria* mitochondrial genome. *J. Mol. Evol*, 41 (6), 928-941 ; <https://doi.org/10.1007/BF00173173>
87. Flook PK, Rowell CH. (1997). The phylogeny of the Caelifera (Insecta, Orthoptera) as deduced from mtrRNA gene sequences. *Mol Phylogenet Evol*, 1997 Aug ; 8 (1) : 89-103. doi: 10.1006/mpev.1997.0412.
88. Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol Mar Biol Biotechnol*. 1994 Oct ; 3 (5) : 294-9.
89. Frederico LA, Kunkel TA, Shaw BR. (1990). A sensitive genetic assay for the detection of cytosine deamination: determination of rate constants and the activation energy. *Biochemistry*, 1990 Mar 13 ; 29 (10) : 2532-7. doi: 10.1021/bi00462a015.
90. Frey JE, Guillén L, Frey B, Samietz J, Rull J, Aluja M. (2013). Developing diagnostic SNP panels for the identification of true fruit flies (Diptera: Tephritidae) within the limits of COI-based species delimitation. *BMC Evol Biol*, 13, 106 (2013). <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-106>
91. Fries M, Chapco W, Contreras D. (2007). A molecular phylogenetic analysis of the Oedipodinae and their intercontinental relationships. *J. of Orthoptera Research*, 16 (2) : 115-125. [https://doi.org/10.1665/10826467\(2007\)16\[115:AMPAOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1665/10826467(2007)16[115:AMPAOT]2.0.CO;2)
92. Fukuda Y, Washio T, Tomita M. (1999). Comparative study of overlapping genes in the genomes of *Mycoplasma genitalium* and *Mycoplasma pneumoniae*. *Nucleic Acids Res*, 1999 Apr 15 ; 27 (8) : 1847-53. doi: 10.1093/nar/27.8.1847.
93. Funk DJ, Omland KE. (2003). Species-Level Paraphyly and Polyphyly: Frequency, Causes, and Consequences, with Insights from Animal Mitochondrial DNA. *Annual Review of*

- Ecology, Evolution, and Systematics, Volume 34, 2003, pp. 397-423 (27 pages).
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132421>
94. Galaska MP, Li Y, Kocot KM, Mahon AR, Halanych KM. (2019). Conservation of mitochondrial genome arrangements in brittle stars (Echinodermata, Ophiuroidea). *Mol Phylogenet Evol*, 2019 Jan ; 130 : 115-120. doi: 10.1016/j.ympev.2018.10.002.
95. Ganser MH, Santoferrara LF, Agatha S. (2022). Molecular signature characters complement taxonomic diagnoses: A bioinformatic approach exemplified by ciliated protists (Ciliophora, Oligotrichea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Volume 170, 2022, 107433, ISSN 1055-7903, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107433>.
96. Gao S, Chen JJ, Jiang GF. (2017). Complete mitochondrial genome of bamboo grasshopper, *Ceracris fasciata*, and the phylogenetic analyses and divergence time estimation of Caelifera (Orthoptera). *Bulletin of Entomological Research*, Page 1 of 16. doi:10.1017/S0007485317000761
97. Garey JR, Wolstenholme DR. (1989). Platyhelminth mitochondrial DNA: evidence for early evolutionary origin of a tRNA ser AGN that contains a dihydrouridine arm replacement loop, and of serine-specifying AGA and AGG codons. *J. Mol. Evol*, 28, 374–387. <https://doi.org/10.1007/BF02603072>
98. Gaugel SM, Hawlitschek O, Dey LS, Husemann M. (2023). Evolution of mitogenomic gene order in Orthoptera. *Insect Molecular Biology*, 2023 ; 1–13. DOI: 10.1111/imb.12838
99. Ge W, Zang H, Ye X, Peng L, Wang B, Lian G, Sun C. (2022). Comparative Mitogenomic Analyses of Hydropsychidae Revealing the Novel Rearrangement of Protein-Coding Gene and tRNA (Trichoptera: Annulipalpia). *Insects*, 2022, 13(9), 759. <https://doi.org/10.3390/insects13090759>
100. Gebeyehu S, Samways M. (2002). Grasshopper assemblage response to a restored national park (Mountain Zebra National Park, South Africa). *Biodiversity and Conservation*, 11, 283–304 (2002). <https://doi.org/10.1023/A:1014514007744>
101. Gertz EM, Yu YK, Agarwala R, Schäffer AA, Altschul SF. (2006). Composition-based statistics and translated nucleotide searches: improving the TBLASTN module of BLAST. *BMC Biol*, 4:41. Doi: 10.1186/1741-7007-4-41
102. Gillon Y. (1990). Extinction et conservation des espèces d'insectes. *Les Cahiers d'Outre-Mer Année 1990* 43-172 pp. 375-391.
103. Goodwin S, McPherson J, McCombie W. (2016). Coming of age: ten years of next-generation sequencing technologies. *Nat Rev Genet*, 17, 333–351 (2016). <https://doi.org/10.1038/nrg.2016.49>

104. Goyal N, Sobti RC. (2022). Chapter 2- Molecular basis of animal systematics including barcoding, Editor(s) : Sobti RC. *Advances in Animal Experimentation and Modeling*. Academic Press, 2022, Pages 19-26. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90583-1.00006-4>.
105. Grant JR, Stothard P. (2008). The CGView Server: a comparative genomics tool for circular genomes. *Nucl. Acids Res*, 36, W181–W184. <https://doi.org/10.1093/nar/gkn179>
106. Green MR, Sambrook J. (2012). *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
107. Guliaeva ON, Vysotskaya LV, Sergeev MG. (2005). Taxonomic and phylogenetic relationships of the Holarctic grasshoppers (Orthoptera, Acrididae): a new view on old problems. *Eurasian Entomological Journal*, 4 (2) : 87–94 (in Russian).
108. Guo Z-W, Li H-C, Gan Y-L. (2006). Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) biodiversity and grassland ecosystems. *Insect Science*, Volume13, Issue 3 ; 06 June 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2006.00086.x>
109. Gupta SK, Chandra K, Husemann M. (2019). An annotated checklist of the Indian species of the band-winged grasshopper genus *Sphingonotus* Fieber, 1852 (Orthoptera: Acrididae) with description of a new species. *Zootaxa*, 4504 (2) : 349-358.
110. Guralnick R, Hill A. (2009). Biodiversity informatics: automated approaches for documenting global biodiversity patterns and processes. *Bioinformatics*, 25 (4) : 421–428 ; <http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/btn659>
111. Guryev V, Makarevitch I, Alexander Blinov A, Martin J. (2000). Phylogeny of the Genus *Chironomus* (Diptera) Inferred from DNA Sequences of Mitochondrial Cytochrome b and Cytochrome oxidase I. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Vol. 19, No. 1, April, pp. 9–21, 2001. doi:10.1006/mpev.2001.0898
112. Haag-Liautard C, Coffey N, Houle D, Lynch M, Charlesworth B, Keightley PD. (2008). Direct estimation of the mitochondrial DNA mutation rate in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Biol*. 2008 Aug 19;6(8):e204. doi: 10.1371/journal.pbio.0060204.
113. Hahn C, Bachmann L, Chevreux B.(2013). Reconstructing mitochondrial genomes directly from genomic next-generation sequencing reads—a baiting and iterative mapping approach. *Nucleic Acids Research*, Volume 41, Issue 13, 1 July 2013, Page e129. <https://doi.org/10.1093/nar/gkt371>
114. Hajibabaei M, Singer GA, Hebert PD, Hickey DA. (2007). DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. *Trends Genet*, 2007 Apr ; 23 (4) : 167-72. doi: 10.1016/j.tig.2007.02.001.

115. Han Y, Huang Z, Tang J, Chiba H, Fan X. (2018). The complete mitochondrial genomes of two skipper genera (Lepidoptera: HesperIIDae) and their associated phylogenetic analysis. SCientifiCRepORTS, 8 : 15762. DOI:10.1038/s41598-018-341 071
116. Harrat A, Moussi A. (2007). Inventaire de la faune acridienne dans deux biotopes de l'est algerien. Sciences & Technologie C – N°26, décembre (2007), pp.99-105.
117. Hebert PD, Cywinska A, Ball SL, deWaard JR. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. Proc Biol Sci, 2003 Feb 7; 270 (1512) : 313-21. doi: 10.1098/rspb.2002.2218
118. Hebert PD, Gregory TR. (2005). The promise of DNA barcoding for taxonomy. Syst Biol, 2005 Oct ; 54 (5) : 852-9. doi: 10.1080/10635150500354886.
119. Hebert PD, Stoeckle MY, Zemplak TS, Francis CM. (2004). Identification of Birds through DNA Barcodes. PLoS Biol, 2004 Oct ; 2(10) : e312. doi: 10.1371/journal.pbio.0020312. Epub 2004 Sep 28.
120. Hershberg R, Petrov DA. (2008). Selection on codon bias. Annu Rev Genet, 2008 ; 42 : 287-99. doi: 10.1146/annurev.genet.42.110807.091442.
121. Hillis DM, Moritz C, Mable BK. (1996). Olmstead RG. Molecular Systematics. 2 edition. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc, 655 pp. Volume 45, Issue 4, December 1996, Pages 607–609. <https://doi.org/10.1093/sysbio/45.4.607>
122. Hochkirch A, Massa B, Lemonnier-Darcemont M, Bouahmed S. (2023). Systematics and taxonomy of the Oedipodinae (Orthoptera: Acrididae) in the context of conservation and biodiversity research. Zootaxa, 5238 (1), 1–56. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5238.1.1>
123. Hodjat SH, Tork M, Seiedy M, Defaut B. (2018). A taxonomic review of recorded species of Caelifera (Orthoptera) in Iran. Matériaux orthoptériques et entomocénotiques, 2018, 23 : 35-75.
124. Hong MY, Lee EM, Jo YH, Par HC, Kim SR, Hwang JS, Jin BR, Kang PD, Kim KG, Han YS, Kim I. (2008). Complete nucleotide sequence and organization of the mitogenome of the silk moth *Caligula boisduvalii* (Lepidoptera: Saturniidae) and comparison with other lepidopteran insects, Gene 413 (2008) 49–57. DOI:10.1016/j.gene.2008.01.019.
125. Houérou HN. (2009). Bioclimatology and Biogeography of Africa. Springer, 1st edition.
126. Hua Y, Li N, Su J, Hua B, Tao S, Xing L (2024). Comparative analysis of complete mitochondrial genomes of Panorpidae (Insecta: Mecoptera) and new perspectives on the phylogenetic position of *Furcatopanorpa*. Arthropod Systematics & Phylogeny, 82 : 119–131. <https://doi.org/10.3897/asp.82.e105560>

127. Huang J, Zhang A, Mao S, Huang Y. (2013). DNA Barcoding and Species Boundary Delimitation of Selected Species of Chinese Acridoidea (Orthoptera: Caelifera). PLoS ONE, 8 (12) : e82400. doi:10.1371/journal.pone.0082400
128. Huelsenbeck JP, Ronquist F. (2001). MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. Bioinformatics, Volume 17, Issue 8, August 2001, Pages 754–755. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754>
129. Hurst LD. (2002). The Ka/Ks ratio: diagnosing the form of sequence evolution. Trends Genet, 2002 Sep ; 18 (9) : 486. doi: 10.1016/s0168-9525(02)02722-1.
130. Husemann M, Deppermann J, Hochkirch A. (2014). Multiple independent colonization of the Canary Islands by the winged grasshopper genus *Sphingonotus* Fieber, 1852. Molecular Phylogenetics and Evolution, 81, 174–181. <https://doi.org/10.1016/j.ympe.2014.09.017>
131. Husemann M, Habel JC, Namkung S, Hochkirch A, Otte D, Danley PD. (2015). Molecular Evidence for an Old World Origin of Galapagos and Caribbean Band-Winged Grasshoppers (Acrididae: Oedipodinae: *Sphingonotus*). PLoS ONE, 10 (2) : e0118208. doi:10.1371/journal.pone.0118208
132. Husemann M, Lluçà-Pomares D, Hochkirch A. (2013). A review of the Iberian Sphingonotini with description of two novel species (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae). Zoological Journal of the Linnean Society, 2013, 168, 29–60. doi: 10.1111/zoj.12023
133. Husemann M, Namkung S, Jan C, Habel JC, Danley PD, Hochkirch A. (2012). Phylogenetic analyses of band-winged grasshoppers (Orthoptera, Acrididae, Oedipodinae) reveal convergence of wing morphology. Zoologica Scripta, Volume 41, Issue 5 p. 515-526. DOI: 10.1111/j.1463-6409.2012.00548.x
134. Ingrisch S. (1989). Records, descriptions, and revisionary studies of Acrididae from Thailand and adjacent regions (Orthoptera: Acridoidea). Spixiana, 11(3): 205–242.
135. Janzen DH, Hajibabaei M, Burns JM, Hallwachs, Remigio WEd, Hebert PDN. (2005). Wedding biodiversity inventory of a large and complex Lepidoptera fauna with DNA barcoding. Phil. Trans. R. Soc. B (2005) 360, 1835–1845 doi:10.1098/rstb.2005.1715
136. Janzen DH, Hallwachs W, Blandin P, Burns JM, Cadiou JM, Chacon I, Dapkey T, Deans AR et al. (2009). Integration of DNA barcoding into an ongoing inventory of complex tropical biodiversity. Molecular Ecology Resources, 9: 1–26 ; <http://dx.doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02628.x>
137. Jarman SN, Elliott NG. (2000). DNA evidence for morphological and cryptic Cenozoic speciations in the Anaspididae, 'living fossils' from the Triassic. Journal of Evolutionary Biology, Volume 13, Issue 4, 1 July 2000, Pages 624–633. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00207.x>

138. Jeffares DC, Rallis C, Rieux A, Speed D, Převorovský M, Mourier T, Marsellach FX, Iqbal Z et al. (2015). The genomic and phenotypic diversity of *Schizosaccharomyces pombe*. Nat Genet, 2015 Mar ; 47 (3) : 235-41. doi: 10.1038/ng.3215.
139. Joern A, Gaines SB. (1990). Population dynamics and regulation in grasshoppers. Biological Reviews, 65 (2), 289–324. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1990.tb01237.x>
140. Johnston HB. (1956). In Annotated catalogue of African grasshoppers. The Cambridge University Press, Cambridge. 833 pp.
141. Katoh K, Standley DM. (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. Mol Biol Evol, 30, 772-780 ; <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>
142. Kaur M, Sharma A, N Sehrawat, Gakhar S, Kumar A. (2024). Revelations from comparative mitochondrial genome analysis in four orders of class insecta. Indian Journal of Entomology, e24569. DoI. No.: 10.55446/IJE.2024.1569
143. Kchouk M, Gibrat JF, Elloumi M. (2017). Generations of Sequencing Technologies: From First to Next Generation. Biol Med (Aligarh), 9 : 395. doi:10.4172/0974-8369.1000395
144. Kearse M, Moir R, Wilson A, Stones-Havas S, Cheung M, Sturrock S, Buxton S, Cooper A et al. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. Bioinformatics, 2012 Jun 15 ; 28 (12) : 1647-9. doi: 10.1093/bioinformatics/bts199.
145. Kevan DKME. (1966). Some Orthoptera-Caelifera from the Philippine, Bismarck and Solomon Islands, with a few interesting records from New Guinea and the Moluccas. Entomologiske Meddelelser, 34, 375–420.
146. Key KHL, Colless DH. (1993). A higher classification of the Australian Acridoidea (Orthoptera). III. Subfamily Acridinae. Invertebrate Taxonomy 7: 779-786
147. Kim JS, Kim MJ, Jeong JS, Kim I. (2018). Complete mitochondrial genome of *Saturnia jonasii* (Lepidoptera: Saturniidae): Genomic comparisons and phylogenetic inference among Bombycoidea. Genomics, 2018 Sep ; 110 (5) : 274-282. doi: 10.1016/j.ygeno.2017.11.004.
148. Kim T-W, Kim J-I. (2005). A Taxonomic Study of Korean Acridinae (Orthoptera: Caelifera: Acrididae). Entomological Research, Vol. 35, No. 1, pp. 33-38, March 2005. <https://doi.org/10.1111/j.1748-5967.2005.tb00134.x>
149. Kim T-W, Puskàs G. (2012). Check-list of North Korean Orthoptera Based on the Specimens Deposited in the Hungarian Natural History Museum. Zootaxa, 3202 : 1–27 (2012). Magnolia Press.
150. Kirby WF. (1910). A Synonymic Catalogue of Orthoptera (Orthoptera Saltatoria, Locustidae vel Acridiidae) 3 (2) : 144.

151. Kirby WF. (1914). Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Orthoptera (Acrididae) 96, 110.
152. Kishino H, Hasegawa M. (2001). Maximum Likelihood, Editor(s): Sydney Brenner, Jefferey H. Miller, Encyclopedia of Genetics, Academic Press, 2001, Pages 1157-1160, ISBN 9780122270802. <https://doi.org/10.1006/rwgn.2001.0803>.
153. Klein H-G, Bauer P, Hambuch T. (2014). "Whole genome sequencing (WGS), whole exome sequencing (WES) and clinical exome sequencing (CES) in patient care". *LaboratoriumsMedizin*, vol. 38, no. 4, 2014, pp. 221-230. <https://doi.org/10.1515/labmed-2014-0025>
154. Kock L-S, Körs E, Husemann M, Davaa L, Dey L-S. (2024). Barcoding Fails to Delimit Species in Mongolian Oedipodinae (Orthoptera, Acrididae). *Insects*, 2024, 15 (2), 128. <https://doi.org/10.3390/insects15020128>
155. Koshy L, Anju AL, Harikrishnan S, Kutty VR, Jissa VT, Kurikesu I, Jayachandran P, Jayakumaran Nair A et al. (2017). Evaluating genomic DNA extraction methods from human whole blood using endpoint and real-time PCR assays. *Mol Biol Rep*, 2017 Feb ; 44 (1) : 97-108. doi: 10.1007/s11033-016-4085-9.
156. Krahn M, Lévy N, Bartoli M. (2016). Le séquençage de nouvelle génération (Next-Generation Sequencing, ou NGS) appliqué au diagnostic de maladies monogéniques hétérogènes Notions essentielles pour le dialogue entre cliniciens et généticiens. *Les cahiers de myologie Cah. Myol*, 2016 ; 13 : 31-33. DOI: 10.1051/myolog/201613008
157. Krahn N, Fischer JT, Söll D. (2020). Naturally Occurring tRNAs With Non-canonical Structures. *Front. Microbio*, 11:596914. doi:10.3389/fmicb.2020.59691
158. Kühlbrandt W. (2015). Structure and function of mitochondrial membrane protein complexes. *BMC Biol*, 2015 Oct 29 ; 13 : 89. doi: 10.1186/s12915-015-0201-x.
159. Kumar S, Filipowski AJ, Battistuzzi FU, Kosakovsky Pond SL, Tamura K. (2012). Statistics and truth in phylogenomics. *Mol Biol Evol*, 2012 Feb ; 29 (2) : 457-72. doi: 10.1093/molbev/msr202. Epub 2011 Aug 26.
160. Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C, Tamura K. (2018). MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Mol Biol Evol*, 35 (6) : 1547–1549. doi: 10.1093/molbev/msy096
161. Kundu S, Kumar H, Tyagi K, Chandra K, Kumar V. (2020). DNA barcoding of selected short-horned grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) from Indian Himalayan region. *Mitochondrial DNA Part B*, 5 (3), 3600–3605. <https://doi.org/10.1080/23802359.2020.1830725>

162. Kyte J, Doolittle RF. (1982). A simple method for displaying the hydrophobic character of a protein. *J. Mol. Biol*, 1982, 157, 105–132.
163. Ladoukakis ED, Zouros E. (2017). Evolution and inheritance of animal mitochondrial DNA: rules and exceptions. *J Biol Res (Thessalon)*, 2017 Jan 31 ; 24 : 2. doi: 10.1186/s40709-017-0060-4.
164. Lanfear R, Frandsen PB, Wright AM, Senfeld T, Calcott B. (2017). Partition Finder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Mol Biol Evol* 34, 772-773. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>
165. Laslett D, Canback B. (2008). ARWEN: a program to detect tRNA genes in metazoan mitochondrial nucleotide sequences. *Bioinformatics*, 24 (2) ; 172-175. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm573>
166. Latchininsky AV. (2013). Locusts and remote sensing: A review. *Journal of Applied Remote Sensing*, 7 (1), 075099. <https://doi.org/10.1117/1.JRS.7.075099>
167. Lavrov DV, Pett W. (2016). Animal Mitochondrial DNA as We Do Not Know It: mt-Genome Organization and Evolution in Nonbilaterian Lineages. *Genome Biol Evol*, 2016 Sep 26 ; 8 (9) : 2896-2913. doi: 10.1093/gbe/evw195.
168. Leavitt JR, Hiatt KD, Whiting MF, Song H. (2013). Searching for the optimal data partitioning strategy in mitochondrial phylogenomics: a phylogeny of Acridoidea (Insecta: Orthoptera: Caelifera) as a case study. *Molecular Phylogenetics and Evolution*: 67 (2013) 494–508. Volume 67, Issue 2. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.02.019>
169. Leigh J, Lang BF. (2004). Mitochondrial 3' tRNA editing in the jakobid *Seculamonas ecuadoriensis*: a novel mechanism and implications for tRNA processing. *RNA*, 10 (4) : 615–621. doi: 10.1261/rna.5195504.
170. Letunic I, Bork P. (2021) Interactive Tree Of Life (iTOL) v5: an online tool for phylogenetic tree display and annotation. *Nucleic Acids Res*, Volume 49, Issue W1, Pages W293–W296. doi: 10.1093/nar/gkab301
171. Li H. (2019). Characterization and Phylogenetic Implications of the Complete Mitochondrial Genome of Syrphidae. *Genes (Basel)*, 2019 Jul 25 ; 10 (8) : 563. doi: 10.3390/genes10080563.
172. Li H, Li J. (2022). Comparative analysis of four complete mitogenomes from hoverfly genus *Eristalinus* with phylogenetic implications. *Sci Rep* 12, 4164. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08172-6>.
173. Li H, Liu H, Song F, Shi A, Zhou X, Cai W. (2012). Comparative Mitogenomic Analysis of Damsel Bugs Representing Three Tribes in the Family Nabidae (Insecta: Hemiptera). *PLoS ONE* 7 (9) : e45925. doi:10.1371/journal.pone.0045925.

