

Premières observations de la chenille de *Morpho achilles* : comparaison avec *M. helenor* et *M. granadensis* (Lepidoptera, Nymphalidae, Morphinae)

par Patrick BLANDIN*, César RAMIREZ GARCIA**, Stéphanie GALLUSSER**
& Gilbert LACHAUME***

* Muséum national d'Histoire naturelle, Entomologie, C. P. 50, 57 rue Cuvier, F – 75231 Paris cedex 05 <blandin@mnhn.fr>

** Centro de Interpretación Wayrasacha, calle La Merced, 237, sector Punta del Este, Tarapoto, San Martín, Pérou
<wayrasacha2@gmail.com>

*** 4 rue Duméril, F – 75013 Paris <gilbert.lachaume@yahoo.fr>

Résumé. – Pour la première fois, dans le nord-est du Pérou, des chenilles de *Morpho achilles* (Linné, 1758) trouvées dans la nature ont été élevées. La plante-hôte est un arbre appartenant au genre *Pterocarpus* (Fabaceae). Les caractéristiques des chenilles de *Morpho achilles* et de *M. helenor* (Cramer, 1776) s'avèrent similaires, et sont voisines de celles de *M. granadensis* Felder & Felder, 1867. Ces résultats soulignent la proche parenté de *M. achilles* et de *M. helenor*, et confirment leur proximité phylogénétique avec *M. granadensis*.

Abstract. – **First observations on the caterpillar of *Morpho achilles*: comparison with *M. helenor* and *M. granadensis* (Lepidoptera, Nymphalidae, Morphinae).** For the first time, in north-eastern Peru, caterpillars of *Morpho achilles* (Linnaeus, 1758) have been found in the field and successfully reared. The hostplant is a tree belonging to the genus *Pterocarpus* (Fabaceae). The caterpillars of *Morpho achilles* and *M. helenor* (Cramer, 1776) share the same characteristics, and are close to that of *M. granadensis* Felder & Felder, 1867. These results confirm that *M. achilles* and *M. helenor* are closely related, and support their phylogenetic proximity with *M. granadensis*.

Keywords. – Larvae, morphology, phylogeny, host plant, Peru.

L'espèce-type du genre *Morpho* Fabricius, 1807, *Morpho achilles* (Linné, 1758), est strictement inféodée au bassin amazonien et à la région des Guyanes (BLANDIN, 2007a, b). Espèce commune, elle est pourtant restée méconnue pendant plus de deux siècles, en raison de confusions récurrentes avec *Morpho helenor* (Cramer, 1776) (LE MOULT & RÉAL, 1962 ; LAMAS, 2004 ; BLANDIN, 2007a).

Dans la première révision du genre, FRUHSTORFER (1912-1913) considéra que *Morpho helenor* était synonyme de *M. achilles*. LE MOULT (1933) fut le premier à comprendre qu'il existait bien deux espèces différentes, et à en préciser les caractères diagnostiques. Malheureusement, l'espèce qu'il appelait *M. achilles* s'est avérée être *M. helenor*, tandis qu'il désignait le véritable *M. achilles* sous le nom *M. leonte* (Hübner, 1807). Ce n'est qu'après avoir vu des photographies du type de Linné que LE MOULT & RÉAL (1962) établirent définitivement l'identité des deux espèces. Bien que D'ABRERA (1984) les ait correctement distinguées, et en dépit de la mise en ordre effectuée par LAMAS (2004), des confusions ont persisté. Ainsi, dans une récente compilation des données sur les plantes-hôtes des Papillons d'Amérique tropicale (BECCALONI *et al.*, 2008), l'espèce *M. helenor* n'est pas citée, les informations répertoriées étant attribuées à *M. achilles*. En réalité, elles correspondent à des sous-espèces de *M. helenor* ; deux indications sont certes rapportées à *M. achilles vitrea* Butler, 1866, mais elles correspondent à des observations faites au Brésil, alors que cette sous-espèce est bolivienne. En outre, les informations fiables et précises ont été recueillies uniquement dans des régions dont *M. achilles* est absent, à savoir l'Amérique Centrale d'un côté, le sud-est du Brésil de l'autre. RUBINOWICZ (2003) avait publié des photos de chenilles, prises dans une ferme d'élevage en

