

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

Jacques PIERRE

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

Mots-clés : *Lepidoptera*, *Nymphalidae*, *Acraeinae*, genitalia mâles, cladistique.

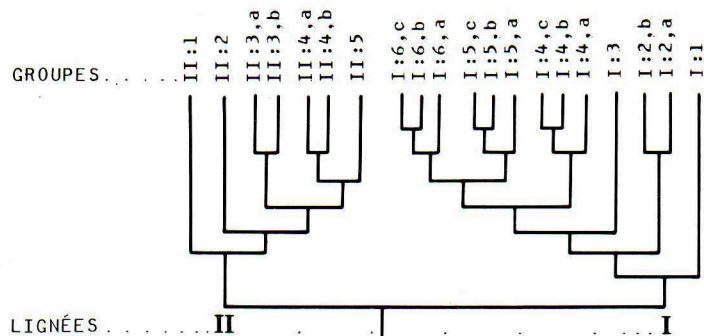
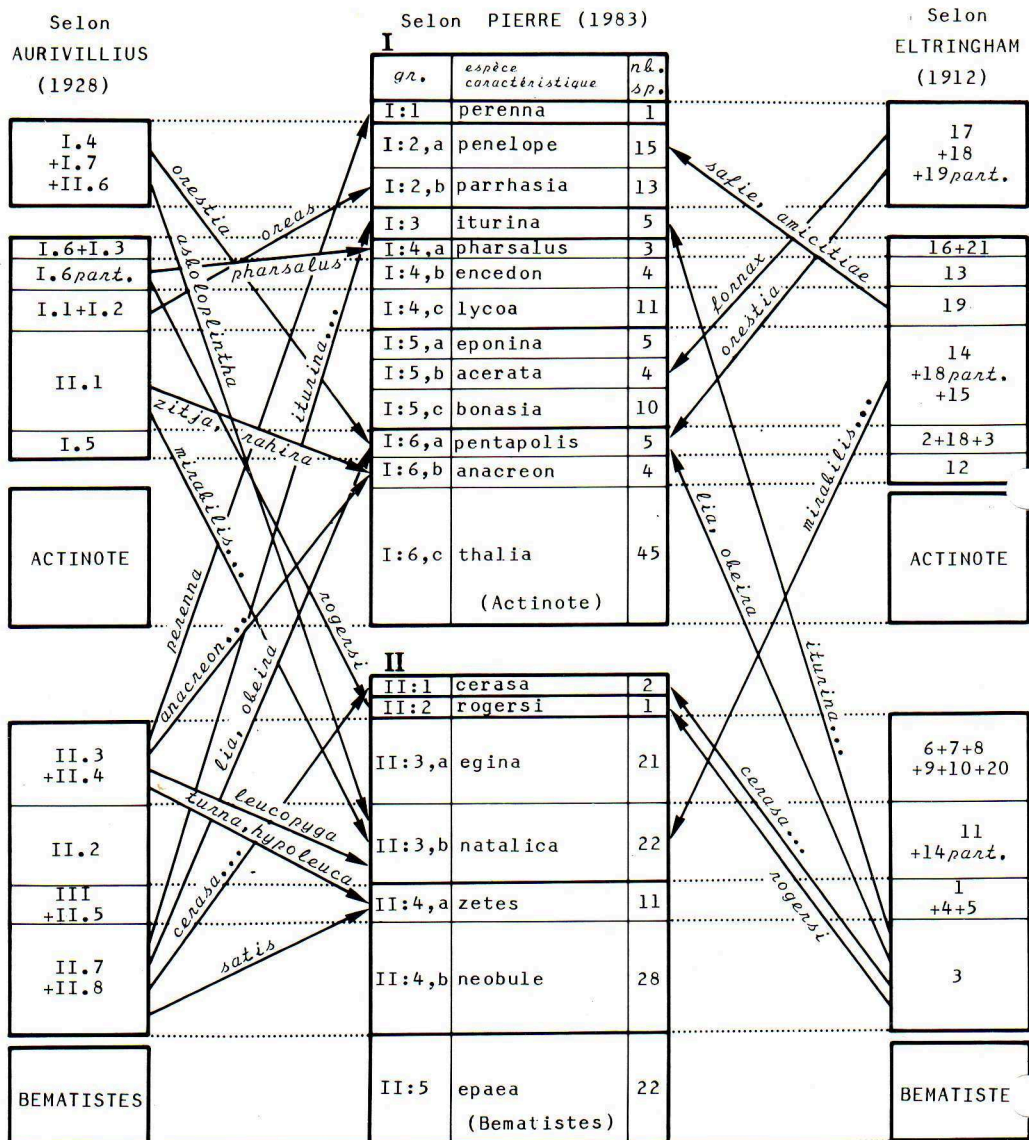
Résumé. — Les différentes pièces des genitalia mâles de tous les *Acraea* et de quelques *Bematistes* et *Actinote* sont étudiées afin de préciser les affinités spécifiques et, également grâce à l'analyse cladistique, de contribuer à établir la phylogénèse des différents groupes d'espèces.

Summary. — The organs of the male genitalia are studied for all the *Acraea* species and for some of *Bematistes* and *Actinote*. The specific affinities are given in detail and the phylogeny of the different groups of species is established through a cladistic analysis of the data.

