

***Aglia tau* (Linné, 1758) (Lepidoptera, Attacidae) : Génétique de la forme *ferenigra* (Thierry-Mieg, 1884)**

par Jean-Noël DUPREZ¹, Frédéric BIVERT² et Pierre CLUCK³

¹ Rue du Buisson, 19 4000 Seraing, Belgique jnduprez@hotmail.com

² Rue de Radelange, 37 6630, Martelange, Belgique frederic_bivert@hotmail.com

³ Avenue du Luxembourg, 42 4020, Liège, Belgique p_cluck@skynet.be

Résumé – Cet article se propose d'étudier la génétique de la forme *ferenigra* d'*Aglia tau* par des élevages sur plusieurs générations. Ces élevages vont permettre de mettre en évidence plusieurs aspects intéressants de cette forme rare tant au niveau de la coloration des imagos que de leurs comportements. Il permettra enfin d'émettre une nouvelle hypothèse quand à la génétique de cette espèce.

Mots-clés – Lépidoptère, élevage, forme, mélanisation, génétique, comportement, coloration.

***Aglia tau* (Linné, 1758) (Lepidoptera, Attacidae) : Genetic of *ferenigra* form (Thierry-Mieg, 1884)**

Abstract – This article aims to study the genetic form *ferenigra* of *Aglia tau* from farms for several generations. These farms will help to highlight several interesting aspects of this rare form both in the coloration of the adults and in their behavior. It will then suggest a new hypothesis about the genetics of this species

Keywords – Lepidoptera, farm, form, melanisation, genetic, behaviour, coloration.

Introduction

Cette aventure a commencé il y a bien longtemps, alors que Pierre Cluck et Marcel Houyez (✉), étant enfants, recherchaient *Aglia tau* dans les bois de la Vecquée près de Liège à la fin de la seconde guerre mondiale. Ils eurent la chance de capturer à la course un mâle mélanique de la forme *ferenigra*. Cette « découverte » provoqua l'intérêt du dernier auteur pour cette forme et depuis, il a essayé de la retrouver et s'interroge sur son origine et sa génétique...

Dans un article précédent (Duprez, 2006), nous avons présenté cette forme et souligné sa fréquence peu élevée dans la Nature alors que les références bibliographiques (Ford, 1936 ; Oberthür, 1909) montrent que ce caractère suit les règles mendéliennes, n'est pas récessif et devrait donc se retrouver dans la Nature plus fréquemment. De même, ces auteurs, se basant sur les travaux de Standfuss (expériences menées entre 1885 et 1910), présentent, à côté de la forme nominale (génotype mm), la forme *ferenigra* (mm^F) comme une variation de la forme *melaina*

(mM) (Gross, 1898) avec une forme intermédiaire *weismanni* (Standfuss, 1910) résultant de l'association des gènes M^F et M. De même, toujours selon cet auteur, un individu homozygote pour ces gènes ($M^F M^F$ ou MM) donnerait des individus à la coloration « extrême ».

Posons maintenant les hypothèses de départ :

- Nous pouvons supposer que ce gène n'est pas lié au sexe puisque dans la Nature il existe des individus *ferenigra* des deux sexes.

- Par ailleurs, au vu de sa fréquence d'observation faible, il est raisonnable de penser que les individus *ferenigra* sauvages sont hétérozygotes (mM^F).

Si le mode de transmission est effectivement basé sur la co-dominance des allotypes, nous devrions donc observer, en théorie, les fréquences suivantes de la forme:

Accouplement F0 femelle nominale/male *ferenigra* sauvage :

femelle	m	m
mâle		
m	mm	mm
M^F	mM^F	mM^F

Soit 50 % de forme nominale, 50% de forme *ferenigra*.

Accouplement F1 femelle *ferenigra* / male *ferenigra* :

femelle	m	M^F
mâle		
m	mm	mM^F
M^F	mM^F	$M^F M^F$

Soit 25 % de forme nominale, 75 % de forme mélanique (dont 1/3 plus foncé).

Accouplement F2 femelle *ferenigra* /male *ferenigra* .

