

Les couleurs de la vie

Mécanismes de production, fonctions et diversité

Julien P. Renoult et Bernard Valeur

Résumé Les couleurs du monde vivant sont d'une extraordinaire diversité. Chez les végétaux, elles sont très majoritairement d'origine pigmentaire tandis que chez les animaux, elles sont pigmentaires et/ou structurales. Au-delà de cette dichotomie entre pigments et structures, c'est de l'importante variation qui existe dans la composition chimique des pigments et dans l'organisation spatiale de structures productrices de couleurs que naît la diversité de ces couleurs. Cette multitude de mécanismes chromatogènes est le fruit de millions d'années d'évolution durant lesquelles pigments et structures ont été sélectionnés afin d'assurer diverses fonctions, certaines en lien avec la perception des animaux, d'autres sans aucun lien ni avec cette perception, ni même avec la lumière. La multifonctionnalité des mécanismes chromatogènes et son ajustement face aux pressions de sélections spécifiques à chaque environnement sont les principaux déterminants de la diversité des couleurs en milieu terrestre.

Mots-clés Couleur, vie, pigments, couleurs structurales, perception, vision, communication.

Abstract **The colours of life: mechanisms of production, functions and diversity**

The colours of life are extraordinarily diverse. In plants, most colours are due to pigments, whereas in animals they have a pigmentary or a structural origin. Beyond this mere dichotomy between pigments and structures, the diversity of colours arises from the wide variation among chemical compositions of pigments and among the spatial organizations of structures that produce colours. This multitude of chromogenic mechanisms results from millions of years of evolution during which pigments and structures have been selected for performing various tasks, some of them in relation to animal perception, and others without any link with this perception, not even with light. The multifunctionality of the chromogenic mechanisms and its adjustment to selection pressures that are specific to each environment are the major determinants of the diversity of colours on land.

Keywords Colour, life, pigments, structural colours, perception, vision, communication.

La couleur d'un corps est le fruit d'interactions d'une part entre une lumière incidente et ce corps, et d'autre part entre la lumière renvoyée par ce dernier et le système visuel d'un observateur. La diversité des couleurs dans le monde vivant provient essentiellement des différences de composition pigmentaire et de microstructure de surface des végétaux et des animaux. Elle est également tributaire de la manière dont l'observateur perçoit les couleurs, et cette perception diffère considérablement selon les animaux. Enfin, dans une moindre mesure, les variations de la lumière ambiante peuvent jouer un rôle.

Dans cet article, l'origine de la diversité des couleurs du monde vivant sera examinée sous l'angle de la chimie et de la physique. Puis la discussion portera sur les différentes fonctions des couleurs du vivant ainsi que sur les mécanismes écologiques et évolutifs qui, en sélectionnant ces fonctions, engendrent la diversité des compositions pigmentaires et des microstructures de surface des êtres vivants, et donc de leurs couleurs.

Les couleurs des végétaux et des animaux

D'une façon générale, il faut distinguer les couleurs qui dépendent de la nature chimique d'un corps et celles qui n'en

dépendent pas [1-6]. Dans le premier cas, l'absorption sélective de la lumière par des pigments dans certains domaines de longueurs d'onde est à l'origine de la couleur perçue par nos yeux qui captent les radiations non absorbées et réfléchies par l'objet. Parfois, les pigments sont fluorescents : la fluorescence (émission consécutive à une absorption de lumière) contribue alors à la perception colorée en rendant les couleurs plus éclatantes. Dans toutes ces situations, on parle de *couleurs pigmentaires*, qui sont présentes aussi bien chez les végétaux que chez les animaux.

Dans le second cas, indépendamment de la nature chimique, des phénomènes physiques tels que la réfraction de la lumière, la diffusion, les interférences et la diffraction sont responsables des couleurs observées. On parle alors de *couleurs physiques*, ainsi que de *couleurs structurales* lorsque la microstructure de surface du matériau en est l'origine. Ce cas est fréquent chez les animaux mais plus rare chez les végétaux.

Les couleurs pigmentaires

Les pigments des végétaux

Les couleurs des végétaux sont dues à diverses familles de pigments qui peuvent exister simultanément dans une

