

ZOOLOGIE. — Morphologie des griffes des *Acraeinae* (Lépidoptères Nymphalides).
Note de Jacques Pierre, présentée par Pierre-Paul Grassé.

La dissymétrie remarquable des griffes chez les *Acraeinae* est enfin prise en compte comme caractère phylétique grâce à la découverte d'un sillon à la face interne de la plus grande des griffes de chaque paire.

ZOOLOGY. — Morphology of the claws in *Acraeinae* (Lep. Nymph.).

The noteworthy dissymetry of the claws in the *Acraeinae* is at long last taken as a phyletic characteristic thanks to the discovery of a groove on the inner side of the longest claw of each pair.

Les griffes des pattes méso- et métathoraciques présentent une structure bien particulière chez les *Acraeinae* (les pattes prothoraciques étant « en palatine » comme chez tous les Nymphalides au sens large) [1]. Cette structure bien particulière est considérée dans l'optique cladiste comme une synapomorphie (c'est-à-dire comme un caractère évolué propre à l'ensemble des espèces de cette sous-famille), en opposition au plan de base de la patte chez les Lépidoptères et plus particulièrement chez les Nymphalides ([2], [3]). En effet les griffes des pattes ptérothoraciques des *Acraeinae* ont trois caractéristiques : l'empodium vestigial, légèrement plus fort cependant chez les femelles et chez *Acraea perenna* mâle (fig. 1), le développement d'un lobe à la base des griffes, développement fort variable, parfois tronqué, parfois démesuré pouvant produire alors une dent plus longue que la moitié de la griffe elle-même (fig. 2 : *Acraea mirabilis*, griffe interne) et enfin la tendance générale à la réduction de la griffe externe; cette dissymétrie des griffes n'apparaît que chez les mâles. Chez les femelles elle est très faible ou quasi nulle. Elle est également très faible chez *A. perenna* mâle et chez plusieurs espèces du groupe de *Acraea parrhasia* (fig. 3 : *Acraea orina*). Ailleurs la réduction de la griffe externe peut être très marquée et s'accompagner d'une différenciation de sa forme (fig. 4 et 5) ainsi que d'une modification corrélative de la face opposée de la griffe interne jusqu'à la structure illustrée par *Acraea natalica* (fig. 6). L'observation de différents types de griffes chez les *Acraea*, variant de manière apparemment progressive et continue, peut suggérer une évolution directionnelle, un morphocline précieux en cladistique. Or, une phylogénie construite sur une telle hypothèse se heurte à celle induite par d'autres caractères ([4], [5]). De plus, la distribution des types de griffes au sein de certaines lignées, voire de certaines ultraspecies, conduit à douter de la valeur phylogénétique de ce morphocline. En effet, dans des groupes bien définis comme ceux de *Acraea parrhasia* et de *A. penelope*, on observe des espèces à griffes symétriques et d'autres à griffes asymétriques; on observe la même dualité entre deux formes actuellement encore admises comme conspécifiques : *A. servona* et *reversa*; autant de passages évolutifs de caractère « symétrique » au caractère « dissymétrique » qui doivent être considérés comme dus à des évolutions parallèles. *Acraea alciope* et *A. aurivillii* reconnus comme bonnes espèces, jumelles [6], se différencient par la dissymétrie moins marquée chez la seconde, ils font partie d'une lignée où toutes les espèces ont des griffes dissymétriques; on doit donc conclure dans ce cas à une réversion. De même pour les *Actinote* où chez toutes les espèces les mâles ont les griffes externes réduites et en crochet sauf chez *A. mamita* et *A. canutia*.

Force est donc de considérer que ces structures résultent de plusieurs évolutions parallèles réversibles.