Vu que seuls les individus mélanisants sont ré-accouplés et selon le tableau précédent, la probabilité d'avoir le génotype $M^F M^F$ est de $1/3$ contre $2/3$ pour le génotype mM^F . Lors de la méiose, la probabilité d'obtenir chaque allèle restant de $1/2$, les chances de transmission des deux allèles sont respectivement $1/3 * 1/2 = 1/6$ pour M^F et $2/3 * 1/2 = 1/6$ pour m . Plusieurs cas sont donc possibles :

femelle	M^F 1/6	M^F 1/6
mâle		
M^F 1/6	$M^F M^F$ 1/36	$M^F M^F$ 1/36
M^F 1/6	$M^F M^F$ 1/36	$M^F M^F$ 1/36

femelle	M^F 1/6	M^F 1/6
mâle	m 2/6	M^F 1/6
m 2/6	$m M^F$ 2/36	$m M^F$ 2/36
M^F 2/6	$M^F M^F$ 2/36	$M^F M^F$ 2/36

femelle	m 2/6	M^F 2/6
mâle		
M^F 1/6	$m M^F$ 2/36	$m M^F$ 2/36
M^F 1/6	$m M^F$ 2/36	$M^F M^F$ 2/36

femelle	m 2/6	M^F 2/6
mâle	m 2/6	M^F 2/6
m 2/6	mm 4/36	$m M^F$ 4/36
M^F 2/6	$m M^F$ 4/36	$M^F M^F$ 4/36

Soit $1/9$ de forme nominale (environ 11,1 %) et $8/9$ (88,9%) de forme *mélanisantes* (dont la moitié de coloration dite « extrême »).

Par ailleurs si ce caractère n'est effectivement pas lié au sexe, nous devrions obtenir un ratio de 1 : 1 quelque soit la forme.

La capture de plusieurs mâles *ferenigra* sauvages à permis aux auteurs de réaliser l'élevage de cette forme sur plusieurs générations afin de vérifier expérimentalement le caractère co-dominant du gène *ferenigra*, d'essayer d'obtenir les individus « extrêmes » et de mettre en évidence des comportements ou des spécificités de cette forme qui permettraient d'expliquer la différence de proportion théorique et dans le milieu naturel.

Matériel & méthode

Les souches de départ proviennent soit d'élevages à partir d'œufs obtenus de femelles capturées à la lumière, soit de mâles sauvages de la forme *ferenigra* attirés par des femelles vierges.

Plusieurs élevages furent conduits en parallèle afin de croiser les souches entre elles et d'éviter les consanguinités dans les générations successives. Ainsi chronologiquement nous avons :

2002 : élevage de la forme nominale pour établir une souche

2003 : croisement d'une femelle « classique » et d'un mâle sauvage de la forme mélanisante (Accouplement A1)

- Elevage d'une souche nominale sauvage

2004 : Accouplement des deux femelles « claires » avec deux mâles sauvages *ferenigra* (A2 et A3)

- Elevage d'une souche nominale sauvage

2005 : Accouplement d'une femelle classique avec un mâle sauvage *ferenigra* (A4)

2006 : Accouplement de 3 femelles « claires » issues de A4 et d'un mâle sauvage *ferenigra* (A5, A6, A7)

2007 : Accouplements croisés de 7 femelles et 7 mâles *ferenigra* issus des élevages précédents (A8 à A14)

2008 : Accouplements croisés de 2 femelles et 2 mâles *ferenigra* issus des accouplements A8 à A14. Les individus les plus sombres ont été choisis (A15, A16)

Les élevages sont réalisés par le second auteur dans la région de Martelange dans le sud de la Belgique. Ils sont effectués en extérieur dans des cages type « garde manger » sur tiges de bouleau trempées dans l'eau.

La nymphose se fait dans un mélange terre/tourbe et les chrysalides sont laissées dans le substrat, à l'extérieur, seulement protégées des fortes intempéries par un escalier.

