

Critères de différenciation entre les femelles de *Morpho marcus* (Schaller, 1785) et *Morpho eugenia* Deyrolle, 1860 (Lepidoptera, Nymphalidae, Morphinae)

par Daniel LACOMME* & Bernard LALANNE-CASSOU**

* 11 rue Dedouvre, F – 94250 Gentilly <daniel.lacomme@laposte.net>

** INRA, UMR 1272, Physiologie de l'insecte : signalisation et communication, centre de Versailles, route de Saint-Cyr, F – 78026 Versailles cedex <blc@mnhn.fr>

Résumé. – Les femelles de *Morpho marcus* (Schaller, 1785) [= *adonis* (Cramer, 1779)] et *M. eugenia* Deyrolle, 1860, n'ont jamais pu être distinguées avec certitude. Le matériel étudié, issu de diverses collections publiques et privées, a été considéré comme un ensemble hétérogène dont la détermination des individus est douteuse. Nous proposons la séparation entre les deux espèces, chacune avec deux sous-espèces, en fonction des résultats de l'analyse de trois catégories de mesures portant sur la forme des ailes, les dessins alaires et la position relative des ocelles. Les analyses effectuées sont des analyses discriminantes pour les mesures linéaires et des calculs de parcimonie pour les critères d'appréciation visuelle. Des individus gynandromorphes des deux espèces ainsi qu'un couple de *M. eugenia* trouvé *in copula* sont utilisés comme moyen de vérification. Les genitalia sont figurés pour les quatre taxa. En conclusion, une méthode de reconnaissance simplifiée est proposée ainsi qu'une révision de l'identification du matériel de collections étudié.

Summary. – **Criteria of differentiation between the females of *Morpho marcus* (Schaller, 1785) and of *M. eugenia* Deyrolle, 1860 (Lepidoptera, Nymphalidae).** The females of *Morpho marcus* (Schaller, 1785) [= *adonis* (Cramer, 1779)] and *M. eugenia* Deyrolle, 1860, have never been separated with certainty. The present authors have evaluated material from diverse public and private sources constituting a heterogeneous collection, within which identification of individual specimens was uncertain. Separation of the two species, each with two subspecies, is proposed according to analytical results of three types of measurement relating to wing shape, wing pattern, and the relative disposition of the ocelli. Results of these three parameters are based on discriminant analysis for linear measurements and on parcimonius calculations for visual estimations. Specimens of gynandromorphs of both species as well as a pair of *M. eugenia* captured *in copula* were used for confirmation. Genitalia of the four taxa are illustrated. In conclusion, a simple method of identification is proposed as well as a revision of the material studied.

Keywords. – Lepidoptera, Nymphalidae, *Morpho marcus*, *M. adonis*, *M. eugenia*, females, gynandromorphy, morphology, principal component analysis, discriminant analysis, genitalia.

Nombre d'entomologistes, FRUHSTORFER (1912-1913), ROTHCHILD (1916), KAYE (1917), Le MOULT & RÉAL (1962), DE TOULGOËT (1990), BLANDIN (1993), PENZ & DE VRIES (2002), BLANDIN (2007) se sont penchés sur le problème de la distinction entre les femelles de *Morpho marcus* et *M. eugenia*, espèces voisines et sympatriques dans une grande partie de leur aire de répartition qui s'étend des Guyanes à la Bolivie et englobe le Venezuela, le Brésil, la Colombie, l'Equateur et le Pérou. Si les mâles de ces deux espèces diffèrent nettement par leur habitus et leur horaire de vol, les femelles, par contre, sont particulièrement difficiles à distinguer car aucun caractère ornemental ou morphologique ne permet de les identifier de manière nette. Elles sont très rarement rencontrées sur le terrain. Nous ne connaissons pas d'étude publiée des genitalia femelles. Enfin la biologie des deux espèces est mal connue : ni les plantes-hôtes ni les premiers stades n'ont fait l'objet de publication à ce jour. Dans l'objectif de définir des critères simples et fiables pour différencier les femelles de ces espèces et de leurs sous-espèces, nous avons réalisé une série de mesures sur des exemplaires de collection, et traité les données par des analyses factorielles ou de parcimonie.

PRÉSENTATION DES ESPÈCES

Systématique. – Le genre *Morpho* a été étudié de façon systématique par LE MOULT & RÉAL (1962), puis revu par LAMAS (2004) et BLANDIN (2007). Nous avons suivi le classement de BLANDIN (2007) qui, contrairement à Lamas, maintient *uraneis* au niveau subspécifique.

Morpho (Cytheritis) *marcus* (Schaller, 1785)

M. marcus marcus (Schaller, 1785) ; Localité-type, LT : Suriname.

= *adonis* (Cramer, 1779) préoccupé ; LT : Suriname.

M. marcus major Lathy, 1905 ; LT : La Merced, Junin, Pérou.

= *cora* Schaus, 1928 ; LT : territoire des Ticunas, nord des cours du Napo et de l'Amazone, Pérou.

M. marcus intermedia Kaye, 1917 ; LT : Iquitos, Pérou.

= *damocles* Dicksee, 1919 ; LT : Villavicencio, Colombie.

= *clara* Krüger, 1924 ; LT : Colombie.

= *caladoensis* Michael, 1931 ; LT : Manaus, Brésil.

= *immaculata* Michael, 1931 ; LT : nord des cours du Napo et de l'Amazone, Pérou.

= *equatoriensis* Michael, 1931 ; LT : Equateur.

= *huallaga* Michael, 1931 ; LT : Yurimaguas, Pérou.

= *praeterclara* Le Moul't & Réal, 1962 ; LT : Javarete, Colombie.

Morpho (Cytheritis) *eugenia* Deyrolle, 1860

M. eugenia eugenia Deyrolle, 1860 ; LT : St Jean du Maroni, Guyane française.

M. eugenia uraneis Bates, 1865 ; LT : Rio Ega, Téfé, Brésil.

= *zodiaca* Le Moul't & Réal, 1962 ; LT : Zarayacu, Equateur.

= *biedermanni* Le Moul't & Réal, 1962 ; LT : Itaituba, Rio Tapajos, Pará, Brésil.

Remarques. – DENIS & SCHIFFERMÜLLER (1775) ont décrit un *Papilio adonis* qui est l'actuel *Polyommatus bellargus* (Rottemburg, 1775). *Morpho adonis* a été décrit par CRAMER en 1779 sous le nom de *Papilio adonis* qui n'est donc pas valide car homonyme de *Papilio adonis* Denis & Schiffermüller, 1775. La préséance revient à *Morpho marcus* Schaller décrit en 1785 d'après une femelle. La figure de cette femelle, seule référence actuelle au type, est d'ailleurs assez imprécise (fig. 1).

Le type de *Morpho eugenia* Deyrolle serait perdu mais LE MOULT & RÉAL (1962) ont désigné un lectotype mâle, ce qui lève toute ambiguïté pour cette espèce. Ce lectotype est dans la collection Laurent Schwartz, aujourd'hui intégrée dans la collection du MNHN.

La sous-espèce *M. marcus major* a une aire de répartition restreinte à la seule région de La Merced dans le Junin au Pérou. Ne disposant pas de matériel pour ce taxon, nous n'en avons pas tenu compte dans notre étude.

Faute de données suffisantes sur la répartition géographique des espèces, nous avons appelé "guyanais" les spécimens provenant du plateau des Guyanes et de l'est du Brésil, et "andins" ceux venant d'Amazonie occidentale, car très peu de données ont été collectées dans le bassin amazonien proprement dit. *Morpho marcus* et *M. eugenia* sont sympatriques, mais la zone de répartition de *M. eugenia* ne recouvre pas totalement celle de *M. marcus*.

Description. – Les mâles des deux espèces (fig. 2 à 5) sont de taille moyenne ; la face dorsale des ailes est de coloration uniforme bleu métallique et la face ventrale brun clair traversée de bandes plus sombres et d'une rangée d'ocelles. Les femelles (fig. 6 à 13) sont de taille plus grande et de forme plus arrondie. L'ornementation de leur face ventrale est similaire à celle des mâles, par contre la face dorsale ne comporte pas de bleu mais est de couleur brune traversée par une bande claire longitudinale et par des lignes de taches blanchâtres marginales et prémarginales.

Chez *M. m. marcus* l'envergure est de 80 à 100 mm pour les mâles et atteint 120 mm pour les femelles ; chez *M. m. intermedia* l'envergure atteint 150 mm pour les mâles et 160 pour les femelles (BLANDIN, 1993). Chez *M. eugenia eugenia* l'envergure est de 90 à 110 mm

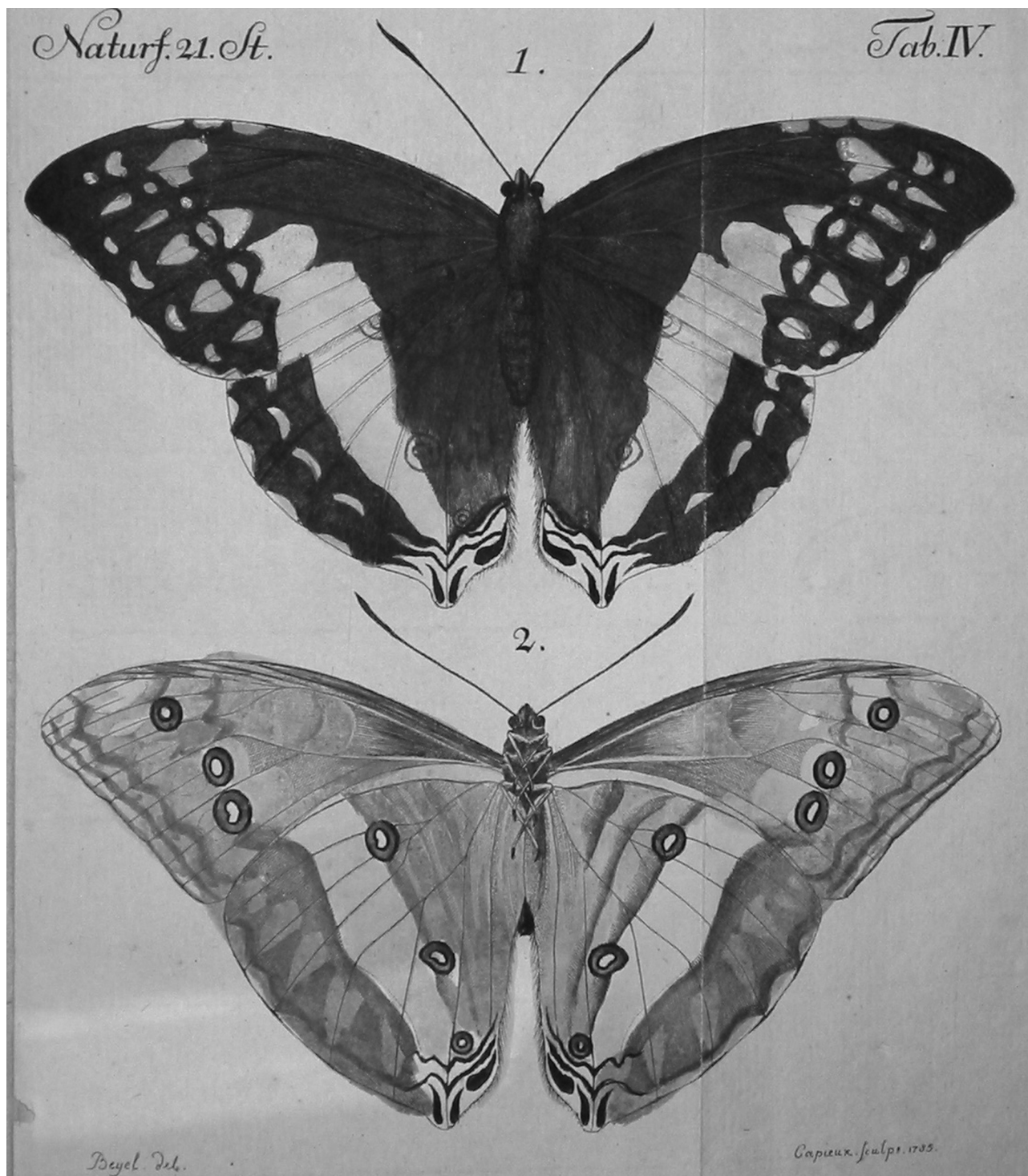


Fig. 1. – Illustration de *Papilio marcus*, in Schaller, 1785.

pour les mâles et de 110 à 120 mm pour les femelles. Chez *M. eugenia uraneis* l'envergure est de 100 à 120 mm pour les mâles et de 120 à 140 pour les femelles (BLANDIN, 1993).

Les périodes de vol sont de 20 minutes entre 5h 50 et 6h 30 du matin selon les saisons chez les mâles de *M. eugenia*, et plus longues (8 à 11 h le matin) chez ceux de *M. marcus*. Chez les femelles, au contraire elles sont irrégulières ; en effet des exemplaires femelles ont été capturés à des moments très variés du jour ou même de la nuit (sur des draps de chasse, Loïc Roncier, comm. pers.). Il n'y a pas eu, à notre connaissance, de captures ni d'observations de ces deux espèces sur des pièges alimentaires.

Critères de distinction et variabilité. – Les mâles des espèces *marcus* et *eugenia* se distinguent par les dessins de la face ventrale mais surtout par la coloration, la taille et la forme des ailes ainsi que par les genitalia et les horaires de vol.

Chez *M. marcus*, les mâles de la sous-espèce *intermedia* sont les plus variables, présentant parfois une coloration claire et une forme arrondie.

Chez les mâles de *M. eugenia*, la variabilité interindividuelle affecte surtout la coupe des ailes : l'apex est nettement étiré chez certains spécimens. Elle affecte aussi la couleur. Une certaine proportion présente en effet une coloration proche de celle de *M. marcus*, surtout chez *M. e. uraneis*. Sur la face ventrale, la position et l'importance des ocelles varient.

