

Acraea johnstoni Godman, 1885, révision et premiers états (Lepidoptera, Nymphalidae)

par Jacques PIERRE* et Dominique BERNAUD**

*Muséum national d'Histoire naturelle, laboratoire d'Entomologie, 45 rue Buffon, F – 75005 Paris

**26, cours de la Libération, F – 38100 Grenoble.

Résumé. – *Acraea johnstoni* est considérée comme une super-espèce avec *A. (j.) johnstoni* et *A. (j.) toruna* comme prospectes. Le point est fait sur leur polymorphisme et leur répartition. Les premiers états de *johnstoni*, élevée au Zimbabwe, sont illustrés.

Summary. – *Acraea johnstoni* Godman, 1885, revision and first stages (Lepidoptera, Nymphalidae). *Acraea johnstoni* is treated as a superspecies with two prospectes *A. (j.) johnstoni* and *A. (j.) toruna*. Their polymorphism and their geographical repartition are reviewed. The first stages of *johnstoni*, bred at the Zimbabwe, are illustrated.

Mots clés. – Lepidoptera, Nymphalidae, Acraeinae, *Acraea*, *A. johnstoni*, pontes, premiers états, Zimbabwe.

S'il est une espèce pour laquelle la littérature des *Acraea* a été prolifique, c'est bien *A. johnstoni*. Découverte par H. H. Johnston lors d'une expédition au Kilimanjaro et décrite par Godman en 1885, elle a donné lieu par la suite à des descriptions supplémentaires et fait l'objet de nombreux articles sur son polymorphisme et le mimétisme (POULTON, 1906, ELTRINGHAM, 1910, 1911, CARPENTER, 1931, 1932). Cependant ses premiers états, bien que connus, n'ont pas fait l'objet d'une illustration détaillée. ELTRINGHAM, dans sa monographie de 1912, précise : « *the larva of A. johnstoni has the body yellowish beneath and brownish black above, each segment with a ring of yellowish white, edged with brown and divided in the middle by a dark brown line widened somewhat at the base of each of the papillae which carry the spines. Head black, and the first and last three segments somewhat darker than the remainder. Twenty-four dorsal black spines arranged in a double row. Eleven lateral spines on each side, the last two projecting backwards. Eight sublateral spines yellow on each side the first pair arising from the fourth segment.* » Nos élevages du Zimbabwe nous montrent que cette description, bien que succincte, correspond parfaitement. Ses premiers états sont bien distincts de ceux de *A. lycoa*, son espèce-sœur de toute évidence, parfois confondue pour les formes d'Afrique de l'Est avec *A. johnstoni* (en particulier sa f. *confusa* avec "*lycoa fallax*"). L'une des formes de *johnstoni*, connue sous le nom de ssp. *butleri* (mais considérée ici comme une bonne espèce sous son nom valide, *Acraea toruna*) a d'abord été décrite comme une variété de *lycoa*. Outre ce problème interspécifique, jamais parfaitement résolu, la variation et le polymorphisme et/ou polytypisme de *A. johnstoni*, qui ont entraîné la création de pas moins de seize noms, sont revus ici, car une vaste confusion existe actuellement dans beaucoup d'ouvrages classiques.

Acraea johnstoni Godman, 1885

= *Planema confusa* Rogenhofer, 1891a.

= *Planema telekiana* Rogenhofer, 1891b.

= *Acraea proteina* Oberthür, 1893.

= *Acraea octobalia* Karsch, 1894.

= *Acraea johnstoni praelongata* Hancock & Heath, 1988, n. syn. ; *A. lycoa praelongata* ; HEATH *et al.*, 2002.

Acraea (Actinote) johnstoni est une Acrée de taille moyenne vivant dans l'Est africain, des monts Imatong (frontière soudano-ougandaise) au mont Selinda (Zimbabwe). Elle mesure 45 à 65 mm d'envergure, les mâles étant en moyenne plus petits (soit longueur alaire, ♂ 22 à 30 mm, ♀ 25 à 35), sans dimorphisme sexuel, mais polymorphe et très variable. La forme la

plus commune et la seule répandue dans toute l'aire géographique est la morphe *confusa* qui ressemble beaucoup aux femelles de l'espèce-sœur *A. lycoa*.

Les ailes antérieures sont noires avec quatre taches blanches : deux près de la marge dans les espaces 1b et 4, une en position discale, espace 2, jouxtant la cellule, et une composite, subapicale, espaces 5, 6 et le plus souvent 7.