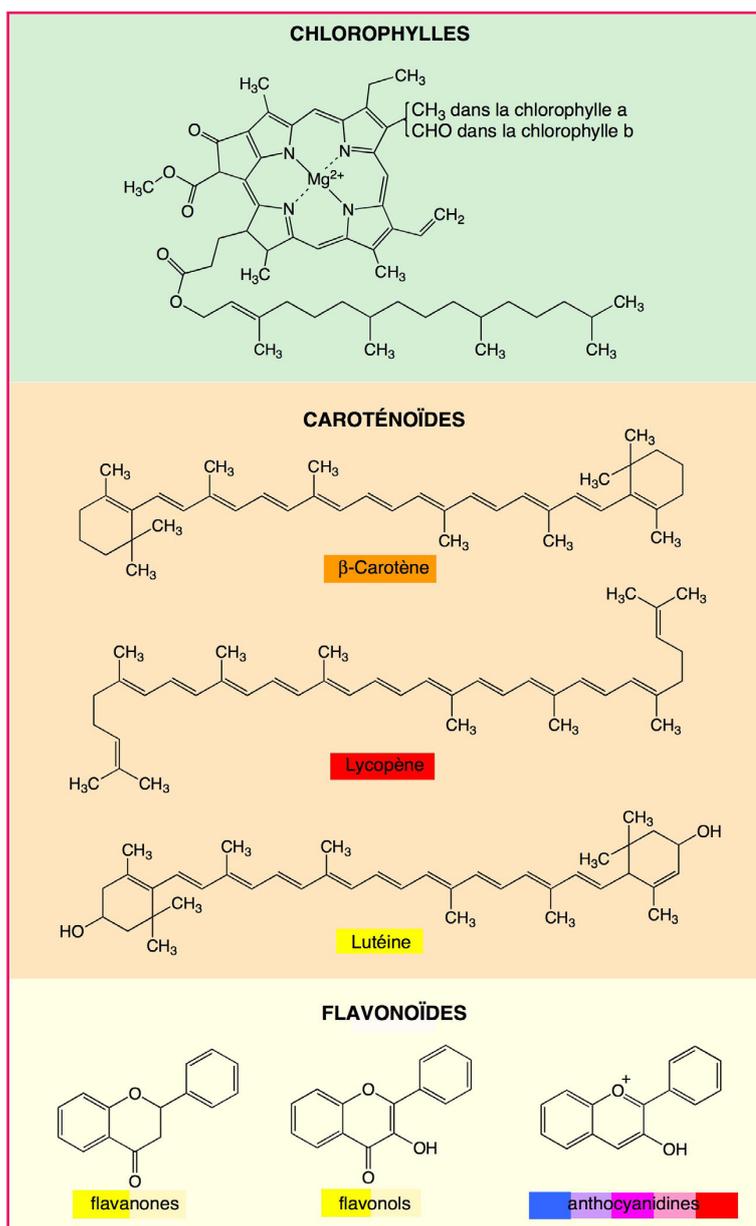


Figure 1 - Exemples de pigments végétaux appartenant aux familles des chlorophylles, des caroténoïdes et des flavonoïdes. Pour ces derniers, les groupes hydroxyle (OH) en diverses positions ne sont pas représentés.

même plante. Les trois familles les plus importantes sont les *chlorophylles*, les *caroténoïdes* et les *flavonoïdes* [7-10].

Les chlorophylles existent sous diverses formes, les plus répandues étant les chlorophylles *a* et *b* (figure 1). Elles possèdent un noyau de type porphyrine contenant au centre un atome de magnésium, et sur ce noyau est greffée une longue chaîne à vingt atomes de carbone. Elles absorbent la lumière du Soleil aux longueurs d'onde inférieures à 700 nm. L'efficacité d'absorption est toutefois faible aux alentours de 530 nm et, à ces longueurs d'onde, la lumière est donc renvoyée par réflexion diffuse (c'est-à-dire dans toutes les directions), ce qui procure à nos yeux une sensation générale de vert. Les diverses nuances de vert observées résultent de la présence de plusieurs sortes de chlorophylles et de celle d'autres pigments, comme par exemple les caroténoïdes et les flavonoïdes qui contribuent un peu à la couleur.

Les caroténoïdes, très répandus dans le monde végétal, confèrent des couleurs jaune, orange et rouge (figure 1). Dans

cette famille, on distingue les *carotènes* et les *xanthophylles*. Les premiers ne sont constitués que d'atomes de carbone et d'hydrogène tandis que les seconds contiennent en outre des atomes d'oxygène. Le chef de file des carotènes est le β -*carotène*, responsable de la couleur orange de la carotte. Quant à la tomate, elle doit sa couleur rouge au *lycopène*. La xanthophylle la plus importante est la *lutéine* qui est de couleur jaune. On la trouve par exemple dans le maïs et surtout dans les feuilles vertes des légumes (épinards, oseille, brocoli, choux, etc.), même si sa couleur est masquée par celle des chlorophylles.

Les flavonoïdes sont, quant à eux, surtout présents dans les fleurs. Ce sont des composés flavoniques appartenant à la classe des polyphénols. Le squelette de base est constitué de trois cycles (deux cycles benzéniques et un hétérocycle oxygéné) portant des substituants hydroxyle (OH) en diverses positions. Ils se répartissent dans plusieurs groupes de composés, en particulier les flavanones, les flavonols et les anthocyanidines (figure 1). Les flavanones et les flavonols donnent des couleurs tirant sur le jaune avec diverses nuances. Quant aux anthocyanidines, elles subissent une glycosylation par une enzyme au sein des plantes, ce qui conduit aux *anthocyanes* (le terme anglais est *anthocyanines*) dont les couleurs dépendent fortement du nombre et de la position des substituants OH : rouge, rose, bleue, violette et pourpre. Ces couleurs peuvent être modifiées par la complexation de métaux ou par la modification de l'acidité. Par exemple, la couleur de la cyanidine est bleue en milieu basique (cas du bleuets), violette en milieu neutre, et rouge en milieu acide (cas du coquelicot). Le chou rouge doit également sa couleur à la cyanidine : le jus de chou rouge est donc bleu en milieu basique et rouge en milieu acide. Les fruits rouge foncé (myrtilles, cassis, raisins) doivent également leurs couleurs aux anthocyanes.

Les pigments des animaux

Il est important de distinguer les pigments que les animaux produisent par eux-mêmes (mélanines, ptérides, ommochromes, pigments biliaires, etc.) et ceux d'origine alimentaire (caroténoïdes) [7]. Parmi les pigments produits par les animaux, les plus répandus sont les *mélanines* dont la couleur va le plus souvent du brun au noir, mais aussi du jaune au roux. On les trouve en association ou non avec d'autres pigments, en particulier dans les poils des mammifères, les plumes des oiseaux, les ailes de papillons, etc. Si la production de mélanines vient à défaillir, l'animal est blanc avec des yeux rouges (*albinos*). Lorsque les mélanines ne migrent pas dans les poils ou les plumes, l'animal a un pelage ou un plumage blanc, mais la pigmentation des yeux, de la peau et des pattes est normale. Enfin, une production excessive de mélanines confère une couleur noire, ou presque (lapins, chiens, hamsters, chats... et aussi panthère).

Les papillons possèdent des couleurs très variées dues à divers pigments, en particulier les ptérides et les ommochromes [11-12] (figure 2).

