



# ANTENOR

Études de Lépidoptérologie Tropicale  
Tropical Lepidopterology Studies



ALEXANOR

# ANTENOR

Périodique édité par Alexanor  
Journal published by Alexanor

Directeur : Gérard Chr. LUQUET

Trésorier : Xavier LESIEUR

Comité de rédaction : Barry GOATER (supervision des textes en anglais), Christian JACQUARD (réalisation de la maquette), Xavier LESIEUR, Antoine LÉVÊQUE et Gérard Chr. LUQUET.

Comité de lecture : Michel LAGUERRE, Rodolphe ROUGERIE et Benoît VINCENT.

---

## Abonnement 2018 / Subscription 2018

(deux fascicules / two issues)

France : 47 € Europe and world : 50 €

Et pour le soutien au lancement de cette nouvelle revue...

**l'abonnement bienfaiteur (benefactor subscription) :**

**50 € ou plus / or more**

Les règlements par chèque doivent être libellés à l'ordre d'Alexanor  
et adressés à Alexanor,

M. Gérard LUQUET, Entomologie, C. P. 50, 45, rue Buffon, F-75005 Paris.

Les règlements par virement doivent utiliser  
les coordonnées bancaires suivantes /  
**the payment must use the following bank details :**

IBAN							
Compte	FR72	2004	1000	0117	4760	9F02	064
BIC	PSSTFRPPPAR						
Domiciliation	La Banque Postale Centre financier de Paris						
Titulaire du compte	Alexanor, Revue des Lépidoptéristes français						
Numéro de TVA intracommunautaire : FR8838927108100017							

**Nouveau** : il est possible de régler par **PayPal** à l'adresse suivante : [alexanor.rfl@gmail.com](mailto:alexanor.rfl@gmail.com)

L'abonnement annuel, qui donne droit aux deux fascicules, de 80 pages minimum chacun, de l'année civile, est dû en début de chaque année ; le réabonnement s'effectue par tacite reconduction / the annual subscription, for two issues of 80 pages minimum each by calendar year, is due at the beginning of each year; the subscription renewal is by tacit agreement.

Pour nous joindre par courriel : [ANTENOR.TLS@orange.fr](mailto:ANTENOR.TLS@orange.fr)

---

### Photographie de couverture

*Agapema dyari* ♂, États-Unis, Nouveau-Mexique, 12 miles à l'est de Roswell, comté de Chaves, route 380, *ex pupa*, octobre 2005. © D. Herbin.

# La diversité des populations de *Morpho helenor* (Cramer, 1776) au Panama

(Lepidoptera Nymphalidae Satyrinae Morphini)

Patrick BLANDIN

Muséum National d'Histoire Naturelle, Entomologie, 57, rue Cuvier, 75230 Paris cedex 05, France, <patrick.blandin@yahoo.fr >.

## Résumé

*Morpho helenor* (Cramer, 1776) est particulièrement diversifié au Panama, mais le statut des nombreuses formes décrites a donné lieu à des interprétations taxinomiques divergentes. À partir d'une définition des principaux phénotypes et de leur distribution géographique, la délimitation et la dénomination des sous-espèces sont clarifiées, notamment dans le cas de la sous-espèce *veragua* Le Moulton & Réal, 1962, qui avait été décrite d'après un seul mâle sans origine géographique précise. Au total, six sous-espèces sont distinguées, dont quatre endémiques. Cette forte diversité pourrait être en partie liée à des adaptations à des milieux différents, notamment aux forêts ombrophiles et aux forêts semi-décidues. Elle pourrait aussi résulter de phénomènes cycliques de contraction-expansion des écosystèmes forestiers. Des échantillonnages géographiquement bien répartis pourraient contribuer à une meilleure compréhension de la diversification de *M. helenor* et à l'élaboration d'une stratégie de conservation innovante, prenant en compte la diversité intraspécifique, parfois cryptique, d'espèces communes à vaste répartition.

## Abstract

### The diversity of *Morpho helenor* (Cramer, 1776) populations in Panama

*Morpho helenor* (Cramer, 1776) is highly diversified in Panama. Many taxa have been described, and divergent classifications have been proposed. Based on the definition of most important phenotypes, and the study of their geographical distribution, a delimitation of six subspecies is proposed, of which four are endemic. The subspecies *veragua* Le Moulton & Réal, 1962, that had been created for a single male without precise geographical origin, is confirmed. The relationships between the taxa *narcissus* Staudinger, 1887, *zonaras* Fruhstorfer, 1912, and *faustina* Rousseau-Decelle, 1935, are discussed. The name *zonaras* had been created for a male labelled from "Colombia", but it is fairly certain that it was collected in the Veraguas or Herrera Provinces, where highly polymorphic populations include similar specimens. Because the holotype of *faustina*, collected in Veraguas, also presents a phenotype observed in these populations, *faustina* must be considered as a junior synonym of *zonaras*. The name *narcissus* has been created for specimens from the Chiriqui Province, where populations are less polymorphic, and its use should be restricted to such populations, that also exist in the Veraguas Province. The Costa Rican subspecies *limpida* Butler, 1872, is present in a limited area, at rather high elevations, in the north-west of Chiriqui. The name *taboga* Le Moulton & Réal, 1962, created for one male collected in the Taboga Island, can be used for populations distributed in the central part of the country, where the males have a similar habitus. The easternmost populations, in the Darién Province, are supposed to belong to the Colombian subspecies *peleides* Kollar, 1850. Hypotheses that may contribute to explain this remarkable diversity are discussed. It is likely that the divergence of *narcissus* and *zonaras* from other subspecies is associated to an adaptation to the semi-deciduous forests of the dry Pacific side of western Panama, but there is no ecological argument to explain the divergence between *narcissus* and *zonaras*. On the Caribbean side of the mountains, *veragua* is associated to lowland and montane rainforests, while *taboga* populations, throughout central Panama, are more probably associated to semi-deciduous forests. Also limited data do not allow any conclusion for *peleides* populations. Thus, there are some arguments in favour of an ecologically driven diversification. Contracting and expanding processes of rainforests and, reciprocally, of dry habitats, driven by climatic cycles, may also have played a role in the genetic divergence of repeatedly isolated populations. Thus, *Morpho helenor* could be a relevant model to test these hypotheses, and may contribute to innovating conservation strategies focussing on the intraspecific, and sometime cryptic diversity of common, widespread species.

**Mots-clés.** — *Morpho helenor* – *limpida* – *narcissus* – *peleides* – *taboga* – *veragua* – *zonaras* – biogéographie – diversité – taxinomie – conservation – Panama.

**Keywords.** — *Morpho helenor* – *limpida* – *narcissus* – *peleides* – *taboga* – *veragua* – *zonaras*, biogeography – diversity – taxonomy – conservation – Panama.