Les ailes postérieures ont une petite aire basale noire, une plage discale blanche ou jaune, parfois striée de gris dans les internervures et une large zone marginale brun-noir qui occupe à peu près le tiers de la longueur de l'aile, parfois près de la moitié. Cette marge est souvent plus épaisse dans les espaces 5, 6, 7 que dans les espaces 1, 2, 3, mais toujours plus étroite dans l'espace 4, provoquant une indentation plus ou moins nette de la plage discale claire dans cette marge sombre, caractéristique spécifique.

Ce trait suffit le plus souvent à distinguer *A. johnstoni* de *A. lycoa*. De plus, au verso, les traits internervuraux sont plus longs chez *lycoa*, où ils atteignent presque la cellule, que chez *johnstoni* où ils ne dépassent pas la zone marginale ; ainsi la bordure de cette zone est ici souvent plus nette. ELTRINGHAM, 1911, indique de plus une différence concernant les points basaux du dessous de l'aile postérieure ; ces distinctions interspécifiques sont plus ou moins variables mais s'estompent malheureusement vers l'est dans leur zone de sympatrie. Eltringham ajoute un curieux caractère de nervation : la nervure discocellulaire inférieure est plus courte et plus transverse chez *lycoa*, ce fait se vérifie aux ailes antérieures comme aux postérieures !

Il reste toujours en cas de doute la possibilité de vérifier les génitalia. Chez les mâles, Eltringham (*l. c.*) a décrit et illustré leurs différences, reprises ici (*johnstoni*, fig. 1 et 3 ; *lycoa*, fig. 2 et 4) : le saccus est allongé et pointu, plutôt que court et obtus, l'uncus est long et spatulé au lieu de court et pointu ; les valves, l'édéage et le tégumen sont également distincts ; la différence des génitalia ♂ est surtout probante sur une vue postéro-dorsale de l'uncus, même sans dissection (fig. 1 et 2). Chez les femelles, qui sont restées de ce point de vue ignorées de tous les auteurs précédents alors que c'est là qu'il y a le plus de risques de confusion, le stérigma est parfaitement révélateur (fig. 5 à 8) : relativement plus large chez *lycoa*, il porte des replis latéraux dirigés ventro-dorsalement, alors que chez *johnstoni*, il porte une carène au rebord vif dans un plan frontal. Malgré une certaine variation de cette forme générale plutôt globuleuse, la distinction est nette. De plus, un brossage des phanères permet, sans dissection, de constater l'ouverture beaucoup plus large et profonde du vestibule de l'ostium bursae (qui se situe tout au fond de cette poche) et d'observer le creux "accroche-uncus" très particulier chez *johnstoni*, à l'extrémité postérieure de la lamella postvaginalis, ou plancher du vestibule (fig. 5 et 7). Des stérigmas tout à fait semblables dans leur structure et leur évolution ont déjà été décrits dans le groupe voisin d'*A. encedon* (PIERRE, 1981).

Polymorphisme et variations. – La morphe *confusa* décrite ci-dessus est relativement peu variable, le plus souvent avec les taches des ailes antérieures blanches et la plage discale de l'aile postérieure jaune, mais les premières peuvent être également jaune paille très clair (forme *flavescens*¹), ou toutes les taches claires peuvent être d'un blanc immaculé (forme *valdemaculosa*²) ; ces variations sont surtout manifestes chez les femelles.

La morphe *fulvescens*³, très différente, est entièrement chamois, sauf la coloration noire qui subsiste à la marge des ailes, surtout à l'apex des antérieures. Selon les spécimens, les quatre taches claires de ces ailes peuvent être à peine perceptibles, jusqu'à bien nettes, voire très marquées, quasi argentées (forme *pretiosa*⁴) ; il en va de même pour la plage claire de l'aile postérieure, parfois seule l'indentation de l'espace internervurale 4 ressort "clairement".

¹ "*Acraea Proteina* [var.] *flavescens*" Oberthür, 1893.

² Forme *valdemaculosa* Carpenter, 1932.

³ "*Acraea Proteina* [var.] *fulvescens*" Oberthür, 1893.

⁴ Forme *pretiosa* Carpenter, 1932.

