

CHANGEMENTS PHYSIOLOGIQUES DE COULEUR CHEZ LES CASSIDES

par Pierre Jolivet

Parmi les Coléoptères Chrysomélides, le groupe des Cassides, riche d'environ 2 500 espèces, présente une grande variété chromatique. La couleur de certaines espèces, d'origine pigmentaire, évolue au fil de la vie de l'adulte. D'autres espèces présentent la faculté d'agir sur leurs couleurs et leurs motifs selon les pressions de leur environnement.

La coloration des Cassides, les "tor-toise-beetles" des anglais, varie énormément dans la nature du vert tendre au jaunâtre ou au rougeâtre quand il s'agit de couleurs pigmentaires (*Cassida*) au jaune à brun clair (*Omaspides*), à vert métallique brillant (*Desmonota*) ou à vert bleu iridescent (*Physonota*) quand il s'agit de couleurs structurales. Beaucoup d'espèces présentent sur les spécimens vivants de magnifiques couleurs dorées, argentées, rougeâtres, bleues, brunes qui varient parfois lentement ou rapidement. Ces couleurs disparaissent avec la mort et deviennent brun-jaunâtre dans les collections. Les espèces à couleurs structurales ou pigmentaires tels que nos *Cassida* ou les exotiques *Aspidomorpha*, *Botanota*, *Dorynota*, *Physonota*, *Echoma*, *Zatrephina*, *Metriana*, *Chiridopsis*, *Coptocycla* perdent sauf exception leurs couleurs vives après la mort, certaines toutefois les gardent totalement ou partiellement.

La raison n'est pas seulement la perte de pigment, si pigment il y a, mais aussi la modification des lames minces de la cuticule et la perte de son hydratation. Ce phénomène est très complexe et a été surtout étudié par Hinton (1960-1975) et quelques autres (Mason, 1929 - Grant, 1946 - Kirk, 1971 - Neville, 1977 - etc.). Certaines Cassides changent de couleur au cours de leur développement, d'autres brutalement, comme un caméléon, mais par un processus très différent et sans aucun rapport avec la couleur du substrat.

Certaines espèces à couleurs vives, surtout vert métallique brillant, comme les *Desmonota*, *Craspedonta*, *Polychalca*, *Agrynysa*, quelques *Stolas*, conservent leur couleur ; peut-être parce que le phénomène d'hydratation des lames minces n'intervient pas pour ces couleurs structurales. Certaines de ces Cassides sont très dures et très difficiles à épingleur (*Desmonota*, qui sont



Un cas de mimétisme extraordinaire : *Notasacantha* (= *Hoplionota*) *dorsalis* (Waterhouse) Cassidinae, sur feuille d'*Acacia crassa*, Australie, Queensland. (Cliché Hawkeswood)

souvent vendues comme bijoux) ; d'autres Cassides sont normales tout en restant très brillantes.

Changements de couleur avec l'âge et la plante-hôte

Mequignon (1941), puis Turian (1949-1960) ont décrit les changements de couleurs chez *Cassida murraea*, une espèce française, au cours de la vie imaginaire de l'insecte. L'imago éclôt vert en juillet, tourne au jaune brun en automne et généralement après l'hivernation devient rouge brique. La coloration verte instable des *Cassida* provient de pigments présents dans les cellules hypodermiques. Elle est d'origine chimique et, dans le cas des spécimens rouges, due à l'accumulation de β -carotène provenant des feuilles de *Inula*, la plante-hôte. Quand il est nourri avec d'autres parties de la plante, l'insecte ne tourne pas au rouge mais devient jaune ocracé. Seuls les spécimens rouges présentent une activité sexuelle au printemps, la couleur déclenchant, très probablement avec d'autres facteurs, l'instinct génésique.