En ce qui concerne la distinction entre les femelles de *M. marcus*, de *M. eugenia* et de leurs sous-espèces, il règne une grande confusion, due à une variabilité importante qui porte sur la taille, la coupe des ailes, la couleur (contraste et tonalité), la forme et l'emplacement des taches, ainsi que sur la position et la dimension des ocelles de la face ventrale. Des critères de séparation ont été régulièrement proposés par différents auteurs, tels que FRUHSTORFER (1912-1913), ROTHSCILD (1916), KAYE (1917), LE MOULT & RÉAL (1962), TOULGOËT (1990), PENZ & DE VRIES (2002), Brévignon (comm. pers.), Soler (comm. pers.), mais aucun des critères avancés ne permet une séparation sûre des femelles des deux espèces, comme le souligne BLANDIN (1993) : « *Aucune différence évidente n'a été trouvée jusqu'à présent entre les femelles de M. marcus et de M. eugenia.* » ; « *En ce qui concerne les femelles, la distinction des deux espèces est pratiquement impossible* » ; « *l'exemplaire choisi pour illustrer la femelle de M. marcus ... est présenté sous ce nom sans certitude ...* » ; « *Il n'est pas impossible que l'on ait pris autrefois l'habitude d'appeler marcus les petites femelles et eugenia les grandes* ». Mentionnons pour mémoire ces critères "historiques" de distinction entre les femelles des deux espèces :

- système de taches et de bandes claires ou sombres sur la face dorsale des ailes ;
- visibilité par transparence, au centre de la face dorsale des ailes postérieures, de l'ocelle principal de la face ventrale ainsi que sa position plus ou moins dégagée de la plage sombre basale ;
- limite de la tache sombre post-cellulaire, nette chez *M. marcus*, floue chez *M. eugenia* ;
- présence de touffes d'écailles blanches sur le patagium seulement chez *M. marcus* ;
- nervure M2 aux ailes postérieures formant une courbe basale seulement chez *M. marcus* ;
- la présence ou non d'un anneau blanchâtre (complet ou incomplet) autour de l'ocelle principal de la face ventrale des ailes postérieures ;
- la pupille et l'iris des ocelles ;
- une ligne prémarginale sombre parallèle ou non au bord de l'aile au niveau de l'angle anal des postérieures (saillie caudale) ;
- la taille et la surface alaire : ailes plus larges et plus rondes chez *M. eugenia* ;
- la coloration : plus blanchâtre chez *M. eugenia*, plus jaunâtre chez *M. marcus* ;
- la forme des ailes : apex plus pointu chez *M. marcus*, plus rond chez *M. eugenia* ; saillie du lobe caudal des postérieures plus importante chez *M. marcus* ; angle formé entre la plage post-cellulaire et le bord postérieur de la cellule.

Ce sont ces trois derniers critères (taille, couleur et forme des ailes) qui semblent avoir été le plus généralement retenus pour identifier les spécimens dans les différentes collections.

Genitalia. – L'observation des genitalia a tout d'abord été réalisée sur les mâles des quatre taxa (fig. 14-17), avec un matériel de provenance géographique variée. Quelques caractères sont apparus qui permettent de différencier chaque sous-espèce. La taille et les proportions des pièces génitales permettent de séparer les sous-espèces andines des guyanaïses : les genitalia sont plus grands, plus hauts et plus étroits chez *M. m. intermedia* et *M. e. uraneis* que chez *M. m. marcus* et *M. e. eugenia*. Le pénis, d'une manière moins constante, est plus courbe chez *eugenia* que chez *marcus*. Le clasper (ou harpe) est très petit chez *eugenia*, plus développé chez *marcus*, grand et peu courbé chez *intermedia*, grand et très courbé chez *uraneis*. L'uncus semble plus obtus chez *eugenia*, plus effilé chez *marcus*. Il est aussi plus grand et pointu chez *uraneis* et *intermedia*. Enfin la juxta est plus effilée chez *marcus*. Elle semble plus courte et trapue chez *eugenia*.

Chez les femelles (fig. 18-21) la taille générale des genitalia, comme pour les mâles, est plus grande chez les sous-espèces andines. La taille relative des lamella post-vaginalis, de leurs

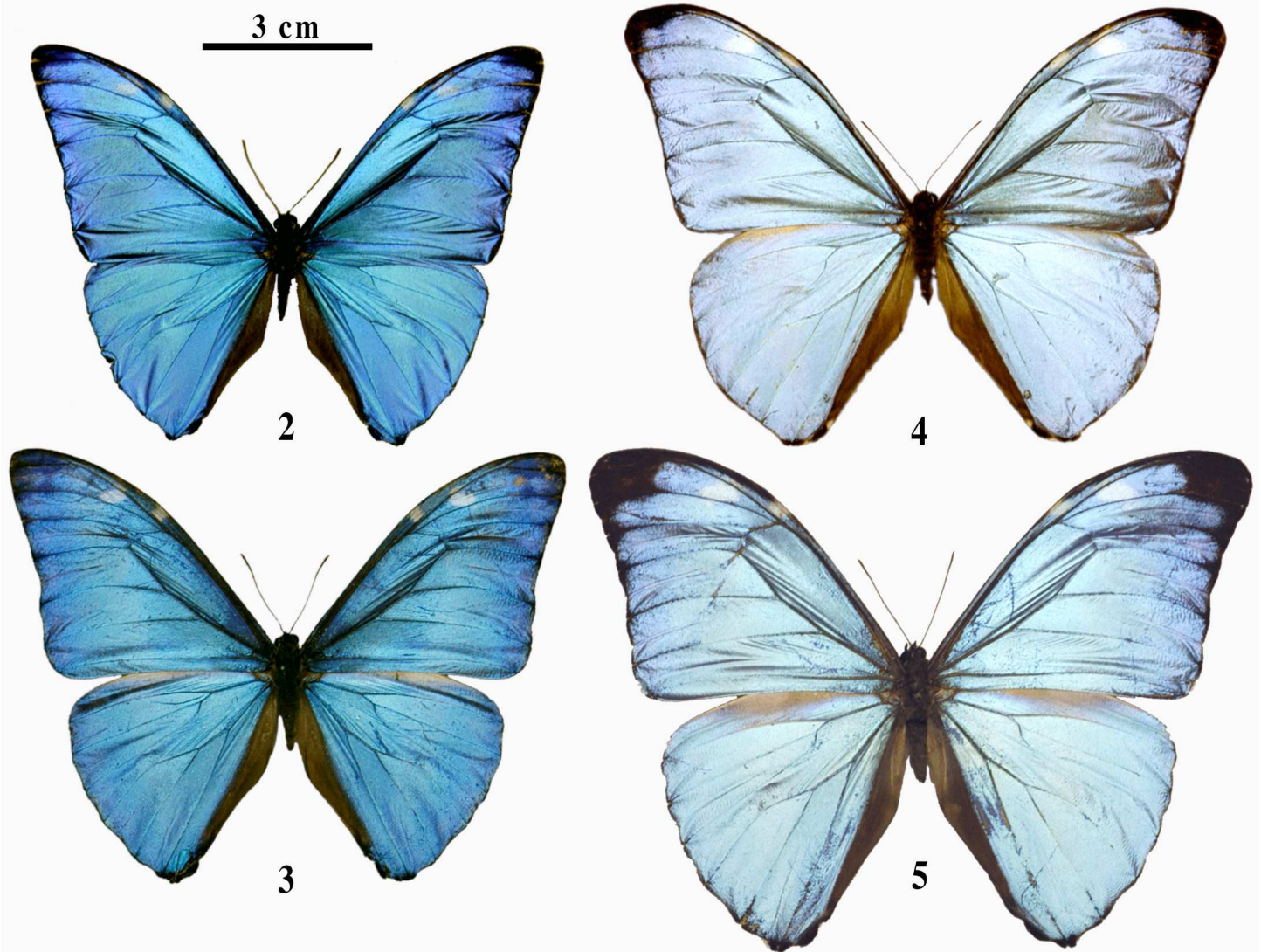


Fig. 2-5. – *Morpho* spp., habitus des mâles. – 2, *M. marcus marcus* (Schaller, 1785), Guyane française. – 3, *M. marcus intermedia* Kaye, 1917, Colombie – 4, *M. eugenia eugenia* Deyrolle, 1860, Guyane française. – 5, *M. eugenia uraneis* Bates, 1865, Equateur.

ailerons, ainsi que la longueur des stigma sont aussi plus grandes chez les sous-espèces andines. Les lamela post-vaginalis présentent des ailerons grands et simples chez *M. e. uraneis* alors qu'ils sont plus complexes chez *M. m. intermedia*. Les stigma sont plus longs chez *M. m. intermedia* que chez *M. e. uraneis*. Les genitalia de *M. m. marcus* et *M. e. eugenia* sont très proches, avec des lamela post-vaginalis légèrement plus grandes chez *M. m. marcus*. Chez les femelles comme chez les mâles les différences sont donc plus géographiques que spécifiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel examiné. – Nous avons cherché à rassembler le maximum d'individus de chaque taxon afin d'obtenir des résultats statistiques significatifs. Malgré leur rareté en collection, nous avons pu réunir 103 exemplaires femelles provenant des collections du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (coll. Fournier, coll. Schwartz et coll. Blandin), des collections du British Museum of Natural History, Londres, et de collections particulières (C. Chazal, B. Courtin, M. & E. Garnier, D. Lacomme, B. Lalanne-Cassou et B. Misandeau). De plus, nous avons utilisé des photographies de la collection de B. Hermier et des figures *in litteris* (D'ABRERA, 1984, et SMART, 1981) ainsi que des planches imprimées de S. Ohshima (Japon), et du site web www.insectcompany.com. Tous ces spécimens ont été référencés (voir Annexe 2).

Déterminations provisoires. – Afin de pouvoir identifier les groupes dans les analyses ultérieures, nous avons réparti les exemplaires en quatre catégories correspondant à la classification actuelle et en regroupant *M. marcus intermedia* et *marcus major* (LAMAS, 2004).

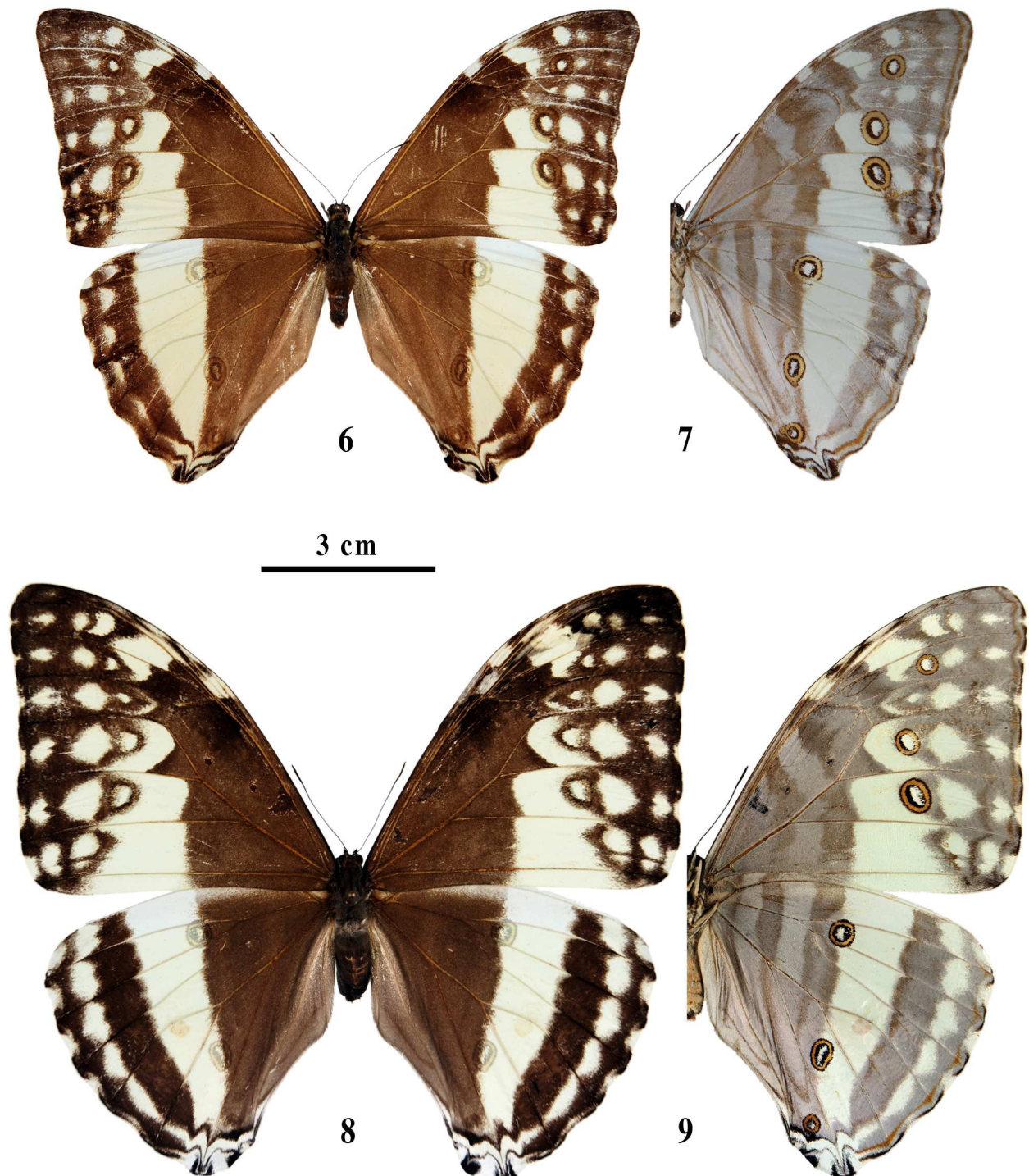


Fig. 6-9. – *Morpho marcus*, habitus des femelles. – 6-7, *M. marcus marcus* (Schaller, 1785), Guyane française (m83). – 8-9, *M. marcus intermedia* Kaye, 1917, Colombie (i111).

Nous avons placé les spécimens non identifiés dans leur catégorie supposée, toujours en suivant les critères subjectifs énoncés précédemment. Pour les autres exemplaires, y compris les cas douteux, nous avons conservé l'identification figurant sur les étiquettes. Nous sommes parvenus finalement à la répartition suivante des 103 spécimens femelles étudiés : *M. m. marcus*, **m** (22), *M. m. intermedia*, **i** (37), *M. e. eugenia*, **e** (28) et *M. e. uraneis*, **u** (16). Cette répartition fait l'objet de changements en fonction des résultats des premières analyses.

