



Serres d'élevages d'*Heliconius*, appartenant au STRI, sur le site de Gamboa au Panama.

Ci-dessous, Accouplement, en cage d'élevage, des deux formes de l'espèce *Heliconius hecale* dans le but d'obtenir des individus métis - Clichés B. Gilles

Les *Heliconius* Par Benoît Gilles

un modèle d'excellence pour l'étude de la spéciation écologique

Les forêts tropicales du continent américain abritent de nombreuses espèces de papillons Héliconiinés. Parmi eux, faciles à observer et à élever, les *Heliconius* ont de nombreuses particularités morphologiques et physiologiques qui les rendent particulièrement intéressants aux yeux des généticiens évolutionnistes. Ceux-ci étudient notamment les conditions de la spéciation écologique en se basant sur la variabilité morphologique et sur un très fréquent mimétisme inter- et intra-spécifique.

Des ailes antérieures très larges, des yeux globuleux, des antennes proportionnellement plus longues que chez d'autres familles, ainsi qu'une parure d'avertissement richement bariolée rendent les *Heliconius* (Lép. Nymphalidés Héliconiinés¹) très populaires chez les entomologistes. Ces papillons s'observent dans toute une zone intertropical

¹ Sous-famille souvent érigée au rang de famille : les Héliconiidés. L'autre genre bien connu et bien représenté est *Cethosia* (Sud-Est asiatique).

cale américaine, et même au-delà, puisqu'on en trouve jusque dans le Sud des États-Unis. Ils occupent des habitats très divers, de la côte à 2 800 m d'altitude. C'est au Pérou qu'existe la plus forte diversité en espèces.

■ LES PAPILLONS

Les imagos des *Heliconius* vivent plusieurs mois (jusqu'à neuf en élevage) et ne s'éloignent pas beaucoup de leur lieu de naissance. Ils





Adulte d'*Heliconius hecale* s'alimentant de pollen récolté sur sa trompe - Cliché B. Gilles

ont la capacité d'utiliser les acides aminés présents dans le pollen en complément de ceux présents dans le nectar pour leurs besoins nutritionnels. C'est le seul cas de comportement actif et fortement spécialisé de recherche de pollen qui a été démontré.

Lorsque le papillon plonge sa trompe (proboscis) dans la fleur afin d'y absorber le nectar, le pollen s'y colle et, au gré des visites successives, il se forme un amas le long de la trompe. Le mouvement de friction imprimé aux deux mandibules allongées qui la constituent et l'apport de salive permettent la digestion partielle du pollen et son absorption sous forme liquide. Les principales plantes exploitées sont des Cucurbitacées (genres *Psiguria* et *Gurania*), mais également des Rubiacées (genre *Psychotria* et *Palicourea*) ou encore des Verbenacées telles que *Lantana camara*, dont les papillons sont les principaux pollinisateurs. Il existe des relations de spécificité entre les

adultes et leurs plantes nourricières analogues à celles décrites pour les chenilles. Les *Psiguria* et les *Gurania* offrent du pollen en perma-

La toxicité des *Heliconius*

Les passiflores contiennent des toxines appelées cyanoglucides qui les protègent des attaques des insectes et autres herbivores.

En assimilant ces molécules, les chenilles des *Heliconius* les détournent à leur avantage, devenant elles-mêmes toxiques pour leurs prédateurs. Comme pour les plantes, les concentrations sont variables selon les parties du corps. La plus forte concentration en toxines se retrouve dans le thorax de l'adulte, suivi par la tête, les ailes et enfin par l'abdomen.

Pour le prédateur, les cyanoglucides provoquent une réaction de dégoût, voire le vomissement. Lors de mauvaises rencontres répétées, le prédateur « apprend » à reconnaître l'insecte à éviter. De ce fait, les individus présentant une ressemblance plus ou moins grande avec le modèle « appris » échappent par la suite à la prédation. Ainsi, avec le temps, la sélection retient uniquement les individus d'un certain type de coloration. Tout individu différant de ce modèle n'est pas reconnu comme dangereux et est donc attaqué. Ce principe est connu sous le nom de la fréquence-dépendance.

nence, et il a été démontré que les *Heliconius* visitent régulièrement chaque jour les mêmes plantes et les mêmes fleurs à l'intérieur de leur aire. Quand les fleurs sont localement rares, les papillons n'en visitent qu'une, ou un petit nombre, dont ils mémorisent l'emplacement et qu'ils fréquentent plus souvent. Grâce à leur très bonne vision, ils sont capables de retrouver de très petites fleurs telles que celles de *Psiguria*, perdues dans l'océan de verdure. Ces habitudes de fréquentations florales facilitent les observations et les *Heliconius* ont ainsi servi à de nombreuses études de biologie des populations et d'écologie des communautés. Il est aussi remarquable d'observer, chez certains *Heliconius*, plusieurs individus – d'une ou occasionnellement deux espèces – revenir pour s'agréger tous les soirs au même endroit afin d'y passer la nuit. On ignore quel avantage ce comportement leur confère.