Résultats

Les accouplements A1, A2, A3 et A4 ne donnèrent aucun individu de la forme *ferenigra*. On peut cependant noter la naissance d'une femelle issue de A1 et ayant une suffusion noire sur les ailes comme il en apparaît parfois dans la nature (photo 1)

Les accouplements A5 à A16 donnèrent les résultats suivants :

Accouplements	Mâles « clairs »	Femelles « claires »	Mâles <i>ferenigra</i>	Femelles <i>ferenigra</i>	atrophiés f. nominale	atrophiés <i>ferenigra</i>
A5, A6, A7	49	42	58	50	0	0
A8 à A14	21	35	73	53	2	10
A15 A16	1	0	19	7	0	3

Soit en pourcentage :

Accouplements	Males	femelle	Forme nominale	Forme <i>ferenigra</i>	Males <i>ferenigra</i>	Femelles <i>ferenigra</i>	Atrophiés f. nominale	Atrophiés <i>ferenigra</i>
A5, A6, A7	53.7	46.3	48.3	51.7	53.7	46.3	0	0
A8 à A14	51.6	48.4	30.8	69.2	57.9	42.1	1.1	5.5
A15 A16	74	26	3.7	96.3	73.1	26.9	0 ¹	11.1

(¹ ce résultat n'a aucune signification puisque ne portant que sur 1 exemplaire)

Les taux de réussite des différents élevages furent de plus en plus faibles. En effet nous obtenons :

Accouplements	Naissances	Pourcentage moyens/ accouplement
A5, A6, A7	199	66.3%
A8 à A14	182	26%
A15 A16	27	13.5%

Par ailleurs nous pouvons noter plusieurs différences dans les élevages par rapport à un élevage de la forme nominale dans les mêmes conditions :

Alors que les éclosions se font généralement entre le 15 avril et le 15 mai, l'éleveur a noté des émergences précoces les 26/03 et 29/03 2008 (une femelle classique et un mâle mélanisant) certainement à mettre en relation avec un printemps particulièrement chaud mais surtout deux éclosions « anormales » de deux mâles *ferenigra* les 15 août et 30 septembre 2007 !!! En effet cette espèce n'effectue pas de seconde génération même partielle....

L'élevage est plus lent et prend 15 jours de plus. En effet, la quasi-totalité des chenilles de la forme nominale terminent leurs développements dans les 15 derniers jours de juin mais le second auteur a pu constater à plusieurs reprises qu'il subsiste des chenilles mi-juillet. Certaines mourront pour une raison inconnue alors que d'autres arriveront à termes.

L'élevage se montre également plus délicat. En effet, les chenilles de la forme

mélanique font souvent des mues difficiles, voire incomplètes ce qui entraîne leur mort.

L'éleveur a également noté que nombre d'entre elles ont des taches noires sur le tégument dans les derniers élevages.

Enfin, alors que l'éleveur n'a jamais eu de problèmes pour les accouplements dans des souches claires, il a noté que 4 femelles du type *ferenigra* ont refusé l'accouplement, rejetant tous mâles s'approchant par des battements d'ailes vigoureux...

Pour finir, il nous faut signaler la naissance de plusieurs individus à la coloration aberrante (photo 3, 4, 5, 6) dont la dénomination reste incertaine car les auteurs ne possèdent ni les descriptions originale, ni une représentation iconographique. Il s'agit peut-être de nouvelles formes.

IV Discussion

En tout premier lieu, les résultats montrent qu'on peut effectivement obtenir des individus de plus en plus marqués en choisissant les reproducteurs (photo 2)

Cependant, ils soulèvent également des questions sur plusieurs plans.

Tout d'abord, si les accouplements A5 à A16 donnent des résultats assez proches des tableaux théoriques, quant à la proportion forme nominale/forme mélanisante, ce qui semblerait démontrer le caractère co-dominant du gène *ferenigra* avec le gène normal, comment expliquer les « échecs » des accouplements A1 à A4 ?

Les résultats nous amènent à émettre l'hypothèse que la coloration des individus ne dépendrait pas seulement de la présence de l'un ou l'autre allotype mais serait soumise à d'autres contrôles. On peut en effet imaginer un système de répression des caractères mélaniques (M et M^F) très largement répandu dans la population ce qui expliquerait que les formes mélanisantes soient si peu répandues et toujours par populations isolées.