Le matériel inclut quatre gynandromorphes (fig. 22-25) dont l'identification ne peut être mise en doute (partie mâle) mais qui peuvent présenter une légère déformation, ainsi qu'un exemplaire aberrant par son ornementation, mais non par la forme de ses ailes (ab-i24). Il s'agit de :

- gyn-e115 *M. eugenia eugenia* mosaïque à dominante femelle (coll. A. Fournier, MNHN) ;
- gyn-e116 *M. e. eugenia* mosaïque à dominante femelle (coll. A. Fournier, MNHN) ;
- gyn-u117 *M. eugenia uraneis* bipartite (coll. BMNH, Londres).

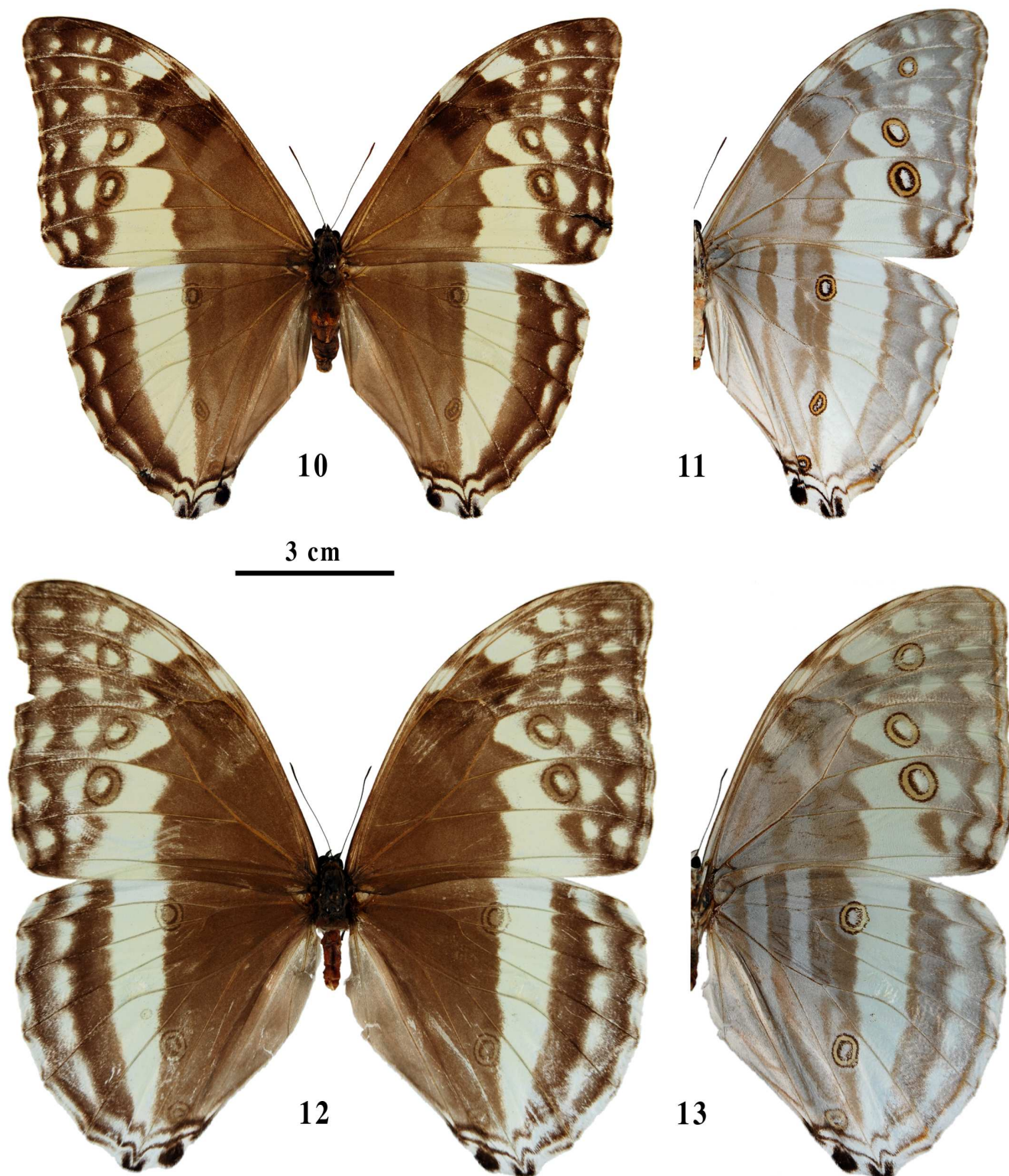


Fig. 10-13. – *Morpho eugenia*, habitus des femelles. – 10-11, *M. eugenia eugenia* Deyrolle, 1860, Guyane française (e89). – 12-13, *M. eugenia uraneis* Bates, 1865, Equateur (u23).

Un exemplaire gynandromorphe de l'espèce *marcus* a été trouvé sur internet (*M. m. intermedia*, mosaïque à dominante mâle). Il n'a pu être utilisé dans l'analyse faute de référence d'échelle et en raison de l'insuffisance de zones femelles dans la mosaïque (fig. 25). Enfin pour *M. eugenia* une femelle d'un couple capturé *in copula* le 12 octobre 1997 à 6 h15 par M. et E. Garnier nous a été communiquée et figure dans ce matériel (e52, fig. 26-27).

Mesures basées sur l'ornementation. – Nous avons réalisé tout d'abord des mesures basées sur l'ornementation : présence ou absence, forme, position et surface des éléments de la maculation. Mais le manque de repères précis, la difficulté pour trouver des points homologues et le caractère diffus des contours des dessins limitent beaucoup les possibilités d'obtenir des mesures précises et réellement homologues entre individus. Nous n'avons donc pas poursuivi cette démarche pour l'analyse quantitative.

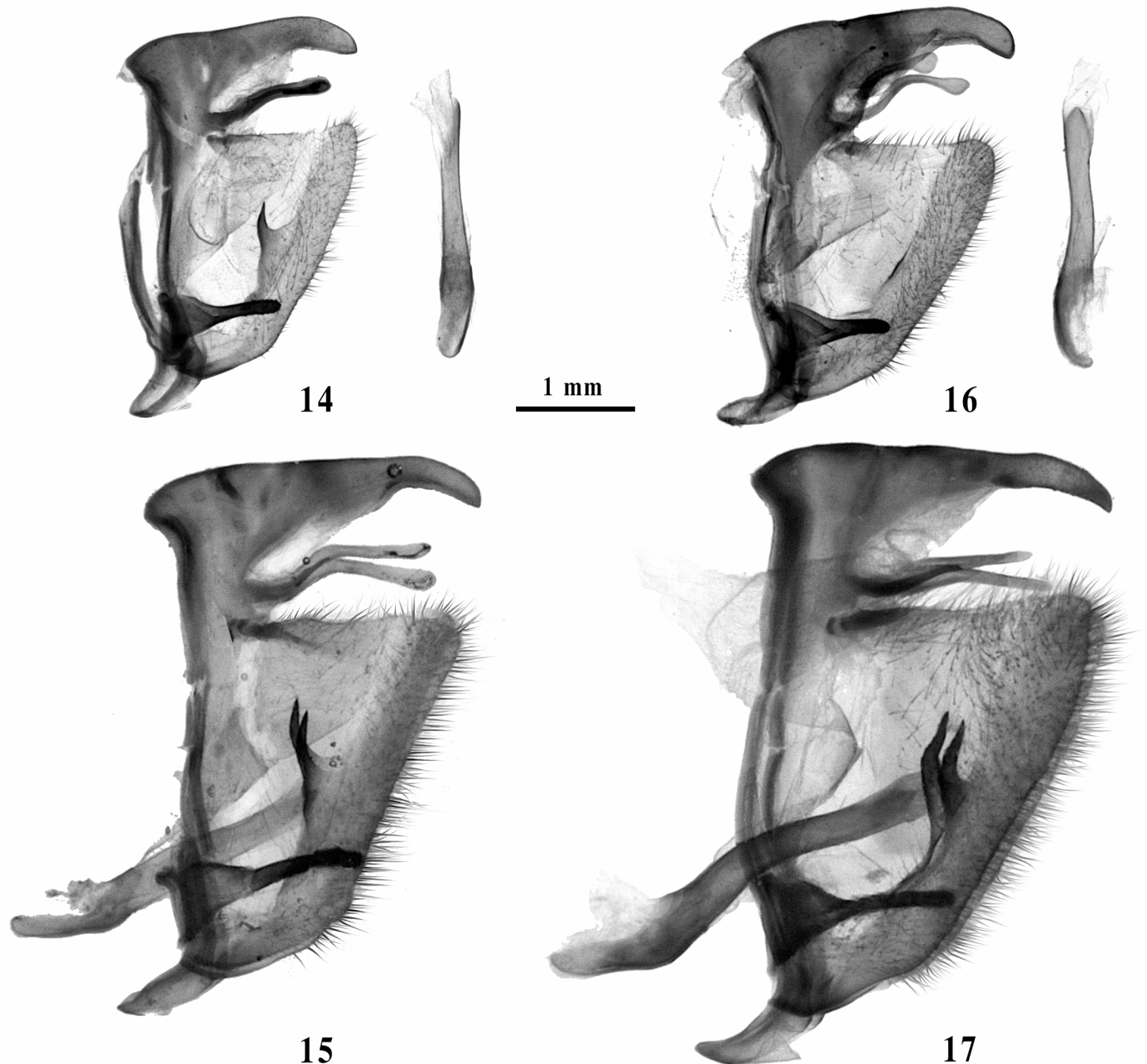


Fig. 14-17. – *Morpho* spp., genitalia ♂. – 14, *M. marcus marcus*, prép. B.L.C. M983, valve droite enlevée. – 15, *M. marcus intermedia*, prép. B.L.C. M999. – 16, *M. eugenia eugenia*, prép. B.L.C. M979, valve droite enlevée. – 17, *M. eugenia uraneis*, prép. B.L.C. M993.

Critères de forme de l'aile. – Les mesures réalisées sur la face dorsale des ailes sont de deux types : distances entre deux points définis par la nervation (mesures 1 à 6, 10 à 15 et 17 à 28) et distances entre le centre de la tache costale blanche et un point de la nervation (mesures 7 à 9). Les mesures sur les 103 femelles sont effectuées sur écran informatique à partir de photographies numériques, les unes obtenues en prise de vue directe, les autres numérisées d'après des tirages argentiques (logiciel NIH image, Mac OS 9.2). Les mesures sont matérialisées sur la photo d'un exemplaire type et identifiées par un numéro (fig. 28). La nervation est rappelée fig. 29.

Critères ornementaux. – Les seuls caractères ornementaux retenus concernent la position des ocelles. Nous avons effectué trois types de mesures : angle formé par la position des trois ocelles du revers des ailes postérieures, distances entre les deux ocelles inférieurs des ailes antérieures (mesure 16) et entre les deux ocelles inférieurs des ailes postérieures (mesure 29). Ces mesures sont décrites en annexe 1.

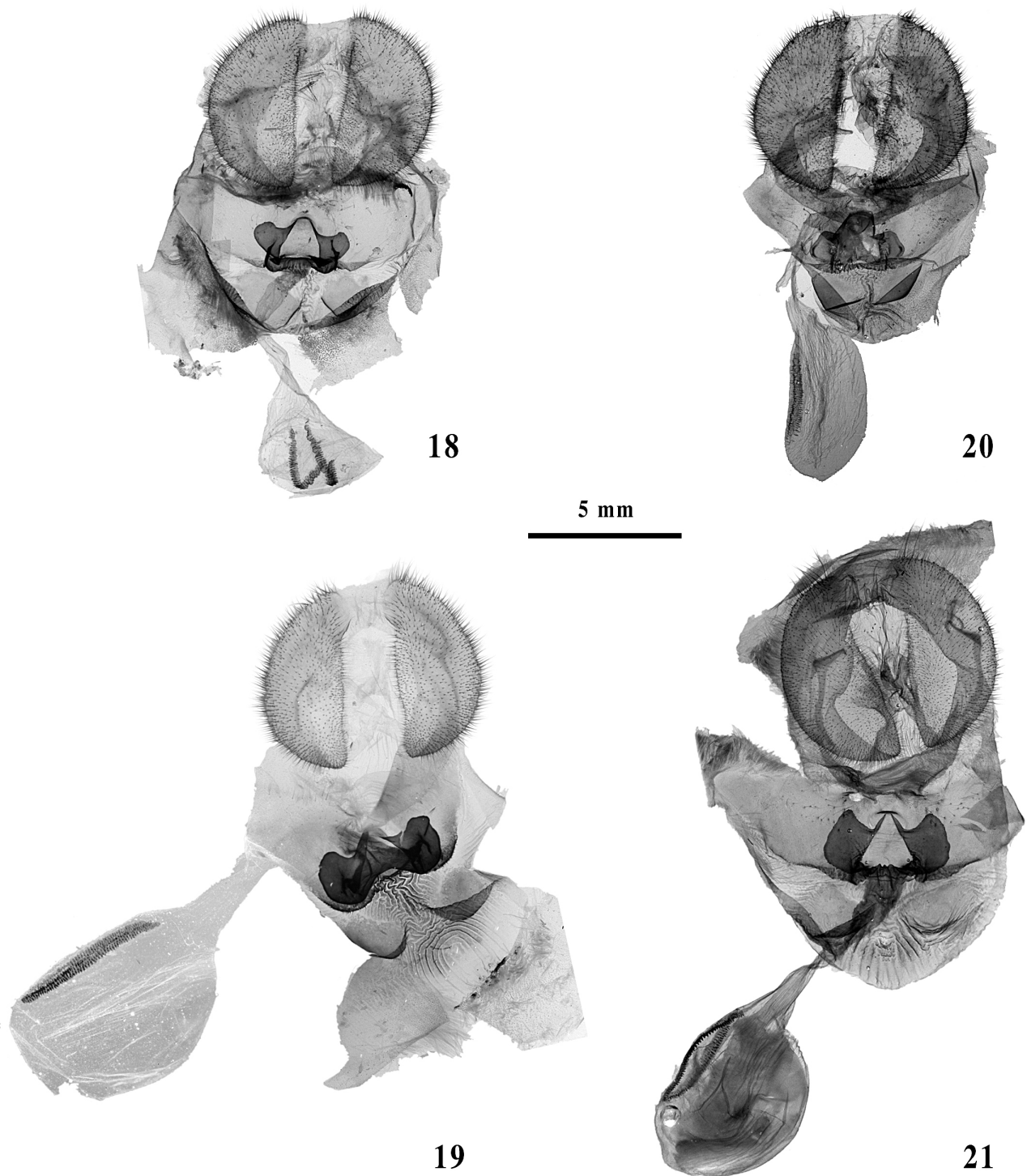


Fig. 18-21. – *Morpho* spp., genitalia ♀. – 18, *M. marcus marcus*, prép. B.L.C. M977. – 19, *M. marcus intermedia*, prép. B.L.C. M963. – 20, *M. eugenia eugenia*, prép. B.L.C. M975. – 21, *M. eugenia uraneis*, prép. B.L.C. M957.