Guyane française, qu'elle attribuait à *M. achilles*, mais sans avoir eu connaissance des adultes obtenus. Dans une seconde version du même article (photographies comprises), le nom *M. achilles* a été remplacé par *M. helenor*, sans explication (RUBINOWICZ, 2007). Il est donc impossible de savoir à quelle espèce les chenilles photographiées appartiennent réellement. Par ailleurs, Keith Wolfe (comm. pers., décembre 2013), qui rassemble toutes les informations disponibles sur les chenilles de Lépidoptères, nous a confirmé, après enquête, qu'il n'existe aucune image de chenille de *Morpho achilles*.



Fig. 1-7. – *Morpho* spp. – 1-3, *M. achilles phokylides* Fruhstorfer, chenille : 1, stade 3 ; 2, stade 4 ; 3, stade 5. – 4, *M. helenor theodorus* Fruhstorfer, chenille au stade 5. – 5, *M. granadensis polybaptus* Butler, chenille au stade 5. – 6-7, *M. achilles phokylides* : 6, prénymphe ; 7, chrysalide. (Photos César Ramirez Garcia, sauf fig. 5, Daniel Janzen).

À proximité de la ville de Tarapoto (département San Martín), dans le nord-est du Pérou, nous menons des recherches sur les premiers stades des espèces du genre *Morpho* (GALLUSSER *et al.*, 2010). En janvier 2006, nous avons élevé trois chenilles trouvées sur un même arbre, dont une a été menée à terme et a donné une femelle de *M. achilles phokylides* Fruhstorfer, 1912. Une chenille recueillie en septembre 2013 sur la même espèce d'arbre, a également produit une femelle de *M. achilles*. D'autres chenilles, trouvées sur d'autres espèces de plantes-hôtes en 2008, 2009 et 2010, ont donné des adultes de *M. helenor theodorus* Fruhstorfer, 1907. Dans cette note, nous présentons les caractéristiques des chenilles de *M. achilles*, et les comparons à celles des chenilles de *M. helenor*, ainsi qu'à celles de *M. granadensis* Felder & Felder, 1867, espèce dont il a été démontré qu'elle est plus proche de *M. helenor* que de *M. deidamia* (Hübner, 1819) (CASSILDÉ *et al.*, 2012 ; PENZ *et al.*, 2012).

SITE D'ÉTUDE ET MÉTHODE D'ÉLEVAGE

Nos recherches ont été menées sur les pentes sud-ouest de la Cordillera Escalera, dans une zone nommée Urahuasha (6°27'40"S - 76°20'02"W, altitude 750 m). Quelques hectares y sont consacrés à de l'agriculture biologique, la forêt étant strictement protégée tout autour. Il s'agit d'une forêt pluviale de basse altitude, écosystème qui se rencontre depuis la plaine amazonienne jusque vers 800 m le long des contreforts andins (BRACK EGG & MENDIOLA VARGAS, 2004). Dans cette zone, les mâles de *Morpho achilles phokylides* et de *M. helenor theodorus* sont couramment rencontrés ensemble. On les observe notamment près des cours d'eau, où ils volent en trajets irréguliers le long des rives, le plus souvent à moins de deux mètres au-dessus du sol.

Les chenilles de *Morpho achilles* ont été trouvées sur une Fabaceae, *Pterocarpus sp.*, un arbre localement appelé "Yahuar Caspi". Elles ont été élevées sur des rameaux de cette essence, régulièrement remplacés. Les cages d'élevage étaient placées dans un local aux conditions non précisément contrôlées, proches de celles du milieu naturel en ce qui concerne la lumière et la température, mais à l'humidité relative vraisemblablement moins élevée. La chenille trouvée en 2006, dont l'élevage a été réussi, avait été recueillie au stade 4, celle trouvée en 2013 au stade 3. Les chenilles de *M. helenor theodorus* ont été recueillies et élevées sur d'autres espèces de Fabaceae, ainsi que sur une Acanthaceae. Les adultes obtenus ont été libérés dans le milieu naturel, après identification.

