

1986/01
Vh

MORPHOLOGIE COMPARÉE DE L'APPAREIL GÉNITAL FEMELLE DES *ACRAEINAE (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE)*

Jacques PIERRE

Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Entomologie, CNRS, LA 42,
45, rue Buffon, F-75005 Paris

Mots-clés : *Lepidoptera*, *Nymphalidae*, *Acraeinae*, appareil génital femelle, glande sous-papillaire, cladistique.

Résumé. — Chez les femelles d'Acraeines, la morphologie de la plaque génitale révèle souvent d'excellents caractères spécifiques aussi bien que des caractères phylogénétiques permettant les regroupements d'espèces. Mais plus encore l'étude des organes internes, canal et bourse copulatrice et surtout une glande méconnue jusqu'alors, située sous les papilles anales, a fourni de remarquables données, révélatrices de la phylogénie de cette sous-famille.

Summary. — The morphology of the sterigma in the *Acraeinae* shows specific characters and also phylogenetic characters helping to join the species. The study of the internal organs (bursa and ductus and especially the gland placed just under the papillae, gland hitherto unrecognized) has furnished remarkable characters which reveal the phylogeny of this subfamily.

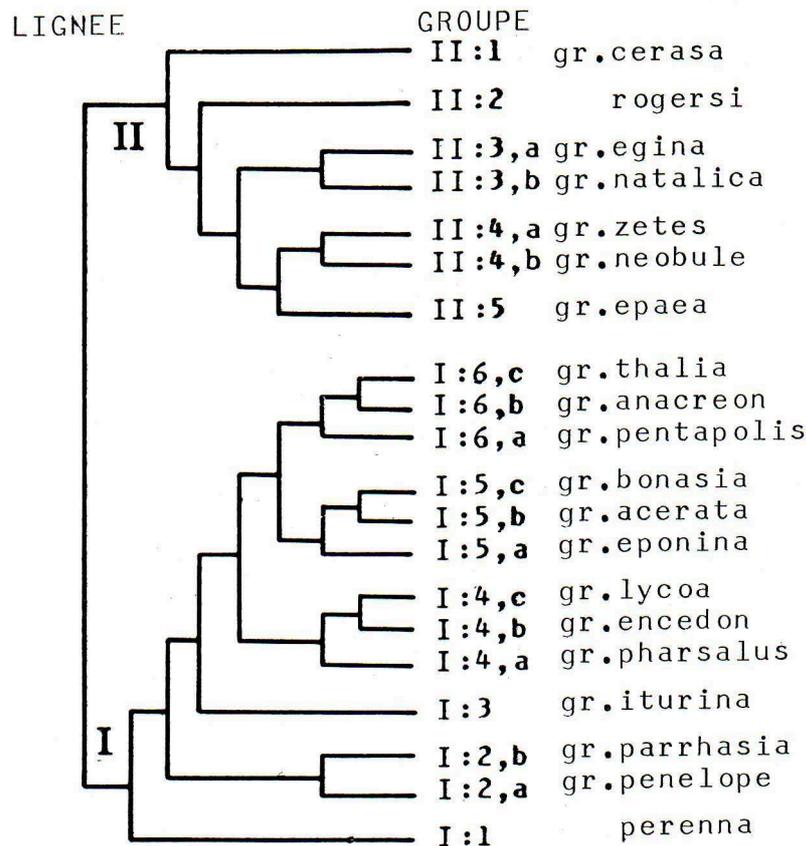
Afin d'établir une hypothèse sur la phylogénie des *Acraeinae* (sous-famille de Nymphalides comprenant les *Bematistes* africains, les *Actinote* néotropicaux et le vaste genre paléotropical *Acraea*, fort hétérogène) différents organes sont étudiés et analysés selon les principes de la cladistique.

L'étude d'ensemble de tous ces caractères a permis de construire un cladogramme (Pierre, Thèse, 1983 et *sous-pressé*) en accord avec les données obtenues pour chacun d'eux selon le principe de « reciprocal clarification » dans le cadre de la méthode « checking, correcting, and rechecking » (Hennig, 1966 : 148, 122). Ceci conduit à proposer de fréquentes hypothèses, solidement argumentées, d'évolutions parallèles ou de réversion.

Selon cette conclusion cladistique, les *Acraeines* se séparent en deux grandes lignées, la lignée I comprend à peu près 50 % des actuels *Acraea* ainsi que les *Actinote*, la lignée II incluant les *Bematistes*; les regroupements d'espèces esquissés par les précédents auteurs sont revus (confer cladogramme non argumenté ci-contre) grâce à l'étude des griffes chez les mâles, des genitalia mâles, du sphragis, (Pierre, 1985a, c et d), des caractères génitaux des femelles exposés dans cet article et de nombreux autres caractères (Pierre, *sous-pressé*).

Les organes génitaux femelles, plus encore que ceux des mâles, sont étonnamment sous-exploités en systématique classique des Lépidoptères alors qu'ils sont porteurs d'excellentes indications tant pour les distinctions spécifiques que pour les regroupements phylo-

génétiques. En particulier chez les Acraeines l'existence d'une glande sous-papillaire, juste mentionnée par van Son (1963) sous le nom d'« anal pouch » ou « anal pockets », n'a jamais été prise en considération. Cet organe a apporté d'excellentes synapomorphies pour la lignée I et pour les différents groupes d'espèces de la lignée II. Le sterigma qui s'est révélé très utile pour la reconnaissance d'espèces jumelles (Pierre, 1985b) a également apporté ici des arguments phylogénétiques précieux. La morphologie du canal copulateur et de la bourse a fourni une synapomorphie fondamentale pour la lignée II ainsi que d'autres permettant heureusement le rapprochement de grands groupes d'espèces.



I. — LA GLANDE SOUS-PAPILLAIRE

Cet organe est très vraisemblablement l'homologue de la glande ou paire de glandes identiquement situées chez certains Nymphalides (*Argynnis paphia*, Heliconiinae...) et que von Siebold a appelé « *glandulae odoriferae* » (1837). Si la fonction de cette glande est très probablement odoriférante, cela n'a pas été démontré et une étude ultérieure est nécessaire. Une recherche devra d'ailleurs être envisagée aussi bien sur les plans histologique, physiologique que phylogénétique dans le cadre plus large des Nymphalides. Cette formation existe également chez la femelle de *Pardopsis* (genre monospécifique qui a été placé antérieurement dans la sous-famille des Acraeinae) où elle a une morphologie très semblable à celle observée chez *Argynnis paphia* : il s'agit d'une poche membraneuse s'ouvrant entre les bases des papilles anales, juste sous l'orifice de ponte. Le plafond de cette poche est légèrement sclérifié sur sa ligne médiane. Le plancher est garni de petites saillies. Enfin le fond de cette poche donne naissance latéralement à deux « glandes filamenteuses », arborescentes (fig. 1). Cette structure observée dans des groupes vraisemblablement voisins des Acraeines est plus simple que celles notées chez ces derniers, et doit donc être considérée comme l'état plésiomorphe de cet organe.

