

**Une nouvelle espèce d'*Acraea*
dans le complexe ultra-spécifique "encedon"**
[LEP. ACRAEIDAE]

par Jacques PIERRE

L'étude du polymorphisme d'*Acraea encedon* (Linné) et d'*Acraea encedana* J. Pierre (PIERRE, 1977) faisait cas de quelques individus (comparables à la forme *infuscatoïdes* Le Doux) singularisés « par une coloration gris sombre uniforme et une bande apicale jaunâtre et dont les caractères de genitalia sont variables et intermédiaires entre ceux des deux espèces ».

Quelques-uns (8) de ces exemplaires provenant des chasses effectuées à Makokou (Gabon) par M. G. BERNARDI, j'ai particulièrement recherché cette forme au cours d'une mission (novembre 1979 à février 1980) à l'Institut de Recherche sur l'Ecologie Tropicale (I.R.E.T.) à Makokou. Ainsi deux petites populations de ce papillon ont été trouvées ce qui a permis d'en constituer une série en collection, par la capture et surtout l'élevage, et de montrer qu'il s'agit d'une nouvelle espèce :

Acraea encoda n. sp. — Cette espèce est similaire à *A. encedon* morphe nominative et plus particulièrement aux exemplaires brun foncé, variation individuelle nommée *infuscatoïdes* par LE DOUX (1931), avec qui elle se confond en collection.

En fait, les exemplaires frais d'*encoda* ont une coloration grise très sombre tout à fait caractéristique qui tourne au brun chez les vieux spécimens séchés. Comme chez *encedon*, la bande de taches subapicales est blanche à jaunâtre. Une plage diffuse beige clair apparaît assez souvent, surtout chez les femelles, au centre de l'aile postérieure, au-dessus, le dessous étant toujours entièrement beige. Les femelles, en moyenne légèrement plus grandes, sont, par ailleurs, identiques aux mâles.

Outre la couleur, un autre caractère distingue *A. encoda* d'*encedon* : les taches noires discales de l'aile postérieure sont plus basales chez la nouvelle espèce, particulièrement les taches 4 et 6. La tache 4 se trouve ainsi quasiment alignée sur 3 et 5, et la tache 6 plus proche de 7, presque en dessous (fig. 1).

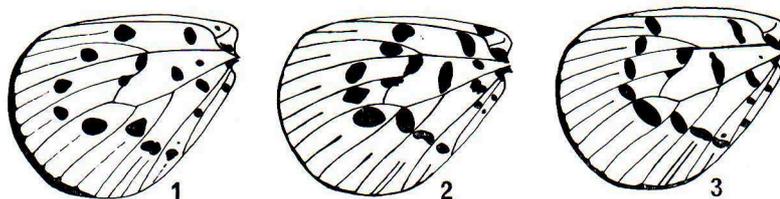


Fig. 1, schéma des ailes postérieures : 1, *A. encedon* et *A. encedana* ; 2, *A. encoda*, 3, *A. necoda*.

Genitalia : L'appareil génital ♂ de *A. encoda* a la même allure que celui de *A. encedon* (cf. PIERRE, 1977, fig. 2) en particulier pour la pointe de l'uncus et la forme générale des valves. Il présente pourtant un caractère distinctif discret mais constant à la face interne de l'extrémité des valves qui développe une protubérance légèrement pointue (fig. 2). Ce relief existe également chez *encedon* où il est moins développé, moins pointu. Malgré la ténuité de ce caractère qui ne peut être jugé que par comparaison de séries, et malgré la variation du développement de cette dent, surtout chez *encedon* (où elle peut être nulle), il ne semble pas y avoir recouvrement de la variation.

Chez les ♀, la plaque génitale de *A. encoda* se distingue par l'ouverture entre la *lamella antevaginalis* et la *lamella postvaginalis*, moins large que chez *encedon* et par le rebord postérieur de la *lamella postvaginalis* qui est centralement plus relevé (fig. 2). Là encore, il semble que ces caractères soient distinctifs malgré la discrétion de la différence et les variations individuelles.