Les animaux ne sont pas capables de produire des caroténoïdes. Ceux qu'ils possèdent ont donc été ingérés et sont souvent transformés. Les oiseaux sont particulièrement aptes à effectuer la transformation de caroténoïdes. Nombre d'entre eux exhibent ainsi de multiples couleurs qui vont du jaune au rouge : chardonneret, rouge-gorge, mésange, pinson, etc. [13-14]. Quant au flamant rose, sa couleur provient



Figure 2 - Les couleurs du papillon paon du jour (*Aglais io*) sont dues à divers pigments à l'exception de la couleur bleutée des ocelles (à droite) qui est d'origine interférentielle (© B. Valeur).

exclusivement de son alimentation constituée principalement de crustacés planctoniques, qui se nourrissent d'algues riches en caroténoïdes transformés en *astaxanthine* et *canthaxanthine* de couleur rouge.

Notons que, contrairement aux végétaux, la présence de pigments bleus et verts est exceptionnelle chez les animaux. Quelques rares ailes de papillons en contiennent. Dans la grande majorité des cas, la couleur bleue est de type structural, comme nous allons le voir maintenant. Quant à la couleur verte, elle résulte le plus souvent d'une couleur structurale bleue à laquelle se superpose la couleur jaune d'un pigment. C'est en particulier le cas de la peau des batraciens et des plumes vertes des oiseaux.

Les couleurs structurales

L'iridescence

De nombreux insectes présentent des couleurs chatoyantes qui changent selon l'angle d'observation. Ce phénomène, appelé *iridescence*, est dû à des interférences lumineuses résultant d'une structure périodique dont le pas est de l'ordre de grandeur des longueurs d'onde de la lumière [3, 7, 11-12].

Par exemple, la carapace (le terme exact est cuticule) des scarabées est constituée de plusieurs couches fines superposées. Une onde lumineuse qui atteint la surface se réfléchit partiellement sur les diverses couches, et les ondes lumineuses émergeant par la face avant interfèrent entre elles. Selon l'épaisseur locale et selon l'angle d'observation, l'intensité de la lumière à certaines longueurs d'onde est réduite, alors qu'à d'autres longueurs d'onde elle est au contraire renforcée, d'où l'apparition de couleurs.

La couleur bleue métallique du papillon Morpho est également d'origine interférentielle. Toutefois, contrairement au cas précédent, il ne s'agit pas de multicouches mais de stries constituées d'un empilement de six à douze lamelles de chitine maintenues à distance constante [11-12]. Ces stries (environ 1 800 par millimètre) constituent un réseau de diffraction qui renvoie la lumière seulement pour les longueurs d'onde inférieures à environ 500 nanomètres, d'où la couleur essentiellement bleue.

Les couleurs interférentielles dues à la présence de microlamelles existent également dans les plumes de paon, de faisan et de bien d'autres oiseaux, des plus exotiques aux plus banals [13-14].

Les couleurs par diffusion de la lumière

Les couleurs bleues des plumes d'oiseaux méritent une attention particulière car elles ne sont pas dues à des pigments bleus et elles ne changent pas selon l'angle d'observation, contrairement aux ailes du papillon Morpho. Il ne s'agit donc pas d'iridescence. Un autre phénomène physique est mis en jeu : la diffusion de la lumière par des éléments structuraux de très petite taille (quelques dizaines de nanomètres) constituant les barbules des plumes.

Pendant longtemps, on a pensé qu'il s'agissait de diffusion Rayleigh, c'est-à-dire de la diffusion par des particules dont la taille est inférieure à dixième de la longueur d'onde de la lumière, phénomène responsable en particulier de la couleur bleue du ciel. Toutefois, cette explication est insuffisante pour les plumes d'oiseaux car la microscopie électronique révèle que les barbules des plumes possèdent des nanostructures à base de kératine et d'air avec un ordre partiel (*figure 3*) [15]. Ainsi, des interférences constructives se produisent localement sans pour autant s'accompagner d'iridescence (c'est-à-dire de variations de couleur selon l'angle d'observation) car il n'y a pas ici d'ordre à grande distance. Ces interférences renforcent l'intensité de la lumière diffusée à certaines longueurs d'onde qui dépendent de la taille et de l'espacement des éléments constituant la nanostructure. Il faut donc préciser dans ce cas qu'il s'agit de diffusion cohérente de la lumière.

Signalons enfin que les couleurs structurales existent également chez les végétaux bien que plus rarement [7, 10]. Certains présentent en effet des couleurs interférentielles dues à des multicouches. C'est le cas des feuilles de la fougère tropicale *Danaea nodosa* ainsi que des fruits d'une herbacée d'Afrique, *Pollia condensata*, dont la couleur bleue est l'une des plus intenses observées dans le monde vivant. Le sapin bleu ou épicéa du Colorado (*Picea pungens* « *Glauca* ») doit, quant à lui, sa couleur bleue à la diffusion de la lumière par de fines particules de cire recouvrant les aiguilles.

Signalons enfin que les couleurs structurales existent également chez les végétaux bien que plus rarement [7, 10]. Certains présentent en effet des couleurs interférentielles dues à des multicouches. C'est le cas des feuilles de la fougère tropicale *Danaea nodosa* ainsi que des fruits d'une herbacée d'Afrique, *Pollia condensata*, dont la couleur bleue est l'une des plus intenses observées dans le monde vivant. Le sapin bleu ou épicéa du Colorado (*Picea pungens* « *Glauca* ») doit, quant à lui, sa couleur bleue à la diffusion de la lumière par de fines particules de cire recouvrant les aiguilles.