Les *Acraeinae* sont actuellement considérés comme formant trois groupes : le genre *Actinote* (plus de 40 espèces sud-américaines) assez homogène de caractères, le genre africain *Bematistes* (plus de 20 espèces) très caractéristique et le vaste genre *Acraea* (plus de 180 espèces) surtout africain. Ce dernier groupe est très varié, hétérogène et les anciennes tentatives de le diviser (Doubleday, 1848; Mabille, 1887) ne peuvent être retenues ainsi que le montre Eltringham (1912). Cet auteur, sans créer de nouvelles coupes de niveau générique, a tenté de regrouper les espèces selon leurs affinités phylétiques plus correctement que par le passé. Il a, pour cela, essentiellement utilisé les caractères génitaux et a ainsi pu former 21 groupes apparemment naturels à quelques espèces près du fait de remarquables convergences d'habitus — mais absolument pas coordonnés les uns aux autres.

Aurivillius propose également un regroupement des espèces d'*Acraeinae* (1898 et, avec quelques modifications, 1928) reposant surtout sur des caractères d'habitus et qui de ce fait, comme on peut l'observer sur la figure 1, s'écarte davantage de mes résultats.

En reprenant l'étude des genitalia ainsi que celle de nombreux autres organes, non seulement ces apparentements ont pu être modifiés, mais de plus ces recherches de morphologie comparée, entreprises dans l'esprit de la méthodologie hennigienne ont permis d'établir une hypothèse phylogénétique pour l'ensemble des *Acraeinae* (Pierre, 1983) (*cf.* cladogramme, non argumenté sur la figure 1). Ainsi cette sous-famille n'est pas constituée de trois genres actuellement admis mais de deux lignées, I et II, chacune subdivisée en plusieurs groupes désignés par l'espèce la plus représentative de chacun (fig. 1).



Cette conclusion procède donc par raisonnement dialectique de l'interprétation congruente de très nombreux caractères. L'étude de morphologie comparée est ici inséparable de la solution globale finalement adoptée et compatible avec un schéma d'évolution de chaque caractère. Ce rapport de congruence entre chaque donnée et l'analyse cladistique générale est essentiel pour interpréter correctement la valeur et la polarisation de chaque état, pour dégager les évolutions parallèles, les convergences, les réversions. Cette démarche est maintes fois rappelée au cours de ce travail consacré aux genitalia mâles. Par nécessité matérielle, les autres caractères font l'objet de publications séparées : griffes des mâles (Pierre, 1985a), sphragis (Pierre, 1985d), genitalia femelle (Pierre, sous presse), mais cela ne doit pas masquer que cette étude constitue un tout dont la conclusion phylogénétique résultante sera publiée ultérieurement.

La comparaison morphologique des structures génitales des mâles d'Acraeinae se révèle inextricable si on les considère dans leur ensemble, du fait d'une grande variation dans cette sous-famille où l'on peut observer les schémas parmi les plus simples et les plus complexes existant chez les Papillons. Aussi, l'étude de chaque élément des genitalia sera-t-elle exposée isolément en commençant par un organe qui a pris un développement caractéristique chez les Acraeinae : le vinculum.

1. — *Le vinculum et son articulation avec le tégumen*

En effet, chez toutes les espèces d'Acraeines, le vinculum est globuleux, massif, presque autant sinon plus développé vers l'avant que les valves ne le sont vers l'arrière, et toujours plus long que haut. Cette forme contraste avec le vinculum de la plupart des Nymphalides, plus particulièrement avec celui (fig. 2) de *Pardopsis* (genre monospécifique précédemment inclus dans les Acraeinae) ou celui de la tribu des Argynnes, également susceptible d'être intimement apparentée à la sous-famille ici considérée. Durant les présentes études de morphologie comparée, ces deux taxa ont pu servir de groupe de référence (out-group) afin d'envisager des hypothèses sur la plésiomorphie ou l'apomorphie des caractères observés. Ainsi ce développement antérieur du vinculum semble être une caractéristique synapomorphique des Acraeinae. Par ailleurs, tandis que cet organe a fréquemment chez les Nymphalides une forme de demi-cylindre, comme les sternites abdominaux, en bien moins large, avec le bord postérieur rigide et continu où s'attachent les valves, il a tendance chez de nombreux Acraeines, tendance considérée donc comme apomorphe, à devenir membraneux ventro-postérieurement. Ainsi d'une forme de U vertical (fig. 2), le vinculum tend à prendre la forme d'un V horizontal, la pointe vers l'avant (fig. 4 et 5).

Le vinculum est, généralement chez les Papillons, soudé ou articulé sur le bord antérieur des branches latérales du tégumen. Dans quelques groupes d'Acraeines, cette disposition à caractère plésiomorphe, mais plus ou moins modifiée, s'est maintenue. Chez les autres, l'articulation a tendance à se faire bout à bout entre les extrémités des branches latérales du tégumen ou du vinculum.

Un bon nombre d'Acraeinae présentent, simultanément, ce dernier caractère et le précédent (vinculum en V pointe en avant) : il s'agit tout d'abord de tous les Acraeinae de la lignée I (y compris les *Actinote*) et également du groupe d'*Acraea natalica* (lignée II) (fig. 7) cependant très différent de la lignée I par de nombreux caractères, plus particulièrement par le développement antérieur extrêmement marqué du vinculum et surtout de son saccus ; cet allongement étant relatif à la taille également

Fig. 1, comparaison et correspondance entre les regroupements d'espèces d'Acraeinae et le rangement relatif de ces groupes selon Aurivillius (1928, d'après Aurivillius, 1898, modifié) en 3 groupes ou 16 sous-groupes ; selon Eltringham (1912) en 21 groupes ; d'après le présent travail (cf. Pierre, 1983) en 2 grandes lignées soit 11 petites lignées ou 20 groupes d'espèces y compris les *Actinote* et les *Bematistes* qui étaient considérés en sus chez les auteurs précédents. Les flèches corrigent les regroupements indus. Le cladogramme résultant des différentes études cladistiques en cours de publication (cf. Pierre, 1983) est tracé au-dessous.

exceptionnelle du pénis, synapomorphie remarquable pour le groupe « *natalica* ». Ce groupe bien distinct donc de la lignée I, possède en commun avec celle-ci des caractéristiques du vinculum qui se révèlent ainsi être des convergences comme le montre nettement l'analyse de plusieurs autres caractères ; mais, la seule observation des genitalia mâles n'aurait pu permettre d'écarter l'hypothèse d'une homologie de ces caractères entre ces deux groupes.