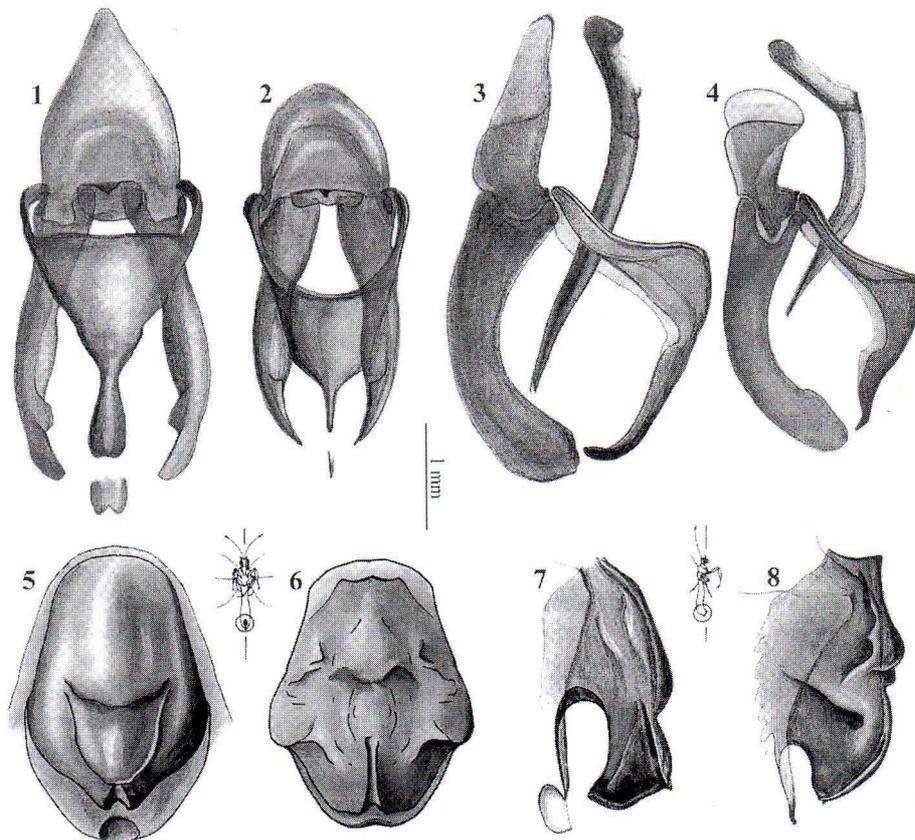


Fig. 1 à 8. – *Acraea johnstoni* Godman (à gauche : 1, 3, 5,7) et *A. lycoa* Godart (à droite : 2, 4, 6, 8) : – en haut, génitalia ♂ (1, 2, vue dorsale, avec la pointe de l'uncus en vue postérieure ; 3, 4, vue latérale droite avec l'édéage en place) ; – en bas, génitalia ♀ (5, 6, vue ventrale ; 7, 8, vue latérale droite).

La morphé *johnstoni* (= forme *semifulvescens*⁵) semble être un croisement des deux précédentes : les ailes postérieures étant comme chez *confusa*, la marge variant du noir au brun clair, et aux antérieures le noir de la zone discale étant envahis de brun, chamois à marron, et le blanc des quatre taches est orangé ; *fulvescens* et *johnstoni* sont surtout présentes au Kenya et au nord de la Tanzanie, mais aussi au sud du Malawi (mont Mulanje) (fig. 9).

Si on peut assez facilement ranger la plupart des spécimens entre ces trois morphes, la variation est telle que toutes les transitions et toutes les combinaisons existent cependant, surtout chez les femelles ; il y a même des spécimens avec des ailes antérieures comme chez *confusa* et les postérieures comme chez *fulvescens* (forme *semialbescens*⁶).

Acraea toruna Grose-Smith, 1901

= *Acraea johnstoni butleri* Eltringham, 1912 [*Acraea lycoa* ab. *butleri* Aurivillius, 1898].

Jusqu'à présent ce taxon a été considéré, depuis ELTRINGHAM, 1912, comme une sous-espèce de *A. johnstoni*, sous le nom de *A. j. butleri* Aurivillius, 1898, ou comme une forme (cf. POULTON, 1906 ; CARPENTER, 1932, fort ambigu ; van SOMEREN, 1926 et 1935 ; BERNARDI,

⁵ "*Acraea Proteina* [var.] *semifulvescens*" Oberthür, 1893.

⁶ "*Acraea Proteina* [var.] *semialbescens*" Oberthür, 1893.

1974; BERGER, 1981). En effet, *toruna* présente les mêmes caractères que *johnstoni*, qui permettent de les distinguer, tout deux, de *lycoa*.

Pourtant, l'année précédente, en 1911, ELTRINGHAM, dans son excellent travail comparatif de *A. lycoa*, *A. johnstoni* et leur formes, avait admis la nomenclature plus juste de *A. j. toruna* Grose-Smith. Nous n'avons trouvé aucune explication à ce revirement que CARPENTER (1932: 252) ne relève pas. En outre, AURIVILLIUS, 1913, in SEITZ, 1909-1925, avait défendu le statut spécifique de "*Acraea butleri* Auriv." avec des arguments convaincants que nous reprenons ici.

