

## Phylogénie des *Acraea* du groupe "*epaea*" (Lepidoptera, Nymphalidae)

par Jacques PIERRE\* et Dominique BERNAUD\*\*

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

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

**Résumé.** – Les 25 espèces d'*Acraea* (*Acraea*) du groupe "*epaea*" (les ex-Bematistes) sont soigneusement étudiées afin d'en établir une hypothèse phylogénétique hennigienne.

**Summary.** – **Phylogeny of the *Acraea* of "*epaea*" group (Lepidoptera, Nymphalidae).** The 25 species of the *Acraea* (*Acraea*) of the "*epaea*" group (ex-Bematistes) are carefully studied to propound an hennigian phylogenetic hypothesis.

**Mots clés.** – Lepidoptera, Nymphalidae, Acraeinae, *Acraea* (*Acraea*), groupe "*epaea*", phylogénétique.

A peine le genre *Acraea* est-il distingué par FABRICIUS en 1807, et bien reconnu au sein des *Papilio*, que HÜBNER, en 1819, y décrit les *Telchinia*, sans succès, et les *Actinote*; ce dernier genre a eu plus d'avenir en désignant d'abord les *Acraea* du Nouveau Monde et maintenant la moitié des *Acraea*, comme sous-genre-frère du sous-genre nominatif (PIERRE, 1987).

En 1948, DOUBLEDAY tente de diviser les *Acraea* de l'Ancien Monde en plusieurs groupes, ou genres, créant quatre autres nouveaux noms de niveau générique (*Hyalites*, *Planema*, *Gnesia* et *Pareba*) qui réunissaient des espèces disparates (sauf *Pareba*, monospécifique asiatique !) et n'eurent pas plus de succès que la tentative de Hübner ou celle, postérieure, de MABILLE (1887) (AURIVILLIUS, 1898, 1913). Doubleday omet le genre de base, nominatif.

Seul le genre *Planema* fut utilisé par la suite pour distinguer les grandes *Acraea* aux ailes bien recouvertes d'écaillles alignées et caractérisées par l'absence de points, sauf au revers à la base des ailes postérieures. En fait, sous ce nom étaient réunis deux groupes éloignés mais fort convergents : les "Bematistes", et quelques espèces du groupe "*lycoa*"; les auteurs subséquents reconnurent vite l'erreur et n'utilisèrent le vocable *Planema* que pour les espèces voisines de *epaea* et *umbra* (AURIVILLIUS, 1898, 1913). Malencontreusement, SCUDDER, 1875, désignant méthodiquement, machinalement, des espèces-types pour tous les genres, choisit, en toute méconnaissance des choses, *Acraea lycoa* pour le genre *Planema*, en en faisant ainsi un synonyme subjectif d'*Acraea* et amenant HEMMING (1935) à créer en remplacement le nom *Bematistes* pour désigner le groupe des *Acraea* voisines d'*A. epaea*.

En effet le groupe des "Planema" ou "Bematistes" est bien caractéristique. Il a été reconnu comme monophylétique et riche en synapomorphies remarquables lors de l'analyse cladistique des *Acraea* (PIERRE, 1983, 1987). Néanmoins, lors de cette analyse, ce groupe ne conserva pas son niveau générique, mais fut mis au rang de groupe d'espèces, sinon cela aurait entraîné la nécessité d'utiliser ou de créer des noms de genres pour les autres groupes de même niveau, soit une vingtaine. Une telle prolifération de termes génériques déstabilise la nomenclature qui doit rester pratique pour les utilisateurs non-spécialistes du groupe (PIERRE, 1987 : 26). Ainsi le nom *Bematistes* fut mis en synonymie avec *Acraea* et ce groupe d'espèces fut désigné comme clade II.5 ou groupe d'espèces d'*A. epaea*, espèce la plus commune et répandue du groupe ainsi que la plus anciennement dénommée.

Pour PIERRE (1987), les *Acraea* se divisent en deux lignées, avec valeur de sous-genre. D'une part le sous-genre nominatif (lignée II), vivant sur Violaies (anciennement Pariétales) et

présentant, entre autres synapomorphies, des griffes dissymétriques avec un sillon sur la griffe interne. Ce sous-genre comporte 5 clades (7 groupes d'espèces), dont le clade II.5, les "Bematistes". D'autre part le sous-genre *Actinote* (lignée I), vivant sur des Urticales, mais aussi des *Malvales*, des *Rosales*... et présentant tous, chez les femelles, des glandes sous-papillaires d'un type bien particulier avec une forte poche terminale. Ce sous-genre comporte 6 clades (12 groupes d'espèces), dont les *Acraea (Actinote)* néotropicaux (clade I.6.c).

Mais aucun caractère directement apparent ne permet de déterminer ces deux lignées ; il semble donc préférable de ne pas les considérer comme des genres, mais comme des sous-genres, catégorie facultative.

HENNING (1993) a préféré conserver le nom *Bematistes*, comme le nom *Actinote* pour les espèces néotropicales, et pour cela il divise les *Acraeini*, c'est-à-dire les *Acraea* (*sensu* Pierre), en deux sous-tribus, *Acraeina* et *Actinotina*, chacune comportant deux genres, soit quatre genres (*Acraea*, *Bematistes*, *Actinote* et *Hyalites* Doubleday, 1848, qui est en fait un synonyme de *Telchinia* Hübner, 1819), dont deux sont polyphylétiques et divisés chacun en trois sous-genres avec autant de noms nouveaux ...

Les *Acraea (Acraea)*, le clade II, présentent un ostium bursae bien sclérifié, un sillon de la griffe interne profond (cl. II.2 à II.5), des écailles bien alignées "en tuiles" (II.3 à II.5), et, dans les clades II.4 et II.5 (d'une part groupe "zetes" + "neobule", d'autre part le groupe "epaea"), des pénis longs et effilés avec le *caecum penis* non bifide, des glandes papillaires avec des poches latérales particulièrement développées, et un orifice vaginal situé au niveau du sternite 7, le stérigma formant une avancée incluse dans ce dernier (PIERRE, 1987).