Analyses en composantes principales (ACP) et analyses discriminantes. – Une analyse en composantes principales a tout d’abord été effectuée avec un grand nombre de caractères (72). Nous avons ensuite réduit le nombre des caractères aux 29 les plus discriminants pour une seconde ACP, puis en fonction des résultats nous avons redistribué les individus manifestement mal identifiés dans leur groupe (fig. 30-31). La liste des individus de chaque catégorie est présentée en annexe 2. Afin de conserver les valeurs relatives des rapports entre les mesures nous avons éliminé le facteur taille entre individus en procédant à une transformation logarithmique des variables, suivie d’un double centrage (KAZMIERCZAK, 1985 ; MOSHIMAN, 1970).

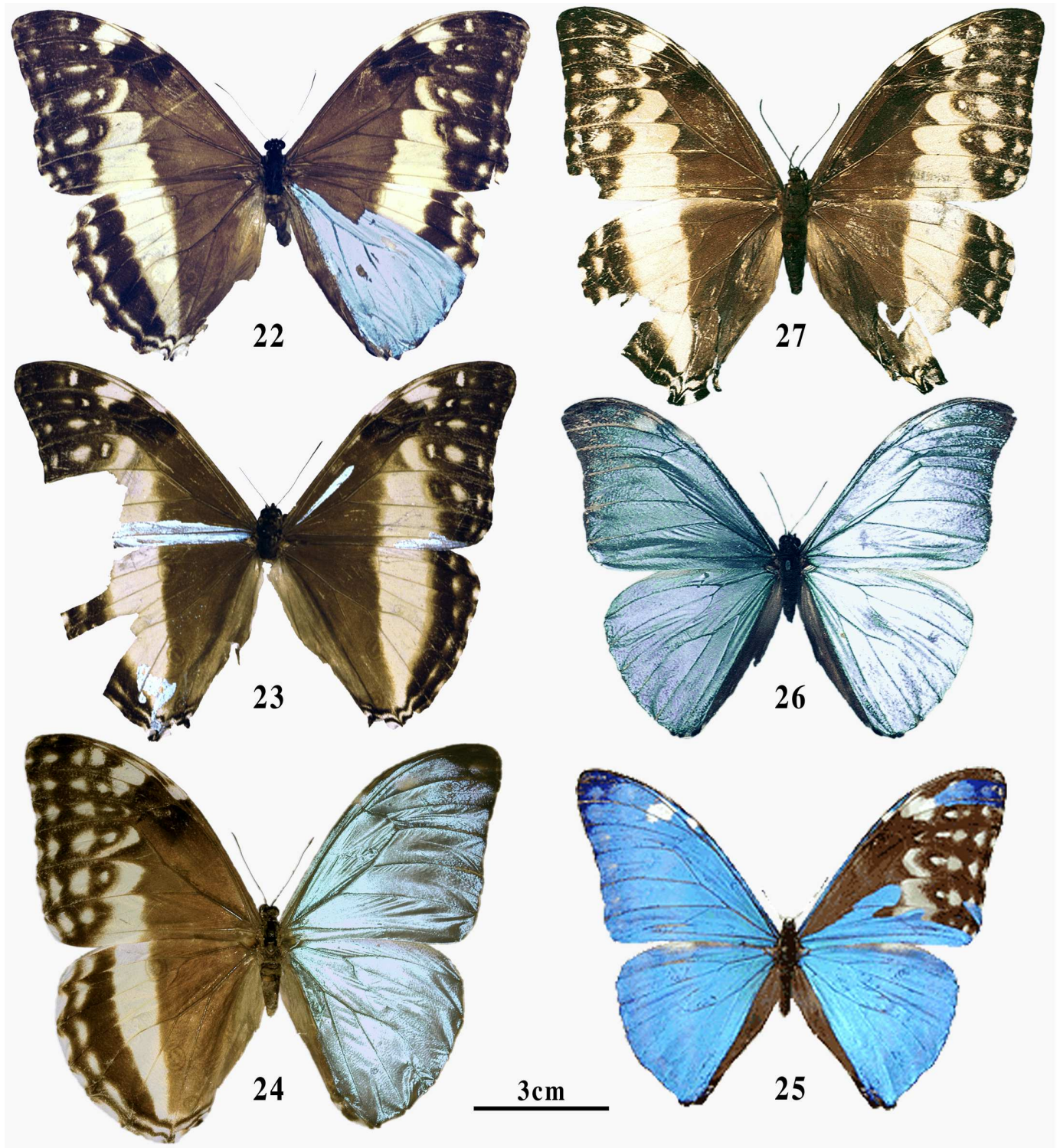


Fig. 22-27. – 22-25, *Morpho* spp., gynandromorphes. – 22, Gynandromorphe mosaïque, *M. eugenia eugenia*, Guyane française. Coll. Fournier, MNHN (Paris) (gyn116). – 23, Gynandromorphe mosaïque, *M. eugenia eugenia*, Guyane française. Coll. Fournier, MNHN (Paris) (gyn 115). – 24, Gynandromorphe bipartite, *M. eugenia uraneis*, Iquitos, Pérou, 1914, BMNH (Londres) (gyn117). – 25, Gynandromorphe mosaïque, *M. marcus intermedia*, Rio Huallaga, Pérou, coll. Pratt, Grande-Bretagne. (L'échelle n'est pas valable pour cet exemplaire). – 26-27, *M. eugenia eugenia*, couple capturé *in copula* (e52).

Une analyse en composantes principales a été réalisée sur la matrice des corrélations suivie d'une analyse discriminante (logiciel ADE, MacIntosh système 10.3). Les mesures de l'angle formé par les trois ocelles de l'aile postérieure ont été effectuées à l'aide du logiciel NIH Image. Le facteur taille est cependant à prendre en compte pour la différenciation des taxons. Pour l'exprimer nous avons choisi la moyenne entre les mesures des côtés d'un triangle inscrit dans l'aile antérieure (mesures 1, 15 et 25).

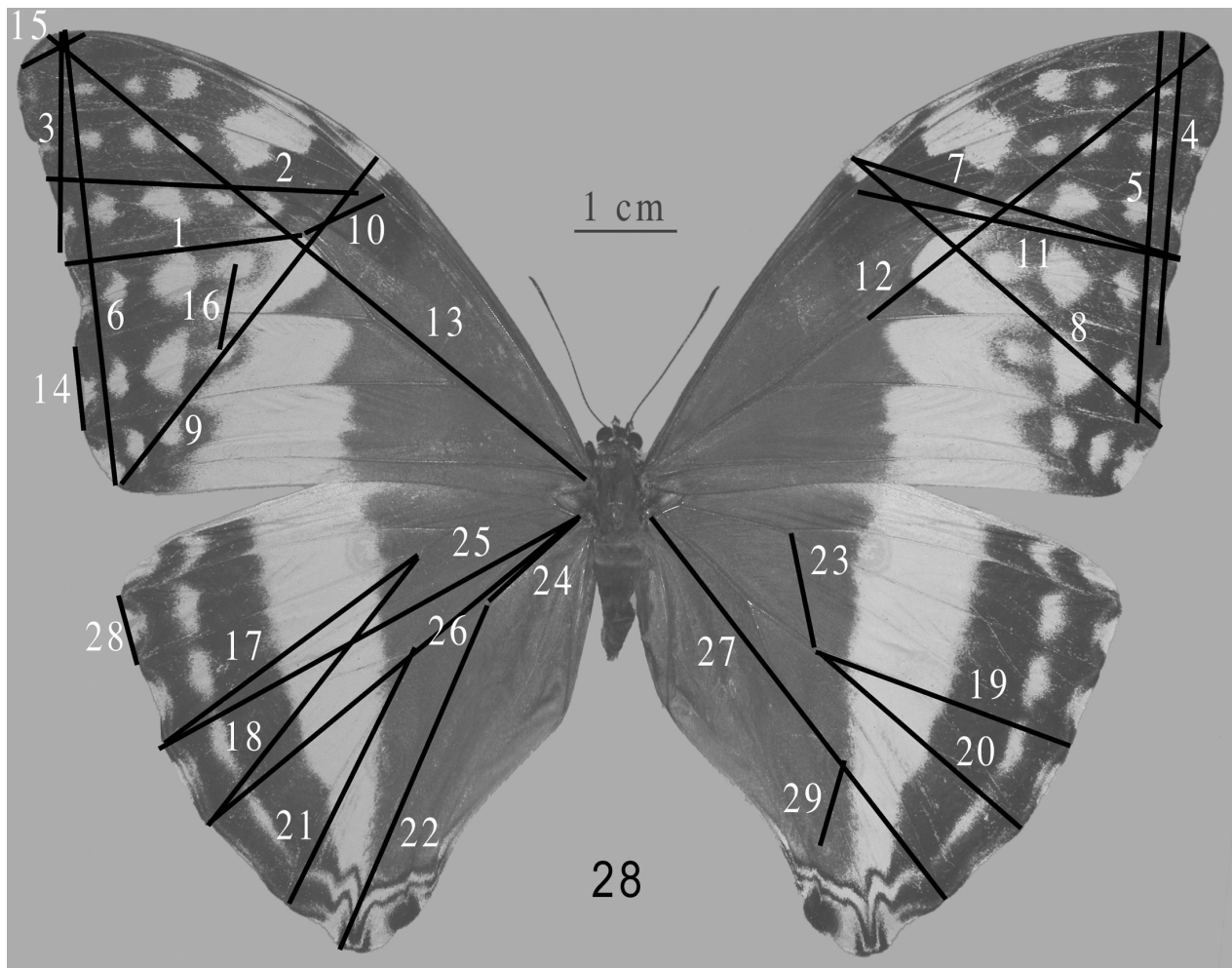


Fig. 28. – Les 29 mesures de l'analyse quantitative.

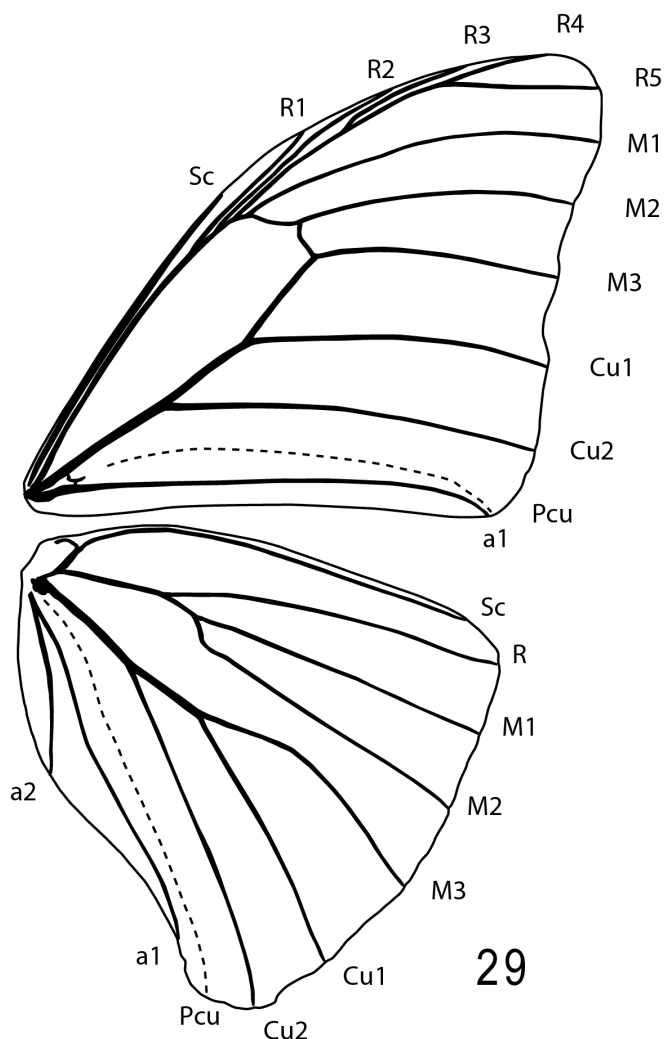
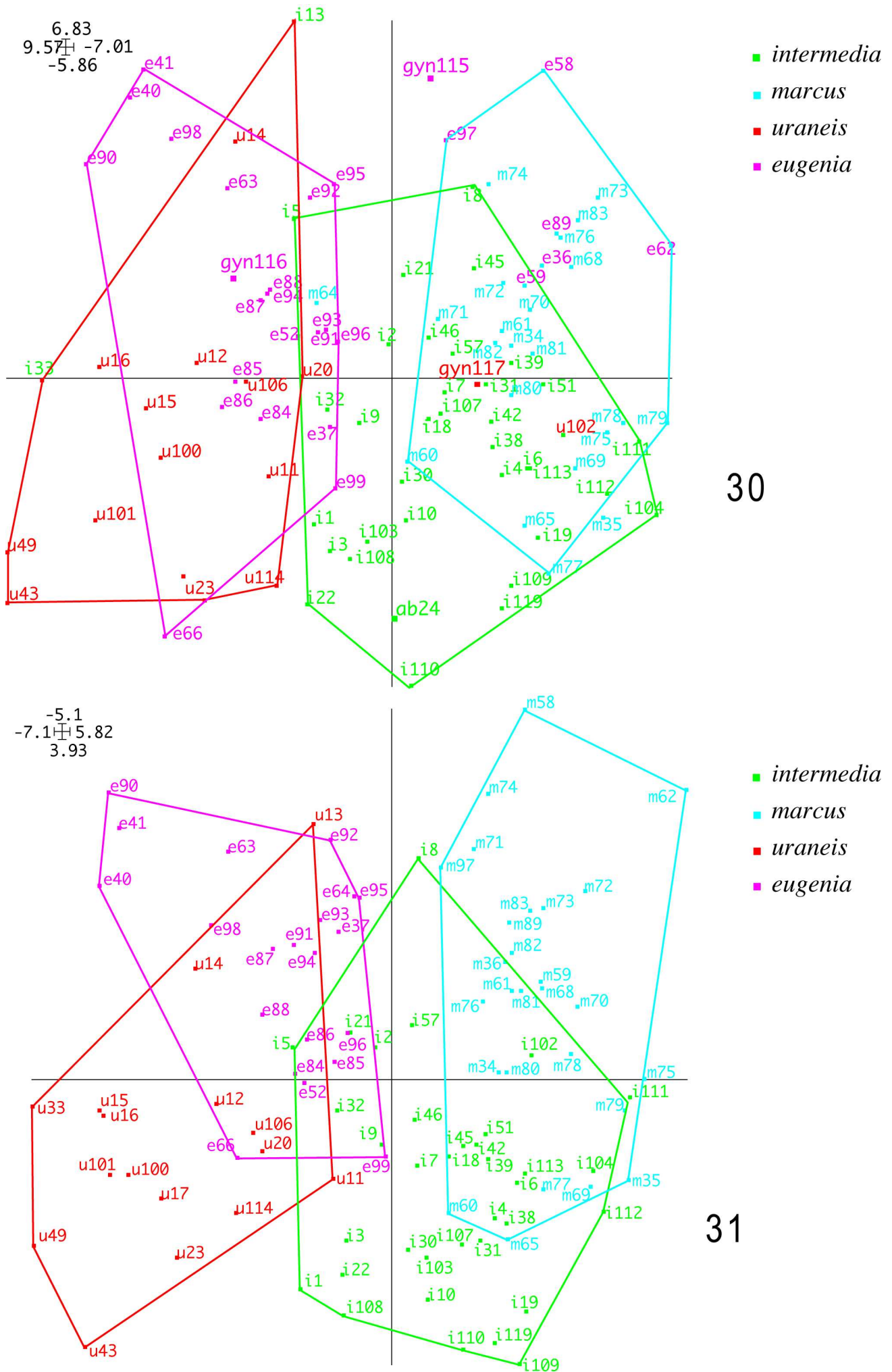