174. Li R, Li M, Yan J, Bai M, Zhang H. (2021a). Five Mitochondrial Genomes of the Genus *Eysarcoris* Hahn, 1834 with Phylogenetic Implications for the Pentatominae (Hemiptera: Pentatomidae). *Insects*, 12, 597. <https://doi.org/10.3390/insects12070597>.
175. Li R, Wang Y, Shu X, Meng L, Li B. (2020). Complete mitochondrial genomes of three *Oxya* grasshoppers (Orthoptera) and their implications for phylogenetic reconstruction. *Genomics* 112, 289–296. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2019.02.008>
176. Li R, Shu X, Li X, Meng L, Li B. (2019). Comparative mitogenome analysis of three species and monophyletic inference of Catantopinae (Orthoptera: Acridoidea), *Genomics*, Volume 111, Issue 6, 2019, Pages 1728-1735. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2018.11.027>.
177. Li R, Ying X, Deng W, Rong W, Li X. (2021b). Mitochondrial genomes of eight Scelimeninae species (Orthoptera) and their phylogenetic implications within Tetrigoidea. *PeerJ* 9 : e10523 DOI 10.7717/peerj.10523
178. Lindahl T. (1993). Instability and decay of the primary structure of DNA. *Nature*, 1993 Apr 22 ; 362 (6422) :709-15. doi: 10.1038/362709a0
179. Liu J, Hongchang L. (1995). In: Liu, J et al. Classification of acridoids from Hainan Island, China. Studies on acridoids of Hainan Island, Academy of Sciences, Beijing, China, 96 pp.
180. Liu JW, Jiang GF, Huo GM. (2006). Phylogeny of some Chinese Ceracrine grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea) inferred from mitochondrial 16s and 12s ribosomal DNA sequences. *Oriental Insects*, 40(1), 153–158. <https://doi.org/10.1080/00305316.2006.10417467>
181. Liu N, Huang, Y. (2010). Complete Mitochondrial Genome Sequence of *Acrida cinerea* (Acrididae: Orthoptera) and Comparative Analysis of Mitochondrial Genomes in Orthoptera. *Comparative and Functional Genomics*, Volume 2010, Article ID 319486, 16 pages. doi:10.1155/2010/319486.
182. Lobry JR, Sueoka N. (2002). Asymmetric directional mutation pressures in bacteria. *Genome Biol*, 2002 Sep 26 ; 3 (10) : RESEARCH0058. doi: 10.1186/gb-2002-3-10-research0058.
183. Lopez P, Casane D, Philippe H. (2002). Heterotachy, an important process of protein evolution. *Mol Biol Evol*, 2002 Jan ; 19 (1) :1-7. doi: 10.1093/oxford journals.molbev.A003973.
184. Louveaux A, Amédégnato C, Poulain S, Desutter-Grandcolas L. (2023). Orthoptères Acridomorpha de l'Afrique du Nord-ouest. Version [09/30/2022] and [02/28/2023]. Available from URL: <http://acrinwafrica.mnhn.fr/>
185. Louveaux A, Ben Halima T. (1986). Catalogue des Orthoptères Acridoidea d'Afrique du nord-ouest. *Bulletin de la Société entomologique de France*, Année 1986 91(3-4) pp. 73-87

186. Lowe TM, Chan PP. (2016). tRNAscan-SE online: integrating search and context for analysis of transfer RNA genes. *Nucleic Acids Res*, 44 W54–W57. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw413>
187. Ludwig W, Glöckner FO, Yilmaz P. (2011). chapter: 16 - The Use of rRNA Gene Sequence Data in the Classification and Identification of Prokaryotes, Editor(s): Rainey F, Oren A. *Methods in Microbiology*. Academic Press, Volume 38, 2011, Pages 349-384, ISSN 0580-9517, ISBN 9780123877307. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387730-7.00016-4>.
188. Luo J, Zhang R, Weian Deng W. (2024). First mitogenomic characterization of *Macromotettixoides* (Orthoptera, Tetrigidae), with the descriptions of two new species. *ZooKeys*, 1195 : 95–120 (2024). DOI: 10.3897/zookeys.1195.112623
189. Lutz-Bonengel S, Sängler T, Pollak S, Szibor R. (2004). Different methods to determine length heteroplasmy within the mitochondrial control region, *Int. J. Legal Med*, 118, 274–281. <https://doi.org/10.1007/s00414-004-0457-0>.
190. Ma C, Liu C, Yang P, Kang L. (2009). The complete mitochondrial genomes of two band-winged grasshoppers, *Gastrimargus marmoratus* and *Oedaleus asiaticus*. *BMC genomics*, 10 : 156. doi: 10.1186/1471-2164-10-156
191. Ma C, Yang P, Jiang F, Chapuis MP, Shali Y, Sword GA, Kang L. (2012). Mitochondrial genomes reveal the global phylogeography and dispersal routes of the migratory locust. *Mol. Ecol*, 21 (17), 4344-4358. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05684.x
192. Ma J, Du C, Zhou C, Sheng Y, Fan Z, Yue B, Zhang X. (2017). Complete mitochondrial genomes of two blattid cockroaches, *Periplaneta australasiae* and *Neostylopyga rhombifolia*, and phylogenetic relationships within the Blattaria. *PLoS ONE*, 12 (5) : e0177162. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177162>
193. Ma L, Liu F, Chiba H, Yuan X. (2020). The mitochondrial genomes of three skippers: Insights into the evolution of the family HesperIIDae (Lepidoptera). *Genomics* 112, 432–441. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2019.03.006>
194. MacCannell D. (2019). Platforms and Analytical Tools Used in Nucleic Acid Sequence-Based Microbial Genotyping Procedures. *Microbiol Spectr*, 2019 Jan ; 7 (1) : 10.1128/microbiolspec.Ame-0005-2018. doi: 10.1128/microbiolspec
195. Macey JR, Papenfuss TJ, Kuehl JV, Fourcade HM, Boore JL. (2004). Phylogenetic relationships among amphisbaenian reptiles based on complete mitochondrial genome sequences. *Mol. Phylogenet. Evol*, Vol. 33 (1) , 22-31. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.05.003>

196. Mancini E, De Biase A, Mariottini P, Bellini A, Audisio P. (2008). Structure and evolution of the mitochondrial control region of the pollen beetle *Meligethes thalassophilus* (Coleoptera: Nitidulidae). *Genome*, 51 (3) : 196–207. <https://doi.org/10.1139/G07-116>
197. Margulies M, Egholm M, Altman W, Attiya S, Bader J. S, Bemben L. A. et al. Genome sequencing in microfabricated high-density picolitre reactors. *Nature*, 437, 376–380 (2005). <https://doi.org/10.1038/nature03959>
198. Margulies M, Egholm M, Altman WE, Attiya S, Bader JS, Bemben LA, Berka J, Braverman MS et al. (2005). Genome sequencing in microfabricated high-density picolitre reactors. *Nature*, 2005 Sep 15 ; 437 (7057) : 376-80. doi: 10.1038/nature03959.
199. Matz MV, Nielsen R. (2005). A likelihood ratio test for species membership based on DNA sequence data. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2005 Oct 29 ; 360 (1462) : 1969-74. doi: 10.1098/rstb.2005.1728.
200. Mayr E. (1982). Speciation and macroevolution. *Evolution*, Volume 36, Issue 6, 1 November 1982, Pages 1119–1132. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1982.tb05483.x>
201. McKernan KJ, Peckham HE, Costa GL, McLaughlin SF, Fu Y, Tsung EF, Clouser CR, Duncan C et al. (2009). Sequence and structural variation in a human genome uncovered by short-read, massively parallel ligation sequencing using two-base encoding. *Genome Res*, 2009 Sep ; 19 (9) : 1527-41. doi: 10.1101/gr.091868.109. Epub 2009 Jun 22.
202. Meiklejohn KA, Danielson MJ, Faircloth BC, Glenn TC, Braun EL, Kimball RT. (2014). Incongruence among different mitochondrial regions: a case study using complete mitogenomes. *Mol Phylogenet Evol*, 2014 ; 78 : 314–23.
203. Meng G, Li Y, Yang C, Liu S. (2019). MitoZ: a toolkit for animal mitochondrial genome assembly, annotation and visualization. *Nucleic Acids Res*, 47, e63–e63; doi: 10.1093/nar/gkz173
204. Mega NO, Revers LF. (2011). Developing a rapid, efficient and low cost method for rapid DNA extraction from arthropods. *Ciência Rural*, Santa Maria, Online. ISSN 0103-8478
205. Meyer CP, Paulay G. (2005). DNA barcoding: error rates based on comprehensive sampling. *PLoS Biol*. 2005 Dec;3(12):e422. doi: 10.1371/journal.pbio.0030422. Epub 2005 Nov 29.
206. Mitchell JE, Pfadt RE. (1974). A Role of Grasshoppers in a Shortgrass Prairie Ecosystem, *Environmental Entomology*, Volume 3, Issue 2, 1 April 1974, Pages 358–360, <https://doi.org/10.1093/ee/3.2.358>
207. Ministère de l'intérieur, des collectivités locales et de l'aménagement du territoire. Carte des Monographie. 2021 interieur.gov.dz. https://interieur.gov.dz/Monographie/article_detail.php?lien=2450&wilaya=7 (consulté le 23.07.2025).

208. Mistshenko LL, Storozhenko SY. (1990). On the fauna of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) of south-eastern Asia. In : Gorochov AV. (Ed.), News of systematics and faunistics of Vietnam insects. Part 1 (pp. 3–6). Proceedings of the Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR), 209.
209. Moeckel C, Zaravinos A, Georgakopoulos-Soares I. (2023). Strand asymmetries across genomic processes. *Comput Struct Biotechnol J*, 2023 Mar 11;21:2036-2047. doi: 10.1016/j.csbj.2023.03.007.
210. Moritz C, Hillis DM, (1996). Molecular Systematics: Context and Controversies. In: Hillis DM, Morits C, Mable BK. (Eds.) *Molecular Systematics*. Sinauer associates, Inc - Publishers, Sunderland Massachusetts USA. pp. 1-13.
211. Moudy RM, Sullender WM, Wertz GW. (2004). Variations in intergenic region sequences of Human respiratory syncytial virus clinical isolates: analysis of effects on transcriptional regulation. *Virology*, Volume 327, Issue 1, 15 September 2004, Pages 121-133. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2004.06.013>
212. Moussi A, Dey LS, Petit DP, Abba A, Klessner R, Husemann M. (2018). First genetic data for band-winged grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae) of the Biskra region of Algeria with new records for the country, *African Zoology*, 53:1, 31-40. DOI: 10.1080/15627020.2018.1463172
213. Moussi A, Abba A, Harrat A, Petit D. (2011). Desert acridian fauna (Orthoptera, Acridomorpha): Comparison between steppic and oasian habitats in Algeria. *Comptes Rendus Biologies*, Volume 334, Issue 2, 2011, Pages 158-167. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2010.12.001>.
214. Moutinho AF, Eyre-Walker A. (2024). No Evidence that Selection on Synonymous Codon Usage Affects Patterns of Protein Evolution in Bacteria. *Genome Biol Evol*, 2024 Feb 1 ; 16 (2) : evad232. doi: 10.1093/gbe/evad232.
215. Mugal CF, Wolf JB, Kaj I. (2013). Why time matters: codon evolution and the temporal dynamics of dN/dS. *Mol Biol Evol*, 2014 Jan ; 31 (1) : 212-31. doi: 10.1093/molbev/mst192.
216. Naeem M, Hassan S, Masud S, Qurban A, Sikandar H, Ammar Danyal N, Zara N. (2020). Comparative analysis of genomic DNA extraction protocols: Maxi-preparation of quality DNA for genetic evaluation and phylogenetic studies. *Genetics and Molecular Research*, 19 (1): gmr16039976
217. Naeem Z, Masud S, Hassan S, Naeem M. (2020). Molecular approach for identification of *Catla catla* using mitochondrial CO1 from Pakistan. *Mitochondrial DNA B Resour*, 2020 Jul 25 ; 5 (3) : 3000-3003. doi: 10.1080/23802359.2020.1768913.

218. Naganuma M, Sekine S, Chong YE, Guo M, Yang XL, Gamper H, Hou YM, Schimmel P, Yokoyama S. (2014). The selective tRNA aminoacylation mechanism based on a single G·U pair. *Nature*, 510:507–511. doi: 10.1038/nature13440.
219. Nakagawa H, Tategu M, Yamauchi R, Sasaki K, Sekimachi S, Yoshida K. (2008). Transcriptional regulation of an evolutionary conserved intergenic region of CDT2-INTS7. *PLoS One*, 2008 Jan 23 ; 3 (1) : e1484. doi: 10.1371/journal.pone.0001484.
220. Nardi F, Carapelli A, Dallai R, Frati F. (2003). The mitochondrial genome of the olive fly *Bactrocera oleae*: two haplotypes from distant geographical locations. *Insect Mol. Biol*, 12, 605–611. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2583.2003.00445.x>
221. Nazir N, Mehmood K, Ashfaq M, Rahim. (2014). Morphological and molecular identification of Acridid grasshoppers (Acrididae Orthoptera) from Poonch division Azad Jammu Kashmir Pakistan. *Journal of Threatened Taxa*, 6 (3) : 5544-5552.
222. Nei M, Gojobori T. (1986). Simple methods for estimating the numbers of synonymous and nonsynonymous nucleotide substitutions. *Mol Biol Evol*, 1986 Sep ; 3 (5) : 418-26. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.
223. Nesheva DV. (2014). Aspects of ancient mitochondrial DNA analysis in different populations for understanding human evolution. *BJMG*, 17 (1), 2014:15-14. DOI: 10.2478/bjmg-2014-0019
224. Nguyen LT, Schmidt HA, von Haeseler A, Minh BQ. (2015). IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Mol Biol Evol*, 32, 268-274. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
225. Nikolaou C, Almirantis Y. (2005). A study on the correlation of nucleotide skews and the positioning of the origin of replication: different modes of replication in bacterial species. *Nucleic Acids Res*, 2005 Nov 30 ; 33 (21) : 6816-22. doi: 10.1093/nar/gki988.
226. Novotny V, Bassetf Y, Miller SE, Welblen GD, Brlgltta Bremer B, Clzek L, Drozd P. (2002). Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, 416 (6883) : 841-4. DOI: 10.1038/416841a
227. Odah MAA. (2023). Unlocking the genetic code: Exploring the potential of DNA barcoding for biodiversity assessment. *AIMS Molecular Science*, Volume 10, Issue 4 : 263-294. doi: 10.3934/molsci.2023016
228. Ojala D, Montoya J, Attardi G. (1981). tRNA punctuation model of RNA processing in human mitochondria. *Nature*, 290, 470–474. <https://doi.org/10.1038/290470a0>
229. Otte D. (1981). *The North American Grasshoppers Volume 1: acididae, Gomphocerinae and Acridinae*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

230. Otte D. (1984). The North American Grasshoppers. Volume 2: Acrididae: Oedipodinae. Harvard University Press. Cambridge, MA.
231. Otte D. (1995). Orthoptera Species File. 5. Grasshoppers (Acridomorpha) D. Acridoidea (part). The Orthopterists' Society and the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia.
232. Papetti C, Babbucci M, Dettai A, Basso A, Lucassen M, Harms L, Bonillo C, Heindler FM et al. (2021). Not frozen in the ice: large and dynamic rearrangements in the mitochondrial genomes of the antarctic fish. *Genome Biology and Evolution*, 13, evab017. <https://doi.org/10.1093/gbe/evab017>
233. Patwardhan A, Ray S, Roy A. (2014). Molecular Markers in Phylogenetic Studies – A Review. *J Phylogen Evolution Biol*, 2 : 131. doi:10.4172/2329- 9002.1000131
234. Pavesi A, Vianelli A, Chirico N, Bao Y, Blinkova O, Belshaw R, Firth A, Karlin D. (2018). Overlapping genes and the proteins they encode differ significantly in their sequence composition from non-overlapping genes. *PLoS One*, 2018 Oct 19 ; 13 (10) : e0202513. doi: 10.1371/journal.pone.0202513.
235. Paxton RJ, Thorén PA, Tengö J, Estoup A, Pamilo P. (1996). Mating structure and nestmate relatedness in a communal bee, *Andrena jacobi* (Hymenoptera: Andrenidae), using microsatellites. *Molecular Ecology*, 1996, 5, 511-519
236. Peng W, Ma NL, Zhang D, Zhou Q, Yue X, Khoo SC, Yang H, Guan R et al. (2020). A review of historical and recent locust outbreaks: Links to global warming, food security and mitigation strategies. *Environmental Research*, Volume 191, 2020, 110046. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2020.110046>.
237. Pereira RJ, Ruiz-Ruano FJ, Thomas CJE, Pérez-Ruiz M, Jiménez-Bartolomé M, Liu S, Joaquina de la Torre, Bella JL. (2020). Mind the *numt*: Finding informative mitochondrial markers in a giant grasshopper genome. *J Zool Syst Evol Res*. 2021 ; 59 : 635–645. DOI: 10.1111/jzs.12446
238. Perna NT, Kocher TD. (1995). Patterns of nucleotide composition at four fold degenerate sites of animal mitochondrial genomes. *J Mol Evol*, 41, 353–358. <https://doi.org/10.1007/BF00186547>
239. Petit D. (2005). Données récentes sur la phylogénie moléculaire des Acrididae, spécialement les Oedipodinae et les Gomphocerinae. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, 10, 2005 : 7-18.
240. Petit D, Picaud F, Elghadraoui L. (2006). Géométrie morphologique des ailes des Acrididae (Orthoptera: Caelifera): sexe, stridulation, caractère. *Annales de la Société Entomologique de France (Nouvelle Série)*, 42: 63-73.

241. Pires AC, Marinoni L. (2010). DNA barcoding and traditional taxonomy unified through Integrative Taxonomy: a view that challenges the debate questioning both methodologies. *Biota Neotrop*, 10 (2) • June 2010. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032010000200035>
242. Plotkin JB, Kudla G. (2011). Synonymous but not the same: the causes and consequences of codon bias. *Nat Rev Genet*, 2011 Jan ; 12 (1) : 32-42. doi: 10.1038/nrg2899.
243. Raven PH, Berg LR, Hassenzahl DM. (2012). *Environment*. John Wiley & Sons. Inc. 8th Edition. p. 326.
244. Rehn JAG. (1958). The origin and affinities of the Dermaptera and Orthoptera of western North America. In: Hubbs CL. (Ed.) *Zoogeography* 12. Horn-Shafer, Baltimore, MD.
245. Rehn JAG, Grant HJ. (1960). A new concept involving the subfamily Acridinae (Orthoptera: Acridoidea). *T. Am. Entomol. Soc*, 86: 173–185.
246. Reyes A, Gissi C, Pesole G, Saccone C. (1998). Asymmetrical directional mutation pressure in the mitochondrial genome of mammals. *Mol Biol Evol*, 1998 Aug ; 15 (8) : 957-66. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026011.
247. Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP. MrBayes 3.2 : efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst Biol*, 2012 May ; 61 (3) : 539-42. doi: 10.1093/sysbio/sys029.
248. Rothberg JM, Hinz W, Rearick TM, Schultz J, Mileski W, Davey M, Leamon JH, Johnson K et al. (2011). An integrated semiconductor device enabling non-optical genome sequencing. *Nature*, 2011 Jul 20 ; 475 (7356) : 348-52. doi: 10.1038/nature10242.
249. Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-DelBarrio JC. (2017). DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets. *Mol. Biol. Evol.* 34 : 3299-3302. DOI: 10.1093/molbev/msx248
250. Rowell CHF. (2005). A new Ugandan species of *Pterotiltus* (Orthoptera, Acrididae, Oxyinae) with epiphyllic oviposition. *Journal of Orthoptera Research*, 14: 33-44.
251. Rowell CHF, Flook PK. (2004). A dated molecular phylogeny of the Proctolabinae (Orthoptera: Acrididae), especially the Lithoscirtae, and the evolution of their adaptive traits and present biogeography. *Journal of Orthoptera Research*, 13: 35-56. [https://doi.org/10.1665/1082-6467\(2004\)013\[0035:ADMPOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1665/1082-6467(2004)013[0035:ADMPOT]2.0.CO;2)
252. Rubinoff D. (2006). Utility of Mitochondrial DNA barcodes in species conservation. *Conserv Biol*, 2006 Aug ; 20 (4) : 1026-33. doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00372.x.
253. Saccone C, De Giorgi C, Gissi C, Pesole G, Reyes A. (1999). Evolutionary genomics in Metazoa: the mitochondrial DNA as a model system. *Gene*, 238, 195–209.

