

## LE SPHRAGIS CHEZ LES 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*, sphragis, cladistique.

**Résumé.** — Le sphragis déposé par le mâle sur la plaque abdominale femelle lors de l'accouplement est traité ici en tant que caractère du comportement génital mâle et comme caractère morphologique du fait des phanères qui sont incorporées dans cette production. L'étude de cette formation est envisagée du point de vue cladistique, comme du point de vue fonctionnel.

**Summary.** — The sphragis deposited by the male on the genital plate of the female during copulation is considered in this paper as a behavioral character and as a morphological character since the male scales are incorporated into it. This formation is studied from cladistic angle and functional angle.

---

Le sphragis est une formation, connue depuis longtemps chez les femelles des Acraeinae (Eltringham, 1912) ainsi que dans d'autres groupes de Rhopalocères (certains genres de Papilionidae, surtout Parnassiinae, et *Amauris*). C'est en fait un caractère du sémaphoronte mâle : il est en effet classiquement reconnu comme une sécrétion du mâle lors de l'accouplement même si l'origine glandulaire de cette production n'a jamais été étudiée du moins chez les Acraeinae. Dans ce groupe, le sphragis est non seulement formé d'une substance durcie à l'air qui donne parfois un véritable moulage des genitalia mâle et femelle *in coitum* mais il est de plus fréquemment garni d'écailles agglutinées par cette substance, écailles de la membrane intersegmentaire 8-9. Ces écailles sont implantées caractéristiquement chez le mâle vierge et de cette disposition dépend directement la forme du sphragis. Chez certaines espèces, elles sont déjà plus ou moins réunies entre elles et forment une plaque préformée qui peut facilement se détacher de la membrane.

On peut donc distinguer plusieurs types de sphragis depuis le simple bouchon de substance durcie que l'on peut trouver chez *Pardopsis* et chez de nombreux *Acraea* (*rogersi*, *zonata*, *atolmis*, *ranavalona*, ainsi que chez *encedon* et surtout *necoda*...) : état originel, régression? Cette concrétion qui est de la même nature que les sphragis élaborés, semble tout à fait absente chez de nombreuses espèces des groupes des *Acraea perenna*, *parrhasia*, *penelope*, *iturina* et quelques espèces d'autres groupes... Faut-il considérer cette absence comme plésiomorphe par rapport au sphragis embryonnaire? De fait, l'absence de sphragis est le cas général chez les Lépidoptères. Ou faut-il, suite à la présence d'un sphragis peu développé et inconstant chez *Pardopsis*, considérer ce bouchon informe comme plésiomorphe pour l'ensemble des *Acraea*? Dans le pre-

mier cas, absence plésiomorphe, il faudrait donc admettre son apparition chez *Pardopsis* et chez les *Acraea* comme une évolution parallèle ou une convergence, ce qui est fort plausible, puisqu'il existe aussi dans des groupes fort éloignés. Dans le deuxième cas, sphragis embryonnaire plésiomorphe, il faut alors considérer son absence chez quelques *Acraea* comme une réversion, ce qui est tout à fait plausible également car on observe sa régression dans le groupe d'*A. natalica* et chez *A. acrita*. Pour répondre à cette question, il faudrait comprendre précisément l'origine de cette production, ce qui n'a jamais été établi, du moins chez les *Acraea*.

Une observation simple permet d'apporter un élément important : le sphragis est en continuité, à travers le ductus bursae, avec le spermatophore déposé dans la bourse; il est de toute évidence formé par la même substance. Il serait donc produit par les glandes annexes des testicules. L'existence de cette formation dépendrait donc du développement particulier de ces glandes ainsi que du comportement du mâle lors de la copulation. Une étude anatomique de ces glandes devra être envisagée ainsi que des observations éthologiques lors de l'accouplement. On peut s'attendre à ce que le mâle projette, avant et/ou après le dépôt du spermatophore, cette sécrétion des glandes annexes dans tous les recoins de l'espace compris entre les pièces génitales mâles et femelles, donnant lieu ainsi à de magnifiques sphragis, moulages précis de cet espace, particulièrement dans le groupe « *zetes-neobule* » (fig. 1 et 2). Chez les espèces possédant une garniture d'écailles sur la membrane intersegmentaire 8-9, celles-ci se retrouvent agglutinées en surface du sphragis. Ces sphragis écailleux présentent des formes particulières selon la disposition des écailles sur la membrane.

