

POLYMORPHISME ET MIMÉTISME  
 CHEZ DEUX ESPÈCES JUMELLES,  
*ACRAEA ENCEDON* ET *ACRAEA ENCEDANA*  
 [LEP. ACRAEIDAE]

PAR

J. PIERRE

La découverte d'*Acraea encedana* PIERRE, espèce jumelle d'*Acraea encedon* LINNÉ (PIERRE, 1976), nécessite la révision de l'ensemble polymorphique de ces *dual-species* (PRYER, 1886) jusqu'à présent confondues.

La nomenclature du complexe « *encedon* » *s.l.*, considéré comme *ultra-species* (KIRIAKOFF, 1948), était déjà confuse lorsque LE DOUX (1931), multipliant les nouvelles formes, créa une situation inextricable. Le présent travail de Systématique Évolutive tend à éclaircir le problème taxonomique (où subsistent néanmoins quelques points troubles, cf. p. 633) posé par ces papillons réputés mimétiques.

L'étude des collections du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris (M.N.H.N.), du British Museum, Natural History, à Londres (B.M.N.H.), du Musée royal de l'Afrique centrale à Tervuren, Belgique (M.R.A.C.) et du Museum University à Oxford (Oxf.) a permis par l'observation *in situ* des armures génitales ou après préparation des genitalia isolés de reconnaître les différentes morphes suivantes pour chacune des deux espèces (tableau I).

TABLEAU I  
 Nombre et localisation des morphes étudiées

	MNHN	BMNH	MRAC	Oxf.	Total
<i>Acraea encedon</i> L.					2514
mph. <i>encedon</i> L.	237	318	451	100	1106
/mph. <i>daira</i> G. & S.	95	337	95	50	577
mph. <i>lycia</i> F.	162	358	141	101	762
mph. <i>commixta</i> POULTON	3	44		3	50
ssp. <i>rathjensi</i> LE DOUX		19			19
<i>Acraea encedana</i> PIERRE					482
mph. <i>encedana</i> PIERRE	12	91	100	29	232
mph. <i>dairana</i> n.n.	1	37	4	6	47
mph. <i>alcippina</i> AURIV.	19	129	35	15	198

N.B. : Les chiffres indiquant les nombres d'exemplaires observés dans les différentes collections sont donnés à titre indicatif, ce qui me semble indispensable d'une part pour montrer l'importance du matériel ayant servi à cette étude et d'autre part pour donner une idée de la fréquence relative de ces papillons dans les collections. Ces

chiffres ne sont évidemment pas d'une grande précision et peuvent rapidement être modifiés à partir du moment où l'espèce est étudiée, à la suite de rangements, d'acquisitions et de nouvelles acquisitions.

#### DISTINCTION DES ESPÈCES JUMELLES

Les différences entre les genitalia ♂ des deux espèces portent : 1° sur l'uncus qui se termine en « bec d'aigle » chez *encedana* alors qu'il est régulièrement effilé chez *encedon*; 2° sur les valves dont l'extrémité, spatulée chez *encedana*, est précédée d'un léger étranglement que l'on ne trouve pas chez *encedon* (fig. I, A et 2, A); de plus, vues ventralement *in situ*, les valves

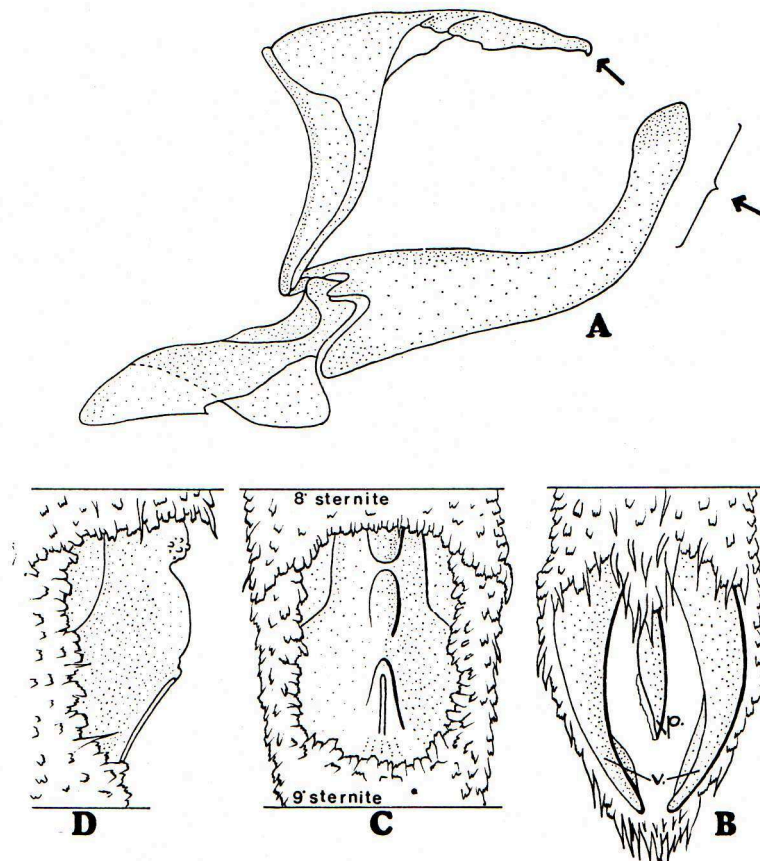


FIG. 1, armures génitales d'*Acraea encedana*. A : armure génitale ♂, vue latérale. — B : vue ventrale, *in situ*. — C : armure génitale ♀, vue ventrale *in situ*. — D : vue de profil, *in situ*.

sont, chez *encedana*, légèrement arquées, faisant apparaître entre elles un espace elliptique; elles sont subparallèles et accolées chez *encedon* (fig. 1, B et 2, B). Ces caractères sont assez subtils mais permettent une détermination sûre et, avec une certaine pratique, rapide malgré les variations individuelles. La seule vue de la pointe de l'uncus ou l'observation directe des valves avec une forte loupe permet une détermination immédiate.

Chez les femelles, la plaque abdominale présente également une différence suivant l'espèce : allongée chez *encedana* avec une crête longitudinale coupée par un sillon transversal, chez *encedon* cette pièce est globuleuse, le bord postérieur est abrupt et l'ouverture entre les lamelles anté- et post-vaginales est bien visible de profil (fig. 1, C et D; fig. 2, C et D).

La distinction des deux espèces d'après leurs habitus est pour certaines morphes impossible à faire avec certitude et il est peu surprenant que ces deux espèces aient été confondues. Bien que dans l'Ouest africain les morphes présentes soient fortement dissemblables et la distinction spécifique évidente.

*Acraea encedana* est généralement plus orangé, plus vif, les mâles sont légèrement plus grands (moyenne de longueur de l'aile : 29 mm au lieu de 27 mm chez *encedon*; les femelles ont la même taille moyenne : 31 mm). Les traits internervuraux de la marge de l'aile postérieure apparaissent rarement sur la face dorsale et ventralement sont toujours jaunes tandis que chez *encedon* ils varient du jaune au noir et apparaissent très souvent en sombre sur le dessus de l'aile.