CARACTÉRISTIQUES DES CHENILLES ET DES CHRYSALIDES

Au stade 3, la chenille de *Morpho achilles phokylides* présente une coloration vive et contrastée (fig. 1). La tête, densément couverte de soies, apparaît rougeâtre avec des lignes blanches. Sur le fond brun-rouge foncé du corps se détachent dorsalement deux grandes taches jaunes, bordées de noir. La tache antérieure s'étend sur les segments abdominaux A2 et A3, la tache postérieure sur les segments A5 et A6. En avant de la première tache, et entre celle-ci et la seconde, le fond brun-rouge porte des dessins gris. Les flancs sont marqués de larges plages jaunes. De grandes soies sont portées dorsalement par les segments thoraciques T2 et T3 ; tournées vers l'avant, elles forment des collerettes blanches. Il y a des touffes de soies blanches latérales. Le segment A4 porte une paire de touffes dorso-latérales de longues soies rouges. Le segment A5 porte des touffes similaires, mais plus courtes. Les segments A7 et A8 portent également chacun une paire de touffes, courtes, composées de soies antérieures blanches et de soies postérieures rouges. L'extrémité de l'abdomen porte des soies blanches dirigées vers l'arrière, qui masquent deux courts appendices terminaux.

Au stade 4 (fig. 2), l'organisation générale de l'ornementation et de la pilosité est la même, mais on observe plusieurs changements. La dominante rouge est remplacée par une dominante marron. Les taches jaunes sont moins vives, et sont marquées de dessins grisâtres

formant des losanges allongés. En avant de ces taches, et entre elles, l'aspect est contrasté, avec de fins dessins noirs et gris, et de petites taches médianes jaunes, entourées de noir (taches qui étaient ébauchées au stade 3). Les touffes dorso-latérales des segments A4, A5, A7 et A8 sont toutes formées de pinceaux antérieurs de longues soies blanches, et de pinceaux postérieurs plus courts de teinte marron. Des touffes très courtes, brunes, sont également visibles sur les segments A1 et A2. Au stade 5 (fig. 3), la chenille atteint environ 8 cm de longueur ; son aspect est peu modifié, l'ensemble étant moins contrasté, avec une dominante grise.

Quelques jours avant la formation de la chrysalide, la chenille se transforme en pré-nymphé (fig. 6). La coloration d'ensemble devient vert clair, les dessins sont fortement estompés. Les touffes dorso-latérales sont bien mises en évidence. La chrysalide, ovoïde, vert clair, ne porte aucune ornementation ; la partie céphalique se termine par deux courtes cornes, dont une seule est visible de profil (fig. 7).

DISCUSSION

Morpho helenor comprend une quarantaine de sous-espèces bien caractérisées (BLANDIN, 2007a, b). Plusieurs ont été élevées, notamment *M. helenor achillaena* Hübner, 1823, et *M. helenor violaceus* Fruhstorfer, 1912, endémiques de la Forêt Atlantique (OTERO, 1966), les sous-espèces colombiennes *macrophthalmus* Fruhstorfer, 1913 et *telamon* Röber, 1903 (CONSTANTINO & CORREDOR, 2004), les sous-espèces *carillensis* Le Moul't & Réal, 1862 et *montezuma* Guenée, 1859, d'Amérique Centrale (YOUNG & MUYSHONDT, 1973, sous les noms de *limpida* Butler, 1872 et *hyacinthus* Butler, 1866, respectivement). Chez toutes ces sous-espèces, les chenilles de stade 5 présentent les mêmes caractéristiques que celles de *M. helenor theodorus* (fig. 4), et les premiers stades ne varient pas davantage entre sous-espèces, alors même que les adultes peuvent différer au point que certains taxons ont été longtemps classés dans des espèces différentes (voir BLANDIN, 2007a).