#### 1. — *Étude phylogénétique des caractères du sphragis*

Lors de l'étude cladistique des Acraeinae (Pierre, 1985 *a, b* et sous presse), plusieurs synapomorphies surtout des organes génitaux ont permis de séparer les Acraeinae en deux grandes lignées I et II, chacune subdivisée en plusieurs groupes.

Dans la lignée I, on observe l'existence de sphragis plus ou moins développés mais toujours garnis d'écailles dans les groupes 4 (*pharsalus*), 5 (*eponina*) et 6 (*anacreon*). On peut donc admettre son absence dans les autres groupes 1, 2 et 3 (*perenna*, *parrhasia*, *iturina*) comme une plésiomorphie. Ces sphragis sont fondamentalement constitués des écailles de deux zones latéro-dorsales, — très petites et séparées, à larges et coalescentes — et d'une zone ventrale toujours faible (fig. 6). Dans le groupe 6 de *A. pentapolis*, *A. anacreon* et des *Actinote* sud-américains, il n'y a plus d'écailles ventrales (fig. 3) et, dans les deux derniers groupes, il n'y a plus qu'une zone d'écailles dorsales très développée, excellente synapomorphie particulièrement précieuse pour corroborer leur rapprochement phylétique (fig. 4 et 5). L'absence de sphragis structuré dans les groupes « *lycoa* » et « *encedon* », alors qu'il existe chez *A. pharsalus*, est interprétée comme une réversion, parfaitement explicable du reste, par la morphologie du sinus vaginalis presque entièrement refermé.

Dans la deuxième lignée, il existe des sphragis sans écailles, déjà cités, chez *A. rabbaiae* et chez les espèces voisines de *zetes*, chez *A. hova* et chez toutes les espèces proches de *neobule*. Nous avons vu qu'à la base de ces groupes, *A. zonata* et *A. ranavalona* présentent des sphragis embryonnaires. Par contre, chez *A. quirina* d'une part, et dans le complexe « *admatha* » d'autre part, apparaissent des sphragis écailleux.

Dans le groupe « *egina-natalica* », on trouve également des sphragis non écailleux mais ils ont alors une allure très particulière apomorphique telle que celui d'*A. acutipennis* (fig. 8). On observe aussi des sphragis de forme vague agglutinant quelques écailles et des sphragis caractéristiquement écailleux chez les espèces proches d'*A. egina* qui présentent une longue touffe d'écailles piliformes dans un repli de la membrane ventrale, sous le vinculum et deux plaques d'écailles latérales (fig. 10). Mais chez les espèces les plus récentes du groupe de *natalica* et du groupe d'*egina*, tel que *A. acrita*, aucun sphragis n'est observable. Seul le col du spermatophore émerge de l'orifice de copulation, réversion fort probable. Dans le groupe de *A. natalica*, cette disparition

qui semble progressive est peut-être corrélée à l'allongement parallèle du ductus bursae (qui a chez *natalica* presque deux fois la longueur de l'abdomen). En effet, le col du spermatophore doit être très long avant de produire le sphragis externe, ce qui ne peut vraisemblablement pas être par épuisement de la substance produite par les glandes accessoires.