Le caractère distinctif le plus évident entre les deux espèces jumelles réside dans les différences des premiers stades (GUILBOT & PIERRE, 1976). Les œufs sont pondus en amas serrés formés de deux ou trois épaisseurs chez *encedana* tandis que chez *encedon* tous sont fixés à même la feuille et sont régulièrement espacés. Les chenilles, semblables de forme et de dessins, diffèrent par la coloration, jaunâtre chez *encedana*, noire chez *encedon*. Les plantes nourricières sont différentes. *A. encedon* est connu pour vivre sur *Commelina* (FAWCETT, 1901), *C. benghalensis* en Ouganda (OWEN & CHANTERS, 1969), *C. diffusa* (= *nudiflora* L.) en Côte-d'Ivoire (PIERRE & VUATTOUX, à paraître). En fait, cette espèce semble accepter en élevage toutes les espèces de *Commelina*. Une femelle d'*A. encedana* a été observée, en Côte-d'Ivoire, pondant sur *Desmodium salicifolium* (POIR.) D.C., plante sur laquelle de nombreuses pontes de cette espèce ont été ensuite trouvées et élevées (mission PIERRE, 1975). OWEN & CHANTERS (1969) citent comme plante nourricière de *A. encedon* la légumineuse *Pseudarthria Hoockeri* WRIGHT & ARN., HUTCHINSON & DALZIEF (1958) précisent que cette plante se confond facilement avec *Desmodium salicifolium*. Sans doute OWEN & CHANTERS avaient-ils alors affaire non pas à *encedon*, mais à son espèce-jumelle *encedana* encore non distinguée. R. VUATTOUX, au Laboratoire d'Écologie Tropicale de Lamto (C.I.) a tenté d'élever, en vain, l'une et l'autre espèce sur *Pseudarthria Hoockeri*.

Ces deux *Acraea* fréquentent les mêmes biotopes, submarécageux ou fond de thalweg. En Côte-d'Ivoire (PIERRE) et en Ouganda (OWEN & CHANTERS, 1969) *A. encedon* se trouve souvent dans les rizières où les digues sont tapissées de *Commelina* : ces plantes sont favorisées par le fauchage



régulier de ces digues qui les épargne tout en détruisant les plantes plus hautes. Les sites habités par une population d'*A. encedana* où se trouve une association végétale comprenant aussi bien *Commelina* que *Desmodium salicifolium* conviennent également à *encedon*.

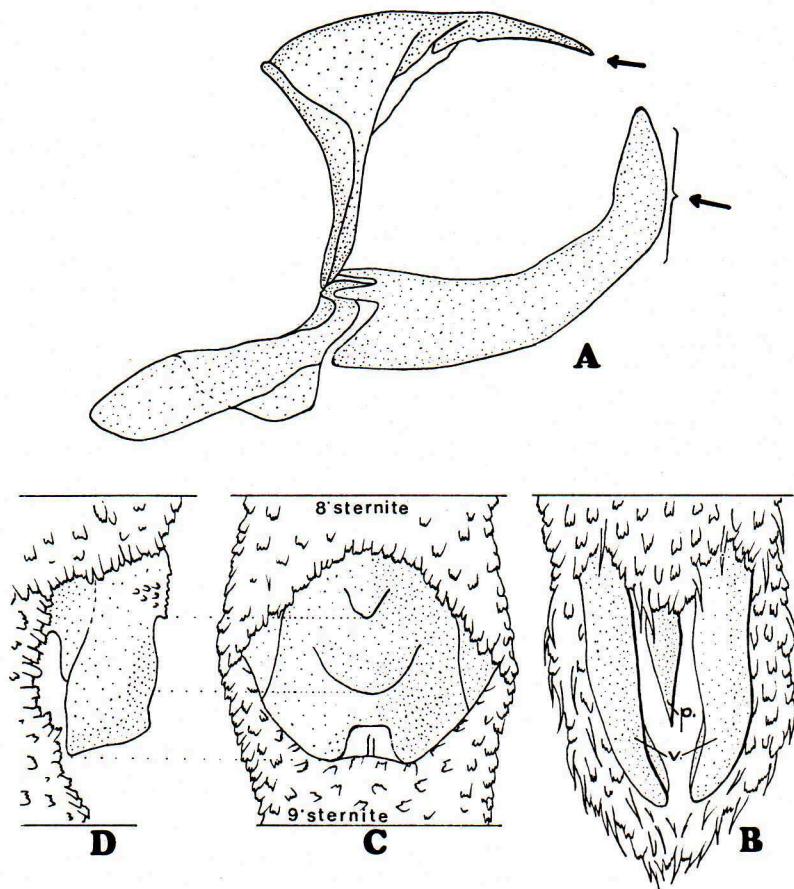


FIG. 2, armure génitale d'*Acraea encedon*. A : armure génitale ♂, vue latérale. — B : vue ventrale, *in situ*. — C : armure génitale ♀, vue ventrale *in situ*. — D : vue de profil, *in situ*.

Ces différentes données sur les premiers stades de ces dual-species sont des arguments décisifs pour leurs statuts spécifiques distincts.

La révision du complexe « *encedon* » de LE DOUX (1931) faisait également état de deux espèces confondues sous le nom *encedon* : *Acraea lycia* F. et *Acraea encedon* L., toutes deux représentant un polymorphisme strictement parallèle (tableau II).

TABLEAU II

Formes d'*A. encedon* et *A. lycia* (d'après LE DOUX)

<i>A. encedon</i>	<i>A. lycia</i>
f. <i>fulva</i>	f. <i>fulvoides</i>
f. <i>infuscatoides</i>	f. <i>infuscata</i>
f. <i>alcippina</i>	
f. <i>poultoni</i>	f. <i>commixta</i>
f. <i>encedon</i> (= <i>sganzini</i> )	f. <i>encedonoides</i>
f. <i>lycoides</i>	f. <i>lycia</i> , etc.
f. <i>daira</i> , etc.	

Cette classification des formes du complexe « *encedon* » est en contradiction totale avec les résultats de la présente étude pour laquelle les formes *alcippina* et *daira* appartiennent à des espèces distinctes; tous les exemplaires des formes à facies « *lycia* » : *lycoides*, *encedon* (= *sganzini*), *encedonoides*, font partie d'une seule et même espèce : *Acraea encedon*.

Les caractères spécifiques retenus par LE DOUX ont été minutieusement revus. Les armures génitales mâles disséquées par LE DOUX sur des exemplaires de la collection du British Museum (N.H.), et attribuées à l'une ou l'autre des espèces reconnues par l'auteur se révèlent appartenir toutes à l'espèce *encedon* ici définie.

Il apparaît donc que les différents caractères utilisés par LE DOUX sont inexistants ou sans valeur :

— le *saccus* (= *vinculum* + *carina* pour LE DOUX!) est une pièce très variable et les différences de formes qu'il présente n'ont pas d'intérêt systématique, le sillon qui marquerait la protubérance ventrale est un artéfact.

— la *juxta* (= *transtilla* pour LE DOUX!) ne présente pas deux formes, en croix et en demi-cercle, mais est subtriangulaire, le côté dorsal légèrement concave.

Par contre LE DOUX semble bien avoir distingué les deux sortes de plaques abdominales chez les femelles, mais il attribue la forme globuleuse à l'espèce de l'Ouest alors que ce caractère est celui des *A. encedon* ♀ qui se trouvent dans toute l'Afrique jusqu'à Madagascar et pour lui les plaques génitales allongées distingueraient l'espèce se trouvant partout en Afrique au Sud du Sahara alors que *A. encedana*, dont les femelles portent ce caractère est limité à l'Ouest et au Centre africain.