En première analyse, qu'il s'agisse de l'ornementation du tégument, ou de la disposition et des couleurs des touffes de soies, il n'y a aucune différence majeure qui permette de distinguer la chenille de *Morpho achilles phokylides* de celle de *M. helenor theodorus*, et donc vraisemblablement de celles de toutes les sous-espèces de *M. helenor*. D'éventuelles différences ne pourraient être révélées que par la comparaison de nombreux individus. On trouve les mêmes traits généraux chez *M. granadensis polybaptus* Butler, 1875 (YOUNG, 1982), mais il y a de nettes différences dans les détails, notamment dans la configuration des grandes taches dorsales, comme le montre la fig. 5, qui présente une chenille (stade 5) de *M. granadensis polybaptus* élevée au Costa Rica (JANZEN & HALLWACHS, 2000).

Ces observations suggèrent une étroite parenté des trois espèces. Pourtant, à première vue, les adultes de *Morpho granadensis* ressemblent davantage à ceux de *M. deidamia* (Hübner, 1819) qu'à ceux de *M. achilles* ou *M. helenor*, à tel point que LAMAS (2004) avait considéré *M. granadensis* comme une sous-espèce de *M. deidamia*. Cependant, BLANDIN (2007a), après une analyse fouillée de l'ornementation des ailes, avait rétabli *M. granadensis* au rang d'espèce. De récentes études phylogénétiques (CASSILDÉ *et al.*, 2010, 2012 ; PENZ *et al.*, 2012) ont en outre montré que *M. achilles*, *M. helenor* et *M. granadensis* forment un clade, dans lequel *M. granadensis* constitue l'espèce-sœur de l'ensemble (*M. helenor* + *M. achilles*). En revanche, *M. deidamia*, espèce strictement guyano-amazonienne, forme un clade distinct avec les "Morpho blancs" endémiques de la Forêt Atlantique, *M. epistrophus* (Fabricius, 1776) et *M. iphitus* Felder & Felder, 1867. Les deux clades forment à leur tour un ensemble monophylétique (CASSILDÉ *et al.*, 2012 ; PENZ *et al.*, 2012).

Les premiers stades de *Morpho deidamia* ont été décrits par TAKÁCS & TELLO (1993) et FURTADO (2000). L'ornementation présente la même organisation que chez *M. achilles*, *M. helenor* et *M. granadensis*. Notamment, les deux grandes taches dorsales sont aux mêmes emplacements.

La disposition des touffes de soies latéro-dorsales, qui évolue de la même façon au cours du développement, est identique. Cependant, aux stades 4 et 5, les chenilles de *M. deidamia* se distinguent par une coloration à dominante rouge, les touffes de soies étant majoritairement rouges et des dessins rouges couvrant largement les deux taches dorsales jaunes (FURTADO, 2000). Il y a peut-être des différences entre populations, les chenilles photographiées au Brésil par FURTADO (2000) paraissant plus largement rouge vif que celles photographiées au Pérou par TAKÁCS & TELLO (1993). Quoiqu'il en soit, il existe à la fois une évidente affinité des chenilles de *M. deidamia* avec celles de *M. achilles*, *M. helenor* et *M. granadensis*, et une forte différence d'aspect, ce qui semble cohérent par rapport aux données phylogénétiques.

La divergence entre les lignées ancestrales de *Morpho granadensis* et de (*M. helenor* + *M. achilles*) pourrait être antérieure à 13 millions d'années, et correspondre à la dispersion des ancêtres de *M. granadensis* depuis le nord des Andes centrales (actuellement le nord du Pérou) vers les Andes septentrionales (BLANDIN & PURSER, 2013). La séparation ultérieure des ancêtres de *M. achilles* et de *M. helenor* soulève de nombreuses questions non résolues. La divergence s'est-elle produite avant que la lignée de *M. helenor* ne se divise en plusieurs lignées évoluant séparément dans la Forêt Atlantique, dans le bassin amazonien et les Guyanes et en Amérique Centrale ? Ou bien a-t-elle eu lieu ultérieurement, à partir de la lignée guyano-amazonienne de *M. helenor* ?