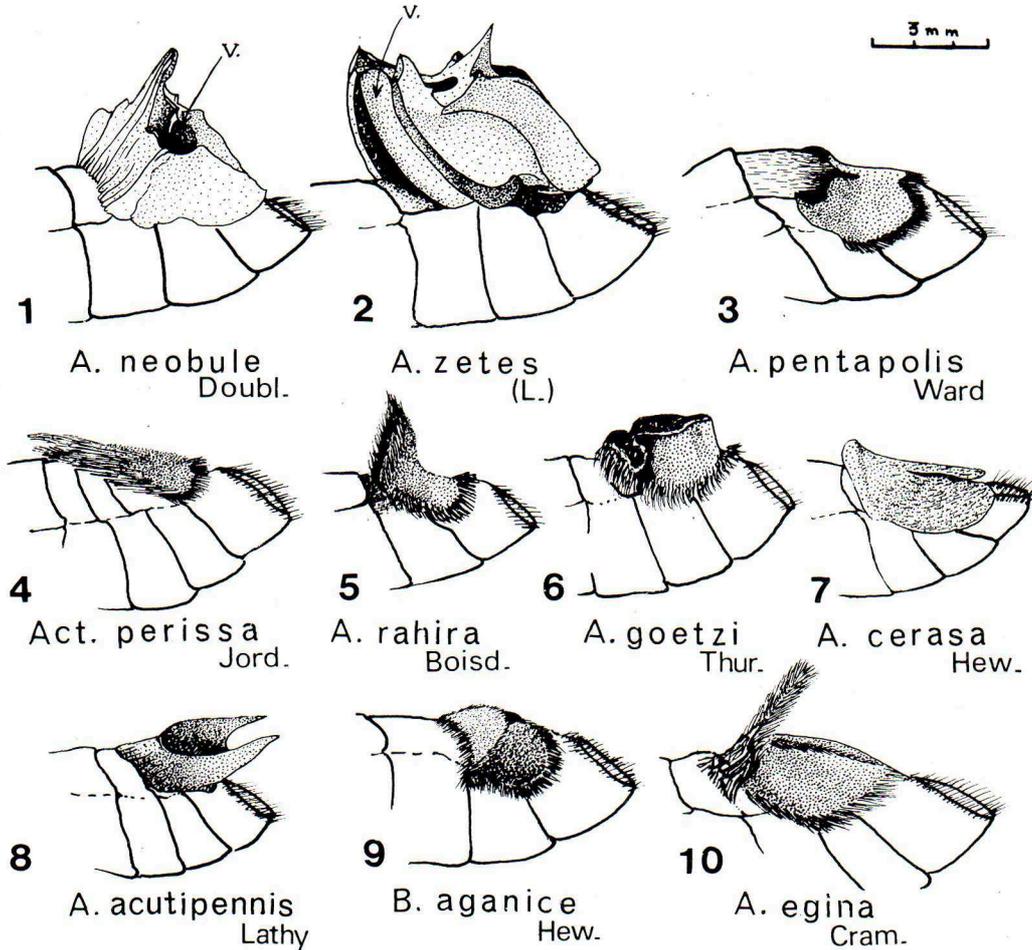


Fig. 1 à 10, différents types de sphragis chez les Acraeinae.

Chez *Acraea rogersi*, le sphragis est tout à fait embryonnaire tandis que dans le groupe de *A. cerasa*, existe un sphragis autapomorphe remarquable constitué d'une plaque d'écaillés solidaires déjà préformée chez les mâles vierges et simplement déposée sur un bouchon de substance spermatophorique (fig. 7). Enfin chez les *Bematistes*, existe un type de sphragis très différent, autapomorphe (fig. 9).

Tous ces types de sphragis ne sont donc pas strictement homologues, ils apparaissent indépendamment dans la plupart des lignées. Les espèces les plus anciennement séparées dans chacune d'elles présentent pour ce caractère un état plésiomorphe (bouchon ou absence), d'autres espèces l'ont vraisemblablement perdu par régression. L'apparition de cette formation dans les différents groupes se fait progressivement, permettant d'y voir des morphoclines, avec parfois des caractères très particuliers, synapomorphies précieuses pour l'établissement des groupes d'espèces.

Néanmoins, l'utilisation de ces données morphologiques est parfois plutôt malaisée pour établir les relations phylogénétiques des différents groupes, du fait de la labilité de cette formation, de nombreuses évolutions parallèles, de régressions.

## 2. — *La formation du sphragis*

Après la description de la structure, une étude de la fonction de cette formation peut être envisagée :

1) Il a été imaginé, somme toute logiquement, mais gratuitement, qu'il s'agit d'un mécanisme « anti-multiples copulations », assurant donc une fécondation unique (Poulton, *in* Eltringham, 1912). Un tel mécanisme garantissant l'avenir des spermatozoïdes des mâles qui le produisent, serait évidemment sélectionné et assurerait à l'espèce un avantage à la copulation de femelles vierges.