De plus, certains types femelles de LE DOUX présentent des genitalia contraires à sa diagnose! (par exemple le type de *A. encedon* f. *infuscatoides* et celui de *sganzini* BSDV. = *A. encedon* f. *encedon* ont la lamelle antévaginale ronde et globuleuse que LE DOUX attribue à *A. lycia*).

Dans sa révision du complexe « *encedon* », LE DOUX (1931) fait état de 16 formes pour *A. encedon* et de 6 formes pour *A. lycia*, soit 22 formes dont 11 décrites par lui-même. Dans la révision qui suit, toutes ces formes seront reprises et discutées.

Le complexe « *encedon* » comprend, outre les espèces jumelles *encedon* et *encedana*, l'espèce *Acraea necoda* HEWITSON (1861) auparavant considérée

comme forme ou sous-espèce. *Acraea encedon* est une espèce polytypique : la sous-espèce *rathjensi* LE DOUX (1933) est également traitée ci-après.

### I. — *Acraea encedon* L.

Cette espèce d'*Acraea* est très commune partout en Afrique au sud du Sahara jusqu'à Madagascar. C'est l'une des trois plus nombreuses dans les collections.

La morphe fondamentale semble bien être la forme brun-orangé et depuis AURIVILLIUS (1881) le terme *encedon* lui est couramment appliqué bien que le type linnéen ait disparu. Néanmoins pour LE DOUX (1931) (et il semble que seul VAN SON, 1963, l'ai suivi), le type de LINNÉ devait être jaune (*flavis*) et, par conséquent, de la forme *sganzini* BSDV. En fait, *encedon* varie d'un brun foncé à un brun orangé très clair, *sganzini* est jaunâtre plus ou moins foncé. Les deux teintes se recoupent dans leur variation et sont l'une et l'autre aussi éloignée du jaune franc caractéristique des nombreux papillons que LINNÉ qualifie de « *flavis* ». Par ailleurs, ayant vu au British Museum (N.H.) le type de *Acraea terpsicore* (= *violae* F.) orangé clair terne décrit comme « *flavis* » par LINNÉ, je pense que *encedon* peut avoir été parcellément jugé. L'interprétation pointilleuse de LE DOUX semble donc sujette à caution et présente le grave inconvénient de bouleverser l'usage courant, mettant la confusion dans la nomenclature déjà bien complexe de cette espèce. Je ne le suivrai donc pas dans ses conclusions bibliographiques.

*Acraea encedon* est une espèce très variable présentant deux types de motifs alaires suivant que l'apex est noir avec une bande subapicale oblique blanche ou que l'apex et la bande subapicale sont presque indistincts de la teinte de fond (variation parallèle à celle que l'on observe chez de nombreux Rhopalocères, tels *Hypolimnas misippus* L. ou *Danaus chrysippus* L.).

#### TABLEAU DES FORMES d'*Acraea encedon* L.

- |   |                       |
|---|-----------------------|
| 1) Apex noir, bande subapicale très claire                            |                       |
| — teinte de fond brune orangée .....                                  | mph. <i>encedon</i>   |
| — teinte de fond blanche à jaune .....                                | mph. <i>lycia</i>     |
| — teinte de fond orangée (aile ant.)<br>et blanche (aile post.) ..... | mph. <i>commista</i>  |
| 2) Apex, bande subapicale concolores                                  |                       |
| — teinte de fond jaune orangé .....                                   | mph. <i>daira</i>     |
| — teinte de fond rouge brique .....                                   | ssp. <i>rathjensi</i> |

La plupart de ces formes présentent des variations foncées, « fumées », principalement aux ailes antérieures.

La morphe *encedon* L. occupe tout l'aréotype (fig. 5, carte I) de l'espèce mais semble fort rare dans l'Ouest africain. La coloration brun-orangé qui caractérise cette morphe varie de l'orange vif au brun terne fumé jusqu'à devenir gris foncé. La bande subapicale souvent bien blanche peut être jaunâtre et même parfois concolore avec la teinte de fond.



*Infuscata* STAUDINGER (1885) est une variété individuelle d'*encedon*, mâle de petite taille brun-gris fumé, bande subapicale peu marquée, l'apex à peine plus foncé, il représente une transition vers la morphe *daira*. *Encendonoides* LE DOUX (1931) ne se distingue pas de la morphe *encedon*. *Perradiata* LE CERF (1927) est une aberration mélanique de cette même morphe. *Fulva* DOUBLEDAY, HEWITSON & WESTWOOD (1848) est une variation individuelle orange vif particulièrement proche du type *A. encedana*. *Fulvoides* LE DOUX (1931) est un *encedon* orangé terne. Les rares exemplaires d'*encedon* de l'Ouest africain sont plutôt brun terne.

La morphe *daira* G. & S. est plus étroitement localisée dans l'Est africain jusqu'au Katanga, d'Addis-Abeba (Éthiopie) à Lourenço Marques (Mozambique) (fig. 5, carte II). Cette morphe semble plus homogène que les autres. La couleur de fond varie un peu, de l'orange clair au brun-orange, le système apical est confondu plus ou moins parfaitement avec le fond de l'aile. Curieusement, le type *daira* GOLDMAN & SALVIN (1884), pourtant caractéristique de la morphe, est originaire du Nigéria. *Usagarae* VUILLOT (1891) est un synonyme de *daira* dont le type a une origine bien plus caractéristique (Zanzibar).

La morphe *lycia* FAB. (= *braunei* STAUDINGER, 1885 = *lycoides* LE DOUX, 1931) est la plus largement répartie en Afrique, de la Gambie, à l'Ouest, jusqu'à Madagascar (fig. 5, carte III). Elle se caractérise par la teinte de fond de l'aile blanc pur ou blanchâtre, ce qui la distingue classiquement de la forme *sganzini* BOISDUVAL, qui est jaunâtre clair à ocre jaune foncé. En fait la variation de teinte entre ces deux formes, du blanc pur au jaune foncé est continue : les graphiques (fig. 3, I et II) ont été obtenus en rangeant les *lycia-sganzini* des collections du M.N.H.N. et du B.M.N.H. en six classes définies par rapport à six individus de référence : I = « *lycia* » blanc pur, II = « *lycia* » blanc crème, III = « intermédiaire » blanc-jaune, IV = « *sganzini* » jaunâtre, V = « *sganzini* » ocre jaune clair, VI = « *sganzini* » ocre jaune fumé. D'après ces graphiques, il est net que la variation

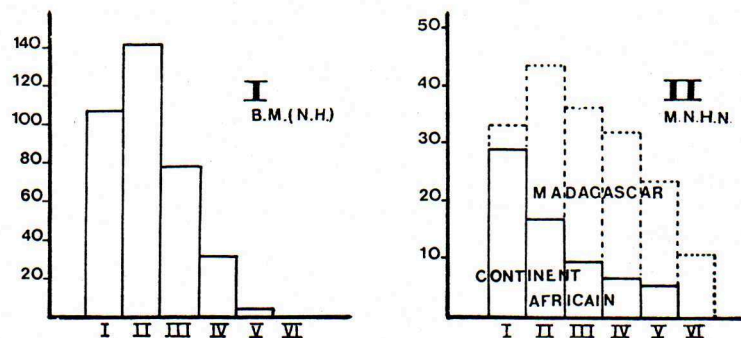


FIG. 3, répartition des individus de la morphe *lycia* de la collection du British Museum (N.H.) : I, et de celle du Muséum national d'Histoire naturelle : II, en six classes de coloration définies par 6 individus de référence à teinte de fond variant du blanc pur (classe I) à ocre jaune fumé (classe VI).