Fig. 29. – Nervation.

Analyse qualitative. – L'analyse des critères qualitatifs a pour but de tester la validité de ces critères. En effet si l'on obtient après analyse un regroupement des individus par sous-espèces ou espèces, les caractères choisis sont donc pertinents dans leur ensemble. On estime ensuite chacun d'eux.

Nous avons fait un choix de caractères qualitatifs d'évaluation visuelle à partir de ceux avancés par les différents auteurs, auxquels nous avons ajouté nos critères personnels. Nous avons ainsi retenu 16 caractères, et pour chacun, deux états (0 et 1). Le tableau des valeurs données selon les critères qualitatifs d'évaluation visuelle est figuré en annexe 3. Nous avons ainsi obtenu une matrice (annexe 4) que nous avons traitée avec le logiciel PAUP pour classer les individus selon leurs affinités et obtenir des regroupements. Afin d'enraciner l'arbre obtenu nous avons intégré à l'analyse deux espèces voisines qui remplissent la fonction de groupe externe : *Morpho aega* (Hübner) et *M. sulkowskyi* Kollar. Pour chaque taxon nous avons calculé la moyenne des scores obtenus par caractère afin d'obtenir une indication du pouvoir séparateur de chaque critère.



RÉSULTATS

L'analyse quantitative est réalisée en deux étapes. La première consiste à définir des groupes à l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP), d'abord sur 72 caractères puis sur les 29 caractères les plus discriminants (fig. 30-32); la seconde à identifier les caractères séparateurs des groupes à l'aide d'analyses discriminantes, d'abord sur 29 caractères puis sur 9 et enfin sur 4 (fig. 33-35).

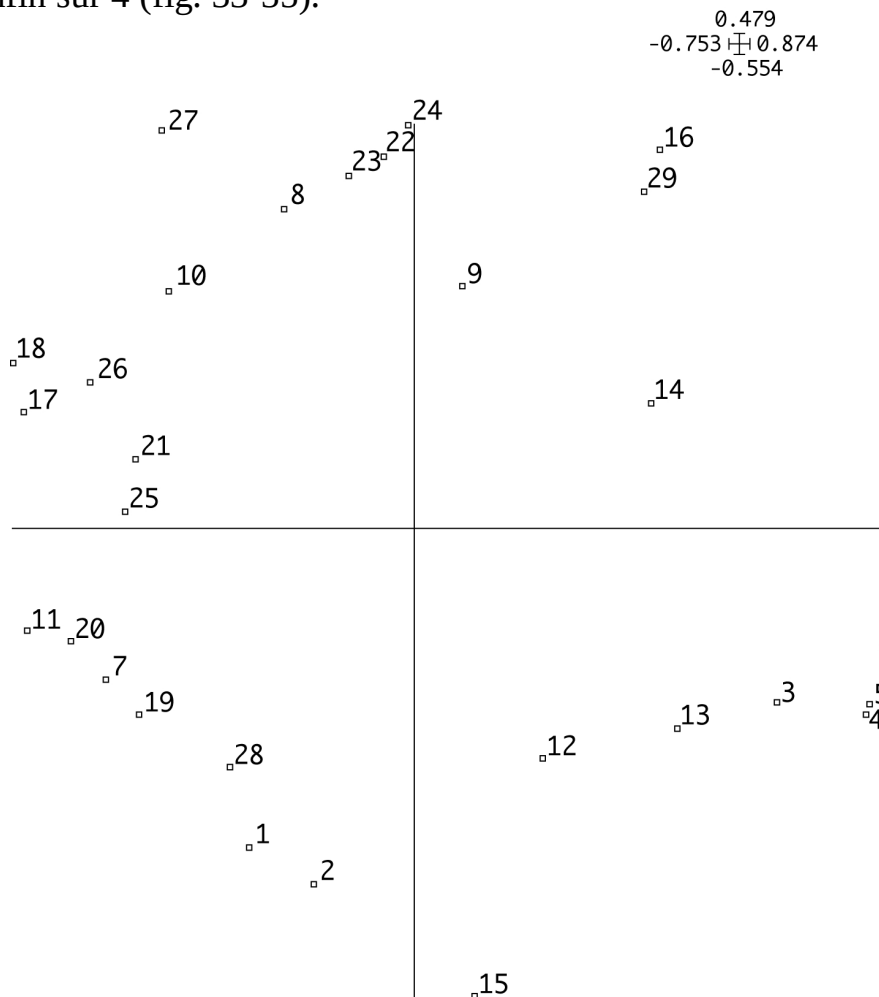


Fig. 32. – Projection des variables sur le plan factoriel F1/F2 de l'ACP avec 29 caractères.

Analyse quantitative ACP. – Dans l'analyse en composantes principales (ACP) utilisant 72 caractères, les trois premiers axes expriment respectivement 22,5%, 10,0% et 9,0% de la variabilité totale. Seul le premier axe discrimine les groupes subsppécifiques prédéfinis (fig. 30). (Pour la clarté des figures, nous attribuons à chaque groupe une couleur et une lettre : bleu cyan et "m" pour *M. marcus marcus*, vert et "i" pour *M. marcus intermedia*, rose magenta et "e" pour *M. eugenia eugenia*, rouge et "u" pour *M. eugenia uraneis*). Chaque spécimen étudié est numéroté (de 1 à 119). Cette numérotation comprend les individus supplémentaires (une aberration et trois gynandromorphes), trois spécimens éliminés au départ en raison d'une mauvaise qualité des documents sources et treize numéros non attribués. Pour matérialiser les regroupements nous avons relié les points extérieurs de chaque groupe dans leur couleur. Afin d'obtenir une meilleure séparation des groupes, les spécimens manifestement mal identifiés au départ ont fait l'objet des changements suivants : le *M. marcus marcus* n°64 devient *M. eugenia eugenia* ; les *M. marcus intermedia* n° 13 et 33 deviennent *M. eugenia uraneis* ; les *M. eugenia eugenia* n° 36, 58, 59, 62, 89 et 97 deviennent *M. marcus marcus* ; enfin le *M. eugenia uraneis* n° 102 devient *M. marcus intermedia*. Dans ces conditions on constate que le facteur 1 sépare bien les espèces mais très partiellement les sous-espèces.

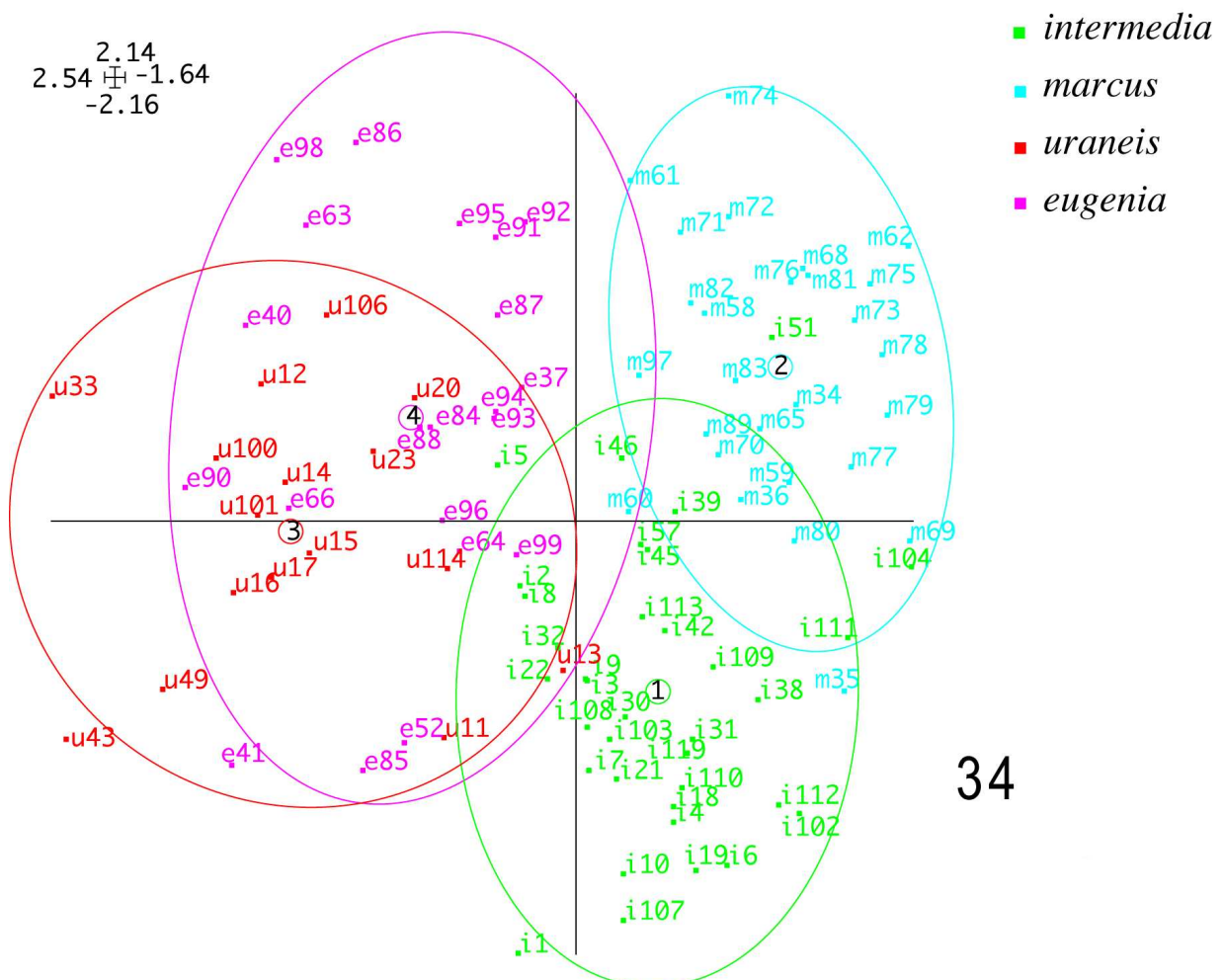
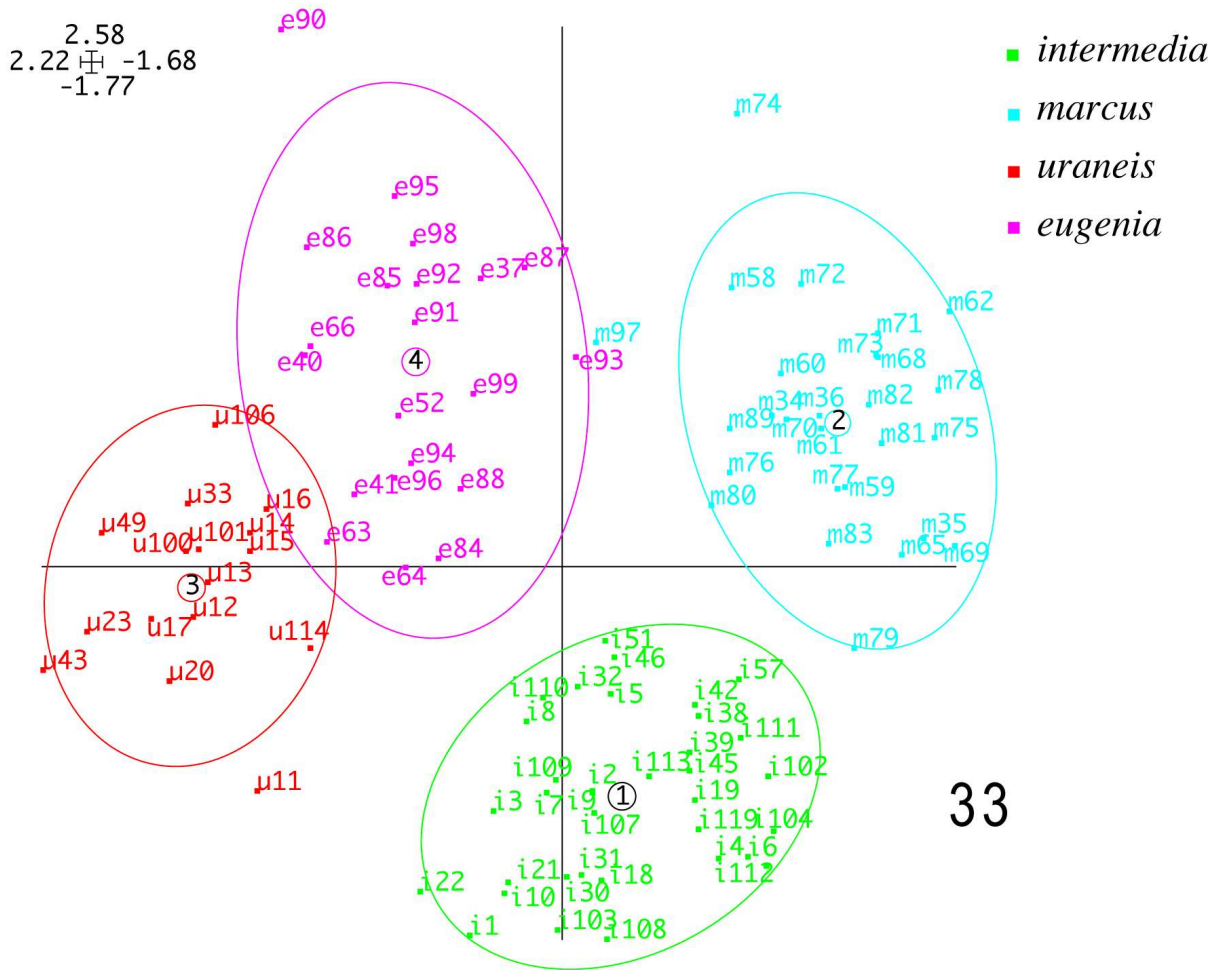


