RÉVISION D'ACRAEA PARRHASIA (FABRICIUS, 1793) ET D'A. SERVONA (GODART, 1819); PREMIERS ÉTATS. (Lepidoptera, Nymphalidae)

par Jacques PIERRE * et Dominique BERNAUD **

* MNHN, Entomologie, 45 rue Buffon 75005 Paris.

** 26, cours de la Libération, 38100 Grenoble.

Résumé. – Révision taxonomique et description des premiers états d'*Acraea parrhasia* et d'*A. servona*: servona est considéré comme une sous-espèce de *A. parrhasia*, après étude de la zone d'hybridation. Les différentes formes de servona sont reconsidérées et leurs répartitions géographiques étudiées. Les spécimens de la forme reversa Eltringham, 1912, sont déterminés comme des *A. circeis* Drury. **Summary**. – Taxonomic studies and description of the first stages of *Acraea parrhasia* and *A. servona*: servona is considered as subspecies of *A. parrhasia* after study of the Hybridation zona. Geographical repartition and review of sub-species and formas of servona. The specimens of the forma reversa Eltringham, 1912, are determined as *A. circeis* Drury. **Mots clés**. – Lepidoptera, Acraeidae, *Acraea parrhasia*, *A. servona*, Afrique, Urticacées: *Urera cordifolia*, *U. camerunensis*.

Acraea parrhasia et A. servona ont toujours été considérés comme de bonnes espèces sans parenté directe, or la capture de spécimens intermédiaires et des élevages de colonies hybrides nous ont conduits à revoir leurs statuts et à les considérer comme deux sous-espèces d'une même espèce.

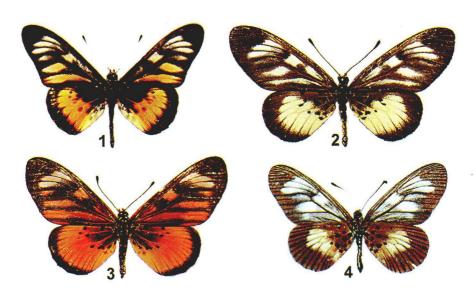
Conspécificité d'Acraea parrhasia et d'A. servona

Similitude de l'habitus chez parrhasia et servona

Acraea parrhasia (Fabricius, 1793) est une Acrée de taille moyenne (5 ± 1 cm d'envergure) d'Afrique occidentale, du Sénégal (basse Casamance) au S-O Cameroun (PIERRE, 1979, carte 2). L'apex, la marge et les nervures de l'aile antérieure sont d'un noir profond et les internervures sont translucides, plus ou moins saupoudrées d'écailles rouge brique vers le bord anal (en 1b et 2) et dans la cellule, surtout distalement. L'aile postérieure est rouge brique bordé de noir à la base et à la marge.