de teinte est d'allure continue, la courbe de variation est unimodale. Pratiquement, on ne peut donc distinguer deux formes, *lycia* et *sganzini*. Théoriquement, une telle distinction est purement arbitraire et sans aucune utilité en systématique évolutive. D'après BERNARDI (1958), une morphé est une forme stable et fréquente. *Lycia* et *sganzini* n'étant pas assez stables pour être départagés ne sauraient être considérés comme deux morphes distinctes. Ce « polymorphisme diffus » selon l'expression de COUTAGNE ne doit pas être confondu avec le vrai polymorphisme comme le fait pertinemment remarquer BERNARDI (1974, p. 131). Ce cas rejoint celui de *Danaus chrysippus* forme *aegyptius* et forme *liboria* (PIERRE, 1973, 1974 a) pour lesquels était décrit un cline, sans doute génétique, *liboria-aegyptius* : variation géographique de l'extension des espaces blancs de l'aile antérieure entre Madagascar (maximum de l'extension) et l'Éthiopie (minimum). L'étude de la variation géographique de la teinte dans la morphé *lycia* a été également tentée malgré le petit nombre d'individus : un cline *lycia-sganzini* se dessine, curieusement similaire au précédent, entre Madagascar et l'Ouest africain. La coloration moyenne a été rapidement calculée pour des lots d'individus suffisamment importants grossièrement localisés tels qu'ils sont regroupés dans les boîtes de collections (cf. tableau n° III); les moyennes ainsi obtenues, donc forcément approximatives, ont été reportées sur une carte (fig. 4).

TABLEAU III

Lot n°	Origine	Coll.	Nombre d'individus	Classe moy. pour la teinte
1	Madagascar	MNHN	114	x = 3,5
2	Afrique du Sud	BMNH (Tring)	37	2,8
3	Afr. Sud, Tanzanie	BMNH	43	2,5
4	Ouganda, Zaïre Est, Zanzibar	BMNH	14	2
5	Tanzanie, Katanga, Malawi	BMNH (Tring)	25	2
6	Kenia, Ouganda	BMNH (Tring)	95	2,1
7	Soudan, R.C.A., Éthiopie	BMNH	37	1,8
8	Afr. Ouest et Centre	BMNH (Tring)	43	1,7
9	Afr. Ouest (S.L., Nig., Cam.)	BMNH	36	1,2
10	Afr. Ouest (S.L., C.I., Guin.)	MNHN	23	1,2
	Ensemble continent afr. sans Madag.	MNHN	66	2,1
	— — — — —	BMNH + Tring	350	2,1

Une étude génétique serait nécessaire pour approfondir ce problème. Il se pourrait que ce caractère de coloration soit déterminé par de nombreux gènes, les uns que l'on peut dire « minorants » pour la couleur jaune, les autres « majorants » et dont les combinaisons produiraient cette variation d'allure continue avec une répartition géographique progressive de la fréquence de ces facteurs.

La morphé *lycia* présente aussi des variétés mélanisantes : *fumosa* AURIVILLIUS (1928) dont l'aile antérieure est gris fumé (= « *suffused lycia* » OWEN 1969, fig. 3, 7); elle est presque noire chez *carbonaria* LE CERF (1927) (= « *melanic lycia* » OWEN 1969, fig. 3, 13), forme extrême. STRAND a décrit une variété plutôt exceptionnelle avec trois points noirs dans la cellule de l'aile postérieure : *ascrepticia* (1912); en fait ce caractère se retrouve également chez les autres morphes.



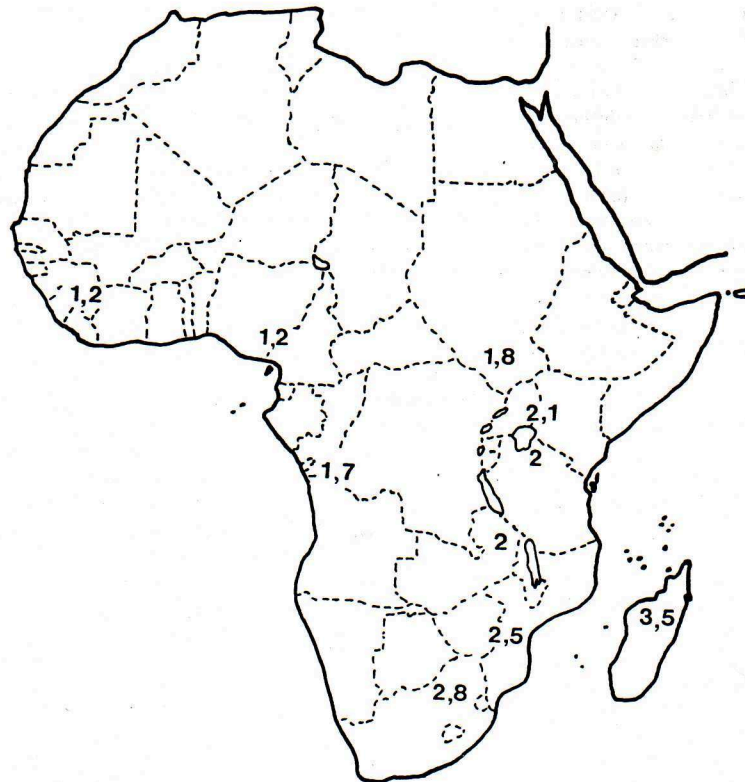


FIG. 4, variation géographique de la moyenne de coloration en fonction de six degrés de coloration, de blanc pur (1) à ocre jaune fumé (6), pour des lots d'exemplaires de collections géographiquement regroupés.

La morphé *commixta* POULTON (1913) (= *poultoni* LE DOUX, 1931) (= *nigeria* SCHULTZE, 1923) est bien moins fréquente que les autres, elle ne représente que 2 % dans les collections (*encedon* 44 %, *lycia* 31 %, *daira* 23 %). Elle se trouve au Nord de l'aérotpe de l'espèce, principalement dans l'Ouest africain et au Nord-Est : Ouganda, Soudan, Éthiopie (fig. 5, carte IV). Cette morphé est très variable comme s'il s'agissait d'une forme de transition ou d'une forme combinée, entre *lycia*, à qui elle ressemble pour l'aile postérieure, et *encedon* à qui elle ressemble pour l'aile antérieure. La teinte de la bande subapicale varie beaucoup entre le blanc et l'orangé (*auriantaca*, LE DOUX, 1931). L'aile antérieure peut être grise (*umbratalcippina*, LE DOUX, 1931).

