

Mimétisme chez les papillons

JEAN-LOUIS FISCHER • JEAN-GEORGES HENROTTE

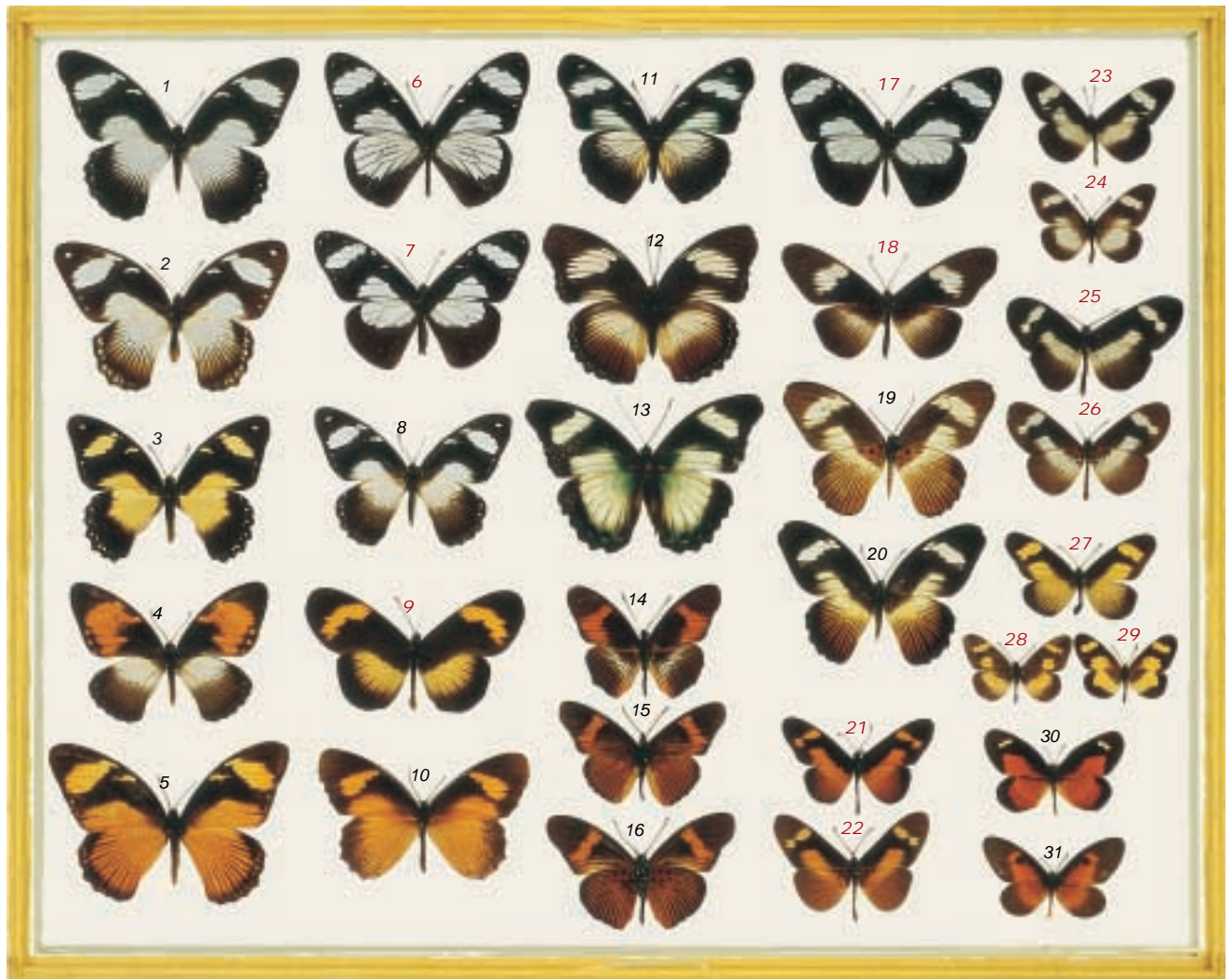
Les papillons comestibles qui prennent l'apparence de papillons toxiques sont épargnés par les oiseaux prédateurs. Le mimétisme qui assure cette stratégie de protection est associé à une grande variabilité génétique, laquelle explique aussi la biodiversité des papillons.