Fonctions et diversité des couleurs

Les différents mécanismes décrits précédemment produisent des couleurs pouvant n'avoir aucune fonction et ainsi être le sous-produit fortuit de la composition pigmentaire et de la microstructure de surface d'un corps. Nombreuses sont les couleurs qui ont cependant été sélectionnées au cours de l'évolution pour répondre à des fonctions particulières. Ces fonctions peuvent être groupées en deux catégories selon qu'elles impliquent ou non un observateur percevant les couleurs ; on parlera de *fonctions chromatiques* dans le premier cas et de *fonctions non chromatiques* dans le second. Précisons toutefois que la couleur se définissant, en sciences du vivant, comme une sensation chez un observateur, discuter de couleurs en dehors de toute interaction avec un observateur, comme dans le cadre des fonctions non chromatiques, représente un abus de langage. Pour simplifier l'écriture et la compréhension, mais aussi parce que fonctions chromatiques et non chromatiques sont souvent intimement liées, nous nous permettrons cet abus.

Fonctions non chromatiques

Commençons par les chlorophylles qui sont les pigments les plus abondants sur notre planète. Qu'il s'agisse de

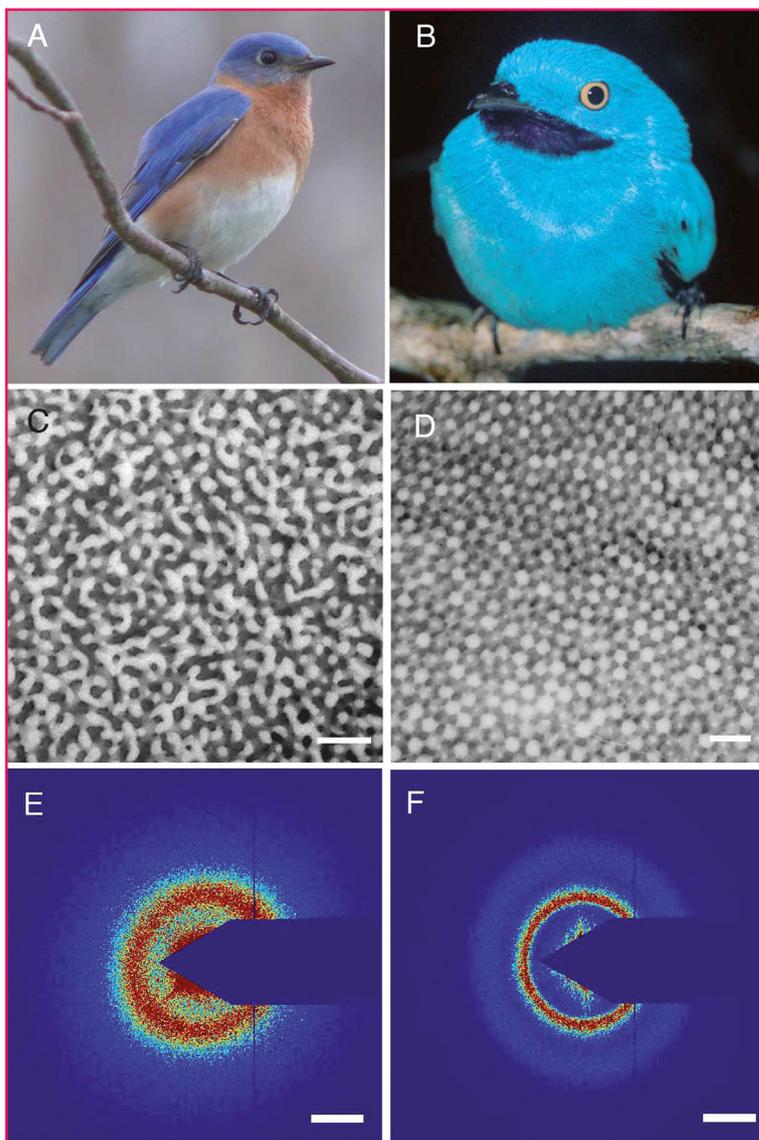


Figure 3 - Les plumes bleues de ces oiseaux doivent leur couleur à la diffusion de la lumière par des nanostructures à base de kératine et d'air [15]. Pour le Merlebleu de l'Est (*Sialia sialis*) (A), la microscopie électronique révèle des canaux tortueux (C), et pour le cotinga des Maynas (*Cotinga maynana*) (B), des empilements amorphes de sphères (D). Clichés de diffraction X aux petits angles (E-F). La barre blanche représente 500 nm pour (C-D) et $0,025 \text{ nm}^{-1}$ (fréquence spatiale) pour (E-F). Reproduit avec la permission de la Royal Society of Chemistry.

plantes, d'algues ou de bactéries, tous les organismes capables de photosynthèse en contiennent. Rassemblés en antennes collectrices, ces pigments jouent un rôle essentiel pour capter la lumière et transférer leur énergie d'excitation aux centres réactionnels où une paire spéciale de chlorophylles a induit une séparation de charges et déclenche ainsi une cascade de réactions de transfert d'électrons. Le bilan global est l'oxydation de molécules d'eau et la réduction de molécules de dioxyde de carbone conduisant, *via* le cycle de Calvin, à la production de glucides (voir [16] et l'article de N. Kaeffer *et coll.* dans ce numéro, [17] encadré p. 64).

L'absorption de lumière par les pigments peut également être mise à profit pour filtrer la lumière et ainsi assurer une protection contre ses effets néfastes, en particulier ceux provoqués par les radiations ultraviolettes. Ainsi la teinte rouge des feuilles à l'automne dans les régions tempérées est due à la présence d'anthocyanes qui servent d'écrans solaires à ces

feuilles pendant qu'elles libèrent certains de leurs éléments nutritifs vers le tronc et les racines. Chez les animaux et notamment les mammifères, le rôle de filtre solaire est surtout assuré par différents pigments à base de mélanines, dont la concentration dans les tissus cutanés varie conjointement avec l'intensité lumineuse. Une autre forme de protection contre la lumière est liée à la thermorégulation. Les couleurs sombres sont en effet bien connues pour leur capacité à convertir l'énergie lumineuse en chaleur. La relation entre le degré de mélanisme chez les organismes et la luminosité ambiante peut toutefois s'avérer assez complexe car elle dépend de cofacteurs tels que la taille des individus et le type de mécanisme physiologique utilisé pour maintenir leur température constante [18].