Les modalités de la diversification de *Morpho achilles* et de *M. helenor* dans le bassin amazonien, les vallées andines et la région guyanaise posent également un problème difficile. *M. achilles* s'est diversifié en onze sous-espèces, chacune sympatrique d'une sous-espèce de *M. helenor*. À une exception près, chaque sous-espèce de *M. achilles* ressemble à la sous-espèce correspondante de *M. helenor*, les deux présentant la même extension de la zone bleue métallique sur la face dorsale. Cette convergence est d'autant plus remarquable qu'il y a en même temps de fortes ressemblances avec les sous-espèces sympatriques de *M. deidamia*, par exemple dans les vallées andines (BLANDIN & PURSER, 2013). Les trois espèces se seraient-elles diversifiées de façon simultanée, en convergeant localement vers un patron de coloration particulier ?

Des phylogénies robustes et datées seraient nécessaires pour pouvoir espérer répondre à ces diverses questions, auxquelles s'ajoute celle du ou des processus qui auraient conduit à la divergence de *Morpho achilles* et de *M. helenor*. De façon générale, là où l'on trouve *M. achilles*, on trouve aussi *M. helenor*. Les adultes sont observés aux mêmes endroits, aux mêmes époques, et aux mêmes heures. Les deux espèces sont donc très proches d'un point de vue écologique, mais elles pourraient ne pas avoir les mêmes plantes-hôtes. *Morpho helenor* est remarquablement polyphage (BECCALONI *et al.*, 2008), y compris à l'échelle locale, comme l'illustre par exemple l'inventaire mené par JANZEN & HALLWACHS (2000) au Costa Rica. La divergence de *Morpho achilles* serait-elle liée à une spécialisation sur une plante-hôte particulière ? Nous explorerons cette hypothèse dans notre zone d'étude, en espérant que des recherches similaires seront menées dans d'autres régions.

REMERCIEMENTS. – Ce travail s'inscrit dans le cadre du projet "Géographie de la Biodiversité des Lépidoptères dans le nord du Pérou", financé de 2005 à 2009 par le Programme "État et structure phylogénétique de la biodiversité actuelle et fossile" du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris). Nous remercions vivement Andrew Neild (Londres, Royaume-Uni), pour ses conseils, Keith Wolfe (Antioch, Californie, États-Unis), pour sa recherche d'éventuelles photos de chenilles de *Morpho achilles*, ainsi que Daniel Janzen et Winnie Hallwachs (Philadelphie, États-Unis), qui nous ont généreusement permis d'utiliser leur photographie d'une chenille de *M. granadensis*.

AUTEURS CITÉS

- BECCALONI G. W., VILORIA A. L., HALL S. K. & ROBINSON G. S., 2008. – *Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies*. Zaragoza : Sociedad Entomológica Aragonesa, 536 p.
- BLANDIN P., 2007a. – *The Systematics of the Genus Morpho Fabricius, 1807 (Lepidoptera Nymphalidae, Morphinae)*. Canterbury, UK : Hillside Books, 277 p.

