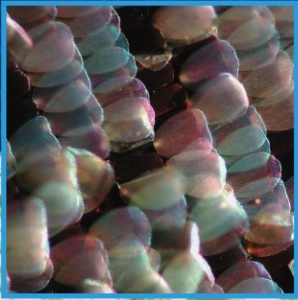


 Serge Berthier

Photonique des Morphos



 Springer



Photonique des Morphos

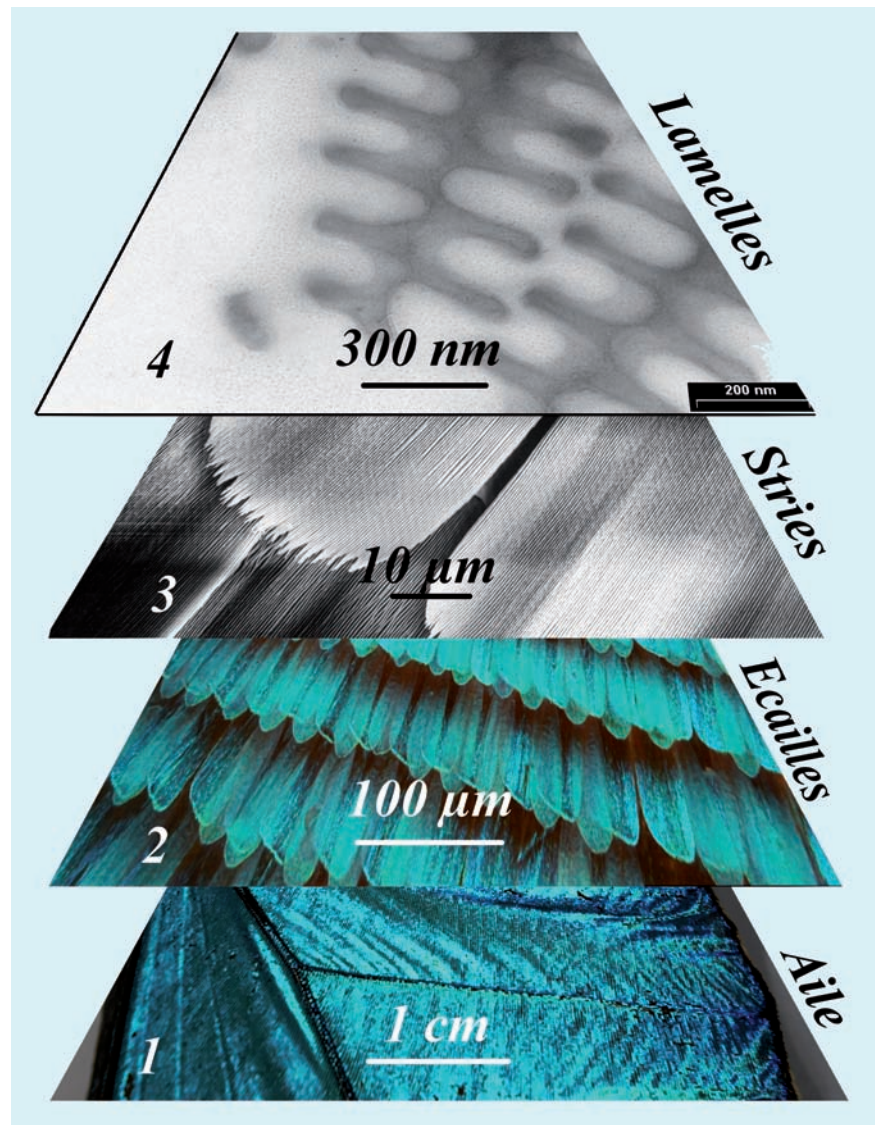
Structure des ailes des Morphidae : présentation générale

Tout organisme vivant est une construction complexe dont chaque élément est à la fois partie d'une structure plus grande et support d'une plus petite. S'il y a hiérarchie des tailles, il n'y a pas systématiquement hiérarchie des rôles. Chaque échelle participe à un effet donné, et toute modification à un niveau peut influencer sur le résultat final. Les papillons, et en particulier les Morphos, sont un très bel exemple de ce type de structure produisant un effet visuel coloré. Ce premier chapitre est consacré à la description de la structure « multi-échelle » des Morphidae.

De la molécule au papillon : une structure multi-échelle

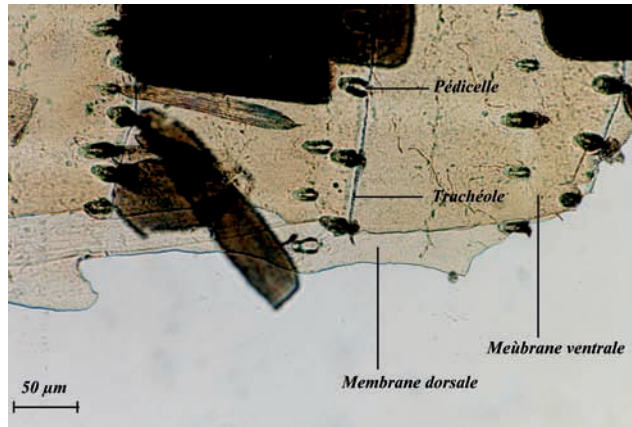
Les points de vue que nous allons adopter pour décrire d'un côté l'aile du papillon, et de l'autre ses propriétés optiques, sont parallèles, mais de sens contraire. Comme nous allons le voir, on peut en effet distinguer cinq niveaux d'observation, ou cinq grossissements, allant de l'échelle macroscopique, l'aile dans son entier, mesurée en cm, jusqu'à l'échelle moléculaire, mesurée en nanomètre (nm). Entre les deux se situent, par ordre de tailles décroissantes, l'échelle des écailles – grossièrement la centaine de micromètres (μm) – puis celle des stries, de l'ordre du micromètre, enfin celle des structures des stries ou des espaces inter-stries, de 50 à 100 nanomètres environ. À chaque échelle, ses moyens d'observation et de mesure, et aussi son rôle dans les propriétés optiques ! La logique pour la description anatomique de l'aile commande le zoom avant, du macroscopique au microscopique, chaque élément caractéristique d'une échelle étant le support de ses constituants plus petits. Pour les propriétés optiques, si l'échelle est la même, nous la parcourons en sens inverse. Zoom arrière : la couleur est créée au plus bas niveau de l'échelle, puis modifiée à chaque échelon, jusqu'à obtention de l'effet macroscopique final (fig. 1.1).

Fig. 1.1 – Les différentes échelles d'observations des ailes des Morphidae et leurs unités de mesure. L'aile dans son entier (entre 4 et 10 cm environ), les écailles ($100 \times 50 \mu\text{m}$) les stries ($10\text{-}1 \mu\text{m}$) et les structures fines des stries (100 nm).



Niveau 1 : les ailes

L'aile est constituée d'une double membrane, chacune s'étant développée indépendamment, et accolée au moment de la formation finale de l'aile. Motifs et implantation des écailles sont complètement indépendants et présentent un fort contraste. Cette double membrane, visible sur la figure 1.2, est parcourue de trachées. Au cours du développement, en même temps qu'elles s'accolent l'une à l'autre, les membranes se sclérifient le long des trachées, formant le réseau de nervures caractéristique de chaque espèce et dont une cartographie précise peut être obtenue par radiographie de rayons X mous. C'est une technique délicate à mettre en œuvre, vu la très faible épaisseur de la membrane alaire (qui sera présentée avec plus de détails dans le chapitre 5). Un réseau secondaire de trachéoles parcourt chaque membrane le long desquelles s'alignent les écailles.



Très schématiquement, on peut se représenter les ailes d'un lépidoptère « idéal » comme deux triangles aux angles plus ou moins arrondis. Angles et côtés portent des noms qui nous permettront de nous situer aisément sur l'aile (fig. 1.3), de même que ses principales zones, plus ou moins concentriques en partant de la base. Nous ne représentons ici que les plus grandes divisions, amplement suffisantes pour illustrer notre propos.

Le réseau de nervures est caractéristique d'une espèce. Plusieurs systèmes de dénomination et de numérotation ont été proposés. Uniquement pour situer plus précisément l'endroit de nos mesures, et sans *a priori* sur sa pertinence, nous avons retenu le système de Tillard, plus en accord avec les dénominations des triangles que la numérotation anglo-saxonne. La plupart des nervures secondaires sont en effet issues de deux grandes nervures principales, appelées radiale et cubitale. Leurs subdivisions sont numérotées d'avant en arrière. Celles qui les précèdent sont les subcostales, celles comprises entre les deux les médiales, et celles qui les suivent, les abdominales. Les nervures principales sont toutes orientées de la base vers la périphérie de l'aile, à l'exception d'une nervure transversale, la seule reliant radiale et cubitale, et d'où sont issues les médiales : la discoïdale.

Plus importantes pour nous sont les aires délimitées par ce réseau de nervures et les bords des ailes : les cellules alaires. Elles portent le nom de leur nervure inférieure, à l'exception encore de l'aire triangulaire enclose par la radiale, la cubitale et la discoïdale : l'aire discale. C'est sur les plus grandes de ces aires, Cu1, Cu2, 1B et la discale, relativement plates et homogènes, que sont effectuées la plupart des mesures optiques.

La coloration et les dessins

Les Morphos sont connus pour leur couleur bleue caractéristique. La situation est en fait légèrement plus complexe. Dans leur révision du genre *Morpho*, P. Blandin et C. Cassildé du Muséum national d'histoire naturelle (voir l'arbre phylogénétique en introduction) distinguent quatre types de colorations : les Morphos « blancs » (*Pessonnia*), les Morphos bleu pâle et bleu profond, et les Morphos bruns ou ternes : *Schartzia* et *Iphimedeia*, ces deux derniers sous-groupes comptant sept espèces sur les 36 répertoriées. Par ailleurs, et d'une manière générale, seuls les mâles présentent cette particularité. Les femelles, souvent plus grandes, présentent le plus souvent

Fig. 1.2 – Membrane alaire de *Morpho menelaus* (gauche) et les deux réseaux de trachéoles avec les rangées de pédicelles des écailles (droite). Ces réseaux sont indépendants, et généralement non parallèles.