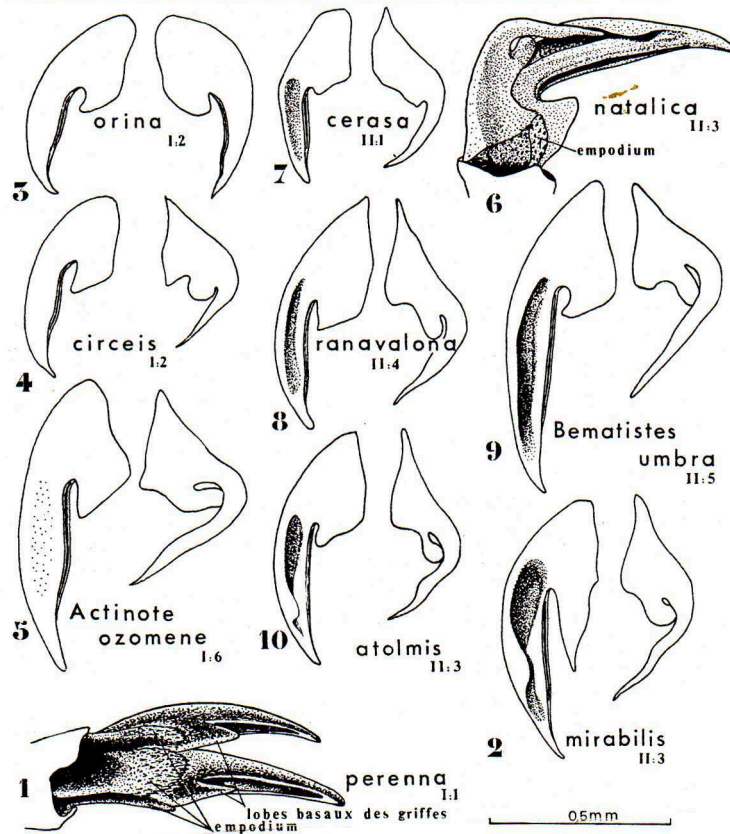


Fig. 1 à 10. — Différents types de griffes chez les *Acraeinae* (avec indication de la lignée, I ou II, et du groupe d'espèces).

Fig. 1 à 10. — *Main types of claws in Acraeinae (number of lineages, I or II, and of species-group is indicated).*

Lors de l'étude cladistique des *Acraeinae* ([4], [5]), diverses synapomorphies, surtout des organes génitaux, ont permis de les séparer en deux grands groupes. La première de ces deux lignées, qui inclut à peu près 50% des *Acraea* ainsi que les *Actinote* sud-américains, montre aussi bien, chez les mâles, des griffes dissymétriques que symétriques. Dans la seconde, incluant les *Bematistes*, les mâles de toutes les espèces possèdent des griffes dissymétriques ce qui a donc été admis une fois de plus comme dû à une évolution parallèle à celles ci-dessus admises dans la phylogénèse de la première lignée. Mais apparaît chez les mâles des espèces de la seconde lignée un caractère nouveau, et tout à

fait inédit, remarquable synapomorphie pour cette lignée : la face interne de la plus grande griffe est creusée d'un sillon dans lequel vient glisser la pointe de la griffe externe réduite et recourbée en crochet (fig. 2 et 6 à 10). Ce sillon est court et évasé chez *A. cerasa* (fig. 7) plus long, plus profond chez *A. rogersi*, chez *A. ranavalona* (fig. 8); chez d'autres espèces, en particulier du groupe d'*A. zetes* et chez les *Bematistes*, ce sillon est creusé en U, net, profond, aux bords francs (fig. 9). Enfin, dans les groupes-frères d'*A. egina* et d'*A. natalica* le sillon est refermé, vers l'apex de la griffe, par le rabat d'une excroissance de sa lèvre supérieure (fig. 2, 6 et 10). Ce caractère est entre autres une excellente synapomorphie pour ces deux groupes. Il ne manque que chez l'espèce-sœur indubitable de *A. mirabilis* (fig. 2) : *A. miranda* dont le mâle présente un sillon non refermé du type de la figure 9. Il s'agit là d'une réversion, une de plus, chez cette dernière espèce aux caractères très surprenants! [4].

Ainsi l'étude des griffes des mâles chez les *Acraeinae* présente un intérêt heuristique considérable autant pour la reconnaissance de certaines entités, pour le regroupement des espèces que pour l'établissement de la phylogénie de la sous-famille.