De tels changements de couleur semblent assez communs chez d'autres espèces du

groupe telles *Cassida* (*Pilemostoma*) *fastuosa* et *Cassida* (*Cassidulella*) *pusilla*. Ils sont aussi en relation avec le changement de couleur et de composition chimique de la plante au cours de l'année. Curieusement la couleur rouge au printemps est en opposition avec le vert tendre de la plante. Homochromie puis aposématisme ? Il ne faut pourtant pas généraliser car peu d'études ont été réalisées sur le comportement de ces espèces.

Des changements de couleurs et de dessin associés à la nourriture et à l'âge ont été signalés chez *Physonota helianthii* du Dakota du sud. La couleur a ici une origine structurale contrairement aux exemples précédents : blanche, puis noire avec des taches chez les jeunes adultes, puis vert doré brillant (couleur nuptiale) . On a longtemps cru qu'il s'agissait de deux espèces différentes.

Changements de couleur physiologiques et transitoires

Ce mécanisme a été décrit d'une façon saisissante par divers auteurs nord-américains chez les Cassides néotropicales. Hinton l'a décrit aussi chez une espèce asiatique, un

Aspidomorpha tecta. Quand on sait combien ces espèces sont communes sur *Ipomoea* sur les plages du Pacifique, on voit ce qu'il reste à faire comme recherches.

Ces mécanismes peuvent être plus ou moins différents, plus ou moins rapides, plus ou moins spectaculaires, mais dépendent tous d'un phénomène dû au degré d'hydratation des couches chitineuses de la cuticule. Naturellement toute couleur disparaît très rapidement sur l'individu mort quand le film hydraté s'évapore. Chez d'autres insectes comme les Orthoptères, les phénomènes sont dus à d'autres causes, parfois à des déplacements de pigments. Le phénomène de modification volontaire des couleurs d'interférence, existant chez les Cassides, semble unique dans le monde animal.

La production de couleur est donc due à des films de matériel chitineux transparent qui sont eux-mêmes incolores et qui produisent la couleur grâce à leur extrême minceur juste comme une bulle de savon ou une coulée de pétrole à la surface de l'eau. Les ferrobactéries produisent un phénomène semblable sur l'eau des ruisseaux. Ces films mesurent moins de 0,5 µm d'épaisseur, ils sont en contact avec un matériel chitineux différent. La couche productrice de couleur est inférieure à 1 ou 2 µm d'épaisseur. Quand elle est au repos, *Metrioma bicolor*, Casside nord-américaine, ressemble à une boule dorée. Cette couleur rend l'insecte visible sous le soleil. A noter que la couleur varie sous différents angles de vision. Quand l'insecte est dérangé, il perd en moins d'une minute sa couleur brillante dorée et devient vert, bleu, violet et finalement brun orangé. Si l'insecte est laissé tranquille quelques minutes, les couleurs repassent selon la séquence précédente mais en ordre inverse jusqu'à ce que la couleur dorée réapparaisse. Chez cet insecte, couleurs de transmission et couleurs de réflexion s'additionnent. On peut supposer que l'évaporation du film humide et donc la rétraction des couches produisent une modification de la couleur de même que le gonflement de celles-ci changent les reflets. Durant la copulation, les adultes aussi changent de couleur allant du brun-orangé au doré métallique.

Chez *Eurypepla calochroma* (= *jamaicensis*), une Casside de Floride, les adultes sont rouge vineux, verts, rouge bronzé ou dorés. En réalité, ces couleurs changent constamment sur le même individu et durant l'accouplement la couleur reste vert clair. Ces changements sont rapides et peuvent être asymétriques sauf pour les deux taches bleues des spécimens verts. Les changements de couleur sont également dus à un dérangement de l'insecte, ce qu'on appelait naïvement autrefois une "émotion". Grossièrement, bien que le phénomène ne soit



■ *Omaspides (Paromaspidés) sobrina* Boheman, femelle surveillant les nymphes de sa ponte. Elle a auparavant "couvé" ses œufs, c'est-à-dire les a recouverts avec ses élytres et a protégé ses larves. Sa teinte naturelle jaune, presque transparente, devient jaunâtre uniforme en se desséchant. Forêt atlantique, Viçosa, Brésil. (Cliché P. Jolivet)

pas comparable physiologiquement, on pourrait le rapprocher du rougissement des joues des timides...