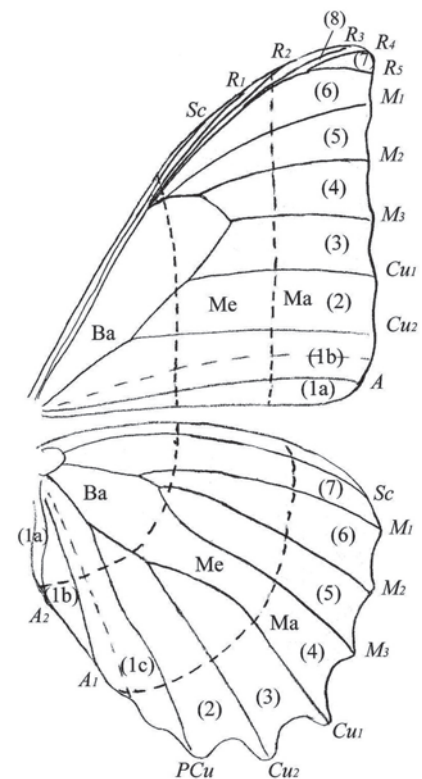


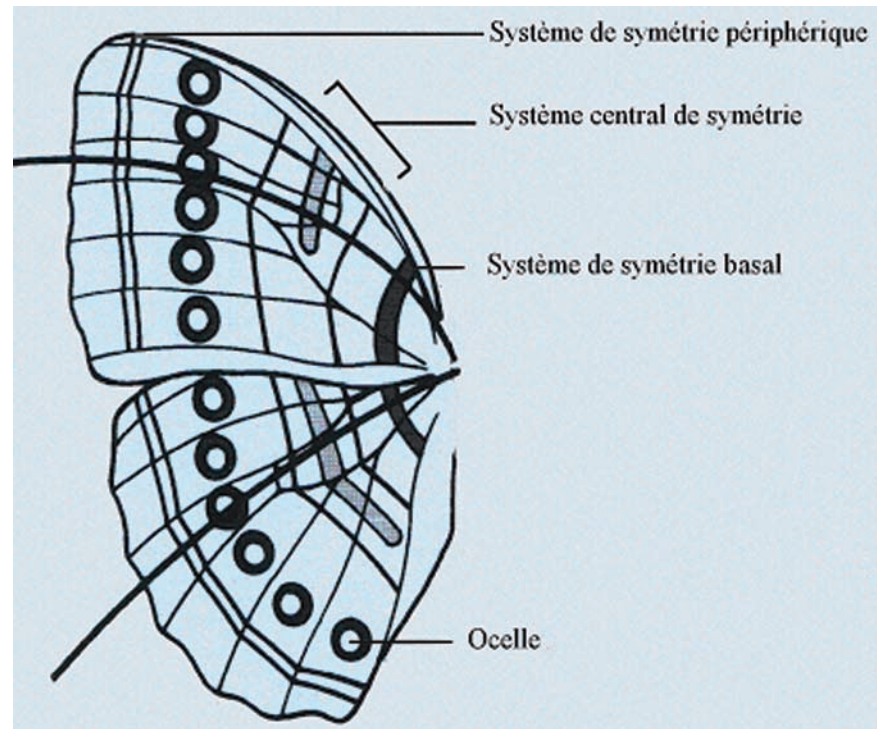
Fig. 1.3 – Nervation standard d'un Morpho et nomenclature des bords, des angles et des principales aires des ailes (d'après Catherine Cassildé.)

des couleurs pigmentaires, principalement mélaniques. Si les mâles de plusieurs sous-genres présentent en effet une face dorsale uniformément bleue – parfois frangée d’une fine bande noire – le sous-genre *Pessonia* est assez uniformément blanc et dans le sous-genre *Morpho*, la couleur bleue peut être réduite à une étroite bande au centre des ailes.

La face ventrale présente, quant à elle, une configuration plus classique de rangées d’ocelles plus ou moins conformes aux plans de bases établis pour certains groupes, comme par exemple les *Nymphalidae*, une des très grandes familles de Rhopalocères, par Schannitsal en 1924 et Siiffert en 1925. Voici les traits les plus caractéristiques de ce plan (fig. 1.4) :

- sur le bord de l’aile, une rangée d’ocelles, ensemble de cercles concentriques, centrés sur l’axe médian de chaque cellule ;
- des symétries par rapport aux lignes médianes des ailes antérieures et postérieures. Cette ligne médiane coupe sensiblement en leur milieu plusieurs ensembles de bandes colorées, dont le plus important se situe au centre de l’aile : c’est le système central de symétrie, avec en son centre une bande très fortement colorée, la tache discale. On trouve également deux systèmes de symétries excentriques, à la base et à la périphérie de l’aile.

Fig. 1.4 – Le plan de base nymphalide et les différents systèmes de symétrie (d’après Siiffert, 1925).



La formation des motifs chromatiques

Les motifs chromatiques des ailes de papillons sont souvent très complexes, étendus sur plusieurs cellules, parfois sur l’aile entière et il devient donc difficile d’en déterminer expérimentalement l’origine biogénétique. Ce n’est pas le cas des ocelles qui sont des motifs toujours très précisément localisés et de relativement faible étendue.

Un ocelle se caractérise à la fois par une pigmentation spécifique et par une disposition des écailles qui tranche sur celle du milieu environnant. L'ocelle lui-même présente généralement plusieurs couleurs, sans pour autant que les écailles concernées soient morphologiquement différentes (fig. 1.5).

Il est bien établi maintenant que la position des ocelles, toujours précisément situés sur l'axe médian des cellules alaires, est conditionnée par une propriété spécifique des cellules occupant le centre du motif. Ce groupe de cellules, appelé foyer, a pu être expérimentalement déplacé, provoquant la formation d'un ocelle sur le lieu de transplantation, ou retiré, entraînant la disparition totale de l'ocelle. Ces manipulations permettent également d'établir une chronologie assez précise du développement de l'ocelle et montrent que le motif est déterminé trois jours environ avant la pigmentation complète de l'aile qui se produit dans les 24 heures précédant l'éclosion de l'imago.

Le foyer est donc une source d'information positionnelle indiquant l'endroit où peut se développer l'ocelle. Sans que les substances chimiques prévalant à sa formation soient précisément déterminées, la géométrie de ces motifs peut être simplement expliquée par un processus à deux composés du type activateur-inhibiteur : c'est la théorie des deux gradients.

Le foyer diffuse une substance, un activateur (c'est le premier gradient), conduisant à la synthèse d'une mélanine sombre dès que sa concentration dépasse un seuil critique. En-deçà de ce seuil, les écailles synthétisent un autre pigment, un papillochrome jaune par exemple. Il est probable que ce seuil soit en fait fixé par la présence d'une seconde substance, un inhibiteur, qui n'autorise la synthèse de la mélanine que si la concentration en activateur est supérieure à la sienne. Le fait que les ocelles non sphériques ou composés soient toujours symétriques par rapport à la ligne médiane de la cellule alaire laisse à penser que les (ou le) foyers de cette seconde substance se situeraient à la base des ailes et que l'inhibiteur diffuserait très largement vers la périphérie (c'est le second gradient).

Les formes respectives de ces deux gradients permettent de reproduire la plupart des motifs observés en ne faisant intervenir qu'un petit nombre de paramètres. Une diffusion isotrope à partir des foyers conduira par exemple à des motifs circulaires si le second gradient est nul (concentration uniforme sur toute la surface de l'ocelle) mais elliptiques s'il est fort, avec le grand axe dans sa direction.

Il est tout à fait envisageable, bien que non encore établi, que les motifs des systèmes de symétrie soient eux aussi liés à des rangées de foyers traversant les ailes des côtes aux bords internes et abdominaux. De même qu'une onde plane peut être décomposée en une superposition d'ondes sphériques, les lignes droites pourraient résulter de la fusion d'anneaux périphériques de grands ocelles.

Les gradients de concentration d'activateur et d'inhibiteur semblent bien être la clé du système de coordonnées spatiales des motifs colorés des ailes de papillons. La réalité est cependant de toute évidence plus complexe, faisant peut-être intervenir plus de deux composés (inhibiteur d'inhibiteur), des phénomènes de saturation d'un des composés avec apparition de seuil. Enfin, la chronologie très précise des réactions chimiques conduisant de la tyrosine aux mélanines ou aux papillochromes constitue certainement un repère temporel qui pourrait expliquer nombre de détails de la polychromie d'un motif donné. Un chapitre sera dédié à ces pigments et à leurs caractéristiques chromatiques.

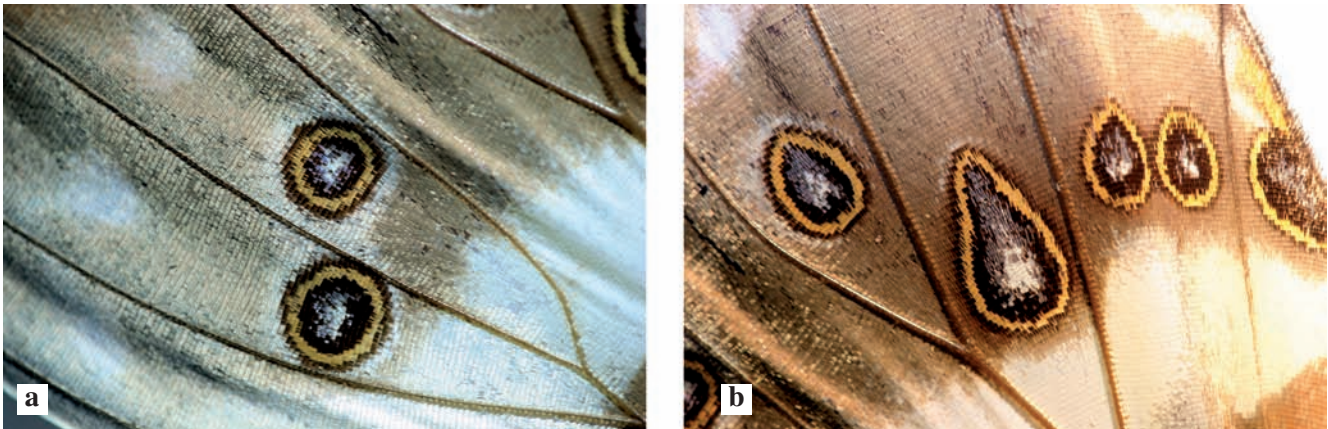


Fig. 1.5 – Ocelles sphériques (a) et déformés (b) sur la face ventrale des ailes postérieures de *Morpho cypris*.

La topographie de l'aile

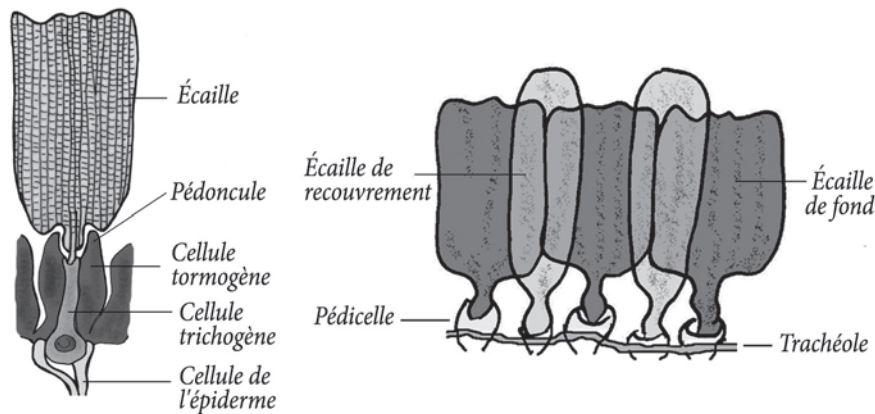
Même lorsque l'insecte est au repos, l'aile n'est pas strictement plane, ce qui, dans le cas de colorations structurales très sensibles à l'orientation, influe fortement sur l'aspect du papillon et sa couleur. D'une manière générale, l'aile garde un souvenir du stade nymphal où elle était étroitement repliée, ce qui se caractérise par des plis particulièrement visibles dans l'axe des grandes aires alaires (fig. 1.6). Le chapitre 6 est consacré à la caractérisation de ce phénomène.