Le caractère spécifique de *toruna* réside bien dans la forme de la tache de l'internervure 4 qui est un peu plus proximale mais surtout beaucoup plus étirée, toujours longuement coalescente avec la tache subapicale bien plus large et, de fait, continue, de cette tache 4 à la côte. Chez *toruna* cette tache 4 est de 2,5 à 5 fois plus longue que haute, en moyenne de 3 à 4 fois; alors que chez *johnstoni*, elle est plus près de la marge, généralement arrondie ou à peine ovalisée vers la base (longueur/hauteur $\approx 1,5$ au maximum, un cas exceptionnel à ≈ 2). Quand, chez *johnstoni*, elle est, rarement, liée à la tache préapicale (toujours plus réduite) c'est par une étroite extension distale de la tache 5 le long de la même nervure (cf. forme *praelongata*⁷ traitée ci-dessous, qui a pu être considérée, à tort, comme intermédiaire avec *toruna*).

A. toruna présente une livrée assez homogène et constante, avec sa chaude teinte de fond brun-rouge, ses taches orange-fauve bien développées, coalescentes et pouvant former une large ligne brisée de la côte au tornus, grâce à l'adjonction d'une tache supplémentaire dans l'internervure 3 (quelquefois une autre petite en 1a) presque toujours présente chez les femelles, parfois chez les mâles, et à la tache en 2 plus distale et étirée. Un tel faciès a été dit mimétique de *Acraea quadricolor*, mais il ne réalise une bonne ressemblance que dans les meilleurs des cas. Parfois, au contraire, *toruna* peut avoir des taches très réduites, celle en 2 pouvant même disparaître

Les palpes noirs, au lieu de testacés, ont déjà été signalés comme caractères distinctifs de *toruna*, mais on les retrouve parfois chez les *johnstoni* les plus septentrionaux. Les points basaux du revers de l'aile postérieure sont petits et parsemés chez *lycoa*, tandis que chez *johnstoni*, ils sont plus nets et plus proches de la base, sur deux lignes de 4 points chacune, l'une ultra-basale, l'autre distante de 2 à 3 mm: entre ces points les écailles sont d'une teinte beige ou rouille vif, plus ou moins prononcée; chez *toruna* seule la ligne externe de points subsiste encerclant une zone d'écailles marron! Mais là aussi on rencontre, aux environs du mont Elgon, des *johnstoni* bien proches des *toruna* pour ces caractères finalement trop variables pour être discriminants.

L'indentation vers la marge, dans l'internervure 4, de la plage distale de l'aile postérieure semble, selon Eltringham, moins nette que chez *johnstoni*: cela peut s'expliquer par les traits internervuraux plus longs, pas autant que chez *A. lycoa*, mais dépassant la zone marginale et indentant la limite de la zone discale qui est ainsi plutôt floue.

Les génitalia sont semblables à ceux de *johnstoni* ainsi que le précise ELTRINGHAM (1911), Pourtant une analyse détaillée montrerait des divergences, chez les mâles (valves plus coudées, plus spatulées que pointues, la protubérance interne au tiers distal de forme différente; uncus spatulé moins large) et chez les femelles où le stérigma est plus globuleux, sans les rebords aussi acérés dans le plan frontal.

Ce taxon vit dans la région des lacs de la vallée du Grand Rift occidental, du nord-ouest du lac Albert au nord du lac Tanganyika, à l'est du Congo ("Zaire"), en Uganda, Toro, Kigezi, Rwanda, Burundi et même Tanzanie (Ngara district, à la frontière du Rwanda et du Burundi). Il est donc tout à fait vicariant de *A. johnstoni* (fig. 9).

Il existe, surtout au sud de cette aire de répartition, un forme (sans nom), plus souvent chez les femelles, qui ne se distingue que par la coloration exclusivement noir et blanc (ou jaune paille très clair), mais elle présente bien une tache 4 longuement étirée.

⁷ Forme ♀ *praelongata* Joicey & Talbot, 1927.

Acraea toruna est donc un taxon parfaitement distinct morphologiquement et géographiquement de *johnstoni*. Cette vicariance laisse un doute sur la compatibilité reproductive potentielle de ces deux taxons. En attendant des études expérimentales sur ce point, qui permettront peut-être d'établir s'ils sont, ou non, des sous-espèces interfécondes, nous les traitons comme deux espèces-sœurs vicariantes ou proies. L'ensemble des distinctions ci-dessus décrites nous semble conduire à cette conclusion par inférence à des divergences du même ordre chez d'autres *Acraea* voisines (cf. PIERRE, 1981, et aussi 1979 : 74).