Ces variations de couleur des Cassides ne sont pas en relation avec l'humidité relative ambiante ni avec l'alternance du jour et de la nuit, mais elles constituent seulement une réponse à un dérangement causé par un prédateur.

Hinton (1972) a étudié les changements de couleur d'un gros Scarabéide américain, le *Dynastes hercules*. Ce Coléoptère possède une cuticule extérieure transparente qui surmonte une couche spongieuse jaune. En dessous de cette couche, la cuticule est noire. Quand les élytres sont jaunes, les espaces spongieux sont remplis d'air et quand

les élytres sont noirs, la couche spongieuse est remplie de liquide. La couleur des élytres est liée à l'humidité, noire la nuit et jaune durant le jour. Cela peut servir de protection, constituer un atout pour la thermo-régulation. Ce phénomène n'est pas contrôlé par l'insecte lui-même, car ce changement de couleur, contrairement à celui des Cassides, est entièrement passif.

En revanche, certaines Cassides (*Coptocycla*, *Aspidomorpha*, *Eurypepla*, *Deloyala*, *Metrioma*) peuvent faire varier la couleur de leurs élytres en modifiant la quantité d'eau dans la cuticule et par voie de conséquence l'épaisseur des films tenus responsables des couleurs d'interférence et de l'iridescence. Ces changements peuvent être très rapides et sont réversibles. Ils sont très certainement d'origine hormonale et contrôlés par le système nerveux de l'insecte.

Notons aussi que la coloration des Cassides tropicales n'est pas entièrement structurale ; elle peut être aussi le résultat de la surimposition de couleurs physiques et de couleurs pigmentaires sous-jacentes, par exemple pour l'effet doré ou argenté. Il y a donc chez beaucoup de Cassides des couleurs

Comment rendre leurs couleurs aux Cassides de collection

La décoloration des Cassides peut être complète (*Aspidomorpha*) ou partielle (*Botanochara*). Chez cette dernière, la couleur noire des élytres persiste et les bandes rouges s'estompent et prennent une couleur brique atténuée. Beaucoup d'autres Cassides sont dans ce cas. Le phénomène rejoint celui d'autres Chrysomélides australiens, des *Chrysomelinae*, les *Paropsis*. Certains arborent parfois de magnifiques couleurs irisées sur les *Eucalyptus* et deviennent jaune sale dans les collections. Certaines espèces de *Paropsis* que j'ai observées en Nouvelle-Guinée sont naturellement jaune pâle dans la nature et le restent quand elles sèchent. Kelly (1980) écrivait qu'en 1864 le révérend Hamlet Clark quand il décrivait une nouvelle espèce de *Paropsis* écrivait aux récolteurs de peindre des aquarelles de ces insectes avant de les tuer.

Chrysophtharta perd ses magnifiques couleurs après la mort et Kelly les immerge 24 heures dans l'eau et prétend avoir ainsi restauré la coloration originale même après 12 années. Les mêmes techniques peuvent être appliquées aux Cassides et si l'on ajoute à l'eau 2% de formol on

peut les conserver indéfiniment. Les couleurs métalliques vertes de certaines Cassides (*Craspedonta*, *Polychalca*, quelques *Agenysa*, *Stolas*, *Cassidinoma*) restent intactes après dessiccation. Il s'agit probablement de couleurs structurales sans film d'humidité.

En gros, si l'on veut conserver indéfiniment la couleur des Cassides, il faut suivre la méthode Zikan :

- 1 • tuer les insectes au cyanure ;
- 2 • placer ceux-ci dans un récipient de porcelaine et verser de l'eau très chaude. Les laisser ainsi quelques heures ;
- 3 • placer les insectes dans des tubes de verre contenant une solution d'eau distillée avec 2% de formol ;
- 4 • au bout de quelques semaines, les insectes sont transportés dans une solution neuve. Répéter l'opération jusqu'à ce que le liquide ne se trouble plus. La méthode qui permettra de conserver la coloration des Cassides à sec est encore à trouver car l'eau est indispensable pour restaurer le film d'humidité produisant l'iridescence dorée des élytres.

pigmentaires, souvent plus ou moins vertes dans l'hypoderme et des couleurs structurales métalliques produites par l'interférence de lames minces dans l'endocuticule. La variation d'épaisseur de ces lamelles est due à l'hydratation et à la déshydratation de cette cuticule.