Fig. 1.6 – Les déformations caractéristiques des ailes des Morphos (ailes postérieures de *Morpho cypris*, éclairage rasant). Plis en forme de V vers l'apex et grands plis longitudinaux dans l'axe des cellules. On retrouve sensiblement la même disposition sur les ailes postérieures.



Niveau 2 : les écailles

Les ébauches embryonnaires des ailes sont déjà présentes sous forme de minuscules bourgeons chez la jeune chenille. Les disques imaginaux se divisent au cours des mues successives et se transforment en vésicules. Au cours de la mue nymphale enfin, ces dernières se dévagent pour former les ptérotèques. Sur les plis de ces futures ailes, pliées en accordéon dans la chrysalide, des cellules se différencient qui donneront des cellules trichogènes d'une part, tormogènes de l'autre. Les premières donneront naissance à un poil modifié et aplati : l'écaille ; les secondes au pédicelle de l'écaille (fig. 1-7).



À la surface de cette écaille, un squelette épicuticulaire va être sécrété, qui produira les différents systèmes structuraux générateurs de couleurs physiques. Dans le même temps, des pigments seront déposés dans le système épicuticulaire, ou à l'extérieur sous forme de granules ovoïdes.

La morphologie générale des écailles est à l'image de leur rôle, d'une fascinante diversité. On peut, là encore, en faire une représentation schématique, en dresser un plan – jamais complètement réalisé – mais qui permet d'en fixer la nomenclature.

Les écailles classiques des Lépidoptères sont formées de deux feuilletts chitineux formant le limbe. La face inférieure, celle faisant face à la membrane alaire, est généralement lisse ou légèrement ondulée, alors que la face supérieure, tournée vers l'extérieur, est plus épaisse et montre une grande diversité de structures. On observe sur pratiquement toutes les écailles, un réseau régulier de stries longitudinales plus ou moins espacées, bien visible au microscope optique, puis sur certaines, un réseau secondaire de stries transversales. Et souvent, plus petites encore, d'autres structures apparaissent, enserrées dans ces mailles. Les lamelles constituant les deux faces de l'écaille sont reliées intérieurement par des trabécules verticaux.

Les écailles marginales sont généralement très allongées, parfois piliformes, mais on rencontre également ce type d'écailles dispersées aléatoirement parmi les écailles classiques en tout point de l'aile. L'extrémité du limbe peut prendre des formes extrêmement variées, arrondies, dentelées voire filamenteuses.

Les mâles d'une part importante des espèces de Morphidae présentent, nous l'avons dit, une couleur bleu vif et iridescente sur leur face dorsale, alors que les femelles, à quelques exceptions remarquables près, sont cryptiques, de même que la face ventrale des deux sexes. Dans tous les cas, on retrouve cependant une organisation des écailles commune à toutes les espèces : une double couche d'écailles, généralement assez différentes par leur forme, leur structure et leurs propriétés optiques chez les espèces iridescentes, beaucoup moins chez les autres où les distinctions ne s'observent pas à cette échelle. Les écailles les plus extérieures sont appelées écailles de recouvrement et celles disposées en dessous, directement en contact avec la membrane les écailles de fond, ou écailles basales (fig. 1.8).

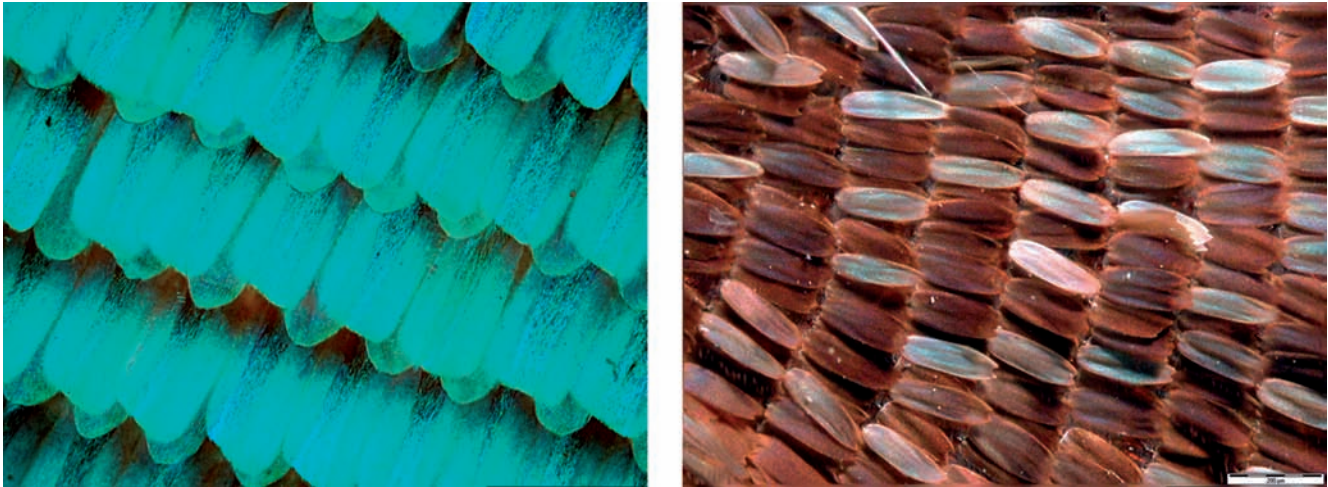


Fig. 1.8 – Écailles de recouvrement et basales sont très différentes chez les espèces iridescentes (*M. godartii*), beaucoup moins chez les espèces brunes ou ternes (*M. hecuba*).

Les écailles de recouvrement

La couche extérieure, composée des écailles de recouvrement, prend des allures très diverses selon les espèces, mais également au sein d'une même espèce selon la position sur l'aile. Leur taille et leurs formes sont extrêmement variables, depuis les écailles géantes de *M. marcus*, plus larges que longues et ondulées jusqu'aux écailles atrophiées des *Megamedes* (*M. cypris*, *M. rhetenor*), en passant par toutes les tailles intermédiaires (fig. 1.9). Chez la plupart des espèces, les écailles de recouvrement sont relativement longues et étroites, traversées de strie longitudinales espacées de 2 μm environ. Elles sont toujours dépigmentées pour laisser la lumière atteindre la couche inférieure et deviennent complètement transparentes sous liquide d'indice de 1,5-1,6.

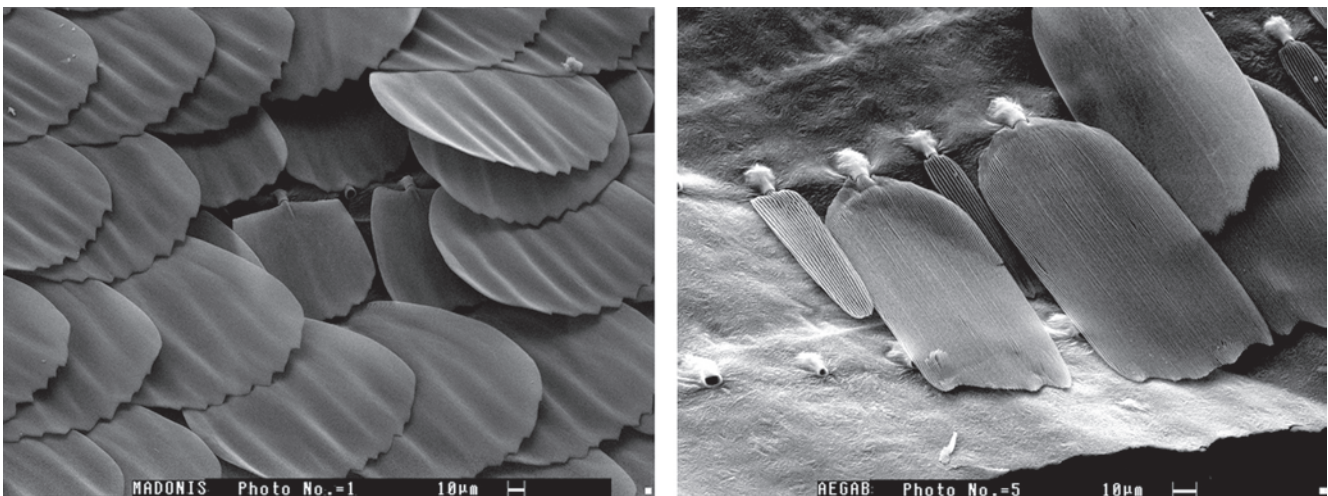
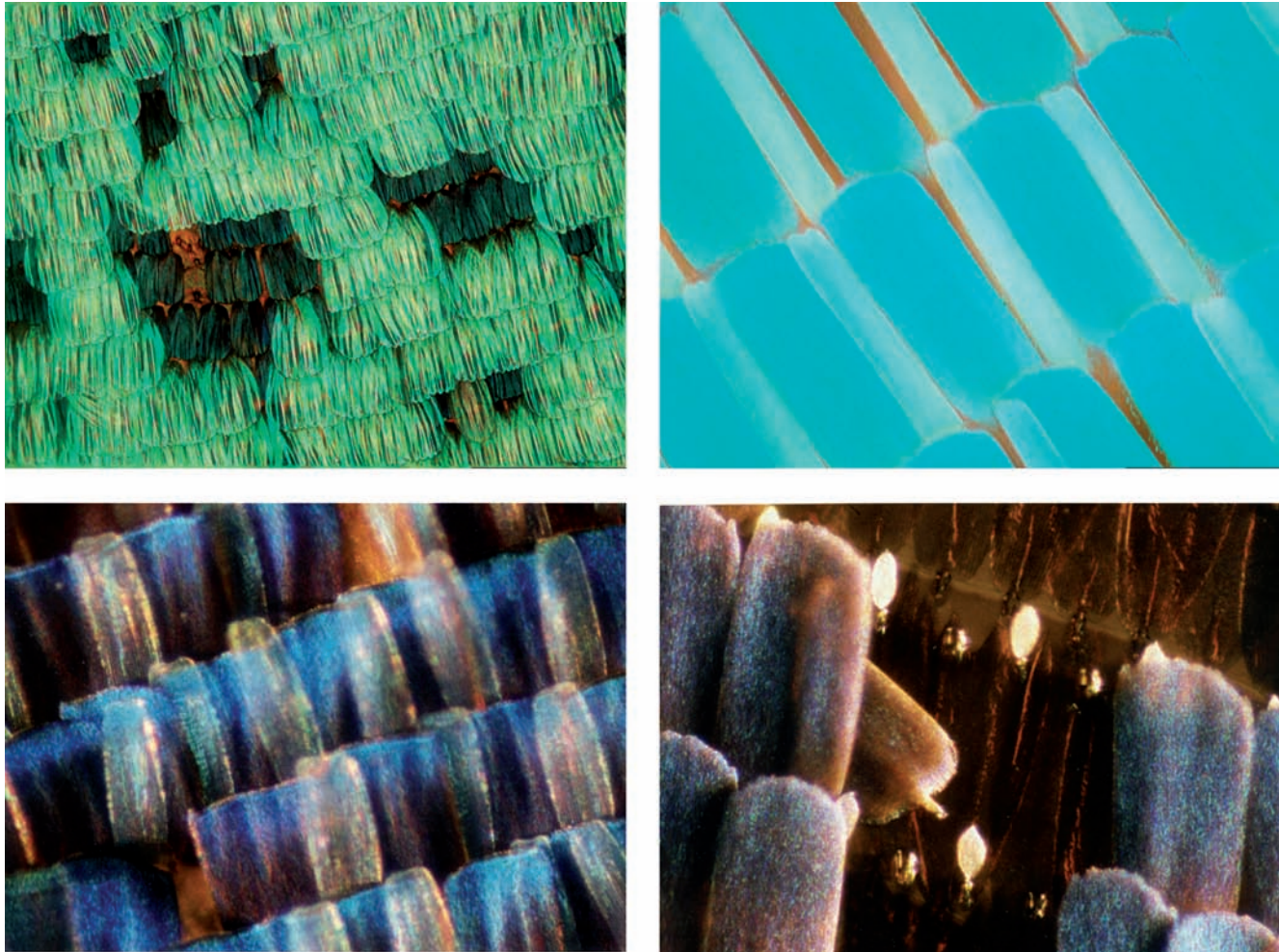


Fig. 1.9 – Divers aspects des écailles de recouvrement observées au microscope électronique à balayage (MEB). À gauche, les grandes écailles ondulées de *M. marcus*, à droites les petites écailles étroites de *M. aega*.