Fig. 33-35. – Projection des individus sur le plan factoriel F1/F2 de l'analyse discriminante. – 33, Avec 29 caractères. – 34, Avec 9 caractères. – 35, Avec 4 caractères.

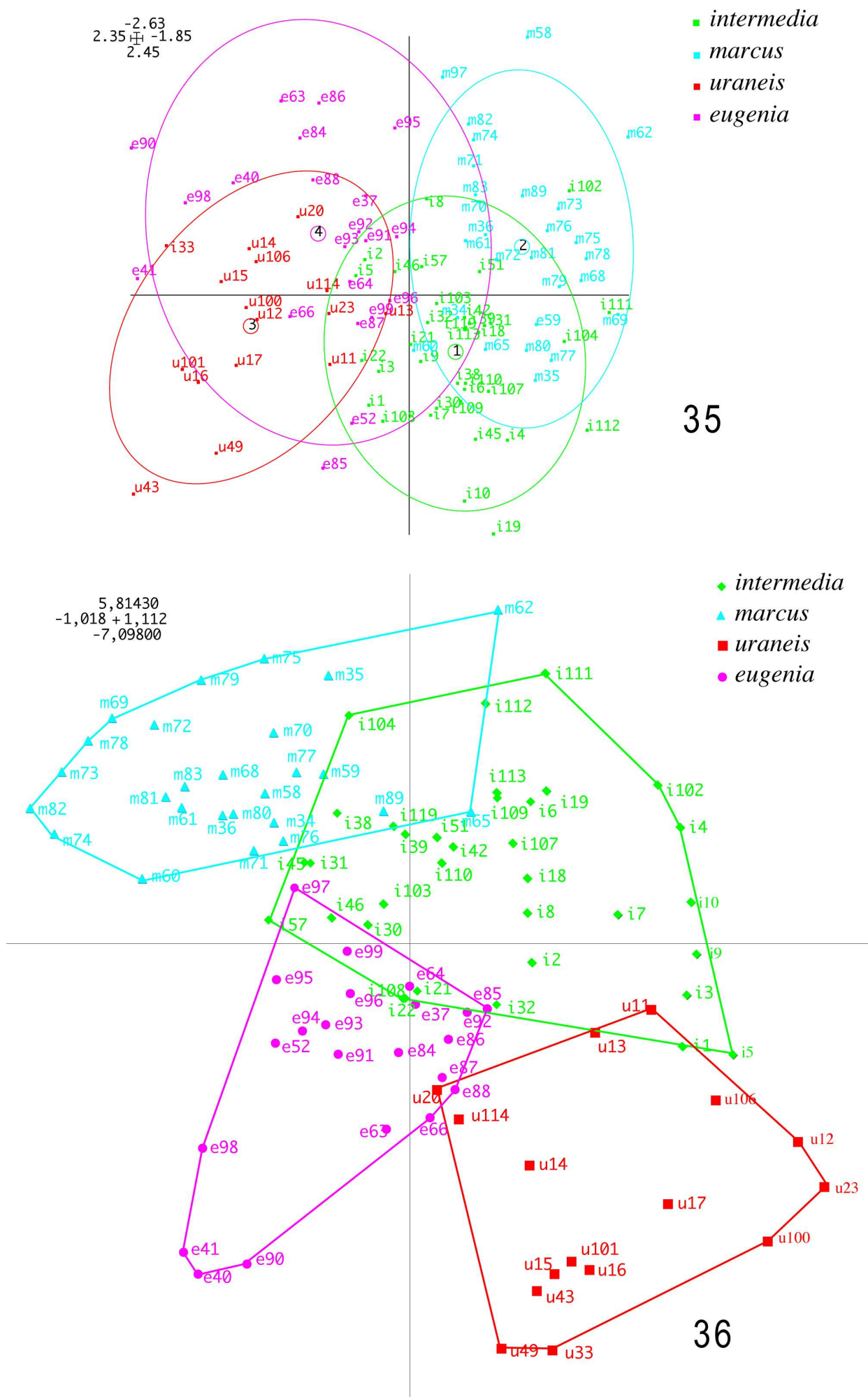


Fig. 36. – Répartition des individus en fonction de leur taille et de leur position sur l'axe F1 de l'ACP avec 29 caractères.

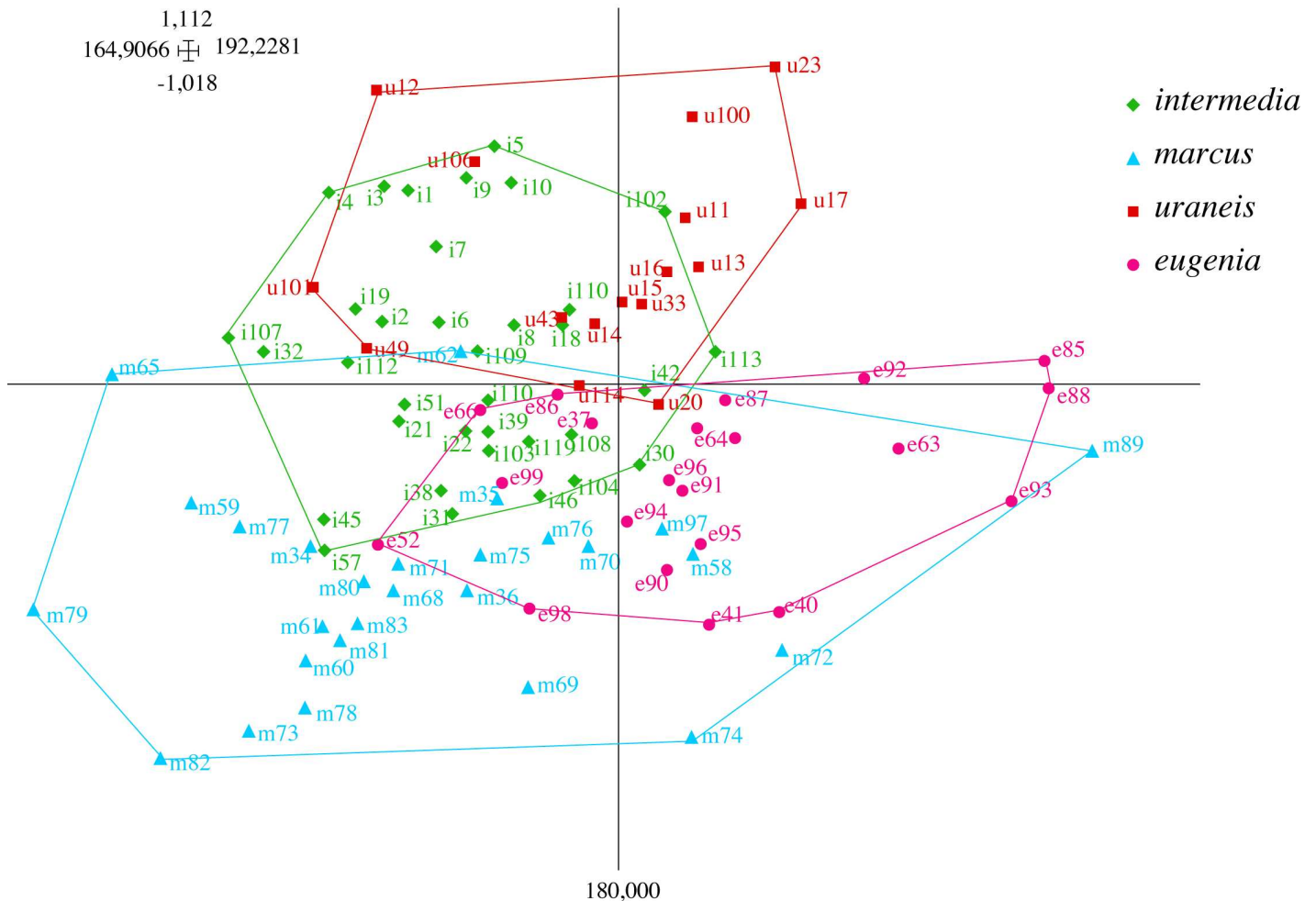


Fig. 37. – Répartition des individus en fonction de leur taille et de la valeur de l'angle formé par les ocelles du revers de l'aile postérieure.

Le facteur 2 sépare très partiellement les sous-espèces andines (*M. marcus intermedia* et *M. eugenia uraneis*) des sous-espèces guyanaises (*M. marcus marcus* et *M. eugenia eugenia*).

Le nombre de 72 caractères étant trop élevé relativement au nombre d'individus étudiés (103), une nouvelle ACP a été effectuée avec les 29 caractères les plus discriminants (fig. 32) soit environ 1/3 du nombre des individus de l'étude. Dans cette analyse, les trois premiers axes expriment respectivement : 31,8%, 14,8% et 9,7% de la variabilité totale. Les deux premiers axes séparent les groupes définis (espèces ou sous-espèces), les suivants n'expriment qu'une variabilité infragroupe. La projection des individus sur le plan factoriel 1/2 (fig. 31) montre un résultat analogue mais avec une meilleure séparation selon l'axe 2 que celui obtenu avec 72 caractères.

Les gynandromorphes sont ajoutés en rangs supplémentaires de façon à ce qu'ils ne participent pas aux calculs. On constate que l'aberration ab-v24 et le gynandromorphe gyn-e116 sont bien placés par rapport à leurs catégories respectives ce qui n'est pas le cas pour les gynandromorphes gyn-u117 et gyn-e115. Deux explications peuvent être avancées : soit la distribution des sous-espèces est plus large que celle qui apparaît dans la figure 32, soit le dimorphisme sexuel provoque une déformation suffisante pour que les mesures s'en trouvent faussées.

Le *M. eugenia eugenia* e52 qui a été capturé *in copula*, se situe bien dans l'analyse parmi les autres spécimens de son groupe.

Analyses discriminantes. – L'analyse discriminante sur les 29 caractères est significative à $P < 0,0001$ (fig. 33). Cette analyse discriminante sur 29 caractères montre que le plan vectoriel 1/2 oppose *M. e. uraneis* et *M. e. eugenia* à *M. m. marcus* et *M. m. intermedia* pour l'axe 1. Il oppose *M. e. eugenia* et *M. m. marcus* à *M. e. uraneis* et *M. m. intermedia* pour l'axe 2.

La contribution des variables à l'axe 1 (tableau I) permet d'opposer les mesures 6, 5 et 4 à 18, 17 et 11. Cet axe sépare bien les espèces entre elles. Les trois premières mesures expriment la hauteur relative de l'aile, laquelle est plus importante chez *M. marcus* que chez *M. eugenia* (aile élancée) : elles s'opposent aux mesures qui expriment la largeur de l'aile postérieure, plus importante chez *M. eugenia* (épatement de l'aile postérieure) ainsi que celle qui exprime la largeur de l'aile antérieure au niveau de la cellule, plus grande chez *M. eugenia*.

Tableau I. – Contribution des variables sur les axes 1 et 2 de l'analyse discriminante à 29 variables.

N° des mesures	Contribution F1	N° des mesures	Contribution F2
6	0,8738	24	0,47874
5	0,84479	27	0,47275
4	0,84081	16	0,44908
3	0,67488	22	0,44103
13	0,48784	23	0,4182
26	-0,6064	12	-0,27141
20	-0,64327	28	-0,28182
11	-0,72536	1	-0,37716
17	-0,73173	2	-0,42051
18	-0,75204	15	-0,55358

La contribution des variables à l'axe 2 (tabl. I) permet d'opposer les mesures 24, 27 et 16 à 15, 2 et 1. Cet axe oppose *M. eugenia eugenia* à *M. marcus intermedia* et, pour chaque espèce, sépare les sous-espèces guyanaises des sous-espèces andines ; 24 et 27 expriment la longueur de l'aile postérieure plus grande chez les sous-espèces andines ; 16 exprime la distance entre les deux ocelles inférieurs de l'aile antérieure plus longue chez les sous-espèces andines. La ligne 15 (arrivée des branches radiales R4-R5) mesure le caractère pointu ou arrondi de l'apex, plus pointu chez les sous-espèces guyanaises. Les lignes 2 et 1 vont de la cellule à l'arrivée des nervures M2 et M3, plus courtes chez les sous-espèces guyanaises. Elles expriment ce que l'on a appelé "creux distal" dans l'analyse des critères visuels. *M. eugenia eugenia* et *marcus marcus* ont donc les ailes plus falquées et pointues que respectivement *M. eugenia uraneis* et *marcus intermedia*.