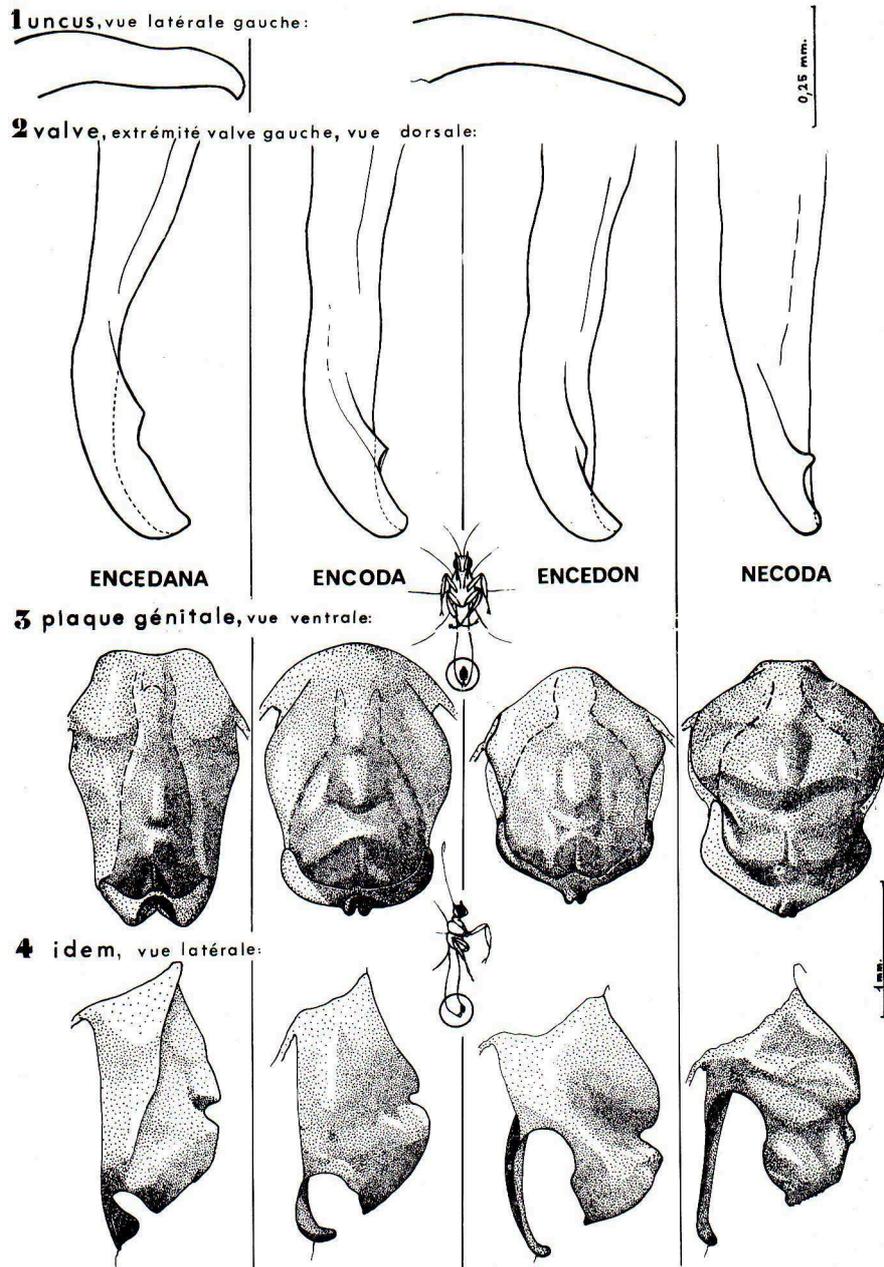


Fig. 2. l'appareil génital chez les 4 espèces du complexe ultraspécifique d'*Acraea encedon*.