Le taux de recouvrement des écailles de la seconde couche par celles de la première est un paramètre important. Ce taux, noté CR (pour « cover ratio ») varie de 0 à 100 % selon les espèces. Les écailles de recouvrement forment en effet, comme nous le verrons, une couche diffuse ou diffractive au-dessus des secondes qui génèrent la couleur, et en modifiant largement l'aspect (fig. 1.10).



Selon leur taille et leur structure, parfois assez différentes de celles des écailles basales, elles participent à la coloration générale de l'aile, mais souvent dans une moindre mesure. Certaines peuvent même présenter une certaine iridescence, souvent atténuée par l'absence de pigment (fig. 1.11).

Les écailles de fond ou écailles basales

Les écailles de fond de toutes les espèces étudiées (à l'exception des espèces du sous-genre *Pessonnia*, et plus surprenant de *M. sulkowskyi* [*Cytheritis*]) sont à la fois pigmentées et structurées. Iridescentes, elles sont à l'origine de la coloration bleue caractéristique (fig. 1.12). D'une manière générale, les écailles basales ne se recouvrent pas, ou très légèrement à leur extrémité. Chez la plupart des espèces, les écailles basales, comme d'ailleurs celles de recouvrement, sont plates et pas (ou très peu) inclinées sur le plan de l'aile. Il existe cependant quelques exceptions remarquables comme *M.anaxibia* chez qui les deux types d'écailles sont assez fortement convexes. Plus couramment, seules les écailles de recouvrement présentent une légère convexité (*M. godartii*, *M. didius*, *M. violaceus*, etc.). Les déformations des écailles sont encore plus prononcées chez *M. cisseyi cabrera*, une sous-espèce d'*Iphimedeia* à l'aspect argenté, chez qui les écailles se présentent dans le plus grand désordre et sont

Fig. 1.10 – Le taux de recouvrement des écailles de fond par les écailles de recouvrement varie de 100 % chez *M. marcus* (en haut à gauche) à 0 % chez *M. rhetenor* par atrophie des écailles de recouvrement (en bas à droite) ou *M. zephyritis* par juxtaposition des écailles (en haut à droite). Chez la plupart des espèces, il varie de 50 à 80 % comme chez *M.anaxibia* (en bas à gauche). (Microscope photonique.)

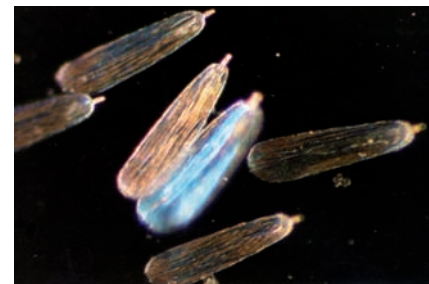
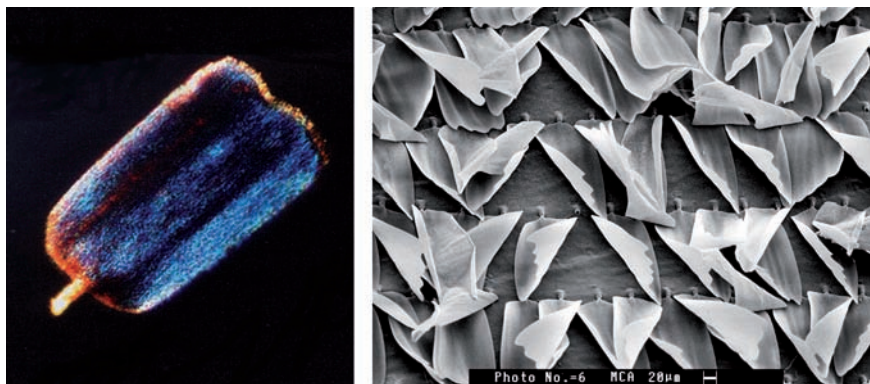


Fig. 1.11 – Écailles isolées de *M. menelaus* observées en réflexion au microscope photonique. Sous certaines orientations bien précises, elles peuvent présenter une légère iridescence.

Fig. 1.12 – Écaille basale de *M. menelaus* isolée, observée en réflexion au microscope photonique. L'écaille présente une forme très géométrique mais n'est pas parfaitement plane. On peut y observer les mêmes effets d'iridescence (du bleu au pourpre) que sur l'aile entière. Les effets colorés sont également multi-échelle (gauche). Écailles de *M. cisseis cabrera* au microscope électronique à balaye. Les deux types d'écailles sont systématiquement pliés et présentent en partie leur face inférieure (droite).



toutes extrêmement déformées, voire retournées sur leur axe (fig. 1.12). C'est, à notre connaissance, le seul cas connu chez les Morphos ! D'un point de vue optique, cela peut avoir une forte influence sur l'aspect du papillon. La lumière réfléchie est en effet dispersée dans un large angle solide et les reflets cassés. *M. anaxibia*, bien que d'un bleu très profond, apparaît ainsi extrêmement mat. Un chapitre est consacré à la détermination de la répartition spatiale de la lumière réfléchie ou « bidirectionnal reflectivity distribution function » (BRDF), qui est la clé du message coloré délivré par le papillon.

La transition structurale - pigmentaire

Les espèces du sous-genre *Morpho*, communément appelées « barrées » sont en effet caractérisées, sur la face dorsale, par une large bande longitudinale bleue iridescente, qui traverse continûment les ailes antérieures et postérieures. Cette bande est plus ou moins large, allant d'un mince filet chez *M. achilles*, jusqu'à couvrir pratiquement l'intégralité de l'aile chez *M. granadensis* ou chez certains *M. helenor*. La transition du bleu au noir est assez progressive. Elle se fait sans modification des écailles de fond, mais par substitution des écailles de recouvrement non pigmentaires par des écailles pigmentaires, sans grande modification de la structure, et qui deviennent ainsi très semblables aux écailles de fond (fig. 1.13).

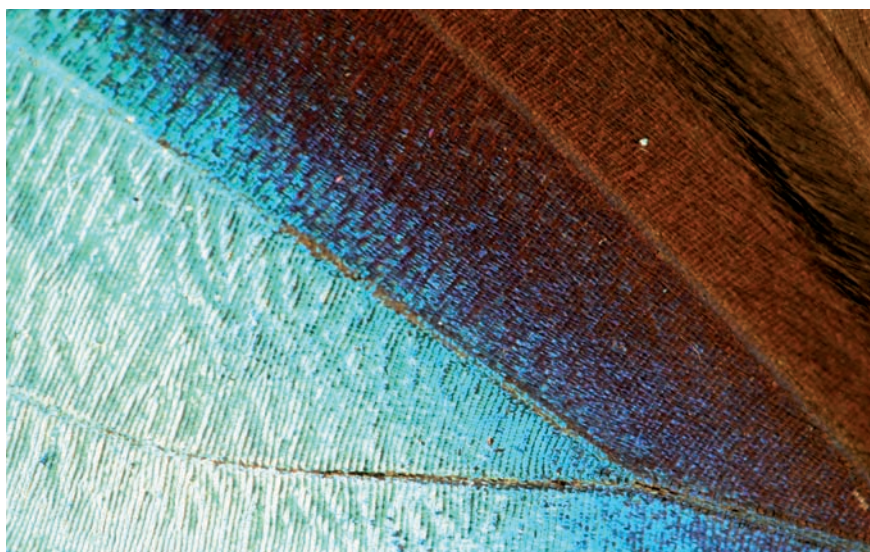


Fig. 1.13 – La transition structurale - pigmentaire sur l'aile postérieure de *M. deidamia*. Noter en bord de zone la substitution progressive des écailles structurales bleues par des écailles pigmentaires.

Niveaux 3 et 4 : les stries et leurs structures fines

Les structures naturelles produisant des effets colorés sont d'une immense diversité, mais relèvent toutes, à y regarder de près, d'un nombre relativement restreint de phénomènes fondamentaux. Aussi devint-il rapidement impératif de les classer, de les ranger par grandes catégories de forme ou de phénomène. Concernant les écailles structurales des Lépidoptères, Masson, en 1923, dans ses remarquables articles sur les couleurs structurales des insectes, fut probablement le premier à proposer une ébauche de classification morphologique des structures en distinguant les « *Urania type scales* » (écailles de type *Urania*) des « *Morpho type scales* » (écailles de type *Morpho*). En 1998, Ghiradella et Wiley-Liss conservèrent cette classification quelque peu réductrice en l'augmentant d'une troisième catégorie pour les écailles ne relevant d'aucune des précédentes. Les *Morphos* apparaissent donc comme porteurs d'un type de structures caractéristiques, qu'ils sont d'ailleurs pratiquement les seuls à posséder. Les physiciens préfèrent une classification plus phénoménologique inspirée de celle des cristaux photoniques (cf. fig. 2.6 dans *Optique*), qui recouvre assez largement la précédente, et basée sur la dimension de périodicité. Selon cette classification, les *Morphos* ont une structure photonique à deux dimensions (2D) que nous allons définir (cf. Encadré 1.1).

Aperçu historique

L'étude des structures photoniques, quand bien même on ne les appelait pas ainsi, n'est pas nouvelle. Et comme c'est généralement le cas, elle est parsemée d'erreurs et de fausses pistes, et de personnages hauts en couleur. Parcourant la table des matières de « *The genus Morpho* » (P. Blandin, Part 3), on peut constater que les premières classifications systématiques des papillons néotropicaux, dont les *Morphos*, remontent au milieu du XVIII^e siècle, avec C. Linnée (1758), P. Cramer (1775) ou

J.C Fabricius (1807), pour ne citer que les plus célèbres. Il n'est pas douteux que ces grands naturalistes, et extraordinaires observateurs, se soient interrogés sur l'origine de l'iridescence des *Morphos*. Ce n'est pourtant qu'un siècle plus tard, avec les travaux de Walter en 1895, que l'on commence à trouver des études systématiques sur les structures des écailles. Le tableau suivant présente une chronologie très succincte des grands noms attachés à cette quête.