Les femelles émettent des phéromones sexuelles dès leur sortie de la chrysalide. Chez certaines espèces (du groupe d'*H. erato* et de *H. sara*), les mâles émergent avant les femelles (protandrie) dont ils repèrent les chrysalides en inspectant les plantes-hôtes. Plusieurs mâles peuvent ainsi se poster à proximité de la chrysalide femelle et attendre son émergence. Leur présence et leurs tentatives d'accouplement multiples peuvent provoquer sa chute, voire sa mort. À l'issue de l'accouplement, la femelle ayant reçu le spermatophore² du mâle, celui-ci libère des phéromones « anti-aphrodisiaques » qui empêchent les autres mâles de venir la solliciter. Cependant, la plupart du temps, une femelle s'accouple plusieurs fois.

Les nutriments issus du pollen contribuent à la maturation des ovocytes. Le spermatophore, quant à lui, est utilisé pour réaliser des fécondations successives. Combinés à une longue espérance de vie, ces facteurs permettent à la femelle de

2. Capsule ou masse créée par les mâles de nombreux animaux, invertébrés comme les arachnides ou les insectes, ou vertébrés comme les tritons, et qui contient des spermatozoïdes. Elle est entièrement transférée au pore génital femelle lors de l'accouplement.

3. *Passion flower butterflies* en anglais.

4. Par exemple, *Heliconius doris* est fortement lié à l'espèce *Passiflora ambigua* tandis que *H. hecale* peut se développer sur plusieurs espèces comme *P. vitifolia* ou encore *P. auriculata*.



Ponte groupée d'*Heliconius hecale* en élevage - Cliché B. Gilles

Qui s'y frotte...

Les chenilles présentent toutes les mêmes caractéristiques : une paire d'épines par segment, dont deux plus grandes sur la capsule céphalique, urticantes chez certaines espèces. Les couleurs et la taille des épines diffèrent d'une espèce à l'autre.

Suivant les espèces, les chenilles sont grégaires ou solitaires. Dans le premier cas, les épines sont de plus petite taille que chez les espèces solitaires, plus soumises à la prédation.

Les chrysalides sont munies d'épines et d'expansions foliacées chez les *Heliconius* dits « avancés » et en sont dépourvues chez les « primitifs ». Ces piquants constituent probablement un mode de camouflage.

pondre en moyenne 10 œufs par jour pendant plusieurs semaines chez les espèces les plus prolifiques. Mais la plupart des *Heliconius* ne pondent qu'un ou 2 œufs par jour, cette ponte quotidienne réduite s'étalant sur plusieurs mois, une performance supérieure à celle observée chez la plupart des autres papillons.

LES CHENILLES

Au stade larvaire, les *Heliconius* sont inféodés aux fleurs de la passion (Passifloracées)³, famille comptant le fruit de la passion. Certains sont liés à un groupe de passiflores alors que d'autres sont étroitement dépendants d'une seule espèce⁴. Cependant, lorsque les chenilles peuvent se développer aux dépens de passiflores variées, dans un même lieu, les femelles de chacune des espèces présentes pondent sur des essences différentes, limitant de ce fait la concurrence interspécifique en se « partageant » les ressources. Les femelles évitent de pondre sur des plantes où des œufs sont déjà présents. Ce comportement a pu provoquer l'adaptation de certaines espèces de plantes hôtes, qui produisent de petites expansions dont certaines imitent à la perfection les œufs d'*Heliconius*, inhibant ainsi les pontes.