## Abréviations

<b>AB</b>	Collection Alex Bic, Sahuarita, Arizona, U. S. A.
<b>AT</b>	Collection Albert Thurman, Phoenix, Arizona, U. S. A.
<b>GLC</b>	Collection Gilles Le Chapelain, Aix-les-Bains, France.
<b>MNHN</b>	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
<b>MUSM</b>	Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Pérou.
<b>NHM</b>	Natural History Museum, Londres, Royaume-Uni.
<b>PJ</b>	Collection Peter Johnson, San Juan Capistrano, California, U. S. A.
<b>USNM</b>	Smithsonian Institution, including the United States National Museum of Natural History, Washington D. C., U. S. A.

## Introduction

L'espèce *Morpho helenor* (Cramer, 1776), répandue du nord de l'Argentine au Mexique, est la plus diversifiée au sein du genre *Morpho* (LAMAS, 2004 ; BLANDIN, 2007a, b). Les populations qui se répartissent du Mexique au Panama forment un ensemble particulièrement complexe. LE MOULT & RÉAL (1962-1963) y avaient distingué cinq espèces et, parmi elles, *M. hyacinthus* Butler, 1866, ne comprenait pas moins de onze sous-espèces. LE MOULT & RÉAL décrivent notamment, sous le nom de *Morpho hyacinthus veragua*, un mâle provenant de la province de Veraguas au Panama. Considérant cette forme comme très originale, ils avancèrent qu'elle pourrait représenter une lignée distincte au sein de l'espèce *M. hyacinthus*. En revanche, LAMAS (2004) avait considéré *veragua* comme synonyme de *narcissus* Staudinger, 1887, en dépit de différences prononcées entre les holotypes.

En 2003, au Natural History Museum, j'avais constaté qu'outre l'holotype de *veragua*, la collection contenait deux autres mâles qui lui sont très semblables, également étiquetés « Veraguas ». Je disposais par ailleurs d'un mâle similaire provenant de la province de Bocas del Toro (MNHN, PBM 1682). Ces quatre mâles étant différents de l'holotype de *narcissus* et différant aussi des taxa géographiquement voisins — *taboga* Le Moul & Réal, 1962, du Panama, et *carillensis* Le Moul & Réal, 1962, du Costa Rica —, j'avais proposé d'exclure le taxon *veragua* de la synonymie de *M. helenor narcissus* et considéré qu'il s'agissait d'une sous-espèce probablement inféodée au versant Caraïbe de la cordillère axiale de l'ouest du Panama (BLANDIN, 2007a). Ultérieurement, j'ai pu étudier la collection de l'USNM, riche en spécimens d'Amérique Centrale, et y repérer plusieurs mâles susceptibles d'être attribués à *veragua*. Récemment, Gilles LE CHAPELAIN (Aix-les-Bains) m'a communiqué les photographies de trois mâles et d'une femelle de sa collection, également attribuables à *veragua*. Les étiquettes de ces spécimens mentionnant des origines géographiques précises, il devient possible de mieux évaluer le statut de ce taxon, par comparaison avec les taxa géographiquement proches. Mais ceux-ci sont-ils clairement définis ? Il est en fait nécessaire de faire le point sur l'ensemble, très diversifié, des populations panaméennes de *M. helenor*.

## Remarques méthodologiques

Ce travail s'appuie sur la collection du MNHN, sur les spécimens examinés et photographiés au NHM en 2003, au MUSM en 2005 et à l'USNM en 2007, ainsi que sur des photographies de spécimens de collections privées (AB, AT, GLC, PJ). Les photographies utilisées pour l'illustration ont été prises par plusieurs opérateurs, avec des conditions d'éclairage différentes, d'où des différences dans la brillance et l'extension apparente de la couleur bleue iridescente.

Des photographies de nombreux types sont consultables sur le site < [butterfliesofamerica.com](http://butterfliesofamerica.com) >.

Les coordonnées et les altitudes des localités ont été soit fournies par divers collecteurs, soit relevées sur les étiquettes, soit estimées sur *Google Earth*. De nombreux spécimens anciens, dont des types importants, sont malheureusement dépourvus de mentions référentes à des origines géographiques précises.

## Caractérisation des principaux phénotypes de *Morpho helenor* rencontrés au Panama

En raison d'importantes divergences entre les classifications de LAMAS (2004) et BLANDIN (2007a), il est préférable, dans un premier temps, de définir les différents phénotypes sans tenir compte des problèmes taxinomiques, puis de caractériser la composition des populations échantillonnées.

Chez les mâles (fig. 1), il existe sept phénotypes principaux :

- 'MA' : individus largement blancs ; ornementation ventrale visible par transparence, produisant un violet pâle à la base des ailes, ornementation marginale réduite ;
- 'MB' : bleu léger étendu, transparent ; marges brun clair fortement ornementées ;
- 'MC' : bleu soutenu ; ombre basale pourvue de reflets bleus plus ou moins étendus ; marges brun-noir à taches claires plus ou moins développées ;
- 'MD' : bandes bleues en position distale ; base des ailes brun chocolat ; marges assez fortement ornementées ;
- 'ME' : couleur bleue soutenue, avec des limites distales nettes ; ombres basales faibles ; marges brun-noir larges à ornementation réduite, en particulier aux ailes postérieures ; taches pupillaires costales des ailes antérieures non incluses dans le bleu ;
- 'MF' : couleur bleue — souvent nuancée de violet — plus étendue sur les ailes antérieures que chez 'ME', assez souvent moins étendue sur les ailes postérieures ; taches pupillaires costales des ailes antérieures incluses dans le bleu ; limites distales de la couleur bleue souvent diffuses ; marges brun sombre avec une ornementation marginale réduite, en particulier aux ailes postérieures ;
- 'MG' : couleur bleue vive, au moins aussi étendue que chez 'MF' aux ailes antérieures et davantage aux ailes postérieures ; marges brun-noir avec ornementation marginale réduite, en particulier aux ailes postérieures.

Chez les femelles (fig. 1), il existe un phénotype 'F1' correspondant à 'MA' ; on rencontre aussi des femelles ayant un phénotype similaire au phénotype 'MB'. Le phénotype 'F2' est relativement sombre, avec une couleur bleue peu intense et peu étendue ; les spécimens présentant ce phénotype proviennent de populations au sein desquelles le phénotype 'MC' domine chez les mâles. Les phénotypes 'F3', 'F4' et 'F5' correspondent respectivement aux phénotypes 'MD', 'ME' et 'MF'. Le phénotype 'F5' diffère nettement du phénotype 'F4', avec ses parties distales d'un brun plus clair. Le phénotype femelle (non représenté) correspondant au phénotype 'MG' en diffère par les marges brun-noir plus larges et par des taches pupillaires blanches plus ou moins visibles aux ailes antérieures.