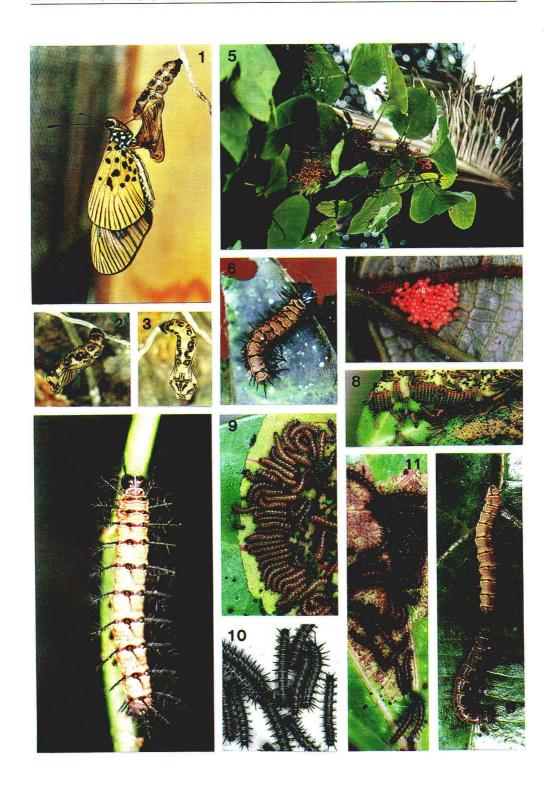
Cette espèce fait partie du sous-genre Actinote, du clade basal 1 où elle est communément rapprochée des Acrées noires et rouges (pelopeia, peneleos ...) (PIERRE, 1987). Pourtant, parmi les espèces de ce groupe justement nommé "parrhasia", au revers des ailes antérieures souvent sans écailles, elle se caractérise par le tronc cubital largement encadré, chez les mâles, d'écailles jaune vif remarquables. Ce trait se retrouve, plus ou moins marqué, chez plusieurs espèces du même groupe mais surtout, aussi bien développé, chez Acraea servona. En fait, cette dernière espèce est en tout point semblable à Â. parrhasia, hormis que le rouge brique fait place à du jaune citron, et elle est vicariante de parrhasia : elle se trouve du Cameroun à l'océan Indien.

Des distinctions subtiles peuvent être faites entre ces deux taxons, mais peuvent être aussi interprétées comme des variations individuelles ou biogéographiques. Ainsi la marge noire du dessus des ailes postérieures est souvent moins large et moins bien dessinée à l'ouest, chez parrhasia (2 à 3 mm de large, le bord interne de la marge, influencée par les traits internervuraux, est flou et indenté); chez servona, cette marge fait environ 5 mm de large et est bien lobée, concave entre les nervures, les concavités des internervures 3 et, surtout, 4 étant plus marquées; cependant un spécimen de parrhasia du mont Nimba (M. Lamotte réc.) et certains du Nigeria ou de la région de Douala présentent le même dessin. L'ensemble de la coloration noire, d'ailleurs, va en s'intensifiant vers l'est. C'est contraire à ce qui s'observe le plus souvent chez les papillons (BERNARDI, 1961), mais parallèle à la variation de A. peneleos.



1 à 3: Acraea parrhasia parrhasia × A. p. servona. − 1, ♂ intermédiaire; 2 et 3, ♀♀ hybrides, forme jaune et forme rubra. − 4, A. p. servona forme subochreata. Tous de Yaoundé, Mt Messa.

Photo 1 à 12. – Premiers états de *A. parrhasia*. – 1, *parrhasia* typique, ♀ fraîchement sortie, élevage sur *U. cordifolia* du mt Cameroun, 18.VII.92. – 2, 3, *Idem, c*hrysalides. – 4, Chenille 5^e stade d'une colonie hybride sur *U. camerounensis*, Longji, près de Kribi, 25.VII.93. – 5, *Urera cordifolia* du mt Cameroun (en inflorescence) le long d'un tronc de palmier. – 6, Chenille 5^e stade de *parrhasia servona* sur *U. camerounensis* à Ebogo, 5.XII.93. – 7, Ponte de *parrhasia servona* sur *U. cordifolia* du mt Messa, 5.IX.93. – 8, Chenilles 1^{er} stade de *parrhasia ssp servona* sur *U. camerounensis* à Ebogo 29.IV.94. – 9, Chenilles 2^e stade, *idem*. – 10, Chenilles 3^e stade, *idem* ph. 4. – 11, Chenilles 3^e stade de *parrhasia* typique sur *U. sp.* à Dikobe (embouchure du Nyong), 29.VIII.93. – 12, Chenilles 5^e stade de *parrhasia* sur *U. cordifolia* du mt Cameroun, 29.XI.92 montrant la diversité des couleurs des chenilles d'une même ponte.