Les autres groupes, c'est-à-dire les espèces de la lignée II hormis le groupe « *natalica* » conservent le bord postéro-ventral du vinculum rigide (fig. 3, 11). Cependant, chez les *Acraea* proches de *A. neobule*, on retrouve (fig. 12b et 13) un vinculum en V pointe en avant du fait de la déformation de ce bord. Cette déformation en V est primitivement liée à une différenciation du plancher du vinculum consistant en un repli médian avec une crête bien dressée et sclérifiée chez les espèces voisines de *zetes* (fig. 14, 15). Chez celles-ci le bord rigide transversal reste bien droit, mais chez les espèces du groupe « *neobule* » la crête est effacée, membraneuse, prolongeant la pointe du bord postéro-ventral déformé en V. A l'intérieur de ce V, le plancher du vinculum peut être remplacé par le développement antérieur du juxta. Cette différenciation du plancher du vinculum est l'une des synapomorphies pour ces deux lignées-sœurs quoiqu'elles fassent défaut chez l'une des espèces du groupe *zetes* et quatre du groupe de *neobule* : *A. satis* et *A. ranavalona, quirina, hamata, damii* ; chez ces cinq *Acraea*, des évolutions parallèles ultérieures ont dû amener, indépendamment pour chacune, la disparition des caractères du groupe, du fait de transformations autapomorphiques convergentes plus ou moins marquées selon les espèces (soudure des valves avec le vinculum et le juxta ; réduction de l'ensemble, surtout des valves ; uncus bifide ; apparition de pseudo-valves, pseudo-uncus...). On retrouve des modifications convergentes chez *A. acrita* (gr. *egina*). Cette hypothèse de la disparition des caractères synapomorphiques du groupe est corroborée pour deux de ces espèces, *damii* et *hamata*, par la présence chez leurs espèces indubitablement sœurs, respectivement *igati* et *eltringhami*, de ces particularités mêmes.

Toujours dans les groupes « *zetes* » et « *neobule* » on observe une articulation tégumen-vinculum de type dérivé, c'est-à-dire se faisant entre les extrémités de leurs branches latérales, mais ici le point d'articulation sur le vinculum est reporté de manière caractéristique vers l'avant. Ce caractère est parfois très marqué, parfois fort atténué (fig. 12a à 15) passant d'un schéma évoquant à tort l'état plésiomorphe par un contact prolongé du tégumen et du vinculum postérieurement à l'articulation, à un schéma évoquant l'état dérivé de la lignée I, sans aucune homologie ainsi que le montre l'analyse cladistique générale.

En fait, le report vers l'avant de l'articulation est bien un caractère apomorphe. On l'observe parfaitement dans l'évolution du complexe ultraspécifique « *admatha* » où il augmente progressivement — remarquable morphocline — de *A. endoscota* à *A. boopis ama* (Pierre, 1985b, fig. 10).

Dans les autres groupes, celui de *cerasa*, d'*egina* et celui des *Bematistes*, l'articulation se fait sur le bord antérieur de la branche latérale du tégumen (fig. 3, 16, 17). C'est là le schéma initial que l'on observe chez la plupart des Nymphalides et que l'on retrouve peu modifié chez *A. cerasa* chez qui le vinculum est également le plus proche de l'état plésiomorphe.

Chez toutes les espèces du groupe *A. egina*, ce schéma de base est modifié et même renforcé par le fort développement synapomorphique de l'extrémité postéro-ventrale des branches du tégumen. On retrouve cette tendance évolutive, irrégulièrement développée ou oblitérée chez les *Bematistes*.

En conclusion, l'analyse morphologique comparée du vinculum des *Acraeines* nous fournit une bonne synapomorphie pour l'ensemble de la sous-famille et nous montre deux tendances dans l'évolution de cet organe au sein du groupe. Ces tendances évolutives aboutissent à des caractères dérivés parfois aisément reconnus comme synapomorphes mais le plus souvent cette hypothèse ne peut être faite qu'après l'analyse