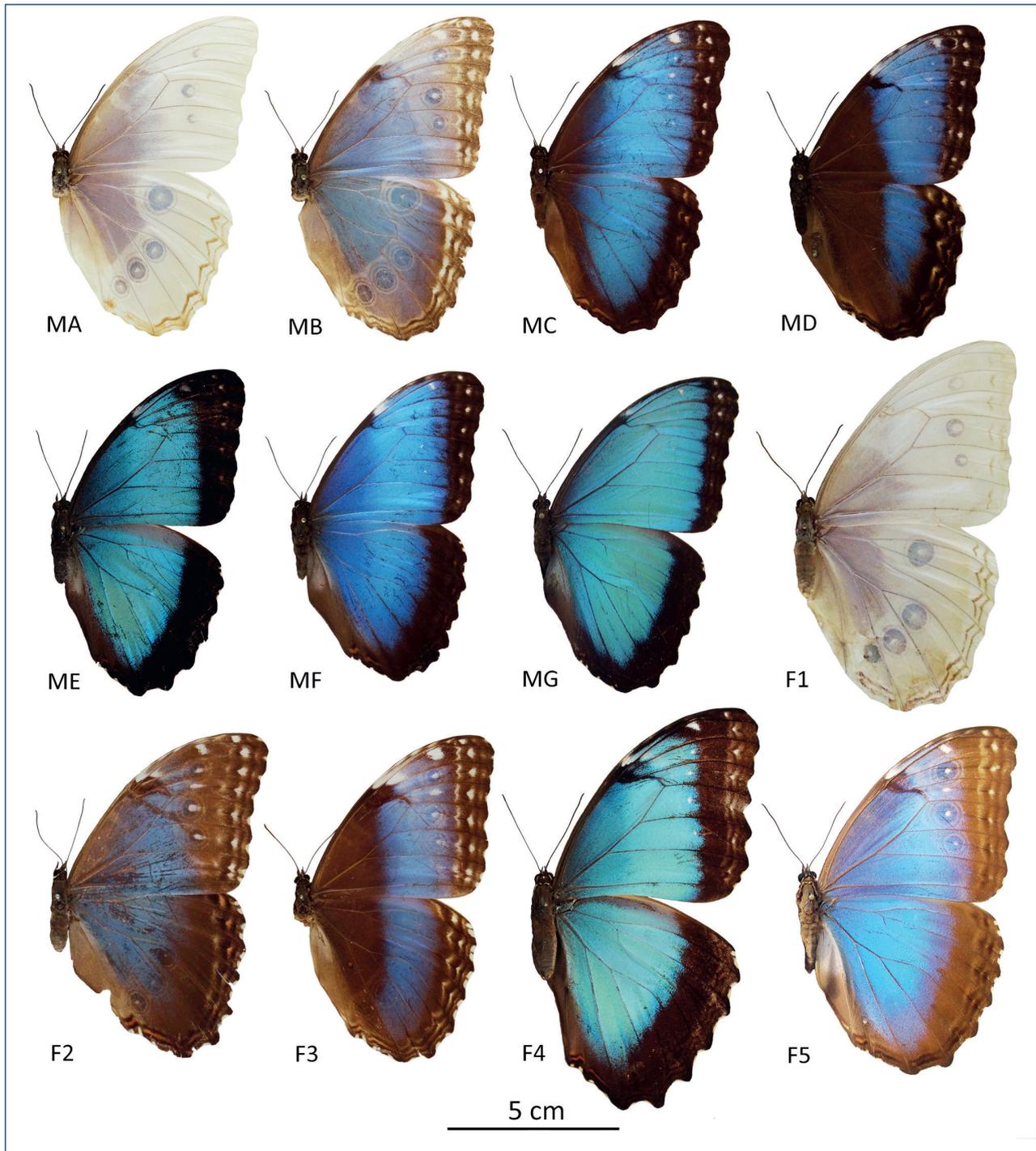


FIG. 1. — Phénotypes principaux existant dans les populations panaméennes de *M. helenor*. — Major phenotypes existing in Panamean populations of *M. helenor*.

– ‘MA’, ♂, région Soná-Tólica, Veraguas, 30-III-1986, Cl. MOINIER & C. CARTERON *leg.* (MNHN). – ‘MB’, ♂, région Soná-Tólica, Veraguas, III-1986, Cl. MOINIER & C. CARTERON *leg.* (MNHN). – ‘MC’, ♂, Chiriqui, Colombie, 1888, O. Staudinger (coll. Boulet, MNHN). – ‘MD’, ♂, Santa Clara, Chiriqui, 1 300-1 400 m, IV-1982, Cl. MOINIER & C. CARTERON *leg.* (MNHN). – ‘ME’, ♂, montagne NW de Santa Fé, Alto de Piedra, 900/1 000 m, Veraguas, 9-VI-2012 (GLC). – ‘MF’, ♂, El Valle, IX-1980, Cl. MOINIER & C. CARTERON *leg.* (MNHN). – ‘MG’, ♂, Cerro Pirre, Cana, 1 000 m, Darién, 31-I-1994, G. B SMALL junior *leg.* (MUSM). – ‘F1’, ♀, région Soná-Tólica, Veraguas, IV-1982, Cl. MOINIER & C. CARTERON *leg.* (MNHN). – ‘F2’, ♀, Chiriqui, Colombie, 1900, O. Staudinger (coll. Boulet, MNHN). – ‘F3’, ♀, Chiriqui, Colombie, 1988 (coll. Boulet, MNHN). – ‘F4’, ♀, région de Santa Fé, Alto de Piedra, 800 m, Veraguas, 19-X-2013 (GLC). – ‘F5’, ♀, Albrook, Panamá, X (MUSM).