Tous les individus d'une population ne sont pas aussi compétitifs et la sélection naturelle opère : certains survivent et se reproduisent mieux que les autres. Charles Darwin, fasciné par la diversité des organismes vivants, en a cherché une explication et a imaginé le

concept de la sélection naturelle. Au moment où il développait sa théorie – les individus les mieux adaptés à leur environnement sont favorisés –, les entomologistes découvraient le mimétisme des papillons. Ce phénomène a contribué à conforter le darwinisme, non sans soulever de nom-

breuses questions, que nous allons examiner.

Les papillons appartiennent à l'ordre des lépidoptères ; leurs ailes sont couvertes d'écaillés et ils représentent un groupe d'environ 170 000 espèces. Le chiffre est imprécis, parce que de nouvelles espèces sont régu-



lièrement découvertes, tant dans les pays tropicaux qu'en Europe, mais, *a contrario*, d'autres disparaissent en raison de la déforestation de la ceinture équatoriale. On distingue les papillons de jour, ou rhopalocères, reconnaissables à leurs antennes dont l'extrémité est terminée en massue, et les papillons de nuit, ou hétérocères, où les antennes sont filiformes ou plumeuses. Les premiers volent le jour, voire au crépuscule, les seconds essentiellement la nuit, bien que certains d'entre eux s'activent dans la journée et au crépuscule.

Les papillons de jour sont colorés, contrairement aux papillons de nuit, généralement ternes, à l'exception de certaines espèces dont la coloration rivalise avec celle des papillons de jour. Ainsi certains hétérocères ont des livrées (des taches colorées et des dessins) quasi identiques à celles des rhopalocères. De tels phénomènes de mimétisme sont-ils fréquents? Quel avantage adaptatif ces ressemblances procurent-elles aux papillons?

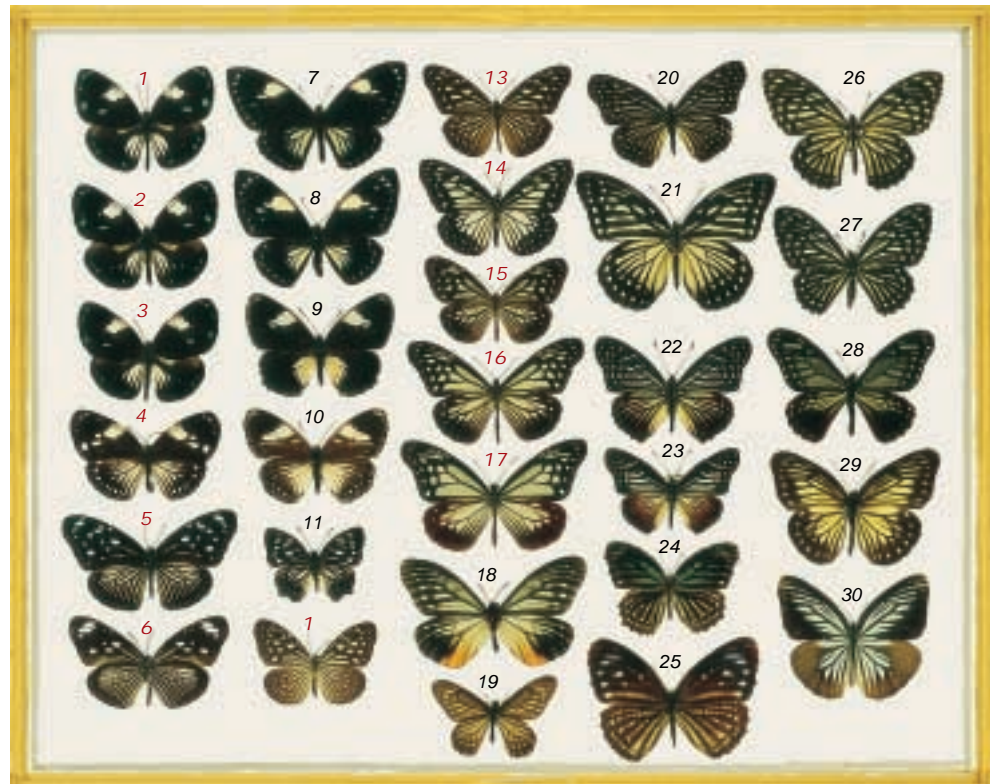
Qu'est-ce que le mimétisme?