A l'ouest, donc chez *parrhasia* et chez certains *servona* du Cameroun, le saupoudrage coloré des zones translucides est plus fort, ce qui est plus nettement plus visible pour les écailles rouges que pour les jaunes. Le bord externe de l'aile postérieure des *parrhasia* occidentaux est assez droit alors qu'il est bien arrondi chez *servona*, et intermédiaire chez les *parrhasia* du Cameroun.

Ces observations tendent à réduire les divergences d'habitus entre les deux entités et impliquent qu'elles sont sœurs et, du fait de la vicariance, évoquent un schéma subspécifique ou prospécifique.

Elevages et hybridisme

D'autres données impliquent une conspécificité de *parrhasia* et de *servona*, ou du moins une absence d'isolement reproducteur. En effet, des mâles de couleur intermédiaire, c'est-à-dire jaune orangé sont trouvés, aussi bien dans dans la région de Douala, à Limbe (D. Bernaud leg., 1992), que dans la région de Yaoundé (mont Messa, mont Fébé, M. Libert leg., 1982-1986). Des élevages de colonies de chenilles ont été menés à bout et ont donné des *parrhasia* ou des *servona* ou des hybrides (tabl. I).

Tableau I. – Elevages conduits à terme au Cameroun (D. B.), Côte d'Ivoire, Gabon ou Congo (J. P.), avec les lieux, dates d'obtention des pontes ou colonies et les plantes-hôtes.

parrhasia: Côte d'Ivoire, Tai (11.XI.1986); Cameroun, Douala (29.XI.1991, 3.IV.1992, 17. V.1992); Edea (28.XII.1991), Ekonjo (8 km nord de Limbe, flanc du petit mont Cameroun (18.VII.1992, 19.VIII.1992, 29.XI.1992); Massoumbou (26.VII.1992); Dikobe (embouchure du Nyong) (29.VIII.1993); mt Cameroun (16.IX.1993). Sur les Urticacées Urera obovata (1 fois); U. sp. (3 fois) et U. cordifolia (7 fois).

servona: Cameroun, Yaoundé, mt Messa (5.IX.1993, 3.XI.1993); Ebogo, n km ouest de Mbalmayo (5.XII.1993, 29.IV.1994); Gabon, Makokou (8.I.1977, 10.XII.1979, 24.I.1980). Sur U. cordifolia (1 fois), Urera repens (3 fois) et U. camerounensis (3 fois).

hybrides: Cameroun, Londji, près de Kribi (25.VII.1993, 22.VIII.1993); Douala (13.IX.1993); Rép. Congo, Dimonika, 30 km à l'ouest de Loubomo (=Dolisie) (III, 1980). Sur *U. Camerounensis*.

L'existence de ces deux types de femelles pourrait être interprétée comme un polymorphisme \(\partial \), rouge/jaune, comme cela est observé chez de nombreuses autres espèces d'Acraea, du même groupe ou plus ou moins voisines (par ex.: A. circeis, conradti, amicitiae, jodutta, ranavalona, hova..., dans tous ces cas, sauf circeis, la femelle rouge est andromorphe). Chez servona ce dualisme femelle n'existe pas dans l'ensemble de l'aire de répartition, où les femelles sont toujours jaunes, mais que dans l'ouest de cette zone qui semble donc subir l'influence de parrhasia. Cette zone est-elle une zone d'hybridation? Assez peu large entre Douala et Yaoundé, mais très large vers le sud! Est-ce une zone d'intergradation, avec des échanges sans entraves entre les hybrides, ou une zone d'introgression avec une forte mortalité hybride ou hybridation stérile, mais cependant quelques rares croisements réussis, croisements en retour avec des formes parentales permettant l'intégration dans le génome de servona de quelques gènes parrhasia, de proche en proche, jusqu'à plus loin? En d'autres termes, parrhasia et servona seraient-ils des sous-espèces, des quasi-species ou des prospecies? (cf. BERNARDI, 1980).

Encore une fois on doit constater que le matériel disponible était jusqu'alors et reste insuffisant pour conclure avec certitude.

