

ENTOMOLOGIE GÉNÉRALE

Variation géographique et mimétisme chez *Acraea encedon* (Linné)

[LEP. ACRAEIDAE]

par Jacques PIERRE

L'étude d'un cas de mimétisme devrait être abordée par une analyse écologique, éthologique et par l'observation sur le terrain des éléments du cycle mimétique, c'est-à-dire des formes animales ressemblantes (généralement un mime et un modèle) et des prédateurs. Malgré les difficultés d'une telle méthode, elle reste nécessaire pour confirmer un cas de mimétisme. Néanmoins, l'étude de la répartition géographique de deux formes animales supposées mimétiques rend déjà, ou non, plausible l'hypothèse d'une ressemblance par action sélective du prédateur : ce facteur ne peut en effet jouer que si ces trois éléments cohabitent étroitement.

Plus particulièrement dans un cas de polymorphisme mimétique, l'aire de répartition d'une morphe mime doit être entièrement contenue dans la zone d'habitat de la morphe modèle. Car alors l'équilibre génétique des formes dans une population de l'espèce mime est directement lié par la pression mimétique à l'existence des morphes modèles dans la station. En l'absence de cette pres-

sion, soit s'il ne s'agit pas réellement d'un polymorphisme mimétique, les différentes morphes du mime coexistent indépendamment de la composition polymorphe de la population de l'espèce supposée « modèle ».

COMPLEXE MIMÉTIQUE DE *Danaus chrysippus*. — C'est par cette méthode, en vérifiant la corrélation des aires de répartition, que l'étude du complexe mimétique de *Danaus chrysippus* a été abordée. Cet ensemble de cycle batésien ou müllérien comprend de nombreuses espèces se ramenant à un même schéma de coloration et présentant souvent un polymorphisme parallèle.

Danaus chrysippus, sous-espèce africaine *D. chr. aegyptius* Schreber, comprend trois morphes : *alcippus* qui s'étend caractéristiquement dans l'ouest africain, *dorippus* à extension très nettement orientale et la morphe nominative *aegyptius* (J. PIERRE, 1973 a). La chenille vit sur les Asclépiadacées, famille de plantes vénéneuses, ce qui lui confère, aussi bien qu'à l'imago, une incontestabilité protectrice. Cette espèce est considérée comme modèle dans plusieurs anneaux mimétiques batésiens avec pour principaux mimes : *Papilio dardanus*, morphe femelle *trophonius*, *Pseudacraea poggei*, ... ainsi que *Hypolimnas misippus* dont les morphes femelles *misippus*, *alcippoïdes* et *inaria* correspondent morphologiquement aux formes de *Danaus chrysippus* mais dont l'étude des aires de répartition a montré que, pour chacune de ces morphes « mimes », il y a absence totale de corrélation avec les morphes « modèles » de *Danaus chrysippus* (J. PIERRE, 1973 b).

Acraea encedon est également une espèce polymorphe dont la chenille vit sur *Commelina*, Commelinacée vénéneuse. Ce papillon est donc aussi une espèce protégée qui forme avec *Danaus chrysippus* une double série polymorphe aux formes correspondantes ; ce qui est classiquement interprété comme un cas de mimétisme müllérien. L'étude, dans ce travail, des aires de répartition des différentes morphes d'*Acraea encedon* permet de vérifier cette interprétation.

POLYMORPHISME D'*Acraea encedon* Linné. — L'étude de la répartition géographique des différentes formes d'*Acraea encedon* fournit également une donnée pour une révision de cette espèce dont la systématique reste actuellement très confuse. LE DOUX (1931) considère qu'il y a, en fait, confusion entre deux espèces : *Acraea lycia* F. de l'ouest africain et *Acraea encedon* L. également dans l'ouest africain mais surtout dans le reste de l'Afrique. Ces deux espèces seraient distinctes par leur taille, plus petite chez *lycia* ; par un caractère de coloration, les traits internervuraux marginaux du dessous de l'aile postérieure jaunes chez *lycia* au lieu de noirs ; enfin par des caractères des genitalia. CARCASSON, dans son catalogue des Acraeïdes de l'est africain (1961) admet cette hypothèse. OWEN et CHANTER (1969, 1971) qui ont étudié sur le terrain le polymorphisme d'*Acraea encedon*, semblent avoir ignoré le travail de LE DOUX et ne voient dans les exemplaires qu'ils ont capturés, aussi bien dans la région de Kampala-Entebbe, Ouganda, qu'en Sierra Leone à Newton, qu'une espèce unique (sans avoir cependant spécialement approfondi la systématique de cette espèce). En fait, c'est ce dernier point de vue qui semble communément admis.