254. Saini MK, Gaurav, Harish BM, Kumar J, Sanu K. (2023). DNA Sequencing techniques: Sanger to Next Generation Sequencing. *The Science World*, Sept, 2023; 3(09), 2378-2393. <https://doi.org/10.5281/zenodo.8376905>
255. Salinas-Giegé T, Giegé R, Giegé P. (2015). tRNA Biology in Mitochondria. *Int. J. Mol. Sci*, 16, 4518-4559. <https://doi.org/10.3390/ijms16034518>.
256. Salzberg SL. (2019). Next-generation genome annotation: we still struggle to get it right. *Genome Biol*, 20, 92 (2019). <https://doi.org/10.1186/s13059-019-1715-2>
257. Šamulková M, Čiamporová-Zaťovičová Z, Čiampor F, Tuhrinová K, Macko P. (2025). Is the DNA barcode database fit for purpose? Assessing the feasibility of reverse taxonomy in five key aquatic insect orders relevant to freshwater biomonitoring under the Water Framework Directive. *Biologia*, 80, 2733–2742. <https://doi.org/10.1007/s11756-025-01999-0>
258. Samways MJ, Sergeev SG. (1997). Orthoptera and landscape change. In: Gangwere SK, Muralirangan MC, Muralirangan M (eds) *The Bionomics of Grasshoppers, Katydid and Their Kin*, pp 142–147. CAB International, Wallingford, UK
259. Sánchez-Bayo F, Wyckhuys KAG. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, Volume 232, 2019, Pages 8-27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>.
260. Sanna D, Lai T, Francalacci P, Curini-Galletti M, Casu M. (2009). Population structure of the *Monocelis lineata* (Proseriata, Monocelididae) species complex assessed by phylogenetic analysis of the mitochondrial Cytochrome c Oxidase subunit I (COI) gene. *Genet. Mol. Biol*, 32 (4). 2009. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572009005000076>
261. Schmidt TR, Wu W, Goodman M, Grossman LI. (2001). Evolution of nuclear-and mitochondrial-encoded subunit interaction in cytochrome c oxidase. *Mol Biol Evol*, 18: 563–569. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003836>.
262. Scarpa F. (2013). Molecular markers as a tool for phylogenetic studies in proseriata (platyhelminthes: neophora). Dissertation for the Degree of Doctor of Philosophy in Environmental Biology presented at Sassari University in 2013.
263. Scotland RW, Olmstead RG, Bennett JR. (2003). Phylogeny Reconstruction: The Role of Morphology. *Syst. Biol*, 52 (4) : 539–548, 2003. DOI: 10.1080/10635150390223613.
264. Seemann T. (2014). "Prokka: Rapid Prokaryotic Genome Annotation". *Bioinformatics*, 30 (14): 2068-9. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu153>.
265. Selahdja B. (2024). The Geographical Distribution Of Prehistoric Sites In The Region Of Biskra. *Journal El-Baheth in Human and Social Sciences*. ISSN 2170-0370/E-ISSN 8127-2710. Vol 15 - N°01 /2024-PP 135-147

266. Sergeev MG. (1993). The general distribution of Orthoptera in the main zoogeographical regions of North and Central Asia. *Acta zool. cracov.*, 36(1): 53-76.
267. Sergeev MG. (1995). The general distribution of *Orthoptera* in the eastern parts of the Saharan-Gobian and Scythian Subregions. *Acta zool, cracov.* 38(2) : 213-256, Kraków, 29 Dec. 1995
268. Sergeev MG, Storozhenko SY, Benediktov AA. (2020). An annotated check-list of Orthoptera of Tuva and adjacent regions. Part 3. Suborder Caelifera (Acrididae: Gomphocerinae: Gomphocerini; Locustinae). *Far Eastern entomologist*, 402 : 1-36. DOI: <http://doi.org/10.25221/fee.402.1>
269. Sharp PM, Tuohy TM, Mosurski KR. (1986). Codon usage in yeast: cluster analysis clearly differentiates highly and lowly expressed genes. *Nucleic Acids Res*, 1986 Jul 11 ; 14(13) : 5125-43. doi: 10.1093/nar/14.13.5125.
270. Sheffield NC, Song H, Cameron SL, Whiting MF. (2008). A comparative analysis of mitochondrial genomes in Coleoptera (Arthropoda: Insecta) and genome descriptions of six new beetles. *Mol Biol Evol*, 2008 Nov ; 25 (11) : 2499-509. doi: 10.1093/molbev/msn198.
271. Shi SL, Liu YQ, Xia RX, Qin L. (2022). Comprehensive Analysis of Codon Usage in *Quercus* Chloroplast Genome and Focus on *psbA* Gene. *Genes (Basel)*, 2022 Nov 18 ; 13(11) : 2156. doi: 10.3390/genes13112156.
272. Shishodia MS, Chandra K, Gupta SK. (2010). An annotated checklist of Orthoptera (Insecta) from India. *Rec. zool. Surv. India*, Dec. Paper No., 314 : 1-366, (Published by the Director, Zool. Surv. India, Kolkata)
273. Shumakov EM. (1963). Les acridiens et les autres orthoptères de l'Afghanistan et de l'Iran. *Trudy Vsesoyeiznogo Entomologicheskogo Obschestva, Moskva* [= *Horae Societatis Entomologicae Unionis Sovieticae*], 49, 3–248. [in Russian]
274. Siddig AA, Ellison AM, Ochs A, Villar-Leeman C, Lau MK. (2016). How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in *Ecological Indicators*. *Ecol Indic*, 60 : 223–230. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.06.036>
275. Simon C. (1991). Molecular Systematics at the Species Boundary: Exploiting Conserved and Variable Regions of the Mitochondrial Genome of Animals via Direct Sequencing from Amplified DNA. In: Hewitt GM, Johnston AWB, Young JPW (eds) *Molecular Techniques in Taxonomy*. NATO ASI Series, vol 57. Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 33–71. https://doi.org/10.1007/978-3-642-83962-7_4

276. Siozios S, Massa A, Parr CL, Verspoor RL, Hurst GDD. DNA barcoding reveals incorrect labelling of insects sold as food in the UK. *PeerJ*, 2020 Feb 11 ; 8 : e8496. doi: 10.7717/peerj.8496. PMID: 32095344; PMCID: PMC7020814.
277. Skelly PJ, Clark-Walker GD. (1990). Conversion at large intergenic regions of mitochondrial DNA in *Saccharomyces cerevisiae*. *Mol Cell Biol*, 1990 Apr ; 10 (4) : 1530-7. doi: 10.1128/mcb.10.4.1530-1537.1990
278. Smith DR. (2015). Buying in to bioinformatics: an introduction to commercial sequence analysis software. *Brief Bioinform*, 2015 Jul ; 16 (4) : 700-9. doi: 10.1093/bib/bbu030. Epub 2014 Sep 1.
279. Sofrane Z, Dupont S, Doumandji S, Bagnères A-G. (2022). A genetic and chemical study of six Oedipodinae species (Orthoptera: Caelifera: Acrididae) from Algeria. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 2022, 81 (1), pp.29-40. ff10.25085/rsea.810103ff. ffhal 04909817f
280. Song H, Mariño-Pérez R, Woller DA, Cigliano MM. (2018). Evolution, Diversification, and Biogeography of Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Insect Systematics and Diversity*, 2 (4) : 3 ; 1–25. doi: 10.1093/isd/ixy008
281. Song H, Buhay JE, Whiting MF, Crandall KA. (2008). Many species in one: DNA barcoding overestimates the number of species when nuclear mitochondrial pseudogenes are coamplified. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 (36), 13486–13491. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803076105>
282. Song H, Amédégno C, Cigliano MM, Desutter-Grandcolas L, Heads SW, Huang Y, Otte D, Whiting MF. (2015). 300 million years of diversification: elucidating the patterns of orthopteran evolution based on comprehensive taxon and gene sampling. *Cladistics*, 2015 Dec ; 31 (6) : 621-651. doi: 10.1111/cla.12116.
283. Song W, Zhi Y, Liu G, Yin H, Zhang D. (2016). The complete mitochondrial genome of *Orinhippus tibetanus* Uvarov, 1921 (Orthoptera: Acridoidea: Gomphoceridae). *Mitochondrial DNA A DNA Mapp Seq Anal*, 2016 ; 27 (1) : 76-7. doi: 10.3109/19401736.2013.873907.
284. Stewart JB, Freyer C, Elson JL, Wredenber A, Cansu Z, Trifunovic A, Larsson NG. (2008). Strong purifying selection in transmission of mammalian mitochondrial DNA. *PLoS Biol*, 2008 Jan ; 6 (1) : e10. doi: 10.1371/journal.pbio.0060010.
285. Storozhenko SY. (1985). On the synonymies of *Chorthippus fallax* Zubowsky (Orthoptera: Acrididae). *Articulata*, 2(7), 173–178.

286. Storozhenko SY, Otte D. (1994). Review of the Genus *Stethophyma* Fischer (Orthoptera: Acrididae: Acridinae: Parapleurini) . Journal of Orthoptera Research, No. 2 (Feb., 1994), pp. 61-64 (4 pages).
287. Storozhenko SY, Kim TW, Jeon MJ. (2015). Monograph of Korean Orthoptera. National Institute of Biological Resources, Incheon. 377 pp.
288. Sultana R, Lal M, Soomro S, Kumar S, Samejo AA. (2022). Winged Grasshoppers, Oedipodinae Walker, 1871 (Orthoptera: Acrididae) from Thar Desert, Pakistan. Pakistan J. Zool., pp 1-15, 2022. DOI: <https://dx.doi.org/10.17582/journal.pjz/20220301100328>
289. Tanaka M, Ozawa T. (1994). Strand asymmetry in human mitochondrial DNA mutations. Genomics, 1994 Jul 15 ; 22 (2) : 327-35. doi: 10.1006/geno.1994.1391.
290. Timmermans MJTN, Lees DC, Simonsen TJ.(2014). Towards a mitogenomic phylogeny of Lepidoptera, Molecular Phylogenetics and Evolution, Volume 79, 2014, Pages 169-178, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.05.031>.
291. Timón-Gómez A, Nývltová E, Abriata LA, Vila AJ, Hosler J, Barrientos A. (2018). Mitochondrial cytochrome c oxidase biogenesis: Recent developments. Seminars in cell & developmental biology, 76, 163-178. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.08.055>
292. Toews DP, Brelsford A. (2012). The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals. Mol Ecol, 2012 Aug ; 21 (16) : 3907-30. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05664.x.
293. Tyagi P, Bhide M. (2020). History of DNA sequencing. FOLIA VETERINARIA, 64, 2 : 66—73, 2020. DOI: 10.2478/fv-2020-0019
294. Uvarov BP. (1925). Entomol. Mitteil. 14:11-17.
295. Uvarov BP. (1941). New and less known southern Palaearctic Orthoptera. Transactions of the American Entomological Society, 67: 303–361.
296. Uvarov BP. (1966). Grasshoppers and Locusts. A Handbook of General Acridology, Vol. 1, Cambridge University Press, 481 p.
297. Valentini A, Pompanon F, Taberlet P. (2009). DNA barcoding for ecologists. Trends in Ecology and Evolution, 24 (2) : 110–117. [http:// dx.doi.org/10.1016/j.tree.2008.09.011](http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2008.09.011)
298. Varani G, McClain WH. (2000). The G x U wobble base pair. A fundamental building block of RNA structure crucial to RNA function in diverse biological systems. EMBO Rep, 2000 Jul ; 1 (1) : 18-23. doi: 10.1093/embo-reports/kvd001.
299. Veeramachaneni V, Makałowski W, Galdzicki M, Sood R, Makałowska I. (2004). Mammalian overlapping genes: the comparative perspective. Genome Res, 14 (2) : 280-6. doi: 10.1101/gr.1 590904.

300. Velten J, Morey KJ, Cazzonelli CI. (2005). Plant viral intergenic DNA sequence repeats with transcription enhancing activity. *Virology* 2, 16 (2005). <https://doi.org/10.1186/1743-422X-2-16>
301. Voet D, Voet JG, Pratt CW. (2013). Mitochondrial ATP synthesis. *Principles of Biochemistry* (4th ed.). Hoboken, NJ: Wiley. pp. 581–620.
302. Wang L, Chen J, Xue X, Qin G, Gao Y, Li K, Zhang Y, Li XJ. (2023). Comparative analysis of mitogenomes among three species of grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea: Gomphocerinae) and their phylogenetic implications. *PeerJ*, 2023 Dec 15 ; 11 : e16550. doi: 10.7717/peerj.16550.
303. Wang ZL, Li C, Fang WY, Yu XP. (2016). The Complete Mitochondrial Genome of two *Tetragnatha* Spiders (Araneae: Tetragnathidae) : Severe Truncation of tRNAs and Novel Gene Rearrangements in Araneae. *Int. J. Biol. Sci*, Vol. 12 (1) : 109-119. doi: 10.7150/ijbs.12358
304. Wei S-J, Shi M, Chen X-X, Sharkey MJ, van Achterberg C, Gong-Yin Ye G-Y, Jun-Hua He J-H. (2010). New Views on Strand Asymmetry in Insect Mitochondrial Genomes. *PLoS ONE*, 5 (9) : e12708. doi:10.1371/journal.pone.001278
305. Wheeler E, Brooks AM, Concia L, Vera DL, Wear EE, LeBlanc C, Ramu U, Vaughn MW et al. (2020). Arabidopsis DNA Replication Initiates in Intergenic, AT-Rich Open Chromatin. *Plant Physiology*, Volume 183, Issue 1, May 2020, Pages 206–220, <https://doi.org/10.1104/pp.19.01520>
306. Wolstenholme DR.(1992). Animal Mitochondrial DNA: Structure and Evolution. *International Review of Cytology* 141: 173–216; [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)62066-5](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)62066-5).
307. Wright BW, Molloy MP, Jaschke PR. (2022). Overlapping genes in natural and engineered genomes. *Nat Rev Genet*, 23 (3) : 154-168. doi: 10.1038/s41576-021-00417-w
308. Xia X, Xie Z, Salemi M, Chen L, Wang Y. (2003). An index of substitution saturation and its application. *Mol Phylogenet Evol*, 2003 ; 26 (1) : 1–7. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00326-3](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00326-3).
309. Xia X. (2018). DAMBE7: new and improved tools for data analysis in molecular biology and evolution. *Mol Biol Evol*, 2018 ; 35 (6) : 1550–2. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy073>
310. Xiao JH, Wang NH, Li YW, Murphy RW, Wan DG, Niu LM, Hu HY, Fu YG, Huang DW. (2010). Molecular approaches to identify cryptic species and polymorphic species within a complex of community of Fig Wasps. *PLoS ONE*, 5 : e15067. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0015067>

311. Xie GL, Köhler F, Huang XC, Wu RW, Zhou CH, Ouyang S, Wu XP. (2019). A novel gene arrangement among the Stylommatophora by the complete mitochondrial genome of the terrestrial slug *Meghimatium bilineatum* (Gastropoda, Arionoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 135, 177–184. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.03.002>
312. Xing B, Lin L, Wu Q. (2025). Application of mitochondrial genomes to species identification and evolution, *Electronic Journal of Biotechnology*, Volume 76, 2025, Pages 39-48. <https://doi.org/10.1016/j.ejbt.2025.04.001>.
313. Xu H, Mao B, Storozhenko SY, Huang Y, Chen Z, Huang J. (2021). Phylogenetic Position of the Genus *Alulacris* (Orthoptera: Acrididae: Melanoplinae: Podismini) Revealed by Complete Mitogenome Evidence. *Insects*, 12, 918. <https://doi.org/10.3390/insects12100918>
314. Xu XZ, Liu QP, Fan LJ, Cui XF, Zhou XP. (2008). Analysis of synonymous codon usage and evolution of begomoviruses. *J Zhejiang Univ Sci B*, 2008 Sep ; 9 (9) : 667-74. doi: 10.1631/jzus.B0820005.
315. Yadav ML, Mohapatra B. (2018). Intergenic. In: Vonk J, Shackelford T (eds) *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_64-1
316. Yandell M, Ence D. (2012). A beginner's guide to eukaryotic genome annotation. *Nat Rev Genet*, 2012 Apr 18 ; 13 (5) : 329-42. doi: 10.1038/nrg3174.
317. Yang H, Li T, Dang K, Bu W. (2018). Compositional and mutational rate heterogeneity in mitochondrial genomes and its effect on the phylogenetic inferences of Cimicomorpha (Hemiptera: Heteroptera). *BMC Genomics* 19, 264 (2018). <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4650-9>
318. Yang L, Dai J, Gao Q, Yuan G, Liu J, Sun Y, Sun Y, Wang L et al. (2020). Characterization of the complete mitochondrial genome of *Orthaga olivacea* Warre (Lepidoptera Pyralidae) and comparison with other Lepidopteran insects. *PLoS ONE*, 15 (3) : e0227831. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227831>
319. Yang M, Li J, Silin Su S, Zhang H, Wang Z, Ding W, Li L. (2021). The mitochondrial genomes of Tortricidae: nucleotide composition, gene variation and phylogenetic performance. *BMC Genomics* 22, 755 (2021). <https://doi.org/10.1186/s12864-021-08041-y>
320. Yang Y, Wang J, Dai R, Wang X. (2023). Structural Characteristics and Phylogenetic Analysis of the Mitochondrial Genomes of Four *Krisna* Species (Hemiptera: Cicadellidae: Iassinae). *Genes (Basel)*, 2023 May 28 ; 14 (6) : 1175. doi: 10.3390/genes14061175
321. Yang J, Liu Y, Liu N. (2015). The complete mitochondrial genome of the *Xenocatantops brachycerus* (Orthoptera: Catantopidae). *Mitochondrial DNA*, (2015). 27(4):1-2. DOI: 10.3109/19401736.2015.1053121

322. Ye HY, Xiao LL, Zhou ZJ, Huang Y. (2012). Complete mitochondrial genome of *Locusta migratoria migratoria* (Orthoptera: Oedipodidae): three tRNA-like sequences on the N-strand. *Zoolog Sci*, 2012 Feb ; 29 (2) : 90-6. doi: 10.2108/zsj.29.90
323. Yin X. (1984). Grasshoppers and Locusts from Qinghai–Xizang Plateau of China. Scientific Press, Beijing, China.
324. Yin XC, Wang WQ. (2005). On the taxonomic system of Eurasian Oedipodidae (Orthoptera: Caelifera). *Acta Entomologica Sinica*, 48, 949–953.
325. Yokobori S, Pääbo S. (1995). tRNA editing in metazoans. *Nature*, 377:490. doi: 10.1038/377490a0.
326. Yoshizawa K, Johnson KP, Sweet AD, Yao I, Ferreira RL, Cameron SL. (2018). Mitochondrial phylogenomics and genome rearrangements in the barklice (Insecta: Psocodea). *Mol Phylogenet Evol*, 2018 Feb ; 119 : 118-127. doi: 10.1016/j.ympev.2017.10.014.
327. Yu X, Tan W, Zhang H, Jiang W, Gao H, Wang W, Liu Y, Wang Y, Tian X. (2019). Characterization of the Complete Mitochondrial Genome of *Harpalus sinicus* and Its Implications for Phylogenetic Analyses. *Genes (Basel)*, 2019 Sep 18 ; 10 (9) : 724. doi: 10.3390/genes10090724.
328. Yuan ML, Zhang QL, Zhang L, Jia CL, Li XP, Yang XZ, Feng RQ. (2018). Mitochondrial phylogeny, divergence history and high-altitude adaptation of *grassland caterpillars* (Lepidoptera: Lymantriinae: Gynaephora) inhabiting the Tibetan Plateau. *Mol Phylogenet Evol*, 2018 May ; 122 : 116-124. doi: 10.1016/j.ympev.2018.01.016.
329. Zakharov EV, Lobo NF, Nowak C, Hellmann JJ. (2009). Introgression as a likely cause of mtDNA paraphyly in two allopatric skippers (Lepidoptera: Hesperidae). *Heredity (Edinb)*. 2009 Jun ; 102 (6) : 590-9. doi: 10.1038/hdy.2009.26.
330. Zardoya R. (2020). Recent advances in understanding mitochondrial genome diversity. *F1000Res*. 2020 Apr 17 ; 9 : F1000 Faculty Rev-270. doi: 10.12688/f1000research.21490.1.
331. Zhang C, Mao B, Wang H, Dai L, Huang Y, Chen Z, Huang J. (2023). The Complete Mitogenomes of Three Grasshopper Species with Special Notes on the Phylogenetic Positions of Some Related Genera. *Insects* 2023, 14, 85. <https://doi.org/10.3390/insects14010085>
332. Zhang D, Gao F, Jakovlić I, Zou H, Zhang J, Li WX, Wang GT. (2020). PhyloSuite: An integrated and scalable desktop platform for streamlined molecular sequence data management and evolutionary phylogenetics studies. *Molecular Ecology Resources*, 20 (1) : p. 348–355. DOI: 10.1111/1755-0998.13096

333. Zhang DX, Hewitt GM. (1997). Insect mitochondrial control region: A review of its structure, evolution and usefulness in evolutionary studies. *Biochem. Syst. Ecol*, 25 : 99–120. doi: 10.1016/S0305-1978(96)00042-7
334. Zhang DX, Szymura JM, Hewitt GM. (1995). Evolution and structural conservation of the control region of insect mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, vol. 40, no. 4, pp. 382–391. <https://doi.org/10.1007/BF00164024>
335. Zhang HL, Zeng HH, Hang Y, Zheng ZM. (2013a). The complete mitochondrial genomes of three grasshoppers, *Asiotmethis zacharjini*, *Filchnerella helanshanensis* and *Pseudotmethis rubimarginis* (Orthoptera: Pamphagidae). *Gene*, 517 (1) : 89–98. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.12.080>
336. Zhang HL, Zhao L, Zheng ZM, Huang Y. (2013b). Complete Mitochondrial Genome of *Gomphocerus sibiricus* (Orthoptera: Acrididae) and Comparative Analysis in Four Gomphocerinae Mitogenomes. *Zoological Science*, 30 (3) : 192-204. doi: 10.2108/zsj.30.192.
337. Zhang H, Fang W, Zhao X, Jiang X, Stroiński, A, Qin D. (2022). Comparative Analysis of the Complete Mitochondrial Genomes of Five Species of Ricaniidae (Hemiptera: Fulgoromorpha) and Phylogenetic Implications. *Biology* 2022, 11, 92. <https://doi.org/10.3390/biology11010092>
338. Zhang K, Song J, Lu J, Zhao L, Deng W, Guan D, Mao B. (2025). Phylogenetics and Evolutionary Dynamics of Yunnan Acrididae Grasshoppers Inferred from 17 New Mitochondrial Genomes. *Insects* 2025, 16, 151. <https://doi.org/10.3390/insects16020151>
339. Zhang L, Sun K, Csorba G, Hughes AC, Jin L, Xiao Y, Feng J. (2021). Complete mitochondrial genomes reveal robust phylogenetic signals and evidence of positive selection in horseshoe bats. *BMC Ecol Evol*, 2021 Nov 3 ; 21 (1) : 199. doi: 10.1186/s12862-021-01926-2.
340. Zhang N-X, Yu G, Li T-J, He Q-Y, Zhou Y, Si F-L, Ren S, Chen B. (2015). The Complete Mitochondrial Genome of *Delia antiqua* and Its Implications in Dipteran Phylogenetics. *PLoS ONE*, 10 (10) : e0139736. doi:10.1371/journal.pone.0139736
341. Zhang Z, Yu J. (2006). Evaluation of six methods for estimating synonymous and nonsynonymous substitution rates. *Genomics Proteomics Bioinformatics*, 2006 Aug ; 4 (3) : 173-81. doi: 10.1016/S1672-0229(06)60030-2.
342. Zhao W, Liu D, Jia Q, Wu X, Zhang H. (2021). Characterization of the complete mitochondrial genome of *Myrmus lateralis* (Heteroptera, Rhopalidae) and its implication for phylogenetic analyses. *ZooKeys*, 1070: 13–30. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1070.72742>