Il faut bien considérer en effet que, depuis les deux femelles rubra citées par Eltringham, 1912, il faut attendre près de 70 ans pour récolter de nouvelles données sur cette forme, une douzaine de femelles, par élevage ou par capture :

Rép. Congo, Dimonika, 20.XI.1978, J. Menier; idem, ex larva, III.1980, J. & Cl. Pierre; Cameroun, Yaoundé, mont Fébé, 21.XII.1981, 26.XI.1983, 19.X.1986, M. Libert; idem, mont Messa, 11.VI.1988, 6.II.1989; idem, Etoud, IV.1985; idem, "Hévécam", 12 km SE Kribi, III.1987; idem, Ndokoma, 50 km SO Bafia, V.1987; Cameroun, Sangmelina, 22.XII.1983, J. P. Frison; et toutes les femelles *rubra* obtenues par élevages depuis 1990 (D. Bernaud).

Statut et parenté de parrhasia, servona et de sa forme reversa Eltringham

Une étude plus précise des populations de cette zone hybride devrait être menée sur le terrain, mais il apparaît déjà que les hybrides ne sont pas si rares, que la pénétration des caractères parrhasia est assez profonde dans l'aire de servona, et surtout que la population de Fernando Po est une population particulière, plus ou moins isolée du continent, d'origine hybride et stabilisée (♂ de forme servona, ♀ principalement de forme parrhasia).

Ces éléments nous conduisent, en attendant plus ample étude, à conclure que parrhasia (Fabricius, 1793) et servona (Godart, 1819) sont deux sous-espèces d'une même espèce: Acraea parrhasia parrhasia et A. p. servona n. comb.

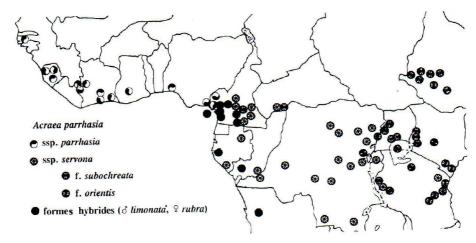
Cette solution se déduit des observations disponibles et rermet de bien insister

sur l'étroite parenté de ces deux entités jusqu'alors jamais rapprochées.

Il faut pourtant bien reconnaître que, si servona était jusqu'à présent le plus souvent situé auprès de circeis Drury, oreas Sharpe et semivitrea Aurivillius par les auteurs, cela était soutenu par des caractères également valables. En effet, A. oreas partage avec A. parrhasia, novo sensu, le trait caractéristique du dessous de l'aile antérieure, la ligne d'écailles jaune vif de part et d'autre du tronc cubital. A. oreas a plusieurs autres points communs avec servona, surtout avec ses formes orientales, mais du fait de caractères propres bien marqués, il en est parfaitement distinct.

A. circeis, au contraire, est fréquemment confondu, dans les collections, avec servona. Pour les mâles, cette espèce ne s'en distingue, classiquement, que par sa taille plus petite (env. &, 34 à 46 mm, moy. 40, au lieu de 39 à 54, moy. 48 mm chez servona); les zones hyalines sont plus étendues; au verso des ailes antérieures, les écailles bordant le tronc cubital sont plus ternes ; aux postérieures, la zone discale jaune est moins large. Autant de caractères variables non diagnostiques! Pourtant, les génitalias sont légèrement différents, et surtout les griffes ptérothoraciques sont dissymétriques.

Carte de répartition des différentes sous-espèces et formes de Acraea parrhasia



En fonction de ces critères, comment pourrait-on distinguer A. servona, forme reversa décrite par Eltringham (1912) dans ces termes "differs constantly from servona servona solely in the fact that the tarsal claw of the male are unequal". Nous considérons donc que les spécimens cités par Eltringham sous cette forme sont des circeis. L'extension géographique de A. circeis (jusqu'à présent de Sierra Leone au Cameroun ouest et ouest du Gabon et de l'Angola) s'en trouve considérablement augmentée vers l'est, au Zaïre:

"Bopoto, Ituri Forest, Stanley Pool, Kasai" (ELTRINGHAM, 1912).