Dans cette présente étude, ce problème n'est pas abordé ; il fera l'objet d'un prochain article. Les deux espèces considérées par LE DOUX présentant un polymorphisme strictement parallèle, les formes semblables sont traitées comme une seule morphe et leur répartition géographique reportée sur une carte unique.

DESCRIPTION DES DIFFÉRENTES MORPHES. — *Acraea encedon* est de taille moyenne (environ 55 mm), plus petit que les espèces ressemblantes *Danaus chrysippus* et *Hypolimnas misippus* femelle (environ 75 mm). Il correspond au même schéma de coloration que ces derniers :

La morphie nominative *encedon* présente la même teinte de fond brunâtre, avec l'apex, le bord costal et le bord externe noirs, le même système de taches blanches subapicales. Les autres systèmes de points blancs de *Danaus chrysippus* sont absents chez *Acraea encedon* mais celui-ci présente en outre des points noirs à l'aile antérieure et surtout à l'aile postérieure. La face inférieure diffère peu de la face supérieure à part, chez les trois espèces, l'aire apicale orange-doré au lieu de noire.

La morphie *daira* ressemble à *Danaus chrysippus* morphie *dorippus* et à *Hypolimnas misippus* morphie femelle *inaria*. Ces formes se différencient du schéma de base par le remplacement à l'aile antérieure du système apical (aire noire et bande subapicale blanche) par une coloration identique au reste de l'aile.

La morphie *alcippina* présente, comme *alcippus* et *alcippoïdes*, une plage blanche qui occupe plus ou moins l'aile postérieure, le schéma général se retrouvant comme chez les morphes nominatives pour ce qui est de l'aile antérieure.

Soit pour ces trois espèces polymorphes classiquement considérées comme mimétiques :

MIMÉTISME BATÉSIEEN	MIMÉTISME MÜLLÉRIEN	
<i>Hypolimnas</i>	<i>Danaus</i>	<i>Acraea</i>
<i>misippus</i> ♀	<i>chrysippus</i>	<i>encedon</i>
<i>misippus</i>	<i>aegyptius</i>	<i>encedon</i>
<i>alcippoïdes</i>	<i>alcippus</i>	<i>alcippina</i>
<i>inaria</i>	<i>dorippus</i>	<i>daira</i>

Pour les trois espèces on retrouve les mêmes formes de transition entre ces trois morphes fondamentales.

Mais il existe aussi chez *Acraea encedon* des morphes non mimétiques et pourtant fréquentes qui n'ont pas de correspondances dans les séries polymorphes des deux autres espèces :

— la morphie *lycia* présente le même schéma que *encedon* mais s'en différencie par la teinte de fond blanche. On trouve d'ailleurs des individus à coloration intermédiaire entre le brun et le blanc, en particulier :

— la morphie *sganzini*, caractérisée par une teinte de fond jaunâtre.

Les taxa *necoda* et *rathjensi* sont cités ici pour mémoire ; ce sont des formes assez particulières, géographiquement localisées et dont le statut taxonomique est mal défini.

Toutes ces morphes présentent des variétés mélaniques à coloration plus ou moins grisâtre, généralement accompagnée d'un jaunissement de la bande subapicale. Des appellations ont été attribuées à ces formes : *infuscata*, *commixta* et *fumosa* respectivement pour *encedon*, *alcippina* et *lycia*.