Le mimétisme, tel que l'a défini le généticien Georges Pasteur, en 1995, correspond à un «système d'interactions entre trois acteurs : le modèle, émetteur de stimulus ; le mime, qui plagie le modèle ;

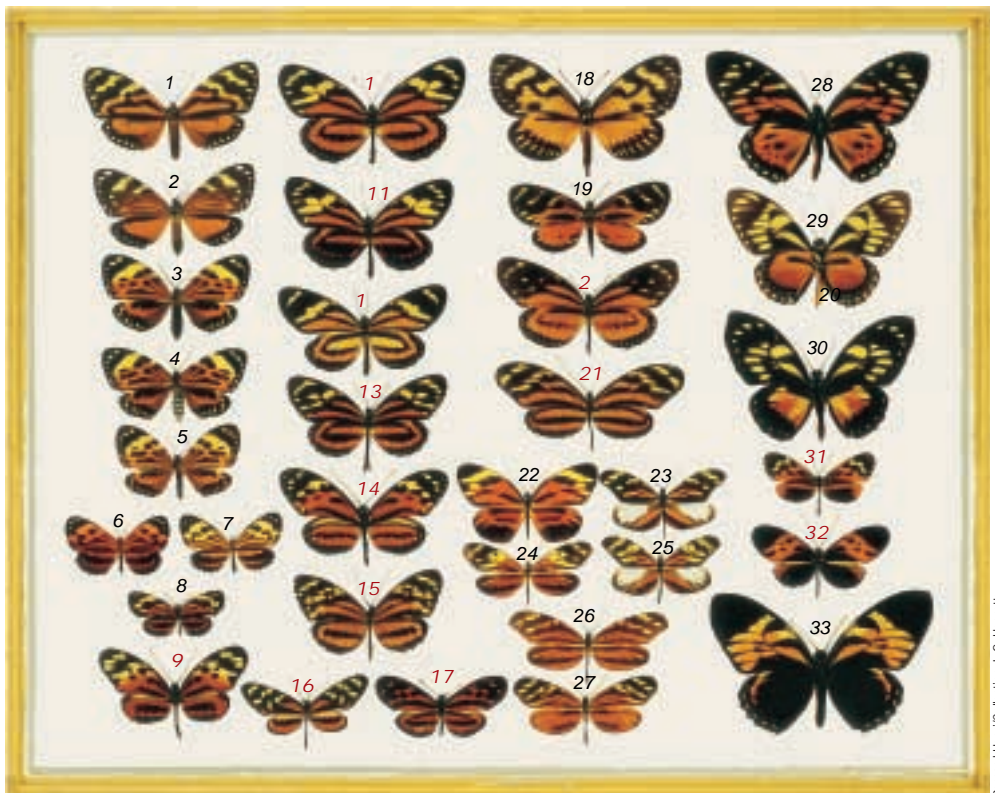
le dupe, ennemi ou victime du mime réceptif aux stimulus émis par le modèle : il est trompé, dupé par le mime, parce que celui-ci est la source de stimulus semblables à ceux qu'émet le modèle».