Couleurs pigmentaires	↓	B. Walter	1895	
		A.A. Michelson	1911	
		R.W. Wood	1919	
Couleurs structurales	↑	O.M. Lord Rayleigh	1919	
		H. Onslow	1921	
		C.W. Masson	1923	
		F. Süffert	1924	
			1932	← Invention du microscope électronique en transmission
	T.F. Anderson et A.G. Richards	1942		

Les premières observations sont évidemment faites au microscope photonique, les coupes réalisées à l'aide de microtomes à main ou mécaniques. Les dessins sont effectués à la chambre claire, bien que ce ne soit pas toujours précisé. Les plus belles observations et illustrations qui nous soient parvenues sont probablement celles de H. Onslow, publiées dans les « Philosophical Transactions » en 1921 sous le titre : « On a Periodic Structure in Many Insect Scales, and the Cause of their Iridescent Colours ». Outre de très précieuses indications sur les méthodes de préparation des échantillons et de réalisation des coupes, y sont adjointes trois extraordinaires lithographies (en couleur dans l'édition originale). Nous en avons extrait les figures concernant les Morphos (fig. E.1.1.1)

ainsi que les légendes originales, fort instructives. Si les stries sont très fidèlement représentées, les lamelles qui les composent sont bien sûr en dessous du pouvoir de résolution du microscope (fig. E.1.1.2) et Onslow attribue la couleur et l'iridescence des *Morphos* à un phénomène de diffraction type réseau et interférences entre le sommet des stries et la membrane basale ! Il est cependant difficile, avec un tel modèle, d'expliquer l'intensité de la couleur réfléchi (souvent de l'ordre de 70 %), mais il est vrai qu'Onslow ne semble pas avoir effectué de mesures spectrales. On y découvre également, dans les remerciements, l'intérêt porté aux structures photoniques par Lord Rayleigh, 4^e Baron, mais également par le père de ce dernier, célèbre pour ses travaux sur la diffusion.

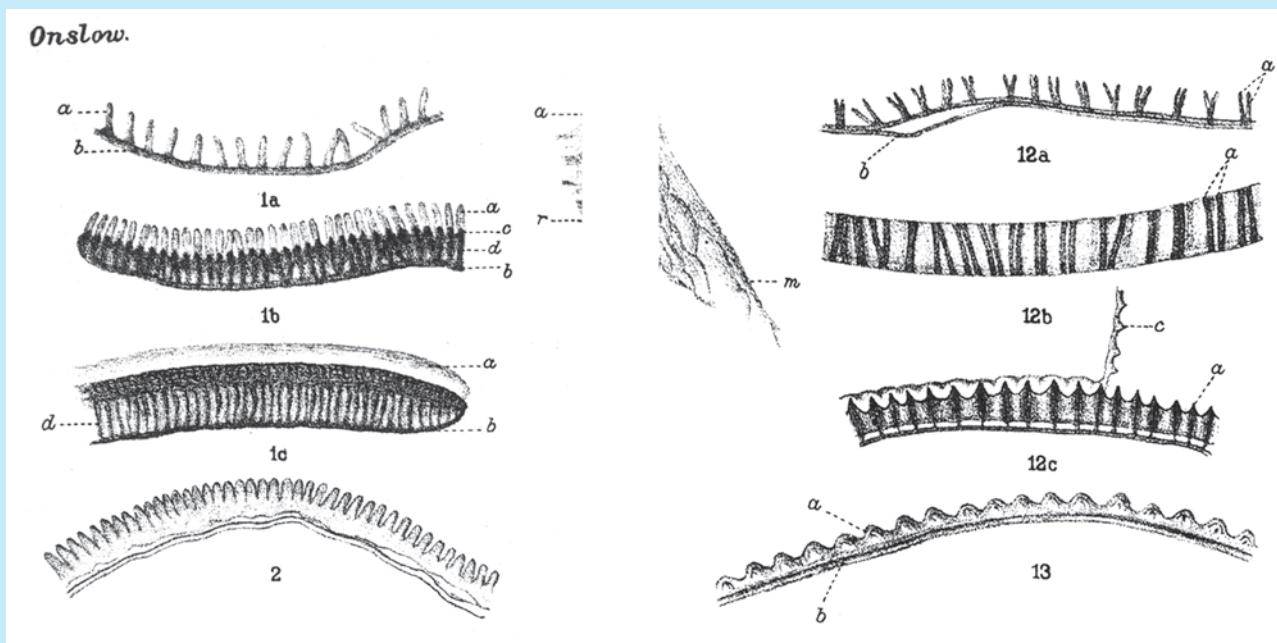


Fig. E.1.1.1 – All figures were drawn with a Zeiss oil immersion apochromat 2 mm. A slight reduction was made in reproducing, so that the magnification is about 2000. i.e to the scale of $\mu = 2$ mm. Where not otherwise stated, the sections were mounted in Canada balsam. (Légendes originales.)

Fig. 1 – *Morpho menelaus*, Linn σ .

- 1a. Upper scale, stained with carbol-gentian violet; a, striae, b, basal membrane which is probably double.
- 1b. Dark blue under scale, stained with carbol-gentian violet; a, chitine plates, between which may be seen the air-films, b, striae which are heavily pigmented; d, bands of pigmented chitin (the *Brüche* of Spuler) attaching the upper membrane to the lower; b, basal membrane.
- 1c. Longitudinal section of the above scale stained with carbol-gentian violet... a, single plate of chitin seen from the side; d, bands of chitin running at right angle to those in the last figure; b, basal membrane.

Fig. 2 – *Morpho sulkowskyi*, Koll σ . Unstained section in aqueous glycerol.

Fig. 12 – *Morpho achilles*, Linn σ .

- 12a Section of the upper scale which appears pale blue both by transmitted and reflected light, stained with carbol-fuchsin; a, striae which are double; b, basal membrane, which is also double, and has here become separated.
- 12b Plane of the last scale, stained with carbol-gentian violet, obtained by the section having turned over upon its face. The double structure of the striae, a, is well seen.
- 12c Section of dark blue under-scale, stained with carbol-gentian violet; a, heavily pigmented striae, c, transparent surface layer of chitin, which has here become separated from the scale.

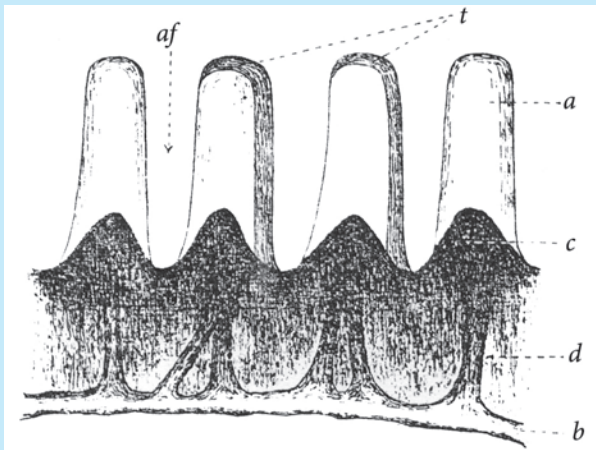


Fig. E1.1.2 – Modèle de stries de *M. menelaus*, proposé par Onslow. Les stries sont homogènes, ce qui est faux, et pigmentées à la base, ce qui est exact. Il est surprenant de voir qu'Onslow ait pu distinguer les trabécules qui supportent les stries.

Très peu de temps après, en 1924, donc toujours grâce à des observations au microscope photonique, le biologiste allemand F. Süffert approchait de très près la vérité (fig. E1.1.3) en subodorant même l'inclinaison des lamelles sur le plan de l'écaille.

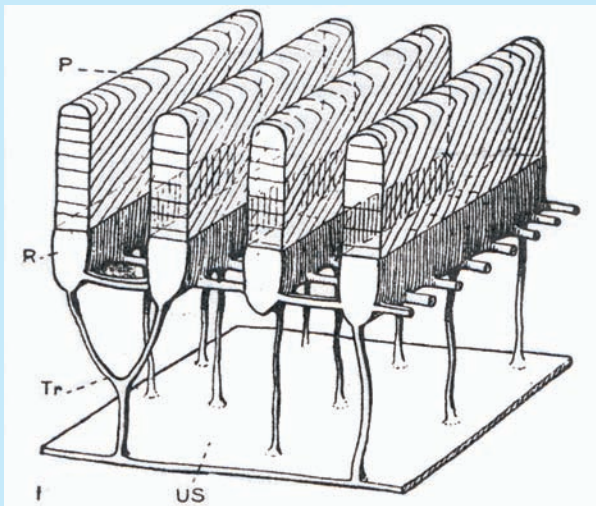


Fig. E1.1.3 – D'après F. Süffert : «Reconstitution d'un morceau d'une écaille irisée de type *Morpho*. P : plaques perpendiculaires avec lamelles ; R : stries longitudinales ; Tr : trabécules.

Nous avons raconté par ailleurs la gentille polémique qui opposa Michelson et Rayleigh sur l'origine de la couleur de *M. rhetenor*. Des expériences macroscopiques sur le papillon lui-même ont permis de trancher en faveur du second, mais c'est l'apparition du microscope électronique en transmission, en 1932 qui en apporta la preuve éclatante :

l'origine de ces couleurs est structurale. Mais quelle structure ?

L'histoire de J.F. Anderson et A.G. Richards montre parfaitement à quel point une image peut être trompeuse, et difficile à interpréter. La microscopie électronique à transmission est une technique délicate, plus encore sans doute à l'époque qu'aujourd'hui, qui ne permet l'observation que d'objets extrêmement minces, ou de coupes minces réalisées à l'ultramicrotome. En 1942, Anderson et Richards effectuent la – probablement – première observation d'écaille structurale de *M. cypris* au microscope électronique pour, disent-ils, « développer des méthodes de préparation appropriées, et approfondir leur expérience d'analyse et d'interprétation des images ». Il s'agit d'une observation directe d'une écaille coupée par pliage, qui montre pour la première fois des stries vues par la tranche (fig. E.1.1.3). Mais comment ces stries sont disposées dans l'espace, les images, même en stéréoscopie, ne permettent pas de le savoir !

À la suite de nombreuses observations, les auteurs finissent par proposer un modèle de strie compatible avec les-dites observations. Il s'agit d'une strie épaisse, constituée d'une juxtaposition de 5 à 6 lamelles, chacune composée d'un empilement d'une dizaine de couches. Ce n'est que grâce au microscope électronique à balayage, 28 années plus tard, que l'arrangement réel put être observé, et que l'on s'aperçut qu'une unique lamelle d'Anderson et Richards constituait une strie entière.