Tableau II. – Contribution des variables sur les axes 1 et 2 de l'analyse discriminante à 9 variables.

N° des mesures	Contribution F1	N° des mesures	Contribution F2
6	-0,96235	1	-0,5671
4	-0,93895	11	-0,36304
16	-0,44894	4	-0,14618
1	0,2451	17	-0,057955
27	0,58065	26	-0,048509
26	0,69351	6	-0,040874
11	0,71336	18	0,0059911
17	0,81812	27	0,42215
18	0,87028	16	0,64103

Si l'on réduit le nombre de mesures à 9 (tableau II), on conserve les mêmes résultats qu'avec 29 mesures mais avec une plus grande dispersion des individus (fig. 34). Enfin si l'on réduit aux quatre mesures les plus discriminantes pour l'axe 1 et 2 de l'analyse à 9 mesures (6, 18, 1 et 16) on observe des résultats très comparables à ceux de l'analyse précédente (fig. 35). Les espèces restent bien séparées même s'il existe un recouvrement important chez les sous-espèces.

Le facteur taille. – D’une façon générale la taille est plus importante chez *M. eugenia* que chez *marcus* ; elle est aussi plus grande chez les sous-espèces andines. On a donc dans notre matériel, par ordre croissant de taille : *M. m. marcus*, *M. e. eugenia*, *M. m. intermedia* et *M. e. uraneis*.

Taille/F1. – Nous avons représenté fig. 36 la valeur du facteur F1 dans l’ACP avec 29 caractères en fonction de la taille (somme des trois lignes inscrites dans l’aile antérieure). Les résultats obtenus sont une complète séparation des espèces en Guyane et quasi complète dans les Andes. En outre la figure exprime bien la séparation géographique des sous-espèces.

Taille/Angle. – Les trois ocelles de l’aile postérieure sont plus ou moins alignés chez les deux espèces. Chez la majorité des exemplaires de *M. marcus* le 3^e ocelle est extérieur à l’alignement des deux autres par rapport au bord anal, alors que chez la majorité des *M. eugenia* il est intérieur ou dans l’alignement. Quatre des cinq spécimens dont l’ocelle inférieur est manquant sont des *M. eugenia*.

Nous avons représenté fig. 37 la valeur de l’angle formé par les trois ocelles en fonction de la taille. On observe une assez bonne séparation des espèces et sous-espèces avec ces deux critères. La séparation entre les deux espèces se fait selon une diagonale, ce qui indique une légère corrélation entre les critères angle et taille. La valeur de l’angle est surtout discriminante pour *M. e. eugenia* par rapport à *M. m. marcus*. On constate que parmi les exemplaires de *M. m. marcus* ayant des valeurs supérieures à 180°, trois sont des individus ayant fait l’objet de changement initial de détermination.

Analyse cladistique. – L’analyse de la matrice avec le logiciel PAUP fournit les 26 arbres les plus parcimonieux. Ces arbres sont très similaires. Les différences entre chacun n’affectent pas le regroupement général. L’arbre figuré (fig. 38) est le premier obtenu par l’analyse. On constate que le regroupement se fait pour la grande majorité des individus conformément à l’unité des deux espèces et, d’une façon moins homogène, à celle des deux sous-espèces. Ce résultat montre donc que globalement, les critères qualitatifs sont pertinents. Toutefois quelques *M. eugenia* se trouvent placés parmi les *M. marcus*. Ce sont pour *M. eugenia* : les n°e89, e62 et e36 ; pour les *M. marcus intermedia* les i103, i107, i8, i5, i111, i102 et i38. On constate qu’aucun individu de l’autre espèce (*M. eugenia*) n’apparaît mal placé. Nous pouvons conclure à une plus grande variabilité de *M. marcus*, et notamment de sa sous-espèce *intermedia*, par rapport à *M. eugenia*.

Si l’on effectue pour chaque groupe la moyenne des notes obtenues critère par critère on obtient une indication du pouvoir séparateur de chaque critère (fig. 39). Les critères B (limite plus ou moins nette de la tache sombre dans la cellule des antérieures), F (anneau autour de l’ocelle supérieur à la face ventrale de l’aile postérieure) et M (couleur plus ou moins sombre sous la tache discocellulaire) sont les moins performants. Les critères A (coloration générale plus ou moins claire), C (développement des dessins blancs), I (creux distal à l’aile antérieure plus ou moins important), J (espacement entre les départs des nervures de la cellule à l’aile antérieure) et N (épatement de la base de l’aile antérieure) ne permettent qu’une séparation relative des groupes. Les meilleures performances sont obtenues par les critères suivants :

– les critères D (saillie caudale) et K (taille) opposent les sous-espèces *m. marcus* à *e. uraneis* ;

– les critères E (alignement des ocelles), G (aile antérieure plus ou moins élancée), H (saillie costale), L (épatement de l’aile postérieure), O (bord costal plus ou moins tendu) et P (apex pointu) séparent bien les espèces mais assez peu les sous-espèces.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les analyses effectuées d'après les mesures comme d'après les critères visuels permettent une très bonne séparation des quatre sous-espèces étudiées. L'examen des genitalia, au-delà de

la confirmation de l'identité des taxons, apporte de nouveaux critères de différenciation. Pour les analyses, nous avons tout d'abord pris en compte un maximum de mesures, espérant trouver un grand nombre de variations relatives discriminantes. Il s'avère qu'il y en a peu et que seuls deux axes sont corrélés avec les groupes prédéfinis. Par contre on constate qu'un grand nombre de mesures expriment les mêmes caractéristiques de forme.

Dans l'analyse discriminante lors des passages de 29 à 9 puis à 4 mesures les centres des groupes bougent peu même si la dispersion s'accroît. Parmi les critères proposés dans la littérature, ceux qui sont liés à l'ornementation ne nous ont pas paru justifiés. Ce sont ceux qui dans l'analyse qualitative sont les moins performants (développement et distribution des dessins sombres sur fond plus ou moins clair). Seuls les critères de forme des ailes et de position des ocelles s'avèrent pertinents. Quelques spécimens restent impossibles à différencier avec certitude. Ils apparaissent selon les analyses dans des catégories différentes. C'est le cas notamment des exemplaires e62, e36, e89, i5, i8 et i103. Il s'avère que *M. m. intermedia* est la sous-espèce la plus variable.

Dans le matériel, le couple de *M. e. eugenia*, capturés *in copula* (fig. 26 et 27), a été utilisé comme témoin de l'espèce. La femelle (e52) est bien positionnée dans sa catégorie dans les analyses. Ce couple représente, selon les critères appliqués ci-dessus, une confirmation de la validité de ces critères. Pour identifier un exemplaire isolé il faut prendre en considération quelques critères simples issus des

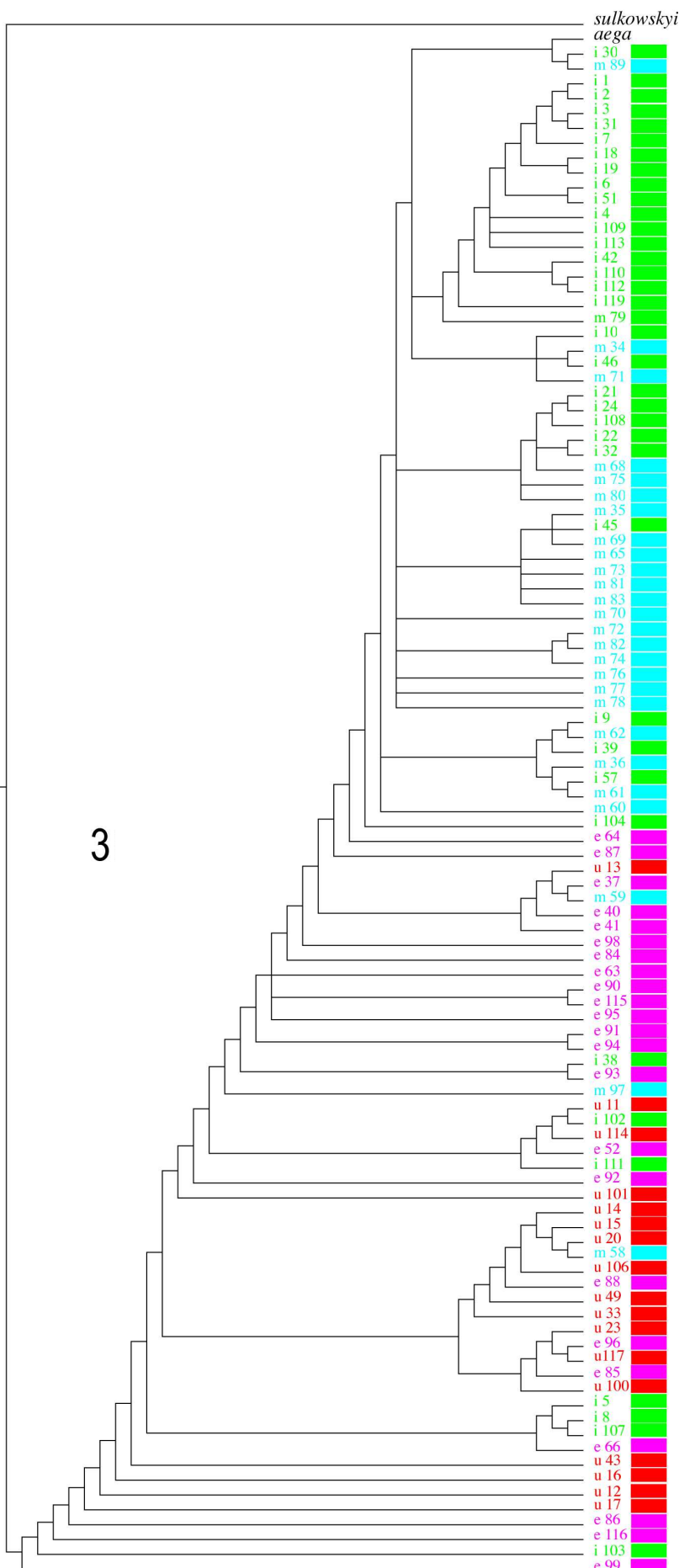


Fig. 38. – Classement des individus obtenu avec l'analyse en parcimonie des critères visuels.

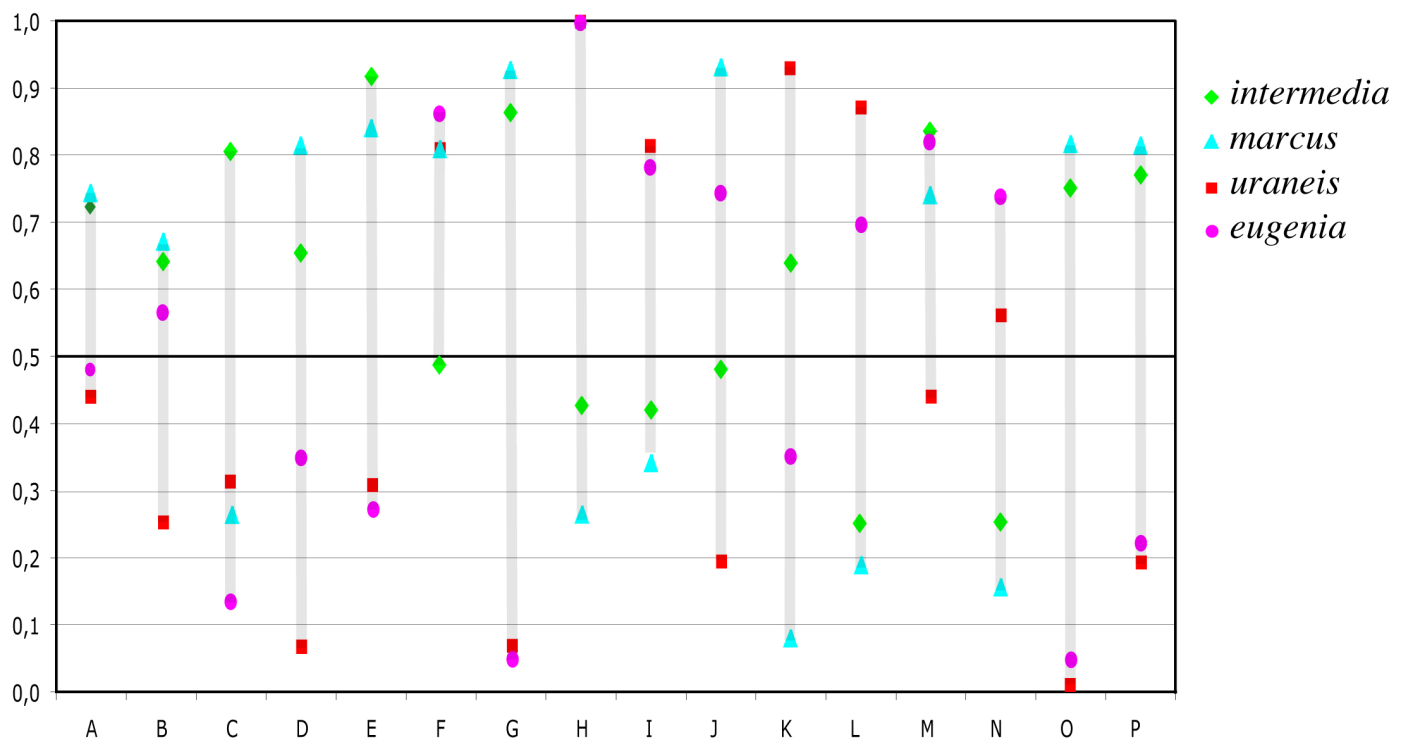


Fig. 39. – Histogramme des scores obtenus par critère pour chaque taxon dans l'analyse des critères visuels.

analyses précédentes ; à savoir : la taille générale, l'aplatissement de l'aile antérieure, l'arrondi de l'apex, l'épatement de l'aile postérieure et, sur la face ventrale de l'aile postérieure, l'alignement des ocelles. Les figures 6 à 13 représentent quatre spécimens choisis parmi les plus typiques des quatre sous-espèces. Ainsi les femelles de *M. eugenia* ont les ailes plus larges que celles de *M. marcus* ; en conséquence, leur hauteur n'étant pas significativement supérieure, l'aile antérieure s'arrondit plus vite au niveau du bord costal des ailes supérieures, produisant une sorte de saillie à hauteur de la tache marginale précellulaire et on observe un épatement au niveau du tornus. De la même manière, l'aile postérieure présente un épatement distal chez *M. eugenia* et un bord plus rectiligne chez *M. marcus*. Cette différence de profil a pour conséquence une saillie caudale plus accentuée chez *M. marcus* que chez *M. eugenia*. Dans la grande majorité des cas l'alignement des ocelles ou bien une position interne de l'ocelle anal par rapport à l'alignement sont caractéristiques de *M. eugenia*.