En raison de leurs faibles moyens de défense, les papillons ont développé

à l'extrême l'art de la duperie, du camouflage ou du déguisement. C'est pourquoi ils ont donné lieu, très tôt, à des observations scientifiques qui ont ouvert une nouvelle voie d'étude dans le vaste problème posé par l'évolution. Les papillons sont un matériel de choix



1. PLUSIEURS ESPÈCES de papillons comestibles imitent des papillons vénéneux, ce qui les protège contre les oiseaux prédateurs. Ainsi, en Afrique (*tableau de gauche*), les modèles vénéneux (*chiffres rouges*) sont des Danaïdés (6, 7, 17) et des Acrididés (9, 18, 21 à 29) et les «imitateurs», ou mimes, (*chiffres noirs*) sont des Papilionidés (1 à 5, 8, 19, 20), des Nymphalidés (11 à 16), un Satyridé (10) et des Lycénidés (30, 31). *Papilio dardanus* est célèbre pour l'extraordinaire variabilité des femelles (1 à 5 et 8) qui imitent diverses espèces de Danaïdés. Le patron coloré, c'est-à-dire la forme et la répartition des couleurs, diffère d'un continent à l'autre. En Asie du Sud-Est (*ci-contre, en haut*), on trouve comme modèles vénéneux (*chiffres rouges*) des Danaïdés (1 à 6, 12 à 17), et comme mimes (*chiffres noirs*) des Papilionidés (7, 8, 19, 26 à 28), des Piéridés (29, 30), des Nymphalidés (9 à 11, 18, 20, 22, 23) et des Satyridés (21, 24, 25). En Amérique du Sud (*ci-contre en bas*), les modèles vénéneux (*chiffres rouges*) sont des Danaïdés (10 à 13, 20), des Héliconiidés (9, 14, 17), des Ithomiidés (15, 16, 21, 31, 32) et des Arctiidés (1 à 5), et les mimes (*chiffres noirs*) des Papilionidés (28 à 30, 33), des Piéridés (22 à 27), un Nymphalidé (8), des Riodinidés (6, 7) et des Castniidés (18, 19).



pour l'étude du mimétisme, que l'on observe tant chez les adultes (imago) que chez les chenilles, voire les chrysalides ou même les œufs.

Le texte fondateur du mimétisme, *Contribution à la faune des Insectes de la vallée de l'Amazonie : Lepidoptera Heliconidæ*, a été publié en 1862 par le naturaliste anglais Henry Bates, dans les Actes de la Société linnéenne de Londres. Bates avait passé 11 années, de 1848 à 1859, à parcourir une partie de la forêt amazonienne, afin de collecter des papillons.

Le mimétisme batésien

Après sa collecte, il découvrit dans les lots des papillons de la famille des Héliconiidés, caractérisés par des couleurs vives et contrastées, des spécimens d'une tout autre famille, celle des Piéridés, des papillons généralement blancs ou jaunes (la couleur du beurre, à l'origine du terme anglais qui désigne les papillons : *butter-fly*, de *butter*, le beurre et *fly*, la mouche). La forme, les couleurs et le comportement des Piéridés et des Héliconiidés étaient si proches qu'ils trompaient l'entomologiste.

Bates avait remarqué que les Héliconiidés volaient lentement en groupes dans des endroits souvent dégagés et qu'aucun des oiseaux de leur entourage ne les attaquait. Il conclut, d'une part, que les Héliconiidés ne sont pas comestibles et que leurs prédateurs apprennent à reconnaître et à éviter leurs couleurs voyantes ; d'autre part, que les Piéridés comestibles ont une forme, des couleurs et des dessins identiques à ceux des Héliconiidés, et qu'en adoptant aussi leur façon de voler, ils profitent de la protection naturelle dont bénéficient les Héliconiidés. Le fait, pour un papillon comestible, d'imiter un papillon non comestible est avantageux non seulement pour l'individu, mais aussi pour la survie de l'espèce.

En 1862, Bates écrit : «Le processus par lequel une analogie mimétique se produit dans la nature est un des problèmes qui implique celui de l'origine de toutes les espèces et de toutes les adaptations.» Cette phrase déclencha des querelles qui, depuis, opposent naturalistes, intellectuels, théologiens, enseignants, adversaires et partisans de la théorie de l'évolution et de la sélection naturelle. Le mimétisme alimentait parallèlement la thèse darwinienne de la «sélection naturelle à partir de variations fortuites» et celle de «l'influence du milieu» des lamarckiens.