### Répartition des populations

À l’ouest, sur le versant Pacifique, du niveau de la mer jusque vers 700-800 m, les écosystèmes forestiers originels ont été réduits par l’agriculture et l’élevage. Des populations ont été échantillonnées dans des

lambeaux forestiers ou d’étroites forêts-galeries dans les provinces de Herrera (environs de Las Minas et Chepo, *ca.* 7°45’/46’N – 80°45’/49’W, 300-800 m : 2 ♂, 3 ♀, USNM ; 3 ♂, 2 ♀, MUSM ; 4 ♂, 1 ♀, AT) et de Veraguas, entre Soná et Tólica (*ca.* 7°58’30’’/59’30’’N – 81°17’30’’/18°30’’W, 10-50 m : 4 ♂, 1 ♀, MNHN), ainsi

que dans la région de Santa Catalina (ca. 7°38'/42'N – 81°14'/24'W, 10-30 m : 3 ♂, 2 ♀, USNM ; 1 ♀, MUSM ; 5 ♂, 3 ♀, PJ ; 20 ♂, 4 ♀, AB). Ces populations manifestent une diversité exceptionnelle (fig. 2). Quelques spécimens (4 ♂, 2 ♀ ; NHM) sont connus des environs de Calobre (ca. 8°19'N – 80°51'W, 100-130 m, dans la province de Veraguas). Trois mâles présentent le phénotype 'MC' et les femelles le phénotype 'F2'. Le quatrième mâle, à phénotype intermédiaire entre 'MA' et 'MB', a été décrit comme forme individuelle sous le nom *senilis* par LE MOULT & RÉAL (1962). Un mâle à phénotype 'MC' est étiqueté de Santa Fé (1 ♂, USNM), et une femelle à phénotype 'F2' proviendrait aussi de cette localité (1 ♀, PJ). Dans la province de Chiriqui, la variabilité intra-populationnelle n'est pas considérable. Chez les mâles, les individus les plus clairs sont intermédiaires entre 'MC' et 'MB', avec un éclaircissement parfois très prononcé de la partie apicale des ailes antérieures (1 ♂, río Tolé, ca. 8°12'N – 81°41'W, 100-400 m, USNM ; 1 ♂, Potrerillos, ca. 8°42'30"N – 82°29'W, env. 1000 m, USNM ; 1 ♂, Cerro Hornito, ca. 8°40'N – 82°13'W, 900-1400 m, USNM ; 1 ♂, Cerro la Galera, ca. 8°26'N – 82°13'W, 100-300 m, USNM ; 1 ♂, environs de David, ca. 8°28'N – 82°26'W, 50-100 m, NHM). Plus à l'ouest, dans une population des environs de Santa Cruz (ca. 8°39'N – 82°46'W, 600-700 m), il existe des spécimens proches du phénotype 'MC', les uns avec des marges fortement ornementées (4 ♂ ; USNM), les autres avec le bleu plus étendu et des marges brun-noir plus étroites et moins ornementées (3 ♂ ; USNM). Les quelques femelles connues présentent le phénotype 'F2' (Potrerillos : 2 ♀ ; Santa Cruz : 2 ♀ ; USNM).

Près de la frontière avec le Costa Rica, on rencontre dans les environs de Santa Clara (ca. 8°51'/53'N – 82°44'/45'W, 1400-1700 m) des populations homogènes, caractérisées par les phénotypes 'MD' et 'F3' (22 ♂, 2 ♀, MNHN ; 3 ♂, 1 ♀, AT ; 2 ♂, USNM ; 1 ♂, 1 ♀, MUSM). Ces mêmes phénotypes sont représentés aux environs de Volcán (ca. 8°49'N – 82°38'W, 1400-1700 m : 1 ♀, USNM) et de Lino (ca. 8°48'N – 82°26'W : 2 ♂, 1 ♀, USNM).

Sur le versant Caraïbe de la cordillère, plusieurs mâles présentant tous le phénotype 'ME' et une femelle relevant du phénotype 'F4' proviennent de localités précises (Chiriqui Grande, province de Bocas del Toro, ca. 8°57'N – 82°08'W : 1 ♂, GLC ; site du barrage Fortuna, province de Chiriqui, ca. 8°44'N – 82°16'W, 1050 m : 7 ♂, USNM ; environs de Santa Fé, province de Veraguas, ca. 8°30'N – 81°05'W, 700-1100 m : 3 ♂, USNM ; 2 ♂, 1 ♀, GLC ; 1 ♂, PJ).

Dans le centre du pays, on rencontre des populations relativement homogènes à phénotypes 'MF' et 'F5'. La variabilité concerne la largeur des marges des ailes postérieures, les spécimens figurés (fig. 1f et 1l) illustrant des cas moyens. Ces populations sont connues depuis El Valle (ca. 8°36'N – 80°08'W, 600-700 m : 5 ♂, MNHN) jusque vers El Llano (ca. 9°14'N – 78°59'W, 50-100 m : 1 ♀ ; PJ) et près du lac Bayano (Río Mono, ca. 9°09'N – 78°49'W, 60 m : 1 ♂, 1 ♀, MUSM ; 1 ♂, PJ), en passant par le Cerro Campana (ca. 08°41'N –

79°55'W, 400-800 m : 2 ♂, 1 ♀, USNM ; 1 ♂, 1 ♀, MUSM) et diverses localités de la zone du canal (2 ♂, 1 ♀, MNHN ; 2 ♂, 2 ♀, NHM ; 18 ♂, 5 ♀, USNM ; 1 ♀, MUSM).

Dans la province du Darién, plusieurs spécimens ont été collectés dans les environs de Canglón (ca. 8°18'N – 77°49'W, 40 m : 9 ♂, USNM) et dans la région de Cana (Cerro Pirre, ca. 7°56'N – 77°43'W, 400-1 000 m : 9 ♂, 2 ♀, USNM ; 5 ♂, 1 ♀, MUSM). Chez les mâles, il existe une certaine variabilité des marges des ailes postérieures, qui peuvent être assez larges dans la région anale (phénotype 'MG'). Il en est de même chez les femelles. Ces populations semblent difficiles à distinguer de celles de la sous-espèce colombienne *peleides* (voir par exemple fig. 359 et 361 in BLANDIN, 2007b).

## Discussion

Les noms disponibles pour désigner les différents groupes de populations panaméennes de *M. helenor* ne manquent pas. Le cas le plus simple est celui des populations à phénotypes 'MD' et 'F3', qui correspondent à la sous-espèce *M. helenor limpida* Butler, 1872. En revanche, la dénomination des autres populations du versant Pacifique, dans les provinces de Chiriqui, Veraguas et Herrera, rencontre des difficultés. En effet, le nom *narcissus* Staudinger, 1887, créé pour désigner des spécimens de « Chiriqui », a donné lieu aux utilisations les plus diverses. FRUHSTORFER (1912-1913 : 345) désignait sous ce nom une sous-espèce de *peleides*. LE MOULT & RÉAL (1962 : 220) considérèrent *narcissus* comme une sous-espèce *M. marinita*, tandis que LAMAS (2004 : 124) en fit une sous-espèce de *M. helenor* regroupant des taxa du Nicaragua, du Costa Rica et du Panama. Le lectotype de *narcissus* s'inscrit dans la gamme des variations qui s'étendent des individus à bleu dense couvrant l'essentiel des ailes jusqu'à ceux qui présentent un bleu plus léger et un net éclaircissement de la partie distale des ailes antérieures. Comme je l'avais proposé (BLANDIN, 2007a : 212), il est donc logique de réserver l'utilisation du nom *narcissus* à la désignation des populations faiblement polymorphes de la province de Chiriqui. Au vu des quelques spécimens connus de la région de Calobre, dans la province de Veraguas, on peut aussi rattacher cette population à *narcissus*.