343. Zheng FY, Shi QY, Ling Y, Chen JY, Zhang BF, Li XJ. (2021). Comparative Analysis of Mitogenomes among Five Species of *Filchnerella* (Orthoptera: Acridoidea: Pamphagidae) and Their Phylogenetic and Taxonomic Implications. *Insects* 2021, 12, 605. <https://doi.org/10.3390/insects12070605>
344. Zhongying Q, Huihui C, Hao Y, Yuan H, Huimeng L, Xia L, Xingchun G. (2020). Comparative mitochondrial genomes of four species of *Sinopodisma* and phylogenetic implications (Orthoptera, Melanoplinae) ; *ZooKeys*, 969 : 23–42. <https://doi.org/10.3897/zookeys.969.49278>
345. Zhou J, Yang D. (2022). Mitochondrial Genomes Provide New Phylogenetic and Evolutionary Insights into Psilidae (Diptera: Brachycera). *Insects* 2022, 13, 518. <https://doi.org/10.3390/insects13060518>
346. Zhou Z, Huang Y, Shi F. (2007). The mitochondrial genome of *Ruspolia dubia* (Orthoptera: Conocephalidae) contains a short A+Trich region of 70 bp in length. *Genome* 2007, 50 (9):855-866.
347. Zhou Z, Guo H, Han L, Chai J, Che X, Shi F. (2019). Singleton molecular species delimitation based on COI-5P barcode sequences revealed high cryptic/undescribed diversity for Chinese katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). *BMC Evol Biol*, 2019 Mar 14 ; 19 (1) : 79. doi: 10.1186/s12862-019-1404-5.
348. Ziemert N, Jensen PR. (2012). Chapter Eight - Phylogenetic Approaches to Natural Product Structure Prediction. *Methods in Enzymology*, Volume 517, 2012, Pages 161-182. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-404634-4.00008-5>
349. Zuker M. (2003). Mfold web server for nucleic acid folding and hybridization prediction. *Nucleic Acids Res*, 31 (13), 3406-15. <https://doi.org/10.1093/nar/gkg5>
350. Zwickl DJ, Hillis DM. (2002). Increased Taxon Sampling Greatly Reduces Phylogenetic Error, *Systematic Biology*, Volume 51, Issue 4, 1 July 2002, Pages 588–598. <https://doi.org/10.1080/10635150290102339>

Annexes

Annexes

Annexe 1

Protocole 1 : PVPP/chl; Mega & Revers (2011)

Crushed tissues were mixed with PVPP (Sigma, P6755) in a proportion of 100mg of PVPP per 1g of grinded tissue, 600µL of extraction buffer (50mM Tris pH 8.0, 20mM EDTA pH 8.0, 1.1M NaCl, 0.4M LiCl, 1% CTAB, 2% PVP40 (Sigma), 0.5% Tween 20, 0.2% β- mercaptoethanol) in 1.5ml microcentrifuge tubes and mixed thoroughly. The tubes were incubated at 60°C for 25 minutes and inverted each 10 minutes for good solution of the crushed tissues with the buffer. The tubes were cooled at room temperature and 600µL of chloroform: isoamyl alcohol mixture (24:1) was added. The tubes were then mixed gently by inversion to form an emulsion during 4 minutes. After that the tubes were centrifuged (Eppendorf Centrifuge 5415R) at 10.600g for 5 minutes at room temperature. The aqueous phase present in each tube (~500µL) was transferred to a new 1.5ml microcentrifuge tube gently, to avoid DNA shearing. To each tube was added 250µL of 5M NaCl and 750µL of cold (-20°C) isopropanol. The solution was kept in the freezer at -20°C for 20 minutes to improve precipitation nucleic acids. Samples were then centrifuged at 10.600g (Eppendorf Centrifuge 5415R) for 10 minutes at room temperature and the aqueous poured off. DNA pellets were washed with cold (4°C) 76% ethanol (1000µL). After the washing step, the samples were spun quickly and the excess of ethanol removed with a micropipette. Washed DNA pellets were dried by leaving the tubes uncovered in a 37°C stove for 20 minutes. DNA samples were dissolved in 50µL TE (10mM Tris HCl pH 8.0, 0.1mM EDTA pH 8.0) and treated with 1µL of RNAase A (10mg mL⁻¹) at 50°C for 20 minutes.

Protocole 2 : SDS/NaCl/Phel-Chl

Take a piece of tissue (20mg) and put it in an eppendorf tube.

- Add 500 µl extraction buffer (TE) (Tris HCl 10 mM pH 8,0, EDTA 1 mM pH 8,0)
- Add 150 µl of 10% SDS
- Add 10 µl proteinase K (10 mg / ml) (5 µl)

(Homogenize the tissue sample in an eppendorf tube with a plastic pestle. If the tissue sample cannot be disrupted easily, grind the sample to a fine powder in liquid nitrogen with a mortar and pestle and pour the powder into the lysis buffer.) and incubate at 55 ° C for 4 hours or overnight.

- Add 300 µl of the 5M NaCl solution;
- Centrifuge for 5min at 12000 rpm at room temperature and recover the supernatant;
- Add 3 µl of RNase and incubate for 25 min at 37 ° C (optional);
- Let cool at room temperature for 5 min;
- Add 500 µl of Phenol-Chloroform-Isoamyl alcohol solution (25-24-1);

- Mix from 1 to 2 min;
- Centrifuge 5 min at 12000 rpm and recover the aqueous phase;

Repeat the phenol extraction 2 or 3 times until the disappearance of the proteins at the interface

- Precipitate the aqueous phase with two volumes (1 ml) of 100% ethanol stored at -20 °C (or isopropanol stored at room temperature);
- Incubate the mixture at -80 °C for 30min;
- Centrifuge for 30 min at 14500 rpm at 4 °C;
- Discard the supernatant and wash the pellet with 200 µl of 70% ethanol stored at -20°C
- Centrifuge 4 min at 14500 rpm at 4 °C;

Repeat the washing step 2 times

- Discard the supernatant and dry the pellet in the speedvac for 5 min or at room temperature 30 min;
- Re-suspend the pellet in 50 µl of sterile water.

Protocole 3 : CTAB/Phel-Chl; Chen et al. (2010)

- The CTAB buffer consisted of 2% (w/v) CTAB diluted in 100 mM Tris-HCl, 20 mM EDTA, and 1.4 M NaCl; 0.2% (v/v) β-mercaptoethanol was added immediately before use [1].
- The tissue lysis, Proteinase K and RNase A treatments, DNA isolation, precipitation, wash and hydration steps were performed as described for the SDS method.

Protocole 4 : SDS/Phel-Chl; Chen et al. (2010)

For each method, total DNA was individually extracted from 10 beetles, including 5 females and 5 males. The color of the DNA pellet in each tube was recorded. The DNA from single beetles was re-suspended in 100 µl of molecular-grade water except for the DNA obtained using the DNeasyH Kit which comes with its elution buffer. The DNA solutions were stored at -20°C until further analysis.

- The SDS buffer consisted of 0.5% (w/v) SDS diluted in 200 mM Tris, 25 mM EDTA and 250 mM NaCl [1].
- In a 1.5 ml microfuge tube with 150 µl of SDS buffer, the beetles were individually grounded using a pestle driven by a handheld electric mixer, then 350 µl of SDS buffer and 5 µl of RNase A solution (100 mg/ml) were added;
- After incubation at 37°C for 1 hr, 5 µl of Proteinase K solution (20 mg/ml) was added with additional incubation at 50°C for 1hr;
- The homogenate was then extracted with 240 µl of phenol/chloroform/isoamyl alcohol (25:24:1) and was centrifuged at 12,000g for 10 min;

- The supernatant was transferred into a new 1.5 ml clear-colored tube;
- To precipitate DNA, 500 μ l chilled absolute ethanol was added, and the tube was centrifuged at 12,000 g for 15 min;
- The pellet was washed twice with 500 μ l of 70% ethanol, and centrifuged at the above condition for 3 min to remove residual salt;
- The pellet was dried in an Eppendorf VacufugeTM at 37°C for 30 min or air-dried at room temperature overnight.

Annexe 2

Tableau 1. Résumé des 153 mitogénomés analysés, classés selon l'OSF et accompagnés de leurs longueurs et numéros d'accèsion GenBank.

Sous-famille	Espèces	Numéro d'accèsion	Longueur des mitogénomés (pb)
Oedipodinae	Séquences de cette étude		
	<i>Acrotylus insubricus insubricus</i>	OQ830999	15728
	<i>Aiolopus simulatrix simulatrix</i>	OQ831000	15741
	<i>Hilethera aeolopoides</i>	OQ916348	15763
	<i>Leptopternis rothschildi</i>	OQ916349	15757
	<i>Locusta migratoria</i>	OQ916350	15748
	<i>Scintharista notabilis notabilis</i>	OQ916351	15603
	<i>Sphingonotus (Sphingonotus) savignyi</i>	OQ918633	15752
	<i>Sphingonotus (Sphingonotus) octofasciatus</i>	OQ918632	15682
	<i>Sphingonotus (Neosphingonotus) finotianus</i>	OQ916352	15755
	<i>Thalpomena coerulea</i>	OQ916347	15766
	INGROUP		
	<i>Aiolopus thalassinus tamulus</i>	MK903555	15593
	<i>Aiolopus thalassinus</i>	KY236114	15753
	<i>Angaracris barabensis</i>	MN083193	15927
	<i>Angaracris barabensis</i>	KM521245	15930
	<i>Angaracris rhodopa</i>	KM670011	15930
	<i>Bryodema kozlovi</i>	MT499330	15930
	<i>Bryodema dolichoptera</i>	MN083182	15924
	<i>Bryodema nigroptera</i>	MN083167	15933
	<i>Bryodema miramae miramae</i>	KP889242	15919
	<i>Bryodema luctuosum luctuosum</i>	HQ833839	15946
	<i>Bryodema gebleri</i>	OQ470637	16398
	<i>Bryodema qilianshanense</i> 20	OP373194	15607
	<i>Bryodema crisuvarovi</i>	MN083195	15929
	<i>Bryodemella holdereri holdereri</i>	MN083168	15929
	<i>Bryodemella tuberculata diluta</i>	MN083196	15927
	<i>Ceracris fasciata fasciata</i>	MK903585	15664
	<i>Ceracris fasciata fasciata</i>	KP872953	15569
	<i>Ceracris kiangsu</i>	GU270284	15665
	<i>Ceracris hainanensis</i>	KY000077	15626
	<i>Ceracris hoffmann</i>	KY130417	15624
	<i>Ceracris nigricornis nigricornis</i>	MK903558	15598
	<i>Ceracris nigricornis nigricornis</i>	MF997464	15598
<i>Ceracris versicolor</i>	KJ188251	15616	
<i>Compsorhipis davidiana</i>	KT157830	16085	
<i>Epacromius coeruleipes</i>	NC_052732	15592	
<i>Epacromiustergestinus</i>	OQ282996	15663	
<i>Gastrimargus marmoratus</i>	EU513373	15924	
<i>Gastrimargus marmoratus</i>	EU527334	15904	
<i>Heteropternis respondens</i>	MN083170	16265	

<i>Helioscirtus moseri moseri</i>	PP669994	15607
<i>Hilethera xinjiangensis</i>	OQ270628	16145
<i>Leptopternis gracilis</i>	OP373196	16256
<i>Locusta migratoria manilensis</i>	HQ260647	15902
<i>Locusta migratoria manilensis</i>	GU344101	15895
<i>Locusta migratoria migratoria</i>	EU287446	16053
<i>Locusta migratoria tibetensis</i>	HM219224	15568
<i>Locusta migratoria</i> (Lacanau_France)	JN858177	15902
<i>Locusta migratoria</i> (Japan)	JN858148	16057
<i>Locusta migratoria</i> (Uzbekistan)	JN858174	15902
<i>Locusta migratoria</i> (Madagas)	JN858190	15903
<i>Locusta migratoria</i> (Naid Tib_China)	JN858201	15902
<i>Locusta migratoria</i> (Turkey)	JN858184	15903
<i>Locusta migratoria</i> (Niger)	JN858182	15903
<i>Locusta migratoria</i> (Egypt)	JN858185	15903
<i>Locusta migratoria</i> (Eritria)	JN858187	15903
<i>Locusta migratoria</i> (Spain)	JN858179	15902
<i>Locusta migratoria</i> (Bihar_India)	JN858192	15902
<i>Locusta migratoria</i> (Algeria)	JN858181	15903
<i>Locusta migratoria</i> (Mediter_Eur)	JN858183	15904
<i>Locusta migratoria</i> (Mindanao_Philippine)	JN858210	15904
<i>Locusta migratoria</i> (Mauritania)	JN858180	15904
<i>Locusta migratoria</i> (Saudi_Arabia)	JN858186	15903
<i>Locusta migratoria</i> (Sumatra_Indonesia)	JN858211	15904
<i>Locusta migratoria</i> (Australia)	JN858212	15903
<i>Locusta migratoria</i> (South_Africa)	JN858189	15903
<i>Mecostethus sp.</i>	OQ282995	15758
<i>Mecostethus parapleurus</i>	MN083172	16252
<i>Oedaleus abruptus</i>	MN083171	16251
<i>Oedaleus abruptus</i>	MK352098	15746
<i>Oedaleus asiaticus</i>	EU513374	16259
<i>Oedaleus manjius</i>	MT499333	15590
<i>Oedaleus infernalis</i>	KR604688	15898
<i>Oedaleus decorus decorus</i>	OP627272	15914
<i>Oedipoda caerulescens</i>	OQ282994	15628
<i>Oedipoda caerulescens</i>	OQ615379	15614
<i>Oedipoda miniata</i>	OQ516979	15620
<i>Sphingonotus menglaensis</i>	MN083190	15948
<i>Sphingonotus ningsianus</i>	MN083207	16261
<i>Sphingonotus yenchihensis</i>	MN083208	16261
<i>Sphingonotus mongolicus</i>	OP373198	15606
<i>Sphingonotus nebulosus nebulosus</i>	PP669990	16158
<i>Sphingonotus maculatus petraeus</i>	PP669998	15600
<i>Sphingonotus turcmenus</i>	PP588451	16261
<i>Sphingonotus coerulipes</i>	PP669997	15599
<i>Sphingonotus obscuratus latissimus</i>	PP669996	15607
<i>Sphingonotus salinus</i>	PP503007	15757
<i>Pternoscirta caliginosa</i>	KX170937	15598
<i>Pyrgoderma armata</i>	PP669992	15599

	<i>Trilophidia annulata</i>	MK903576	15922
	<i>Trilophidia annulata</i>	KP233803	15775
	<i>Uvaroviola multispinosa</i>	MK829651	15620
Acridinae	<i>Acrida cinerea</i>	KX673195	15758
	<i>Acrida cinerea</i>	GU344100	15599
	<i>Acrida oxycephala</i>	PP588449	15601
	<i>Acrida willemsei</i>	EU938372	15601
	<i>Pseudoeoscyllina brevipennisoides</i>	MN484604	15629
	<i>Pseudoeoscyllina xilingensis</i>	KU522120	15622
	<i>Phlaeoba albonema</i>	EU370925	15657
	<i>Phlaeoba angustidorsis</i>	MW924498	15631
	<i>Phlaeoba angustidorsis</i>	PP588450	15634
	<i>Phlaeoba antennata</i>	KY619842	15640
	<i>Phlaeoba infumata</i>	KU866166	15642
	<i>Phlaeoba tenebrosa</i>	KF937392	15648
	<i>Sinophlaeoba bannaensis</i>	MK903584	15606
Gomphocerinae	<i>Arcyptera coreana</i>	GU324311	15783
	<i>Arcyptera fusca fusca</i>	MH101367	15771
	<i>Arcyptera meridionalis</i>	MN083204	15620
	<i>Arcyptera meridionalis</i>	MF997490	15621
	<i>Arcyptera meridionalis</i>	MG838886	15776
	<i>Arcyptera microptera microptera</i>	OQ612708	15771
	<i>Aeropedellus prominemarginis</i>	OR061135	15639
	<i>Chorthippus nemus</i>	MK903589	15622
	<i>Chorthippus albonemus</i>	OP373195	15612
	<i>Chorthippus albonemus</i>	OQ274913	15616
	<i>Chorthippus aethalinus</i>	MK903586	15616
	<i>Chorthippus fallax</i>	MK903588	15611
	<i>Chorthippus fallax</i>	MK693137	16143
	<i>Chorthippus dubius</i>	OP474146	15561
	<i>Chorthippus maritimus huabeiensis</i>	MK903587	15611
	<i>Chorthippus qingzangensis</i>	OQ196104	15613
	<i>Chorthippus parallelus erythropus</i>	MT166300	15624
	<i>Chorthippus parallelus parallelus</i>	MT166298	15623
	<i>Chorthippus parallelus parallelus</i>	MT166299	15617
	<i>Chorthippus sp. AHNU01</i>	MW119358	15621
	<i>Chorthippus chinensis</i>	EU029161	15599
	<i>Dasyhippus peipingensis</i>	OR066428	15628
	<i>Dnopherula yuanmowensis</i>	KY747520	15629
	<i>Dociostaurus tartarus</i>	OQ470639	15611
	<i>Dociostaurus kraussi kraussi</i>	OQ470638	15622
	<i>Eclipophleps carinata</i>	MN968347	15781
	<i>Euchorthippus cheui</i>	OQ274914	15641
	<i>Euchorthippus fusigeniculatus</i>	HM583652	15772
	<i>Euchorthippus unicolor</i>	MK113716	15629
	<i>Euthystira luteifemora</i>	MN083200	15608
	<i>Gomphocerippus rufus</i>	MK903592	15610

	<i>Gomphocerus sibiricus tibetanus</i>	HM131804	15571
	<i>Gomphocerus sibiricus</i>	JX122541	15590
	<i>Gomphocerus licenti</i>	GQ180102	15597
	<i>Gonista bicolor</i>	KR347439	15618
	<i>Leuconemacris breviptera</i>	MK903593	15643
	<i>Leuconemacris litangensis</i>	MK903566	15578
	<i>Mongolotettix anomopterus</i>	MK903594	16067
	<i>Mongolotettix japonicus</i>	MK903569	16047
	<i>Myrmeleotettix sp.</i>	MK903595	15618
	<i>Myrmeleotettix palpalis</i>	OR066427	15621
	<i>Notostaurus albicornis albicornis</i>	MK903583	15784
	<i>Orinhippus tibetanus</i>	KF857227	15611
	<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	MK903570	15600
	<i>Omocestus viridulus</i>	MN083203	15635
	<i>Pacris xizangensis</i>	NC_023919	15622
	<i>Ramburiella turcomana</i>	OQ516978	15670
OUTGROUP			
Ommexechinae	<i>Ommexecha virens</i>	NC_020778	15536
Tristirinae	<i>Tristira magellanica</i>	NC_020773	16494

Tableau 2. Annotation et organisation des gènes de dix génomes mitochondriaux étudiés.

Gène/ région	B r i n	Position										Anti codon
		<i>A.insubricus</i>	<i>A. simulatrix</i>	<i>H. aeolopoides</i>	<i>L.rothschildi</i>	<i>L.migratoria</i>	<i>S.notabilis</i>	<i>S.savignyi</i>	<i>S. octofasciatus</i>	<i>S.finetianus</i>	<i>T. coerulescens</i>	
Longueur du mitogénome		1-15728	1-15741	1-15763	1-15757	1-15748	1-15603	1-15752	1-15682	1-15755	1-15766	
trnI	J	1 65	1 66	1 66	1 65	1 65	1 65	1 66	1 65	1-67	1-67	GAU
trnQ	N	63-131	64-132	64-132	63-131	63-131	63-131	64-132	63-131	65-133	65-133	UUG
trnM	J	131-199	138-206	140-209	131-201	131-199	135-203	132-202	132-202	133-203	133-202	CAU
ND2	J	200-1222	207-1229	210-1232	202-1224	200-1222	204-1226	203-1225	203-1225	204-1226	203-1225	
trnW	J	1221-1286	1228-1293	1231-1297	1223-1288	1221-1287	1225-1291	1224-1289	1224-1289	1225-1290	1224-1289	UCA
trnC	N	1279-1343	1286-1350	1290-1354	1281-1348	1280-1347	1284-1350	1282-1349	1282-1349	128-1350	1282-1349	GCA
trnY	N	1353-1418	1366-1429	1366-1432	1355-1421	1358-1425	1361-1428	1356-1422	1358-1424	1357-1423	1360-1427	GUA
COX1	J	1411-2955	1422-2966	1425-2969	1414-2958	1418-2974	1421-2962	1415-2959	<1423-2961	1416-2960	1420-2964	
trnL2	J	2951-3016	2962-3027	2965-3030	2954-3019	2970-3035	2958-3023	2955-3020	2957-3022	2956-3021	2960-3025	UAA
COX2	J	3020-3703	3036-3719	3035-3718	3026-3709	3039-3722	3026-3709	3025-3708	3029-3712	3026-3709	3032-3718	
trnD	J	3702-3768	3718-3781	3717-3781	3708-3772	3721-3784	3708-3770	3707-3771	3711-3775	3708-3772	3717-3780	GUC
trnK	J	3772-3842	3785-3855	3784-3854	3777-3847	3788-3858	3774-3844	3776-3846	3779-3849	3777-3847	3785-3855	CUU
ATP8	J	3859-4017	3869-4027	3872-4030	3862-4020	3876-4034	3864-4022	3861-4019	3867-4025	3862-4020	3865-4032	
ATP6	J	4011-4688	4021-4698	4024-4701	4014-4691	4028-4705	4016-4693	4013-4690	4019-4696	4014-4691	4026-4703	
COX3	J	4693-5484	4703-5494	4706-5497	4696-5487	4710-5501	4698-5489	4695-5486	4701-5492	4696-5487	4708-5499	
trnG	J	5487-5552	5497-5561	5500-5565	5490-5555	5505-5569	5491-5555	5489-5554	5495-5560	5490-5555	5502-5567	UCC
ND3	J	5553-5906	5562-5915	5566-5919	5556-5909	5570-5923	5556-5909	5555-5908	5561-5914	5556-5909	5568-5921	
trnA	J	5905-5969	5914-5978	5918-5982	5908-5972	5922-5986	5908-5971	5907-5971	5913-5977	5908-5972	5920-5984	UGC
trnR	J	5973-6036	5981-6045	5987-6053	5977-6042	5992-6056	5977-6043	5976-6041	5982-6050	5977-6042	5988-6053	UCG
trnN	J	6037-6101	6050-6114	6054-6119	6043-6108	6057-6121	6048-6114	6042-6107	6051-6115	6043-6108	6054-6119	GUU
trnS1	J	6102-6168	6115-6181	6120-6186	6109-6175	6122-6188	6115-6181	6108-6174	6116-6182	6109-6175	6120-6186	GCU
trnE	J	6172-6238	6185-6250	6190-6254	6179-6244	6189-6255	6182-6254	6178-6243	6186-6251	6179-6244	6187-6252	UUC
trnF	N	6237-6301	6251-6315	6255-6320	6243-6309	6254-6320	6253-6318	6242-6308	6250-6316	6243-6309	6251-6316	GAA

ND5	N	6305-8021	6319-8035	6321-8040	6310-8029	6321-8037	6322-8038	6309-8028	6317-8036	6313-8029	6317-8036	
trnH	N	8038-8103	8051-8115	8056-8122	8045-8110	8053-8118	8054-8118	8044-8109	8052-8118	8045-8110	8052-8117	GUG
ND4	N	8106-9440	8118-9452	8125-9459	8113-9447	8120-9454	8120-9454	8112-9446	8120-9454	8113-9447	8120-9454	
ND4L	N	9434-9727	9446-9739	9453-9746	9441-9734	9448-9741	9448-9741	9440-9733	9448-9741	9441-9734	9448-9741	
trnT	J	9730-9793	9742-9806	9749-9813	9737-9801	9744-9807	9744-9807	9736-9800	9744-9807	9737-9801	9744-9808	UGU
trnP	N	9794-9857	9807-9869	9814-9877	9802-9866	9808-9874	9808-9874	9801-9865	9808-9872	9802-9866	9809-9872	UGG
ND6	J	9860-10384	9872-10393	9880-10401	9869-10390	9877-10398	9877-10398	9868-10389	9875-10396	9869-10390	9875-10396	
CYTB	J	10384-11523	10397-11536	10406-11545	10397-11536	10403-11542	10402-11538	10396-11535	10400-11539	10397-11536	10403-11542	
trnS2	J	11522-11591	11537-11605	11545-11614	11536-11605	11542-11611	11547-11616	11535-11604	11539-11608	11536-11605	11542-11611	UGA
ND1	N	11613-12557	11626-12570	11638-12582	11627-12571	11633-12577	11638-12582	11626-12570	11630-12574	11627-12571	11633-12577	
trnL1	N	12561-12626	12574-12639	12586-12651	12575-12640	12581-12646	12586-12651	12574-12639	12578-12643	12575-12640	12581-12646	UAG
rrnL (16S)	N	12627-13935	12640-13956	12652-13965	12641-13958	12647-13964	12652-13972	12640-13957	12644-13959	12641-13957	12647-13964	
trnV	N	13938-14009	13957-14027	13966-14037	13959-14030	13965-14036	13973-14044	13958-14029	13960-14031	13958-14029	13965-14034	UAC
rrnS (12S)	N	14013-14842	14028-14865	14039-14878	14031-14865	14041-14856	14045-14873	14030-14863	14032-14866	14030-14857	14035-14871	
D-loop		14843-15728	14866-15741	14879-15763	14866-15757	14857-15748	14874-15603	14864-15752	14867-15682	14858-15755	14872-15766	

Tableau3. Éléments répétés dans les régions riches en A+T de dix espèces.