L'étude génétique d'*Acraea encedon* permettrait d'avoir une meilleure compréhension des nombreuses formes de cette espèce. D'après les résultats

d'OWEN & CHANTERS (1971, a, b), on sait que la morphe *lycia* est récessive par rapport aux trois autres, il semble que *daira* domine *encedon*, le caractère « fumé » de l'aile antérieure serait également dominant, chez *lycia* tout au moins, sur la forme uniformément claire. En fait, il y a quatre groupes de caractères qui déterminent le polymorphisme de cette espèce : 1° caractère de l'apex (« *daira* »/« *encedon* »); 2° coloration des ailes (« *encedon* »/« *lycia* »); 3° teinte fumée (« teinte fumée »/« teinte claire »); 4° jaunissement des ailes (« *sganzini* »/« *lycia* »). Ces caractères sont sans doute multialléliques, surtout les trois derniers. Le faciès *commixta* est-il dû à une simple hétérozygotie pour les caractères 2 et 3 ou fait-il intervenir un facteur génétique particulier pour la coloration de l'aile postérieure?

L'étude d'une population d'*Acraea encedon* a été effectuée lors d'un séjour à la station d'Écologie Tropicale de Lamto, en Côte-d'Ivoire (x-xii-1975). Cette population est étroitement inféodée à un coin de rizière située à 5 km de Kotiéssou, le long du fleuve Bandama. La zone occupée est caractérisée par la présence *Commelina diffusa* sur les digues. Les *A. encedon* sont habituellement posés au pied des tiges de riz et n'apparaissent qu'avec le soleil. Ils volent alors très bas, à une cinquantaine de centimètres au-dessus du riz. Plusieurs couples appariés sont visibles. Quelques femelles volettent au ras des digues, allant d'une plante à l'autre, presque toujours des *Commelina*. Ce comportement peut durer, semble-t-il, une demi-heure. La phase suivante arrive brusquement, la femelle se pose sur une feuille, assez haute et dégagée, souvent la 2<sup>e</sup> ou 3<sup>e</sup> du sommet d'une tige et se place immédiatement au revers de cette feuille, l'extrémité de l'abdomen vers le pétiole. La ponte commence bientôt, la pointe abdominale est relevée entre chaque expulsion, puis se replace dans l'angle de deux œufs qui seront tous ainsi équidistants. La femelle déplace régulièrement son abdomen d'un bout à l'autre d'une ligne et le courbe davantage vers la pointe de la feuille pour la ligne suivante. Les pontes sont donc disposées suivant une ordonnance constante que l'on retrouve chez d'autres *Acraea* mais qui est différente chez *Acraea encedana* (voir p. 13). Elles comptent entre 50 et 200 œufs.

La population étudiée a été évaluée, par la méthode de capture, marquage et recapture à environ 800 individus. Les mâles représentent 37 % des captures ce qui semble indiquer un sex-ratio normal : les femelles volant plus lentement et au ras des digues s'offrent plus facilement au filet. La morphe *lycia* est fortement prédominante, papillons blancs, blancs crème, rarement jaunâtres : la moyenne est de 1,5 pour un échantillon de 36 captures, suivant le rangement par classes de coloration définies précédemment; 6 % de la population est de la morphe *commixta*, 1 % de la morphe *encedon*, ceux-ci sont plutôt petits, ternes et de teinte fumée, la bande subapicale est jaunâtre. Les *commixta* sont également ternes, l'aile postérieure est plus ou moins orangée à partir du bord costal.

N.B. : durant les séances de captures en vue d'évaluer la population d'*A. encedon*, un certain nombre d'*A. encedana* mph. *alcippina* furent également remarqués, individus de passage ou population ? : la plante nourricière n'a pas été repérée dans le voisinage immédiat de la rizière. Si comme OWEN & CHANTERS (1971a) nous avions considéré ces exemplaires comme étant des *A. encedon*, ils auraient représenté environ 3 % de la population.



La comparaison de ces résultats avec les chiffres donnés par OWEN & CHANTERS (1970) permet de conclure pour des populations de l'Afrique de l'Ouest :

- 1° Que partout la morphe *lycia* est fortement prédominante;
- 2° Que l'importance de la morphe *commixta* est assez variable (30 % à Newton, Sierra Leone);
- 3° Que la morphe *encedon* reste partout rare.

Une population d'*Acraea encedon* a également été observée à Libreville, Gabon, par D. FREICHE en 1972, sans doute aussi importante, elle ne comprend que des individus de la morphe *encedon*, également petits et ternes et d'une couleur de fond brun-orange foncé, la bande subapicale blanchâtre ou jaunâtre. Sur 103 captures, on compte 92 mâles et 11 femelles tous semblant fraîchement éclos; il est possible que les mâles, plus petits que les femelles, soient plus précoces.

La sous-espèce *Acraea encedon rathjensi* LE DOUX (1933) dont la morphologie alaire ressemble à celle de la morphe *daira*, est caractérisée par la teinte de fond rouge brique. Elle ne présente aucune différence dans la structure des armures génitales. Localisé au Yémen et à Aden, c'est, semble-t-il, le seul *Acraea* de cette région. Son étude sur le terrain (plante nourricière, premiers stades), son étude génétique (à comparer avec celle de *daira*) seraient particulièrement intéressantes.

## II. — *Acraea necoda* HEWITSON

Cette espèce ressemble bien à un individu défraîchi de la morphe *lycia* de *A. encedon*. Cependant le système apical est plus ou moins estompé, comme chez *daira*, les points de la ligne discale de l'aile postérieure sont allongés, barrant transversalement les espaces internervuraux, le fond de l'aile est peu écaillé, subtransparent, gris blanchâtre. Historiquement, ce papillon a eu une position systématique très controversée. Longtemps considéré comme une forme d'*A. encedon*, porté au rang de sous-espèce par LE DOUX (1931), *necoda* fut rendu à son statut spécifique par UNGEMACH (1932).

Étroitement localisé à la région d'Addis-Abeba, où il est très fréquent, *necoda* est néanmoins sympatrique d'*A. encedon* dont quelques rares prises (mph. *daira* et *lycia*) (LE DOUX, 1928) ont été faites dans les mêmes stations. P. ROUGEOT lors de ses missions en Éthiopie (1973 et 1975) a capturé un grand nombre de *necoda* à Addis-Abeba ainsi que plus au Sud (Dodola, 6000 m) (62 ♂, 26 ♀) et 1 *encedon* (lac Awassa). *A. necoda* est certainement une bonne espèce, apparemment d'altitude, dont il serait très intéressant d'étudier les premiers stades et la biologie. Les genitalia sont du même type que ceux d'*encedon*.

## III. — *Acraea encedana* PIERRE

De cette espèce, seule était jusqu'à présent distinguée la morphe assez commune *alcippina* qui était considérée comme une forme d'*encedon*. Néanmoins la morphe typique *encedana* est plus fréquente mais inséparable



de la morphe *encedon* de l'espèce jumelle. Le nouveau nom *encedana* rappelle la gemellarité des deux espèces et désigne bien la morphe sans doute fondamentale. De plus, il insiste sur l'existence de cette forme qui pourrait être confondue avec *A. encedon* mph. *encedon* et rester ignorée par rapport à la morphe *alcippina* plus remarquable.