Chez les femelles, il ne reste plus que la taille et leur translucidité générale souvent très marquée chez *circeis* \mathcal{P} pour les distinguer des femelles de *servona* qui sont, au contraire, souvent plus garnies d'écailles que leurs mâles. Comme cela a été dit plus haut, il existe un dimorphisme chez les femelles de circeis, qui ont le disque de l'aile postérieure soit blanc jaune, soit rouge brique; cette dernière forme a été décrite comme A. parrhasia, forme Q leona Staudinger, 1896. A la limite, vu la variation individuelle, cette forme \mathcal{L} de *circeis* est indistinguable de la forme \mathcal{L} rubra, hybride de p. parrhasia × p. servona

Variation individuelle et géographique chez A. parrhasia servona

Depuis la monographie D'ELTRINGHAM, 1912, les auteurs retiennent les sousespèces suivantes pour A. servona (cf. ACKERY et al., 1995):

- 1°) A. s. servona Godart, 1819, Cameroun-est, Angola, Kivu;

 -2°) A. s. limonata (3) [sic] Eltringham, 1912, Fernando Po;

- 3°) A. s. subochreata Grünberg, 1910 (pour rhodina R. & J., 1905, indisponible pour homonymie avec A. pharsalus rhodina R. & J., 1902), Uganda, Kenya-ouest, Ethiopie;

- 4°) A. s. orientis Aurivillius, 1904, est du Kenya et de la Tanzanie;

- 5°) A. S. tenebrosana Ackery et al., 1995, nom de remplacement pour A. s. tenebrosa Eltringham, 1912, lac Kivu, homonyme de A. tenebrosa Hewitson, 1968, de l'Equateur; et, ultérieurement,
- 6°) A. s. kenya Van Someren & Rogers, 1926, mont Kenya (homonyme de A. lycoa kenia Eltringham, 1911, du "Mt Kenia").

Ces différentes sous-espèces ne peuvent être retenues.

La sous-espèce limonata est, on l'a vu plus haut, un servona issu d'une hybridation avec parrhasia. C'est une forme mâle caractérisée par des écailles jaune clair bien présentes dans les internervures 1b et 2, trait que l'on trouve effectivement de manière stable à Fernando Po, mais aussi sur le continent et dans les élevages hybrides.

De Fernando Po également, Hewitson a décrit A. oppidia sur une femelle qui a été par la suite considéré comme une forme Q de A. parrhasia et qui en fait ressemble à A. p. parrhasia f. Q pseudoppidia Strand, 1914, rouge et densément écaillée, ou à certaines femelles de A. parrhasia servona f. Q rubra issue d'hybridation avec la précédente sous-espèce, ce qu'est, à notre avis, la population "limonata" de Fernando Po.

En 1896, Staudinger avait déjà nommé parrhoppidia de telles femelles rouges, en les attribuant à tort à "A. leona", synonyme de A. circeis.

La sous-espèce subochreata, décrite par Grünberg, 1910, de l'île Sesse du lac Victoria Nyanza (comme ssp. de A. circeis, mais pendant longtemps A. servona, de même que parrhasia, méconnus, ont été confondus avec circeis), est une forme magnifiquement caractérisée par une coloration brun rougeâtre au verso, à l'aile postérieure, zones marginale et basale, cernant le disque jaune, et à la marge de l'aile antérieure.

Cette forme est exclusive dans la région d'Entebbe, Ouganda. On la trouve surtout du lac Kivu jusqu'à l'ouest du Kenya, et en Ethiopie (=Ā. circeis [=servona] rhodina R. & J.). En fait, des individus semblables ou intermédiaires sont trouvés également avec la forme typique aussi bien à Kigoma, Tanzanie, qu'à Bangui, RCA, qu'à Yaoundé, mont Messa, Cameroun. Il s'agit d'un polymorphisme à variation géographique

variable.