Le clade II.5, objet de ce travail, diverge nettement du clade II.4 par des caractères particuliers, bonnes autapomorphies, comme les traits internervuraux très longs et l'absence de points noirs sauf à la base des ailes postérieures, au verso [convergences avec le clade I.4.c, d'*Acraea (Actinote) lycoa*]; cellule des ailes postérieures relativement courte (un tiers de la longueur alaire au lieu d'un demi); origine de la nervure 11 aux ailes antérieures distale par rapport à la cellule; écailles denses et toujours parfaitement alignées; palpes labiaux très sombres avec une ligne latérale d'écailles blanches, ce dernier caractère surtout facile à voir et diagnostique. La chrysalide dans ce groupe est parfaitement caractérisée par de très longs scolii.

Au niveau des génitalias (PIERRE, 1985, a et b, 1986), les imagos ont des autapomorphies manifestes, particulièrement nettes par rapport au clade II.4 : sphragis typique du groupe; glandes sous-papillaires avec des poches latérales très développées garnies de petites villosités; poche copulatrice avec deux paires de signa; stérigma soudé au 7<sup>e</sup> sternite; chez les mâles, qui n'ont jamais de gouttière pénienne comme le groupe-frère, mais une juxta épaisse située juste à la base des valves, les valves, courtes et aplaties dorso-ventralement, se terminent par une pointe interne; enfin, l'uncus est souvent bifide.

Il s'agit donc d'un groupe particulièrement dynamique, riche en synapomorphies, et qui a été assez tôt repéré et distingué morphologiquement. Son isolement, bien compréhensible, dans un genre particulier, en l'absence d'analyse phylogénétique de l'ensemble de la sous-famille, ne pouvait, comme d'habitude, que provoquer la création de groupes para- ou polyphylétiques.

Sur le plan biogéographique, ce groupe est surtout centre-africain avec les deux tiers des espèces (soit 16 sur les 25 espèces qui le composent) présentes entre la dorsale camerounaise et la rift valley orientale. Trois de ces taxons s'étendent sur l'Ouest africain où trois autres sont endémiques, soit 6 espèces en Afrique occidentale (*epaea*, *vestalis*, *umbra*, *macaria*, *alcinoe* et *consanguinea*); six autres sont orientales (*epitellus*, *aganice*, *scalivittata*, *quadricolor*, *adrasta*, *macarista*) tandis qu'une seule se répartit jusqu'en Afrique du Sud (*aganice*).

## ETUDE DES CARACTÈRES

**Habitus.** – Ce qui apparaît en premier chez les espèces du groupe des Bematistes, c'est, outre leur taille en moyenne plus grande<sup>1</sup> et leurs ailes entièrement recouvertes d'écailles assez bien alignées, c'est le motif alaire des ailes antérieures : chez les autres *Acraea*, ces ailes, si elles ne sont pas simplement transparentes, portent une ligne transversale subapicale, située entre la fin de la cellule et l'apex, de deux à cinq points noirs et / ou taches claires en position plus distale<sup>2</sup> ; chez les Bematistes, on ne trouve ce schéma que chez *A. epaea*, la plus commune et la plus anciennement décrite des espèces de ce groupe, et chez les taxons voisins ; c'est vraisemblablement, on va le voir, la branche la plus basale du groupe ; ces espèces ont de plus une plage claire disco-anale dans les espaces internervurales 1 et 2 et ainsi elles sont tout à fait convergentes avec les *Acraea* (*Actinote*) *jodutta* ou *esebria et apud...* avec lesquelles elles peuvent être souvent confondues en collection.

Mais chez tous les autres Bematistes, une grande bande claire disco-médiane traverse les ailes du milieu de la côte au tornus, ou au bord anal, en passant au ras de la cellule. Ce dessin ne se rencontre, chez les autres Acrées que chez les femelles d'*A. (Act.) alciope* et *aurivillii* ; chez les mâles de ceux-ci, la bande claire subapicale, bien présente et conforme au schéma classique vu ci-dessus, est en continuité, le long de la marge, avec l'espace clair disco-anal : on observe facilement, du fait de la grande variabilité des femelles de ces deux espèces jumelles (PIERRE, 1981), le passage du modèle mâle au modèle femelle. La même évolution a pu avoir lieu chez les Bematistes pour engendrer cette bande discale si particulière et être accentuée par la raccourcissement de la base de l'aile (et de la cellule) et l'allongement de la longueur de l'aile, surtout de l'apex<sup>3</sup>.

Le modèle alaire d'*A. epaea*, *et apud*, semble donc plésiomorphe, hypothèse soutenue par les résultats d'une récente étude de phylogénie moléculaire (SYLVA-BRANDÃO *et al.*, 2008) : ils isolent ce petit groupe de trois espèces à la base de la lignée des Bematistes en l'opposant au "groupe *umbra*", caractérisé par le dessin décrit ci-dessus. Ce petit groupe *epaea s. s.* se caractérise par ailleurs par ses génitalia et par ses chenilles d'un orange très particulier alors que chez les autres espèces elles sont rouge vin ou blanches.

*Acraea epiprotea*, d'une part, et les Acrées *aganice*, *scalivittata* et *quadricolor* d'autre part présentent une bande médiane ambiguë, en position un peu plus apicale et plus orientée vers le bord externe. De ce fait, et en dépit des autres caractères (génitalia), HENNING (1993) les range avec *A. epaea* ...

AURIVILLIUS (1913), en se basant uniquement sur l'examen des habitus des *Planema s. s.*, sépare bien le groupe *epaea* des autres espèces. Il distingue également ainsi un groupe de trois espèces, *alcinoe*, *umbra* et *macaria*, dont les mâles se reconnaissent facilement par la bande transversale, de couleur ocre-orange, étroite et en position un peu plus basale que chez les autres espèces, si bien que, remarque Aurivillius, l'angle basal de l'internervure 3, chez ces mâles, est clair, dépourvu de la tache noire toujours observée chez les autres espèces (cependant, du fait de la variabilité habituelle, il existe des exceptions chez les uns et les autres). En fait, les mâles de ces trois espèces ressemblent beaucoup aux femelles classiques d'*Acraea alciope* ou *aurivillii*, déjà évoquées, avec lesquelles ils sont parfois confondus en collection. L'apparement de ces trois Bematistes est confirmé par la similitude de leur génitalia.