Cette espèce *Acraea encedana* comprend trois morphes ayant chacune une correspondance chez *encedon* :

mph. <i>encedana</i> .....	mph. <i>encedon</i>
mph. <i>alcippina</i> .....	mph. <i>commixta</i>
mph. <i>dairana</i> .....	mph. <i>daira</i>

Un exemplaire de l'un de ces trois facies ne peut être attribué à l'une ou l'autre espèce sans examen préalable du genitalia. Certains caractères morphologiques permettent néanmoins, mais sans certitude, de présumer de son appartenance spécifique.

La morphe *encedana* PIERRE est répartie en Afrique centrale, en Ouganda (S.-O.) principalement, au Zaïre (Katanga) et jusqu'en Angola, à l'Est : au Kenia, en Tanzanie et au Malawi (fig. 6, carte V). Cette morphe orange vif plus ou moins rembrunie, est assez peu variable sauf dans la taille des points noirs de l'aile postérieure : le type de la forme *macropunctata* de LE DOUX que l'auteur attribue à l'espèce *A. encedon*, est en fait une variété individuelle de cette morphe.

La morphe *dairana* n.n., peu fréquente, se situe au cœur de l'aérotipe de l'espèce, c'est-à-dire autour du lac Victoria jusqu'à la frontière zaïroise (fig. 6, carte VI). La bordure discale sombre de la bande subapicale est souvent plus franche que chez *A. encedon* morphe *daira*. Parfois une zone diffuse blanchâtre apparaît dans la moitié anale de l'aile postérieure : f. *dairalcippa* LE DOUX 1923 et vraisemblablement, mais les pièces génitales du type sont détruites, f. *radiata* AURIV., 1905.

Holotype ♂ : Rutschuru Plain, 1-1908, R. Grauer — B.M. (N.H.).

Allotype ♀ : Uganda central, 1909, Ch. Alluaud — M.N.H.N.

Paratypes : B.M.N.H. : Uganda 16, Tanzanie 5, Kenia 1

M.R.A.C. : Uganda 1 ♀ Zaïre 2 ♂

Oxford : Uganda 6.

La morphe *alcippina* AURIV. occupe le Centre africain; au Nord du quatrième parallèle Sud et s'étend à l'Ouest jusqu'au Sénégal (Basse-Casamance) (fig. 6, carte VII). Elle représente donc seule l'espèce en Afrique de l'Ouest et du Centre-Ouest. Une variation des points noirs de l'aile postérieure est également visible chez cette morphe (f. *micropunctata* LE DOUX). On observe même des individus dont tous les points sont obsolètes. La teinte de fond orangé vif de l'aile antérieure varie peu sauf une aberration uniformément noire à l'aile antérieure (= ab. *anthracina* LE CERF, inédit) et quelques exemplaires (« *suffused alcippina* » OWEN, 1969, fig. 3, 5) dont les ailes antérieures sont marron à marron-gris.

Une population d'*Acraea encedana* a été étudiée à 3 km de Kotiéssou (Côte-d'Ivoire). Située à 1,5-2 km de la rizière occupée par *A. encedon*, cette population occupe un fond de thalweg, milieu secondaire où poussent *Desmodium salicifolium*, *Commelina* sp., etc. Des exemplaires d'*encedon* ont

été également observés dans ce site mais aucune ponte ne fut découverte. Il semble pourtant bien qu'il s'agisse là d'une autre population, fort petite, de *A. encedon* plutôt que d'individus de passage; en effet, aucun exemplaire n'a été observé entre les deux points (ce qui n'est pas le cas pour *encedana*).

Au total dans la région de Lamto, des *A. encedana* morph. *alcippina* ont été récoltés en 5 points : 3 ♂ ont été récoltés chacun isolément sur la piste de la station, en lisière de forêt de plateau; d'autres (2 ♂, 4 ♀) ont été récoltés dans la rizière au voisinage de la population d'*encedon* précédemment décrite et un échantillonnage (3 ♀, 5 ♂) a été fait dans la population, ici étudiée, de la route de Kotiéssou où furent observés ponte, larve, plante-nourricière.

Cette population d'*A. encedana*, tous de la morph. *alcippina*, est évaluée à une soixantaine d'individus (XII-1975) mais de nombreuses pontes ont été récoltées, 16 au total, au cours de deux brèves collectes à quelques jours d'intervalle. Une seule chenille (dernier stade) a été récoltée. Une femelle a été observée en train de pondre : le comportement diffère de ce qui a été vu chez *encedon* par les points suivants : une feuille étant choisie au sein du massif de *Desmodium salicifolium*, la femelle, posée au revers, ne se déplace pas systématiquement durant la ponte, ni ne relève son abdomen, pendant les œufs côte à côte, puis les uns au-dessus des autres, sur trois épaisseurs. Les pontes récoltées présentaient les mêmes caractéristiques, les plus petites n'étant que sur une épaisseur, le nombre d'œufs varie de 50 à 120.

La chenille d'*Acraea encedana* est franchement distincte de celle d'*encedon* (GUILBOT & PIERRE, 1976). Les différences de pontes, de larves, de plantes nourricières et des genitalia mâles et femelles confirment le statut spécifique de ces dual-species.

Comme je l'annonce au début de ce travail quelques points troubles subsistent dans le complexe « *encedon* » : comment se fait-il qu'OWEN & CHANTERS (1969) n'aient pas distingué les deux sortes de pontes et de chenilles bien qu'ils aient, semble-t-il, découvert l'existence des deux plantes nourricières. La situation serait-elle différente en Ouganda?

Par ailleurs, il existe dans les différentes collections étudiées, quelques individus qui se singularisent par une coloration gris sombre uniforme et une bande subapicale jaunâtre et dont les caractères de genitalia sont variables et intermédiaires entre ceux des deux espèces (*infuscatoides* DOUX, 1931).

Enfin quelques exemplaires, au Museum University à Oxford, sont plutôt exceptionnels. Étant tous les trois des *Acraea encedana*, ils présentent un habitus soit typiquement « *lycia* », soit *lycia transad alcippina*. Ils ressemblent alors au type *alcippoides* de LE DOUX (1923). S'agit-il d'aberrations, d'une forme d'*A. encedana* correspondant à la morph. *lycia* d'*A. encedon* ou de formes hybrides? L'isolement génétique de ces deux espèces est-il total?

MIMÉTISME : classiquement *Acraea encedon* est présenté comme un mime müllérien de *Danaus chrysippus*. Dans un précédent travail (PIERRE, 1974 b), les aires de répartition des formes correspondantes du mime et du



modèle supposé ont été établies et comparées. Les deux espèces *encedon* et *encedana* étant alors confondues, les morphes ayant un habitus identique ont été traitées comme une seule et même forme mime : *alcippina-commixta*, *daira-dairana*, *encedon-encedana*.

Les corrélations observées avec les aréotypes des morphes modèles, respectivement *alcippus*, *dorippus*, *aegyptius* (= *chrysippus*) se révélèrent suffisamment bonnes pour ne pas rejeter l'hypothèse mimétique. Néanmoins, un point restait en contradiction avec la théorie classique : la morphé *lycia*, non mimétique, est partout bien représentée ! La nouvelle situation taxonomique demande-t-elle une nouvelle interprétation ?