Allons plus loin dans cette nouvelle approche; Admettons que ce gène répresseur existe aussi sous deux formes : l'une active (très commune - notée ci après par R) et l'autre inactive (rare - notée r). Cela permettrait d'expliquer les différents phénotypes « intermédiaires » présentés dans notre précédent article (Duprez, 2006) sur cette espèce par les combinaisons géniques suivantes :

Gène répresseur	Gène de coloration	Phénotype
RR, Rr ou rr	mm	Normal
RR	M ^F m	Normal intermédiaire
RR	M ^F M ^F	Normal intermédiaire + foncé
Rr	M ^F m	<i>Ferenigra</i>
Rr	M ^F M ^F	<i>Ferenigra</i> intermédiaire
rr	M ^F m	<i>Ferenigra</i> intermédiaire + foncé
rr	M ^F M ^F	<i>Ferenigra</i> « extrême »

Tout ceci reste cependant hypothétique sans confirmation moléculaire par étude génétique....

La seconde question que posent les résultats concerne la viabilité de la forme mélanisante.

En effet nous avons précisé les difficultés rencontrées pendant l'élevage : retard de croissance, mauvaise mue, etc.... ce qui tendrait à montrer que le caractère *ferenigra* serait défavorable quant à la survie de l'espèce sans être pour autant léthal. Nous avons discuté des effets néfastes de la surproduction de mélanine dans un autre article (Duprez, 2009). Cependant ces effets seraient peut-être à l'origine de la rareté des formes *ferenigra*, *weissmani* et *melaina* dans la nature...

On peut noter que les chenilles des derniers accouplements comportaient souvent des taches noires ce qui serait le signe d'attaque mycosique selon Pierre Robert qui décrit « des plaques de mélanisation » dans son article traitant des maladies en élevage (Robert, 1997). Cette sensibilité accrue serait-elle liée à la forme mélanisante ? Nous ne pouvons conclure car il se pourrait également qu'une maladie se soit installée progressivement dans l'élevage au fil des années.

Par ailleurs, les résultats montrent que les accouplements donnent de moins en moins d'individus au final et que la proportion d'individus naissant atrophés augmente au fur et à mesure qu'on croise les individus *ferenigra* entre eux... Est-ce dû à la « concentration » du caractère *ferenigra* ou bien à une certaine consanguinité puisque tous les élevages ayant donné des résultats découlent d'un mâle unique ? A cette question nous ne pouvons à nouveau pas conclure.

Par contre, nous pouvons supposer le caractère mélanisant induit des problèmes hormonaux comme le prouvent les problèmes de mues et les naissances

« aberrantes ». Ces deux phénomènes étant sous le contrôle des hormones juvénile (HJ) et de mue (Ecdysone) qui déterminent la durée du développement larvaire (Duprez, 2005), qui, nous l'avons vue, est également perturbée, il est facile d'établir le lien.

Par ailleurs, cette augmentation de la durée du stade larvaire augmente la probabilité de prédation.

En occultant un hypothétique effet « affaiblissant » et/ou « atrophiant » du gène *ferenigra*, le seul fait de l'existence de cette perturbation hormonale, associée au comportement atypique des mâles mélanisant lors du vol d'approche de la femelle observée en Nature (Duprez, 2006) et celui des femelles refusant l'accouplement observées lors de ces élevages pourrait permettre d'expliquer la rareté de cette forme.

Enfin, le dernier fait que nous discuterons est l'effet du caractère *ferenigra* sur le sexe ratio.

En effet, nous avons émis l'hypothèse que, le caractère n'étant pas lié au sexe, nous devions conserver un sex-ratio proche de 1 : 1 quelque que soit la forme. Les résultats concernant les formes « claires » montrent en effet plus ou moins une telle conservation. Au contraire, si on examine les ratios des formes mélaniques on s'aperçoit que celui-ci passe de 1 : 1 à 1.5/1 et enfin à 3/1 au cours des générations. La forme mélanisante semble donc plutôt réservée aux mâles qui, peut être, sont moins sensibles aux effets néfastes de ce caractère. Cela concorde avec ce que l'ont observe en Nature puisque le dernier auteur relate le fait que depuis qu'il étudie et recherche cette forme dans les bois de Seraing (Province de Liège, Belgique) il a régulièrement rencontré des mâles *ferenigra* alors qu'il n'a capturé que 4 femelles « noires » en 70 ans....