Les couleurs structurales sont formées par des phénomènes de réflexion sélective de longueurs d'ondes par des structures particulières en lamelles. L'effet Tyndall peut parfois donner chez les Odonates l'impression de couleurs bleues brillantes. A noter que les Cassides adultes se trouvent presque toujours sur la surface supérieure des feuilles ce qui signifie qu'elles sont protégées. *Aspidomorpha*, surtout asiatique, a jusqu'à 88 (44 x 2) couches d'interférences dans ses élytres et, comme on l'a déjà signalé, aucun animal autre que les Cassides ne peut ainsi modifier ses couleurs physiques pour se protéger. Chez *Aspidomorpha*, ces changements durent environ 2 ou 3 minutes en cas de perturbation et vont ainsi du doré au rouge-cuivré simplement en faisant varier le degré d'hydratation des couches cuticulaires. On peut reproduire au laboratoire ces changements en utilisant des solutions de pH différents, phénomène qui peut être utilisé par l'insecte lui-même. Le doré des *Aspidomorpha* provient de l'endocuticule.

D'après Hinton (1973), les couches d'interférences se trouvent dans la partie interne de la cuticule juste au-dessus de la couche des cellules épidermiques. Pour cet auteur, ce sont ces cellules épidermiques qui sont responsables directement de l'arrivée ou du départ de l'eau dans les élytres ou tout au moins du maintien ou de l'expulsion du liquide des couches concernées.

Il y a un indice de réflexion moyen élevé chez les Cassides car la couleur change très peu avec l'angle d'incidence de la lumière.

Homochromie, mimétisme, aposématisme, instinct sexuel peuvent expliquer ces changements

A quoi riment ces changements des Cassides vivantes ? Chez *Cassida*, on a vu que ces changements saisonniers, surtout de nature pigmentaire et dus au β -carotène, peuvent avoir une certaine valeur de protection en suivant la coloration de la plante-hôte et que la couleur rouge du printemps était liée au déclenchement de l'instinct sexuel. On peut aussi les considérer comme un cas d'aposématisme, les Cassides étant par elles-mêmes peu comestibles.

Comment interpréter la fonction que pour-

raient exercer les réflexions dorées ou argentées des *Aspidomorpha* et d'autres espèces exotiques ? On a suggéré que l'apparence dorée de ces insectes offrait une protection en mimant les gouttelettes de pluie brillant au soleil. Dans d'autres cas, ces taches sont des miroirs qui peuvent réfléchir les surfaces environnantes et ainsi renforcer l'homochromie.

Les changements cycliques réversibles, rapides, de certaines espèces, comme celles du genre *Eurypepla* représentent certainement un moyen de défense car ces réactions se produisent quand ces Cassides sont dérangées. Un bruit caractéristique, plus ou moins fort selon les espèces, est aussi produit par le frottement de la tête contre l'avant du pronotum (*Physonota*, *Eurypepla*) et a un rôle défensif et avertisseur, probablement contre les oiseaux. Chez *Aspidomorpha tecta*, Casside asiatique, les changements durent environ deux minutes et vont du doré au rouge. Comme ils sont très lents on voit difficilement le rôle sélectif du système. Cependant, la méthode peut-être efficace en groupe et aussi jouer un rôle dans le déclenchement de l'instinct génésique. Certaines chenilles du chou comme les *Spodoptera* sont cryptiques quand la densité de la population est basse et aposématiques quand la densité est élevée.

Chez *Metrioria bicolor*, Casside sud-américaine, Mason prétend que ces changements brusques de couleur constituent un système de protection car les Coléoptères sont moins aisément perçus quand ils prennent des couleurs moins brillantes.