<sup>1</sup> Les autres *Acraea* varient de 30 à 75 mm de taille globale (envergure) avec un mode à 55-60, ceux de ce groupe varient de 55 à 90 avec un mode à 70-75.

<sup>2</sup> Chez la plupart des *Acraea* du sous-genre *Acraea*, c'est la ligne de points noirs qui est le plus souvent présente, chez les *Acraea* (*Actinote*), c'est la bande claire subapicale, souvent doublée basalement d'une ligne noire transversale, qui est le schéma alaire le plus fréquent. Mais ces motifs, trop divers, ne sont pas du tout diagnostiques.

<sup>3</sup> Les espèces du groupe "*epaea*", sont plus grandes, et le plus souvent les ailes antérieures sont plus allongées ; si la cellule des ailes postérieures est, presque toujours, significativement plus petite, celle des ailes antérieures est ordinairement inférieure à la moitié de la longueur de l'aile tandis que chez les autres *Acraea*, elle en est supérieure.

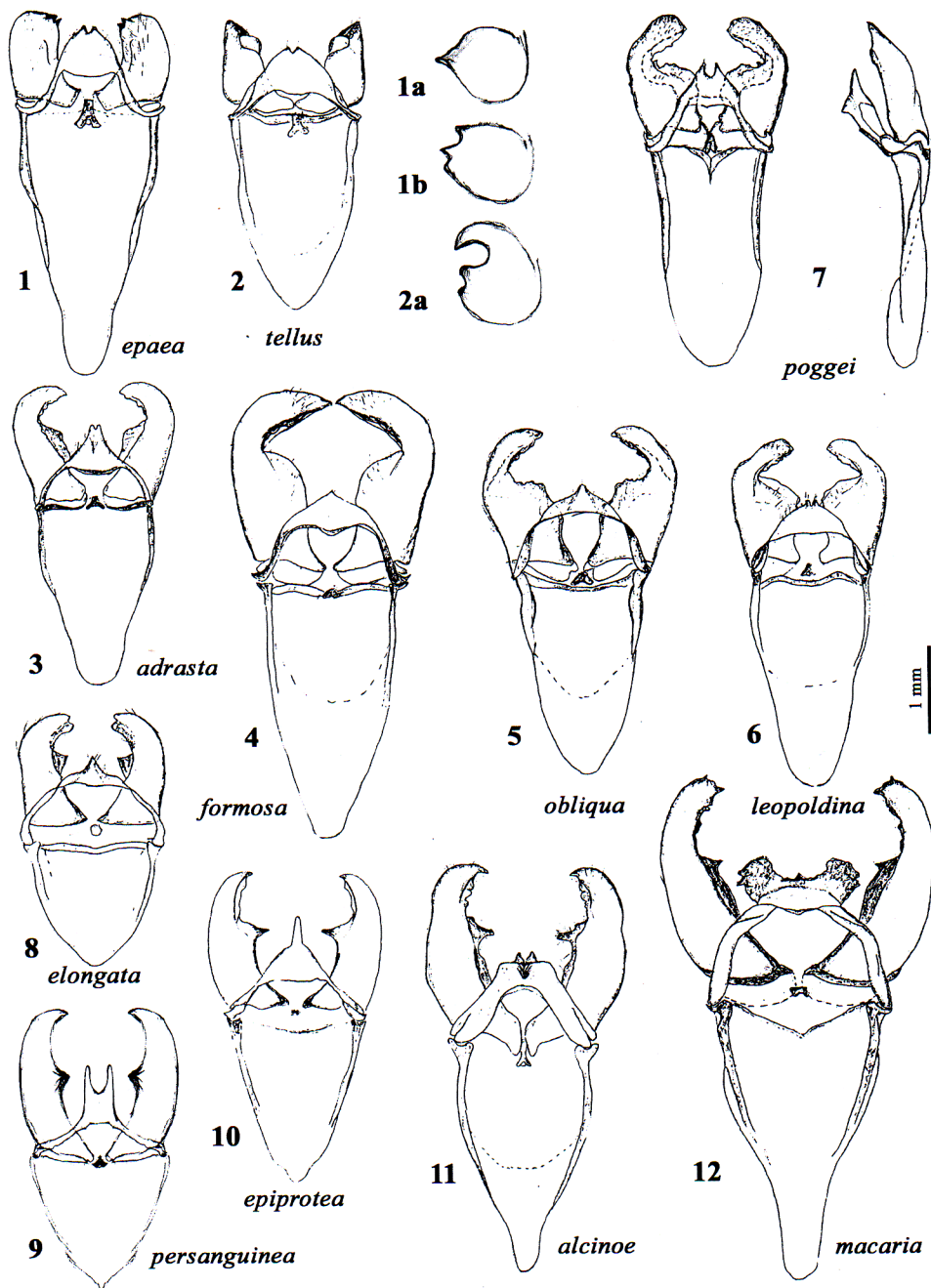
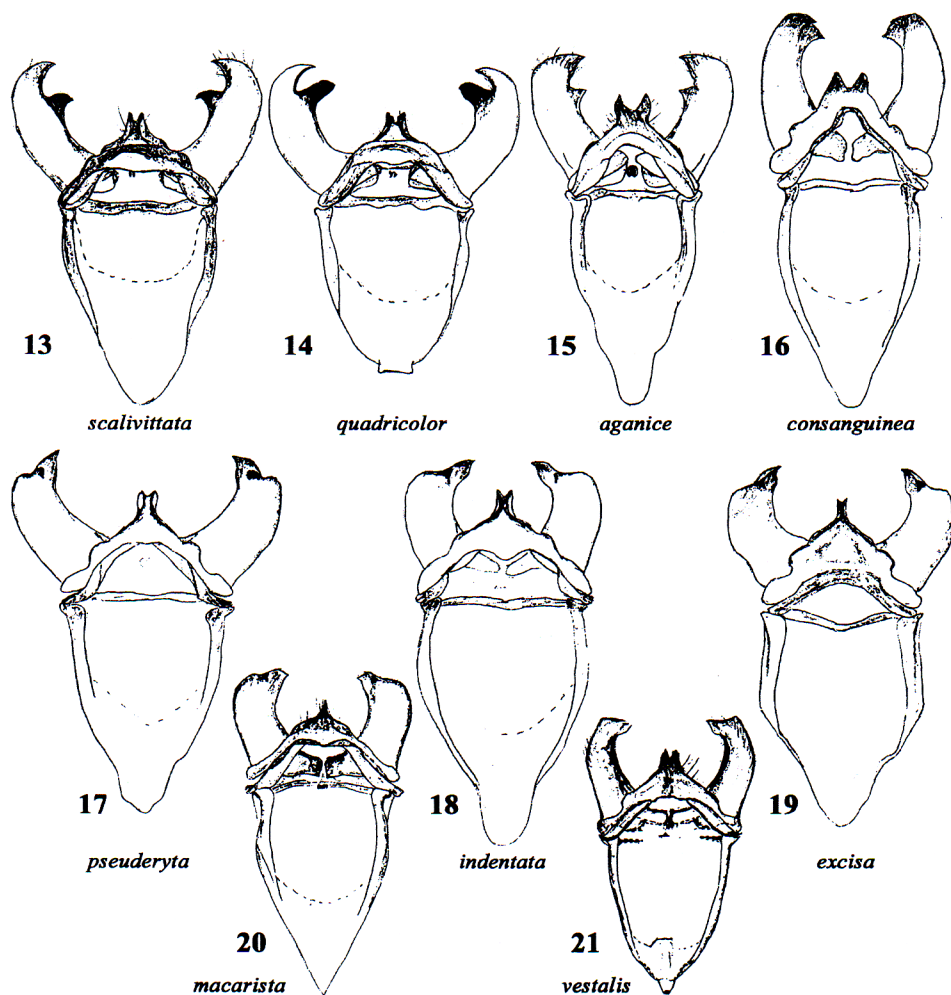