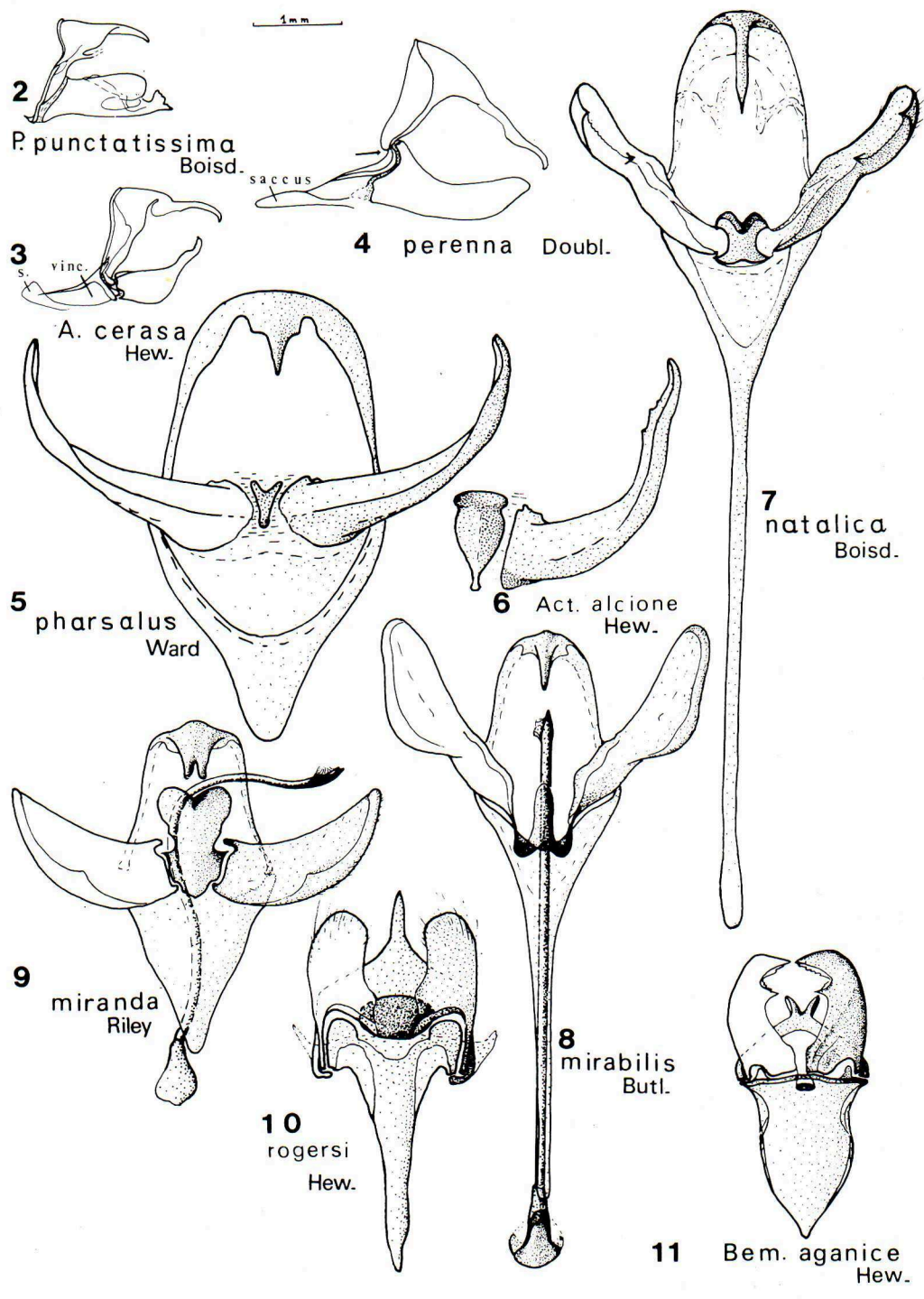


Fig. 2 à 11, genitalia mâles de diverses espèces d'Acraeinae, vue de profil (2, 3, 4), vue postéro-ventrale (5 à 9), vue ventrale (10 et 11), (s : saccus ; vinc. : vinculum). La flèche indique l'articulation entre le vinculum et le tégumen.

de plusieurs autres caractères. Ainsi le vinculum en V, pointe en avant, et l'articulation vinculum-tégumen bout à bout sont très vraisemblablement synapomorphes pour la lignée I mais ces mêmes caractères dans le groupe de *natalica* se sont révélés non homologues.

Le vinculum des *Acraea* montre d'autres traits morphologiques à valeurs phylogénétiques précieuses tel que le développement antérieur très marqué du vinculum et de son saccus pour le groupe de *natalica*, la crête médiane pour le groupe de *zetes* et le bord postérieur rigide en V pour le groupe de *neobule*.

Notons cependant que tout caractère synapomorphe apparu chez l'espèce-mère d'un groupe peut disparaître chez l'une des espèces de ce groupe par évolution ultérieure régressive. Outre les exemples déjà cités, on peut signaler ce phénomène chez *A. miranda* (fig. 9), jumelle de son espèce-sœur indubitable *A. mirabilis* (Riley, 1920) (fig. 8). Ce dernier présente tous les attributs du groupe de *natalica* et pourtant *miranda* a perdu presque toutes ces particularités et il serait impossible de retrouver ses affinités phylogénétiques si son espèce-sœur, qui assure heureusement la transition, avait disparu.

2. — *Le juxta*

Cette pièce existe chez beaucoup mais pas chez tous les Acraeinae. Son absence chez *A. cerasa* et chez les espèces du groupe de *A. egina*, chez *A. aglaonice* qui se sépare à la base du groupe de *natalica*, ainsi que chez *Pardopsis*, plaide pour l'interprétation comme plésiomorphie de l'absence de juxta, du moins chez les Acraeinae. Même si cette zone membraneuse a une forte tendance à se sclérifier, la présence du juxta n'est pas générale chez les Nymphalides et il se réalise dans les divers groupes de manière fort variée, vraisemblablement non homologue même au sein des Acraeinae.

Ainsi dans la lignée I, le juxta est très constant : sclérisation subtriangulaire entre les bases des valves. C'est encore une solide synapomorphie pour ce grand groupe (fig. 5 et 6).

On trouve également un juxta constant et caractéristique dans d'autres groupes : celui du groupe de *natalica* (fig. 7) avec une forme caractéristique due à sa fixation latérale sur les prolongements antérieurs très développés de la côte dorsale et de la partie ventrale des valves. Le juxta de *A. mirabilis* (fig. 8) est plus différencié, plus développé et fait la transition avec celui, extravagant, de *A. miranda* (fig. 9).