Conclusion

L'élevage d'*Agria tau f. ferenigra* sur plusieurs générations nous a donc permis de mettre en évidence plusieurs aspects défavorables de ce gène pouvant expliquer la rareté de cette forme dans la Nature. Il a également pu prouver qu'on pouvait obtenir des individus de plus en plus marqués en croisant deux individus porteurs. Mais il a surtout soulevé des problèmes quand à l'origine du phénotype et donc de mettre en doute la théorie actuelle sur la génétique de cette espèce. Il faudrait maintenant pouvoir vérifier l'hypothèse exprimée par des analyses génétiques poussées

Références

- FORD E. B., 1936. - Problem of Heredity in the Lepidoptera. - *Biological reviews*, 12(4) : 461-501.
- LERAUT P., 2006. - *Papillons de nuit d'Europe, volume 1*. - NAP Edition, Verrière-le-Buisson : 387 pp.
- ROUGEOT P.-C., VIETTE P., 1978. - *Guide des papillons nocturnes d'Europe et d'Afrique du nord*. - Delachaux et Niestlé, Lausanne : 228 pp.

- DUPREZ J.-N., 2005. - La Mue : une approche simplifiée. - *Le bulletin d'Arthropoda*, 23 : 33-77.
- DUPREZ J.-N., 2006. - Etude d'une population d'*Agria tau*. - *Le bulletin d'Arthropoda*, 29 : 39-47.
- DUPREZ J.-N., 2009. - Mélanisme : formes et aberrations chez les lépidoptères. - *Le bulletin d'Arthropoda*, 39 : 29-44.
- OBERTHÜR C., 1909. - *Etude de lépidoptérie comparée*, Fascicule 2 - Edition Oberthür.
- ROBERT P., 1997. - Les maladies des insectes en élevage. - *Insectes*, 105 : 19-21.



Fig. 1. Femelle sauvage au phénotype « poudré » (Coll. J.-N. Duprez). Cliché J.-N. Duprez.



Fig. 2. Assombrissement progressif de la forme *ferrenigra*. a. mâle et b. femelle de la génération F0. c. mâle et d. femelle de la génération F1. e. mâle et f. femelle de la génération F2 (Coll. F. Bivert). Cliché J.-N. Duprez.



Figure 3



Figure 4

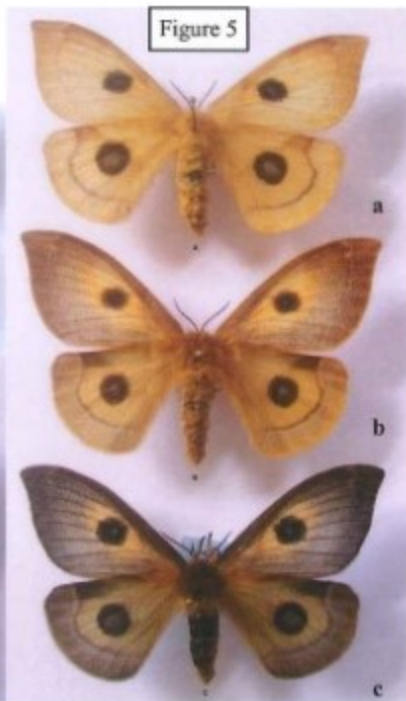


Figure 5



Figure 6

Fig. 3. Femelle au fond presque blanc (forme *decolor* Schultz 1905 ?). Fig. 4. Femelle au fond marron sombre (forme *nigrescens* Bergmann 1953, *brunea* Lempke 1960 ?). Fig. 5. femelles sans pupille ocellaire blanche. a. forme *subcaeca* (Strand, 1900) dans la forme nominale. b. forme *subcaeca* de la génération F1 (forme *ferecaeca* Oberthür 1909, *subcaeca-anthrax* Standfuss 1910 ou *subcaeca-nigerrima* Standfuss 1910 ?). c. forme *subcaeca* de la génération F2 (forme *ferecaeca*, *subcaeca-anthrax* ou *subcaeca-nigerrima* ?). Fig. 6. Gros plan des ocelles (Coll. F. Bivert). Cliché J.-N. Duprez.