Fig. 1 à 12. — *Acraea*, groupe "epaea", génitalia ♂, vues dorsales et une vue de profil en 7, *A. poggei*. — 1a, *A. epitellus*, extrémité de la valve droite en vue arrière; — 1b, *A. epaea*, idem; — 2a, *A. tellus*, idem.

Fig. 13 à 21. – *Acraea*, groupe "epaea", génitalia  $\delta$  (suite).

D'autres caractères d'habitus apparaissent *a posteriori* de l'analyse cladistique, sans être suffisamment nets et définissables pour être utilisés lors de celle-ci. En revanche, des formes extrêmement semblables se trouvent phylogénétiquement éloignées du fait des caractères génitaux (comme par exemple *A. kivuensis* et *A. macarista*).

**Génitalia  $\delta$ .** – Ce sont évidemment les organes qui ont fourni le plus de caractères utilisables pour cette étude phylogénétique au niveau des espèces dans un groupe relativement restreint, les *Acraea* (*Acraea*) étant un phylum dynamique pour de telles innovations morphologiques. Dans l'ensemble, les génitalia dans le groupe "epaea" sont caractérisés par un pénis long, effilé, avec un *caecum penis* à peine renflé, non bifide; un uncus en revanche très souvent bifide (c'est une tendance du groupe, pas un caractère de base; c'est par ailleurs un caractère variable chez plusieurs espèces); des valves aplaties dans le plan frontal avec une dent interne apicale. La juxta n'est pas différenciée, le bloc vinculum-saccus très développé (d'un

peu plus long à trois fois plus long que l'ensemble tégumen-uncus) et massif selon le plan de base des *Acraea*. Curieusement ces relativement grands papillons ont des génitalia proportionnellement plutôt petits de taille générale.

La démarche a consisté à rechercher l'espèce-sœur de chaque taxon du groupe afin de constituer de plus petits groupes. Ainsi, par exemple, *Acraea excisa* et *A. pseudeuryta* ont des génitalia mâles très similaires, et les caractères particuliers qu'ils partagent, et qui ne sont pas trouvés chez les autres espèces, sont nécessairement des synapomorphies. Cette opération, répétée et élargie de proche en proche, nous a permis de constituer cinq sous-groupes dans le groupe "epaea". Comme d'habitude, ces sous-groupes portent le nom de l'espèce incluse la plus représentative, qui est souvent la plus anciennement décrite et la plus commune.

1°) Le sous-groupe "epaea s. s.", aux valves courtes et massives, dépassant à peine l'uncus, à la pointe légèrement double, et le vinculum trois fois plus long, caractères très évolués chez ces espèces à l'habitus jugé ancestral ; nous considérons quatre espèces dans ce groupe (Pierre & Bernaud, en préparation) : *epitellus*, *epaea*, *tellus* et *schuboltzi*.

Les autres espèces, formant traditionnellement le groupe "umbra" des auteurs, par opposition au groupe "epaea s. s.", ont des valves bien plus grandes, deux fois au moins la longueur du tégumen + uncus, et plus plates. La crête ventrale du bord interne est développée soit en un gros lobe proximal dans le premier sous-groupe qui suit ("poggei"), soit en une forte dent médiane, de plus en plus apicale et petite selon un apparent morphocline, surtout dans les sous-groupes "aganice+vestalis".

2°) Le sous-groupe "poggei" : *leopoldina* et *poggei* ont des génitalia fort semblables caractérisés par des valves avec une base très large et forte du côté interne, et un apex mince faisant un angle droit vers l'intérieur ; l'uncus a une pointe double ; *formosa* et *obliqua* (uncus simple !) se rattachent à l'évidence au même schéma auquel adhère également *adrasta*, bien que les caractères particuliers soient moins remarquables chez ce dernier.