Dans ces deux cas, le juxta est bien situé entre les valves auxquelles il sert nettement de point de fixation. Chez les autres Acraeinae les bases des valves sont souvent plus robustes et accolées l'une à l'autre sur la ligne médiane. Ainsi chez les *Bematistes* (fig. 11) où il existe un juxta en forme de bâtonnet vertical ou de plaquette losangique, se situe-t-il en avant de la base des valves, et chez *A. rogersi* (fig. 10) une large sclérisation ovale qui peut être assimilée à un juxta se place au-dessus de ces bases.

En fin de compte, ces quatre types de juxta chez les Acraeinae sont bien distincts et ne semblent pas être des organes homologues, hypothèse qui s'accorde très bien avec les conclusions phylogénétiques tirées des analyses d'autres caractères.

Les groupes de *A. cerasa* et de *A. egina* sont dépourvus de juxta et présentent des valves accolées sur la ligne médiane selon ce qui semble être le schéma initial. Par contre, les espèces des groupes de *zetes* et de *neobule* présentent une sclérisation de la membrane intersegmentaire 9-10, le diaphragme, sclérisation qui intéresse diverses zones afin de former un organe, souvent complexe, guide du pénis, pouvant inclure la zone du juxta.

3. — *Les sclérisations-guides du pénis*

Chez toutes les espèces du groupe « *zetes-neobule* », le pénis coulisse dans une gouttière fortement sclérisée formée essentiellement par l'anellus. Cette sclérisation se referme dorsalement sur le diaphragme, elle s'étend ventro-antérieurement jusqu'aux valves, sur lesquelles elle s'appuie, et même plus avant (fig. 12 à 15).

L'apparition de cet organe très particulier est une remarquable synapomorphie pour ce groupe. Dans le sous-groupe de *neobule*, il s'étend davantage ventralement occupant la zone du juxta, entre les valves qui ne sont plus alors accolées comme dans le schéma primitif. Cette gouttière pénienne est de façon caractéristique soudée à l'angle interne dorsal des valves et même chez certaines espèces à l'angle interne ventral des valves (synapomorphie pour le groupe d'*Acraea admatha*, fig. 13, chez qui cet organe s'étend fort ventro-antérieurement et se substitue au plancher du vinculum).

Une gouttière pénienne très similaire s'observe également chez *A. acrita* (fig. 18) et les espèces proches : l'anellus est très sclérifié mais il est supporté par deux branches latéro-ventrales qui se soudent latéralement au tégumen. Non seulement ce détail différencie bien ces deux types d'organes non homologues mais de plus certaines synapomorphies indiquent l'appartenance de *A. acrita* au groupe de *A. egina*, dans laquelle on observe une tendance évolutive à la formation d'un guide du pénis. Dans ce dernier groupe, cet organe se réalise par des sclérifications latérales du diaphragme qui peuvent se souder d'une part à l'anellus, d'autre part soit à l'angle dorsal externe des valves (fig. 19), soit au tégumen. La variation des sclérifications du diaphragme dans l'ensemble de ce groupe d'*Acraea egina* est trop ample pour permettre de faire des hypothèses