Néanmoins, l'interprétation de la dissymétrie est fort malaisée et l'on comprend que les auteurs précédents (qui ont ignoré l'existence du sillon) n'aient pas utilisé ce caractère à des fins phylogénétiques. Même en tenant compte de la découverte de ce sillon, excellente synapomorphie qui corrobore l'existence de la deuxième lignée, il faut prendre en considération l'objectivité de plusieurs évolutions parallèles et réversions. En effet, l'hypothèse d'un morphocline, qui s'impose au premier abord, dans l'évolution de la griffe, depuis le type symétrique (fig. 1) jusqu'au sillon refermé (fig. 6), n'aboutit à aucune solution phylogénétique qui s'accorde avec l'analyse des autres caractères, des organes génitaux principalement. L'étude exclusive ou privilégiée de l'organe prêtarsien, ne pourrait absolument pas rendre compte de la phylogénèse des *Acraeinae*, pas plus que l'étude isolée de n'importe quel autre caractère. Il est absolument nécessaire dans le cadre d'une étude cladistique d'analyser un maximum de données qui par « illumination réciproque » [7], mettent en évidence de nombreuses pseudo-synapomorphies dues à de multiples évolutions parallèles ou réversions ainsi qu'il en a été fait état dans cette étude. En définitive, l'analyse cladistique portant sur plus de 25 caractères morphologiques, écologiques ou éthologiques, a montré que le genre *Acraea* est paraphylétique, que les *Acraeinae* ne peuvent se subdiviser en trois genres (*Acraea*, *Bematistes*, *Actinote*) mais en deux grandes lignées, la première présentant divers passages de la symétrie à la dissymétrie des griffes, la deuxième ne montrant plus que l'état évolué dissymétrique, résultat d'une autre évolution, parallèle à celles de la première, et montrant en outre une synapomorphie, le sillon. Au sein de cette deuxième lignée, le sillon présente une nette évolution dessinant également un morphocline.

Chacune de ces lignées (genres ou sous-genres?) se subdivise en plusieurs groupes d'espèces (ou sous-genres) dont les *Actinote* pour la première et les *Bematistes* pour la seconde.

Il faut par ailleurs ajouter que des convergences étonnantes existent chez de tout autres papillons. Des griffes dépourvues d'empodium s'observent chez d'autres Nymphalides (*Dione*), des Danaïdes, des Hétérocères (*Psychides*...) et surtout chez tous les Papilionides : « aroliar pad and pulvilli absent or reduced » ([8], [9]). En fait chez les *Parnassiinae*, on observe une évolution convergente étonnamment parallèle à celle des *Acraea*; griffes symétriques, puis dissymétriques, griffe externe en crochet recourbé, face opposée de la griffe interne concave comme un sillon, enfin système de blocage fort similaire à celui de

A. natalica. En outre, les *Parnassiinae* ont souvent un sphragis comme les *Acraea*, des écailles non alignées également...

Eltringham [10] s'interroge, vainement, sur la valeur adaptative de la dissymétrie des griffes, sur la corrélation, très inconstante de ce caractère et de l'émission d'un sphragis par le mâle ([4], [5]) chez plusieurs autres genres de Papillons... Il n'y aurait aucun rapport fonctionnel entre ces deux organes mais peut-être une relation avec un même mode de rapprochement des sexes? La dissymétrie des griffes étant un caractère exclusivement mâle, elle est en effet très vraisemblablement, de même que le *sphragis*, liée au comportement de reproduction. Elle évoque un (incompréhensible!) mécanisme d'accrochage, particulièrement fort dans les formes les plus apomorphes avec blocage de la griffe interne... Seule une étude éthologique dans la nature ou lors d'élevages pourrait permettre de comprendre l'éventuelle fonction de cette structure.

Remise le 17 décembre 1984.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] J. BOURGOGNE, in P. P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, Masson, Paris, 1951, X, 1, p. 174-448.
- [2] N. J. KUZNEZOV, *Faune de la Russie. Insectes Lépidoptères*, Pétrograd, I (1), 1915, 336 p., 204 fig.
- [3] E. V. NICULESCU et F. KÖNIG, *Fauna republicii socialiste Romania : Insecte, XI, fasc. 10, Lepidoptera*, Bucarest, 1970.
- [4] J. PIERRE, *Systématique évolutive, cladistique et mimétisme chez les Lépidoptères du genre Acraea (Nymphalides)*, Thèse Doctorat d'État, Université Paris-VI, 1983.
- [5] J. PIERRE, *Anns. Soc. ent. Fr. (N.S.)* (sous presse).
- [6] J. PIERRE, *Anns. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 17, (3), 1981, p. 349-357.
- [7] W. HENNIG, *Phylogenetic systematics*, Univ. Illinois press, Urbana, 1966, p. 148.
- [8] P. R. EHRLICH, *Univ. Kansas Sc. Bull.*, XXXIX, 8, 1958, p. 305-370.
- [9] N. P. KRISTENSEN, *Z. zool. Syst. Evolut.forsch.*, 14, 1976, p. 25-33.
- [10] H. ELTRINGHAM, *Trans. ent. Soc. London*, part I, 1912.

Muséum national d'Histoire naturelle,
Laboratoire d'Entomologie, C.N.R.S., R.C.P. n° 317,
45, rue Buffon, 75005 Paris.