3°) Le sous-groupe "umbra", avec les espèces proches déjà citées ci-dessus, *macaria* et *alcinoe*, ainsi qu'*epiprotea*, *persanguinea* et *elongata*, présente des valves relativement allongées, en arc de cercle, en forme de serpe pointue, peu recourbée, avec, vers le tiers apical, une dent interne partant du bord ventral de la face interne très étroite, la valve étant fort mince. Entre cette dent et l'apex, ce bord interne est cranté. Sauf *elongata*, ces espèces ont un uncus diversement bifide ; très développé, élargi et divergent chez *umbra* et *macaria*.

4°) Le sous-groupe "aganice" : la valve de cette espèce présente, comme chez *quadricolor* et *scalivittata*, très proches, une pointe interne ventrale, plus ou moins subapicale, fortement orientée vers le bas ; chez *consanguinea*, la forte pointe ventro-apicale interne semble en être l'homologue. Les branches latérales du tégumen sont plus fortes, plus larges que chez les espèces précédentes, un uncus bifide comprimé latéralement et très épais dorso-ventralement.

5°) Le sous-groupe "vestalis" semble en fait une branche dérivée du précédent ; en effet, les valves se terminent également par une pointe apicale, dorsale et très réduite, et une autre pointe orientée ventralement mais située aussi à l'extrémité de la valve, juste au-dessous de la précédente, faisant comme une petite fourche, très petite chez *vestalis*, plus grosse chez *pseudeuryta*, *excisa*, *indentata* et *macarista*, très proches. Ces espèces présentent aussi un tégumen plus large et un uncus finement bifide, très comprimé latéralement.

**Génitalia** ♀. – Comme signalé précédemment, le stérigma chez les Acrées du groupe *epaea* est plus ou moins soudé au 7<sup>e</sup> sternite, et l'orifice de copulation est en position antérieure, enfoncé dans ce sternite, tendance générale aux *Acraea* des clades II.4 et II.5.

1°) Ceux du complexe *epaea s. s.* se distinguent aussitôt des ceux des autres espèces du groupe par plusieurs caractères. Le sternite 7 en forme de V ou de U embrasse effectivement

le stérigma sans l'inclure, celui-ci forme une cupule ouverte vers l'arrière au fond de laquelle s'ouvre l'ostium bursae non directement visible ventralement comme chez les autres espèces de "*Planema*". La bourse copulatrice porte deux paires de signa (ou signums), synapomorphie remarquable de ce clade II.5, mais ici la paire encadrant le débouché du ductus bursae est bien plus développée que chez tous les autres Bematistes.

2°) Dans le sous-groupe "*poggei*", le stérigma forme en son centre un disque ou un ovale bien orienté ventralement et donc bien visible, étroitement inclus et soudé antérieurement au 7<sup>e</sup> sternite, avec un rebord latéral recouvrant un rétrécissement postérieur correspondant vraisemblablement à la zone de pincement du stérigma femelle par la pointe apicale des valves des mâles lors de la copulation. On voit bien l'ostium bursae, ainsi que le ductus, bien sclérifié, mais un peu moins postérieurement, lui donnant une forme de haricot déporté sur la gauche, comme chez tous les Acrées du sous-genre nominatif.

3°) On retrouve le même schéma dans les espèces du sous-groupe "*umbra*" avec des variantes spécifiques; en particulier, chez *elongata*, *persanguinea* et *epiprotea*, le disque est surélevé, formant une petite colonne; chez *umbra* et *macaria*, il est ovale, très large, sans doute en corrélation avec l'uncus, très fortement bifide des mâles de ces espèces, qui doit s'insinuer sous ce disque, par l'arrière, lors de l'accouplement.

4°) Dans l'ensemble *aganice* + *vestalis*, le disque central du stérigma s'ouvre largement vers l'arrière, le rétrécissement n'étant plus marqué. Ce disque est enfoncé dans une concavité du 7<sup>e</sup> sternite, surtout vers l'avant, ce qui conduit à un ostium bursae nettement orienté antérieurement. La pénétration du pénis lors du coït ne semble pas aisée dans ces conditions... De plus, bonne synapomorphie pour cet ensemble, le stérigma s'élargit latéralement vers l'arrière par deux larges plages.

Hormis ce dernier caractère, force est de constater que l'examen des génitalia femelles, s'il corrobore les regroupements effectués grâce aux caractères présentés par les organes génitaux mâles, ne nous ont guère apporté de bonnes synapomorphies éclairant la phylogénie des *Acraea* du groupe II.5, d'*epaea*. Leur observation et leur analyse ne sont pas aussi aisées que chez les mâles, leur structure étant moins variée et moins nette. On gagne à examiner le stérigma en place sans dissection afin de mieux appréhender sa structure; cela nécessite d'ôter le sphragis déposé par le mâle lors du coït, rares étant les femelles récoltées vierges. En effet, dans les populations, les mâles éclosent souvent en premier et peuvent se précipiter sur les femelles puissamment odorantes dès leur émergence.

**Le sphragis** des ex-Bematistes, ou "*Planema*" (comme on les a nommés pendant près d'un siècle, de 1848 à bien plus tard que 1935), est caractéristique du groupe (PIERRE, 1985b). Il est écailleux, la substance constitutive du sphragis, produite par les glandes accessoires du mâle et émise par le pénis pendant et après l'accouplement, englue des écailles spécialement implantées dans la membrane intersegmentaire 8-9 chez le mâle, d'une part ventralement, au-dessus du sternite 8, d'autre part dorso-latéralement, correspondant à la membrane du tergite 8; du fait de la position des abdomens ♂ et ♀ durant la copulation, les premières donnent la plaque antérieure du sphragis, les secondes forment soit un bandeau postéro-latéral au stérigma qui est coiffé de la plaque précédente (sphragis du groupe *epaea s. s.*), soit deux plaques latéro-postérieures, reliées par pont médian, ce qui donne le sphragis à trois pans classique des Bematistes (PIERRE, l. c. : 395, fig. 9). Dans le sous-groupe *poggei*, les trois pans ne se rejoignent pas au sommet qui reste ouvert. Dans les autres sous-groupes, la plaque antérieure est souvent dressée et fort longue. Notons que sur ces plaques les écailles bien rangées se présentent par leur pédicelle.