Le tableau suivant donne les correspondances entre les morphes décrites ci-dessus et les formes des deux espèces de LE DOUX :

	<i>Acraea encedon</i>	<i>Acraea lycia</i>
encedon	= fulva infuscatoïdes	fulvoïdes infuscata
alcippina	alcippina	commixta
daira	daira	—
lycia	lycoïdes fumosa	lycia fumosa
sganzini	= encedon	encedonoïdes

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES DIFFÉRENTES FORMES. — Une aire de répartition géographique est d'autant plus sûre qu'elle est établie à partir d'un plus grand nombre d'exemplaires. Pour *Acraea encedon*, les collections du Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris, du British Museum (N. H.) (la plus riche) et du Muséum Royal de l'Afrique centrale, à Tervuren, ont fourni respectivement pour chacune des morphes précédemment décrites (tableau ci-après) :

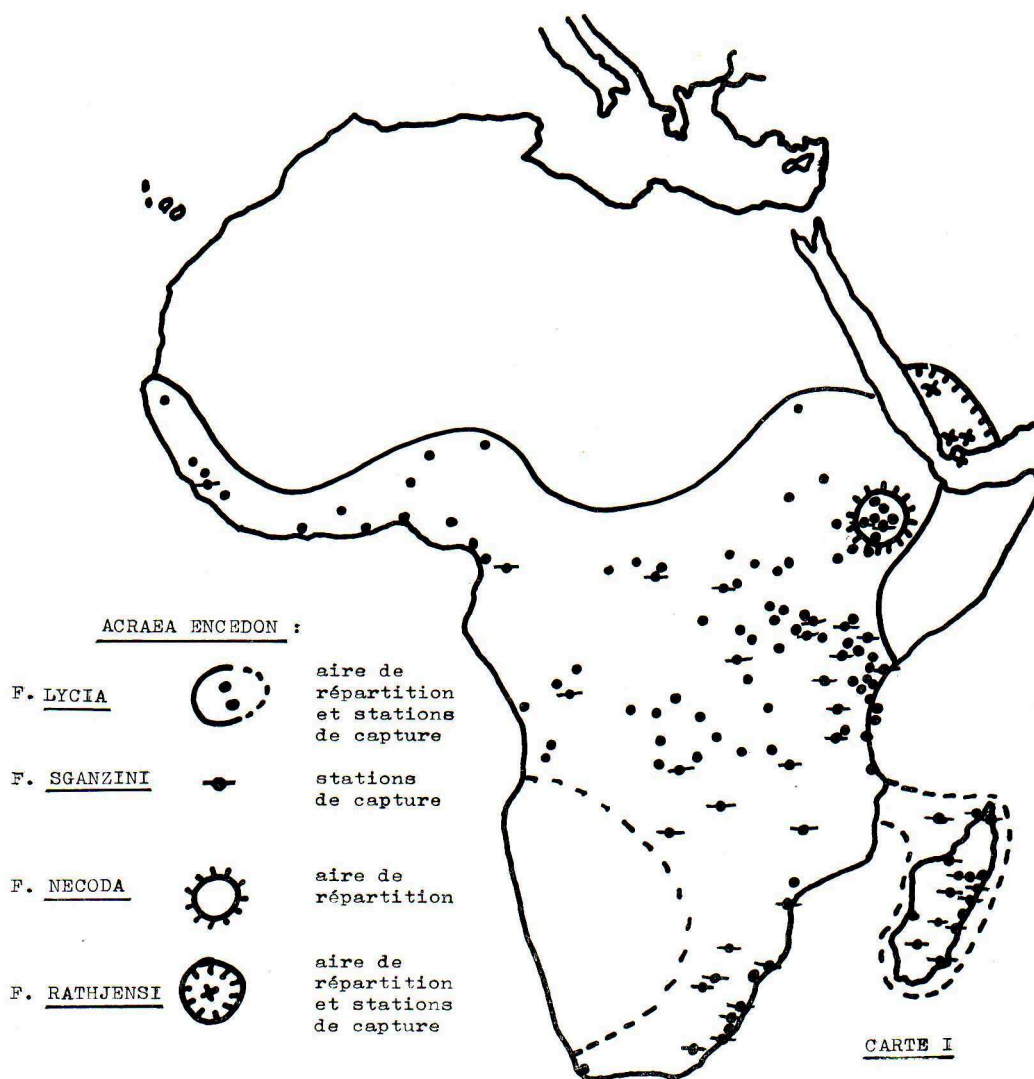
	Muséum, Paris		Tervuren		British Museum		Total	%
TOTAL	228	100 %	826	100 %	1372	100 %	2426	100 %
<i>encedon</i>	59	26 %	551	66 %	409	29 %	1019	42,1 %
<i>alcippina</i>	13	6 %	35	4,4 %	111	8 %	159	6,5 %
<i>daira</i>	44	19,5 %	99	12 %	374	26 %	517	21,3 %
<i>lycia</i>	25	11 %	112	13 %	255	18,2 %	392	16,1 %
<i>sganzini</i>	82	35,5 %	29	3,6 %	103	7,3 %	214	8,8 %
<i>necoda</i>	5	2 %	—	—	101	7,2 %	106	4,4 %
<i>rathjensi</i>	—	—	—	—	19	1,3 %	19	0,8 %