En conséquence de ces différentes analyses, quelques rectifications s'imposent dans les ouvrages consultés. Le spécimen désigné par LE MOULT & RÉAL comme plésioallotype de *M. eugenia* (coll. Schwartz, MNHN) et figuré par BLANDIN (1993) pl. 28 n°5 et 10 s'avère être un *M. m. marcus* (m36 dans la présente étude). C'est aussi le cas de l'exemplaire m34 de notre étude (coll. Schwartz) figuré sous les n°8 et 13 dans la même planche du même auteur. Dans l'ouvrage de D'ABRERA (1984), l'exemplaire attribué à "*adonis*" figuré page 343 est un *M. e. eugenia* (n°e64 dans la présente étude). Compte tenu de la rareté des femelles de ces deux espèces sur le terrain comme dans les collections, la quantité d'exemplaires mis en présence dans les études antérieures avait toujours été insuffisante pour éprouver la validité des critères observés. L'accès à de nombreux spécimens ainsi que le traitement statistique des données ont permis la validation ou l'invalidation des critères déjà constatés visuellement.

REMERCIEMENTS. – Notre étude n'aurait pas été possible sans l'accès à de nombreux spécimens de collections privées ou publiques. Ainsi nous exprimons notre gratitude à Patrick Blandin, Colette Chazal, Bernard Courtin, Michel Garnier, Bernard Hermier, Shin-Ichi Ohshima, Jacques Pierre, Clive Pratt Hervé Simoëns et Philip James de Vries. Nous remercions tout particulièrement Patrick Blandin pour son aide avisée ainsi que Alain Bellido, Gerardo Lamas, Jeanne Le Duchat d'Aubigny, Andrew Neild et Bruce Purser.

AUTEURS CITÉS

- BLANDIN P., 1993. – *The Genus Morpho*. Sciences Nat. Compiègne. Part 2.
- 2007. – *The Systematic of the Genus Morpho (Fabricius, 1807)*. Lepidoptera, Nymphalidae, Morphinae. Hillside Books, Kanterbury, UK.
- BRÉVIGNON C. & L., 1995. – Papillons diurnes de Guyane française. Morphinae. Affiche, DIREN et SEPANGUY, Cayenne.
- D'ABRERA B., 1984. – *The Neotropical Region, Part II, Danaidae, Ithomiidae, Heliconidae & Morphidae*. Hill House, Victoria, Australia.
- DENIS J. N. C. M. & SCHIFFERMÜLLER I., 1775. – *Systematisches Verzeichnis der Schmetterlinge der Wienergegend*. Bernardt, Wien, 184 p.
- FRUHSTORFER H., 1912-1913. – In SEITZ A., 1907-1924, *The Macrolepidoptera of the World : American Rhopalocera*, vol. V, Alfred Kernen, Stuttgart.
- KAYE W. J., 1917. – *Transactions of the Entomological Society of London*. London, Proceedings: xxv-xxix.
- KAZMIERCZAK J. B., 1985. – Analyse logarithmique : deux exemples d'application. *Revue de Statistique Appliquée*, 33 : 13-24.
- LAMAS G., 2004. – Nymphalidae. Morphinae. Tribe Morphini, pp 192-201. In Lamas, G. (Ed), Checklist: Part 4A. Hesperoidea Papilionoidea. In HEPPNER, J.B. (d), Atlas of the Neotropical Lepidoptera. Volume 5A. Association for Tropical Lepidoptera/Scientific Publishers, Gainesville.
- LE MOULT E. & RÉAL P. 1962. – Les Morpho d'Amérique du sud et centrale. *Novitates Entomologicae*, Paris.
- MOSHIMAN J. E., 1970. – Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distribution. *Journal of the American Statistical Association*, 65 : 930-945.
- PENZ C. M. & DE VRIES P. J., 2002 – Phylogenetic Analysis of Morpho Butterflies (Nymphalidae, Morphinae): Implications for classification and natural history. *American Museum Novitates*. American Museum of Natural History, New York. 3374, 33 p.
- ROTHSCHILD W., 1916. – *Novitates Zoologicae*, 23 (3): 317.
- SCHALLER J. G., 1785. – Beiträge zur Geschichte exotischer Papilionen Naturforzcher, *Der Naturforzcher*, Halle. 21, 175-179.
- SMART P., 1981. – *Encyclopédie des Papillons du monde entier*. Paris, Bordas, 274 p.
- TOULGOËT H. DE, 1988. – Que deviennent les *Morpho eugenia*? *Bulletin de la Société Sciences Nat*, 58 : 22-23.
- 1990. – Octobre 1987 en Guyane française. *Bulletin de la Société Sciences Nat*, 60 : 19-21.

ANNEXE 1

Mesures effectuées pour l'analyse quantitative

Aile antérieure.

- Distances entre les points d'attaches des nervures sur la cellule et les points d'arrivée sur le bord externe de l'aile (mesures 1 et 2).
 - 1 : de la base de M3 sur la cellule à son arrivée sur le bord externe de l'aile.
 - 2 : de la base de M2 sur la cellule à son arrivée sur le bord externe de l'aile.
- Fragments de la ligne entre l'apex (arrivée de R4 sur le bord externe de l'aile) et le tornus (arrivée de a1 sur le bord externe de l'aile) (mesures 3 à 6).
 - 3 : de l'arrivée de R4 (apex) à l'intersection avec la nervure M3.
 - 4 : de l'arrivée de R4 (apex) à l'intersection avec la nervure Cu1.
 - 5 : de l'arrivée de R4 (apex) à l'intersection avec la nervure Cu2.
 - 6 : de l'arrivée de la nervure R4 (apex) à l'arrivée de a1 (tornus).
- Distances mesurées à partir du milieu de la tache costale blanche située entre l'arrivée de R1 et l'arrivée de Sc (mesures 7 à 9).
 - 7 : de la tache costale à la base de M3 au niveau de la cellule.
 - 8 : de la tache costale à l'arrivée de Cu2 sur le bord externe de l'aile.
 - 9 : de la tache costale à l'arrivée de a1 sur le bord externe de l'aile (tornus).

- Distances mesurées à partir de la base de la branche radiale (R4+R5) (mesures 10 et 11).
 - 10 : de la base de la branche radiale (R4+R5) au niveau de la cellule à la base de M3 au niveau de la cellule.
 - 11 : de la base de la branche radiale (R4+R5) au niveau de la cellule à l'arrivée de M3 sur le bord externe de l'aile.
- Distance mesurée à partir de la branche cubito-médiane de la cellule (mesure 12).
 - 12 : de la base de Cu1 au niveau de la cellule à l'apex (arrivée de R4 sur le bord externe de l'aile).
- Distance mesurée de la base des branches cubitale et radiale (près du thorax) (mesure 13).
 - 13 : de la base des branches cubitale et radiale (près du thorax) à l'apex (arrivée de R4 sur le bord externe de l'aile).
- Distances entre les points d'arrivée de nervures sur le bord externe de l'aile (mesures 14 et 15).
 - 14 : entre Cu1 et Cu2.
 - 15 : entre R4 et R5.
- Distance entre des repères établis d'après l'ornementation (mesure 16).
 - 16 : distance entre le centre de la tache claire correspondant aux ocelles des espaces M3/Cu1 et Cu1/Cu2.

Aile postérieure.

- Distances mesurées à partir de la cellule (mesures 17 à 22).
 - 17 : de la bifurcation M1-M2 au niveau de la cellule à l'arrivée de M2 sur le bord externe de l'aile.
 - 18 : de la bifurcation M1-M2 au niveau de la cellule à l'arrivée de M3 sur le bord externe de l'aile.
 - 19 : de la bifurcation M3-Cul au niveau de la cellule à l'arrivée de M2 sur le bord externe de l'aile.
 - 20 : de la bifurcation M3-Cul au niveau de la cellule à l'arrivée de M3 sur le bord externe de l'aile.
 - 21 : de la bifurcation M3-Cul au niveau de la cellule à l'arrivée de Cul sur le bord externe de l'aile.
 - 22 : de la bifurcation (M3-Cul,=la branche cubito-médiane)-Cu2 au niveau de la cellule à l'arrivée de Cu2 sur le bord externe de l'aile (saillie caudale).
- Distance entre deux points de la cellule (mesure 23).
 - 23 : de la bifurcation R-(M1-M2) à la bifurcation M3-Cu1.
- Distances mesurées à partir de la base de l'aile (près du thorax) (mesures 24 à 27).
 - 24 : de la base de la branche cubito-médiane (près du thorax) à la bifurcation (M3-Cul,=la branche cubito-médiane)-Cu2.
 - 25 : de la base de la branche cubito-médiane (près du thorax) à l'arrivée de M2.
 - 26 : de la base de la branche cubito-médiane (près du thorax) à l'arrivée de M3 sur le bord externe de l'aile.
 - 27 : de la base de la branche cubito-médiane (près du thorax) à l'arrivée de Cu1 sur le bord externe de l'aile.
- La mesure 28.
 - 28 : distance entre les points d'arrivée des nervures sur le bord externe de l'aile entre R et M1.
- La mesure 29.
 - 29 : distance entre les centres des deux ocelles inférieurs de l'aile postérieure.

ANNEXE 2

Liste des individus dans chaque catégorie

- M. m. marcus*: m34, m35, m36, m58, m59, m60, m61, m62, m65, m68, m69, m70, m71, m72, m73, m74, m75, m76, m77, m78, m79, m80, m81, m82, m83, m89.
- M. m. intermedia* : i1, i2, i3, i4, i5, i6, i7, i8, i9, i10, i18, i19, i21, i22, i30, i31, i32, i38, i39, i42, i45, i46, i51, i57, i102, i103, i104, i107, i108, i109, i110, i111, i112, i113, i119.
- M. e. eugenia* : e37, e40, e41, e52, e63, e64, e66, e84, e85, e86, e87, e88, e90, e91, e92, e93, e94, e95, e96, e97, e98, e99.
- M. e. uraneis* : u11, u12, u13, u14, u15, u16, u17, u20, u23, u33, u43, u49, u100, u101, u106, u114.

ANNEXE 3

Valeur donnée selon des critères qualitatifs d'évaluation visuelle.

		0	1
A	Coloration générale	claire	foncée
B	Limite de la tache sombre dans la cellule de l'aile antérieure	floue	nette
C	Développement des dessins blancs	réduit	important
D	Saillie caudale de l'aile postérieure	faible	forte
E	Alignement des ocelles du verso de l'aile postérieure	intérieur	extérieur
F	Aile postérieure, face ventrale: anneau autour de l'ocelle supérieur	absent	présent (complet ou non)
G	Forme générale de l'aile antérieure	arrondie	élancée
H	Saillie costale de l'aile antérieure	absente	présente
I	Creux distal de l'aile antérieure	faible	fort
J	Espacement entre le départ des nervures de la cellule de l'aile antérieure	faible	fort
K	Longueur des ailes antérieures en cm	<ou=5,36	>5,36
L	Epatement de l'aile postérieure	faible	fort
M	Couleur sombre sous la tache discocellulaire de l'aile antérieure	faible	forte
N	Elargissement de la base de l'aile antérieure	faible	fort
O	Bord costal de l'aile antérieure tendu	non	oui
P	Apex de l'aile antérieure pointu	non	oui

ANNEXE 4

Matrice des critères qualitatifs.

N° d'individu		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P
N° d'ordre	<i>sulkowskyi</i>	0		1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0
	<i>aega</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1
2	2	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1
3	3	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1
4	4	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1
5	5	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0
6	6	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1
7	7	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1
8	8	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0
9	9	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1
10	10	1	1	1	-	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1
11	11	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0
12	12	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0
13	13	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1
14	14	1	0	0	0	-	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
15	15	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1
16	16	0	1	0	0	-	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0
17	17	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0
18	18	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1
19	19	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1
20	20	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1
21	21	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
22	22	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1
23	23	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0
24	24	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1
25	30	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1
26	31	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1
27	32	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1
28	33	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0
29	34	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1
30	35	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1
31	36	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1
32	37	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1
33	38	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1
34	39	0	1	1	-	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
35	40	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1
36	41	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0

37	42	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1
38	43	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
39	45	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
40	46	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1
41	49	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0
42	51	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1
43	52	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0
44	57	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1
45	58	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1
46	59	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1
47	60	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1
48	61	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
49	62	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1
50	63	0	1	0	0	0	-	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
51	64	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1
52	65	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1
53	66	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0
54	68	1	1	0	1	1		1	0	1	1	0	0	1	1	1	0
55	69	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1
56	70	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
57	71	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1
58	72	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0
59	73	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
60	74	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0
61	75	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1
62	76	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
63	77	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
64	78	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
65	79	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1
66	80	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1
67	81	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
68	82	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0
69	83	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
70	84	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0
71	85	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0
72	86	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
73	87	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0
74	88	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0
75	89	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1
76	90	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1
77	91	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0
78	92	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0
79	93	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1
80	94	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0
81	95	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
82	96	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0
83	97	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0
84	98	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0
85	99	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0
86	100	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0
87	101	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
88	102	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0
89	103	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
90	104	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1
91	106	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0
92	107	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
93	108	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1
94	109	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1
95	110	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0
96	111	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	-
97	112	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0
98	113	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1
99	114	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0
100	115	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0
101	116	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
102	117	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0
103	119	1	1	1	1	1	-	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1