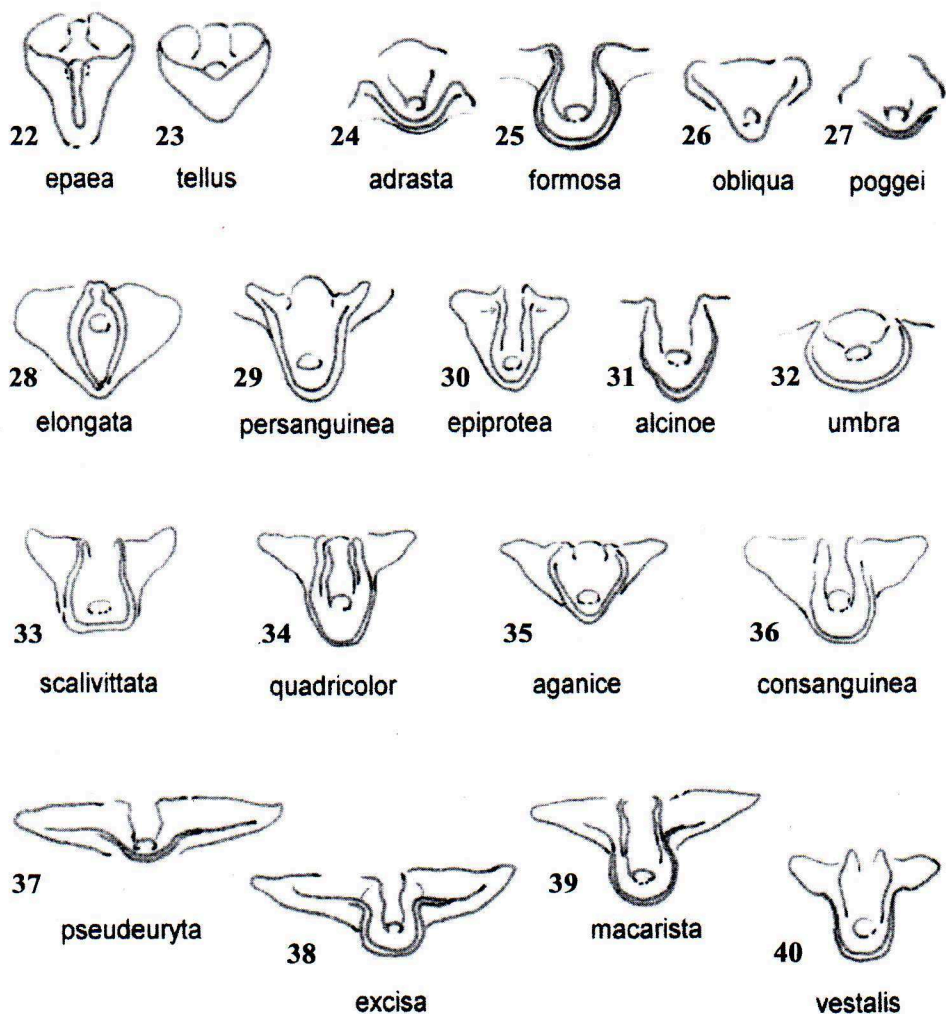


Fig. 22 à 40. — *Acraea*, groupe "epaea", génitalia ♀.

**Les premiers états** des 25 espèces étudiées ici ne sont plus ou moins bien connus que pour une dizaine d'entre elles. Il est prématuré dans ces conditions d'utiliser les caractères en découlant. Les chenilles de *A. epaea* sont orange; les larves des autres espèces de son sous-groupe sont encore inconnues. Celles de *A. alcinoe*, *umbra*, *macaria*, *consanguinea*, *macarista*, *obliqua*, ... sont rouge lie-de-vin assez vif, tandis que celles d'*epiprotea*, *aganice*, *vestalis* seraient plutôt blanches.

Les pontes sont habituellement en plaque, comme chez les *Acraea* du clade-frère II. 4 (groupes de *zetes* et de *neobule*), c'est le cas des *Acraea epaea*, *aganice*, ... Cependant certaines espèces (*alcinoe*, trois niveaux bien ordonnés, *obliqua*, ...) font des pontes en tas, ce qui serait une réversion, ce comportement étant considéré comme plésiomorphe chez les *Acraea*. Mais, ces pontes en tas peuvent être en fait très élaborées, en pyramide parfaite comme chez *consanguinea*.



**Les plantes-hôtes** des chenilles sont exclusivement des Violales : Violacées (*Rinorea*), Passifloracées (*Adenia*, *Passiflora* importées, *Tryphostemma* et *Barteria barteri* pour les *Acraea consanguinea*, *epiprotea*, *alcinoe* ... cette plante est par ailleurs connue pour être une plante nourricière de *A. zetes*), Flacourtiacées (*Lindackeria*). Mais aussi des Vitacées (*Vitis sp.*) (Rosales) ont été signalées, ce qui paraît assez surprenant.

Arrivés à ce point de l'étude des caractères des 25 espèces d'*Acraea* du groupe "*epaea*", nous pouvons proposer pour ce clade admis monophylétique une hypothèse des relations de parenté entre ces espèces (tabl. I).