Les pigments tels que les caroténoïdes et les flavonoïdes des plantes ont une action antioxydante en neutralisant les radicaux libres qui accélèrent le vieillissement cellulaire. Certains animaux adapteraient leur stratégie d'alimentation afin de faire coïncider la période d'ingestion d'aliments riches en caroténoïdes avec les pics de concentration de radicaux libres dans les cellules [19].

Une autre forme de protection est de nature mécanique. Les plumes du bord de fuite des ailes des oiseaux, par exemple, sont très souvent noires, en relation avec la protection contre l'abrasion par les particules de l'air, conférée par une forte concentration en pigments mélaniques [13].

Beaucoup de pigments peuvent enfin jouer un rôle de protection chimique contre des organismes pathogènes ou des prédateurs. La mélanine chez les oiseaux ralentit la dégradation des plumes par les bactéries [20], tandis que les anthocyanes limitent les attaques de champignons sur les fruits [21] et d'herbivores sur les parties végétatives des plantes [22].

Fonctions chromatiques

Perception et visibilité des couleurs

Les fonctions chromatiques des couleurs sont par définition sujettes à la manière dont les animaux perçoivent les couleurs. La perception des couleurs nécessite des photorécepteurs. Avec un seul type de photorécepteur, un animal ne peut discerner que les variations d'intensité lumineuse. Mais en comparant la stimulation relative de plusieurs types de photorécepteurs différant par les domaines de longueurs d'onde dans lesquels ils sont le plus sensibles, il devient possible d'extraire des informations sur la composition spectrale de la lumière perçue. La plupart des mammifères possèdent deux types de photorécepteurs pour percevoir les couleurs. Les primates de l'Ancien Monde et la majorité des insectes en possèdent trois types, tandis que les oiseaux en ont quatre. Certains papillons possèdent huit types de photorécepteurs et les squilles (crustacés de l'ordre des stomatopodes) en ont seize, dont douze dédiés à la perception des couleurs [23-24].

L'une des principales fonctions chromatiques est d'augmenter les chances d'être détecté par un observateur. Dans les contextes de pollinisation, de dispersion des graines et de sélection sexuelle, les couleurs vives qui maximisent le contraste chromatique avec l'environnement sont le plus souvent associées à une augmentation de la valeur sélective des individus, c'est-à-dire de la probabilité de transmettre leurs gènes à la génération suivante. Par exemple, une étude a montré que le contraste visuel entre les couleurs de fleurs artificielles et celles de l'environnement était positivement corrélé



Figure 4 - Par leurs couleurs, mais aussi leurs formes et leurs parfums, les fleurs attirent les insectes pollinisateurs (© B. Valeur).

au temps mis par une abeille à visiter ces fleurs [25]. Dans un système de pollinisation basé sur des couleurs vives, tout le monde est gagnant, tant l'abeille qui visite plus de fleurs si elle les détecte rapidement, que la fleur qui augmente ses chances de transférer son pollen vers un maximum d'autres fleurs (figure 4). Dans ce contexte, l'émission de fluorescence, enrichissant les couleurs, apporte parfois une contribution supplémentaire à l'attraction.

Quel est le lien entre diversité des perceptions des couleurs, visibilité et diversité des couleurs ? Nous avons mentionné que tous les animaux ne possédaient pas le même équipement en photorécepteurs. En outre, la perception des couleurs ne dépend pas uniquement de ces derniers. Une couleur est une sensation qui prend certes naissance au niveau des récepteurs mais qui se nourrit d'autres données sensorielles ainsi que d'expériences passées conservées en mémoire. Une couleur est donc unique à un observateur et à un espace-temps donnés. Cependant, les signaux visuels évoluent sous l'effet de la sélection sur des générations d'observateurs et sont donc le plus souvent adaptés à un système visuel moyen représentatif d'une espèce. En outre, il est classiquement reconnu que la variation dans le nombre et la sensibilité des types de photorécepteurs est la principale source de différences de perception des couleurs entre espèces [24]. Or, à l'exception de certains groupes comme les papillons de jour et les poissons, ces deux paramètres varient très peu d'une espèce à l'autre [23]. Finalement, la diversité des systèmes visuels et l'optimisation de la visibilité pour ceux-ci ne peuvent expliquer seules l'immense diversité de la palette des couleurs naturelles.

Au delà de la visibilité

Outre le besoin d'attirer l'attention, les couleurs servent également à la reconnaissance. Les espèces de fleurs occupant un même champ par exemple ont tendance à avoir des couleurs plus diversifiées qu'attendu par le hasard [26]. Ce phénomène s'expliquerait par un tri écologique par lequel, pour s'implanter et se reproduire dans un endroit donné, une espèce doit se distinguer des autres en attirant l'attention des pollinisateurs mais également en leur facilitant la reconnaissance. Les abeilles ont en effet tendance à ne visiter qu'une seule espèce de plantes durant un vol de collecte. Si une abeille confond une espèce nouvellement implantée avec une espèce plus commune, la nouvelle espèce ne recevra du

pollen que de l'espèce plus commune et ne pourra donc pas se reproduire.

Assurer une bonne reconnaissance des membres de son espèce influence non seulement la diversité par tri écologique mais aussi la diversification des espèces même au cours de l'évolution. Les événements d'hybridations empêchent l'isolement génétique entre deux populations et à terme la formation de nouvelles espèces (spéciation). Une différenciation des traits colorés parmi les espèces nouvellement formées facilite la reconnaissance des congénères et limite donc l'hybridation. Par exemple, les étourneaux africains forment un groupe d'oiseaux très diversifié, caractérisé par des plumages iridescents vivement colorés. Au cours de l'évolution de ces oiseaux, l'apparition de mélanosomes ayant de nouvelles formes et structures a permis de créer de nouvelles couleurs impossibles avec les mélanosomes ancestraux [27]. Plus intéressant encore, les lignées ayant acquis ces nouveaux mélanosomes ont connu une explosion du nombre d'espèces. De plus, le fait que les espèces ayant des nouveaux mélanosomes aient davantage tendance à vivre ensemble souligne à quel point une innovation dans un mécanisme de production de couleurs peut relâcher les contraintes de spéciation liées à la reconnaissance d'espèces.