La sous-espèce *orientis*, décrite (comme var. d'A. circeis) d'Ukami, Tanzanie, est caractérisée par sa mélanisation poussée, seules restent claires le bande subapicale en 4, 5 et 6, la tache quadrangulaire distale de la cellule et la tache en 2. C'est une forme extrême de variation individuelle, continue, à tendance géographique, de la mélanisation, plus noire à l'est, contrairement à ce qui est habituellement observé chez les papillons. Certains spécimens du Cameroun, ou du Kivu, et surtout chez les "subochreata", peuvent être aussi très mélanisés; tenebrosana est un exemple de variation individuelle des caractères combinés de subochreata et de orientis. La sous-espèce kenya en est un autre exemple.

Les premiers états de A. parrhasia, sensu novo

Les différents élevages cités ci-dessus ont permis d'obtenir de nombreuses femelles de A. parrhasia (plutôt rare sur le terrain), et de bien distinguer celles-ci des espèces voisines (A. peneleos, A. circeis forme leona).

Les premiers états étant rigoureusement identiques pour toutes les formes camerounaises, qu'il s'agisse de parrhasia ou de servona, les descriptions qui suivent valent pour tous.

La ponte est disposée de façon caractéristique au coin des nervures basales de la feuille d'Urera (qu'il s'agisse de camerounensis ou cordifolia) (photo 7). Cette disposition se retrouve chez les espèces voisines, et en particulier chez A. peneleos et A. circeis. Les seules pontes qui n'étaient pas disposées ainsi étaient des pontes provoquées chez des femelles captives. Nous avons remarqué que la femelle se guidait en fait sur les deux nervures pour disposer ses œufs. Les œufs sont en paquets de 100 à 250, voire 400. Ils sont blanc ivoire puis rosâtre. La ponte éclôt dans les 5 à 7 jours.

Chenilles.

Les jeunes chenilles au premier stade sont verdâtres, et sont alors difficilement distinguées pour l'ensemble des espèces du même groupe. La tête est rapidement noirâtre (photo 2). Dès le deuxième stade, elles deviennent marron clair, puis marron foncé. Les scoli restent très fins pendant les deux premiers stades (photo 9).

Au troisième stade, la chenille devient résolument marron foncé, et même franchement noirâtre dans certains biotopes, comme celles de l'embouchure du Nyong. Les scoli et la tête sont alors d'un noir profond, ainsi que les vraies pattes. C'est à ce stade que commencent à apparaître les dessins transversaux (photo 10 et 11).

Au quatrième et cinquième stade, la chenille évolue vers des couleurs plus pâles, du marron au chocolat clair, voire beige. Il est d'ailleurs remarquable de voir que, pour certaines pontes, les chenilles sont très variables, prenant toute la gamme des couleurs de fond possible (voir photo 12, élevage du mont Cameroun). A la base des scoli se développe une bande transversale marron foncé bordée de crème qui donne son allure caractéristique à la chenille (caractéristique partagée par de nombreuses autres espèces du sous-genre Actinote, de ce groupe et de groupes voisins comme Acraea peneleos, A. circeis, A. jodutta, A. esebria, A. jonhstoni, etc.). Les bandes transversales s'épaississent à la naissance des scoli et deviennent plus fines dans les intervalles. Elles viennent se fondre de chaque côté dans une bande longitudinale claire latérale qui s'étend de la tête au crémaster. Les scoli, la tête et les pattes demeurent d'un noir profond (à la différence de peneleos ou de jodutta qui ont la tête rougeâtre, ce qui permet de les distinguer nettement à ce stade).

Les 5 stades durent rarement plus de 30 jours.