	Indices	Period Size	Copy Number	Consensus Size	Percent Matches	Percent Indels	Score	A	C	G	T	Entropy (0-2)
<i>Acrotylus insubricus</i>	8271--8316	22	2.0	24	83	12	60	73	6	6	13	1.22
	13393--13436	17	2.6	16	79	10	52	68	6	0	25	1.14
	14816--15117	154	2.0	154	100	0	604	61	7	7	22	1.50
	15548--15584	19	1.9	19	88	0	56	45	2	10	40	1.53
<i>Aiolopus simulatrix</i>	9335--9368	15	2.2	16	89	5	52	73	2	0	23	0.97
	13573--13619	13	3.5	13	75	16	51	63	2	0	34	1.06
	14085--14119	16	2.2	17	90	10	56	62	0	0	37	0.95
	14842--14895	27	2.0	27	82	10	65	74	0	7	18	1.05
	14841--14922	16	5.3	15	72	12	51	75	0	4	19	0.98
	14994--15072	1	79.0	1	84	0	104	92	0	0	6	0.36
	15356--15420	29	2.3	28	77	17	73	47	0	3	49	1.17
	15438--15479	21	2.1	20	82	8	50	50	4	0	45	1.23
<i>Hilethera aeolopoides</i>	8109--8166	23	2.5	22	78	8	71	51	15	3	29	1.60
	14833--15129	148	2.0	148	100	0	594	62	14	4	19	1.47
	15318--15374	19	3.1	18	76	16	62	50	0	0	49	1.00
	15303--15380	25	3.1	25	75	10	79	50	0	0	50	1.00
<i>Leptopternis rothschildi</i>	14799--15103	156	2.0	156	100	0	610	58	12	8	20	1.60
	15337--15403	25	2.8	25	72	14	61	47	2	2	46	1.33
<i>Locusta migratoria</i>	6891--6916	13	2.0	13	100	0	52	76	0	7	15	0.99
	12514--12566	15	3.6	14	78	19	54	67	9	0	22	1.19
	15304--15481	20	8.9	20	65	26	60	51	1	1	45	1.21
	15359--15477	47	2.6	45	78	10	102	51	2	1	44	1.25
<i>Scintharista notabilis</i>	3963--4002	20	2.0	21	90	5	64	82	0	0	17	0.67
	5552--5626	24	3.1	24	72	0	69	49	8	4	38	1.51
	15200--15264	16	3.5	17	74	18	51	53	1	0	44	1.09
	15302--15346	22	2.0	22	82	4	54	44	6	0	48	1.29
<i>Sphingonotus finotianus</i>	13575--13620	13	3.5	13	76	5	56	60	4	0	34	1.16
	14800--15095	148	2.0	148	100	0	592	58	12	9	19	1.62

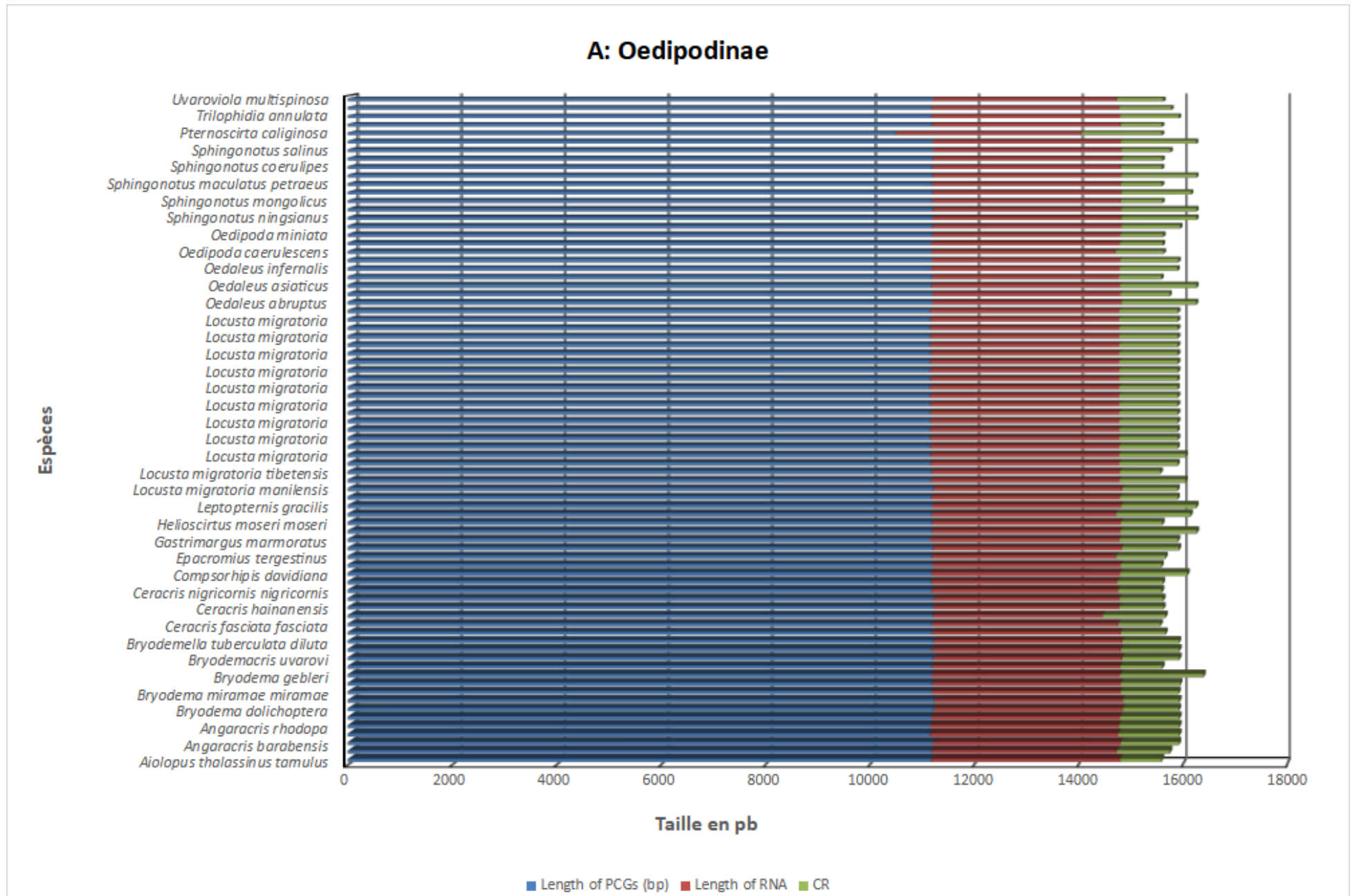
	15159--15195	18	2.1	18	90	10	58	21	10	0	67	1.21
	15289--15368	18	4.6	17	73	20	60	47	2	0	50	1.14
<i>Sphingonotus octofasciatus</i>	12089--12122	15	2.3	15	94	0	59	61	2	5	29	1.34
	14799--15132	167	2.0	168	95	0	607	55	14	9	20	1.67
	15180--15216	18	2.1	18	90	10	58	21	10	0	67	1.21
	15512--15548	19	1.9	19	89	10	58	48	0	10	40	1.38
	9898--9927	16	1.9	15	93	6	51	40	16	0	43	1.48
<i>Sphingonotus savignyi</i>	13574--13619	13	3.5	13	76	5	56	60	4	0	34	1.16
	14817--15116	152	2.0	152	100	0	600	56	14	8	22	1.64
	15163--15199	18	2.1	18	90	10	58	21	10	0	67	1.21
	15293--15336	16	2.6	17	82	13	56	47	0	0	52	1.00
	14813--15108	155	1.9	155	100	0	592	56	11	8	23	1.62
<i>Thalpomena coerulescens</i>	15400--15484	43	2.0	43	81	4	100	48	3	2	45	1.32

Tableau 4. Résultats du test de saturation de substitution.

Jeux de données	Iss	Iss.cSym ^a	P-sym ^b	Iss.cAsym ^c	P-asym ^d	Saturée
PCG12	0.210	0.852	0	0.844	0	non
PCG123	0.205	0.858	0	0.846	0	non
PCG+ARNr	0.201	0.859	0	0.847	0	non
37 gènes	0.199	0.860	0	0.847	0	non

Note : a, Indice de saturation de substitution en supposant un arbre vrai symétrique ; b, Probabilité de différence significative entre Iss et Iss.cSym (test bilatéral) ; c, Indice de saturation de substitution en supposant un arbre vrai asymétrique ; d, Probabilité de différence significative entre Iss et Iss.cAsym (test bilatéral).

Annexe 3



C: Gomphocerinae

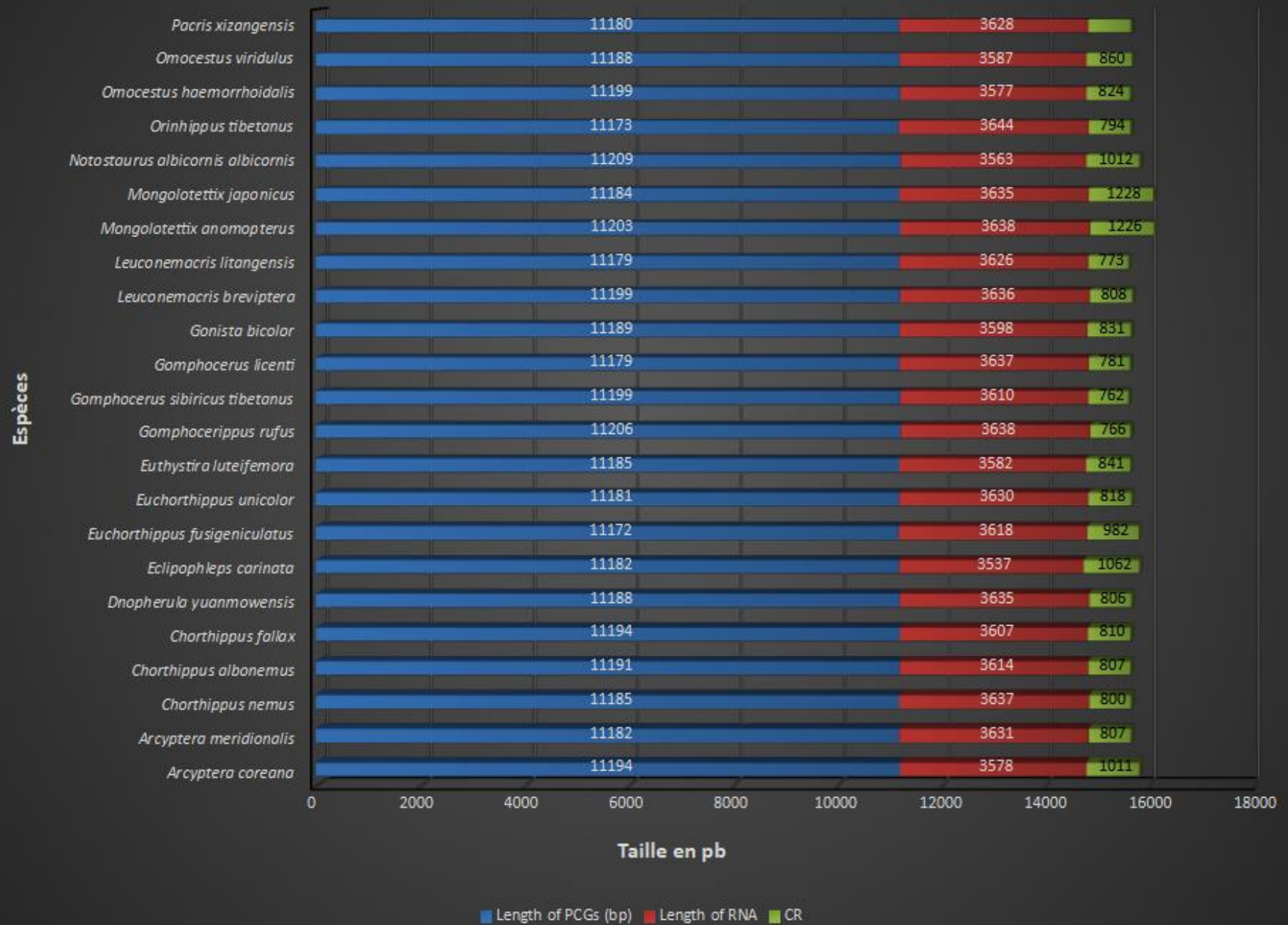




Figure 1. Taille des PCG, des ARN et des régions riches en A+T (CR) respectivement des mitogénomés de A : Oedipodinae, B : Arcadinae, C : Gomphocerinae. (Parmi les Oedipodinae : deux espèces présentent des particularités génomiques notables. D'une part, *Pternoscirta caliginosa* montre une réduction de la longueur des PCG, due à l'absence du gène ATP6. D'autre part, *Ceracris kiangsu* se distingue par un ARNr 12S plus court que les autres espèces (718-854 pb), ne mesurant que 461 pb. Ces séquences ont été directement déposées dans GenBank sans explication concernant leur taille réduite, ce qui limite notre compréhension de ces caractéristiques génétiques). Parmi les Acridinae : la séquence de *Phlaeoba tenebrosa* présente une longueur réduite de l'ARNr 12S avec seulement 121 pb. Cependant, cette observation est en contradiction avec la publication originale de la séquence, qui rapporte une longueur de 841 pb pour ce même ARN 12S).

	Block A	Block B	Block C
<i>Acrotylus insubricus</i>	CTTTCATTTTATATATAAAAATA	TGATATATTGAAATAAAATAATTTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTATAAC
<i>Aiolopus simulatrix</i>	CTTTGAATTTATAAATAAAAATA	TAATATATTATAAATAAATATCTTTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Hilethera aeolopoides</i>	TTTTAAATTTACACATAAAAATA	TAATATATTATAAATAAATTTATAT	ATCAA-ATAAGTAGCTAAACC
<i>Leptopternis rothschildi</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGAAATAAAATAATTTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAAATTTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Scintharista notabilis</i>	CTTTAAATTTATATAAAAATA	TGATATATTGAAATAAAATAATTTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Sphingonotus savignyi</i>	CTTTCAATTTATATATAAAAATA	TAATATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAACATAAGTAGCTACAAT
<i>Sphingonotus octofasciatus</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGAAATAAAATAATTTATAT	AAAAACATAAGTAGCTACAAT
<i>Sphingonotus finotianus</i>	CTTTCAATTTATATATAAAAATA	TAATATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAACATAAGTAGCTACAAT
<i>Thalpomena coerulescens</i>	CTTTCAATTTACATATAAAAATA	TAATATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAACATAAGTAGCTATAAT
<i>Aiolopus thalassinus tamulus</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAGTATATTAATAAAATAAATTTATAT	TAAAA-ATAAGCGTCTGTAAT
<i>Angaracris barabensis</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAGTATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Angaracris barabensis</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAGTATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Angaracris rhodopa</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAATGTATAAAAATAAAATTTATATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Bryodema qilianshanense</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAGTATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Bryodema kozlovi</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAGTATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Bryodema dolichoptera</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAGTATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Bryodema nigroptera</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAGTATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Bryodema miramae miramae</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAGTATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Bryodema luctuosum luctuosum</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAGTATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Bryodemella holdereri holdereri</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAGTATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Bryodemella tuberculata diluta</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAGTATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Bryodemacris uvarovi</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAGTATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Compsorhipis davidiana</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAATATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAATATAAGTAGCTATAAT
<i>Epacromius coerulipes</i>	TTTTCAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAAAATAGGTAGCTACAGC
<i>Gastrimargus marmoratus</i>	TTTTCAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAA-ATAAGTAGCTACAAT
<i>Gastrimargus marmoratus</i>	CTTTTATTTTATATATAAAAATA	TTATAGATAAATTTGATATAAATTAATAT	AAAAA-ATAAGTAGCTATAAT
<i>Heteropternis respondens</i>	CTTTCAATTTATATATAAAAATA	TAATATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAA-ATAAGTAGCTAAAAC
<i>Leptopternis gracilis</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATCATTATAT	AAAAACATAAGTAGCTATAAT
<i>Locusta migratoria manilensis</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATCATTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTATAAC
<i>Locusta migratoria manilensis</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATCATTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria migratoria</i>	CTTTAAATTTATACCTAAAATA	TGTTATATTGAAATAAAATTTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria tibetensis</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATCATTATAT	AAAA--GTAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria France</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATCATTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTATAAC
<i>Locusta migratoria Japan</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATCATTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTATAAC
<i>Locusta migratoria Uzbekistan</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATCATTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTATAAC
<i>Locusta migratoria Madagas</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATCATTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria Naid_Tib_China</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATTTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria Turkey</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATTTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria Niger</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATTTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria Egypt</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATTTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria Spain</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATTTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria Algeria</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATTTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria Mediter</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATAGATATAAATTTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria Philippine</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATTTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria Mauritania</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGATATAAATTTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria Saudi_Arabia</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TGATATATAGATATAAATTTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Locusta migratoria Indonesia</i>	CTTATAATTTGTATATAAAAATA	TGATATATTGAAATAAAATAATTTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Oedaleus abruptus</i>	CTTATAATTTGTATATAAAAATA	TGATATATTGAAATAAAATAATTTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAT
<i>Oedaleus abruptus</i>	CTTATAATTTGTATATAAAAATA	TGATATATTATAAATAAATAATTTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAT
<i>Oedaleus decorus asiaticus</i>	CTTATAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTAAAATAAAATAAATTTATAT	AAAAA-ATAAGTAGCTAAACC
<i>Oedaleus manjius</i>	CTTATAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTAAAATAAAATAAATTTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Oedaleus infernalis</i>	CTTATAATTTATATATAAAAATA	TGATATATTGAAATAAAATAAATTTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Oedaleus decorus decorus</i>	CTTTCAATTTATATATAAAAAT	TAATATATAAATAAATAAATTTATAT	AAAAA-ATAAGTAGCTAAACC
<i>Pternoscirta caliginosa</i>	CTTTCAATTTGTATATAAAAATA	TAATATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Sphingonotus menglaensis</i>	CTTTCAATTTATATATAAAAATA	TAATATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAACATAAGTAGCTACAAT
<i>Sphingonotus ningsianus</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAATATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAACATAAGTAGCTATAAT
<i>Sphingonotus yenchihensis</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAATATATTAATAAAATAAATTTATAT	AAAAACATAAGTAGCTAAAAT
<i>Sphingonotus mongolicus</i>	TTTTTATTTTATATATAAAAATA	TAATATATTATAAATAAATAAATTTATAT	AAAAC-ATAAGTAGATATAAT
<i>Trilophidia annulata</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAATGTATAAAAATAAAATTTATATAT	AAAAATATAAGGTAGCTACAAT
<i>Uvaroviola multispinosa</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAATATATAAAATATAAATCATTATAT	AAAAATATAAGGTAGCTATAAT
<i>Ceracris fasciata fasciata</i>	CTTTAAATTTATACATTAATA	-TATATATATATATAAAAACATTATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAT
<i>Ceracris fasciata fasciata</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TAATATATAAATATAAATCATTATAT	AAAAATATAAGGTAGCTACAAC
<i>Ceracris kiangsu</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TTATATATATCAATAAATCATTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAC
<i>Ceracris nigricornis nigricornis</i>	CTTTAAATTTATATATAAAAATA	TTATATATATCAATAAATCATTATATAT	AAAAA-ATAGGTAGCTACAAT
<i>Ceracris versicolor</i>	CTTTAAATTTATAGATAAAAATA	TAATATATTATAAATAAATCATTATAT	AAAAAAATAGGTAGCTCCAAT