Rathjensi (carte 1), décrit comme sous-espèce par LE DOUX, semble être un papillon relativement rare, voisin de la sous-espèce africaine *Acraea e. encedon*, il s'en distingue par une coloration orange vif et n'existe que sur la côte sud-ouest de la péninsule arabe.

Necoda (carte 1) est très localisé dans la région d'Addis-Abeba. Cette forme est particulière, très distincte des autres formes d'*Acraea encedon* parmi lesquelles ELTRINGHAM (1912) la range. *Necoda* étant sympatrique aux autres morphes, il ne peut s'agir d'une sous-espèce d'*Acraea encedon*, selon la révision de LE DOUX (1931). Peut-être s'agit-il d'une espèce vraie ou sinon d'une morphe à déterminisme génétique homozygote, ce qui expliquerait l'absence de variété transitoire avec les autres morphes. Cette forme présente peu de variations.

La morphe *lycia* (carte 1), non mimétique, existe dans toute la zone de répartition de l'espèce, c'est-à-dire au sud du Sahara jusqu'à Madagascar, elle est surtout prépondérante dans l'ouest africain où les autres morphes sont rares ou absentes (OWEN et CHANTER, 1971).

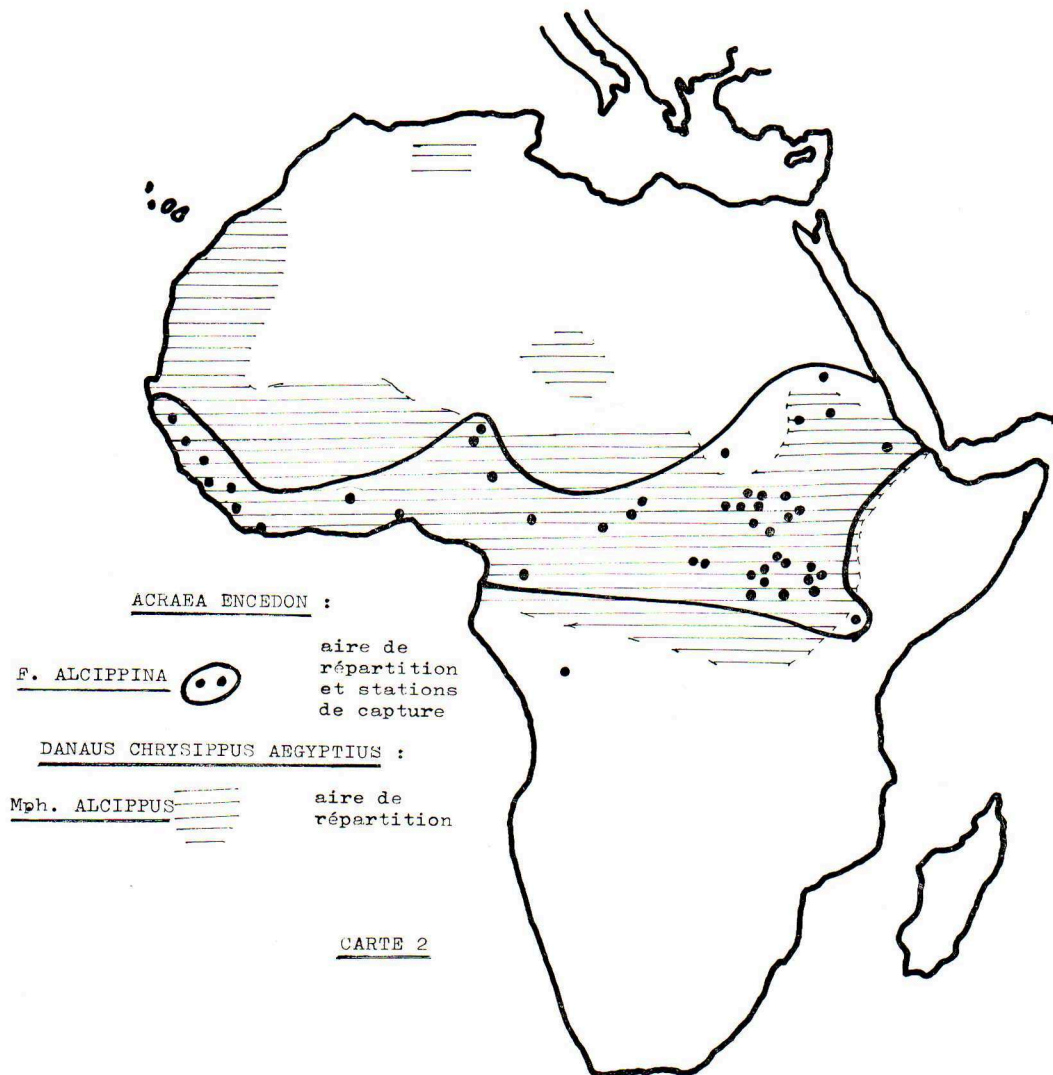
La morphe *sganzini* (carte 1) semble surtout caractéristique de la région malgache. Cependant elle est parfois peu distinguable de *lycia* et on trouve des individus plus ou moins jaunâtres partout où existe cette morphe, plus particulièrement au sud de l'équateur. S'agit-il réellement de deux morphes distinctes ou d'une variation géographique au sein d'une seule morphe ?



Les trois morphes mimétiques, sympatriques en Afrique centrale, présentent chacune une répartition distincte :