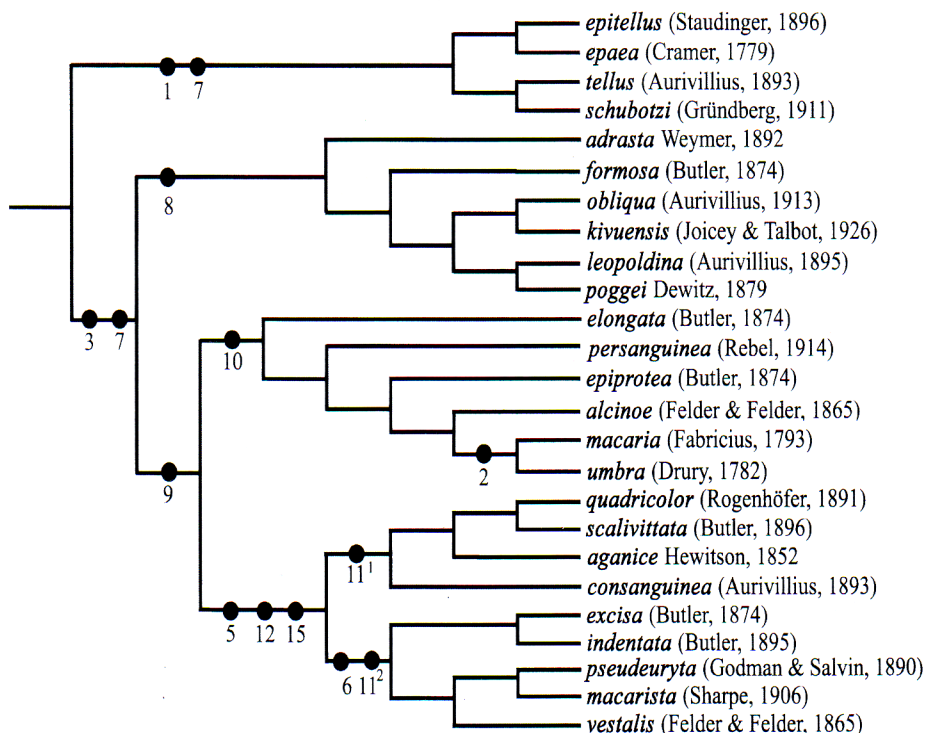


Tableau I. – Hypothèse phylogénétique des *Acraea* du clade II. 5, groupe "*epaea*".

#### ETUDE PHYLOGÉNÉTIQUE DU GROUPE *EPAEA*

Nous avons obtenu la configuration phylogénétique ci-dessus par des raisonnements hennigiens, par des déductions logiques découlant de l'observation et de l'analyse des caractères de nos papillons. Seules les synapomorphies importantes ont été placées dans cet arbre. D'autres, signalées ci-dessus au cours de l'analyse des caractères, ont été omises ici.

L'interprétation faite de l'extrémité des valves de *A. vestalis*, qui n'est guère appuyée par l'allure générale des génitalia, ni par l'habitus de l'espèce, ne nous était pas apparue de prime abord et, encore maintenant, ne nous semble pas totalement satisfaisante. Une analyse moléculaire pour compléter cette analyse morphologique est vivement requise.

Nous avons souhaité comparer notre hypothèse avec un cladogramme résultant du traitement par un logiciel de cladistique de la matrice suivante établie avec les mêmes caractères dont la liste est donnée ci-dessous.

**Liste des caractères** (le caractère 0 recouvre les synapomorphies connues du clade II.5 (Pierre, 1987))

A l'aile antérieure :

1. – absence (0) ou présence (1) d'une plage claire médio-anale ;
2. – base de l'espace 3 noir (0) ou clair (1) chez le mâle ;
3. – bande transversale du milieu du bord costal vers le tornus : sans (0), noire (1) ou claire (2).

Génitalia ♂ :

4. – uncus, simple (0), ou bifide (1) ;
5. – pointes de l'uncus brèves et ténues (0) ou fortes (1) ;
6. – pointes de l'uncus ± tronconiques (0) ou plus hautes, comprimées latéralement (1) ;
7. – valves, courtes, ne dépassant pas l'uncus (0), ou plus longues (1) ;
8. – valves non aplaties (0) ou aplaties, de largeur constante, plus ou moins amincies vers l'apex (1) ou coudées après une moitié basale forte, très élargie (2) ;
9. – valves sans (0) ou avec (1) une dent interne ventrale dans sa moitié distale ;
10. – valves longues avec une forte dent interne médiane (1) ou autre configuration (0) ;
11. – absence (0) ou présence d'une dent interne fortement orientée ventralement, en position sub-apicale (1) ou apicale (2) ;
12. – branches du tégumen minces ou larges (0/1).

Génitalia ♀ :

13. – ostium bursae orienté vers l'arrière (0) ou vers le ventre (1)
14. – stérigma en partie inclut dans le 7<sup>e</sup> sternite (0/1), voire complètement soudée au centre (2) ;
15. – stérigma s'étendant largement latéralement vers l'arrière (0/1).

Tableau II. – Matrices des caractères en fonctions des taxons terminaux réduits (en réunissant les espèces-sœurs incontestables).

Taxons \ Caractères	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Acraea satis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acraea neobule</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. adrasta</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1	2	0
<i>A. aganice</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	2	1
<i>A. alcinoe</i>	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	2	0
<i>A. consanguinea</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	2	1
<i>A. elongata</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	0
<i>A. epaea</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>A. epiprotea</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	2	0
<i>A. excisa</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	2	1
<i>A. formosa</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	2	0
<i>A. leopoldina</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1	2	0
<i>A. macarista</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	2	1
<i>A. obliqua</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	2	0
<i>A. persanguinea</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	2	0
<i>A. poggei</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	2	0
<i>A. pseudEURYTA</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	2	1
<i>A. quadricolor</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	2	1
<i>A. scalivittata</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	2	1
<i>A. tellus</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>A. umbra/macaria</i>	1	0	1	0	1	1	0	2	1	1	1	0	0	1	2	0
<i>A. vestalis</i>	1	0	0	0	1	1	1	2	1	1	0	2	1	1	2	1

Le traitement de cette matrice par le logiciel Paup, version 4.1, a fourni l'arbre suivant (tabl. III), mais seulement après y avoir supprimé le caractère 4, trop homoplasique. Le caractère 4, uncus simple ou bifide, est en effet un caractère labile dont la valeur phylogénétique n'est pas significative pour l'ensemble du groupe (on peut même trouver des

des formes individuelles ou des aberrations avec un uncus bifide dans une espèce où il est habituellement simple, comme par exemple, chez *A. epiprotea*). En revanche il peut suggérer des parentés à des niveaux plus terminaux, en appréciant plus finement la morphologie des branches de l'uncus, ce qui a été tenté (caractère 6 en particulier).