En effet, en systématique de la spéciation, par opposition à la systématique supraspécifique ou phylogénétique, la première opération consiste à distinguer au sein d'un complexe les entités du niveau espèce, qui doivent être pourvues d'un nom disponible, par rapport aux formes infrasubspécifiques qui sont des variations au sein des populations. La deuxième étape amène à choisir, s'il s'agit d'entité-sœurs allopatriques, entre le statut d'espèces ou de sous-espèces. La méthode par "inférence" (selon MAYR, 1942 : 121) peut y aider, mais en l'absence de données, il est préférable de les considérer comme des espèces: le choix du statut de sous-espèces implique une hypothèse supplémentaire, la compatibilité reproductive, et ne minimise pas du tout l'acceptation ou la création d'un nom en plus ! Le choix d'espèces-sœurs vicariantes ou proies a l'avantage de permettre d'adopter l'écriture nomenclaturale d'agrégat d'espèces (CINZ, art. 6.2) et de rappeler que les deux entités sont phylogénétiquement liées au sein d'une super-espèce.

Finalement, nous écrivons, jusqu'à plus amples informations (d'ailleurs déjà espérées en 1932 dans la conclusion inattendue de l'article cité de Carpenter où il traite davantage de variation géographique du polymorphisme en fonction du mimétisme que de spéciation) :

- *Acraea (johnstoni) johnstoni* Godman, 1885, avec les morphes *johnstoni*, *fulvescens*, *confusa*.
- *Acraea (johnstoni) toruna* Grose-Smith, 1900.

HANCOCK & HEATH, en 1988, les premiers depuis Eltringham, 1912, restaurent enfin avec perspicacité le nom de Grose-Smith, *toruna*, pour "*butleri*". Ils traitent aussi de *praelongata* Joicey & Talbot que CARPENTER, 1932, considère comme un intermédiaire morphologique et géographique entre *confusa* et "*butleri*", à tort comme nous l'avons précisé ci-dessus, la tache 4 du spécimen-type, unique, de *praelongata* n'étant pas étirée comme chez *toruna*, c'est sa tache 5 qui s'étire vers la marge ; dans cet article Carpenter illustre cette forme avec un spécimen mâle "*near praelongata*" qui est bien, lui, un *toruna* du Kivu. Hancock & Heath, quant à

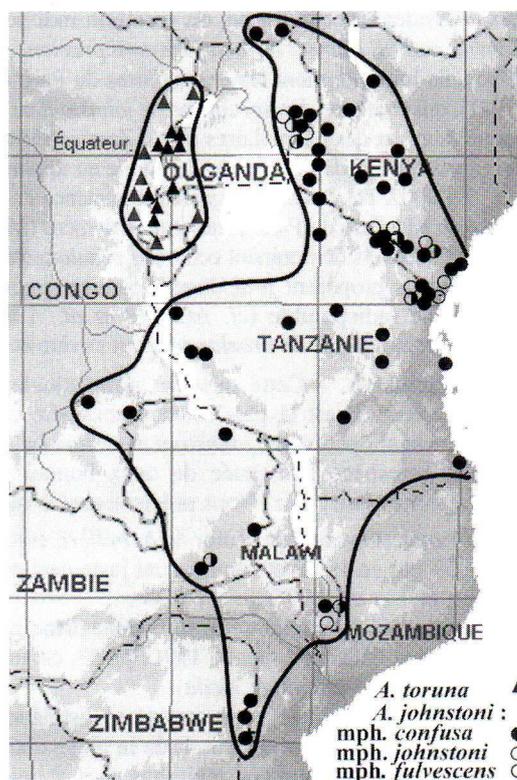


Fig. 9. – Carte de répartition de *Acraea toruna* et *Acraea johnstoni* avec ses différents morphes.

eux, considèrent cette forme, ou variation individuelle, comme une sous-espèce "from NW Zambia and SE Zaire" : *Acraea johnstoni praelongata* Hancock & Heath, 1988 (ACKERY *et al.*, 1995), ils lui adjoignent les exemplaires du Parc national de l'Upemba illustrés par BERGER (1981), qui sont bien des spécimens de *johnstoni* de la morphe *confusa*, forme *flavescens* [vérification faite], et des exemplaires de N. Zambie (Mwinilunga) dont une femelle qu'ils décrivent comme forme ♀ *albimaculosa* semblable en apparence à *valdemaculosa* vue plus haut.

En 2002, HEATH *et al.* signalent l'existence de *A. johnstoni* en Zambie, nord et centre ; 1 ♂ et 2 ♀ au Muséum de Paris l'attestent également (Mbololo, 14°20 S-31°E, I.1991, don de Steve Collins). Mais ils déterminent cette fois *praelongata* et les spécimens adjoints comme étant des *A. lycoa* ! Ils proposent *praelongata* comme synonyme disponible de *A. lycoa eltringhami*, homonyme indisponible (*cf.* ACKERY *et al.*, 1995). Nous rejetons cette conclusion après avoir examiné le type de *praelongata* qui s'avère être bien un *johnstoni* de la morphe *confusa*.