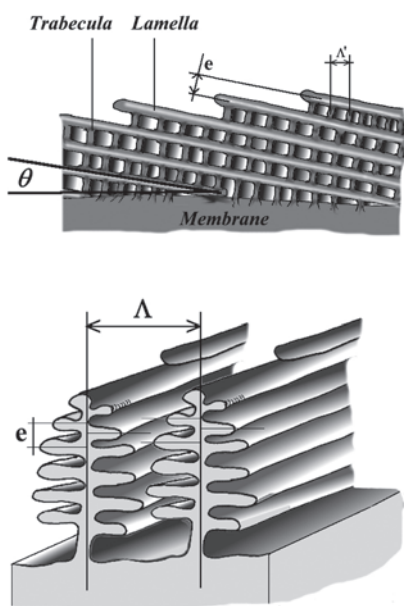


Fig. 1.14 - Représentation schématique latérale et transversale des stries des écailles de Morpho.

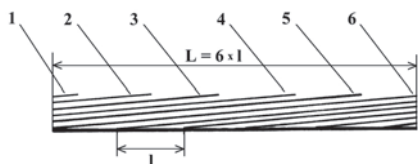


Fig. 1.15 - Les lamelles se retrouvent en nombre égal en tout point de la strie.

Les écailles structurales

Le système de stries apparaissant sur la surface supérieure des écailles est une caractéristique quasi générale des écailles de Lépidoptères. Hormis quelques rares écailles spécialisées, toutes présentent des stries longitudinales, dans la plupart des cas parallèles à leur grand axe (plus rarement obliques ou en spirale), plus ou moins épaisses et espacées et aisément observables au microscope optique. Sur la plus grande surface de l'écaille, les stries sont généralement parallèles les unes aux autres, continues d'un bout à l'autre de l'écaille et régulièrement espacées. À l'inverse, elles peuvent se présenter de façon très désordonnée sur certaines écailles spécialisées comme les androconies.

Toutes les stries des écailles structurales des Morphos présentent une structure commune relativement simple mais que chaque espèce va moduler à loisir en développant plus ou moins, parfois jusqu'à l'excès, certains éléments (fig. 1.14).

La structure longitudinale

Les stries sont composées d'un certain nombre de lamelles plus ou moins longues, prenant naissance à intervalles réguliers sur la membrane supérieure de l'écaille, et se superposant, comme des tuiles. Les lamelles se retrouvent donc toutes légèrement inclinées sur le plan de l'écaille d'une dizaine de degrés environ. Le nombre p de lamelles est un paramètre important pour les propriétés optiques de l'aile, puisqu'il est directement relié à l'intensité réfléchie (cf. Encadré 1.2). Plus les lamelles sont longues, plus elles sont nombreuses à se superposer. On observe ainsi des empilements allant jusqu'à 12 lamelles les unes au-dessus des autres. Il est remarquable que leurs longueurs soient elles aussi très régulières et sensiblement égales à un multiple entier de l'intervalle entre leur racine, de sorte qu'en tout point de la strie, l'empilement comporte un nombre constant de couches (fig. 1.15).

L'angle d'inclinaison moyen θ des lamelles sur la membrane de l'écaille peut être déterminé expérimentalement par des mesures optiques et sera ainsi déterminé pour toutes les espèces étudiées (cf. Encadré 1.2). Deux lamelles successives sont séparées par un fin réseau de trabécules. Ces trabécules sont très régulièrement espacées le long de la strie, d'un pas noté Λ' dans la suite de l'étude (fig. 1.16).

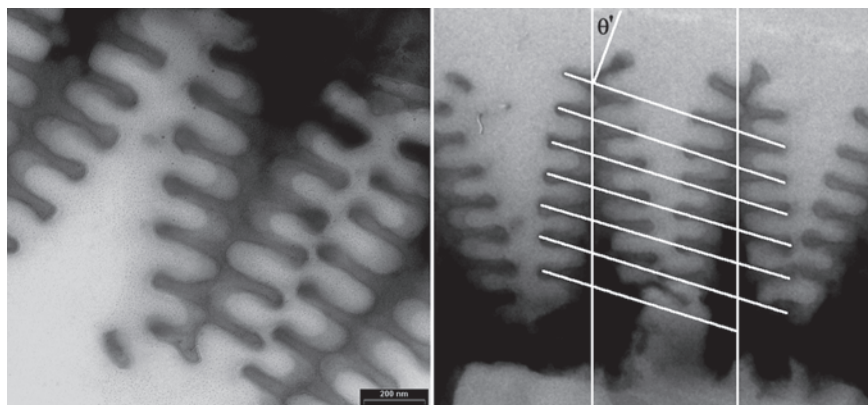


Fig. 1.16 - Coupe d'une écaille basale de *M. melanaus* observée au microscope électronique à balayage montrant, à gauche, l'évolution des largeurs des lamelles et, à droite, leur inclinaison.

Détermination optique de l'inclinaison des lamelles

Si on appelle e l'épaisseur équivalente d'une structure multicouche et n_e son indice de réfraction effectif, le minimum de réflectivité se produira pour une longueur d'onde λ_{\min} donnée par la relation :

$$2n_e e \cos r = k\lambda_{\min}$$

où r est l'angle de réfraction dans la couche et k un entier. L'angle r est *a priori* inconnu, mais est relié à l'angle d'incidence i qui, lui, est une donnée expérimentale, par les relations de Descartes. Si on remplace r par son expression en fonction de i dans l'équation précédente, nous obtenons :

$$\frac{k^2}{4e^2} \lambda_{\min}^2 = n_e^2 - \sin^2 i$$

Si on suppose que l'indice n_e ne varie pas sur tout le domaine spectral considéré, nous devons observer une variation linéaire de λ_{\min}^2 en fonction de $\sin^2 i$. Les mesures effectuées sur la très grande majorité des Morphos montrent que ce n'est jamais le cas, à moins d'introduire une correction de l'angle d'incidence, correction qui correspond à l'inclinaison de la structure sur le plan de l'aile, pris comme référence des angles d'incidence. La pente de la droite donne une estimation de l'épaisseur de la couche et l'abscisse à l'origine de l'indice effectif.

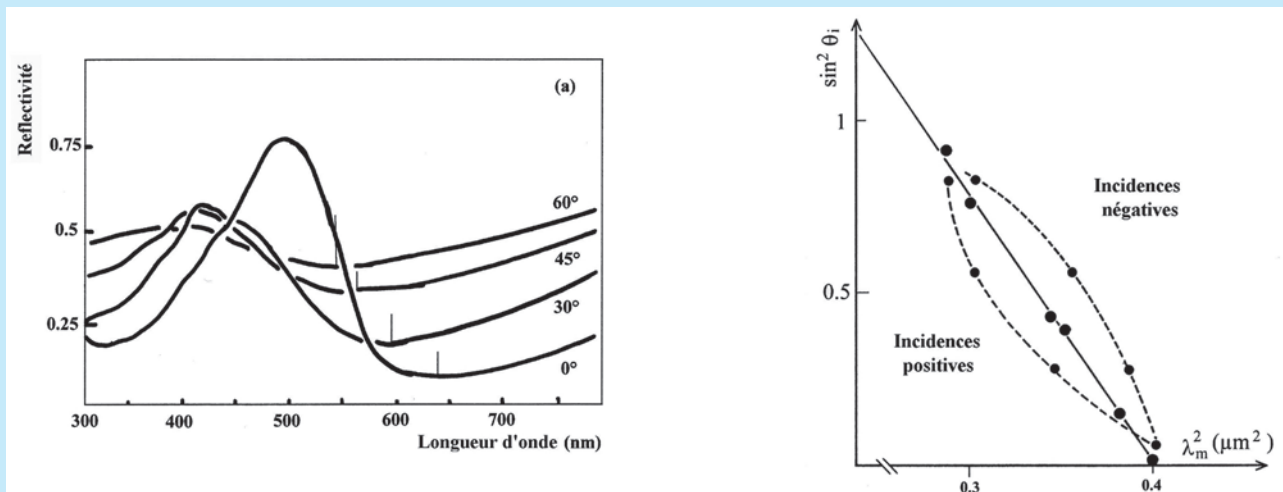


Fig. E.1.2.1 – Réflectivité hémisphérique de *M. menelaus* pour différents angles d'incidence. Les traits indiquent la position des minimums de réflectivité λ_{\min} (a). Variation expérimentale de $\sin^2 i$ en fonction de λ_{\min}^2 (----). La variation linéaire est obtenue en augmentant ou diminuant la valeur de l'angle d'incidence de 11° , ce qui correspond à l'inclinaison des lamelles sur le plan de l'aile.

Structure transversale

La distance Λ entre deux stries successives est étonnamment uniforme chez la plus part des Morphos, hormis vers la base de l'écaille où elles prennent naissance et sont légèrement divergentes.

Une coupe transversale de l'écaille observée au microscope électronique en transmission permet une détermination précise de l'arrangement et de l'épaisseur des lamelles. Cette épaisseur e est relativement uniforme. La valeur moyenne observée chez *M. menelaus* est $e_h \sim 80$ nm, alors que celle de la couche d'air intermédiaire est légèrement plus petite ($e_1 \sim 50$ nm). Cela conduit à une périodicité dans le plan verticale e d'environ 130 nm (cf. Encadré 1.3).

Réflectivité d'une multicouche

Le coefficient de réflexion R d'un empilement de couches minces d'indices alternés n_a et n_b , aussi appelées multicouches, et donc l'intensité réfléchie croît avec le nombre d'alternance et le contraste d'indice des couches. Quant à elle, la largeur spectrale du pic principal de réflectivité décroît avec ce même nombre. Ce qui augmente la pureté de la couleur réfléchie. Pour une multicouche idéale, sans dispersion dans les indices et les épaisseurs des couches, la réflectance du système est donnée par l'expression suivante, où p est le nombre de périodes du système. Dans le cas d'une multicouche chitine/air telle que rencontrée chez les Lépidoptères, la réflectance approche 100 % pour moins de 10 périodes.

$$|R|^2 = \left[\frac{1 - \left(\frac{n_a}{n_b}\right)^{2p}}{1 + \left(\frac{n_a}{n_b}\right)^{2p}} \right]^2$$

Dans les systèmes biologiques réels, qui sont loin de satisfaire ces conditions idéales, la réflexion est toujours moins importante.

On observe par ailleurs que les lamelles sont plus larges vers la base de la strie qu'à son sommet, ce qui indique qu'elles croissent en se rétrécissant. On remarque également qu'elles ne sont pas horizontales mais inclinées latéralement d'un angle θ' de 20° environ chez *M. menelaus*. Comme nous le verrons par la suite, cette inclinaison de la structure est à l'origine d'un effet de polarisation partiel des ordres diffractés par l'écaille.

Nous avons vu dans cette description des écailles structurales, aussi bien basales que de recouvrement, apparaître un certain nombre de grandeurs (longueurs et angles) qui caractérisent la structure photonique de l'écaille. Ces différentes grandeurs sont rassemblées dans le tableau I ainsi que leur définition. Elles permettent de définir la maille élémentaire du cristal photonique équivalent qui, d'une manière générale, est triclinique, et serviront de base à la modélisation des propriétés optiques de l'aile (fig. 1.17).