Perception par plusieurs observateurs

La plupart des fleurs et des fruits sont dits « généralistes » et sont donc visités par plusieurs espèces de pollinisateurs et d'animaux frugivores. Les signaux colorés doivent donc s'adapter pour être attractifs vis-à-vis de plusieurs observateurs ayant des perceptions des couleurs différentes [28]. Même dans le cadre d'interactions dites « spécialisées », les signaux sont perçus et sélectionnés par des observateurs tiers. Ainsi, les signaux sexuels évoluent souvent en canaux privés de communication afin d'attirer l'attention des femelles tout en minimisant la détectabilité par les prédateurs. Par exemple, le mimétisme müllérien est une stratégie de communication où plusieurs espèces toxiques s'imitent mutuellement afin d'aider les prédateurs à les reconnaître et à les éviter. Mais cette stratégie implique que les papillons soient capables, quant à eux, de reconnaître leurs congénères, au moins pour se reproduire. C'est ainsi que les papillons du genre *Heliconius* ont évolué en produisant un pigment jaune, la 3-hydroxy-L-kynurenine (3-OHK), qui diffère du pigment ancestral (que l'on retrouve dans les autres espèces du genre) par une capacité à refléter les ultraviolets [29]. De manière remarquable, le photorécepteur sensible aux ultraviolets chez les *Heliconius* a été dupliqué lors de l'apparition de la 3-OHK au cours de l'évolution du genre. La présence de deux photorécepteurs sensibles aux ultraviolets permet une discrimination des variations dans ce domaine spectral et offre ainsi un canal privé de communication. Le contexte communautaire, c'est-à-dire le fait qu'un signal coloré doit s'adapter à la perception de plusieurs observateurs ayant parfois des intérêts antagonistes, est un facteur important de diversification des couleurs dans le monde vivant.

Hétérogénéité des environnements visuels

Des variations de lumière ambiante entraînent des changements de sensations colorées, mais à l'échelle évolutive, ces variations peuvent également favoriser l'évolution de signaux colorés spécifiques d'un environnement visuel donné. Cela est particulièrement visible en milieu aquatique, où la lumière ambiante varie fortement avec la profondeur. Les couleurs des poissons changent ainsi en fonction de la

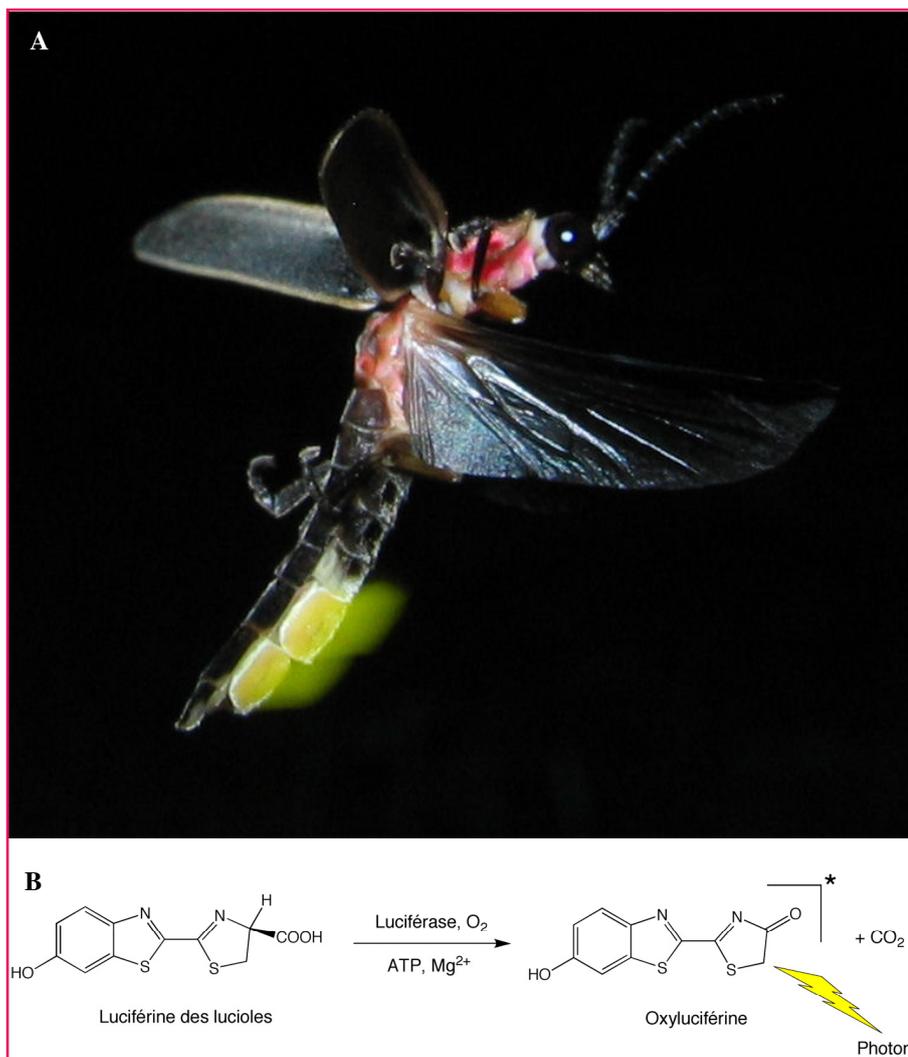


Figure 5 - A) Les lucioles (ici l'espèce *Photinus pyralis*) sont des coléoptères possédant un abdomen bioluminescent. Les éclairs de lumière jaune-vert qu'elles émettent sont des signaux de communication entre mâles et femelles à des fins d'accouplement (© Terry Priest, licence CC BY-SA). B) La réaction globale d'oxydation de la luciférine des lucioles en oxyluciférine, catalysée par la luciférase, nécessite de l'adénosine triphosphate (ATP) et des ions magnésium.