Les populations à fort polymorphisme posent un problème délicat (fig. 2). Certains individus présentent en effet le phénotype de *narcissus*, voire le phénotype 'MC', tandis que d'autres relèvent du phénotype 'MA', qui correspond à celui de l'holotype de *faustina* Rousseau-Decelle, 1935. Or il existe un troisième nom disponible, *zonaras* Fruhstorfer, 1913, créé pour un mâle étiqueté « Colombia ». Ce spécimen, similaire au mâle situé en haut à gauche de la série représentée en figure 2, avec toutefois des marges un peu plus foncées, a dû être collecté alors que le Panama faisait partie de la Colombie. Il provient donc probablement de la province de Veraguas. Une éventuelle solution consisterait à utiliser *narcissus* pour désigner l'ensemble des populations du



FIG. 2. — Polymorphisme dans une population des environs de Santa Catalina (Veraguas). Spécimens collectés en janvier 2017 par Alex BIC.  
 – Polymorphism within a population from the area of Santa Catalina (Veraguas). Specimens collected in January, 2017, by Alex BIC.

versant Pacifique, et à considérer *zonaras* et *faustina* comme des synonymes plus récents. Toutefois, cela masquerait la divergence qui existe entre les populations faiblement polymorphes, globalement situées plus à l'ouest, hormis celle de Calobre, et les populations fortement polymorphes. Or la mise en évidence de situations phylogéographiques complexes appelle des politiques de conservation subtiles (BAGLEY & JOHNSON, 2014) : regrouper sous un seul nom un ensemble de populations remarquablement diversifié pourrait engendrer des conséquences dommageables en matière de protection de la biodiversité. Pour cette raison, il me paraît indispensable de désigner les populations hautement polymorphes des provinces de Veraguas et Herrera par un nom différent de *narcissus*. J'avais proposé de les nommer *faustina*, car j'avais considéré *zonaras* comme synonyme de *narcissus* (BLANDIN, 2007a : 213). L'origine de l'holotype de *zonaras* étant désormais évidente, il convient d'appliquer le Code International de Nomenclature Zoologique et de placer *faustina* en synonymie de *zonaras*, conformément à la position de LAMAS (2004).

L'holotype de *veragua* et les deux mâles conservés avec lui au NHM, également étiquetés « Veraguas », présentent le phénotype 'ME' des mâles collectés le long du versant Caraïbe. Ces trois spécimens proviennent donc probablement de ce versant. La proposition de considérer qu'il s'agit d'une sous-espèce distincte (BLANDIN, 2007a : 213) est ainsi consolidée, d'autant plus que la femelle de la collection GLC correspond bien

à ces mâles. Ici encore, reconnaître cette sous-espèce est important dans une perspective de conservation. Il faut toutefois souligner que *veragua* a d'évidentes affinités avec les populations du Costa Rica regroupées dans la sous-espèce *carillensis* Le Mout & Réal, 1962 (voir fig. 400 et 402 in BLANDIN, 2007b). Il serait donc intéressant de pouvoir disposer d'un bon échantillonnage dans les régions du Costa Rica qui prolongent la province de Boca del Toro, afin de préciser les rapports entre ces deux sous-espèces.

LE MOULT & RÉAL (1962 : 218-219) avaient cru devoir créer une espèce, *M. taboga*, pour un mâle provenant de l'île de Taboga, qui se situe à moins d'une quinzaine de kilomètres de la côte, au sud du débouché du canal. Ce spécimen, conservé au NHM, présente le phénotype 'MF'. Ainsi que je l'avais proposé (BLANDIN, 2007a : 213), on peut donc nommer *taboga* l'ensemble des populations au sein desquelles le phénotype 'MF' est dominant, et rattacher à *peleides* les populations à phénotype 'MG' dominant.

L'isthme de Panama a longtemps été considéré surtout comme un espace d'échanges entre espèces d'Amérique du Nord et d'Amérique du Sud, rendus possibles par la connexion terrestre établie il y a environ trois millions d'années (STEHLI & WEBB, 1985). On doit alors s'interroger sur les processus qui ont conduit à la diversification exceptionnelle de *M. helenor* dans un espace qui, à l'échelle de son aire de distribution, est extrêmement restreint.

Une première hypothèse à envisager est celle d'adaptations à des contextes écologiques différents ; on sait en effet que *M. helenor* est une espèce à forte plasticité écologique, qui s'est adaptée à des milieux très variés (GARECA & BLANDIN, 2011). La figure 3 met en relation la distribution des populations de *M. helenor* et les grands types de végétation du Panama. Les sous-espèces *narcissus* et *zonaras* existent dans des régions caractérisées par un climat particulièrement chaud et sec entre février et juin, aujourd'hui presque totalement transformées par l'agriculture et l'élevage. Les écosystèmes originels, jusque vers 700 m d'altitude, étaient représentés par des forêts caducifoliées. On peut supposer que la lignée ancestrale de *narcissus* et *zonaras* s'est différenciée par adaptation à ce contexte écologique. En revanche, on ne dispose d'aucune information qui permettrait d'interpréter la divergence entre les populations de *zonaras* et de *narcissus*. En particulier, il ne semble pas exister de lien avec l'altitude. Les populations rattachées à *narcissus* ont été échantillonnées jusqu'à plus de 1 000 m d'altitude, mais aussi à des altitudes nettement plus basses, en dessous de 400 m. Si les populations rattachées à *zonaras* ont été échantillonnées surtout à basse altitude, dans d'étroites forêts-galeries qui, près des côtes, s'articulent aux mangroves côtières et sont soumises aux marées (Peter JOHNSON, comm. pers.), la sous-espèce est aussi représentée jusque vers 700-800 m. La sous-espèce *limpida* a été souvent trouvée à des altitudes relativement élevées, vers 1 400-1 700 m, dans l'étage des forêts ombrophiles montagnardes. Mais, au Costa Rica, elle se rencontre du niveau de la mer jusque vers 1 800 m, et elle n'est donc pas liée à un étage de végétation particulier (DEVRIES, 1987).

La sous-espèce *veragua* est inféodée aux forêts ombrophiles des basses terres et de l'étage sub-montagnard du versant Caraïbe, tandis que la sous-espèce *taboga* semble être davantage liée aux forêts semi-décidues. Des prospections précises dans les forêts du centre du pays seraient nécessaires pour confirmer — ou infirmer — cette éventuelle différence écologique. Quant aux populations rattachées à *peleides*, les données sont trop peu nombreuses pour pouvoir établir si elles sont liées aux forêts semi-décidues ou aux forêts ombrophiles, imbriquées en fonction de l'orographie.