Premiers états : *Acraea encoda* a été élevé à la station de M'passa à Makokou (I.R.E.T.). Les pontes, chenilles, chrysalides ne m'ont pas semblé différentes de celles de *A. encedon*. Cependant le nombre d'œufs par pontes m'a semblé significativement plus petit :

32 pontes récoltées à Makokou, en moyenne 49,3 œufs par ponte ;

17 pontes obtenues en cage (nombre de mères inconnu), en moyenne 57,5 œufs par ponte ;

Chez *A. encedon* : 16 pontes récoltées à Brazzaville, en moyenne 80,8 œufs par ponte ;

12 pontes récoltées à Libreville, en moyenne 123,3 œufs par ponte.

A Lamto (Côte d'Ivoire), je citais (PIERRE, 1977 ; GUILBOT & PIERRE, 1978) des pontes d'*Acraea encedon* de 50 à 200 œufs (exceptionnellement 340 !), le plus fréquemment entre 120 et 180.

Une étude ultérieure montrera si cette différence est réellement significative, si elle reflète un nombre d'œufs moyen par femelle différent ou un fractionnement de la ponte (éthologie de la femelle) en fonction du milieu.

Ecologie : En effet, si *A. encoda* se nourrit, comme *encedon*, de *Commelina* sp., il accepte en élevage toutes les espèces de ce genre, je ne l'ai trouvé que sur une espèce vivant en eau profonde (à peu près 1 m) et stagnante. *A. encedon*, par contre n'a été trouvé que sur des pieds de *Commelina* poussant sur des talus, des berges de ruisseaux, des plages (du fleuve Congo), des bords de caniveaux ou tas d'ordures humides, mais jamais dans l'eau. Bien que les espèces de *Commelina* n'aient pas été déterminées, faute d'échantillons fleuris, il semble donc que *A. encoda* soit inféodé à une espèce ou, et, à un biotope déterminé.

Dans la majorité des cas, pontes et chenilles ont été trouvées sur des tiges de *Commelina* en contact avec d'autres tiges, directement ou par l'intermédiaire de Nénuphars ou de Graminées, d'où une possibilité constante de nourriture. Mais j'ai également trouvé plusieurs pontes sur des tiges isolées. Expérimentalement, j'ai mis des chenilles dans cette situation : avant même que toutes les feuilles soient mangées, les chenilles explorent toute la tige et l'espace environnant en se dressant sur leurs deux dernières paires de fausses pattes et s'évadent dès que l'occasion se présente en laissant un fil de soie entre les supports ainsi reliés, les maintenant proches ou procurant des « ponts » aussitôt utilisés par les autres chenilles capables de se déplacer sur ce fil. Au gré des mouvements des tiges de *Commelina* et des feuilles de Graminées déplacées par le vent ou surtout par le poids des chenilles s'y mouvant, il est bien rare que l'occasion de s'évader d'une tige dévorée ne se présente pas plus ou moins vite. Sinon les chenilles dévorent peu à peu toute la tige et doivent ainsi se retrouver obligatoirement dans l'eau — ce que je n'ai pas observé mais provoqué expérimentalement — alors les chenilles flottent parfaitement grâce à leurs expansions épineuses non mouillables. Par dérive et par le déplacement dû à leurs contorsions, les chenilles peuvent atteindre très vite un support favorable. Il est possible que ce soit pour minimiser les risques de ce genre d'aventure que le comportement des femelles est adapté à fractionner leur ponte. Ces différents comportements, ni observés ni provoqués, devraient être étudiés chez *encedon*.

Deux populations de *A. encoda* ont été trouvées : l'une dans une forêt inondée, très éclaircie (Makokou, route d'Andoc), les *Commelina* sp. occupant

forêt profonde que grâce aux déforestations humaines (voies de communication, cultures, chantiers...).

Discussion : La découverte de *Acraea encoda* est due à l'existence, à Makokou, de deux populations très éloignées des stations d'*encedon*, dans des conditions écologiques distinctes des populations de ce dernier étudiées jusqu'ici, constituées d'individus bien différents d'*encedon* par la couleur, par des caractères d'habitus (points discaux) et par des caractères constants de l'appareil génital. Une telle situation conduit à considérer cette entité nouvelle comme une espèce ou une sous-espèce.