- BLANDIN P., 2007b. – *The genus Morpho. Lepidoptera Nymphalidae. Part 3. Addenda to Part 1 and Part 2 & The Sub-Genera Pessonina, Grasseia and Morpho.* Canterbury, UK : Hillside Books, i-xi + 99-237.
- BLANDIN P. & PURSER B., 2013. – Evolution and diversification of Neotropical butterflies: Insights from the biogeography and phylogeny of the genus *Morpho* Fabricius, 1807 (Nymphalidae: Morphinae), with a review of the geodynamics of South America. *Tropical Lepidoptera Research*, **23** : 62-85.
- BRACK EGG A. & MENDIOLA VARGAS C., 2004. – *Ecología del Perú.* Lima : Asociación Editorial Bruño, 495 p.
- CASSILDÉ C., BLANDIN P., PIERRE J. & BOURGOIN T., 2010. – Phylogeny of the genus *Morpho* Fabricius, 1807, revisited (Lepidoptera, Nymphalidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **115** : 225-250.
- CASSILDÉ C., BLANDIN P. & SILVAIN J.-F., 2012. – Phylogeny of the genus *Morpho* Fabricius, 1807: insights from two mitochondrial genes (Lepidoptera: Nymphalidae). *Annales de la Société entomologique de France*, (N. S.) **48** : 173-188.
- CONSTANTINO L. M. & CORREDOR G., 2004. – The biology, and morphology of the early stages of *Morpho macrophthalmus* and *Morpho peleides telamon* (Nymphalidae: Morphinae) from western Colombia. *Boletín Científico, Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas*, **8** : 201-209.
- D'ABRERA B., 1984. – *Butterflies of the Neotropical Region. Part II. Danaidae, Ithomiidae, Heliconidae [sic] & Morphidae.* Ferny Creek, Victoria, Australia : Hill House, xii + 173-384.
- FRUHSTORFER H., 1912-13. – 6. Familie: Morphidae (p. 333-356). In : Seitz A. (éd.), *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*, **5**. Stuttgart : Alfred Kernen.
- FURTADO E., 2000. – *Morpho deidamia* Hübner e seus estágios imaturos (Lepidoptera, Nymphalidae, Morphinae). *Lambillionea*, **100** (3) : 494-498.
- GALLUSSER S., RAMIREZ C. & BLANDIN P., 2010. – Observaciones sobre el desarrollo y polimorfismo de *Morpho (Iphimedeia) telemachus* (Linnaeus, 1758) en el noreste Peruano (Lepidoptera, Nymphalidae, Morphinae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **115** (1) : 5-15.
- JANZEN D. H. & HALLWACHS W., 2000. – *Philosophy, navigation and use of a dynamic database ("ACG Caterpillars SRPN") for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids, of the Area de Conservacion Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica.* <http://janzen.sas.upenn.edu>. Consulté le 15 janvier 2014.
- LAMAS G., 2004. – Nymphalidae. Morphinae. Tribe Morphini (p. 192-201). In : Lamas G. (éd.), *Checklist : part 4A. Hesperioidea – Papilionoidea.* In : Heppner J. B. (éd.), *Atlas of Neotropical Lepidoptera.* Volume **5A**. Gainesville : Association for Tropical Lepidoptera, Scientific Publishers.
- LE MOULT E., 1933. – Formes nouvelles ou peu connues de *Morpho* (Lep.). *Novitates entomologicae*, **3** : 9-14.
- LE MOULT E. & RÉAL P., 1962. – *Les Morpho de l'Amérique du Sud et Centrale.* Paris : Éditions du Cabinet entomologique E. Le Mout, xiv + 296 p.
- OTERO L. S., 1966. – *Biologie de sept Lépidoptères brésiliens du Genre Morpho Fabricius, 1807.* Thèse de l'Université de Paris, 72 p.
- PENZ C. M., DEVRIES P. J. & WAHLBERG N., 2012. – Diversification of *Morpho* butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae): a re-evaluation of morphological characters and new insight from DNA sequence data. *Systematic Entomology*, **37**: 670-685.
- RUBINOWICZ S., 2003. – Les chenilles des *Morpho* guyanais. In : Lacomme D. & Manil L. (éds), *Lépidoptères de Guyane. Bulletin des Lépidoptéristes parisiens*, numéro hors-série, janvier 2003 : 27-29.
- 2007. – Les chenilles des *Morpho* guyanais (p. 9-10, 12). In : Lacomme D. & Manil L. (éds), *Lépidoptères de Guyane. Tome 2, Rhopalocères I.*
- TÁKÁCS M. & TELLO C., 1993. – Notas sobre la biología de *Morpho deidamia* Hubner, 1819 (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revista peruana de Entomología*, **35** [1992] : 37-40.
- YOUNG A. M., 1982. – Notes on the natural history of *Morpho granadensis polybaptus* Butler (Lepidoptera: Nymphalidae: Morphinae) and its relation to that of *Morpho peleides limpida* Butler. *Journal of the New York Entomological Society*, **90** : 35-54.
- YOUNG A. M. & MUYSHONDT A., 1973. – Notes on the biology of *Morpho peleides* in Central America. *Caribbean Journal of Science*, **13** : 1-49.