Chez les *Acraea*, c'est *A. cerasa* qui s'écarte le moins de ce modèle (fig. 2) : la poche est simplement plus développée, la sclérisation médio-dorsale plus nette et elle présente en outre des replis latéro-dorsaux, sorte de vague paire de poches membraneuses.

Ces poches, ou « glandes latérales » toujours présentes chez les *Acraeinae*, mieux différenciées que chez *A. cerasa* est parfois même très développées (« anal pockets » de van Son, 1963), sont une caractéristique synapomorphique de cette sous-famille.

Une première tendance évolutive affecte cette structure relativement primitive observée chez *A. cerasa* et qui se retrouve chez *Acraea violarum* et les autres espèces

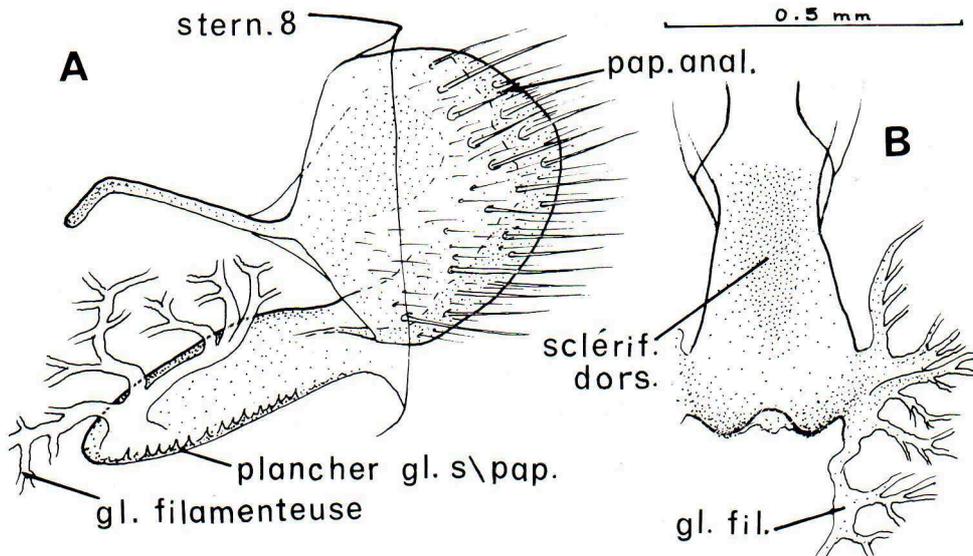


Fig. 1. Glande sous-papillaire de *Pardopsis punctatissima* Boisduval (Nymphalidae). A, vue latérale; B, vue dorsale.

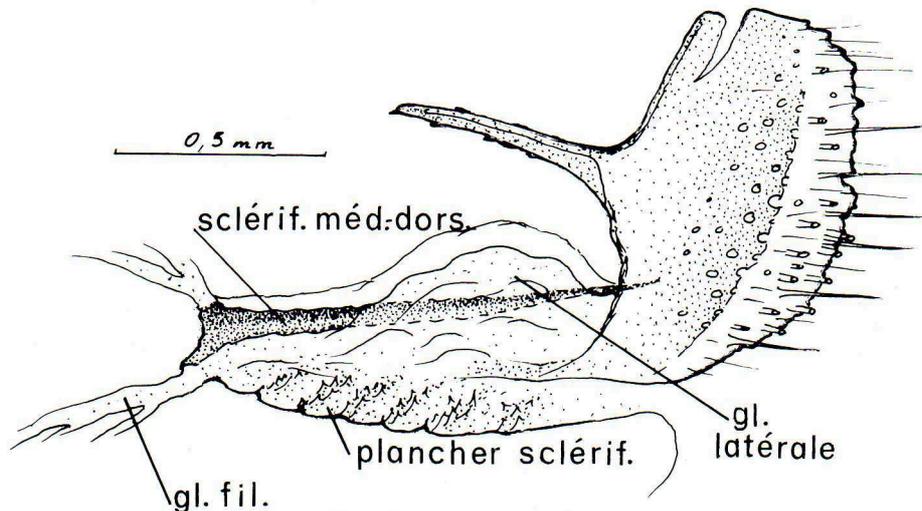


Fig. 2. Glande sous-papillaire de *Acraea cerasa* Hewitson en vue latérale.

proches de *A. egina*, lignée II. Dans ce groupe on observe un morphocline du développement du plancher de la glande avec une sclérisation renforcée des saillies, plus nombreuses, et un développement des replis plus marqués comme par exemple chez *A. acrita* (fig. 3). Dans le groupe-frère (groupe « natalica ») déterminé surtout par une remarquable synapomorphie des griffes, on observe la même tendance déjà bien réalisée chez *A. pudorella*, *A. axina*... très marquée chez *A. natalica* (fig. 4). *Acraea rogersi*, espèce isolée dans un

autre groupe, présente le même état de développement de la glande sous-papillaire que cette dernière espèce. Ceci ne peut être interprété que comme une évolution parallèle.

Chez ces différentes espèces de la lignée II réalisant cette première tendance évolutive, par « *développement du plancher* » de la glande sous-papillaire, on note aussi une légère différenciation simultanée du plafond. Les glandes filamenteuses, toujours terminales présentent souvent une base élargie, coiffant l'extrémité distale de la glande. Cette tendance évolutive respecte le plan de base plésiomorphe, reconnu comme tel chez *A. cerasa*. Elle est donc considérée comme primitive par rapport aux caractères franchement apomorphes décrits ci-dessous. Néanmoins cette évolution nette et progressive par rapport au plan de