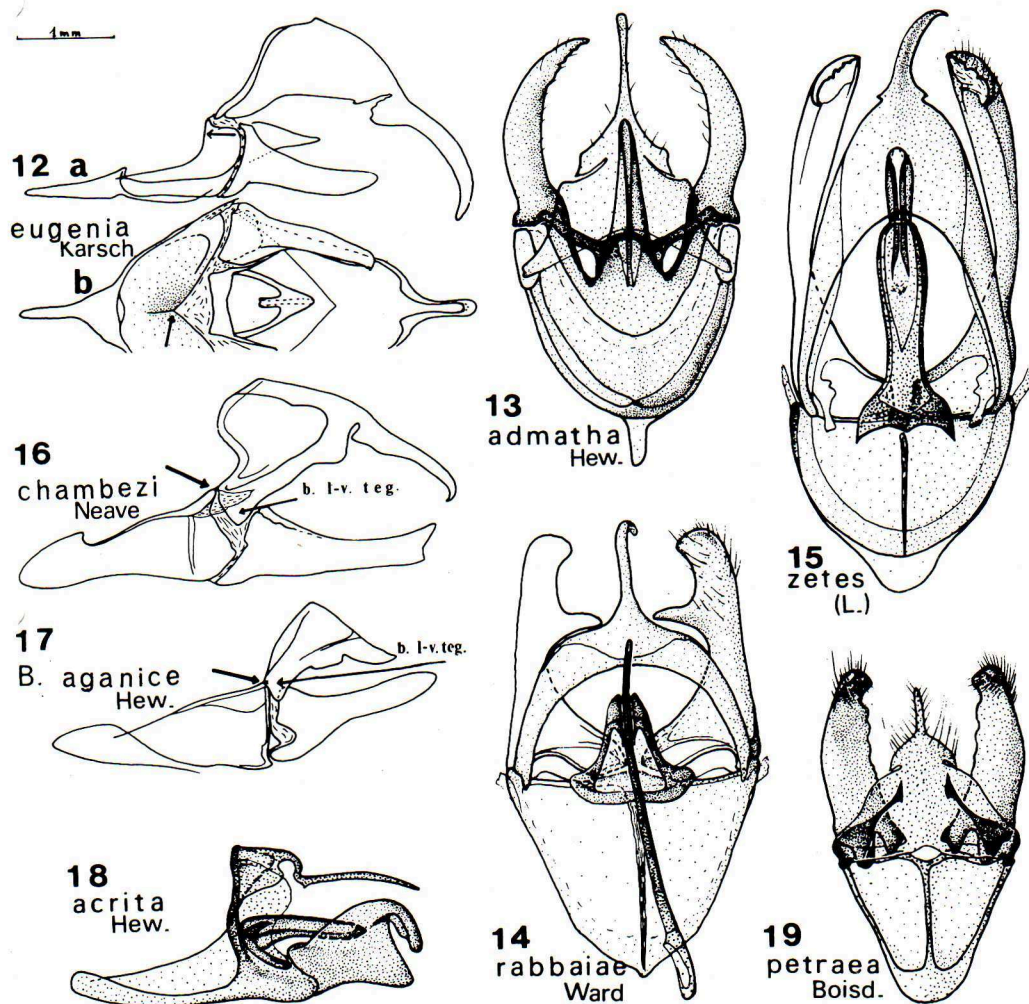


Fig. 12 à 19, genitalia mâles de diverses espèces d'Acraeinae, en vue de profil (12a, 16, 17, 18) et ventrale (12b) ou en vue dorsale (13, 14, 15, 19) (b. l-v. tég. : branche latéro-ventrale du tégumen).

de synapomorphies. Des évolutions parallèles sont fort vraisemblables à l'image de celle observée entre l'ensemble de ce groupe et celui de *zetes-neobule*.

4. — Le pénis

L'état plésiomorphe de cet organe est facile à concevoir en examinant celui de *Pardopsis* (fig. 20), des Argynnes et de nombreux Nymphalides; on retrouve un type de pénis fort voisin chez beaucoup d'espèces de la lignée I comme *A. quirinalis* (fig. 21) et dans la lignée II, chez *A. cerasa* (fig. 22). Ce pénis primitif est court, la partie médiane en tube sclérifié est peu développée par rapport à l'orifice interne (où s'abouche le canal déférent) et par rapport à l'ouverture distale.

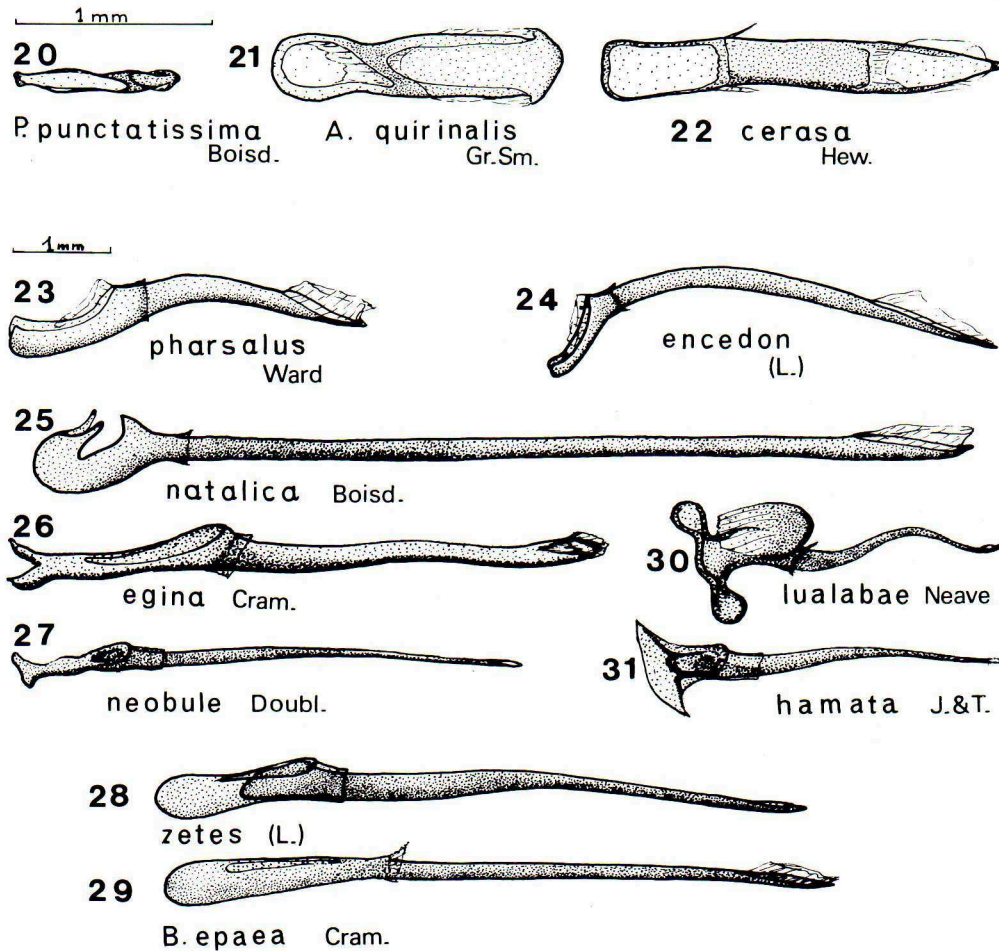


Fig. 20 à 31, différents types de pénis chez les Acraeinae.

Ce type de pénis ou à peine dérivé se rencontre chez la majorité des espèces de la lignée I mais on y observe une tendance générale à l'allongement de la partie médiane sclérifiée qui mesure alors plus du tiers de la longueur totale dans le groupe de *A. encedon* et *A. lycoa* (fig. 23, 24) et chez quelques espèces des groupes d'*A. anacreon* et des *Actinote* sud-américains.