Conclusion. – Cette mise au point ajoute peu à la situation actuellement admise. *Acraea johnstoni* est le plus souvent considéré comme comprenant deux sous-espèces bien évidemment allopatriques, *johnstoni* et *toruna* (= *butleri*). Nous préférons estimer qu'il s'agit d'une superespèce constituée de deux bonnes espèces vicariantes (prospecies), et nous argumentons notre choix. Nous précisons et/ou rappelons quelques points.

- *A. toruna* est synonyme sénior de *A. butleri*, comme l'avait considéré ELTRINGHAM en 1911 (mais pas en 1912) et comme l'ont justement appelé HANCOCK & HEATH, 1988, et repris ACKERY *et al.*, 1995.
- *A. toruna* se distingue de *A. johnstoni* principalement par la longueur de la tache en 4. (la figure 658ii de LARSEN, 1991 : pl. 53, est un *A. toruna*, non un *A. johnstoni* du Kenya ; 658i est peut-être un *A. lycoa*).
- *A. johnstoni* sensu lato, superspecies, se distingue de *A. lycoa* par l'indentation vers la marge, dans l'espace internervural 4, de la plage claire distale des ailes postérieures. En cas de doute, l'observation des génitalia ♂ et ♀, ici repris et complétés, est concluant.
- *A. johnstoni* s. s. est une espèce monotypique (*A. j. praelongata* Hancock & Heath, 1988, **n. syn.** = *A. johnstoni* Godman, 1885).
- *A. johnstoni* est une espèce sans dimorphisme sexuel (contrairement à ce qu'avance LARSEN, 1991) mais polymorphe, avec 3 morphes : *confusa*, *fulvescens* et *johnstoni*, et une grande variation individuelle.

Présentation des premiers états

Nos élevages ont été réalisés à l'est du Zimbabwe dans la région du Vumba d'une part (*Laurenceville road* et piste *Essex road*) et d'autre part le long de la *Pungwe river* un peu plus au nord (toutes les photographies de la planche proviennent de ces deux séries d'élevage), sur *Fleurya sp.* (fig. 11), *Laportea sp.* et *Boehmeria sp.* (Urticaceae).

Ponte. – La femelle de *johnstoni* pond ses œufs, de l'ordre de 250 à 300 quand elle n'est pas dérangée, en tas désordonnés, sur plusieurs couches, comme chez les autres espèces du groupe, telles *lycoa* ou *alciope*. Sur la figure 12, la ponte (158 œufs) a été disposée le long de la nervure centrale du verso de la feuille, cas général. Les œufs juste pondus sont jaune pâle, puis d'un jaune plus soutenu, ambré, et ils deviennent brun vineux juste avant l'éclosion.

Chenilles. – Les chenilles au premier stade (fig. 13) offrent peu de caractères spécifiques, avec la tête noire et le corps plutôt beige clair comme chez beaucoup d'Acrées. Aux deuxième stade la chenille (fig. 14) devient jaune pâle avec une capsule céphalique noire, indistinguable de celle de *lycoa*. Dès le troisième stade (fig. 15) la chenille affiche des traits spécifiques. Les scoli deviennent noirs, à l'exception notable des scoli latéro-ventraux clairs, ce qui est un