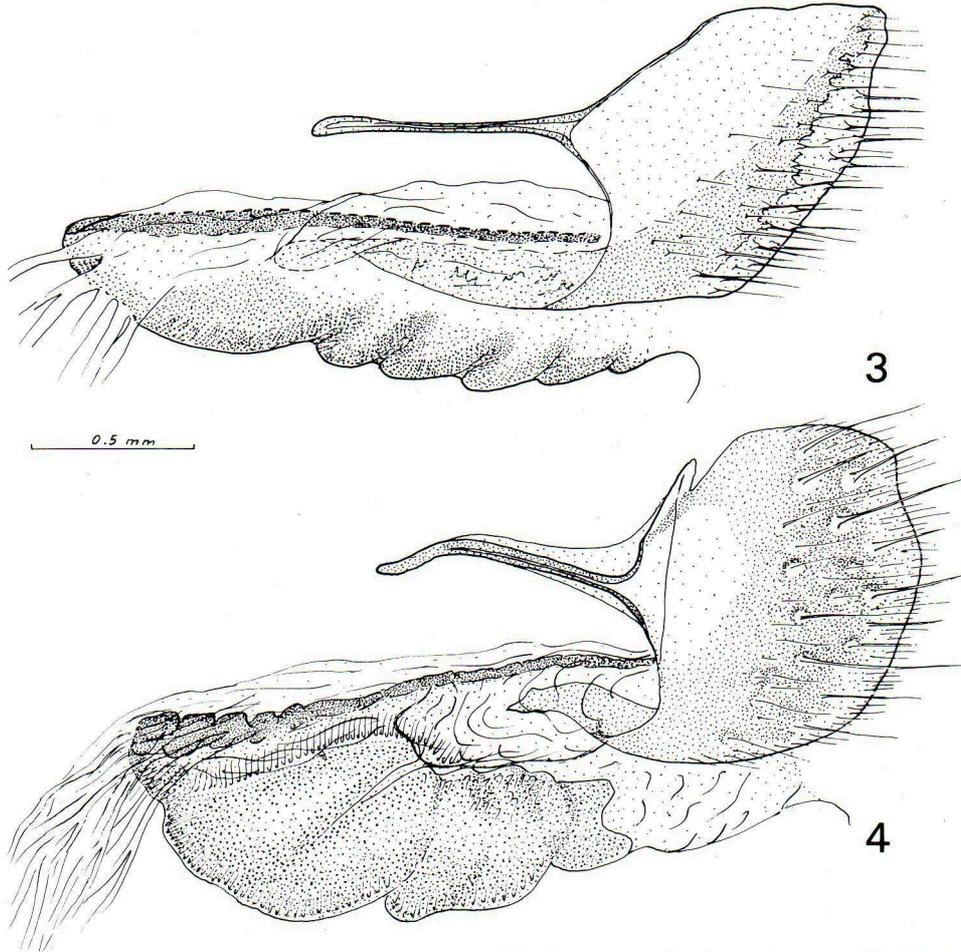


Fig. 3 et 4, Glandes sous-papillaires d'*Acraea* en vue latérale. 3, *A. acrita* Hewitson; 4, *A. natalica* Boisduval.

base représente une autapomorphie pour *A. rogersi* et une synapomorphie pour le groupe « *natalica-egina* ». L'évolution parallèle est ici assez peu significative s'agissant plutôt du développement dérivé d'un schéma plésiomorphe que de l'apparition d'un caractère franchement nouveau comme l'ordonnance en ligne des écailles qui se produit parallèlement entre ce groupe « *natalica-egina* » et le groupe « *neobule-zetes-epaea* ». (Pierre, *sous-presse*). C'est ce qui a permis de faire le choix, lors de l'établissement du cladogramme, du groupe-frère de « *natalica-egina* ».

Une autre tendance évolutive particulièrement caractéristique se réalise justement dans ces groupes « *neobule* », « *zetes* » et « *epaea* ». Elle se distingue par le notable « *développement des glandes latérales* » en de grandes poches ovales. Les modalités de cette évolution sont différentes dans chacun des groupes d'espèces.

Dans le groupe « *epaea* », (ex-*Bematistes*) ces glandes latérales portent de nombreuses aspérités piliformes internes, bien sclérifiées. Le plancher de la poche principale impaire est lisse et uniformément sclérotisé (fig. 5).

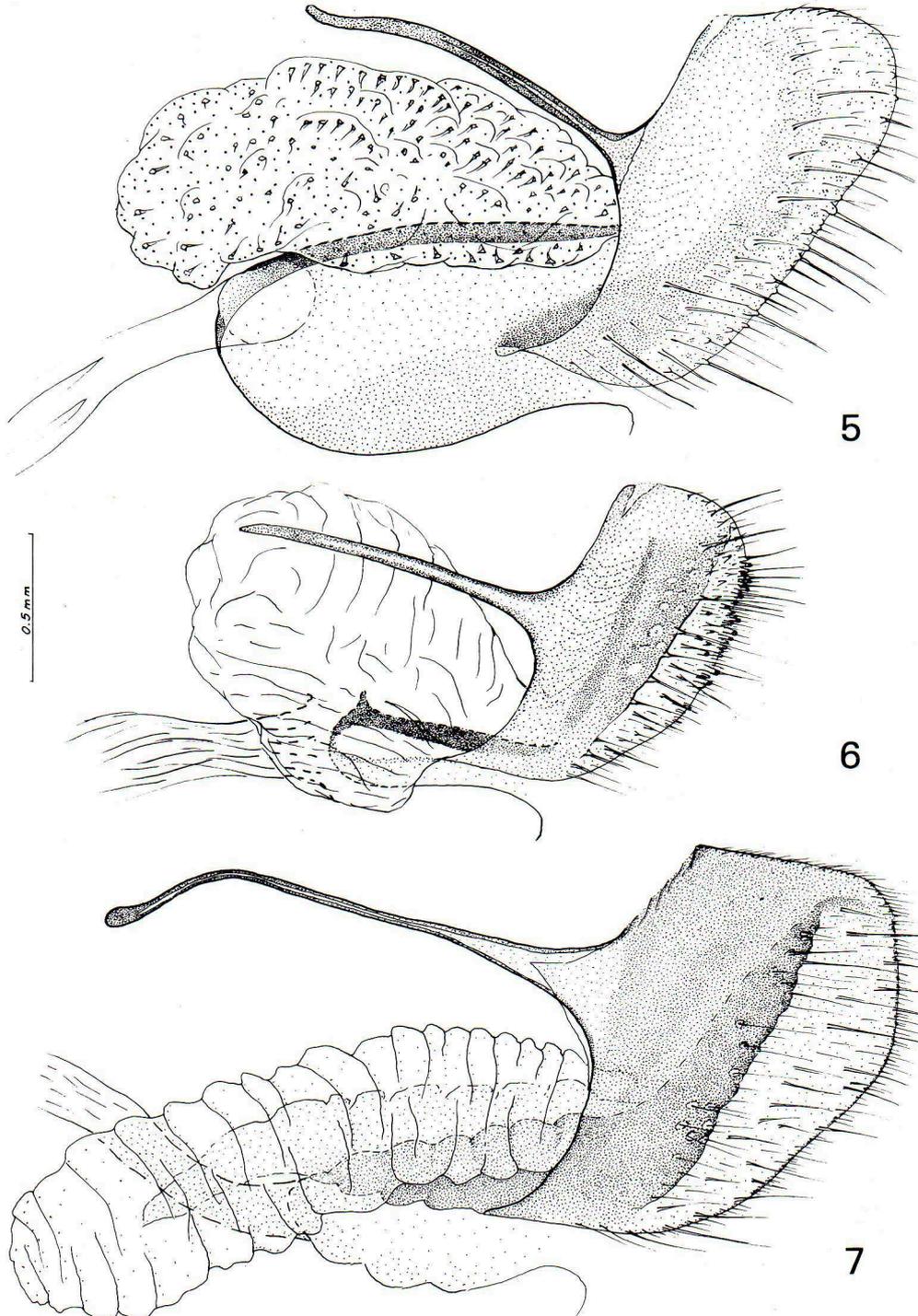


Fig. 5 à 7, Glandes sous-papillaires d'Acraeines en vue latérale. 5. *Bematistes aganice* Hewitson; 6. *Acraea eugenia* Karsch; 7. *Acraea anemosa* Hewitson.

Dans le groupe des espèces proches de *A. neobule*, la poche principale est rudimentaire et les glandes latérales sont prépondérantes : amples sacs membraneux avec une base très élargie par rapport à l'ensemble de la glande sous-papillaire de telle sorte que les glandes filamenteuses débouchent directement sur ces poches, plus ou moins à la base de celles-ci selon les espèces (fig. 6). Cependant chez *A. ranavalona* qui fait partie de ce groupe selon les conclusions de l'analyse cladistique globale, la glande sous-papillaire ne présente pas ces caractéristiques, synapomorphiques pour le reste du groupe, elle montre plutôt des traits intermédiaires entre ceux-ci et ceux de la structure plésiomorphe observée chez *A. cerasa*.