L'étude du matériel de collection (du MRAC tout particulièrement) montre qu'une sympatrie, au moins apparente à l'échelle macrogéographique, existe. Elle n'est peut-être que récente, due à la pénétration, par l'activité humaine, des zones découvertes dans le grand massif forestier guinéen. Ainsi, les exemplaires de collection proviennent plutôt de collectes effectuées dans des paysages bouleversés — zone de contact possible entre *encedon* et *encoda*, que de biotopes caractéristiques de ce dernier, souvent difficiles d'accès, la chasse aux papillons se faisant rarement en pirogue.

De ce fait, les exemplaires *encoda* sont dans ce matériel beaucoup moins constants pour les caractères d'habitus (points discaux). Les exemplaires brun foncé (jamais gris foncé, cette coloration ne se maintenant pas en collection) sont, au vu des genitalia, soit des *encoda*, soit des rares *encedon* f. *infuscatoïdes* lesquelles d'ailleurs ne se trouvent quasiment que dans des régions en bordure de forêt (le type de LE DOUX est du Sankuru, Zaïre), souvent dans les mêmes stations qu'*encoda*. Seraient-ils révélateurs de zone d'introgressions ? Une étude sur le terrain en ces lieux est nécessaire pour établir précisément le statut de cette entité, entre l'espèce et la sous-espèce (*quasispecies* ?). En attendant, je la décris, logiquement, en tant qu'espèce.

Holotype ♂ et allotype ♀ : Gabon, Makokou, élevage n° 45 (J. & C. Pierre) (I/II-1980). — Paratypes : 10 ♂ et 10 ♀, même localité, élevage n° 44 (I/II-1980). Tous conservés au MNHN, Paris.

LE COMPLEXE ULTRA-SPÉCIFIQUE « *encedon* »

Avec *Acraea encedana* récemment distingué de *A. encedon* (PIERRE, 1976) uniquement par des différences ténues de l'appareil génital qui avaient totalement échappé aux auteurs précédents, dont LE DOUX qui s'était pourtant beaucoup intéressé à cette espèce ; différences qui ont été largement confirmées par des caractères distinctifs écologiques (plantes nourricières) et morphologiques au niveau des premiers états (forme de la ponte, couleur de la chenille) (PIERRE, 1977) ; avec *A. necoda* (HEWITSON, 1861) confirmé comme bonne espèce (UNGEMACH, 1932) ; avec *A. encoda*, n. sp., le complexe de *A. encedon* est composé de quatre espèces.

La nécessité, en systématique, de réunir les espèces en *groupes* ou complexes auxquels on attribue plus ou moins sciemment une valeur phylogénétique, se fait sans cesse sentir. Ces deux termes sont d'ailleurs souvent utilisés pour faire des scissions au sein d'un genre. Au niveau spécifique, de nombreux auteurs ont voulu désigner par un vocable particulier certains cas résultant d'une spéciation récente ou particulière tels les *prospecies*, espèces

encore vicariantes, les *dual-species*, chez qui la différenciation spécifique n'a pas encore eu l'occasion d'interférer sur la morphologie... Tous ces vocables ont été analysés par BERNARDI (1980).

Ainsi, KIRIAKOFF (1948), crée le terme « *ultraspecies* » (qu'il préfère !!) à la place de celui de MAYR, « *superspecies* ». Simultanément, il élargit singulièrement cette dernière notion de : « ensemble de *prospecies* » il en fait un ensemble de *prospecies* ou de *dualspecies* ou de *vicespecies* ou de *quasispecies* ! J'emploie ici, non les termes utilisés par ces auteurs mais les termes équivalents dans la terminologie internationale actuelle que je considère débrouillée et fixée à la suite des travaux de BERNARDI, tous cités dans son article de 1980. Plus tard, KIRIAKOFF restreint heureusement le contenu de son *ultra-species* à son acception actuelle, c'est-à-dire : ensemble monophylétique d'espèces non différenciées morphologiquement, sens dans lequel je l'ai utilisé jusqu'à présent.