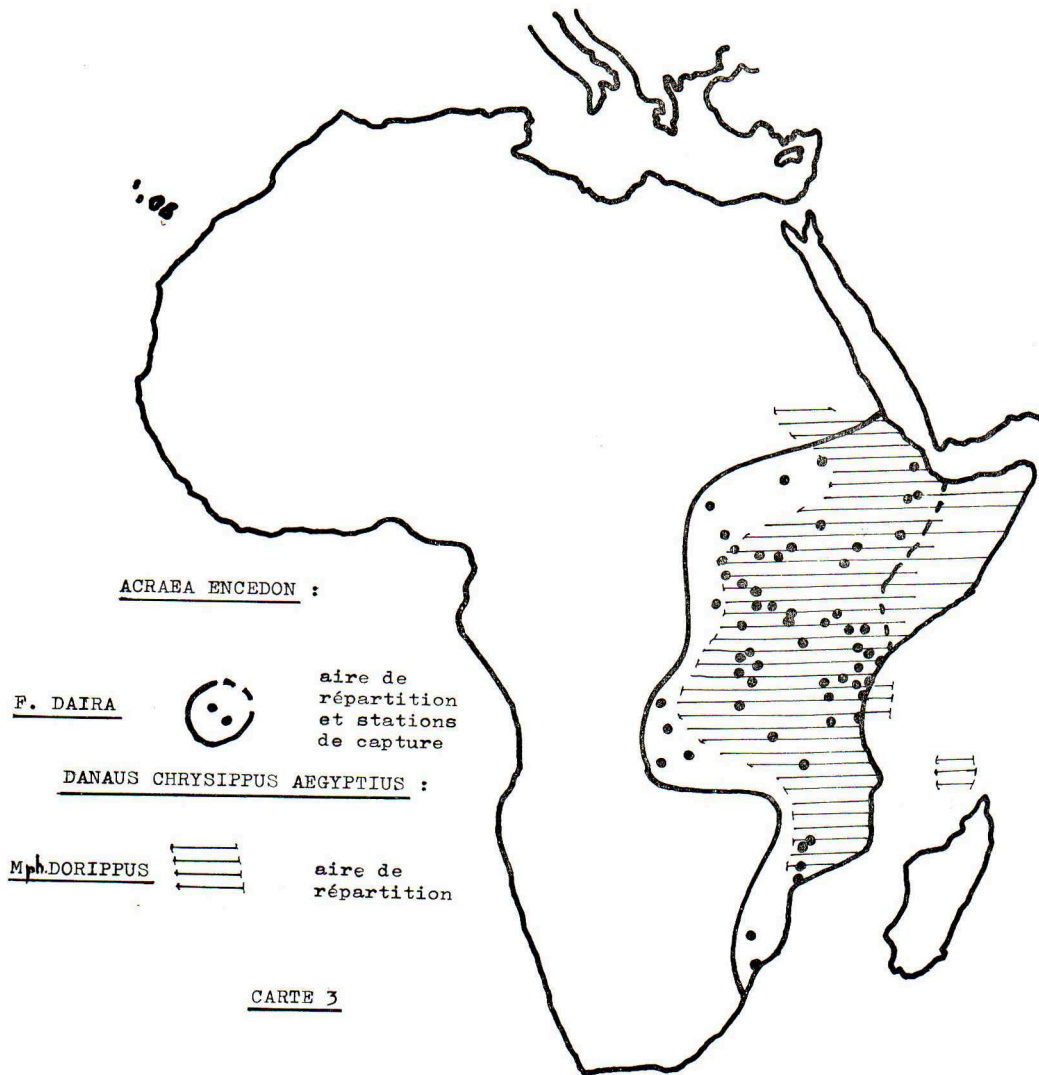
Alcippina (carte 2) montre une extension particulière vers l'ouest africain et, en Afrique centrale, cette morphie se limite au nord de l'équateur.

La morphie *daira* (carte 3) est caractéristiquement limitée en Afrique orientale, elle prédomine dans les anciennes colonies britanniques, Ouganda, Kenya, Tanzanie, ce qui explique sa forte proportion au British Museum (N. H.) (26 % des exemplaires de la collection au lieu de 14,5 ou 12 % dans les autres musées).



Enfin, la morphé nominative *encedon* (carte 4) occupe toute l'aire de répartition de l'espèce sauf l'ouest africain, elle devient peu fréquente à partir du fleuve Congo mais subsiste cependant jusqu'au Nigéria, elle est surtout abondante en Afrique centrale (Est du Congo belge, Ouganda) ce qui se traduit par une représentation importante dans la collection du Musée de Tervuren (66 % au lieu de 25 et 29 % dans les autres collections).

Un même type de répartition géographique différenciée a été observé chez *Danaus chrysippus aegyptius* (J. PIERRE, 1973 a).



CYCLE MIMÉTIQUE MÜLLÉRIEN *Acraea encedon* L. — *Danaus chrysippus aegyptius* SCH. — Il est remarquable que ces trois formes d'*Acraea encedon* qui correspondent morphologiquement aux trois morphes de *Danaus chrysippus aegyptius*, aient des aires de répartition qui se superposent correctement avec les zones d'habitat de ces dernières (carte 2, 3 et 4). La même technique d'étude des aires de répartition a montré, pour les morphes femelles correspondantes de *Hypolimnas misippus*, caractérisées par les mêmes distinctions morphologiques, un manque total de corrélation géographique avec ses modèles supposés, *Danaus chrysippus* et *Acraea encedon*. Donc, dans les deux cas jusqu'à présent étudiés du complexe mimétique