2) Eltringham (1912) suggère que le sphragis aurait pour rôle d'inhiber l'émission de substances odorantes par la femelle. Si les glandes sous-papillaires (Pierre, sous presse) sont à l'origine de telles émissions, ce qui semble vraisemblable mais non prouvé, cette hypothèse est démentie car l'orifice de ces glandes n'est pas concerné par le sphragis. Aucune autre glande odoriférante ne semble exister au niveau du stérigma.

3) On peut également imaginer — si le sphragis est sécrété dès le début de la copulation, ce que l'on ignore — qu'il pourrait assurer, outre la fonction préventive de copulations ultérieures, le maintien de l'ajustement des organes génitaux mâle et femelle durant l'accouplement prolongé, du moins dans certains groupes (*A. zetes* et *A. neobule...*).

En fait, le sphragis étant forcément, du fait de sa nature, centré sur l'orifice vaginal, même lorsqu'il est peu développé (« bouchon »), cela corroborerait la première hypothèse ci-dessus, actuellement admise (*in* Tuxen, 1956).

Il faut tenir compte que :

1) Chez *A. necoda* où le sphragis, il est vrai, est très réduit, j'ai observé plusieurs spermatophores dans la bourse copulatrice de quelques femelles, prolongés chacun dans le sinus vaginalis, à travers le canal copulateur, d'une masse de substance durcie (« sphragis »).

2) D'après Owen *et al.* (1973 a, 1973 b), les multiples copulations sont très fréquentes dans les populations à sex ratio normale d'*Acraea encedon* (en fait, il s'agissait d'*A. encedana* : j'ai vérifié qu'il en était de même dans une population de vrais *encedon* sur une série de femelles capturées à Libreville, Gabon, par D. Freiche, le 3-VII-1974). Il semble bien d'après ces échantillonnages que près de 50 % des femelles aient 2 (même 3 ou 4) spermatophores. Les sphragis correspondants, très peu développés chez ces espèces, sont intimement intriqués, soudés en une seule masse, suggérant que les intromissions successives aient eu lieu tant que la substance était encore molle.

3) Les mêmes auteurs citent également des spermatophores multiples (jusqu'à 7!) dans les mêmes proportions chez des femelles d'espèces pourvues de sphragis bien développés (*A. eponina* et *A. egina*). Comme ces auteurs ne se préoccupent pas dans ces études d'un mécanisme « that prevents a second fertilisation » qu'ils connaissent pourtant (Owen, 1966), on est réduit à faire des hypothèses.

Les mâles s'accouplant peuvent repousser le sphragis précédent encore mou (on peut observer en collection des femelles pourvues de deux sphragis complexes, l'un rejeté sur le côté...) ou déloger le mâle précédent avant qu'il n'ait élaboré son sphragis. Cette solution s'accorde bien avec le comportement observé dans un élevage d'*A. necoda* : plusieurs mâles (4), vraisemblablement attirés par des phéromones de la femelle réceptive, agrippés à ses ailes, tentent simultanément de s'accoupler, ceci pouvant se produire lorsque les femelles disponibles sont rares.

Chez les espèces dont les mâles déposent un sphragis complexe, comportant l'émission d'une masse importante de substance ou surtout une garniture écailleuse, il est évident qu'un mâle ne peut en produire qu'un seul. Or, d'après les résultats de comptage de spermatophores et les observations directes d'Owen *et al.* (1966, 1973 a et b), en accord avec les données habituellement admises chez les Papillons, les mâles peuvent s'accoupler plusieurs fois. Il faut admettre dans ce cas que les copulations

ultérieures ne sont pas suivies d'un dépôt de sphragis et qu'une femelle s'étant accouplée la première fois avec un mâle non-vierge ne portera de sphragis qu'après s'être finalement accouplée avec un mâle vierge.