Chez *Acraea zetes* et les espèces voisines (fig. 7), les glandes latérales sont fort allongées latéro-ventralement et elles montrent une légère sclérisation en rides transversales. *Acraea satis* a une glande sous-papillaire du même type, la sclérisation étant cependant moins caractéristique. *Acraea rabbaiae* est pour ce caractère, à l'instar de *A. ranavalona* cité juste ci-dessus, intermédiaire avec le schéma de base. Par contre *A. zonata*, proche de *rabbaiae* et sans conteste partie intégrante du groupe mais à sa base, présente une glande sous-papillaire à caractère plésiomorphe.

La réalisation différente de ces structures apomorphes homologues dans ces trois groupes, « *neobule* », « *zetes* » et « *apaea* », et l'existence dans chacun d'eux d'espèces présentant des structures plésiomorphes ou intermédiaires, impliquent de considérer le développement des glandes latérales comme des évolutions parallèles, il s'agit donc plus précisément d'homoiologie (cf. Hennig, 1966 : 117).

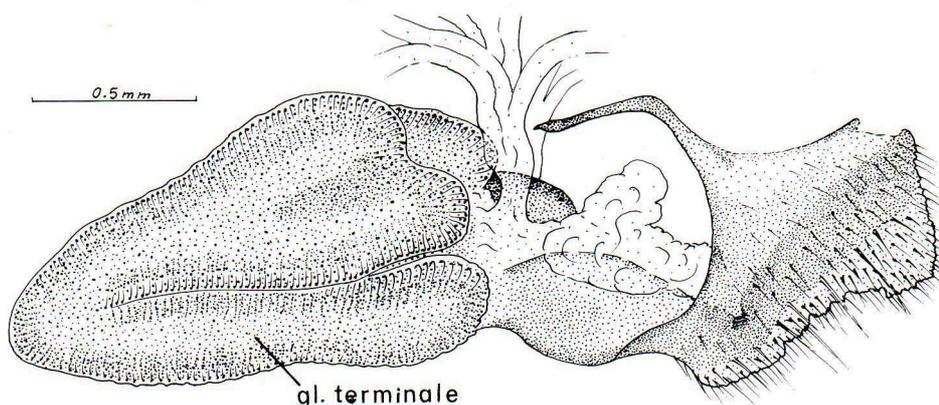


Fig. 8. Glande sous-papillaire d'*Acraea perenna* Doubleday, en vue latérale.

D'après Brundin (1966) « le parallélisme... ne peut être la preuve d'une relation fraternelle » bien que « il a un rapport évident avec le degré de proximité d'ascendance ».

Encore faut-il bien distinguer le parallélisme de la convergence ! Dans le cas présent, l'existence de synapomorphies des armures génitales mâles et femelles permet d'admettre qu'il s'agit bien ici d'un parallélisme qui, réciproquement, corrobore ces synapomorphies.

On peut traduire l'origine des évolutions parallèles par l'existence chez l'espèce-mère d'un potentiel génétique particulier, nouveau, sans expression phénotypique, qui sera transmis aux lignées filles (il s'agit donc d'une synapomorphie), chez lesquelles il provoquera l'apparition, non obligatoire, progressive, de caractères similaires « homoiologues » (similitude avec la loi de Vasilov sur les variations parallèles). Homoiologies, évolutions parallèles ou « synapomorphies potentielles » (Pierre, 1983) : cette dernière dénomination permet de les porter sur le cladogramme comme les synapomorphies supposées observables chez l'espèce-mère, mais avec un symbole distinct.

La glande sous-papillaire se présente donc sous des formes très variées dans la lignée II des *Acraeinae*.

Dans la lignée I par contre, et c'est là un des arguments solides pour sa réalité, cette

glande se présente sous un aspect très constant et particulièrement caractéristique. C'est une remarquable synapomorphie s'exprimant essentiellement par le fort développement du fond de cul-de-sac de la poche impaire principale. La « *glande terminale* » ainsi formée est antérieure aux glandes filamenteuses qui la flanquent latéralement. Cette paire d'arborescences membraneuses primitivement en position distale débouche chez les espèces de la lignée I vers le milieu de l'ensemble sous-papillaire. La glande terminale est très sclérifiée, garnie de nombreuses saillies piliformes internes surtout sur son plafond boursoufflé en circonvolutions (fig. 8). Parfois la base des glandes filamenteuses est élargie et recouvre en partie la zone postérieure de la glande terminale.

En conclusion, l'étude morphologique de la glande sous-papillaire est très révélatrice sur le plan phylogénétique, et fournit des synapomorphies déterminantes, révèle des évolutions parallèles convaincantes, du fait de sa diversité chez les Acraeines (fig. 9).

développement
du plancher
de la glande

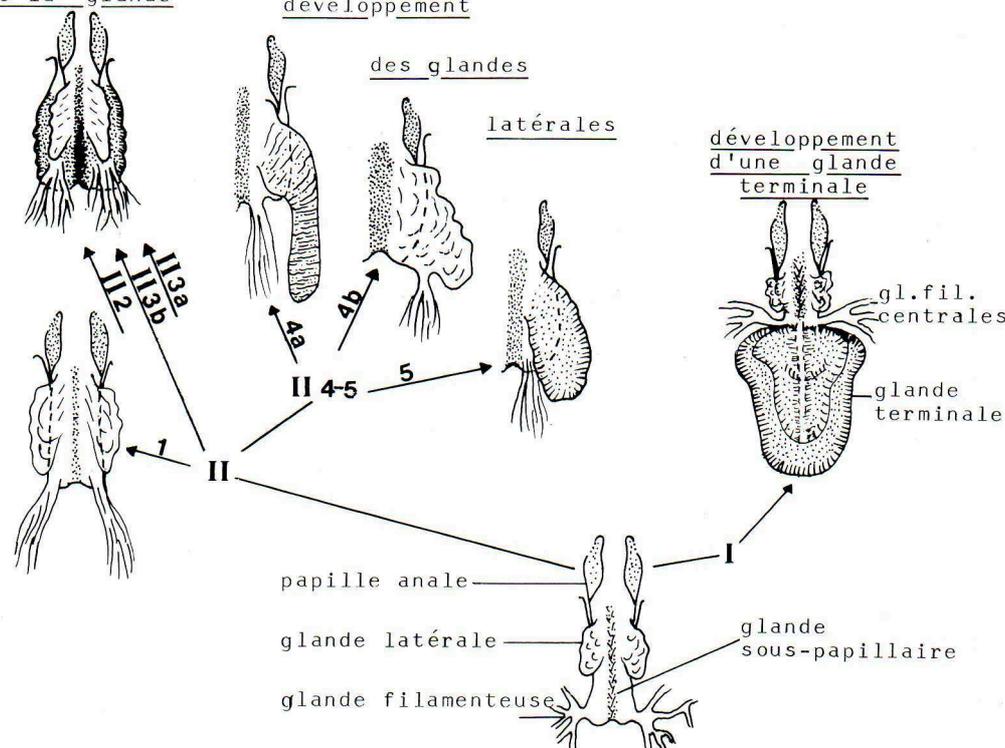


Fig. 9. Schéma d'une hypothèse de l'évolution de la glande sous-papillaire chez les Acraeines.