Géographiquement, les morphes correspondantes des dual-species ayant des aires de répartition similaires, il n'y a pas de changement à apporter

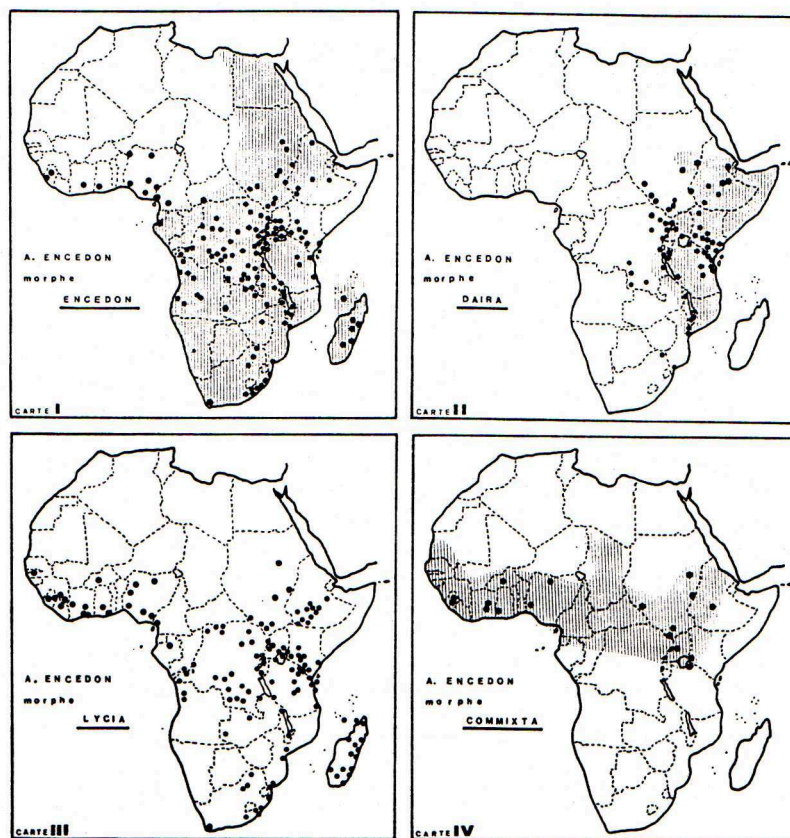


FIG. 5, stations de captures des différents morphes de *Acraea encedon* (en hachuré : aréotype de la morphé « modèle » correspondante de *Danaus chrysippus*).



aux conclusions précédentes. De ce point de vue : recouvrement des aérotypes des mimes par les aréotypes des modèles, l'origine mimétique de la ressemblance reste plausible pour les deux espèces, avec néanmoins une meilleure corrélation pour *Acraea encedana* (fig. 5 et 6). Du point de vue de la ressemblance mimétique, elle est également meilleure pour *A. encedana* dont la morphe *alcippina*, en vol, ressemble à s'y méprendre à *Danaus chrysippus* mph. *alcippus*. Du point de vue du polymorphisme, *Acraea encedana* présente bien les trois mêmes faciès morphologiques que le modèle. Ainsi, pour cette nouvelle espèce, l'objection due à l'existence d'une forme non mimétique s'élimine et ce cas de mimétisme s'accorde parfaitement avec la théorie classique. Pour *Acraea encedon*, la basse fréquence dans l'Ouest africain de la morphe *commixta*, dont la ressemblance avec *alcippus* est d'ailleurs médiocre, la présence partout en Afrique de la morphe non mimétique *lycia* semblent exclure la possibilité d'un cas de mimétisme. A moins que cette

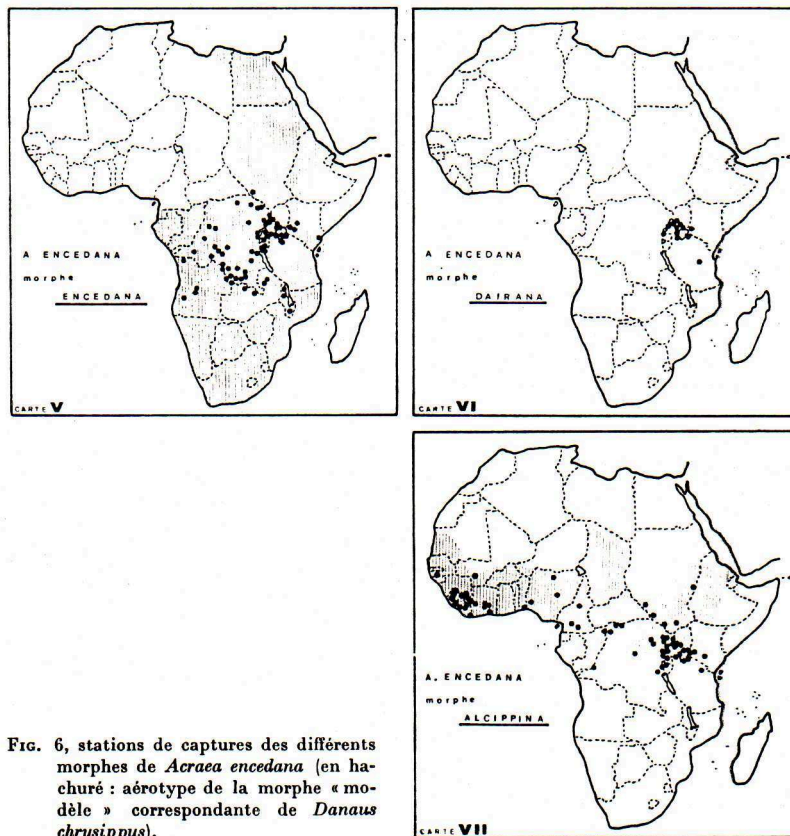


FIG. 6, stations de captures des différents morphes de *Acraea encedana* (en hachuré : aérotipe de la morphe « modèle » correspondante de *Danaus chrysippus*).

dernière forme ne s'inscrive dans d'autres cycles mimétiques müllériens. Cette hypothèse a parfois été avancée avec, comme modèles, *Bematites consanguinea* f. *albicolor* et *Acraea esebria* : pour le premier, la f. *albicolor* est rare et très étroitement localisée dans le Sud de l'Ouganda (Entebbe) et ne semble donc pas pouvoir apporter une solution au problème. Certaines formes d'*A. esebria* ressembleraient bien au vol à *lycia* d'après MARSHALL (in ELTRINGHAM, *Af. Mim. Butt.*, 1910), mais ces papillons fréquentent-ils les mêmes biotopes? *A. encedon* mph. *lycia* vole dans les zones découvertes alors que les *Acraea lycoa*, *alcioppe*, *jodutta*, voisins de *esebria* ne se rencontrent qu'en forêt. Qu'en est-il au juste pour ce dernier? Les formes modèles possibles semblent peu fréquentes et ne joueraient ce rôle que pour l'Afrique du Sud-Est. Je n'ai trouvé aucun papillon auquel attribuer le même rôle dans l'Ouest africain, zone où *lycia* prédomine.