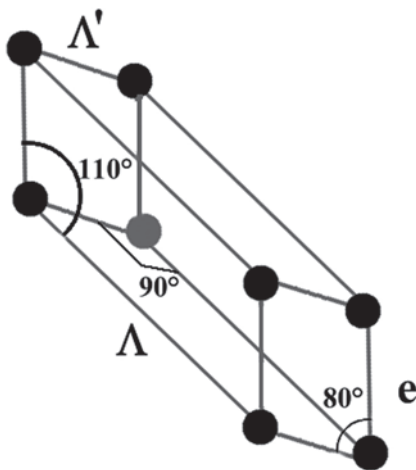


Fig. 1.17 – Maille élémentaire triclinique synthétisant les caractéristiques morphologiques de la structure de *M. menelaus*. Λ est la distance inter-stries, e la période verticale et Λ' la distance entre trabécules.

Tableau 1.1 – Les grandeurs caractéristiques des structures photoniques des écailles.

Symbole	Définition
p	Nombre de lamelles d'une strie.
e_h	Épaisseur d'une lamelle.
e_l	Épaisseur d'une couche d'air entre deux lamelles.
e	Période spatiale de la structure ($e = e_h + e_l$)
Λ	Distance inter-stries
Λ'	Distance entre trabécules
θ	Angle d'inclinaison longitudinale des lamelles
θ'	Angle d'inclinaison transversale des lamelles

Face ventrale et écailles pigmentaires

À la périphérie des ailes, sur la face dorsale, et sur l'intégralité de la face ventrale, hormis quelques écailles isolées au centre des ocelles, les écailles des Morphos sont pigmentaires, et présentent une structure assez différente. Les Morphos adoptent une position de repos ailes fermées, et les couleurs cryptiques de la face ventrale constituent un camouflage très efficace. Elles participent aussi, comme nous le verrons plus loin, au bi-

lan thermique de l'animal, et sont particulièrement bien adaptées à cette fonction.

Disposition

Là encore, on retrouve la disposition classique en deux couches (basale et recouvrement). Les formes des écailles de fond et de recouvrement sont généralement assez différentes, lancéolées pour les premières, évasées et à bord lisse pour les secondes (fig. 1.18 et 1.19).

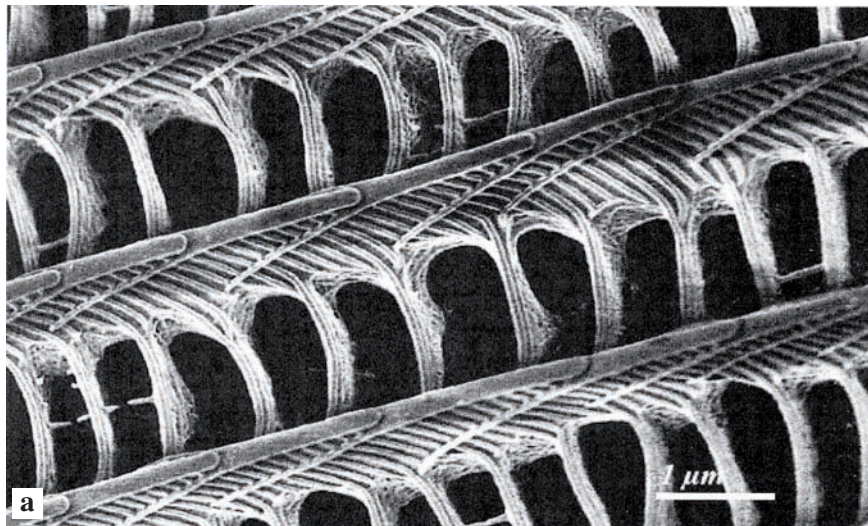


Fig. 1.18 – Écailles ventrales de *M. menelaus*. Écaille de fond, au microscope électronique à balayage (a) Écailles basales (b). Écaille de recouvrement (c). (Microscope photonique.)

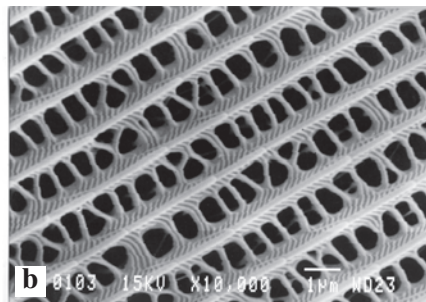
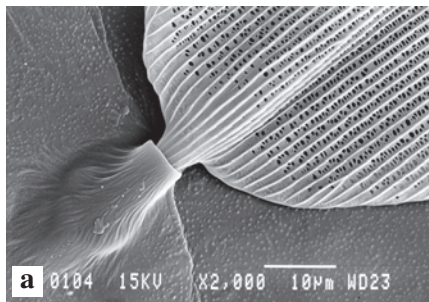


Fig. 1.19 – (a) Naissance et pédicelle d'une écaille pigmentaire de la face ventrale de *M. menelaus*. (b) Structure des stries et inter-stries (MEB)

Leurs structures fines sont en revanche identiques, et optimisées pour capter l'énergie solaire. Les lamelles sont courtes et ne se superposent plus, ce qui limite le coefficient de réflexion. Un réseau de contre-stries s'est développé, ce

qui forme entre les stries des alvéoles de diamètres inférieurs au micromètre qui laisse pénétrer jusqu'à la membrane les longueurs d'onde inférieures à cette taille, c'est-à-dire l'ensemble du visible, mais pas les plus grandes – l'infrarouge – ce qui nuirait, comme nous le verrons à l'efficacité du capteur.

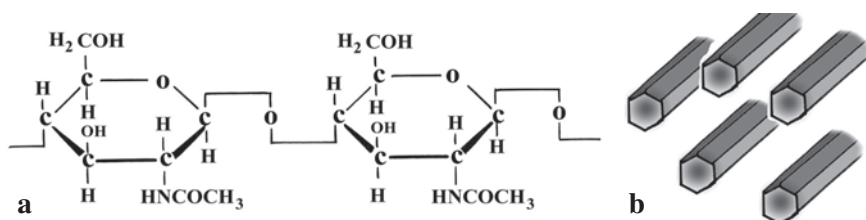
L'échelle moléculaire

À la plus petite échelle, nous arrivons maintenant au niveau des constituants de la matière organique des ailes, principalement de la chitine pour le matériau de base de l'édifice, et des pigments pour sa coloration.

La chitine

La molécule de chitine est un polysaccharide analogue par sa structure à la cellulose végétale. Elle se présente sous la forme d'une longue chaîne composée d'une succession de monomères de N-acétylglucosamine. Ces molécules, au nombre d'une vingtaine environ, s'assemblent les unes aux autres sur deux ou trois rangées pour former des baguettes quasi cristallines : les microfibrilles. Ces microfibrilles, enrobées dans une matrice protéique, confèrent à l'ensemble un indice optique anisotrope, dont la détermination est présentée en annexe (fig. 1.20).

Fig. 1.20 – (a) Deux monomères de la molécule de chitine. (b) Les arrangements en microfibrilles de groupes de molécules.



Les pigments

S'il est vrai que les Morphos sont principalement connus pour leur vive coloration bleue d'origine physique, les pigments constituent cependant un élément fondamental de leur caractéristique chromatique. Toujours à l'exception des *Pessonia*, pratiquement dépigmentés, les couleurs de toutes les faces ventrales, d'une plus ou moins grande partie des faces dorsales et de l'ensemble du papillon chez les *Schwartzia* et les *Iphimedia*, sont d'origine pigmentaire.

Le pigment de base des Morphos, comme de l'ensemble du monde animal, est la mélanine. C'est cette famille de pigments que l'on retrouve – à l'exception notable de *M. sulkowskyi* – dans toutes les écailles basales, qu'elles soient structurales ou non, et dans les écailles de recouvrement de toutes les zones pigmentées (face ventrale et zones noires de la face dorsale). Un autre pigment, très probablement un ommochrome, se trouve exclusivement, chez les Morphos, dans les ocelles de la face ventrale (fig. 1.21).

La présence de pigments fluorescents a été mise en évidence plus récemment chez *M. sulkowskyi*. Il s'agit d'un mélange de ptéridines (bioptérine, ptérine et isoxanthoptérine), pigments plus couramment rencontrés chez les pieridae. Excitée dans l'ultraviolet aux environs de $\lambda = 325$ nm, l'émission se produit dans le vert, avec un maximum pour $\lambda = 510$ nm. Comme nous le verrons au chapitre 3, il semble que chez *M. sulkowskyi*, ces ptéridines se soient substituées aux mélanines et se trouvent à la fois dans les écailles de fond et de recouvrement.



Fig. 1.21 – Les ocelles de la face ventrale de *M. menelaus occidentalis*. Les cercles rouges des ocelles sont dus à un ommochrome. On trouve au centre des ocelles quelques écailles structurales de même qu'à leur périphérie.

Localisation des pigments

Lorsqu'elles coexistent, les couleurs d'origine pigmentaires sont souvent masquées par les couleurs structurales. On peut très aisément localiser les premières en faisant disparaître les secondes. Deux méthodes pour cela : soit faire disparaître le pigment par immersion des ailes dans divers solvants, soit faire disparaître la structure – d'un point de vue optique s'entend – en l'immergeant dans un liquide d'indice optique exactement égal à celui du matériau la constituant. Lors de la dissolution des pigments, la couleur disparaît de manière irréversible, mais il faut vérifier également que la structure de l'écaille n'a pas été altérée par ce traitement relativement violent. Dans le cas d'une origine structurale, le processus est réversible : quand le fluide se retire (par évaporation), l'aile retrouve sa couleur originelle. Et il peut être partiel. Si le fluide a un indice différent de celui de la structure, la couleur est modifiée. Ceci suppose que la structure est ouverte et laisse, d'une manière ou d'une autre, le fluide pénétrer en son sein, puis s'en échapper. La structure photonique bidimensionnelle des Morphos, très ouverte, se prête particulièrement bien à ce type d'expérience.

Nous verrons dans le chapitre consacré aux phénomènes interférentiels que pour une configuration

donnée, il y a un minimum de réflexion, donc extinction de la couleur correspondante, pour chaque longueur d'onde telle que :

$$k\lambda_{\min} = 2ne\cos\theta_r$$

où n est l'indice de la couche, e son épaisseur, k un entier et θ_r l'angle de réflexion. Sous une incidence donnée, la longueur d'onde réfléchie – donc la couleur observée – dépend du produit de l'épaisseur de la couche et de son indice, et peut donc être modulée en jouant sur l'un ou l'autre de ces paramètres. Commençons par les variations d'indice.

Une augmentation de l'indice de l'un des constituants de la multicouche obtenue en plongeant l'insecte dans un liquide d'indice de plus en plus élevé conduit d'une part à un décalage de la teinte dominante vers les grandes longueurs d'onde (bleu \rightarrow vert \rightarrow jaune \rightarrow rouge) mais, d'autre part, à une diminution de la réflectivité (ou augmentation de la transmittivité) avec comme conséquence qu'on ne peut observer les couleurs rouges. Lorsqu'il y a accord d'indice le phénomène interférentiel – et donc la couleur – disparaît, et l'aile est transparente. Si une telle structure est déposée sur un fond ou un motif pigmentaire, celui-ci finira par apparaître seul (fig. E.1.4.1).