Ce type de glande semble n'avoir fait l'objet que de très peu d'études et est resté quasiment inédit chez les Acraeinae où il présente pourtant un développement important. Si sa fonction est effectivement odoriférante, elle intervient dans les mécanismes de rapprochement des sexes : les comportements nuptiaux sont méconnus chez les *Acraea*, j'ai cependant pu observer lors d'élevages en cage, que des femelles d'*Acraea necoda*, quelques heures après leur émergence, ont un grand pouvoir attractif sur les mâles; ceux-ci rivalisent alors pour s'accoupler en se tenant accrochés aux ailes de la femelle passive, simplement suspendue à une herbe.

II. — LES ORGANES DE LA COPULATION

L'étude systématique de la plaque abdominale (= plaque génitale ou sterigma) de la bourse copulatrice et de son col (*ductus bursae*) chez tous les Acraeinae a permis de

déceler des caractères de grand intérêt phylogénétique. Malgré une déroutante diversité des sterigma chez ces papillons, l'analyse cladistique a permis, *a posteriori*, de repérer un caractère qui les classe selon deux types : dans certains cas l'*ostium bursae* est parfaitement sclérifié et se présente comme un orifice visible, en évidence, souvent assez largement béant, tandis que dans d'autres c'est un orifice non matérialisé, s'ouvrant dans une membrane fripée, souvent caché au fond d'un *sinus vaginalis*.

Ce caractère révélateur d'une donnée phylogénétique n'a pas de valeur pratique pour une clé de détermination. En effet il existe trop d'exceptions dues à des évolutions ultérieures, convergentes ou parallèles ou à des réversions.

Les organes internes.

Les espèces chez qui l'*ostium bursae* apparaît nettement sont celles de la lignée II chez qui d'une part la plaque abdominale est bien développée et d'autre part le *ductus bursae* est un tube sclérifié, partiellement ou totalement. Ces deux caractères sont dérivés des structures de la lignée I, où la plaque génitale est souvent nulle ou représentée que par quelques zones sclérifiées, et où le canal copulateur est entièrement membraneux. Parfois

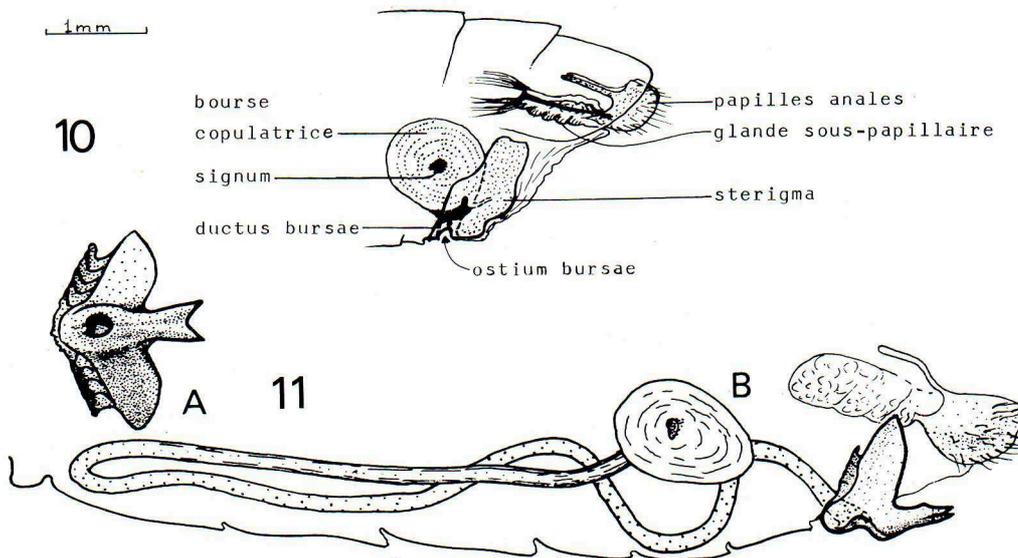


Fig. 10 et 11, Armature génitale femelle des Acraeinae de la lignée II. 10, *Acraea egina* Cramer, en vue latérale; 11, A, sterigma de *Acraea natalica* Boisduval en vue ventrale; 11, B, *A. natalica* Boisduval, en vue latérale.

même la bourse copulatrice s'ouvre directement sur la membrane intersegmentaire 7-8. Si chez certaines espèces de la lignée I, cette poche membraneuse comporte une zone légèrement sclérifiée, il s'agit de points diffus, jamais de *signum* bien différencié. Ce type de bourse copulatrice très simple, de forme vague, que l'on observe également chez *Pardopsis* est considéré comme plésiomorphe et est commune à toutes les espèces de la lignée I définie par ailleurs par des caractères évolués caractéristiques.

Par opposition, la lignée II est définie par la structure synapomorphe du *ductus bursae* et de la bourse elle-même. Le canal copulateur, qu'il soit très court (*A. egina*, fig. 10) ou extrêmement long (*A. natalica*, fig. 11), est toujours bien sclérifié, fondamentalement semble-t-il suivant deux lignes latérales mais parfois entièrement, surtout à l'extrémité distale formant souvent une collerette rigide à la base de la bourse. Cette bourse est typiquement sphérique, souvent ridée en cercles parallèles par rapport à deux pôles latéraux matérialisés par des *signa*. Deux groupes présentent pour cet organe des caractères bien particuliers, autapomorphes : le groupe d'*A. zetes* avec une bourse lisse, ovalisée à l'extrémité distale et les *Bematistes* avec, outre la paire de *signa* latérocentrale, une paire basale plus développée. Enfin, plusieurs espèces (surtout dans le groupe d'*A. egina*) montrent des

caractères très diversifiés, évolution ultérieure singulière ou réversion, pour le *ductus bursae* ou pour le *signum*, comme pour le sterigma.

Le sterigma.

Ce sterigma dans la lignée II est de forme très variable. Chez *A. cerasa*, le sterigma est une plaque sclérifiée avec une zone en fer à cheval au sommet de laquelle débouche le canal copulateur (fig. 12). Ce schéma se retrouve sans peine chez *A. rogersi*, et également chez certains *Bematistes*, *B. aganice*, *vestalis*,... (fig. 13). Il existe de telles sclérifications en plaque peu différenciées à la base des divers groupes mais dans la plupart on observe le développement de particularités synapomorphiques qui ont guidé les regroupements des espèces. Comme cela a déjà été dit, dans certains groupes les modifications du sterigma sont extrêmement variables (groupe d'*egina*) et certaines espèces sont dépourvues de cet organe ou ont un sterigma très réduit ce qui doit être considéré comme des régressions (*A. atolmis*, *A. nohara*). Deux cas plaident magnifiquement pour cette dernière interprétation. Il s'agit d'une part d'*Acraea guillemei*, *A. diogenes* et *A. schoutedeni* dont les sterigma complexes mais en grande partie membraneux montrent la même structure qui est sclérifiée chez les espèces apparentées, et d'autre part d'*A. miranda*, au sterigma fort simple, dont l'espèce-sœur jumelle *A. mirabilis* a une plaque génitale tout à fait conforme au modèle de la lignée de *natalica* dans laquelle *mirabilis* s'intègre sans équivoque.