Depuis l'étude du complexe polyspécifique « *admatha* », j'ai néanmoins été amené implicitement à élargir cette notion en montrant que dans un ensemble monophylétique certaines espèces pouvaient rester similaires tandis que d'autres, apparemment plus récentes, étaient distinctes. Ceci me permettait de penser que la différenciation morphologique, si elle peut présenter une valeur adaptative, peut aussi parfois n'être due qu'à une interférence pléiotropique facultative, épiphénoménale, de la différenciation spécifique (PIERRE, 1980). Cette extension du sens de l'*ultra-species* et corrélativement de l'espèce-jumelle, pose la question de la limite de ces notions : à partir de quel degré de parenté est-on en présence d'espèces-jumelles ou pseudo-jumelles ? La gémellarité implique la conservation de la morphologie de l'espèce-mère ; la pseudo-gémellarité fait intervenir au contraire une convergence de caractères nouveaux, ou plus vraisemblablement, une résurgence de caractères présents depuis longtemps, potentiellement, dans le génome du groupe, mais non exprimés chez les différentes espèces ou lignées qui séparent phylogénétiquement les *pseudo-dualspecies*.

Ainsi PIERRE-BALTUS (1978) décrit cinq espèces de *Neptis* (Lépidoptères Nymphalides) très difficilement distinguables par l'habitus de l'imago, mais distincts par la morphologie des larves et, pour certains, par les armures génitales. Parmi ces espèces :

1) *N. melicertula* Strand présente des genitalia ♂ bien différents et semble très voisin phylétiquement de *N. trigonophora* Butler et aussi de *N. kiki deli* Boisduval, pourtant tous les deux très différents par l'habitus ;

2) *N. aguale* Pierre-Baltus, très difficilement distinguable par l'habitus ou les genitalia, a une allure très différente à l'état larvaire. Les caractères morphologiques de son œuf l'isolent phylogénétiquement des quatre autres espèces avec lesquelles il était confondu (PIERRE-BALTUS, communication personnelle).

Dans ces deux cas, on a donc affaire à des espèces pseudo-jumelles (à moins que, supposition hautement improbable, l'espèce-mère de ces différents phylums possédait déjà le faciès que l'on retrouverait chez les 5 espèces ci-dessus envisagées). Espèces jumelles et espèces pseudo-jumelles semblent d'ailleurs très nombreuses dans le genre si homogène des *Neptis* dont la révision actuellement en cours s'avère très délicate.

Dans le complexe étudié ici, *Acraea encedana* J. Pierre a été décrit comme espèce jumelle de *A. encedon* L. et cette gémellarité semble justifiée quoique

les deux autres espèces du complexe, *A. necoda* et *A. encoda*, apparaissent plus proches de *A. encedon* que ne l'est *A. encedana*. Cette affinité serait révélée par les genitalia ♂ et ♀, par la coloration des ailes (entre *encoda* et *encedon* f. *infuscatoïdes* et entre *necoda* et *encedon* mph. *lycia*) et plus particulièrement pour *encoda* par la couleur des chenilles, la disposition des œufs, la plante nourricière.

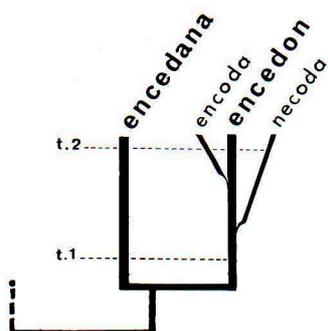


Fig. 4, hypothèse phylogénétique des 4 espèces du complexe ultraspécifique d'*Acraea encedon*.

On peut donc schématiser ainsi (fig. 4) une hypothèse phylogénétique pour ces quatre espèces. Les remarques suivantes viennent à l'appui de cette hypothèse :