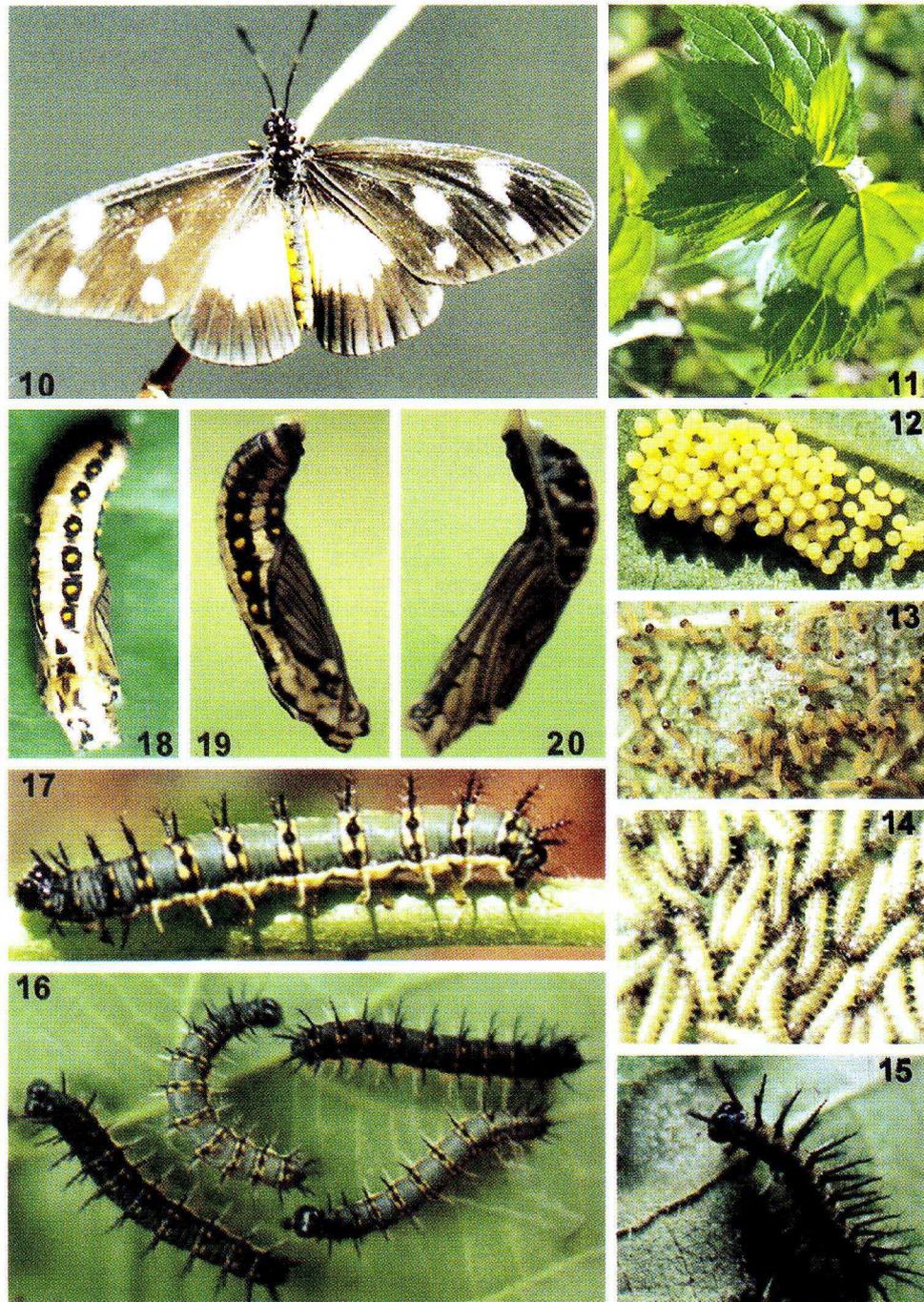


Fig. 10 à 20. – Premiers états d'*Acraea johnstoni* Godman au Zimbabwe. – 10, Femelle, morphe *confusa*. – 11, *Laportea* sp., plante-hôte. – 12, Ponte. – 13 à 17, Chenilles, du 1^{er} au 5^e stades. – 18 à 20, Chrysalides, exemplaires clair ou foncé.

caractère important, et sépare nettement *johnstoni* de *lycoa*, les scoli de cette dernière étant tous noirs. La capsule céphalique demeure d'un noir profond. Si les vraies pattes sont noires, les fausses pattes sont blanchâtres (alors que celles de *lycoa* sont noires), de la même couleur que la partie ventrale de la chenille (fig. 17). La couleur de fond du corps passe rapidement au gris cendré, seuls des anneaux jaune vif au niveau de l'implantation des scoli demeurent, formant des zones transversales claires contrastées et, de plus, bordées de traits foncés, elles sont composées de deux bandes jaunes séparées par les bases des scoli et la ligne noire qui les joint. La chenille de *lycoa* conserve une couleur uniforme jaune pâle.

Chrysalide (fig. 18). – Elle présente une coloration générale blanc-crème mais parfois bien suffusée de gris fumé (fig. 19, 20) avec des bandes noires bien marquées sur le dos et le ventre. Ces bandes noires interrompues à chaque anneau enserrant des petites protubérances (correspondants aux scoli ?) colorées de jaune orangé. De fins traits noirs marquent les nervures alaires, les antennes, la trompe, et forment un dessin sur le dos du thorax. Cette chrysalide se distingue bien de celle de *lycoa*.

REMERCIEMENTS. – A Ugo Dall'Asta et à Phil Ackery, qui nous reçoivent toujours aussi aimablement dans les inestimables collections du Musée royal de l'Afrique centrale, à Tervuren, ou au Natural History Museum, à Londres.