Block D

Acrotylus insubricus TATTAATTATATCATATAATAATAATGAAAAATTTTATTAC--ATTAC-TTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Aiolopus simulatrix TATTAATTATATCATATATAAATAATGAAAAATTTTAATTACATATCA---TAAATATTTTATTATATAATAA-TTTCCTCT
Hilethera aeolopoides TATTAATTATATCATATATTAATAATGAAAAATTTTATATACATATCA---TAAATATTTTATTATATAAACCCTTCTCTA
Leptopternis rothschildi TATTTATTATATCCTATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTACATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Scintharista notabilis TATTTATTATATCCTATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTACATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Sphingonotus savignyi TATTTGTTATATCATATTATAAATAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATAATATATATTTTATTATACAATCA-TTTCCTTT
Sphingonotus octofasciatus TATTTGTTATATACATTATAAATGATGAAAAATTTTAATTAC--ATTACAATATATATTTTATTATACAATCA-TTTCCTTT
Sphingonotus finotianus TATTTATTATATCATATTATAAATAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATAATATATATTTTATTATACAATCA-TTTCCTTT
Thalpomena coerulescens TATTTATTATATACTATTATAAATAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATAATATATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Aiolopus thalassinus tamulus TATTAATTATATTATATTTAAATAATGAAAAATTTTAATTACATATCA---TAAATATTTTATTATATAATAA-TTTCCTCT
Angaracris barabensis TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ACTATTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Angaracris barabensis TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ATTAGTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Angaracris rhodopa TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ATTAGTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Bryodema qilianshanense TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ACTACTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Bryodema kozlovi TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ACTATTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Bryodema dolichoptera TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ATTAGTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Bryodema nigroptera TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ACTACTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Bryodema miramae miramae TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ATTAGTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Bryodema luctuosum luctuosum TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ATTAGTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Bryodemella holdereri holdereri TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ATTAGTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Bryodemella tuberculata diluta TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ACTATTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Bryodemacris uvarovi TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ACTACTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Compsorhipis davidiana TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ACTACTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Epacromius coerulipes TATTAATTATATACTATATTTATAAATGTAATATATTTATCTATATATCA---TAAATATTTTATTATATAATAA-TTTCCTCT
Gastrimargus marmoratus TATTGATTATATCATATATTAATAATGAAAAATTTTAATTAC--ACTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Gastrimargus marmoratus TATTGATTATATCATATATTAATAATGAAAAATTTTAATTAC--ACTACATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Heteropternis respondens TATTGATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Leptopternis gracilis TATTTGTTATATCTAATAATAAATGAAAAATTTTGATTAC--ATTATAATATATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria manilensis TATTGATTATATCATATAATTATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria manilensis TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria migratoria TATTGATTATATCATATATTTATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria tibetensis AATTGATTATAACATATATTAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTGATTAAAAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria France TATTGATTATATCATATATTTATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Japan TATTGATTATATCATATATTTATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Uzbekistan TATTGATTATATCATATATTTATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Madagas TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Naid_Tib_China TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Turkey TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Niger TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Egypt TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Spain TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Algeria TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Mediter TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Philippine TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Mauritania TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Saudi_Arabia TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Locusta migratoria Indonesia TATTAATTATATCATATAAATAAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Oedaleus abruptus TATTTGTTATATCATATATTAATAATATAATATAATTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Oedaleus abruptus TATTTGTTATATCATATATTAATAATATAATATAATTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Oedaleus decorus asiaticus CATTATTATATTATATATTAATAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATCTTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Oedaleus manjius TATTTATTATATCATATATTAATAATG-AAAATATTTAATTAC--ATTACATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Oedaleus infernalis TATTTATTATATCATATATTAATAATG-AAAATATTTAATTAC--ATTATGTTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Oedaleus decorus decorus CATTATTATATCATATATTAATAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Pternoscirta caliginosa TTTTATTATATCTTACTATAAATAAATAAATAATTTAATTGC--ACTTAATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Sphingonotus menglaensis TATTTATTATATCAAATTATAAATAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTACAATATATATTTTATTATACAATCA-TTTCCTTT
Sphingonotus ningsianus TATTGATTATATCTAATTATAAATAATGAAAAATTTTAATTAC--ATTATAATAGATATTTTATTATAAAATCA-TTTCCTTT
Sphingonotus yenchihensis TATTTGTTGATACTATTATAAATAATGAAAAATTTTGATTAC--ATTATGTTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Sphingonotus mongolicus TATTTGTTATATTTTATTATAAATAATGAAAAATTTTGATTAC--ATTACATTAATAATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Trilophidia annulata CATTGTTATATCCTATAAATAAATAAATAAATAATTTAATTACATATCA---TAAATATTTTATTATATAATAA-TTTCCTTT
Uvaroviola multispinosa TATTGATTATATCTAATAATCTTAATGTAATATATTTAATTAC--ACTACTCTAAATATTTTATTATATAATCA-TTTCCTTT
Ceracris fasciata fasciata TATTAATTATATCATATATATAAATGAAAAATTTTATTCATATATTAACATAAATAATTTTAAATATCTAATAA-TTTCCTTT
Ceracris fasciata fasciata TATTTATTATATACTATATATAAATGTAATATATTTATCTATATATCAACATAAATAATTTTATTATATAATAA-TTTCCTTT
Ceracris kiangsu TATTAATTATATCATATATATAAATGAAAAATTTTATTCATATATTAACATAAATAATTTTAAATATCTAATAA-TTTCCTTT
Ceracris nigricornis nigricornis TATTTATTATATCATATTTATATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAA-TTTCCTTT
Ceracris versicolor TATTTGTTATATCATATTTATATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAAATAA-TTTCCTCT

Block E1

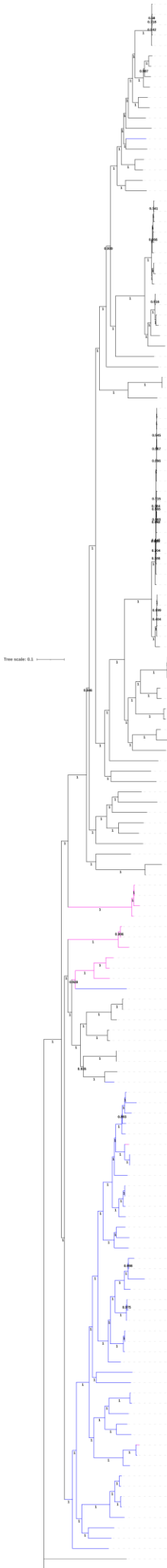
Acrotylus insubricus	TACAAAGAAAGATTAATAATATAA
Aiolopus simulatrix	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Hilethera aeolopoides	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Leptopternis rothschildi	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Scintharista notabilis	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Sphingonotus savignyi	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Sphingonotus octofasciatus	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Sphingonotus finotianus	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Thalpomena coerulescens	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Aiolopus thalassinus tamulus	ACTAAAGAAAGATTAATAATATAA
Angaracris barabensis	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Angaracris barabensis	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Angaracris rhodopa	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Bryodema qilianshanense	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Bryodema kozlovi	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Bryodema dolichoptera	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Bryodema nigroptera	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Bryodema miramae	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Bryodema luctuosum luctuosum	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Bryodemella holdereri holdereri	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Bryodemella tuberculata diluta	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Bryodemacris uvarovi	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Compsorhipis davidiana	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Epacromius coerulipes	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Gastrimargus marmoratus	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Gastrimargus marmoratus	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Heteropternis respondens	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Leptopternis gracilis	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria manilensis	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria manilensis	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria migratoria	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria tibetensis	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria France	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Japan	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Uzbekistan	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Madagas	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Naid_Tib_China	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Turkey	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Niger	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Egypt	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Spain	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Algeria	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Mediter	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Philippine	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Mauritania	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Saudi_Arabia	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Locusta migratoria Indonesia	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Oedaleus abruptus	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Oedaleus abruptus	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Oedaleus decorus asiaticus	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Oedaleus manjius	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Oedaleus infernalis	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Oedaleus decorus decorus	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Pternoscirta caliginosa	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Sphingonotus menglaensis	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Sphingonotus ningsianus	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Sphingonotus yenchihensis	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Sphingonotus mongolicus	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Trilophidia annulata	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Uvaroviola multispinosa	AATAAAGGAAGATTAATAATATAA
Ceracris fasciata fasciata	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Ceracris fasciata fasciata	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Ceracris kiangsu	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Ceracris nigricornis nigricornis	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA
Ceracris versicolor	AATAAAGAAAGATTAATAATATAA

Block E2

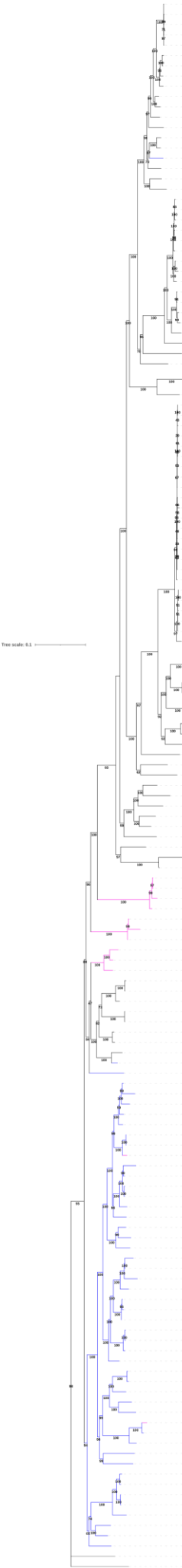
	*	* * * * *	*	* * * *	* * * *	* * *	*
<i>Acrotylus insubricus</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Aiolopus simulatrix</i>	T A T - - T A T	- C T T T C T - - - - -	A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Hilethera aeolopoides</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A T T		
<i>Leptopternis rothschildi</i>	T A T G T T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Scintharista notabilis</i>	T A T G T T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Sphingonotus savignyi</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Sphingonotus octofasciatus</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Sphingonotus finotianus</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Thalpomena coeruleascens</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Aiolopus thalassinus tamulus</i>	T A T - - T A T	- C T T T C T - - - - -	A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Angaracris barabensis</i>	T T T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Angaracris barabensis</i>	T T T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Angaracris rhodopa</i>	T T T A T T A	T - C T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Bryodema qilianshanense</i>	T T T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Bryodema kozlovi</i>	T T T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Bryodema dolichoptera</i>	T T T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Bryodema nigroptera</i>	T T T A T T A	T - C T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Bryodema miramae miramae</i>	T T T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Bryodema luctuosum luctuosum</i>	T T T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Bryodemella holdereri holdereri</i>	T T T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Bryodemella tuberculata diluta</i>	T T T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Bryodemacris uvarovi</i>	T T T A T T A	T - C T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Compsorhipis davidiana</i>	T T T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Epacromius coeruleipes</i>	T A T - - T A T	- C T T T C T - - - - -	A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Gastrimargus marmoratus</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Gastrimargus marmoratus</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Heteropternis respondens</i>	- - T A T T A T	- C T T T C T T T T T T T	A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Leptopternis gracilis</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria manilensis</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria manilensis</i>	T A T A G G A T	C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria migratoria</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria tibetensis</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	A T T T A T T T	A T T T A C A C T		
<i>Locusta migratoria France</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Japan</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Uzbekistan</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Madagas</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Naid_Tib_China</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Turkey</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Niger</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Egypt</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Spain</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Algeria</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Mediter</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Philippine</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Mauritania</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Saudi_Arabia</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Locusta migratoria Indonesia</i>	T A T A G T A T	- C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Oedaleus abruptus</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Oedaleus abruptus</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Oedaleus decorus asiaticus</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Oedaleus manjius</i>	T A T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Oedaleus infernalis</i>	T A T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Oedaleus decorus decorus</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Pternoscirta caliginosa</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A T T		
<i>Sphingonotus menglaensis</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Sphingonotus ningsianus</i>	T A T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Sphingonotus yenchihensis</i>	T T T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Sphingonotus mongolicus</i>	T T T A T T A	T - C T T T T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Trilophidia annulata</i>	T T T A T T A	T - C T T T C T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Uvaroviola multispinosa</i>	T T T A T T A	T - C T T C - T T T A T T	- - A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Ceracris fasciata fasciata</i>	T A T C T G - - -	C T T T C T T T C T T T	G A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Ceracris fasciata fasciata</i>	T G T T T - - -	C T T T C T T T C T T T	G A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Ceracris kiangsu</i>	T A T C T G - - -	C T T T C T T T C T T T	G A T T T A A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Ceracris nigricornis nigricornis</i>	T A T T C T - - -	C T T T C T T T T C T -	- A T T T A T	C T T T C T T T	T C A C T		
<i>Ceracris versicolor</i>	T A T T C T - - -	C T T T C T T T T C T -	- A T T T A T	C T T T C T T T	T C A C T		

	Block F
<i>Acrotylus insubricus</i>	ACAACAAAACTTCT-TATTATATAT-AATAAATATAAATATGGTACTTTTAT
<i>Aiolopus simulatrix</i>	ACAACAAAACTTCTATATTATATAT-TATACATATAAGTATGGTACTTGTGT
<i>Hilethera aeolopoides</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-TACAAAGATAAATATGGTACTTTTAT
<i>Leptopternis rothschildi</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTGTAT
<i>Locusta migratoria</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Scintharista notabilis</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTGTAT
<i>Sphingonotus savignyi</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGTACTTGTAT
<i>Sphingonotus octofasciatus</i>	ACAACAAAACTTCTCTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGTACTTGTAT
<i>Sphingonotus finotianus</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGTACTTTTAT
<i>Thalpomena coerulea</i>	ACAACAACAACCTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGTACTTGTAT
<i>Aiolopus thalassinus tamulus</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATACATATAAGGATGGTACTATTGT
<i>Angaracris barabensis</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-TACAAAGATAAGCATGGTACTTGTAT
<i>Angaracris barabensis</i>	ACAACAAAACTTCTATATTATATAT-TATAAAGATAAGCATGGTATCTGTAT
<i>Angaracris rhodopa</i>	ACAACAAAACTTCTATATTATATAT-TATAAAGATAAGCATGGTATCTGTAT
<i>Bryodema qilianshanense</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-TACAAAGATAAGCATGGTACTTGTAT
<i>Bryodema kozlovi</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAC-TACAAAGATAAGCATGGTACTTGTAT
<i>Bryodema dolichoptera</i>	ACAACAAAACTTCTATTATATAT-TATAAAGATAAGCATGGTATCTGTAT
<i>Bryodema nigroptera</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAC-TACAAAGATAAGCATGGTACTTGTAT
<i>Bryodema miramae miramae</i>	ACAACAAAACTTCTATTATATAT-TATAAAGATAAGCATGGTATCTGTAT
<i>Bryodema luctuosum luctuosum</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGTATCTGTAT
<i>Bryodemella holdereri holdereri</i>	ACAACAAAACTTCTATATTATATAT-TATAAAGATAAGCATGGTATCTGTAT
<i>Bryodemella tuberculata diluta</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-TACAAAGATAAGCATGGTACTTGTAT
<i>Bryodemacris uvarovi</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAC-TACAAAGATAAGCATGGTACTTGTAT
<i>Compsorhipis davidiana</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAC-TACAAAGATAAGCATGGTACTTGTAT
<i>Epacromius coeruleipes</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATACTTATACATATAAGGATGGTACTTGTGT
<i>Gastrimargus marmoratus</i>	ACAACAAAACTTCTCTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGAACCTTGTAT
<i>Gastrimargus marmoratus</i>	ACAACAAAACTTCTCTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGAACCTTGTAT
<i>Heteropternis respondens</i>	ACAACAAAACTTCTC--TTATATAT-AATAAATATAAATATGGTATCTGTAT
<i>Leptopternis gracilis</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGTACTTGTAT
<i>Locusta migratoria manilensis</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGAACCTTAT
<i>Locusta migratoria manilensis</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Locusta migratoria migratoria</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGAACCTTAT
<i>Locusta migratoria tibetensis</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATTTAT-TATAAAGATAAGTATGGTACTTTTAT
<i>Locusta migratoria France</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGAACCTTAT
<i>Locusta migratoria Japan</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGAACCTTAT
<i>Locusta migratoria Uzbekistan</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGAACCTTAT
<i>Locusta migratoria Madagas</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Locusta migratoria Naid_Tib_China</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Locusta migratoria Turkey</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Locusta migratoria Niger</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Locusta migratoria Egypt</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Locusta migratoria Spain</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Locusta migratoria Algeria</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Locusta migratoria Mediter</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Locusta migratoria Philippine</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Locusta migratoria Mauritania</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Locusta migratoria Saudi_Arabia</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Locusta migratoria Indonesia</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGAACCTTTTAT
<i>Oedaleus abruptus</i>	ACAACAAAACTTCTATATTATATAT-AATAAAGATAGATATGGTCTTATAT
<i>Oedaleus abruptus</i>	ACAACAAAACTTCTATATTATATAT-AATAAAGATAGATATGGTCTTATAT
<i>Oedaleus decorus asiaticus</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-AATAAAGATAAGTATGGTCTTACAT
<i>Oedaleus manjius</i>	ACAACAATAACTTCTTTATTATATAC-TATAAAGATAAGTATGGAGCTTACAT
<i>Oedaleus infernalis</i>	ACAACAATAACTTCTTTATTATATAC-TATAAAGATAAGTATGGAGCTTACAT
<i>Oedaleus decorus decorus</i>	ACAACAAAACTTCTTTATTATATAT-TATAAAGATAAGTATGGTCTTATAT
<i>Pternoscirta caliginosa</i>	ACAACAAAACTTCTATATTATATAT-AATGGATATAAATATGGATCATATAT
<i>Sphingonotus menglaensis</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGTACTTGTAT
<i>Sphingonotus ningsianus</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-TATAAAGATAAATATGGTACTTGTAT
<i>Sphingonotus yenchihensis</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-TACAAAGATAAATATGGTACTTGTAC
<i>Sphingonotus mongolicus</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-TACAAAGATAAATATGGTACTTGTGC
<i>Trilophidia annulata</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAT-AATAGATATAAATATGGAACATGTAT
<i>Uvaroviola multispinosa</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATAC-TACAAAGATAAGCATGGTACTTGTAT
<i>Ceracris fasciata fasciata</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATATAAATAAAGATAGATATGGAACGTTTAT
<i>Ceracris fasciata fasciata</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATATAAATAAAGATAGATATGGAACGTTTAT
<i>Ceracris kiangsu</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATATAAATAAAGATAGATATGGAACGTTTAT
<i>Ceracris nigricornis nigricornis</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATATAAATAAAGATAGATATGGAACGTTTAT
<i>Ceracris versicolor</i>	ACAACAACAACCTTCTATTATATATAAATAAAGATAGATATGGAACGTTTAT

Figure 2. Blocs de séquences conservés dans les régions riches en A+T de toutes les séquences d'Oedipodinea utilisées dans cette étude. T-stretch est coloré et la boîte TATA est représentée en jaune.