En relation épistolaire depuis 1860 avec Bates, Charles Darwin ne pouvait ignorer le «mimétisme batésien». Dans sa quatrième édition de *L'origine des espèces*, publiée en 1866, il complète son texte en donnant l'exemple du mimétisme comme un argument en faveur de la sélection naturelle.

Parmi ceux qui prirent position pour le mimétisme, le naturaliste anglais Alfred Wallace proposa de l'interpréter comme un moyen de défense et comme un exemple de l'efficacité de la sélection naturelle. Le mimétisme permet la conservation des variétés et des espèces les mieux adaptées à un milieu donné et pendant une période précise, éliminant les autres groupes moins bien adaptés à la concurrence vitale. Wallace découvrit le mimétisme chez certains papillons asiatiques, notamment celui des Papilionidés qui imitent des Danaïdés. Après avoir été découvert dans la zone néo-tropicale (Amérique du Sud) et en Asie du Sud-Est, le mimétisme est mis en

évidence dans la zone éthiopienne par l'entomologiste anglais Roland Trimen, en 1869. En moins de dix ans, le mimétisme est observé sur les trois continents.

En 1878, le naturaliste allemand Fritz Müller, qui étudiait sur le terrain les papillons du Brésil, définit un nouveau type de mimétisme, le mimétisme müllérien, qui s'applique aux espèces toxiques, donc naturellement protégées, s'imitant entre elles. On en trouve de nombreux exemples chez les Héliconiidés, les Ithomiidés et les Danaïdés : quand un oiseau fait une expérience désagréable sur un individu d'un groupe, les proies des autres groupes sont protégées, car l'oiseau a peu de modèles différents à mémoriser.

Les anneaux mimétiques

Toutefois, le mimétisme batésien (des papillons comestibles qui imitent des papillons vénéneux) et le mimétisme müllérien (des papillons vénéneux qui imitent d'autres papillons vénéneux) ne sont pas toujours aisés à distinguer. On rencontre ces deux types de mimétismes dans tous les anneaux mimétiques (un anneau mimétique regroupe les espèces modèles et les mimes qui ont le même patron coloré). À chaque région correspondent des



2. UN MODÈLE VÉNÉNEUX de Danaïdés, *Idea leuconoe* (en haut) est imité, en Asie du Sud-Est, par un papilionidé comestible, *Parenticopsis ideaoïdes* (en bas) : ce mimétisme le protège des prédateurs.



Bernard Henrifi/Collection J.-G. Henrifi

3. LES FACES DORSALES (à gauche), celles que voient les prédateurs, sont plus mimétiques que les faces ventrales (à droite), dans certaines espèces. C'est le cas du papillon nocturne toxique *Alcides agathyrsus* (en haut), qui vole le jour, et du papillon diurne comestible *Papilio laglazei* (en bas). Les deux faces ventrales sont moins mimétiques, mais une petite tache orange caractéristique

renforce la tromperie. Quand le papillon nocturne est au repos, un prédateur potentiel voit la tache orange sur l'extrémité postérieure (et inférieure) du corps. Au contraire, la tache n'apparaît sur le papillon de jour que lorsqu'il replie ses deux ailes : les deux taches orange recouvrent alors l'extrémité du corps, qui prend la même apparence que celle du papillon de nuit.

anneaux mimétiques caractéristiques, constitués de centaines d'espèces réparties dans des dizaines de genres. Généralement, on ne trouve pas d'espèces d'un continent présentant un patron similaire à celui des insectes mimétiques d'un autre continent.

La plupart des recherches expérimentales faites sur le mimétisme confirme la réalité du phénomène à condition que les expériences soient rigoureuses et que l'on tienne compte du fait que tous les oiseaux n'ont pas les mêmes capacités d'apprentissage. Ainsi, dans une de ces expériences, on présente le monarque, *Danaus plexippus*, papillon orangé au goût désagréable, à des oiseaux sauvages ou à des oiseaux élevés en cage. Le monarque est rejeté par les oiseaux dès le premier essai. Quand l'oiseau mange le papillon, il est généralement pris de nausées, symptômes provoqués par une molécule (un glycoside) fabriquée