Au sein de la lignée II, parmi les caractères synapomorphiques ayant permis de distinguer des groupes d'espèces ou de réunir des groupes-frères, en accord avec d'autres particularités, figurent certaines structures de la plaque génitale, décrites ci-dessous.

Dans la lignée d'*A. natalica*, après la dichotomie donnant naissance à *A. aglaonice*, le sterigma montre une tendance à développer postérieurement une excroissance bifide (point d'ancrage de l'uncus et guide du pénis ?) et présente une zone antérieure du sterigma ondulée de manière caractéristique (fig. 11).

Autre synapomorphie remarquable fournie par le sterigma : dans les lignées « *neobule* », « *zetes* » et « *epaea* », l'*ostium bursae* occupe une position très antérieure. Le sterigma est ainsi déformé vers l'avant du corps déterminant une concavité correspondante dans le 7^e sternite alors contigu tandis que chez la plupart des espèces d'Acraeinae, il recouvre partiellement la plaque génitale. Chez les *Bematistes* (groupe « *epaea* ») et dans le groupe de *neobule*, cette relation de contiguïté évolue, indépendamment, parallèlement, en une soudure complète entre ces deux pièces. Néanmoins, chez *A. ranavalona* ainsi que chez *B. aganice* (fig. 13), on observe une zone de cuticule mince à la soudure encore incomplète. Ceci montre bien qu'il s'agit là d'une évolution parallèle, interprétation d'ailleurs fort vraisemblable puisqu'on ne voit aucune trace d'une telle soudure dans le groupe de *zetes*. Dans cette dernière lignée par contre le sterigma est fusionné latéralement avec le 8^e tergite (fig. 14), caractère bien particulier, sans conteste synapomorphique.

La soudure du sterigma et du 7^e sternite dans la lignée de *neobule* (II : 4 : b) montre une évolution ultérieure variable. Elle est totale et nettement repérable chez *quirina* ainsi que chez *A. hova* et *A. leucographa* mais dans la suite de la lignée de *A. admatha* le sterigma n'est plus formé que par la sclérification de la membrane 7-8 ce qui doit être considéré comme une régression, en accord avec le cladogramme proposé pour l'ultra-species « *admatha* », car alors le 7^e sternite est entièrement membraneux (Pierre, 1985b, fig. 8 et 9).

Dans la branche-sœur de celle d'*admatha*, c'est-à-dire dans le groupe de *neobule*, apparaît une nette synapomorphie très homogène chez toutes les espèces, légèrement différente chez *A. quirina* : à la soudure avec le 7^e sternite, existent latéralement deux encoches permettant une coaptation avec les extrémités des valves comme mécanisme de préhension de la femelle par le mâle lors de la copulation (fig. 15).

Un tel mécanisme existe également, sans aucune homologie, chez de nombreuses espèces du groupe de *A. egina* (II : 3 : a) ainsi que chez de nombreux *Bematistes*.

Tandis que dans la lignée I les valves semblent embrasser l'abdomen de la femelle, ou du moins son sterigma seul lorsque celui-ci est globuleux (*A. encedon*, *A. alciope*), on

observe dans la lignée II une tendance chez de nombreuses espèces, à une coaptation mieux ajustée qui demande à être précisée lors d'études éthologiques.

Dans la lignée I où l'on observe donc des simpliomorphies caractéristiques (*ductus bursae* peu ou pas différencié, jamais sclérifié, et bourse de forme vague, très simple) on peut concevoir un plan de base du sterigma se composant d'une *lamella antevaginalis*, bandelette transversale antérieure à l'*ostium bursae* et joignant latéralement les bords du 8^e tergite, d'une sclérisation postérieure impaire et de sclérisations paires laté-

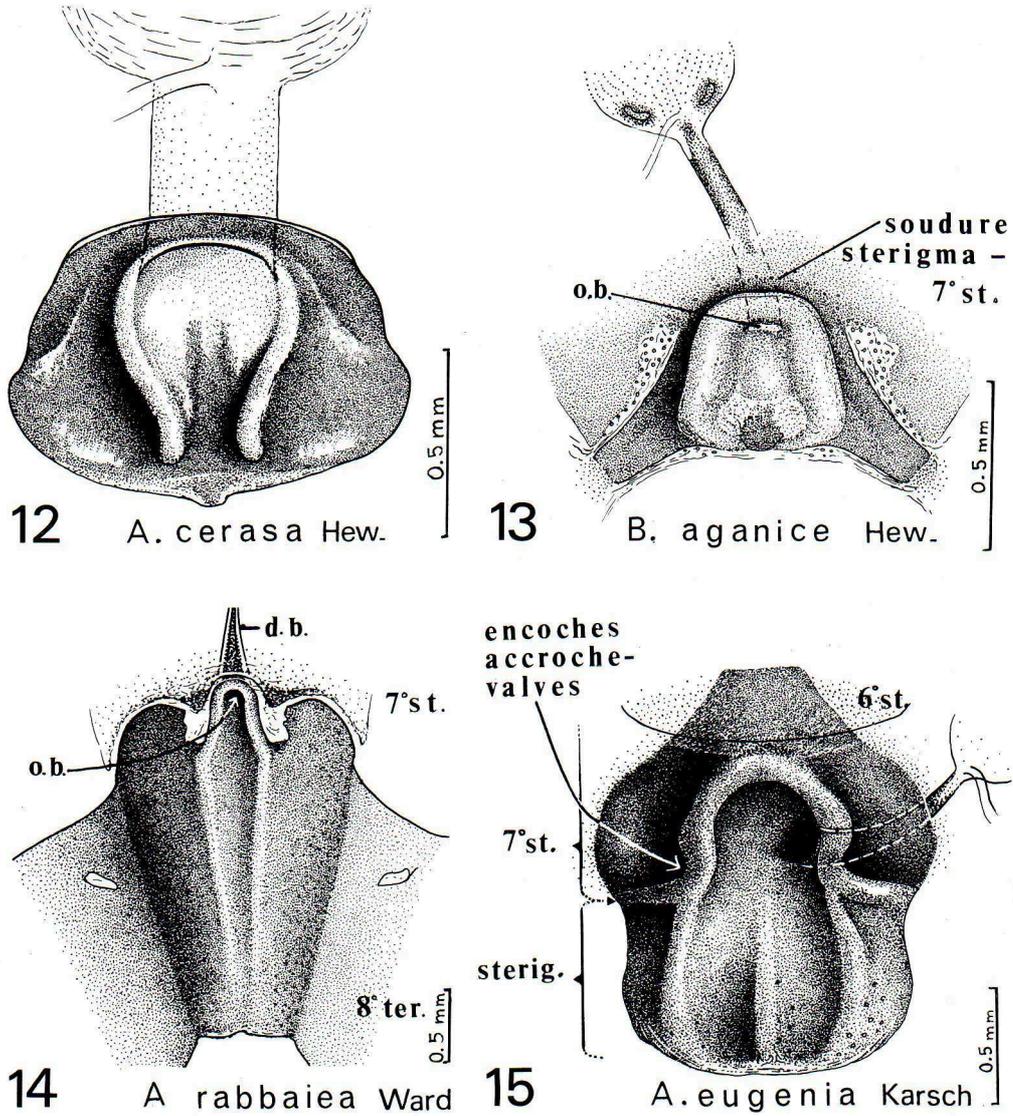


Fig. 12 à 15, Sterigma (vue ventrale) d'*Acraeinae* (lignée II) (Dessins G. Hodebert).

rales à l'*ostium bursae*. La sclérisation postérieure semble correspondre morphologiquement et fonctionnellement chez toutes les espèces de cette lignée I à une structure d'accrochage de l'uncus lors de la copulation.