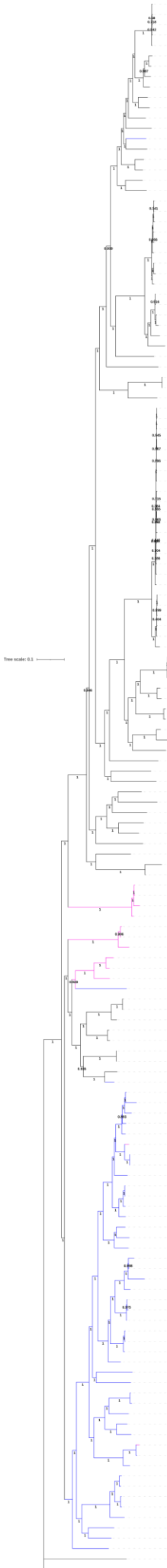


Sinophlaeoba bannensis MK903584.1
Sphingonotus coarctatus PP669997.1
Sphingonotus nigripalpus MN083207.1
Sphingonotus kurzmanni PP588451.1
Sphingonotus maculatus PP669998.1
***Sphingonotus finotianus* OQ916352.1**
Sphingonotus savignyi OQ916353.1
Leptopteris rothschildi OQ916349.1
Leptopteris gracilis CP173196.1
Helioscutus moseri PP669994.1
Sphingonotus obscuratus latusimus PP669996.1
Sphingonotus mengliensis MN083190.1
***Thalpomema coerulecesens* OQ916347.1**
Chorithippus ibetanus KF857227.1
***Sphingonotus octofasciatus* OQ916352.1**
Sphingonotus mongolicus OP373198.1
Sphingonotus yenchihensis MN083208.1
Sphingonotus nebulosus nebulosus PP669990.1
Sphingonotus salinus PP503007.1
Bryodemis nigripetra MN083167.1
Bryodemis uvarovi MN083195.1
Compositipis davidiana KT157830.1
Bryodemis kozlovi MT499330.1
Uvarovidia multipinosa MK829651.1
Bryodemis qilianshanense OP373194.1
Angaracris barabensis MN083193.1
Bryodemella tuberculata ibeta MN083196.1
Bryodemis pedell OQ470637.1
Bryodemis dolichoptera MN083182.1
Bryodemella holderi holderi MN083168.1
Angaracris barabensis KMS21245.1
Angaracris rhodapa KM70021.1
Bryodemis minamian minamian KP889242.1
Bryodemis luctuosum luctuosum HQ833839.1
Hilethera xinjiangensis OQ270628.1
Pyrgopoda armata PP669992.1
Oedipoda caerulecesens OQ282994.1
Oedipoda minima OQ515979.1
Oedipoda minima OQ515979.1
Locusta migratoria JN858189.1
Locusta migratoria JN858182.1
Locusta migratoria JN858180.1
Locusta migratoria JN858183.1
Locusta migratoria JN858179.1
Locusta migratoria JN858181.1
Locusta migratoria JN858185.1
Locusta migratoria JN858186.1
Locusta migratoria JN858212.1
Locusta migratoria JN858211.1
Locusta migratoria maniliensis GU344101.1
Locusta migratoria JN858181.1
Locusta migratoria JN858181.1
***Locusta migratoria* OQ916350.1**
Locusta migratoria JN858201.1
Locusta migratoria JN858192.1
Locusta migratoria JN858190.1
Locusta migratoria JN858148.1
Locusta migratoria maniliensis HQ260647.1
Locusta migratoria ibetensis HM219234.1
Locusta migratoria JN858177.1
Locusta migratoria JN858174.1
Locusta migratoria migratoria EU287446.1
Mecostethus allaceus MN083172.1
Oedaleus abruptus MN083171.1
Oedaleus abruptus MK352098.1
Oedaleus asiaticus EU513374.1
Oedaleus decorus decorus OQ472722.1
Oedaleus infernalis KR604688.1
Oedaleus marginus MT499333.1
Gastromargus marmoratus EU513373.1
Gastromargus marmoratus EU527334.1
***Scintarieta notabilis* OQ916351.1**
Pteroscirta caliginosa KX170937.1
***Acrotylus insubricus* OQ830999.1**
Heterostethus respondens MN083170.1
***Aiolopus simulatrix* OQ831000.1**
Aiolopus thalassius KY236114.1
Aiolopus thalassius banuaku MK903555.1
Epacromis coarctatus NC 052792.1
Epacromis tergestinus OQ82996.1
Mecostethus sp. OQ282995.1
***Hilethera aeolopoides* OQ916348.1**
Tiliphidia annulata KP238033.1
Acrida ovirostrata PP588449.1
Acrida chinensis KX673195.1
Acrida wilsoni EU938372.1
Acrida chinensis GU344100.1
Phlaeoba angustidorsis MV904498.1
Phlaeoba angustidorsis PP588450.1
Phlaeoba albomembris K1518042.1
Phlaeoba albomembris EU370425.1
Phlaeoba infumata KU866166.1
Phlaeoba tenebrosa F937392.1
Gonista bicolor KR347439.1
Ceracris nigricornis nigricornis MF997464.1
Ceracris nigricornis nigricornis MK903582.1
Ceracris versicolor KJ188251.1
Ceracris hainanensis KY100077.1
Ceracris hoffmanni KY130417.1
Ceracris fasciata fasciata MK903585.1
Ceracris hians GU270284.1
Ceracris fasciata fasciata KP872953.1
Chorthippus fallax MK903582.1
Gomphocerippus rufus MK903592.1
Gomphocerippus liceni GQ188302.1
Gomphocerippus sibiricus JX122541.1
Chorthippus maritimus huabeiensis MK903587.2
Gomphocerippus sibiricus ibetanus HM131804.1
Psuedoscymnilla xingjiangensis KU522102.1
Chorthippus albionemus OP373195.1
Chorthippus ginsburgiensis OQ196104.1
Chorthippus nemus MK903589.1
Chorthippus albionemus OQ274913.1
Chorthippus dubius OP474146.1
Chorthippus aethalius MK903586.1
Chorthippus sp. AHW101 MW119398.1
Chorthippus nemus MK903592.1
Acrotylites zozomemarginis ORO61135.1
Euchorthippus fusigeniculatus HMF83852.1
Dasythippus papingensis ORO66428.1
Notostaurus albicornis albicornis MK903583.2
Omocestus viridulus MN083203.1
Diophranta yunnanensis KY174750.1
Omocestus haemorrhoidalis MK903570.1
Mymecoleptus papialis ORO66427.1
Mymecoleptus sp. YH 2020 MK903595.1
Arcyptera meridionalis MF997490.1
Chorthippus parallelus erythropus MT166300.1
Chorthippus parallelus parallelus MT166290.1
Chorthippus fallax MK693137.1
Eclippophis carinata MN083347.1
Pacris xiangensis NC 023919.1
Mongolotettix anomopterus MK903594.1
Mongolotettix japonicus MK903599.1
Eulysipha leucomembris MN083200.1
Leucocnemis brevipennis MK903592.2
Leucocnemis sp. RANGENSIS MK903596.2
***Psuedoscymnilla brevipennisoides* MH484004.1**
Euchorthippus unicolor MK113716.1
Euchorthippus cheu OQ274914.1
Arcyptera fusca fusca MH401367.1
Arcyptera meridionalis MCS83886.1
Arcyptera meridionalis MN083204.1
Arcyptera conana GU524311.1
Dicodactylus kraussi kraussi OQ470638.1
Dicodactylus tartarus OQ470639.1
Randallia tarcomana OQ516978.1
Tisira magellanica NC 020773.1
Omocestus vires NC 020778.1

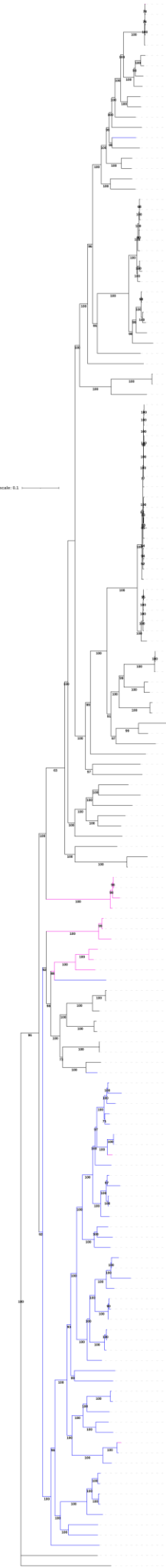


Sinophlaeoba bannensis MK903584.1
Sphingonotus coarctatus PP669997.1
Sphingonotus nigripalpus MN083207.1
Sphingonotus kurzmanni PP588451.1
Sphingonotus maculatus PP669998.1
***Sphingonotus finotianus* OQ916352.1**
Sphingonotus savignyi OQ916353.1
Leptopteris rothschildi OQ916349.1
Leptopteris gracilis CP173196.1
Helioscutus moseri PP669994.1
Sphingonotus obscuratus latusimus PP669996.1
Sphingonotus mengliensis MN083190.1
***Thalpomema coerulecesens* OQ916347.1**
Sphingonotus mongolicus OP373198.1
Sphingonotus yenchihensis MN083208.1
Chorithippus ibetanus KF857227.1
***Sphingonotus octofasciatus* OQ916352.1**
Sphingonotus nebulosus nebulosus PP669990.1
Sphingonotus salinus PP503007.1
Bryodemis nigripetra MN083167.1
Bryodemis uvarovi MN083195.1
Compositipis davidiana KT157830.1
Bryodemis kozlovi MT499330.1
Uvarovidia multipinosa MK829651.1
Bryodemis qilianshanense OP373194.1
Angaracris barabensis MN083193.1
Bryodemella tuberculata ibeta MN083196.1
Bryodemis pedell OQ470637.1
Bryodemis dolichoptera MN083182.1
Bryodemella holderi holderi MN083168.1
Angaracris barabensis KMS21245.1
Angaracris rhodapa KM70021.1
Bryodemis minamian minamian KP889242.1
Bryodemis luctuosum luctuosum HQ833839.1
Hilethera xinjiangensis OQ270628.1
Pyrgopoda armata PP669992.1
Oedipoda caerulecesens OQ282994.1
Oedipoda minima OQ515979.1
Oedipoda minima OQ515979.1
Locusta migratoria JN858189.1
Locusta migratoria JN858182.1
Locusta migratoria JN858180.1
Locusta migratoria JN858183.1
Locusta migratoria JN858179.1
Locusta migratoria JN858181.1
Locusta migratoria JN858185.1
Locusta migratoria JN858186.1
Locusta migratoria JN858212.1
Locusta migratoria JN858211.1
Locusta migratoria maniliensis GU344101.1
Locusta migratoria JN858211.1
Locusta migratoria JN858211.1
Locusta migratoria JN858184.1
Locusta migratoria JN858181.1
***Locusta migratoria* OQ916350.1**
Locusta migratoria JN858201.1
Locusta migratoria JN858190.1
Locusta migratoria JN858148.1
Locusta migratoria maniliensis HQ260647.1
Locusta migratoria ibetensis HM219234.1
Locusta migratoria JN858177.1
Locusta migratoria JN858174.1
Locusta migratoria migratoria EU287446.1
Mecostethus allaceus MN083172.1
Oedaleus abruptus MN083171.1
Oedaleus abruptus MK352098.1
Oedaleus asiaticus EU513374.1
Oedaleus decorus decorus OQ472722.1
Oedaleus infernalis KR604688.1
Oedaleus marginus MT499333.1
Gastromargus marmoratus EU513373.1
Gastromargus marmoratus EU527334.1
***Scintarieta notabilis* OQ916351.1**
Pteroscirta caliginosa KX170937.1
***Acrotylus insubricus* OQ830999.1**
Heterostethus respondens MN083170.1
***Aiolopus simulatrix* OQ831000.1**
Aiolopus thalassius KY236114.1
Aiolopus thalassius banuaku MK903555.1
Epacromis coarctatus NC 052792.1
Epacromis tergestinus OQ82996.1
Mecostethus sp. OQ282995.1
***Hilethera aeolopoides* OQ916348.1**
Tiliphidia annulata KP238033.1
Acrida ovirostrata PP588449.1
Acrida chinensis KX673195.1
Acrida wilsoni EU938372.1
Acrida chinensis GU344100.1
Phlaeoba angustidorsis MV904498.1
Phlaeoba angustidorsis PP588450.1
Phlaeoba albomembris E5270925.1
Phlaeoba infumata KU866166.1
Phlaeoba tenebrosa F937392.1
Ceracris nigricornis nigricornis MF997464.1
Ceracris nigricornis nigricornis MK903582.1
Ceracris versicolor KJ188251.1
Ceracris fasciata fasciata MK903585.1
Ceracris hians GU270284.1
Ceracris fasciata fasciata KP872953.1
Chorthippus fallax MK903582.2
Gomphocerippus rufus MK903592.2
Gomphocerippus liceni GQ188302.1
Gomphocerippus sibiricus JX122541.1
Chorthippus maritimus huabeiensis MK903587.2
Gomphocerippus sibiricus ibetanus HM131804.1
Psuedoscymnilla xingjiangensis KU522102.1
Chorthippus albionemus OP373195.1
Chorthippus ginsburgiensis OQ196104.1
Chorthippus nemus MK903589.1
Chorthippus albionemus OQ274913.1
Chorthippus dubius OP474146.1
Chorthippus aethalius MK903586.1
Chorthippus sp. AHW101 MW119398.1
Chorthippus nemus MK903592.2
Acrotylites zozomemarginis ORO61135.1
Euchorthippus fusigeniculatus HMF83852.1
Dasythippus papingensis ORO66428.1
Notostaurus albicornis albicornis MK903583.2
Omocestus viridulus MN083203.1
Diophranta yunnanensis KY174750.1
Omocestus haemorrhoidalis MK903570.1
Mymecoleptus papialis ORO66427.1
Mymecoleptus sp. YH 2020 MK903595.1
Arcyptera meridionalis MF997490.1
Chorthippus parallelus erythropus MT166300.1
Chorthippus parallelus parallelus MT166290.1
Chorthippus fallax MK693137.1
Eclippophis carinata MN083347.1
Pacris xiangensis NC 023919.1
Mongolotettix anomopterus MK903594.1
Mongolotettix japonicus MK903599.1
Eulysipha leucomembris MN083200.1
Leucocnemis brevipennis MK903592.2
***Psuedoscymnilla brevipennisoides* MH484004.1**
Euchorthippus unicolor MK113716.1
Euchorthippus cheu OQ274914.1
Arcyptera fusca fusca MH401367.1
Arcyptera meridionalis MCS83886.1
Arcyptera meridionalis MN083204.1
Arcyptera conana GU524311.1
Dicodactylus kraussi kraussi OQ470638.1
Dicodactylus tartarus OQ470639.1
Randallia tarcomana OQ516978.1
Tisira magellanica NC 020773.1
Omocestus vires NC 020778.1

Figure 3. Arbre phylogénétique reconstruit par inférence bayésienne (BI) (à gauche) et par la méthode du maximum de vraisemblance (ML) (à droite), à partir de l'ensemble de données **PCG12**. Le support bootstrap (ML) et les probabilités postérieures (BI) sont indiqués aux nœuds. Le numéro d'accession de chaque espèce enregistrée dans GenBank est indiqué. Les espèces séquencées dans cette étude sont écrites en gras. Le bleu représente les Gomphocerinae, le rose représente les Acridinae, le noir représente les Oedipodinae et le gris représente les espèces du groupe externe.



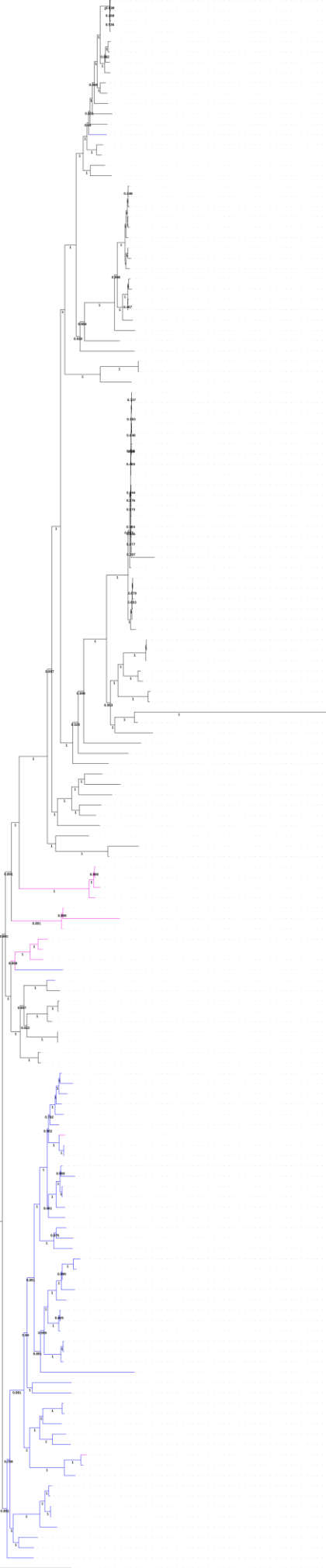
Symphleobla bartramia MK903584.1
Sphingonotus coenilepis PP669997.1
Sphingonotus nigripilus MN083207.1
Sphingonotus surcunus PP588451.1
Sphingonotus maculatus petraeus PP669998.1
***Sphingonotus finotianus* OQ916352.1**
Sphingonotus savignyi OQ918633.1
Leptopteris rothschildi OQ915489.1
Leptopteris gracilis OP373196.1
Helioscutus moseri moseri PP669994.1
Sphingonotus obscuratus latissimus PP669996.1
Sphingonotus mengliensis MN083190.1
***Thalponema coeruleum* OQ916347.1**
Chorthippus fibranus KF857227.1
***Sphingonotus octofasciatus* OQ918632.1**
Sphingonotus mongolicus OP373198.1
Sphingonotus yenchihensis MN083208.1
Sphingonotus nebulosus nebulosus PP669990.1
Sphingonotus salinus PP503007.1
Bryodemis nigripetra MN083187.1
Bryodemis ussuri MN083195.1
Comptosiphis davidiana KT157830.1
Bryodemis kozlovi MT499330.1
Uvarovella multipinosa MK829651.1
Angaracris barabensis MN083193.1
Bryodemella tuberculata ibana MN083196.1
Bryodemis pedell OQ470637.1
Bryodemis ibatohoptera MN083182.1
Bryodemella holdereri holdereri MN083168.1
Angaracris barabensis KMS21245.1
Angaracris rhodopa KM70012.1
Bryodemis minamian minamian KP889242.1
Bryodemis lactuosum lactuosum HQ833839.1
Hilethera xingjiangensis OQ270628.1
Pyrgoptera armata PP669992.1
Oedipoda caerulea OQ282994.1
Oedipoda minima OQ515979.1
Locusta migratoria JN858187.1
Locusta migratoria JN858189.1
Locusta migratoria JN858182.1
Locusta migratoria JN858180.1
Locusta migratoria JN858183.1
Locusta migratoria JN858179.1
Locusta migratoria JN858185.1
Locusta migratoria JN858186.1
Locusta migratoria JN858210.1
Locusta migratoria JN858212.1
Locusta migratoria JN858211.1
Locusta migratoria manilensis GU344101.1
Locusta migratoria JN858181.1
Locusta migratoria JN858184.1
***Locusta migratoria* OQ916350.1**
Locusta migratoria JN858203.1
Locusta migratoria JN858192.1
Locusta migratoria JN858190.1
Locusta migratoria JN858148.1
Locusta migratoria manilensis HQ260647.1
Locusta migratoria ibatanensis HQ219234.1
Locusta migratoria JN858177.1
Locusta migratoria JN858174.1
Locusta migratoria migratoria EU287446.1
Mecostethus allaceus MN083172.1
Oedaleus abruptus MN083171.1
Oedaleus abruptus MK352086.1
Oedaleus asiaticus EU151374.1
Oedaleus decorus decorus OQ427272.1
Oedaleus infernalis KR604688.1
Oedaleus marginis MT499233.1
Gastrimargus marmoratus EU151373.1
Gastrimargus marmoratus EU152734.1
***Scintariaria notabilis* OQ918351.1**
Pteroscirta caliginosa KX170937.1
***Acrotylus insubricus* OQ90999.1**
Heterosternus responderis MN083170.1
***Aiolopus simulatrix* OQ831000.1**
Aiolopus thalassius KY236114.1
Aiolopus thalassius tamulus MK903555.1
Epacromis coenilepis NC 052732.1
Epacromis tergestinus OQ928996.1
Mecostethus sp. OQ282995.1
***Hilethera aeolopoides* OQ916348.1**
Tiliphidia annulata KP238803.1
Acrida ovynephala PP588449.1
Acrida cinerea KX672195.1
Acrida willmeri EU938372.1
Acrida cinerea GU344100.1
Phlaeoba angustidorsis MN024498.1
Phlaeoba angustidorsis PP588450.1
Phlaeoba antennata KY183842.1
Phlaeoba albiveneta EU170425.1
Phlaeoba infumata KU866166.1
Phlaeoba tenebrosa KF937392.1
Gonista bicolor KR347439.1
Ceracris nigricornis nigricornis MF997464.1
Ceracris nigricornis nigricornis MK903558.1
Ceracris versicolor KJ288251.1
Ceracris hainanensis KY000077.1
Ceracris hoffmanni KY1230417.1
Ceracris fasciata fasciata MK903585.1
Ceracris kiangsu GU270284.1
Ceracris fasciata fasciata KP872953.1
Chorthippus fallax MK903588.1
Gomphoceris rufus MK903592.1
Gomphoceris liceni GQ188302.1
Gomphoceris sibiricus JX122541.1
Chorthippus maritimus huabeiensis MK903587.1
Gomphoceris sibiricus ibetanus HM131804.1
***Pseudocercyria xingjiangensis* KJ022102.1**
Chorthippus albomembris OP373195.1
Chorthippus ginsburgiensis OQ196104.1
Chorthippus nemus MK903589.1
Chorthippus albomembris OQ274913.1
Chorthippus dubius OP474146.1
Chorthippus aethiops MK903596.1
Chorthippus sp. AH4012 MK912588.1
Ampedellus pronemarginatus OR061139.1
Euchorthippus fusigenuiculatus HMS83852.1
Dasyhippus peipingsensis OR066428.1
Notostaurus albicornis albicornis MK903583.1
Omocestus viridulus MN083203.1
Diploptera yunnanensis KY1767020.1
Omocestus haemorrhoidalis MK903570.1
Mymecolectus papalis OR066427.1
Mymecolectus sp. YH 2020 MK903595.1
Arcyptera meridionalis MF997490.1
Chorthippus parallelus erythropus MT166300.1
Chorthippus parallelus parallelus MT166290.1
Chorthippus fallax MK693137.1
Eclippophyes carinata MN083347.1
Pacris xizangensis NC 023819.1
Mongolotettix anomotus MK903594.1
Mongolotettix japonicus MK903599.1
Eurythra leucomacris MN083200.1
Leucomacris brevipennis MK903592.1
Leucomacris sp. YH 2020 MK903596.1
***Pseudocercyria brevipennisoides* MH484604.1**
Euchorthippus unicolor MK113716.1
Arcyptera fusca MK401367.1
Arcyptera microptera microptera OQ612708.1
Arcyptera meridionalis MK838886.1
Arcyptera meridionalis MN083204.1
Arcyptera coreana GU524311.1
Dicostaurus kraussi kuassi OQ470638.1
Dicostaurus tartarus OQ470639.1
Ramburiella sarumana OQ516978.1
Tetridia magellanica NC 020773.1
Omocestus viens NC 020778.1



