

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'Amazone : 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 : *butterfly*, 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 ideoides* (en bas) : ce mimétisme le protège des prédateurs.



Bernard Henri/Collection J.-G. Hennot

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 agathyrus* (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, *Limnitis 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-