de *Danaus chrysippus*, deux résultats différents sont obtenus : le cas de mimétisme müllérien reste plausible quand le cas de mimétisme batésien est infirmé. Bien que, par ailleurs, la confusion semble plus facile, pour le collectionneur, entre les formes d'*Hypolimnys* femelle et celles de *Danaus* qu'entre ces dernières et celles d'*Acraea encedon*. Mais, il faut le répéter, cette méthode de corrélation des aires de répartition ne suffit pas pour confirmer un cas de mimétisme ; il reste dans le problème mimétique d'*Acraea encedon* un fait surprenant : dans toutes les populations, la morphe non mimétique et pourtant fréquente, *lycia*, est présente à côté des morphes protégées par une ressemblance mimétique müllé-

rienne. Selon la théorie classique, la morphé *lycia* défavorisée par rapport aux morphes *encedon*, *alcippina* et *daira* devrait se raréfier. Il en est de même pour *sganzini*, morphé non mimétique. D'après OWEN et CHANTER (1971), *lycia* est récessif par rapport à *commixta* (= *alcippina* brun gris). Les essais de croisement cités par LE DOUX (1931) montrent que *lycia* n'a pas d'avantage génétique sur les autres morphes. Ces expériences ne suggèrent aucune hypothèse expliquant la présence dans toutes les populations d'une morphé non mimétique et commune aux côtés des morphes protégées selon la théorie müllérienne.

CONCLUSION. — L'étude des aires de répartition des différentes morphes d'*Acraea encedon* éclaire la situation géographique de cette espèce sur l'ensemble du continent africain, permettant d'envisager une révision correcte de la systématique controversée de ce papillon.

La corrélation des aires de répartition en Afrique des morphes correspondantes des deux espèces incontestables, *Danaus chrysippus* et *Acraea encedon*, montre que l'on peut considérer comme plausible l'hypothèse d'un mimétisme müllérien. Bien que dans ce cycle mimétique les deux espèces soient protégées, *Acraea encedon* ayant une extension mondiale plus faible que celle de *Danaus chrysippus*, on peut admettre que ce dernier soit le modèle et *Acraea encedon* le mime dans l'esprit de la théorie classique du mimétisme. Néanmoins, l'existence dans toutes les populations d'une morphé non mimétique et relativement fréquente reste troublante. De plus, il faudrait démontrer fermement l'incontestabilité de ces papillons qui, jusqu'à présent considérée comme un fait acquis, semble, au moins chez *Danaus chrysippus*, variable en fonction des espèces d'Asclépiadacées nourricières et même suivant les populations locales végétales dans une même espèce. Il serait intéressant de savoir si une telle variation existe chez *Commetina*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CARCASSON (R. H.), 1961. — The *Acraea* butterflies of east Africa (*Journal of the East African Natural History Society*, October 1961, special Supplement n° 8).
- ELTRINGHAM (H.), 1912. — A monograph of the African species of the Genus *Acraea*, Fab. (*Transactions of the Entomological Society of London*, 1912, part. D).
- LE DOUX (C.), 1931. — Die Nomenclatur und die Formenkreise von *Acraea encedon* L. und *Acraea lycia* F. (Lepid. Rhopal.) *Acraeen-Studien IV (Mitteil. a. d. Zool. Museum in Berlin*, Band 17, Heft 2).
- OWEN (D. F.) et CHANTER (D. O.), 1969. — Population biology of tropical African butterflies. Sex ratio and genetic variation in *Acraea encedon* (*Journal of Zoology*, 157, Part. 3).
- 1971. — Polymorphism in west African populations of the butterfly, *Acraea encedon* (*id.*, 163, pp. 481-488).
- PIERRE (J.), 1973 a. — Etude du polymorphisme chez *Danaus chrysippus* L. (Lépidoptère Danaïde) : aires de répartition et catégories infraspécifiques en Afrique (*C. R. Acad. Sci.*, Paris, t. 276).
- 1973 b. — Etude d'un cycle mimétique ayant *Danaus chrysippus* L. pour modèle et *Hypolimnas misippus* L. (Nymphalide) pour mime (*Arch. Zool. exp. gén.*, 114, pp. 73-96).

(CNRS - Laboratoire d'Entomologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).