par les plantes dont se nourrissent les chenilles de ce papillon. Quand ces chenilles sont élevées sur des choux (inoffensifs), les papillons adultes sont dévorés sans hésitation par des geais, dits « naïfs », élevés en captivité, et qui n'ont ainsi aucune expérience préalable. En revanche, quand des monarques sauvages, dont les chenilles se nourrissent de plantes toxiques, sont données à ces mêmes geais naïfs, ces derniers apprennent très vite à les rejeter. Inversement, les vice-rois, *Limenitis archippus*, qui imitent les monarques, mais dont le goût n'est pas désagréable, sont généralement ingérés par les oiseaux naïfs, tandis qu'ils sont systématiquement refusés par les oiseaux sauvages, qui les confondent avec les monarques.

Le rôle de la couleur dans la protection des mimes ne fait aucun doute : les oiseaux sauvages délaissent les monarques, par exemple, rien qu'en les

voyant. Dans le cas, peu fréquent, où un monarque est happé par un oiseau, celui-ci le rejette immédiatement, et le papillon, muni d'une cuticule robuste, s'envole sain et sauf. La robustesse des téguments et la visibilité des couleurs sont deux caractéristiques systématiques des papillons vénéneux, qui jouissent d'une triple protection : leur goût, leur robustesse et leurs couleurs dites aposématiques qui avertissent le prédateur d'un danger.

Les composantes génétiques du mimétisme

Diverses observations, d'ordre systématique ou génétique, éclairent les mécanismes mis en jeu. Toutes les espèces ne sont pas mimétiques : si l'on trouve des mimes dans toutes les familles de rhopalocères et dans certaines familles d'hétérocères, seuls certains genres de ces familles com-

Les stratégies de protection

Le camouflage



Certains papillons sont protégés parce qu'ils se confondent avec leur environnement. C'est le cas de *Kallima inachus* (un Nymphalidé d'Asie) dont le verso des ailes ressemble à des feuilles mortes ; certaines semblent même porter des traces de moisissures. Chez d'autres espèces, les ailes sont couvertes de lignes brisées qui rompent le

contour de la silhouette de l'insecte et le rendent moins visible. Les couleurs de camouflage, dites cryptiques, sont toujours situées sur la face des ailes visible au repos, c'est-à-dire sur la face dorsale (recto) pour les papillons de nuit et sur la face ventrale (verso) chez les papillons de jour, dont les ailes se ferment comme les pages d'un livre.

Les leurre

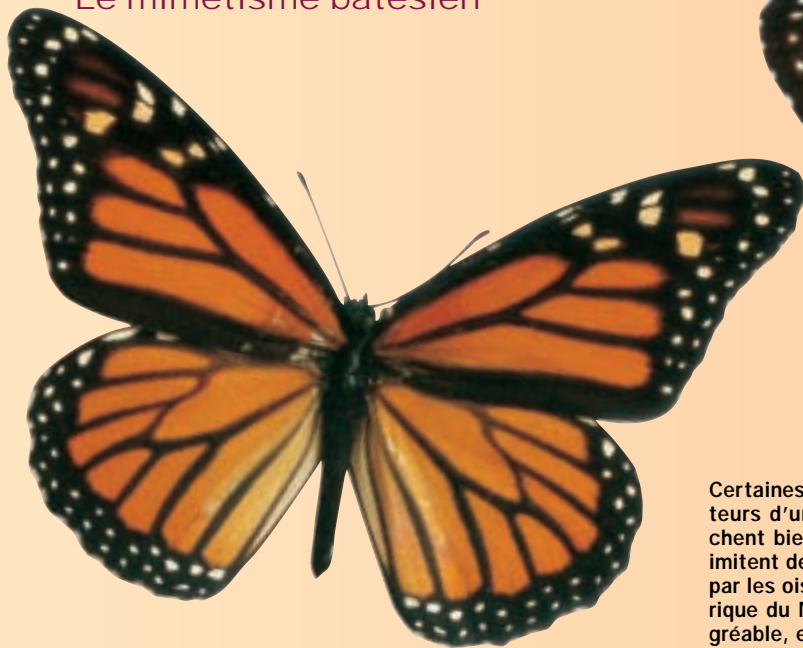
Divers motifs ont un rôle dissuasif ou offensif. C'est le cas des ocelles, des sortes d'yeux localisés sur le verso des ailes postérieures de l'espèce *Caligo*, par exemple. Chez de nombreux papillons de nuit, les ocelles sont recouvertes, au repos, par les ailes antérieures. Lorsqu'un oiseau insectivore s'approche d'un papillon pourvu d'ocelles, ce dernier écarte ses ailes antérieures, dévoilant brusquement les ocelles des ailes postérieures : effrayé, l'oiseau s'envole.