Ce système d'accrochage de l'uncus semble assez général, il a été observé par Chovet (1970) lors de l'accouplement de *Pieris brassicae* chez qui cette sclérisation postérieure est appelée saillie médiane (Bernardi, 1954, d'après Kusnezov, 1915 : téton médian).

J'ai pu effectivement vérifier l'ancrage de la pointe de l'uncus sur cette structure.

du sterigma lors de l'accouplement de *A. necoda* chez qui cette saillie médiane est assez bien développée (Pierre, 1985b, fig. 4). Elle est par contre peu développée dans les groupes de *A. perenna* et de *A. parrhasia* (fig. 17) chez qui le plan de base du sterigma est le plus faiblement sclérifié, ce qui semble pouvoir être considéré d'emblée comme l'état plésiomorphe au sein de la lignée I.

Dans l'ensemble de cette lignée toutes les formes de sterigma peuvent être interprétées à partir de ce plan de base en tenant compte de certaines alternatives évolutives formant parfois des morphoclines :

1) Les sclérifications latérales montrent très généralement un développement en

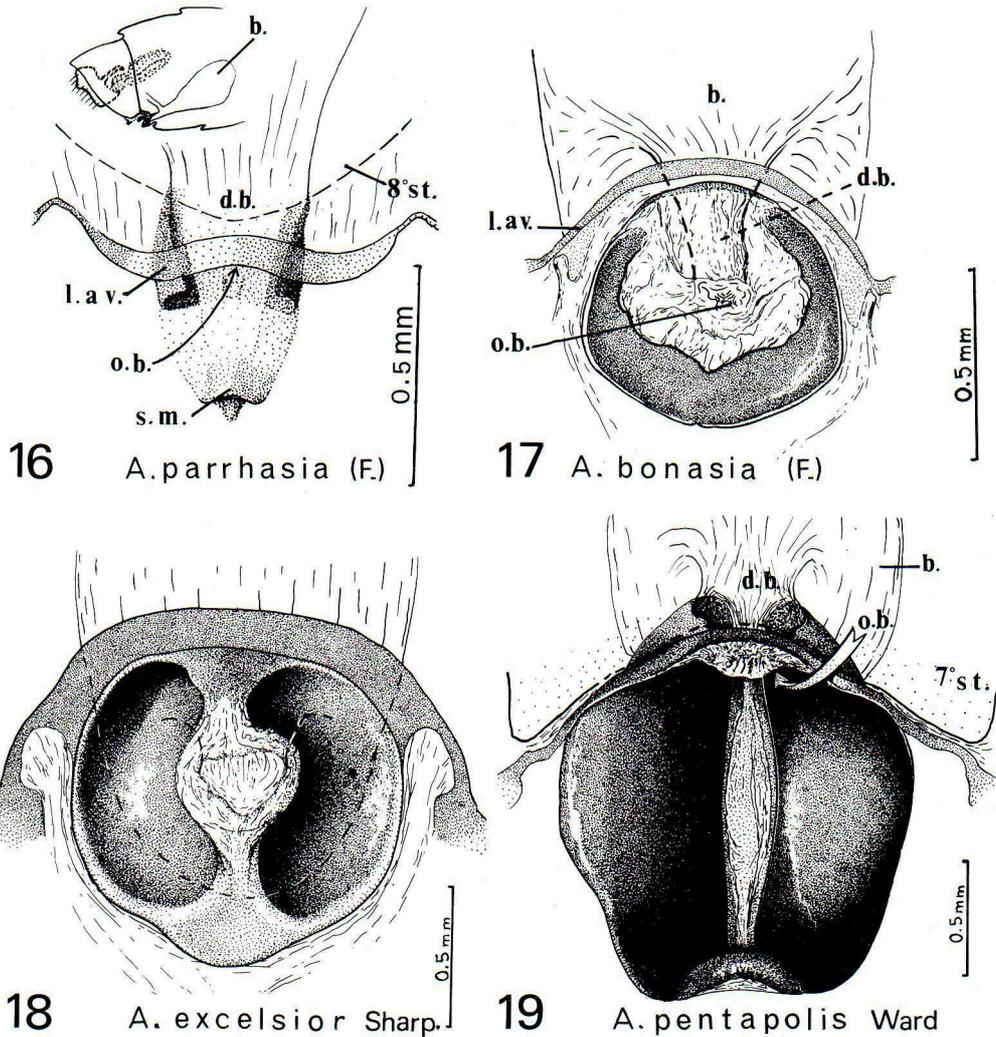


Fig. 16 à 19, Sterigma (vue ventrale) d'*Acraeinae* (lignée I). b. bourse copulatrice; d.b., ductus bursae; o.b., ostium bursae; l.av., lamella antevaginalis; s.m., saillie médiane; st., sternite (Dessin G. Hodebert).

demi-coupes qui se rejoignent sur une crête médiane avec la sclérification postérieure (fig. 17). Plusieurs exemples de sterigma réalisent ainsi un morphocline conduisant à un *sinus vaginalis* avec les sclérifications en demi-coupes de plus en plus profondes et avec (fig. 19) ou sans (fig. 17 et 18) saillie médiane nettement différenciée.

2) Le développement vers l'avant de la cavité de ces demi-coupes (fig. 19) (groupes de *pharsalus*, *pentapolis*, *anacreon*) et surtout l'extension vers l'arrière de la lamella antevaginalis conduisent à la formation du *sinus vaginalis* refermé caractéristique du groupe *lycoa-encedon* (Pierre, 1985b, fig. 1 et 4).

3) Enfin chez les *Actinote* (et *A. mirifica*!) que certaines synapomorphies désignent comme le groupe-frère du groupe de *A. vesta*, *A. anacreon*... (cf. le *sphragis*, Pierre, 1985d, et la nervation, Pierre, *sous-presse*), le sterigma s'écarte d'avantage de ce plan de base. Le bord antérieur de la lamelle antévaginale se recourbe ventralement en angle droit et se soude au 7^e sternite souvent modifié; le *sinus vaginalis*, très ouvert, se reconnaît mal, la saillie médiane n'est pas toujours présente. Ces modifications autapomorphiques auraient été difficiles à démasquer si la position des *Actinote* — groupe-frère de *anacreon* — n'avait été dévoilée par ailleurs.