*Acraea encedon* est réputé immangeable pour les prédateurs. Qu'en est-il pour *Acraea encedana*? La plante nourricière, *Desmodium salicifolium*, est une Légumineuse sensée être dépourvue de substance toxique. Un Caméléon, utilisé comme prédateur expérimental, a avalé des papillons des deux espèces sans en être incommodé. Des expériences de prédation plus fines devront être reprises avec différents prédateurs. Si mimétisme il y a avec *Danaus chrysippus*, *Acraea encedana* est-il un mime müllérien ou batésien? Et si réellement cette espèce est protégée par sa ressemblance avec *Danaus chrysippus*, les morphes similaires d'*Acraea encedon*, séparables pour le lépidoptériste comme sans doute pour le prédateur, doivent bénéficier de la même protection. Ces morphes, *encedon* et *daira* au moins, devraient donc être favorisés par rapport à *lycia* et donc être prépondérantes dans les populations d'*A. encedon*. Comme ceci ne se vérifie absolument pas, la réalité du mimétisme pour l'ensemble du complexe « *encedon* » semble être démentie.

Par ailleurs, si, en dépit de ce raisonnement, certains continuent à voir ici un cas de mimétisme évident, la bonne corrélation des aires géographiques mime-modèle rejette l'hypothèse d'un récent bouleversement géographique du polymorphisme chez *Danaus chrysippus*, hypothèse retenue par certains pour expliquer la non corrélation des aréotypes des morphes mimes de la femelle d'*Hypolimnas misippus*.

#### SUMMARY

PIERRE Jacques — Polymorphism and mimicry in two sister-species : *Acraea encedana* and *A. encedon* [*Lep. Acraeidae*].

The revision of the ultra-specific complex *A. encedon* is now necessary because the discovery of its sister-species *A. encedana*, as well as the erroneous conclusions reached by LE DOUX (1931). Morphological, biological, geographical and ecological data are given. The problem of the mimicry of these species with *Danaus chrysippus* is approached.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- URIVILLIUS, C., 1881. — *Recensio critica Lepidopterorum Musei Ludovicae Ulricae* : 56. Stockholm.  
 1898. — *Rhopalocera Aethiopica* : 110. Stockholm.  
 1905. — Lieutenant A. SCHULTZES Sammlung von Lepidopteren aus West-Afrika. — *Arkiv zool.*, 2 (12) : 4.  
 1928. — *Acraeidae*, in Seitz : Les Macrolépidoptères du globe. vol. XIII : 258. Paris.
- ERNARDI, G., 1958. — Contribution à l'étude des catégories taxonomiques. II. Les règles internationales de la nomenclature zoologique et la notation des catégories taxonomiques. — *Bull. Soc. ent. Fr.*, 67 : 224-250.  
 1974. — Polymorphisme et mimétisme chez les Lépidoptères Rhopalocères. — *Mém. Soc. zool. Fr.*, 37 : 129-165.
- BOISDUVAL, J. A., 1847. — In Delegorgue, A. : Voyage dans l'Afrique australe, 2 : 585-602.
- DOUBLEDAY, H., HEWITSON, W. & WESTWOOD, J. O., 1848. — Genera of Diurnal *Lepidoptera*: 140, pl. 19, f. 2.
- ELTRINGHAM, H., 1912. — A monograph of the African species of the genus *Acraea* FAB. — *Trans. ent. Soc. London*, 1912 (1) : 209.
- FABRICIUS, J. C., 1775. — *Systema Entomologicae* : 464.
- LAWCETT, J. M., 1901. — Notes on the Transformations of some south African Lepidoptera. — *Trans. zool. Soc. Lond.* : 294.
- GOLDMAN, F. D. & SALVIN, O., 1884. — On the *Lepidoptera* collected by the late W. A. FORBES on the bank of the lower Niger. — *Proc. zool. Soc. Lond.* : 221.
- HUILBOT, R. & PIERRE, J., 1976. — Étude comparative des premiers stades de deux espèces jumelles de Lépidoptères Acraéides : *Acraea encedon* L. et *Acraea encedana* PIERRE (sous presse).
- HEWITSON, W. C., 1861. — Illustration of New Species of Exotic Butterflies, II : 39, pl. 20, fig. 9.
- HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., 1958. — Flora of West Tropical Africa. 2nd ed. London.
- ČIRIAKOFF, S. G., 1948. — La Taxonomie des espèces jointives. — *Bull. Annl. Soc. r. Ent. Belg.*, 84 pp.
- JE CERF, F., 1927. — *Encycl. ent.*, B, 2, (1-2) : 53.
- JE DOUX, C., 1922. — Acraeen.-Studien I. — *D. ent. Z.*, 3 : 297-316.  
 1923. — Acraeen.-Studien II. — *D. ent. Z.*, 2 : 207-226.  
 1928. — Acraeen.-Studien III. — *D. ent. Z.*, 2 : 97-115.  
 1931. — Die Nomenklatur und die Formenkreise von *Acraea encedon* L. und *Acraea lycia* F. — *Mitt. zool. Mus. Berl.*, 17 (2) : 35-36.
- JANNÉ, K. VON, 1758. — *Systema Naturae*. ed. 10 : 471.
- DWEN, D. F. & CHANTER, D. O., 1969. — Population biology of tropical african Butterflies. Sex ratio and genetic variation in *Acraea encedon*. — *J. zool. Lond.*, 157 (3) : 345-374.  
 1971 a. — Polymorphism in West African populations of the butterfly *Acraea encedon*. — *J. zool. Lond.* 163 : 481-488.  
 1971 b. — Genetics of some polymorphic Forms of the African Butterfly *Acraea encedon* L. — *Entomologica Scand.* : 287-293.
- PIERRE, J., 1973. — Le polymorphisme de *Danaus chrysippus* L. [*Lep. Danaïde*] : étude de la variation de surface des espaces blancs alaires. — *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., D*, 276 : 3147-3150.  
 1974 a. — Polymorphisme et coupes infraspécifiques africaines dans l'espèce *Danaus chrysippus* L. — *Bull. Mus. hist. nat. Paris*, 3<sup>e</sup> sér., 221 (mai-juin), zool. 149 : 601-640.  
 1974 b. — Variation géographique et mimétisme chez *Acraea encedon* L. [Lépidoptère Acraeidae]. — *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 79 : 169-178.  
 1976. — Un nouveau cas d'espèces jumelles chez un papillon mimétique : *Acraea encedon* L. [Lépidoptère Acraeidae]. — *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, D*, 282 : 731-734.
- PIERRE, J. & VUATTOUX, R. — Les *Acraea* en Côte-d'Ivoire. [Lépidoptères Acraeidae] (à paraître).
- POULTON, E. B., 1913. — Description of a new form of *Acraea encedon*. — *Trans. ent. Soc. London* : 409.
- PRYER, H., 1886. — *Rhopalocera Niponica*. Yokohama.



- SCHULTZE, A., 1923. — *Ergebn. der II Deutschen Zentral-Afrika-Expedition* : 1128.  
STAUDINGER, O., 1885. — *Exotische Schmetterlinge*.  
UNGEMACH, H., 1932. — Contribution à l'étude des Lépidoptères d'Abyssinie. — *Mém. Soc. Sci. nat. Maroc*, 32.  
VAN SON, G., 1963. — *Acraea* species of Southern Africa. — *Transv. Mus. Mem.*, supp. 14.  
VUILLOT, P., 1891. — *Ann. Soc. ent. Fr. (Bull. : LXXVIII)*.

(C.N.R.S. [R.C.P. 317]  
*Muséum national d'Histoire naturelle*  
*Laboratoire d'Entomologie*  
45 bis, rue de Buffon, F 75005 Paris)