Symphleobla bartramia MK903584.1
Sphingonotus coenilepis PP669997.1
Sphingonotus nigripilus MN083207.1
Sphingonotus surcunus PP588451.1
Sphingonotus maculatus petraeus PP669998.1
***Sphingonotus finotianus* OQ916352.1**
Sphingonotus savignyi OQ918633.1
Leptopteris rothschildi OQ915489.1
Leptopteris gracilis OP373196.1
Helioscutus moseri moseri PP669994.1
Sphingonotus obscuratus latissimus PP669996.1
Sphingonotus mengliensis MN083190.1
***Thalponema coeruleum* OQ916347.1**
Chorthippus fibranus KF857227.1
***Sphingonotus octofasciatus* OQ918632.1**
Sphingonotus mongolicus OP373198.1
Sphingonotus yenchihensis MN083208.1
Sphingonotus nebulosus nebulosus PP669990.1
Sphingonotus salinus PP503007.1
Bryodemis nigripetra MN083187.1
Bryodemis ussuri MN083195.1
Comptosiphis davidiana KT157830.1
Bryodemis kozlovi MT499330.1
Uvarovella multipinosa MK829651.1
Angaracris barabensis MN083193.1
Bryodemella tuberculata ibana MN083196.1
Bryodemis pedell OQ470637.1
Bryodemis ibatohoptera MN083182.1
Bryodemella holdereri holdereri MN083168.1
Angaracris barabensis KMS21245.1
Angaracris rhodopa KM70012.1
Bryodemis minamian minamian KP889242.1
Bryodemis lactuosum lactuosum HQ833839.1
Hilethera xingjiangensis OQ270628.1
Pyrgoptera armata PP669992.1
Oedipoda caerulea OQ282994.1
Oedipoda minima OQ515979.1
Locusta migratoria JN858187.1
Locusta migratoria JN858189.1
Locusta migratoria JN858182.1
Locusta migratoria JN858180.1
Locusta migratoria JN858183.1
Locusta migratoria JN858179.1
Locusta migratoria JN858185.1
Locusta migratoria JN858186.1
Locusta migratoria JN858210.1
Locusta migratoria JN858212.1
Locusta migratoria JN858211.1
Locusta migratoria manilensis GU344101.1
Locusta migratoria JN858181.1
Locusta migratoria JN858184.1
***Locusta migratoria* OQ916350.1**
Locusta migratoria JN858203.1
Locusta migratoria JN858192.1
Locusta migratoria JN858190.1
Locusta migratoria JN858148.1
Locusta migratoria manilensis HQ260647.1
Locusta migratoria ibatanensis HQ219234.1
Locusta migratoria JN858177.1
Locusta migratoria JN858174.1
Locusta migratoria migratoria EU287446.1
Mecostethus allaceus MN083172.1
Oedaleus abruptus MN083171.1
Oedaleus abruptus MK352086.1
Oedaleus asiaticus EU151374.1
Oedaleus decorus decorus OQ427272.1
Oedaleus infernalis KR604688.1
Oedaleus marginis MT499233.1
Gastrimargus marmoratus EU151373.1
Gastrimargus marmoratus EU152734.1
***Scintariaria notabilis* OQ918351.1**
Pteroscirta caliginosa KX170937.1
***Acrotylus insubricus* OQ90999.1**
Heterosternus responderis MN083170.1
***Aiolopus simulatrix* OQ831000.1**
Aiolopus thalassius KY236114.1
Aiolopus thalassius tamulus MK903555.1
Epacromis coenilepis NC 052732.1
Epacromis tergestinus OQ928996.1
Mecostethus sp. OQ282995.1
***Hilethera aeolopoides* OQ916348.1**
Tiliphidia annulata KP238803.1
Acrida ovynephala PP588449.1
Acrida cinerea KX672195.1
Acrida willmeri EU938372.1
Acrida cinerea GU344100.1
Phlaeoba angustidorsis MN024498.1
Phlaeoba angustidorsis PP588450.1
Phlaeoba antennata KY183842.1
Phlaeoba albiveneta EU170425.1
Phlaeoba infumata KU866166.1
Phlaeoba tenebrosa KF937392.1
Gonista bicolor KR347439.1
Ceracris nigricornis nigricornis MF997464.1
Ceracris nigricornis nigricornis MK903558.1
Ceracris versicolor KJ288251.1
Ceracris hainanensis KY000077.1
Ceracris hoffmanni KY1230417.1
Ceracris fasciata fasciata MK903585.1
Ceracris kiangsu GU270284.1
Ceracris fasciata fasciata KP872953.1
Chorthippus fallax MK903588.1
Gomphoceris rufus MK903592.1
Gomphoceris liceni GQ188302.1
Gomphoceris sibiricus JX122541.1
Chorthippus maritimus huabeiensis MK903587.1
Gomphoceris sibiricus ibetanus HM131804.1
***Pseudocercyria xingjiangensis* KJ022102.1**
Chorthippus albomembris OP373195.1
Chorthippus ginsburgiensis OQ196104.1
Chorthippus nemus MK903589.1
Chorthippus albomembris OQ274913.1
Chorthippus dubius OP474146.1
Chorthippus aethiops MK903596.1
Chorthippus sp. AH4012 MK912588.1
Ampedellus pronemarginatus OR061139.1
Euchorthippus fusigenuiculatus HMS83852.1
Dasyhippus peipingsensis OR066428.1
Notostaurus albicornis albicornis MK903583.1
Omocestus viridulus MN083203.1
Diploptera yunnanensis KY1767020.1
Omocestus haemorrhoidalis MK903570.1
Mymecolectus papalis OR066427.1
Mymecolectus sp. YH 2020 MK903595.1
Arcyptera meridionalis MF997490.1
Chorthippus parallelus erythropus MT166300.1
Chorthippus parallelus parallelus MT166290.1
Chorthippus fallax MK693137.1
Eclippophyes carinata MN083347.1
Pacris xizangensis NC 023819.1
Mongolotettix anomotus MK903594.1
Mongolotettix japonicus MK903599.1
Eurythra leucomacris MN083200.1
Leucomacris brevipennis MK903592.1
Leucomacris sp. YH 2020 MK903596.1
***Pseudocercyria brevipennisoides* MH484604.1**
Euchorthippus unicolor MK113716.1
Arcyptera fusca MK401367.1
Arcyptera microptera microptera OQ612708.1
Arcyptera meridionalis MK838886.1
Arcyptera meridionalis MN083204.1
Arcyptera coreana GU524311.1
Dicostaurus kraussi kuassi OQ470638.1
Dicostaurus tartarus OQ470639.1
Ramburiella sarumana OQ516978.1
Tetridia magellanica NC 020773.1
Omocestus viens NC 020778.1

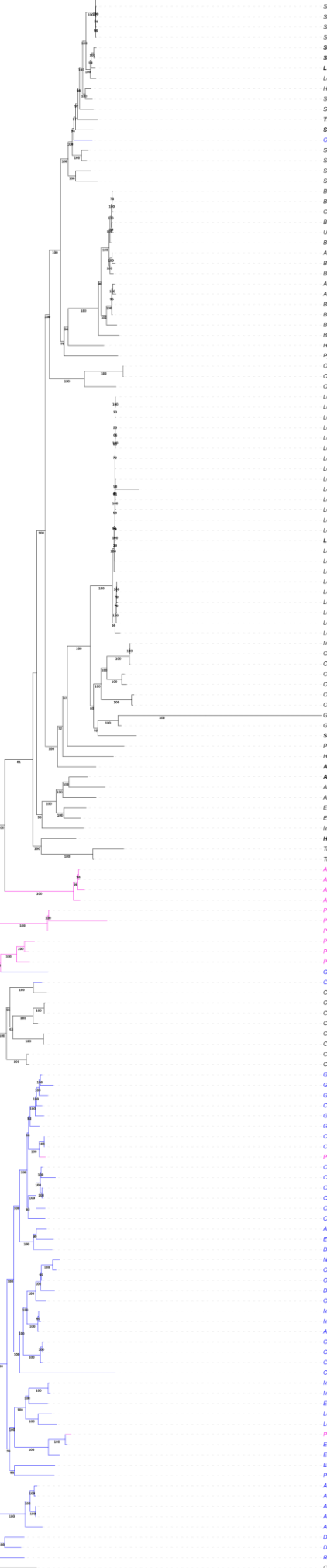
Figure 4. Arbre phylogénétique reconstruit par inférence bayésienne (BI) (à gauche) et par la méthode du maximum de vraisemblance (ML) (à droite), à partir de l'ensemble de données **PCG123**. Le support bootstrap (ML) et les probabilités postérieures (BI) sont indiqués aux nœuds. Le numéro d'accession de chaque espèce enregistrée dans GenBank est indiqué. Les espèces séquencées dans cette étude sont écrites en gras. Le bleu représente les Gomphocerinae, le rose représente les Acridinae, le noir représente les Oedipodinae et le gris représente les espèces du groupe externe.

Tree scale: 0.1



- Sphingonotus bartramensis* MK935258 1
- Sphingonotus coarctatus* PP669997 1
- Sphingonotus nigrigularis* MN083207 1
- Sphingonotus turcomeni* PP588451 1
- Sphingonotus maculatus* petrusus PP669998 1
- Sphingonotus finotianus**
- Sphingonotus savignyi*
- Leptopteris rothschildi**
- Leptopteris gracilis* CP373196 1
- Heloscirtus moseri* moseri PP669994 1
- Sphingonotus obscuratus* latissimus PP669996 1
- Sphingonotus menglaensis* MN083190 1
- Thalpomena coeruleascens**
- Sphingonotus octofasciatus**
- Orinippus tibetanus* KF957227 1
- Sphingonotus mongolicus* CP373198 1
- Sphingonotus yenchihensis* MN083208 1
- Sphingonotus rebullus* rebullus PP669990 1
- Sphingonotus salinus* PP503007 1
- Bryodemella nigroptera* MN083167 1
- Bryodemella uvarovi* MN083195 1
- Compsothrips davidiana* KT157830 1
- Bryodemella kozlovi* NC 052731 1
- Uvarovella multipunctata* MK629651 1
- Bryodemella qilianshansensis* CP373194 1
- Angaracris barabensis* MN083152 1
- Bryodemella tuberculata* dilata MN083196 1
- Bryodemella gebelii* OQ470537 1
- Angaracris barabensis* KMS21245 1
- Angaracris rhodopa* KM670011 1
- Bryodemella dolicheptera* MN083182 1
- Bryodemella holdeneri* holdeneri MN083168 1
- Bryodemella minamensis* KP889342 1
- Bryodemella lactuosum* lactuosum HQ638339 1
- Hilleteria xingjiangensis* OQ270628 1
- Pyrgopoda amata* PP669999 1
- Oedipoda caeruleascens* OQ282994 1
- Oedipoda caeruleascens* OQ615379 1
- Oedipoda minuta* OQ56979 1
- Locusta migratoria* JN858182 1
- Locusta migratoria* JN858187 1
- Locusta migratoria* JN858189 1
- Locusta migratoria* JN858192 1
- Locusta migratoria* JN858183 1
- Locusta migratoria* JN858185 1
- Locusta migratoria* JN858186 1
- Locusta migratoria* JN858188 1
- Locusta migratoria* JN858181 1
- Locusta migratoria* JN858211 1
- Locusta migratoria**
- Locusta migratoria* JN858184 1
- Locusta migratoria* JN858201 1
- Locusta migratoria* JN858210 1
- Locusta migratoria* JN858212 1
- Locusta migratoria* JN858211 1
- Locusta migratoria* manilensis GU344101 1
- Locusta migratoria* JN858190 1
- Locusta migratoria* JN858148 1
- Locusta migratoria* manilensis HQ200547 1
- Locusta migratoria* tibetensis HQ219224 1
- Locusta migratoria* JN858177 1
- Locusta migratoria* JN858174 1
- Locusta migratoria* migratoria EU287446 1
- Mecostethus alliacus* MN083172 1
- Oedellus abruptus* MN083171 1
- Oedellus asiaticus* EU151374 1
- Oedellus discolor* discolor OPR27272 1
- Oedellus infernalis* KR604688 1
- Oedellus marjui* MT499333 1
- Gastromargus marmoratus* EU527334 1
- Gastromargus marmoratus* EU513373 1
- Scinthisarita notabilis**
- Pteroscirtus caliginosus* KX170937 1
- Heteropteris respondens* MN083170 1
- Acrotylus insubricus**
- Aiolopus simulatrix**
- Aiolopus thalassinus* KY286114 1
- Aiolopus thalassinus* tamulus MK930555 1
- Epacromis coarctatus* NC 052732 1
- Epacromis tergestinus* OQ282996 1
- Mecostethus sp* OQ282995 1
- Hilleteria aeolopoides**
- Triphlebia annulata* KF233803 1
- Triphlebia annulata* MK930576 1
- Acria cinerea* KX673195 1
- Acria onychophala* PP588449 1
- Acria willemsei* EU938372 1
- Acria cinerea* GU344101 1
- Phlaeoba angustifrons* PP588450 1
- Phlaeoba antennata* KY619342 1
- Phlaeoba angustifrons* MN950498 1
- Phlaeoba albomera* EU270925 1
- Phlaeoba infumata* KU866186 1
- Phlaeoba infumata* KY973792 1
- Gonista bicolor* KY973792 1
- Chorithippus fallax* MK930588 2
- Ceracris fasciata* fasciata KP872953 1
- Ceracris nigricornis* nigricornis MF997464 1
- Ceracris nigricornis* nigricornis MK930588 2
- Ceracris versicolor* KJ280251 1
- Ceracris fasciata* MK930585 1
- Ceracris kiangsu* GU270284 1
- Ceracris hainanensis* KY000077 1
- Ceracris hoffmanni* KY130417 1
- Gomphocerippus rufus* MK930592 1
- Gomphocerippus rufus* GU294759 1
- Gomphocerippus sibiricus* sibiricus HM131804 1
- Gomphocerippus rufus* GU294759 1
- Psuedoacrostylinella sibirigenis* KJ523220 1
- Chorithippus albomorus* CP373195 1
- Chorithippus gongzhangensis* OQ186104 1
- Chorithippus aethalius* MK930586 1
- Chorithippus chinensis* EU029161 1
- Chorithippus albomorus* OQ274913 1
- Chorithippus dubius* CP474146 1
- Chorithippus sp* AKR4021 1M111358 1
- Chorithippus nemus* MK930589 2
- Aeropedellus pronemarginis* OR061135 1
- Euchorithippus fusigeniculus* H4583652 1
- Dasypippus papiagenis* OR066428 1
- Notostaurus albicornis* albicornis MK930583 2
- Omocestus venosus* MK930596 2
- Omocestus venosus* MN083203 1
- Dropteryx ysamomensis* KY747520 1
- Omocestus haemorrhoidalis* MK930570 1
- Acryptera meridionalis* MF907490 1
- Mymecoleptus palpalis* OR066427 1
- Mymecoleptus sp* YH 2020 MK930595 1
- Acryptera meridionalis* MK930595 1
- Chorithippus parallelus* erythropus MT166300 1
- Chorithippus parallelus* parallelus MT166298 1
- Chorithippus parallelus* parallelus MT166299 1
- Chorithippus fallax* MK930587 1
- Eulophippus carinatus* MK930594 1
- Pacris xiangensis* NC 023912 1
- Mongolobletia anomopterus* MK930584 1
- Euthippus latifemora* MN083200 1
- Leucomenacris brevipennis* MK930593 2
- Leucomenacris longipennis* MK930596 2
- Psuedoacrostylinella brevipennis* MN948004 1
- Euchorithippus unicolor* MK113716 1
- Euchorithippus cheui* OQ274914 1
- Acryptera fusca* fusca MH101367 1
- Acryptera microptera* microptera OQ612708 1
- Acryptera meridionalis* MK930596 2
- Acryptera meridionalis* MN083204 1
- Acryptera conana* GU24311 1
- Docostaurus kraussi* kraussi OQ470638 1
- Docostaurus tartarus* OQ470639 1
- Ramburiella turcomana* OQ516978 1
- Triostia magellanica* NC 020773 1
- Omocestus venosus* NC 020779 1

Tree scale: 0.1



- Sphingonotus bartramensis* MK935258 1
- Sphingonotus coarctatus* PP669997 1
- Sphingonotus nigrigularis* MN083207 1
- Sphingonotus turcomeni* PP588451 1
- Sphingonotus maculatus* petrusus PP669998 1
- Sphingonotus finotianus**
- Sphingonotus savignyi*
- Leptopteris rothschildi**
- Leptopteris gracilis* CP373196 1
- Heloscirtus moseri* moseri PP669994 1
- Sphingonotus obscuratus* latissimus PP669996 1
- Sphingonotus menglaensis* MN083190 1
- Thalpomena coeruleascens**
- Sphingonotus octofasciatus**
- Orinippus tibetanus* KF957227 1
- Sphingonotus mongolicus* CP373198 1
- Sphingonotus yenchihensis* MN083208 1
- Sphingonotus rebullus* rebullus PP669990 1
- Sphingonotus salinus* PP503007 1
- Bryodemella nigroptera* MN083167 1
- Bryodemella uvarovi* MN083195 1
- Compsothrips davidiana* KT157830 1
- Bryodemella kozlovi* NC 052731 1
- Uvarovella multipunctata* MK629651 1
- Bryodemella qilianshansensis* CP373194 1
- Angaracris barabensis* MN083152 1
- Bryodemella tuberculata* dilata MN083196 1
- Bryodemella gebelii* OQ470537 1
- Angaracris barabensis* KMS21245 1
- Angaracris rhodopa* KM670011 1
- Bryodemella dolicheptera* MN083182 1
- Bryodemella holdeneri* holdeneri MN083168 1
- Bryodemella minamensis* KP889342 1
- Bryodemella lactuosum* lactuosum HQ638339 1
- Hilleteria xingjiangensis* OQ270628 1
- Pyrgopoda amata* PP669999 1
- Oedipoda caeruleascens* OQ282994 1
- Oedipoda caeruleascens* OQ615379 1
- Oedipoda minuta* OQ56979 1
- Locusta migratoria* JN858180 1
- Locusta migratoria* JN858183 1
- Locusta migratoria* JN858185 1
- Locusta migratoria* JN858182 1
- Locusta migratoria* JN858189 1
- Locusta migratoria* JN858187 1
- Locusta migratoria* JN858179 1
- Locusta migratoria* JN858186 1
- Locusta migratoria* JN858211 1
- Locusta migratoria* manilensis GU344101 1
- Locusta migratoria* JN858210 1
- Locusta migratoria* JN858212 1
- Locusta migratoria* JN858184 1
- Locusta migratoria* JN858181 1
- Locusta migratoria**
- Locusta migratoria* JN858201 1
- Locusta migratoria* JN858210 1
- Locusta migratoria* JN858212 1
- Locusta migratoria* JN858190 1
- Locusta migratoria* JN858148 1
- Locusta migratoria* manilensis HQ200547 1
- Locusta migratoria* tibetensis HQ219224 1
- Locusta migratoria* JN858177 1
- Locusta migratoria* JN858174 1
- Locusta migratoria* migratoria EU287446 1
- Mecostethus alliacus* MN083172 1
- Oedellus abruptus* MN083171 1
- Oedellus asiaticus* EU151374 1
- Oedellus discolor* discolor OPR27272 1
- Oedellus infernalis* KR604688 1
- Oedellus marjui* MT499333 1
- Gastromargus marmoratus* EU527334 1
- Gastromargus marmoratus* EU513373 1
- Scinthisarita notabilis**
- Pteroscirtus caliginosus* KX170937 1
- Heteropteris respondens* MN083170 1
- Acrotylus insubricus**
- Aiolopus simulatrix**
- Aiolopus thalassinus* KY286114 1
- Aiolopus thalassinus* tamulus MK930555 1
- Epacromis coarctatus* NC 052732 1
- Epacromis tergestinus* OQ282996 1
- Mecostethus sp* OQ282995 1
- Hilleteria aeolopoides**
- Triphlebia annulata* KF233803 1
- Triphlebia annulata* MK930576 1
- Acria cinerea* KX673195 1
- Acria onychophala* PP588449 1
- Acria willemsei* EU938372 1
- Acria cinerea* GU344101 1
- Phlaeoba angustifrons* PP588450 1
- Phlaeoba antennata* KY619342 1
- Phlaeoba angustifrons* MN950498 1
- Phlaeoba albomera* EU270925 1
- Phlaeoba infumata* KU866186 1
- Phlaeoba infumata* KY973792 1
- Gonista bicolor* KY973792 1
- Chorithippus fallax* MK930588 2
- Ceracris fasciata* fasciata KP872953 1
- Ceracris nigricornis* nigricornis MF997464 1
- Ceracris nigricornis* nigricornis MK930588 2
- Ceracris versicolor* KJ280251 1
- Ceracris fasciata* MK930585 1
- Ceracris kiangsu* GU270284 1
- Ceracris hainanensis* KY000077 1
- Ceracris hoffmanni* KY130417 1
- Gomphocerippus rufus* MK930592 1
- Gomphocerippus rufus* GU294759 1
- Gomphocerippus sibiricus* sibiricus HM131804 1
- Gomphocerippus rufus* GU294759 1
- Psuedoacrostylinella sibirigenis* KJ523220 1
- Chorithippus albomorus* CP373195 1
- Chorithippus gongzhangensis* OQ186104 1
- Chorithippus aethalius* MK930586 1
- Chorithippus chinensis* EU029161 1
- Chorithippus albomorus* OQ274913 1
- Chorithippus dubius* CP474146 1
- Chorithippus sp* AKR4021 1M111358 1
- Chorithippus nemus* MK930589 2
- Aeropedellus pronemarginis* OR061135 1
- Euchorithippus fusigeniculus* H4583652 1
- Dasypippus papiagenis* OR066428 1
- Notostaurus albicornis* albicornis MK930583 2
- Omocestus venosus* MK930596 2
- Omocestus venosus* MN083203 1
- Dropteryx ysamomensis* KY747520 1
- Omocestus haemorrhoidalis* MK930570 1
- Acryptera meridionalis* MF907490 1
- Mymecoleptus palpalis* OR066427 1
- Mymecoleptus sp* YH 2020 MK930595 1
- Acryptera meridionalis* MK930595 1
- Chorithippus parallelus* erythropus MT166300 1
- Chorithippus parallelus* parallelus MT166298 1
- Chorithippus parallelus* parallelus MT166299 1
- Chorithippus fallax* MK930587 1
- Eulophippus carinatus* MK930594 1
- Pacris xiangensis* NC 023912 1
- Mongolobletia anomopterus* MK930584 1
- Euthippus latifemora* MN083200 1
- Leucomenacris brevipennis* MK930593 2
- Leucomenacris longipennis* MK930596 2
- Psuedoacrostylinella brevipennis* MN948004 1
- Euchorithippus unicolor* MK113716 1
- Euchorithippus cheui* OQ274914 1
- Acryptera fusca* fusca MH101367 1
- Acryptera microptera* microptera OQ612708 1
- Acryptera meridionalis* MK930596 2
- Acryptera meridionalis* MN083204 1
- Acryptera conana* GU24311 1
- Docostaurus kraussi* kraussi OQ470638 1
- Docostaurus tartarus* OQ470639 1
- Ramburiella turcomana* OQ516978 1
- Triostia magellanica* NC 020773 1
- Omocestus venosus* NC 020779 1

Figure 5. Arbre phylogénétique reconstruit par inférence bayésienne (BI) (à gauche) et par la méthode du maximum de vraisemblance (ML) (à droite), à partir de l'ensemble de données **PCG+ARNr**. Le support bootstrap (ML) et les probabilités postérieures (BI) sont indiqués aux nœuds. Le numéro d'accession de chaque espèce enregistrée dans GenBank est indiqué. Les espèces séquencées dans cette étude sont écrites en gras. Le bleu représente les Gomphocerinae, le rose représente les Acridinae, le noir représente les Oedipodinae et le gris représente les espèces du groupe externe.

Figure 6. Arbre phylogénétique reconstruit par inférence bayésienne (BI) (à gauche) et par la méthode du maximum de vraisemblance (ML) (à droite), à partir de l'ensemble de données **37 gènes**. Le support bootstrap (ML) et les probabilités postérieures (BI) sont indiqués aux nœuds. Le numéro d'accession de chaque espèce enregistrée dans GenBank est indiqué. Les espèces séquencées dans cette étude sont écrites en gras. Le bleu représente les Gomphocerinae, le rose représente les Acridinae, le noir représente les Oedipodinae et le gris représente les espèces du groupe externe.