AUTEURS CITÉS

- ACKERY P.R., SMITH C.R. & VANE-WRIGHT R.I. editors, 1995. – Carcasson's African Butterflies. London: The Natural History Museum. Melbourne: CSIRO, 804 p.
- AURIVILLIUS C., 1898. – Rhopalocera Aethiopia. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, **31** (5), 561 p., 6 pl.
- 1913. – Acraeidae. [In Seitz, *Les Macrolépidoptères du Globe*, XIII^e vol.: Macrolépidoptères de la région africaine, 614 p., 80 pl. Paris: Le Moult pour la traduction française].
- BERGER L. A., 1981. – *Les Papillons du Zaïre*. Bruxelles: éd. Weissenbruch, 543 p. (dont 213 pl. coul.).
- BERNARDI G., 1974. – Polymorphisme et mimétisme chez les Lépidoptères Rhopalocères. *Mémoires de la Société zoologique de France*, **37**: 129-165, 11 fig.
- CARPENTER G.D.H., 1932. – The forms of *Acraea johnstoni* Godm. (Lep. Nymphalidae), and their distribution. *Transactions of the Entomological Society of London*, **80**: 251-266 + 2 pl.
- ELTRINGHAM G. A., 1910. – African Mimetic Butterflies. Oxford: Clarendon Press, 136 p. + 10 pl. coul.
- 1911. – On the forms and Geographical Distribution of *Acraea lycoa*, Godt., and *Acraea johnstoni*, Godm. *Transactions of the Entomological Society of London*, **13**: 1-15 + 2 pl.
- 1912. – A monograph of the African species of the genus *Acraea* Fab., with a supplement on those of the Oriental region. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1912, part I, 374 p., 16 pl. h. t.
- GODMAN F.D., 1885. – A list of the Lepidoptera collected by Mr. H. H. Johnston during his recent expedition to Kilima-njaro. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1985: 537-541.
- HANCOCK D.L. & HEATH A., 1988. – The subspecies of *Acraea johnstoni* Godman (Lep.: Nymphalidae). *Entomologist's record*, **100**: 137-139.
- HEATH A., NEWPORT M. A. & HANCOCK D., 2002. – *The Butterflies of Zambia*. ABRI & Lepidopterist's Society of Africa, 137 p. & CD containing 2287 colour images.
- JOICEY J.J. & TALBOT G., 1926. – New forms of Lepidoptera Rhopalocera. *Encyclopédie Entomologique*, Paris, série B, 3, Lepidoptera, **2**: 1-4.
- KARSCH F., 1894. – Einige neue afrikanische Tagfalter aus den Familien der Nymphaliden, Acraeiden, Danaiden und Satyriden. *Entomologische Nachrichten*, **20**: 209-240.
- LARSEN T. B., 1991. – *The Butterflies of Kenya*. Oxford University Press, 490 p., 64 pl. h. t.
- MAYR E., 1942. – *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. New-York: Columbia University Press, xiv + 334 p.
- OBERTHÜR C., 1893. – II. Lépidoptères d'Afrique. *Etudes d'entomologie*, **17**: 17-33, 3 pl.
- PIERRE J., 1979. – Contribution à la biogéographie de la région guinéenne: III. - Le genre *Acraea* Fabricius (Lépidoptères). *Compte rendu des séances de la Société de Biogéographie*, **481**: 73-79.
- 1981. – Deux espèces-jumelles confondues sous le nom *Acraea alciope* Hewitson (Lepidoptera Acraeidae). *Annales de la Société entomologique de France*, (N.S.) **17** (3) : 349-357.

- POULTON E. B., 1906. – Mimetic forms of *Papilio dardanus* (*merope*) and *Acraea johnstoni*. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1906, part II: 281-321 + 6 pl.
- RICHELMANN D., 1913. – Einige neue afrikanische Tagfalter. *International Entomologische Zeitschrift*, Guben, **7**: 106, pl. 3, f. 3a .
- ROGENHOFER A. F., 1891a. – Schmetterlinge gesammelt von Dr. O. Baumann. In Baumann, *Usambara und seine nachbargebiete*, suppl. : 321, 332. Berlin.
- 1891b. – Afrikanische Schmetterlinge des k. K. naturhistorischen Hofmuseums. *Annalen der Naturhistorischen Museum*, Wien, **6**: 455-466, 1 pl.
- SOMEREN V. G. L. van, 1935. – Butterflies of Kenya and Uganda (supplement to vol. I). *The Journal of the East Africa and Uganda Natural History Society*, **XII** (5/6): 147-199, 32 pl. h. t.
- SOMEREN V. G. L. van & ROGERS St A. Rev. C., 1926. – The Butterflies of Kenya and Uganda (part IV). *The Journal of the East Africa and Uganda Natural History Society*, **27**: 213-243, 18 pl. h. t.
-