Dans l'état actuel des connaissances, on ne dispose donc que de peu d'arguments décisifs en faveur d'une explication des divergences par adaptation à des contextes écologiques différents. Une seconde hypothèse, non exclusive de la précédente, est suggérée par une récente revue des recherches sur la diversification des espèces dans la région qui couvre le Costa Rica et le Panama (BAGLEY & JOHNSON, 2014). À l'aide d'analyses combinant phylogénies et distributions géographiques d'espèces variées (essentiellement des Vertébrés), des « coupures phylogéographiques » communes à plusieurs espèces ont été mises en évidence : elles séparent géographiquement, au sein de chaque espèce, des lignées évolutives divergentes. La figure 3 permet d'évaluer la cohérence entre la distribution des populations de *M. helenor* et les positions géographiques de certaines de ces coupures.

La séparation entre les populations de *veragua*, d'un côté, et les populations de *limpida*, *narcissus* et *zonaras*, de l'autre, correspond à une coupure associée à l'axe des cordillères de la partie ouest du pays (CORD). Les coupures AZUE (du nom de la péninsule Azuelo) et WPI (« Western Panama Isthmus ») pourraient rendre compte de la divergence des populations rattachées à *zonaras*. La coupure VALLE (au niveau du volcan El Valle) coïncide avec la séparation entre les populations de *veragua*, *narcissus* et *zonaras* à l'ouest, et celles de *taboga*, à l'est. En revanche, aucune divergence ne semble associée à la coupure CPI (Central Panama Isthmus). Enfin, la coupure BT (« Bayano-Tuira ») pourrait coïncider avec la séparation entre les populations de *taboga* et celles rattachées à *peleides*.

Globalement, les données disponibles sont trop lacunaires pour bien cerner la répartition des différents groupes de populations et leurs positionnements précis par rapport à ces diverses coupures, mais elles font apparaître une cohérence partielle, qui peut traduire l'influence de processus locaux ayant affecté simultanément des espèces variées (BAGLEY & JOHNSON, 2014). En particulier, des alternances répétées d'expansion et de contraction des forêts ombrophiles — et réciproquement de contraction et d'expansion des milieux plus secs — auraient pu induire des cycles de spéciation (SMITH & *al.*, 2012), en lien avec les cycles climatiques du Quaternaire, selon la théorie des refuges forestiers (voir par exemple HAFFER, 1969 ; BLANDIN, 1987). Certaines coupures phylogéographiques pourraient résulter de ce processus, et indiquer des zones de séparation entre des habitats s'isolant par contraction lors de périodes climatiques défavorables. Pour autant, ces coupures ne constituent pas nécessairement des barrières interrompant définitivement les flux de gènes entre lignées ayant divergé, mais jouant plutôt un rôle de filtre (BAGLEY & JOHNSON, 2014). Chez *M. helenor*, espèce capable de voler dans des milieux variés, des dispersions postérieures aux phases d'isolement ont pu créer des flux de gènes réduisant d'éventuelles divergences. Ce pourrait être le cas par exemple entre *peleides* et *taboga*, ou entre *zonaras* et *narcissus*. Par ailleurs, il est possible qu'il existe des zones de transition entre *narcissus* et *limpida* : on observe des spécimens aux phénotypes intermédiaires, chez lesquels la couleur bleue s'étend vers le corps de façon plus ou moins diffuse. Malheureusement, ces spécimens ne sont pourvus, pour toute indication de provenance, que de la seule mention « Chiriqui » (1 ♂, MNHN ; 2 ♂, NHM ; voir aussi l'holotype du taxon de la « forme saisonnière » *decima* Le Moult & Réal, 1962).

En revanche, le long de la ligne de partage des eaux, dans les cordillères de l'ouest, les données disponibles — à vrai dire très peu nombreuses — suggèrent un autre type de situation. En effet, les spécimens collectés près du barrage de Fortuna, qui se situe à la charnière entre les versants Caraïbe et Pacifique, se rattachent sans ambiguïté à *veragua*. En outre, plus à l'est, la localité de Santa Fé est proche de la ligne de partage des eaux ; tous les mâles de cette région présentent le phénotype 'ME' de *veragua*, sauf un spécimen étiqueté « Veraguas, Santa Fé »