Néanmoins, ce plan de base, ses éléments de sclérification, semblent constituer une bonne synapomorphie, une fois comprise (même *a posteriori*) l'évolution morphoclinale dans l'ensemble de la lignée I. Cette évolution corrobore ainsi les conclusions cladistiques obtenues par l'étude des autres caractères.

Au sein de cette lignée I, de l'état initial, observé chez *Acraea parrhasia* par exemple (fig. 16), à l'état évolué (*A. pentapolis*, fig. 19), on suit différents états du développement intermédiaire en fonction d'une tendance évolutive vers la réalisation d'un *sinus vaginalis* en coupe hémisphérique puis presque complètement refermée (chez *encedon* et *alciope*).

J'ai considéré dans le cladogramme précédemment établi (Pierre, Thèse, 1983) cette synapomorphie comme discutable, car cet organe est d'analyse bien complexe mais il semble toujours se ramener à une structure initiale constante qui est propre à cette lignée I. Cependant la variation évolutive de cette structure est tellement ample, les états intermédiaires de ce morphocline peu fréquents, parfois absents dans certaines lignées qu'il est difficile d'affirmer sans réserve qu'il y a là une variation sur un thème unique, synapomorphique pour la lignée I. Cette hypothèse n'est contredite par aucun fait et rend bien compte de l'évolution dans cette lignée I. Elle est de plus congruente avec les autres hypothèses de filiation, il apparaît donc utile de signaler ce caractère bien qu'il soit superfétatoire dans le plan d'argumentation, mais le maximum de caractères « s'illuminant réciproquement » renforce l'hypothèse adoptée.

En conclusion, bien que le sterigma soit un organe très variable dans l'ensemble de la sous-famille, offrant des détails de structure souvent caractéristiques au niveau des espèces, il a néanmoins permis de reconnaître sur le plan phylogénétique :

1) un schéma synapomorphique fondamental pour les espèces de la lignée I par opposition aux sterigma de la lignée II montrant une très large gamme de modifications;

2) une synapomorphie (*ostium bursae* très antérieur, au niveau du 7^e sternite) pour les groupes « *neobule-zetes-epaea* », particulièrement précieuse pour corroborer le rapprochement des *Bematistes* au groupe « *zetes-neobule* », rapprochement déjà montré par l'affinité des glandes sous-papillaires;

3) de nombreuses synapomorphies au niveau des grands groupes d'espèces parfois originales et directement interprétables (« *encedon-lycoa* », « *natalica* », « *zetes* ») mais le plus souvent similaires dans plusieurs lignées voisines, évolutions parallèles significatives d'une certaine parenté phylogénétique, comme pour *Bematistes* et « *neobule* » (soudure sterigma-7^e sternite), ou pour les différents groupes d'espèces avec le *sinus vaginalis* « en coupe » : « *encedon* », « *pentapolis* », « *anacreon* ».

Par ailleurs, l'appareil copulateur des femelles a montré pour la lignée II d'excellentes synapomorphies au niveau de la bourse copulatrice et surtout du *ductus bursae*.

CONCLUSION

L'étude des genitalia femelles a donc apporté de nombreuses données à cette étude cladistique. Sur la centaine de synapomorphies ayant contribué à l'établissement du cladogramme des Acraeines, le quart est dû aux structures génitales femelles, interne (glande sous-papillaire, bourse et son canal) ou externe, (sterigma). L'étude des genitalia mâles avait été aussi féconde (Pierre, 1985c) plus même si l'on tient compte des données phylogénétiques apportées par l'étude du *sphragis* (Pierre, 1985d), structure fournie par le mâle mais portée par la femelle...

Il faut donc mentionner l'importance extrême des caractères portés par le tractus génital pour l'analyse phylogénétique, mais une bonne étude cladistique doit comporter un maximum de données s'éclairant mutuellement, se corroborant. On a vu en effet le nombre d'évolutions parallèles, de convergences, de régressions qui s'observent dans l'histoire évolutive de tous les organes et qui ne peuvent être démontrés que grâce à l'étude de l'évolution d'autres caractères. Les griffes (Pierre, 1985a) ont ainsi apporté des éléments fondamentaux mais compréhensibles que grâce à la lumière des données obtenues par l'étude des armures génitales. Il en va de même pour de nombreux autres caractères (disposition des pontes par les femelles, plantes nourricières, habitus, nervulation, écailles...) qui seront traités dans un prochain article (Pierre, *sous-press*). La synthèse de toutes ces études permettra alors de proposer un cladogramme pour l'ensemble de la sous-famille et de proposer les modifications taxinomiques qui en découlent!

AUTEURS CITÉS

- BERNARDI G., 1954. — Révision des *Pierinae* de la faune malgache. — *Mém. Inst. Sc. de Madagascar*, série E, t. V : 239-375.
- BRUNDIN L., 1966. — Transantarctic relationship and their significance, as evidenced by chironomid midges, ... Kungl. Svenska Vetensk. Handl., s. 4, Bd 11 (1) : 14-29 (extrait traduit in GOUJET D. & MATILE L., 1978, Paris, MNHN, lab. Entomologie).
- CHOVET G., 1970. — Analyse du déclenchement de la copulation chez *Pieris brassicae* L., (*Lep.*, *Pieridae*). — *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, (D), 270 : 2832-5.
- HENNIG W., 1966. — Phylogenetic systematics. — Urbana, Univ. of Illinois Press.
- KUSNEZOV N.Y., 1915. — Faune de la Russie, Lépidoptères, I (1). — Petrograd (en russe).
- PIERRE J., 1983. — Systématique évolutive, cladistique et mimétisme chez les Lépidoptères du genre *Acraea* (Nymphalides). — Thèse de doctorat d'État, Université Paris VI.
- 1985a. — Morphologie des griffes des *Acraeinae* (*Lep.*, *Nymph.*). — *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (III), n° 8 : 333-336.
- 1985b. — Systématique évolutive et spéciation chez les Lépidoptères du genre *Acraea* (*Nymphalidae*). I : Introduction et complexes ultrasécifiques. — *Annl. Soc. ent. Fr.* (N.S.), 21 (1) : 5-27.
- 1985c. — Morphologie comparée de l'appareil génital mâle des *Acraeinae* (*Lepidoptera*, *Nymphalidae*). — *Annl. Soc. ent. Fr.* (N.S.), 21 (4) : 381-391.
- 1985d. — Le *sphragis* chez les *Acraeinae* (*Lepidoptera*, *Nymphalidae*). — *Annl. Soc. ent. Fr.* (N.S.), 21 (4) : 393-398.
- 1986. — Systématique cladistique chez les *Acraeinae* (*Lep.*, *Nymph.*). — *Annl. Soc. ent. Fr.* (N.S.), 22, *sous-press*.
- SIEBOLD C. T. von, 1837. — *Archiv. Anat. Physio.* : 381-443.
- SON G. van, 1963. — *Acraea* species of South Africa. — *Transv. Mus. Mem.*, suppl. n° 14.