Selon l'espèce, les œufs sont pondus isolément ou en groupe. La présence de nectaires – glandes sécré-



Chenille mature d'*Heliconius hecale*
Cliché B. Gilles



Chenille mature d'*Heliconius melpomene*
Cliché B. Méry



Chenille mature d'*Heliconius erato*
Cliché B. Méry

tant un liquide nutritif sucré – à la base des feuilles des passiflores ou sur leur périphérie, attire un grand nombre de fourmis. En retour, celles-ci protègent la plante nourricière



De gauche à droite : chrysalide d'*Heliconius hecale* (Cliché B. Gilles), chrysalides d'*Heliconius melpomene* et de *Dryadula phaetusa* (Clichés B. Méry)



Heliconius melpomene et *Heliconius erato*
(Costa Rica) - Clichés B. Méry

contre les attaques en éliminant notamment les œufs et les jeunes larves d'*Heliconius*. Afin d'échapper à cette prédation, les œufs sont généralement déposés individuellement à l'apex des tiges et des vrilles de la plante, voire, selon les espèces, sur la face supérieure ou inférieure des feuilles. Malgré cela, la prédation reste importante. L'œuf éclot au bout de quelques jours et les chenilles nouveau-nées s'attaquent d'abord aux jeunes organes de la plante (feuilles, tiges, vrilles) qui sont plus tendres. Au dernier stade, les chenilles peuvent consommer plusieurs feuilles âgées par jour et donc défolier assez rapidement une tige entière de leur plante hôte. Elles se tiennent toujours sous les feuilles, à l'abri des intempéries et hors de vue des prédateurs.

Le développement de la larve dure deux semaines et comporte 5 stades. L'adulte apparaît 8 jours après la formation de la chrysalide. Ces durées varient en fonction des facteurs météorologiques (humidité, température), de la quantité et de la qualité de la nourriture disponible, mais il s'écoule en général un mois environ de l'œuf à l'appari-

tion de l'adulte pour les espèces au développement le plus rapide.

■ COLORATION ALAIRE : UN MODÈLE D'ÉTUDES GÉNÉTIQUES

Les *Heliconius* sont connus pour leur coloration alaire d'avertissement et leurs associations mimétiques dites mullériennes⁵ : des espèces génétiquement proches divergent totalement par leur coloration alors que d'autres, moins apparentées, sont quasiment identiques. La radiation évolutive et adaptative qu'a subie ce genre au cours de son évolution a permis l'émergence d'une gamme variée de formes différentes au sein de chaque espèce et entre les espèces. Par ailleurs, le déterminisme des couleurs est contrôlé par des séquences génétiques spécifiques et connues. L'étude de ces insectes permet donc l'étude et la description des mécanismes et des processus mis en jeu au cours de l'évolution, aux niveaux génétique, comportemental et morphologique, aboutissant à l'émergence d'adaptations différentes entre des populations distinctes. En mettant en relation les variations morphologiques présentes chez des populations naturelles et les variations qui existent au niveau moléculaire, on peut donc comprendre l'apparition de nouvelles espèces : c'est l'étude de la spéciation écologique.

L'exemple le plus représentatif est le mimétisme quasi-exact entre *Heliconius erato* et *H. melpomene*. Ils sont d'apparence presque identique dans une région donnée : les variations locales sont les mêmes pour les deux espèces. Les variations de coloration sont des réarrangements de taches rouges et jaunes sur un fond noir. Au sein d'une même espèce, les différentes formes alaires sont séparées les unes des autres par des zones étroites de métissa-

5. Imitation réciproque au sein d'un groupe d'espèces non comestibles ou simplement désagréables (vomitives par exemple). L'apprentissage du prédateur est accéléré par la ressemblance (il apprend à éviter les proies nocives qui se ressemblent). C'est une forme de convergence évolutive.

ge. Les croisements entre les deux formes principales donnent des métis féconds aussi bien entre eux qu'avec les formes parentes. Il en résulte une grande variété d'arrangements de couleurs et de dessins. Ces descendants, de colorations différentes des deux populations parentes, sont donc contre-sélectionnés (n'ayant pas l'avantage que confère la ressemblance à une forme déterminée, ils subissent une force de prédation plus importante et sont éliminés de la population) contrairement aux formes parentes, de part et d'autre de ces zones, qui sont protégées par leur coloration stable issue de la sélection.



De haut en bas : *Heliconius ismenius*, *Melinaea ethra* et *Tithorea tarricina* (Costa Rica)
Clichés B. Méry

En revanche, *Heliconius numata*, fortement apparenté à *H. melpomene*, arbore des patrons très différents, dits tigrés ou « silvaniformes », composés de taches et de rayures noires sur un fond orange et jaune. En plus d'être géographiquement variable, *H. numata* présente la particularité d'être assez polymorphe⁶ au sein de chacune de ses populations. Plusieurs morphes coexistent dans chaque localité, chacun étant le mime presque exact d'une espèce distincte du genre *Melinaea* (Nymphalidés : Ithomiinés) présente localement (voir figure 1). De nombreuses autres espèces d'Ithomiinés et de Danainés (Nymphalidés), ainsi que certains Arctiidés, participent au mimétisme müllérien avec *Melinaea* et *H. numata*, avec toutefois des degrés variables de ressemblance.