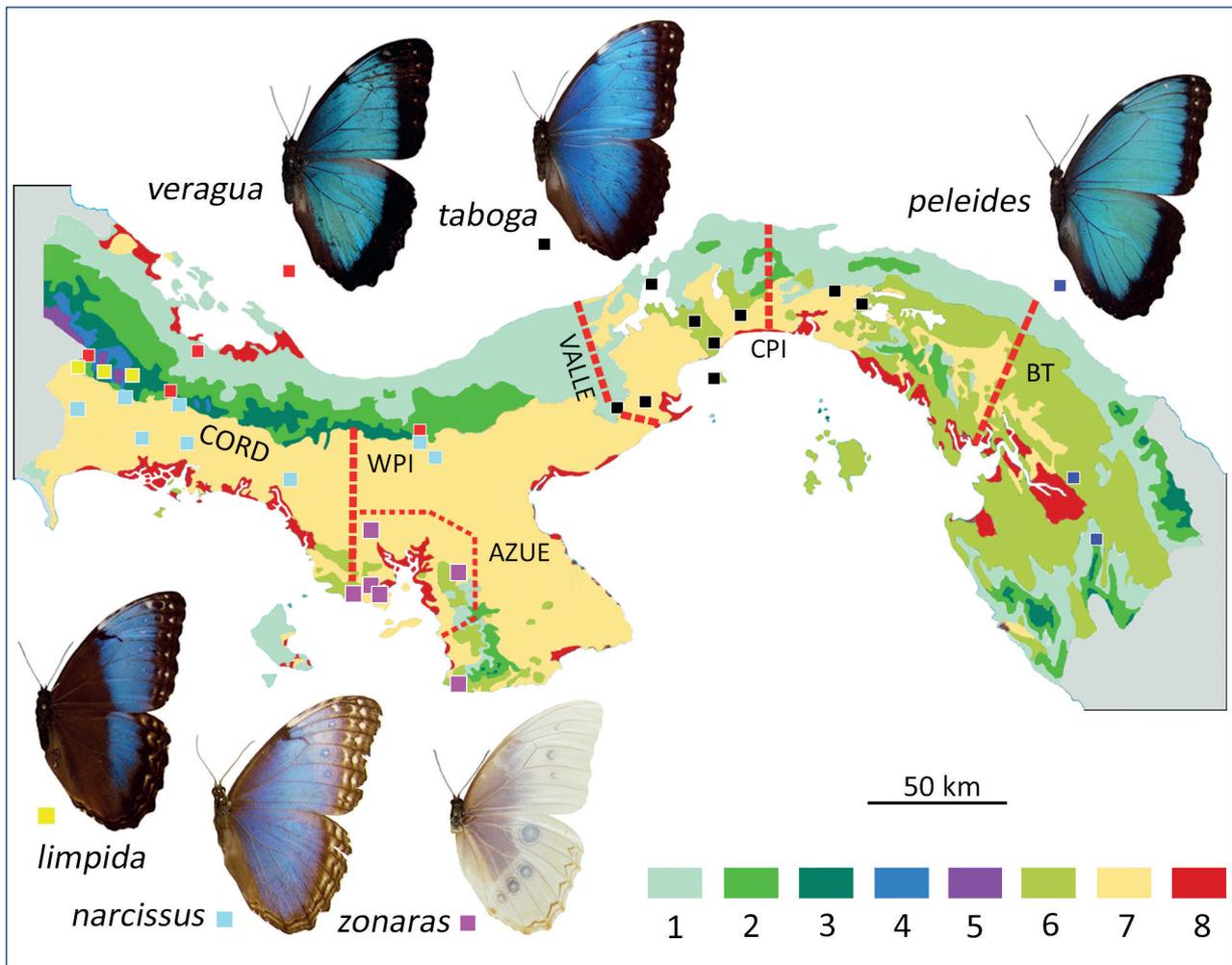


FIG. 3. — Répartition géographique des sous-espèces de *M. helenor* au Panama, comparée avec la végétation (carte simplifiée et modifiée, d'après ANAM-CBMAP, 2000) et avec la position de coupures phylogéographiques mises en évidence par BAGLEY & JOHNSON (2014).

1, forêt ombrophile de basse altitude. – 2, forêt ombrophile submontagnarde (500-1 000 m du côté Caraïbe / 700-1 200 m du côté Pacifique). – 3, forêt ombrophile de montagne (1 000-1 500 m / 1 200-1 800 m). – 4, forêt ombrophile de haute montagne (1 500-2 000 m / 1 800-2 300 m). – 5, forêt des nuages (2 000-3 000 m / 2 300-3 000 m). – 6, forêt semi-caducifoliée de basse altitude. – 7, régions transformées par l'agriculture, l'élevage ou l'urbanisation. – 8, mangroves et écosystèmes forestiers ou herbacés inondables.

Coupures phylogéographiques. – CORD, cordillère occidentale. – WPI, isthme de Panama occidental. – AZUE, Péninsule Azuero. – VALLE, volcan El Valle. – CPI, isthme de Panama central. – BT, Bayano-Tuira.

Geographical distribution of *M. helenor* subspecies in Panama, compared with vegetation (map simplified and modified after ANAM-CBMAP, 2000) and with the position of phylogeographical breaks identified by BAGLEY & JOHNSON (2014).

1, lowland rainforest. – 2, sub-montane rainforest (500-1 000 m on the Caribbean side / 700-1 200 m on the Pacific side). – 3, montane rainforest (1 000-1 500 m / 1 200-1 800 m). – 4, high montane rainforest (1 500-2 000 m / 1 800-2 300 m). – 5, cloud forest (2 000-3 000 m / 2 300-3 000 m). – 6, lowland semi-deciduous forest. – 7, Areas transformed by agriculture, pasture, or urbanization. – 8, mangroves and episodically flooded forests and grasslands.

Phylogeographical breaks. – CORD, occidental cordillera. – WPI, Western Panama Isthmus. – AZUE, Azuero peninsula. – VALLE, El Valle volcano. – CPI, Central Panama Isthmus. – BT, Bayano-Tuira.

(USNM), qui présente le phénotype 'MC' de *narcissus*. On pourrait donc être en présence de populations très proches géographiquement, mais entre lesquelles il n'existerait pas de flux de gènes significatifs.

### Conclusion

*Morpho helenor* est une espèce commune, souvent abondante et facile à échantillonner : une stratégie d'échantillonnage visant à couvrir en particulier les zones possibles de transition ou, au contraire, de coupure entre lignées serait nécessaire pour progresser dans l'étude de

la diversification de l'espèce. Au terme de leur synthèse, BAGLEY & JOHNSON (2014) ont insisté sur l'importance, pour la systématique et la taxinomie, de décrire les nouvelles entités, y compris cryptiques, que la phylogéographie découvre au sein d'espèces communes et largement répandues. Dans cette perspective, *Morpho helenor* a vocation à constituer un modèle pertinent pour contribuer à l'étude de la diversification dans l'isthme de Panama et pour aider à concevoir une politique de conservation qui préserve les mémoires des processus évolutifs, encore insuffisamment étudiés, qui ont façonné la remarquable biodiversité de cette région.

## Remerciements

Je remercie vivement Alex BIC, Gilles LE CHAPELAIN, Peter JOHNSON et Albert THURMAN pour m'avoir communiqué des photographies de spécimens de leurs collections ; Alex BIC m'a par ailleurs permis d'utiliser l'une d'entre elles pour l'illustration du présent travail. Peter JOHNSON m'a en outre communiqué d'utiles indications sur l'écologie de certaines populations. Mes remerciements vont aussi à Philip ACKERY, qui m'avait accueilli en 2003 au NHM, et à Robert ROBBINS et Brian HARRIS, grâce auxquels j'ai pu étudier la collection de l'USNM en 2007. Des remerciements tout particuliers, enfin, à Gerardo LAMAS, qui m'a permis de travailler à de multiples reprises sur la collection du MUSM, et qui a mis à disposition de la communauté scientifique le fruit de son énorme travail de photographie des types des Rhopalocères néotropicaux sur le site < butterfliesofamerica.com >.