profondeur à laquelle ils évoluent afin de maintenir leur visibilité élevée [30]. Par exemple, l'émission de fluorescence dans le rouge est fréquente chez les poissons marins à des profondeurs que la lumière rouge n'atteint pas du fait du filtrage de la lumière par l'eau. La signalisation à ces profondeurs est rendue très visible de cette manière [31]. En milieu terrestre, la lumière ambiante varie moins (mais voir [32]) ; mais des changements de coloration de l'arrière-plan conduisent fréquemment à une diversification des signaux sexuels chez des espèces occupant des habitats différents [33].

Multifonctionnalité des couleurs

La sélection d'un mécanisme chromatogène sur sa fonction de signalisation modifie inévitablement les autres fonctions rattachées à ce mécanisme. Par exemple, la fleur du radis sauvage *Raphanus sativus* existe en deux couleurs, blanche ou violette, correspondant à l'absence ou la présence d'anthocyanes. Sachant que les fleurs blanches sont de loin préférées par les pollinisateurs, comment expliquer la persistance de populations à fleurs violettes ? Il a été montré que les fleurs violettes sont mieux protégées contre les attaques de chenilles et de limaces, car elles accumulent

davantage de composés secondaires toxiques (indole glucosinolates) que les fleurs blanches [34]. L'antagonisme entre les forces de sélection favorisant la reproduction et celle favorisant la survie maintient ainsi le polymorphisme de couleur chez le radis sauvage.

Des émissions de lumières colorées, pour quoi faire ?

Toutes les couleurs décrites précédemment résultent des interactions de la lumière solaire avec le monde vivant. Au crépuscule, les fleurs, les papillons, les oiseaux, etc. apparaissent en niveaux de gris avant de disparaître de notre vue en même temps que la lumière. Pour beaucoup d'animaux, la vie communicative basée sur la vision ne reprendra qu'au lever du Soleil. Toutefois, dans l'obscurité, certains organismes émettent des lumières colorées : c'est le phénomène de *bioluminescence* [7, 35], une émission de lumière accompagnant une réaction biochimique consistant en l'oxydation d'une luciférine (nom générique) en présence d'une enzyme spécifique appelée luciférase. Les couleurs de la lumière émise sont très variées, du bleu au rouge ; elles dépendent en particulier du couple luciférine/luciférase. Des milliers d'espèces sont bioluminescentes. Peu nombreuses dans le monde terrestre (principalement des coléoptères comme les lucioles), elles foisonnent en revanche dans le monde marin (crustacés, méduses, poissons, mollusques, calmars).

À l'instar de celui de la fluorescence, dans bien des situations le rôle de la bioluminescence n'a pas encore été établi, si tant est qu'il existe. Toutefois, les fonctions de la bioluminescence ont été clairement identifiées dans nombre de cas ; il s'agit essentiellement de la reproduction (*figure 5*), de la protection contre les prédateurs et de la recherche de nourriture [7, 35]. Notons que la bioluminescence joue souvent plusieurs rôles chez un même animal : par exemple, attirer des proies, leurrer des prédateurs, communiquer avec ses congénères, et en particulier courtiser des femelles.

Conclusion

Les couleurs du monde vivant sont produites par des mécanismes très divers. L'une des principales fonctions des pigments est la protection contre la lumière solaire et notamment ses radiations ultraviolettes nocives pour le vivant. En milieu marin, où les radiations ultraviolettes sont fortement filtrées, il existe une très grande diversité de couleurs sous la lumière blanche qui traduit probablement une relaxation des forces de sélection sur la fonction de protection des pigments. Dans nombre de cas, les phénomènes de fluorescence et de bioluminescence apportent leurs contributions et sont autant d'adaptations à un environnement lumineux majoritairement bleu et sombre. La vie en milieu aérien a considérablement contraint la diversité des couleurs en

sélectionnant les pigments pour leur capacité à capter l'énergie lumineuse et amorcer sa conversion en énergie chimique (via les chlorophylles), ou à protéger de la lumière solaire. Par la suite, la signalisation colorée a certainement contribué à diversifier les couleurs naturelles à la surface de la Terre.

La diversité des systèmes visuels n'explique pas, à elle seule, la diversité des couleurs et des mécanismes qui les produisent. Les variations spatiotemporelles de la lumière ambiante et l'environnement visuel en général, les capacités cognitives des animaux leur permettant de mémoriser de plus en plus de stimuli, le contexte communautaire et en particulier les conflits d'intérêt entre les différents observateurs d'un signal coloré, les nombreux liens entre les propriétés chromatiques des mécanismes de production des couleurs et d'autres fonctions physiologiques étroitement liées à la valeur sélective d'un organisme, telles sont conjointement les raisons d'une évolution vers l'éclatante palette du vivant qu'il nous est aujourd'hui donnée d'admirer.