Dans la lignée II, on n'observe que des pénis allongés, même effilés le plus souvent, du fait du fort développement de la zone médiane tubulaire sauf chez *A. cerasa* où il présente un caractère plésiomorphe. Le caecum penis a tendance à se différencier caractéristiquement dans quelques groupes : globuleux avec deux appendices latéro-

dorsaux (fig. 25) (synapomorphie pour le groupe de *A. natalica*); bifide dans le groupe de *A. egina* (synapomorphie) (fig. 26). Le pénis franchement effilé est de règle dans le groupe « *zetes-neobule* » (fig. 27 à 29) mais on retrouve ce caractère chez les espèces voisines de *A. acrita* (groupe « *egina* ») (fig. 30); de même le caecum penis élargi de *A. ranavalona*, *A. hamata* (fig. 31), des espèces proches de *A. neobule* évoque, par évolution parallèle, le caecum penis bifide du groupe de *A. egina*.

5. — Les valves

Les valves ont tendance à évoluer, chez les Acraeinae, dans deux directions, souvent conjointement : réduction de la longueur et différenciation. Fréquemment cette évolution est liée à l'apparition d'une coaptation avec le stérigma femelle. A l'état plésiomorphe les valves enserrant l'abdomen femelle, ventralement, en avant de l'ostium bursae. A un état plus évolué, elles se referment plus précisément sous l'ensemble du stérigma ou en certains points spécialisés de cet organe.

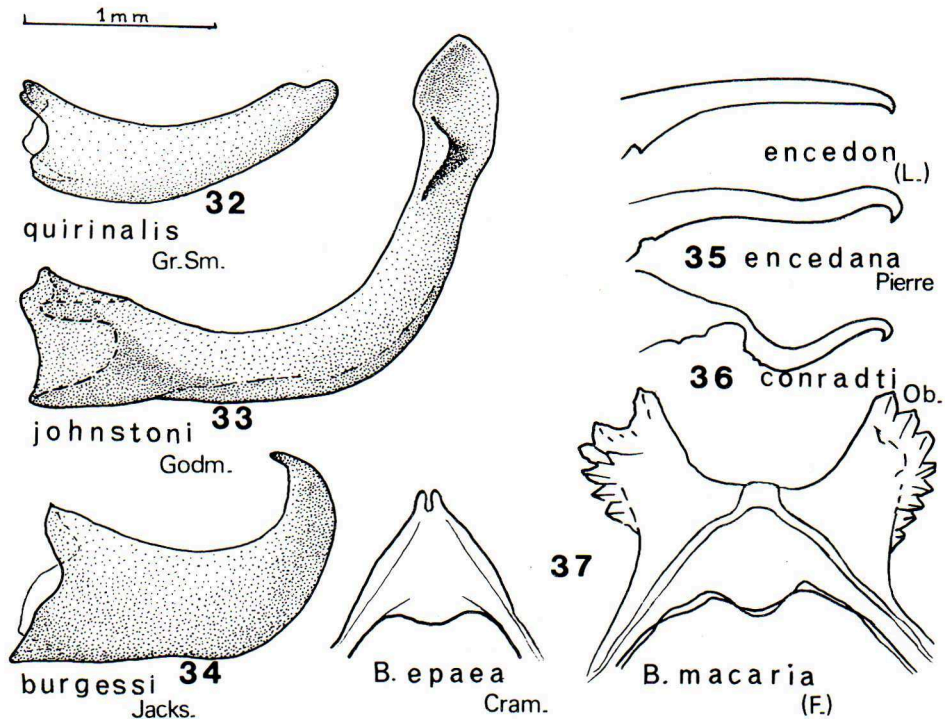


Fig. 32 à 34, trois types de valves d'*Acraea* de la lignée I.

Fig. 35 à 36, uncus, de profil dans la lignée I.

Fig. 37, deux exemples d'uncus de *Bematistes*, en vue dorsale.

Dans la lignée I, les valves sont peu différenciées, fondamentalement tubulaires, plus ou moins aplaties et appointées à l'apex (fig. 32 et aussi 4, 5 et 6). Du fait de sa simplicité, ce type de valves, parmi les plus rudimentaires rencontrés chez les Rhopalocères, semble représenter l'état plésiomorphe de ces organes. Cette hypothèse ne peut s'appuyer sur une comparaison avec les groupes voisins, *Pardopsis* (fig. 2) et les Argynnes ayant des valves très complexes, mais elle est corroborée par leur évolution au sein des Acraeines selon la phylogénèse finalement admise pour ce groupe en fonction de tous les caractères étudiés.

Dans la lignée I, les valves s'écartent peu du schéma de base : un pli saillant parfois à la face interne de l'extrémité distale (fig. 33); elles sont plus courtes et massives, aplaties latéralement et la pointe recourbée « en babouche » (fig. 34) chez quelques

espèces des groupes de *bonasia*, *acerata*, *anacreon*, *pentapolis*. Ces différenciations semblent bien correspondre à une coaptation avec le stérigma « en coupe » bien développé. Cette évolution limitée, parallèle dans plusieurs groupes est la seule observable dans la lignée I.

Dans la lignée II, l'état plésiomorphe est apparemment conservé chez quelques espèces (*A. hova*, *A. anemosa*) mais, chez la plupart on observe des valves souvent plus courtes et fortement modifiées produisant des organes de préhension parfois parfaitement coaptées aux stérigmas femelles de formes très diverses observées dans cette lignée (par exemple *A. quirina* femelle avec deux points d'ancrage pour les pointes des valves ainsi que chez beaucoup d'autres espèces du groupe de *A. neobule*; d'autres mécanismes de coaptation entre les pièces génitales mâles et femelles lors de l'accouplement devraient être mis en évidence par des observations *in vivo*). Certains caractères dérivés fournissent d'excellentes synapomorphies comme par exemple pour les *Bematistes* (fig. 11) : valves courtes, aplaties dorso-ventralement avec des pointes internes; ou pour le groupe de *natalica* (fig. 7) : valves très aplaties latéralement avec une grande extension antérieure des côtes dorsales et ventrales internes. Enfin, certains groupes comme celui d'*Acraea acrita* ont des valves fort complexes (fig. 18).