Les couleurs nuptiales ne sont pas tellement rares chez les Chrysomélides mais elles ont été peu étudiées. Aux Etats-Unis, elles ont été signalées chez *Zygogramma*, *Calligrapha*, *Disonycha*, *Omophoita*, des Chrysomélines et des Alticines, mais c'est chez les Cassides que le phénomène est le plus net : *Physonota helianthii*, *Chelymorpha cassidea*, *Metrioria bicolor* et *Deloyala guttata*. Les changements physiologiques qui déterminent l'activité sexuelle prennent généralement place pendant l'hivernation ou l'estivation de l'insecte. C'est le cas aussi des *Cassida* européennes comme on l'a vu plus haut avec la différence qu'ici il s'agit plutôt de couleurs pigmentaires.

En conclusion, Barrows propose trois fonctions possibles des changements de couleur de *Metrioria* : le doré est difficile à détecter sur le feuillage au soleil et reflète les couleurs du substrat. Il peut mimer les gouttes de pluie et peut aussi signifier que l'insecte est sexuellement réceptif, car les *Aspidomorpha*, par exemple, ne copulent que lorsqu'ils sont dorés. Enfin la phase orange peut mimer les Coccinellides, mimétisme batésien ou müllérien. Vasconcellos (1988) a

déteint toute une série de ces anneaux mimétiques et polymorphes Coccinellides-Cassides. La toxicité plus forte chez les Coccinellides est en réalité partagée entre les deux familles.

Les Cassides ont de très nombreux moyens pour échapper à leurs prédateurs : mimétisme, aposématisme, attachement par leurs tarses au substratum, bruissement régulier, parfois très fort et audible pour l'homme et grandissant quand il est partagé par toute une population, immobilisation réflexe, vol rapide, sécrétions toxiques. Attachées au substratum et complètement aplaties, certaines espèces ressemblent à des excroissances de la feuille, d'autres à des excréments.

Alors qu'une certaine couleur d'origine structurale ou chimique peut être responsable du déclenchement de l'instinct génésique, il est parfois très difficile de faire la part de l'homochromie, de l'avertissement ou de l'attraction sexuelle dans ces changements lents ou rapides. ◆

Quelques mots d'explications

On appelle **couleurs pigmentaires** des couleurs dérivées de substances d'une composition chimique définie (pigments) qui absorbent quelques ondes lumineuses et en réfléchissent d'autres en tant que couleurs. Ces substances sont le produit du métabolisme ou de l'excrétion chez les insectes.

On appelle **iridescence** la production de différentes couleurs par diffraction.

On appelle **couleurs structurales** des couleurs produites par la dispersion, l'interférence ou la diffraction de la lumière.

Pour en savoir plus

◆ Pour plus de détails sur les changements de couleur et les anneaux mimétiques voir les chapitres de **Buzzi** et de **Vasconcellos** dans *Biology of Chrysomelidae*, Kluwer Acad. Publ. : 615 p., 1988.

◆ **Jolivet, Petitpierre & Hsiao** eds. et *Novel Aspects of Biology of Chrysomelidae*, ibid.,

◆ **Jolivet, Cox & Petitpierre** eds., sous presse. env. 630 p. Voir aussi **Crowson** : *Biology of Coleoptera*, Ac. Press, 1981

◆ Et divers articles par **Mason**, 1929 ; **Grant**, 1946 ; **Hinton**, 1960-1973 ; **Kirk**, 1971 ; **Barrows**, 1979 ; **Fuzeau-Braesch**, 1985, etc. La première mention de changement de coloration chez les Cassides a été publiée par **Sallé** en 1862 dans le Bulletin de la Soc. Ent. de France.

L'auteur

Spécialiste des Coléoptères Chrysomélidés, Pierre Jolivet a consacré plusieurs ouvrages aux insectes en général. Il a récemment publié dans notre revue (n°83) un article sur les fourmis et les plantes.