Quand on parvient à effacer expérimentalement les ocelles, les oiseaux dévorent le papillon. Au contraire, quand on projette des images d'ocelles de part et d'autre d'un inoffensif ver de farine prêt à être gobé, l'oiseau s'envole. La projection d'autres images, telles que des croix ou des traits parallèles, n'a aucun effet. Les ocelles protègent les papillons et certaines chenilles contre les oiseaux prédateurs.

Les papillons utilisent aussi des leurre qui trompent les oiseaux. Ainsi les *Thecla*, des papillons d'Amérique du Sud, portent-ils à l'extrémité de leurs ailes postérieures de petites ocelles et des « queues » qui, de loin, ressemblent à des yeux et à des antennes. Cette supercherie sauve la vie à bien des papillons : l'oiseau attaque cette fausse tête qui lui reste dans le bec, tandis que le *Thecla* s'envole, ne laissant à son agresseur qu'un bout d'aile.



Le mimétisme batésien



Certaines couleurs, dites aposématiques, qui avertissent les prédateurs d'un danger, souvent des rouges ou des orange qui se détachent bien sur le fond noir des ailes. Les papillons comestibles qui imitent des papillons toxiques très colorés sont facilement reconnus par les oiseaux prédateurs, qui les évitent. Ainsi le monarque d'Amérique du Nord, *Danaus plexippus* (à gauche), dont le goût est désagréable, est imité par le vice roi, *Limenitis archippus* (à droite).

Le mimétisme müllérien



L'espèce *Heliconius melpomene cythera* (à gauche) et l'espèce *Heliconius erato cyrbia* (à droite), toutes deux toxiques, présentent un mimétisme müllérien. Souvent, les formes homologues qui volent de concert dans les mêmes régions présentent aussi un mimétisme de comportement : les mimes volent de la même façon que leurs modèles et au milieu d'eux.

Le mimétisme entre classes



Le mimétisme batésien ne se cantonne pas aux insectes d'une même classe. Ici, un papillon européen inoffensif, la sésie apiforme (à gauche) imite un frelon venimeux (à droite). L'alternance de bandes jaunes et noires est un modèle de coloration contrastée, visible de loin par les oiseaux. Cette couleur qui sert d'avertissement est partagée par de nombreux insectes : des mouches, des coléoptères et des papillons.



4. LE MIMÉTISME DÉPEND DU SEXE : dans certaines espèces, seule la femelle est mimétique, ce qui est suffisant pour garantir la survie des espèces : le mâle s'accouple, dissémine ses gènes. Ensuite sa protection n'est plus nécessaire, tandis que la femelle, plus vulnérable, doit avoir une longévité suffisante pour assurer la maturation et la ponte des œufs. La femelle de l'espèce *Heraclides torquatus*, comestible (en haut, colonne de gauche) imite la femelle de l'espèce *Parides sesostris*, toxique (en haut, colonne de droite). Les mâles (en bas) ne sont pas mimétiques.

portent des espèces mimétiques, lesquelles imitent souvent plusieurs modèles distincts. Ces espèces mimétiques, polymorphes, présentent des formes très variées imitant divers modèles. Ainsi, la capacité d'imitation semble limitée à des espèces et à des genres caractérisés par une grande variabilité génétique. Il n'est pas interdit de penser qu'il existe chez ces papillons des transposons (ou gènes «sauteurs»), analogues à ceux qui ont été mis en évidence chez les bactéries ou chez la drosophile.