Enfin, dernière hypothèse, en accord avec des données également admises (Bourgogne, 1951), lors d'un accouplement particulièrement prolongé, comme chez les *Acraea* (plus de 4 heures), un mâle peut émettre plusieurs spermatophores. Seule cette explication corroborerait la fonction « anti-multiples copulations » du sphragis. On peut néanmoins conserver les explications précédentes comme hypothèses accessoires.

Cependant, la dernière suggestion modifierait les résultats d'Owen *et al.* qui partent du principe qu'il n'y a qu'un spermatophore par accouplement. Ils estiment ainsi le nombre de copulations que peut effectuer un mâle et peuvent alors expliquer la survivance des populations à sex ratio anormal (2 à 6 % de mâles). Dans ces populations, le nombre moyen de spermatophores par femelle est significativement plus bas.

Il faudrait donc, en définitive, admettre qu'un mâle peut s'accoupler avec plusieurs femelles, qu'il peut émettre plusieurs spermatophores par accouplement, que le nombre de spermatophores émis dépend du nombre de femelles disponibles, c'est-à-dire du temps nécessaire pour qu'un mâle rencontre une telle femelle. Ainsi pourrait-on admettre la fonction « anti-multiples copulations » du sphragis avec conséquemment un avantage copulatoire supérieur pour les femelles vierges, avantage profitable à l'espèce.

Des études éthologiques et physiologiques ultérieures s'imposent pour établir ces faits. Corrélativement il faudrait vérifier s'il existe chez les *Acraea* dépourvus de sphragis un mécanisme comportemental de refus chez les femelles déjà fécondées ou s'ils possèdent une tout autre stratégie.

## CONCLUSIONS

Le sphragis est un caractère du sémaphoronte mâle, caractère comportemental et structural par le développement probablement plus accentué des glandes annexes et surtout, quand il en comporte, par l'incorporation des écailles de la membrane reliant le 8<sup>e</sup> urite aux pièces génitales proprement dites.

C'est essentiellement par sa structure qu'il fournit du point de vue phylogénétique d'excellentes synapomorphies au niveau des groupes d'espèces. Mais dans l'ensemble de la sous-famille des *Acraeinae*, il apparaît que son existence plutôt généralisée, sous des formes diverses, résulte de plusieurs évolutions parallèles ou que son absence soit due à plusieurs régressions. La réalisation de cette tendance évolutive manifeste n'étant compréhensible que dans le cadre d'une étude phylogénétique portant sur un nombre maximum de caractères (*cf.* Pierre, 1985 *a, b* et sous presse).

## AUTEURS CITÉS

- BOURGOGNE J., 1951. — Ordre des Lépidoptères. In P.-P. GRASSÉ : Traité de Zoologie, T. X. Masson (Éd.), Paris.
- ELTRINGHAM H., 1912. — A monograph of the african species of the genus *Acraea* Fab. — *Trans. ent. Soc. London*, 1 : 1-374.
- OWEN D.F., 1966. — Predominantly female populations of an african Butterfly. — *Heredity*, 21 (3) : 443-451.
- OWEN D.F., OWEN J. & CHANTER D.O., 1973 *a*. — Low mating frequencies in an african butterfly. — *Nature*, 244 (5411) : 116-117.
- 1973 *b*. — Low mating frequency in predominantly female populations of the butterfly, *Acraea encedon*, (L.). — *Ent. Scand.*, 4 (2) : 155-160.
- PIERRE J., 1983. — Systématique évolutive, cladistique et mimétisme chez les Lépidoptères du genre *Acraea* (Nymphalides). — Thèse de Doctorat d'État, Université Paris VI.

- 1985 a. — Morphologie des griffes des *Acraeinae* (Lépidoptères Nymphalides). — *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 300, série III, n. 8 : 333-336.
- 1985 b. — Morphologie comparée de l'appareil génital mâle des *Acraeinae*. — *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 21 (4) : 381-391.
- 1986. — Morphologie comparée de l'appareil génital femelle des *Acraeinae* (*Lepidoptera Nymphalidae*). — *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)*, (sous presse).

TUXEN S.L., 1956. — Taxonomist's glossary of genitalia in insects. Munksgaard, Copenhagen.