Tel qu'il est, l'arbre proposé par le logiciel va dans le même sens et conforte notre hypothèse phylogénétique, mais il est moins précis, le nombre des caractères *versus* nombre des taxa, étant insuffisant.

Le cladogramme présenté est un arbre de consensus de 12 arbres équiparcimonieux de 29 pas chacun, retenus sur un total de 20 arbres (indice de consistance = 0,58; indice de rétention = 0,81). Les valeurs de bootstrap sont indiqués sur les principales branches lorsqu'elles sont supérieures à 50 %.

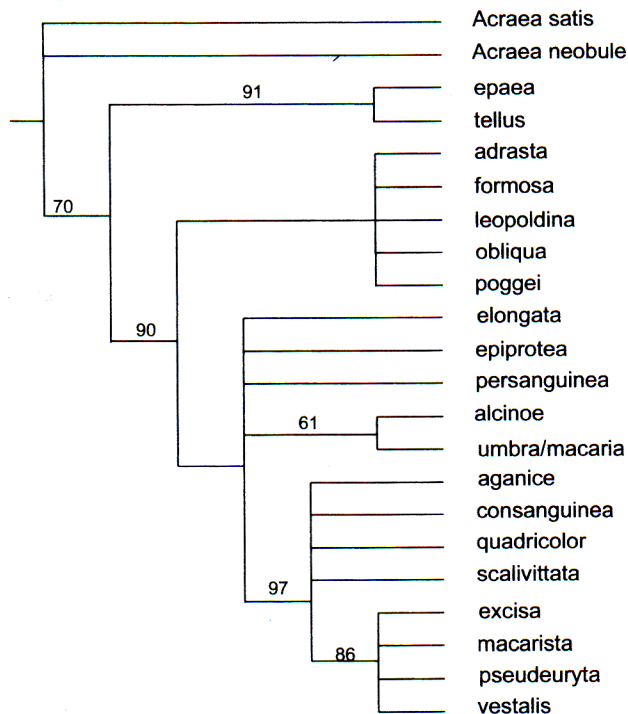


Tableau III. – Arbre de consensus obtenu pour les *Acraea* du groupe "epaea".

REMERCIEMENTS. – Ce travail, abordé il y a déjà longtemps, a été effectué indépendamment par l'un de nous (D. B.) et par un stagiaire de maîtrise qui travaillait avec l'autre auteur : Noël Guittou, qu'il soit remercié ! c'est à partir de ses dessins que les génitalia mâles ont été représentés. Ce n'est que maintenant que nous avons pu synthétiser les résultats de ces deux approches. Que Antoine Mantilleri et Catherine Cassildé soient remerciés pour leur aide très appréciable pour le traitement informatique, et Madame Claude Pierre pour toute son aide pour l'iconographie.

#### AUTEURS CITÉS

- AURIVILLIUS Chr., 1898. – *Rhopalocera Aethiopica*. *Kungliga Vetenskapsakademiens Handlingar*, Stockholm 31 (5), 561 p., 6 pl.  
— 1913. – In Seitz A., *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*, Stuttgart (2), 13, *Die Afrikanischen Tagfalter* [iii] + [x] + 614 p., 80 pl.

- DOUBLEDAY E., 1848. – In Doubleday E. & Westwood J.O., 1848, *The Genera of Diurnal Lepidoptera*, 1, 250 p. London.
- FABRICIUS J.C., 1807. – Die neueste Gattungs - Eintheilung der Schmetterlinge aus den Linnéischen Gattungen Papilio und Sphynx. In Illiger K., *Magazin für Insektenkunde*, 6: 277-289.
- HEMMING F., 1967. – The generic names of the butterflies and their type-species (Lepidoptera: Rhopalocera). *Bulletin of the British Museum (Natural History)* (Entomology), London, suppl. 9, 509 p.
- HENNING G. A., 1992-3. – Phylogenetic notes on the African species of the subfamily Acraeinae. Part 1 (Lepidoptera: Nymphalidae). *Metamorphosis*, 1992, 3, 3: 100-114; part 2, 1993, 4, 1: 5-18; part 3, 1993, 4, 2: 53-68
- HÜBNER J., 1816-1826. – *Verzeichniss bekannter Schmettlinge*. Augsburg, 431 + 72 p.
- MABILLE P., 1887. – Histoire naturelle des Lépidoptères, in Grandidier A., *Histoire Physique, Naturelle et politique de Madagascar*, 18: I - V, 364 p.
- PIERRE J., 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.
- 1983. – *Systématique évolutive, cladistique et mimétisme chez les Lépidoptères du genre Acraea (Nymphalides)*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Paris VI, Résumé dans *Bulletin d'Information du Muséum*, n° 33, 1983: 44-49.
- 1985. – Morphologie comparée de l'appareil génital mâle des Acraeinae (Lepidoptera Nymphalidae). *Annales de la Société entomologique de France* (N. S.), 21 (4): 381-391.
- 1985. – Le sphragis chez les Acraeinae (Lepidoptera Nymphalidae). *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.), 21 (4): 393-398.
- 1986. – Morphologie comparée de l'appareil génital femelle des Acraeinae (Lepidoptera Nymphalidae). *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.), 22 (1): 53-65.
- 1987. – Systématique cladistique chez les *Acraea* (Lepidoptera Nymphalidae). *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.), 23 (1): 11-27.
- SCUDDER S. H., 1875. – Historical sketch of the generic names proposed for butterflies: a contribution to systematic nomenclature. *Proceedings of the american academy of arts and sciences*, 10: 91-293.
- SYLVA-BRANDÃO K. L., WALHBERG N., FRANCINI R. B., AZEREDO-ESPIN A.-M. L., BROWN Jr K. S., PALUCH M., LEES D. C. & FREITAS A. V. L., 2008. – Phylogenetic relationships of butterflies of the tribe Acraeini (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae<sup>o</sup>) and the evolution of host plant use. *Molecular phylogenetics and Evolution*, 46: 515-531.