Références

- [1] Valeur B., *La couleur dans tous ses éclats*, Belin, 2011.
- [2] Valeur B., La genèse des couleurs : un dialogue entre lumière et matière, *L'Act. Chim.*, 2015, 396, p. 29.
- [3] Elias M., Lafait J. (dir.), *La couleur. Lumière, vision et matériaux*, Belin, 2006.
- [4] Nassau K., *The Physics and Chemistry of Color. The Fifteen Causes of Color*, John Wiley & Sons, 2001.
- [5] Zuppiroli L., Bussac M.-N., *Traité des couleurs*, Presses polytechniques et universitaires romandes, 2011 (n^{elle} éd.).
- [6] Christie R.M., *Colour Chemistry*, 2nd ed., Royal Society of Chemistry, 2013.
- [7] Valeur B., Bardez E., *La lumière et la vie. Une subtile alchimie*, Belin, 2015.
- [8] Jeanfils J., *Pigments et biosphère. Les couleurs de la vie*, Vuibert, 2008.
- [9] Mathis P., *Pourquoi les feuilles sont-elles vertes ?*, Les Petites Pommes du Savoir, Le Pommier, 2003.
- [10] Lee D., *Nature's Palette. The Science of Plant Color*, Chicago Press, 2007.
- [11] Berthier S., *Les couleurs des papillons ou l'impérative beauté. Propriétés optiques des ailes de papillons*, Springer, 2000.
- [12] Berthier S., *Iridescences. Les couleurs physiques des insectes*, Springer, 2003.
- [13] Hill G.E., *Bird Coloration*, National Geographic, 2010.
- [14] Pomarède M., *La couleur des oiseaux et ses mystères*, Armand Colin, 1990.
- [15] Dufresne E.R., Noh H., Saranathan V., Mochrie S.G.J., Cao H., Prum R.O., Self-assembly of amorphous biophotonic nanostructures by phase separation, *Soft Matter*, 2009, 5, p. 1792.
- [16] Morot-Gaudry J.-F., Farineau J., *La photosynthèse : processus physiques, moléculaires et physiologiques*, Éditions Quae, 2006.
- [17] Kaeffer N., Queyriaux N., Chavarot-Kerlidou M., Fontecave M., Artero V., Les carburants solaires : photosynthèse artificielle et procédés photo-électrochimiques, *L'Act. Chim.*, 2015, 397-398, p. 63.
- [18] Clusella Trullas S., van Wyk J.H., Spotlila J.R., Thermal melanism in ectotherms, *J. Therm. Biol.*, 2007, 32, p. 235.
- [19] Constantini D., Nutritional ecology, foraging strategies and food selection, in *Oxidative Stress and Hormesis in Evolutionary Ecology and Physiology*, Springer, 2014, p. 111-142.
- [20] Goldstein G., Flory K.R., Browne B.A., Makid S., Ichida J.M., Burt Jr E.H., Grubb Jr T., Bacterial degradation of black and white feathers, *The Auk*, 2004, 121, p. 656.
- [21] Schaefer H.M., Rentzsch M., Breuer M., Anthocyanins reduce fungal growth in fruits, *Natural Prod. Comm.*, 2008, 3, p. 1267.
- [22] Irwin R.E., Strauss S.Y., Storz S., Emerson A., Guibert G., The role of herbivores in the maintenance of a flower color polymorphism in wild radish, *Ecology*, 2003, 84, p. 1733.
- [23] Osorio D., Vorobyev M., A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals, *Vision Research*, 2008, 48, p. 2042.
- [24] Kelber A., Osorio D., From spectral information to animal colour vision: experiments and concepts, *Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci.*, 2010, 277, p. 1617.
- [25] Spaethe J., Tautz J., Chittka L., Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2001, 98, p. 3898.
- [26] Gumbert A., Kunze J., Chittka L., Floral colour diversity in plant communities, bee colour space and a null model, *Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci.*, 1999, 266, p. 1711.
- [27] Maia R., Rubenstein D.R., Shawkey M.D., Key ornamental innovations facilitate diversification in an avian radiation, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2013, 110, p. 10687.
- [28] Renoult J.P., Valido A., Jordano P., Schaefer H.M., Adaptation of flower and fruit colours to diversified mutualists, *New Phytol.*, 2014, 201, p. 678.
- [29] Bybee S.M., Yuan F., Ramstetter M.D., Llorente-Bousquets J., Reed R.D., Osorio D., Briscoe A.D., UV photoreceptors and UV-yellow wing pigments in *Heliconius* butterflies allow a color signal to serve both mimicry and intraspecific communication, *Am. Nat.*, 2012, 179, p. 38.
- [30] Cummings M.E., Sensory trade-offs predict signal divergence in surferfish, *Evolution*, 2007, 61, p. 530.
- [31] Meadows M.G., Anthes N., Dangelmayr S., Alwany M.A., Gerlach T., Schulte G., Spenger D., Theobald J., Michiels N.K., Red fluorescence increases with depth in reef fishes, supporting a visual function, not UV protection, *Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci.*, 2014, 281, p. 20141211.
- [32] Gomez D., Théry M., Influence of ambient light on the evolution of colour signals: comparative analysis of a neotropical rainforest bird community, *Ecol. Lett.*, 2004, 7, p. 279.
- [33] Ng J., Landeen E.L., Logsdon R.M., Glor R.E., Correlation between *Anolis* lizard dewlap phenotype and environmental variation indicates adaptive divergence of a signal important to sexual selection and species recognition, *Evolution*, 2013, 67, p. 573.
- [34] Irwin R.E., Strauss S.Y., Storz S., Emerson A., Guibert G., The role of herbivores in the maintenance of a flower color polymorphism in wild radish, *Ecology*, 2003, 84, p. 1733.
- [35] Wilson T., Hastings J.W., *Bioluminescence: Living Lights, Lights for Living*, Harvard University Press, 2013.



J.P. Renoult

Julien P. Renoult

est chargé de recherche CNRS à l'Institut Arts, Créations, Théories et Esthétiques (UMR 8218), Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne*.

Bernard Valeur

est professeur émérite du Conservatoire national des arts et métiers**.



B. Valeur

* Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne, 47 rue des Bergers, F-75015 Paris.
Courriel : jurenoult@gmail.com
** Département CASER, CNAM, 292 rue Saint-Martin, F-75003 Paris.
Courriel : bernard.valeur@cnam.fr

Retrouvez-nous en ligne !

l'actualité chimique

lactualitechimique.org

Archives, actus, photothèque...