Ces gènes ou groupes de gènes ont la capacité de se délocaliser dans le génome, et selon leur position, ils s'expriment ou non, activent ou inhibent l'expression d'autres gènes situés à proximité. Ces gènes sauteurs augmentent notablement la variabilité génétique. De plus, divers types de stress environnementaux, tels des modifications du milieu de culture ou de la température semblent déclencher le mouvement d'éléments transposables dans le génome, augmentant la fréquence de certaines mutations. De surcroît, certains de ces mécanismes dépendent du sexe : chez la drosophile, par exemple, les taux de mutations aug-

mentent notablement au cours de l'accouplement de mâles sauvages ayant des éléments transposons avec des femelles domestiques qui n'en ont pas.

Ces phénomènes, que le généticien américain Christopher Wills qualifie de «processus de facilitation évolutionniste», sont capables d'augmenter le taux de mutations et d'activer des gènes cryptiques qui sont présents dans le génome, mais qui, avant la translocation des transposons ne sont pas exprimés. Ces mécanismes pourraient être responsables de la variabi-

lité génétique observée chez les papillons mimétiques et contribueraient tant à l'activation de gènes cryptiques qu'à la multiplication de formes nouvelles, la sélection éliminant les moins «performantes», celles qui protègent le moins bien l'espèce, c'est-à-dire les moins mimétiques.

Certains papillons mimétiques ne se contentent pas d'avoir le même aspect que l'espèce qu'ils imitent, ils en adoptent aussi les comportements, tels leurs types de vol, leurs habitudes de voler dans des lieux ensoleillés ou ombragés : ainsi, deux formes mimétiques d'*Hypolimnas dubius*, émergent de leur chrysalide au même moment de la journée que leurs deux modèles respectifs, *Amauris niavus*, et *Amauris tartarea*. L'étude génétique de ces lépidoptères suggère qu'il existerait un supergène regroupant les gènes du comportement et les gènes de la couleur : lors de croisements entre ces formes, les facteurs de coloration et de comportements seraient transmis simultanément. Si la simultanéité de l'expression de ces gènes n'était pas respectée, les mimes risqueraient d'éclore avant les modèles : ils seraient alors dévorés par les oiseaux qui, faute d'avoir goûté aux modèles empoisonnés, n'auraient pas fait l'apprentissage qui assure la survie des mimes.

Les papillons sont une excellente illustration de la biodiversité et un modèle de choix pour l'étude du mimétisme. Toutefois, le mimétisme n'est qu'un des éléments de la survie des espèces, soumises aussi aux équilibres démographiques et aux facteurs écologiques locaux. L'étude de la biologie des papillons pourrait donc être un terrain fédérateur idéal pour favoriser l'évolution... des concepts évolutionnistes.

Jean-Louis FISCHER, enseignant à l'Université Paris 8, est chercheur au Centre Alexandre Koyré d'histoire des sciences et des techniques (EHES-CNRS-MNHN). Jean-Georges HENROTTE, physiologiste et généticien, est directeur de recherches honoraire au CNRS.

W. WICKLER, *Le mimétisme animal et végétal*, Hachette, 1968.

G. BERNARDI, J. PIERRE, NGUYEN THI YONG, *Le polymorphisme et le mimétisme de Papilio dardanus Brown* (Lepidoptera Papilionidæ), in *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, vol. 90, pp. 1116-1158, 1985.

C. WILLS, *La sagesse des gènes*, Champs Flammarion, 1991.

H. TYLER, K. BROWN, K. WILSON, *Swallowtail Butterflies of the Americas*, éditions Scientific Publishers, 1994.

G. PASTEUR, *Biologie et mimétismes*, éditions Nathan, 1995.

C. CLARKE et al., *Mimicry and other Controversial Topics in East African Lepidoptera*, in *J. East Afric. Nat. Hist.*, vol. 84, pp. 3-19, 1995.

M. BOULARD, *Mimétisme*, in *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, sous la direction de P. Tort, PUF, pp. 2961-2986, 1996.