Chrysalide (photo 2 et 3)

La chrysalide peut prendre des couleurs de fond qui vont de l'ocre clair, le plus souvent, au marron violacé, en passant par de nombreuses teintes marron. Elle présente toujours les mêmes dessins et une forme assez particulière. La chrysalide est en effet

ramassée (plus courte que bien d'autres espèces) et présente un renflement latéral à l'attache des ailes qui lui donne, en vue dorsale, un air de massue. L'abdomen porte les habituelles bandes de dessins dorsaux, latéraux et ventraux qui forment sur chaque segment des taches quadrangulaires marron-noir pupillées d'orange ou de jaune clair. Aux deux bandes dorsales, ces zones claires correspondent chacune à une légère protubérance en forme d'épine obtuse. Les enveloppes alaires sont finement rayées de noir. Le dessus du thorax porte des taches foncées particulières qui dessinent un motif plus ou moins en forme de croix (photo 3). La tête porte également des dessins foncés, dorsalement et latéralement. Le crémaster est noir.

La chrysalide éclôt dans les 6 à 8 jours.

Autres données biologiques.

Les fourmis viennent souvent dévorer les pontes et attaquer les jeunes chenilles.

Dès leur éclosion, les chenilles se dirigent en groupe vers le bord de la feuille pour s'aligner sur le front de taille. Au premier stade, elles ne mangent que la couche superficielle des feuilles. Les chenilles étant le plus souvent en dessous des feuilles, il est alors possible de déceler leur présence par la couleur marron que prend la feuille attaquée, vue de dessus.

A un stade avancé il est encore possible de trouver les chenilles d'une même ponte en paquets considérables sur les tiges d'un même rameau. Elles ont souvent un comportement processionnaire dans leurs déplacements. Des chenilles en élevage séparées en deux lots placés à l'opposé d'une cage emplie de feuilles, se retrouvent

systématiquement réunies quelques heures plus tard.

Le long des flancs du petit mont Cameroun, les chenilles se trouvaient souvent sur les plans d'*Urera* poussant à la base des palmiers à huile des plantations. Elles aiment les lieux très humides et on trouve de nombreuses colonies dans les amas de plantes surplombant l'eau à l'embouchure du Nyong (il n'est souvent possible de les atteindre qu'en pirogue). Les colonies ayant donné des formes jaunes et orangées sont plus particulièrement proches du bord de mer et ont été alors trouvées le plus souvent sur Urera camerounensis.

Conclusion

Sans l'étude sur le terrain, les récoltes multipliées, mais surtout la prospection des premiers états, la recherche en systématique est incomplète. Cette investigation in natura est d'abord nécessaire pour la connaissance globale de l'organisme étudié, de l'œuf aux imagos mâles et femelles, dans toutes leurs formes, dans leur biotope, c'est-àdire la description de l'ensemble des caractères de l'espèce, son holomorphe. Ĉette étude permet aussi de connaître la structure des populations, les fréquences relatives des différentes morphes. Et enfin cette étude, à travers les élevages répétés (ce qui est plus facile quand les chenilles vivent en colonies!), permet d'étudier les zones hybrides, les zones témoins d'une évolution en cours et de mieux comprendre la systématique des entités étudiées, leur rapport reproductif actuel et leur rapport évolutif.

Auteurs cités

ACKERY P.R., SMITH C.R. & VANE-WRIGHT R.I. editors, 1995. - Carcasson's African Butterflies. London: The Natural History Museum.

BERNARDI G., 1961. - La variation géographique du mimétisme chez les Lépidoptères. Annls de la Soc. ent.

Fr., 130: 77-94, 1 pl.

BERNARDI, 1980. – Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive. In Les problèmes de l'espèce dans le règne animal, t. III. Mem. Soc. zool. Fr., 40: 373-425.

ELTRINGHAM H., 1912. – A Monograph of the African species of the Genus Acraea Fab. Trans. Ent. Soc. London, 1912, part I, 374 p., 16 pl.

HEWITSON W. C., 1874. – Description of five new species of Acraea from West Africa. Ent. Month. Mag., 11: 130-132.