- 1) le polymorphisme, qui doit caractériser les espèces de formation déjà ancienne, n'existe pas chez *encoda* et *necoda*, contrairement à *encedon* et *encedana* ;
- 2) *encedon* et *encedana*, plus anciennement séparés, sont largement étendus et sympatriques ; *encoda* et *necoda* sont beaucoup plus localisés et semblent adaptés à des milieux plus particuliers (respectivement forestier et d'altitude) ;
- 3) si le groupe-frère de ce complexe « *encedon* » est bien le groupe des *Acraea alciope*, *lycoa*, *esebria*... ce qui semble nettement suggéré par les caractères des genitalia et de la marge de l'aile postérieure, alors la coloration jaunâtre des chenilles de *encedana*, la disposition de sa ponte « en tas » seraient plésiomorphes tandis que la coloration noire anthracite des chenilles de *encedon* et *encoda*, la disposition « en plaque » de leurs pontes seraient apomorphes (GUILBOT & PIERRE, 1978, et PIERRE, sous presse). La chenille de *necoda*, encore inconnue, serait-elle également à fond noir, sa ponte « en plaque » ?

Si le schéma (fig. 4) est juste, quoique *encedon* et *encedana* ne soient pas rigoureusement des espèces-sœurs, que *encoda* puisse être qualifié de subjumelle, que *necoda* soit bien distinct, je considère néanmoins l'ensemble monophylétique de ces quatre espèces peu ou pas différenciées comme une *ultraspecies*. D'ailleurs, je pose la question suivante : malgré le schéma des dichotomies (fig. 4), considéré comme juste, *encedon* et *encedana*, espèces-sœurs en t. 1 ne le seraient-elles plus en t. 2 malgré la différenciation périphérique de quelques populations isolées dans la grande forêt guinéenne ou sur les plateaux éthiopiens ? Et aussi cette question qui se veut réponse : la systématique, classique, évolutive ou cladistique, peut-elle négliger l'étude des modalités de la spéciation ?

REFERENCES

- BERNARDI (G.), 1966. — Aréotypes et Chorologie de l'Ouest africain principalement d'après les *Pieridae* (Insect. Lépid.) (*J. West Afr. Sci. Ass.*, 11, n° 1-2 : 49-67).
- 1980. — Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive, [in] Les Problèmes de l'Espèce dans le règne animal, tome III (*Mém. Soc. zool. France*, 40 : 373-425).
- GUILBOT (R.) & PIERRE (J.), 1978. — Etude comparative des premiers états de deux espèces jumelles de Lépidoptères Acraeïdes : *Acraea encedon* (Linné) et *A. encedana* Pierre (*Bull. Soc. ent. France*, 83, n° 7-8 : 163-170).

- KIRIAKOFF (S.G.), 1948. — Taxonomie et spéciation, la semi-espèce et la super-espèce (*Bull. Ann. Soc. ent. Belgique*, 84 : 64-70).
- LE DOUX (C.), 1931. — Die Nomenklatur und die Formenkreise von *Acraea encedon* L. und *Acraea lycia* F. (*Mitt. zool. Mus. Berl.*, 17, n° 2 : 239-273).
- PIERRE (J.), 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).
- 1977. — Polymorphisme et mimétisme chez deux espèces jumelles, *Acraea encedon* et *Acraea encedana* (*Lep. Acraeidae*) (*Ann. Soc. ent. France*, N. S., 12, n° 4, 1976 : 621-638).
- 1980. — Le complexe ultraspécifique d'*Acraea admatha* Hewitson, reconnaissance de 6 espèces-jumelles, description de nouveaux taxons (*Lepidoptera Acraeidae*) (*Ann. Soc. ent. France*, N. S., 15, n° 4, 1979 : 719-737).
- (sous presse). — Deux espèces-jumelles confondues sous le nom *Acraea alciope* Hewitson (*Lepidoptera Acraeidae*).
- PIERRE-BALTUS (C.), 1978. — Résultats d'élevages de *Neptis* à faciès « melicerta » en Côte d'Ivoire : description de trois nouvelles espèces (*Lepidoptera Nymphalidae*) (*Lambillionea*, 78, n° 5-6 : 33-44).
- UNGEMACH (H.), 1932. — Contribution à l'étude des Lépidoptères d'Abyssinie (*Mém. Soc. Sci. nat. Maroc*, 32).

(CNRS, RCP 317, Laboratoire d'Entomologie du Muséum national d'Histoire naturelle,
45, rue Buffon, F-75005 Paris).