D'une manière générale, les valves sont souvent très précieuses pour la distinction des espèces et même des groupes d'espèces mais du fait de la grande diversité dans leur évolution, souvent parallèle chez plusieurs groupes, elles n'ont pas une valeur phylogénétique aussi importante.

6. — *L'uncus*

Cette pièce des genitalia mâles est, à l'instar de la précédente, parfois révélatrice de distinction d'espèces (entre *A. encedon* et *A. encedana*, entre *A. endoscota* et *leucographa*) (Pierre, 1985b) (fig. 35), parfois aussi elle fournit de bonnes synapomorphies pour quelques groupes d'espèces : ainsi l'uncus en crochet du groupe de *Acraea penelope* (fig. 36); ainsi également l'uncus bifide des *Bematistes* (fig. 37), caractéristique évoluée, constante dans ce groupe mais rencontrée par ci par là chez d'autres espèces d'*Acraea*. Dans la lignée I, l'uncus est néanmoins relativement constant, du type de *Acraea encedon* (fig. 35). Dans la lignée II, comme bien d'autres caractères, il est moins homogène sans pour autant fournir beaucoup d'indications phylogénétiques.

CONCLUSIONS

Depuis longtemps les genitalia mâles sont considérés comme un des meilleurs caractères, autant pour distinguer les espèces que pour établir leurs liens de parenté. Néanmoins, ces organes n'ont pas donné lieu à des analyses très poussées, la plupart de leurs représentations en témoignent : les éléments caractéristiques (articulation tégumen-vinculum, juxta, gouttières du pénis...) ne sont souvent pas dessinés.

L'étude précise qui a été tentée ici, a participé au regroupement correct des espèces en dépit des convergences superficielles. Par exemple, Eltringham (1912) entremêle dans son groupe 3 (22 espèces) qui correspond en fait à mon groupe II : 4, b (pour 13 espèces), les espèces suivantes : *cerasa*, *kraka*, *cerita*, *unimaculata* (groupe II : 1), *iturina* (groupe I : 3), *rogersi* (groupe II : 2), *lia*, *obeira* (groupe I : 6, a) (voir fig. 1).

L'analyse cladistique des genitalia mâles a permis de mettre en évidence des synapomorphies extrêmement précieuses pour contribuer à établir enfin une hypothèse phylogénétique des Acraeines : le vinculum fort développé vers l'avant, commun à tous, la juxta subtriangulaire des espèces des groupes I : 1 à I : 6 (*Actinote*!) et pour cette même grande lignée I la conformation identique du vinculum. D'autres synapomorphies difficilement contestables (Pierre, 1983) corroborent l'existence de cet ensemble au sein des Acraeines qui inclut près de la moitié des actuels *Acraea* ainsi que les *Actinote* et qui s'oppose à la lignée II, elle aussi bien définie par d'excellentes synapomorphies. Au sein de cette deuxième lignée d'Acraeines, qui inclut les *Bematistes*,

l'analyse cladistique des genitalia mâles, la recherche des homologies a permis de préciser des groupes d'espèces, de les réunir parfois par des synapomorphies remarquables (groupes II : 4, a et b). Toutes ces conclusions n'ont pu être faites que grâce à l'étude de nombreux autres caractères (Pierre, 1983 et sous presse) permettant de distinguer les convergences des synapomorphies d'origine unique provenant d'une espèce ancestrale commune.

AUTEURS CITÉS

- AURIVILLIUS C., 1898. — *Rhopalocera aethiopica*. — *K. Svensk. Vetensk. — Akad. Handl.*, 31 (5) : 561 pp.
— 1928. — In SEITZ : *Macrolépidoptères du globe*. T. XIII : *Diurnes éthiopiens*. — Édition française, Le Moul, Paris.
- BOURGOGNE J., 1951. — *Ordre des Lépidoptères*. In P.-P. GRASSÉ : *Traité de Zoologie*, T. X, Masson (Éd.), Paris.
- DOUBLEDAY E., 1848. — *Genera of Diurnal Lepidoptera*, 1 : 137-143. Longman (Ed.), London.
- ELFRINGHAM H., 1912. — A monograph of the african species of the genus *Acraea* Fab. — *Trans. ent. Soc. London*, 1 : 1-374.
- MABILLE P., 1887. — *Histoire naturelle de Madagascar*, t. I, in *Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar* par A. Grandidier, vol. XVIII, Paris.
- 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* (Lépidoptères Nymphalides). — *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 300, série III, n. 8 : 333-336.
— 1985b — Systématique évolutive et spéciation chez les Lépidoptères du genre *Acraea (Nymphalidae)* I — Introduction et complexes ultraspécifiques. — *Anns Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 21 (1) : 5-27.
— 1985c — Systématique évolutive et spéciation chez les Lépidoptères du genre *Acraea (Nymphalidae)* II — Espèces vicariantes, sous-espèces et modalités d'isolement extrinsèque. — *Anns Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 21 (2) : 141-156.
— 1985d — Le sphragis chez les *Acraeinae (Lepidoptera Nymphalidae)*. — *Anns Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 21 (4) : 393-398.
— 1986. — Morphologie comparée de l'appareil génital femelle des *Acraeinae (Lepidoptera Nymphalidae)*. — *Anns Soc. ent. Fr. (N.S.)*, (sous presse).
- RILEY N.D., 1920. — A note on some african *Rhopalocera*. — *The Entomologist*, 53 : 73-75.