## Références bibliographiques

- ANAM (Autoridad Nacional del Ambiente de Panamá) – CBMAP (Corredor Biológico Mesoamericano del Atlántico Panameño), 2000. — Mapa de vegetación de Panamá. 1:500.000. A. N. A. M. édit., [Panamá].
- Bagley (Justin C.) and Johnson (Jerald B.), 2014. — Phylogeography and biogeography of the lower Central American Neotropics : diversification between two continents and between two seas. *Biological Reviews*, **89** : 767-790. – Doi : 10.1111/brv.12076.
- Blandin (Patrick), 1987. — Évolution des écosystèmes et spéciation : le rôle des cycles climatiques. *Bulletin d'Écologie*, **18** (1) : 59-61.
- Blandin (Patrick), 2007a. — The Systematics of the genus *Morpho* Fabricius, 1807. 1-277. Hillside Books édit., Canterbury.
- Blandin (Patrick), 2007b. — The genus *Morpho*. Lepidoptera Nymphalidae. Part 3. Addenda to Part 1 and Part 2 and the Subgenera *Pessonia*, *Grasseia*, and *Morpho*. I-IX + 99-237. Hillside Books édit., Canterbury.
- DeVries (Philip J.), 1987. — The Butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. I-XXII + 1-327. Princeton University Press édit., Princeton.
- Fruhstorfer (Hans), 1912-1913. — 6. Familie : Morphidae Westw. 333-356. In : Seitz (Adalbert), *Die Groß-Schmetterlinge der Erde*, **5**. Alfred Kernen édit., Stuttgart.
- Gareca (Yuvinka) and Blandin (Patrick), 2011. — *Morpho (Morpho) helenor* (Cramer) (Lepidoptera, Nymphalidae, Morphinae) in Bolivia : geographical distribution and ecological plasticity, with a description of a new subspecies. *Zootaxa*, n° 3130 : 30-56.
- Haffer (Jürgen), 1969. — Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, n° 165 : 131-137.
- Lamas (Gerardo), 2004. — Morphinae. Tribe Morphini. 192-201. In : Lamas (Gerardo), Checklist : Part 4A, Hesperoidea – Papilionoidea. In : Heppner (John B.), *Atlas of Neotropical Lepidoptera*, 5A. Association for Tropical Lepidoptera – Scientific Publishers édit., Gainesville, Floride.
- Le Moult (Eugène) et Réal (Pierre), 1962-1963. — Les *Morpho* d'Amérique du Sud et Centrale. **1** : I-XIV + 1-296 (1962) ; **2** : [1]-16], 92 pl. (1963). Éditions du Cabinet Entomologique E. Le Moult, Paris.
- Smith (Brian Tilston), Amei (Amei) and Klicka (John), 2012. — Evaluating the role of contracting and expanding rainforest in initiating cycles of speciation across the Isthmus of Panama. *Proceedings of the Royal Society*, (B), **279** : 3520-3526. – Doi : 10.1098/rspb.2012.0706.
- Stehli (Francis G.) and Webb (David S.), 1985. — The Great American Biotic Interchange. I-XVII + 1-532. Plenum Press édit., New York.

# ANTENOR

Études de Lépidoptérologie Tropicale  
Tropical LepidopteroLOGY Studies

ISSN 2275-9298

Volume 4

November 2017

Fasc. 2

---

---

## Contents

<b>Blandin (Patrick).</b> The diversity of <i>Morpho helenor</i> (Cramer, 1776) populations in Panama (Lepidoptera Nymphalidae Satyrinae Morphini) .....	147
<b>Cerda (Jean-Aimé).</b> Addenda to the monography "Euchromiini de Guyane française" (CERDA, 2008) (Part 2) (Noctuoidea Erebidae Arctiinae Arctiini Euchromiina) .....	158
<b>Haxaire (Jean) and Minet (Joël).</b> The systematic position of <i>Pentateucha</i> , <i>Monarda</i> and a Malagasy taxon misplaced in Smerinthinae (Lepidoptera Sphingidae Sphinginae) .....	107
<b>Herbin (Daniel).</b> Description of new neotropical Heterocera (Lepidoptera Apatelodidae) .....	114
<b>Laguerre (Michel).</b> Review at the genus level of <i>Hypocrita</i> Hübner, [1807], <i>Thyrgis</i> Walker, 1854, and <i>Chetone</i> Boisduval, 1870. Descriptions of two new genera and two new species (Lepidoptera Erebidae Arctiinae Pericopina) .....	90
<b>Leraut (Patrice).</b> New data on the Asiatic genera and species of Pyralinae (Lepidoptera Pyraloidea) .....	155
<b>List of the one hundred and forty two acts of nomenclature published in the volumes 3 and 4</b> .....	164
<b>Mollet (Bernard).</b> A new species of Procradini from Vietnam (Lepidoptera Zygaenidae Procridinae) .....	135
<b>Mollet (Bernard).</b> A new species of the genus <i>Chrysartona</i> from Southern Vietnam (Lepidoptera Zygaenidae Procridinae Artonini) .....	138
<b>Table of contents of the volumes 3 and 4</b> .....	167
<b>Tautel (Claude) and Barrion-Dupo (Aimee-Lynn).</b> New species of Geometrinae from the Philippines in the genera <i>Comostola</i> and <i>Albinospila</i> (Lepidoptera Geometridae Geometrinae) .....	141



# ANTENOR

Études de Lépidoptérologie Tropicale  
Tropical Lepidopterology Studies

ISSN 2275-9298

Volume 4

Novembre 2017

Fasc. 2

## Sommaire

<b>Blandin (Patrick).</b> La diversité des populations de <i>Morpho helenor</i> (Cramer, 1776) au Panama (Lepidoptera Nymphalidae Satyrinae Morphini) .....	147
<b>Cerda (Jean-Aimé).</b> Addenda à la monographie « <i>Euchromiini de Guyane française</i> » (CERDA, 2008) (2 <sup>e</sup> partie) (Noctuoidea Erebidae Arctiinae Arctiini Euchromiina) .....	158
<b>Haxaire (Jean) et Minet (Joël).</b> La position systématique des genres <i>Pentateucha</i> et <i>Monarda</i> , ainsi que celle d'un taxon malgache attribué à tort aux Smerinthinae (Lepidoptera Sphingidae Sphinginae) .....	107
<b>Herbin (Daniel).</b> Description de nouveaux Hétérocères néotropicaux (Lepidoptera Apatelodidae) .....	114
<b>Laguerre (Michel).</b> Révision au niveau générique des <i>Hypocrita</i> Hübner, [1807], <i>Thyrgis</i> Walker, 1854, et <i>Chetone</i> Boisduval, 1870. Descriptions de deux nouveaux genres et deux nouvelles espèces (Lepidoptera Erebidae Arctiinae Pericopina) .....	90
<b>Leraut (Patrice).</b> Nouvelles données sur les genres et espèces asiatiques de Pyralinae (Lepidoptera Pyraloidea) .....	155
<b>Liste des cent quarante-deux actes de nomenclature publiés dans les volumes 3 et 4</b> .....	164
<b>Mollet (Bernard).</b> Une nouvelle espèce de Procradini du Viêt-nam (Lepidoptera Zygaenidae Procridinae) .....	135
<b>Mollet (Bernard).</b> Une nouvelle espèce du genre <i>Chrysartona</i> originaire du Viêt-nam méridional (Lepidoptera Zygaenidae Procridinae Artonini) .....	138
<b>Table des matières des volumes 3 et 4</b> .....	167
<b>Tautel (Claude) et Barrion-Dupo (Aimee-Lynn).</b> Nouvelles espèces de Geometrinae des Philippines dans les genres <i>Comostola</i> et <i>Albinospila</i> (Lepidoptera Geometridae Geometrinae) .....	141