Quelques laboratoires, dont une équipe du Muséum national d'histoire naturelle de Paris (MNHN), travaillent aujourd'hui sur ce modèle dans le but d'étudier et de découvrir les mécanismes des changements génétiques à l'origine de l'adaptation biologique. Les recherches visent à comprendre comment la sélection naturelle affecte



Un dispositif utilisé pour nourrir les papillons à partir d'un mélange d'eau, de sucre et de pollen dilué. L'élevage des est aisé sous serre dès lors qu'on respecte les conditions de température et d'hygrométrie, leurs plantes-hôtes ayant une croissance rapide et demandant peu d'entretien. À l'état adulte, il est facile de les capturer à la main et de les marquer.

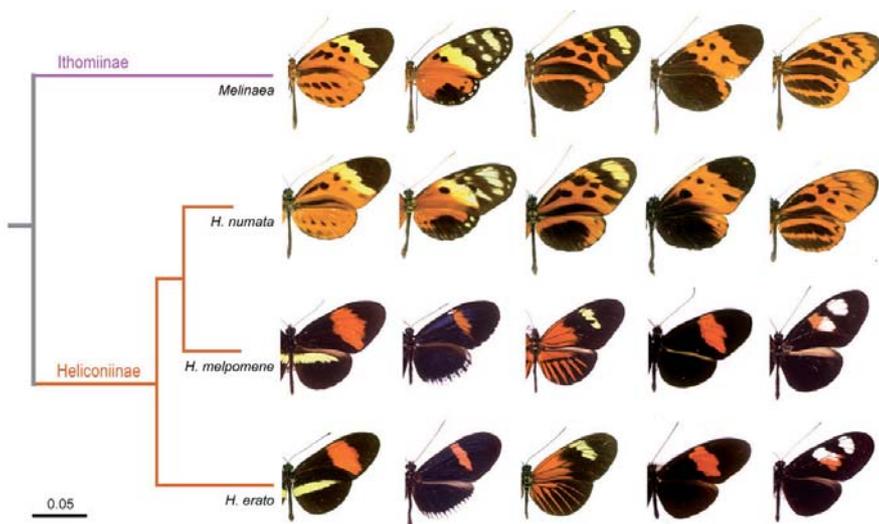
l'organisation du génome, quelles sont les modifications de l'architecture génétique qui permettent l'apparition d'une gamme de variations des couleurs aboutissant à des convergences de formes. L'objectif est de comprendre comment a pu se mettre en place, de façon stable, par la sélection, un mimétisme entre autant d'espèces aussi diverses. Pour cela, il est nécessaire de découvrir les parties du génome qui contrôlent l'organisation des couleurs, et d'en connaître la localisation. La méthode utilisée consiste,

tout d'abord, à réaliser des croisements de type mendélien⁷ entre des formes différentes puis à analyser, par cartographie génétique, l'architecture et les particularités des génomes.

C'est au printemps 2009 qu'il m'a été possible de conduire des études au *Smithsonian Tropical Research Institut* (STRI) du Panama sur *Heliconius hecale*, en collaboration avec le MNHN. Cette espèce est représentée par deux formes distinctes (l'une noire, l'autre orange). Ayant dans un premier temps produit des métis entre ces formes, il a été possible d'obtenir une descendance entre ces métis et les parents (croisements en retour). Les individus sont tous issus d'élevages d'*Heliconius* provenant des installations récemment mises en place par un groupe de chercheurs du STRI (cages de vol, production des plantes hôtes, assistance technique). L'architecture génétique des individus obtenus est en cours d'analyse au MNHN : une affaire à suivre ! ■

6. Qui peut se présenter sous différentes formes.

7. Principes sur lesquels repose la théorie de la transmission héréditaire des caractères physiques, énoncés en 1866 par le moine et botaniste Gregor Johann Mendel.



Convergence et divergence mimétique chez les *Heliconius*. Cette phylogénie très simplifiée montre la convergence entre les races géographiques de *H. erato* et *H. melpomene* (rangées du bas). © Mathieu Joron, in : Joron M, et al. (2006) A conserved supergene locus controls colour pattern diversity in *Heliconius* butterflies. PLoS Biology: 4(10): e303. DOI: 10.1371/journal.pbio.0040303

Benoît Gilles a réalisé son master recherche en « Biologie, Evolution et Contrôle des populations » option Entomologie à l'université de Tours. Il travaille actuellement dans l'UMR7205/CNRS : « Origine, structure et évolution de la biodiversité » du MNHN. Courriel : benoit_gilles@hotmail.fr