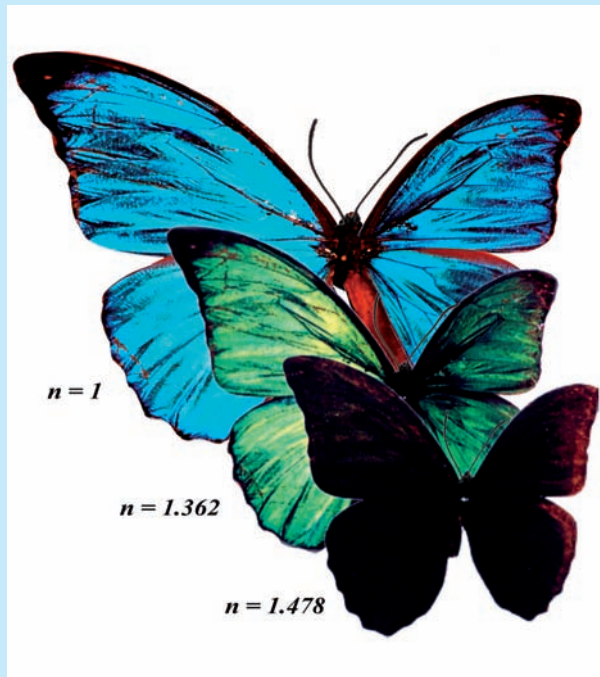


Fig. E.1.4.1 – *Morpho menelaus* à l'air et sous liquide d'indice (acétone $n = 1.362$, trichlorobenzène $n = 1.478$). Lorsque les indices du liquide et de la structure sont identiques, les couleurs structurales disparaissent et seules persistent les couleurs pigmentaires (ici dans les écailles de fond et sur la face ventrale).

Un autre problème, qui a son importance lors de la modélisation des propriétés optiques, est la localisation des pigments dans la structure des écailles de fond. On peut en avoir une idée qualitative grâce aux clichés de microscopie électronique en transmission. Les mélanines ne sont pas diffuses dans la structure mais forment des agrégats plus opaques aux électrons que la chitine. On peut donc avoir une estimation de leur répartition en mesurant la densité des clichés le long d'une strie (fig. E.1.4.3). Ces mesures montrent que les pigments sont localisés à la base des stries, c'est-à-dire également à la naissance des lamelles. Cette distribution implique une évolution de la partie imaginaire de l'indice k du matériau, et donc de son coefficient d'absorption lorsque l'on pénètre dans la structure, avec une forte influence sur les propriétés optiques, comme le montrent les modélisations.

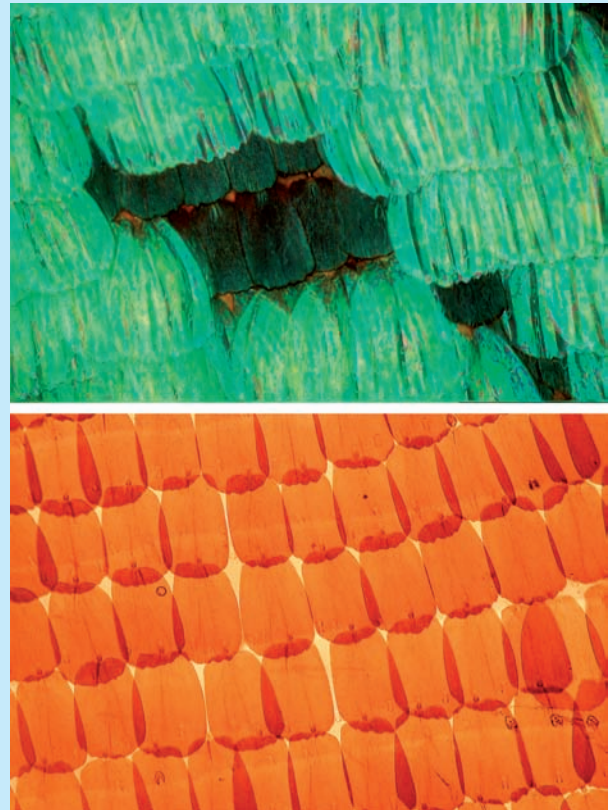


Fig. E.1.4.2 – Localisation des pigments de *M. marcus*. En haut, les écailles à l'air, en bas, les mêmes écailles immergées dans l'acétone. Les écailles de recouvrement, dépigmentées, ont totalement disparu.

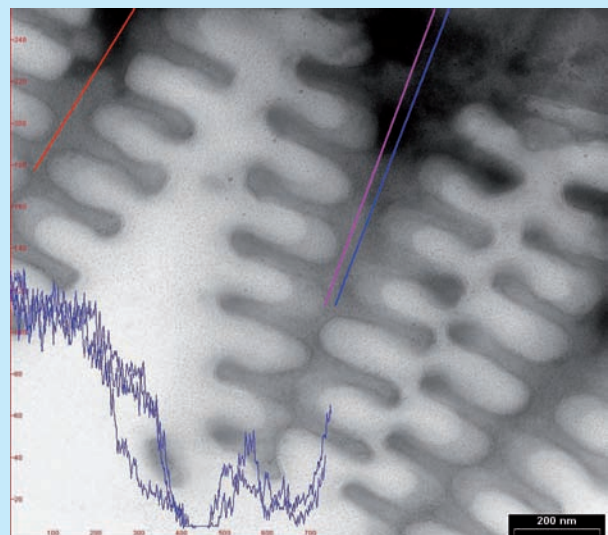


Fig. E.1.4.3 – Analyses densitométriques le long des stries de *M. menelaus*. Les courbes bleues représentent la luminosité en fonction de la profondeur, elle est inversement proportionnelle à l'absorption, et donc à la concentration pigmentaire.

Les mélanines

Les mélanines forment une vaste famille de pigments très divers, largement répandus dans les deux règnes, végétal et animal. Elles comptent certainement parmi les pigments les plus communs mais aussi les plus complexes. Ce sont des polymères dont le précurseur biologique est la tyrosine. Leur couleur varie du jaune au brun et au noir. On distingue dans le règne animal les phaeomélanines (jaune à roux) et les eumélanines (brun à noir), phaeomélanines et eumélanines coexistent souvent et donnent lieu à une très grande variété de pigmentations. Toutes les réactions qui aboutissent aux mélanines sont catalysées par une seule et même enzyme : la phénoxydase, mais elles sont extrêmement sensibles aux conditions environnementales, comme la température, l'humidité ou la teneur en CO₂. Des variations de ces paramètres peuvent conduire à des cas de mélanisme ou d'albinisme avec leurs conséquences directes sur la survie des individus ou de l'espèce.

Éléments essentiels de la pigmentation humaine, les propriétés optiques des solutions d'eumélanine et de phaeomélanine sont bien connues, mais la structure exacte du polymère ne peut jamais être déterminée avec précision. Le coefficient d'extinction du monomère présente toujours un maximum dans l'ultraviolet et décroît rapidement dans le visible, d'où les couleurs jaune-brun généralement observées. On sait cependant que l'élongation du polymère et la présence d'auxochromes augmentent l'absorption dans le visible, pouvant conduire à un noir profond. Outre la paterne alaire, les mélanines jouent chez les Morphos le rôle d'écran opaque sous et dans les écailles structurales. À quelques exceptions près (comme *Morpho godartii*, *Morpho polyphemus*, etc.), on observe systématiquement une couche d'écailles pigmentaires très absorbantes et des écailles structurales contenant elles-mêmes des pigments et formant un écran sombre, empêchant toute réflexion parasite qui altérerait la pureté de la teinte réfléchie (fig. 1.22).

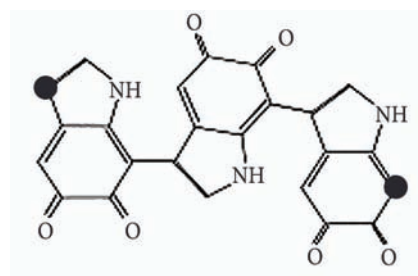


Fig. 1.22 – Monomères dihydroxy-5,6 indole, formant une portion du squelette d'une eumélanine.

Les ommochromes

Bien que non encore complètement analysés, il semble que les pigments responsables de la couleur rouge des ocelles de la face ventrale soient des ommochromes. Il s'agit de molécules assez complexes, dérivées par polymérisation d'acides aminés cycliques – essentiellement le tryptophane – que l'on trouve dans les yeux de la plupart des insectes et plus largement sur les ailes de nombreux nymphalides. Les composés les plus simples sont solubles dans l'eau. Il en est ainsi du composé de départ de la chaîne de biosynthèse des ommochromes, la 3-hydroxycynurénine, jaune et fluorescente. On l'observe en particulier sur les ailes de certains *Heliconius*. Chez les mêmes papillons, la xanthommatine est orangée et la dihydroxanthommatine rouge. Les Vanesses présentent ces deux derniers pigments, de l'ommatine D (brun-rouge) et de la rhodommatine (rouge foncé). Ces composés ne diffèrent que par une chaîne latérale. Mais on ne sait pas vraiment quel pigment donne le rouge vif de *Melitaea didyma* et de certains *Cymothoe* ou *Callicore*. Les ommines, plutôt localisées dans les yeux, sont très peu solubles et d'une étude chimique difficile. D'autres pigments, rouges et très insolubles, observés chez les nymphalides (*Precis*

coenia), se sont révélés être de la même famille chimique, car issus du tryptophane ; l'élégante démonstration en a été faite par incorporation de tryptophane-¹⁴C.

Conclusion

L'organisation structurale des Morphos apparaît au premier abord relativement homogène, et très caractéristique, du moins en ce qui concerne celle des faces dorsales iridescentes. Cette organisation et le rôle des différentes écailles sont, si ce n'est unique, en tout cas très peu répandus. Généralement – et on pourrait dire assez logiquement – les couleurs sont produites par la couche extérieure de l'édifice, celle qui est directement exposée à la lumière et à la vue : les écailles de recouvrement, qui peuvent être indifféremment pigmentaires et/ou structurales. Les écailles basales jouent alors un rôle d'écran absorbant qui augmente le contraste coloré et le rendement de conversion héliothermique. Elles sont systématiquement pigmentaires. La disposition est inverse chez les Morphos, ce qui impose pour arriver au même but une organisation assez complexe. Les couleurs et les effets colorés sont produits majoritairement par la couche basale, ce qui impose à la couche de recouvrement d'être soit atrophiée (exemple : *Megamede*) soit translucide, donc dépigmentée (tous les autres genres). La couche basale doit donc assumer à elle seule la double tâche de générer la couleur, par sa structure, et d'absorber les autres radiations par ses pigments. Cette organisation très particulière fait de la structure des écailles un critère de classification important. ■

Résumé

- 1 Les ailes des Morphos sont structurées sur cinq niveaux (structure multi-échelle). Chaque niveau apporte sa participation à l'aspect visuel de l'ensemble.
- 2 Dans toutes les zones iridescentes, les écailles de fond sont structurales et pigmentaires. Elles assurent la coloration et la majorité des effets optiques.
- 3 Les écailles de recouvrement sont dépigmentées, structurales, parfois atrophiées (*Megamedes*).
- 4 Il existe quelques exceptions aux règles précédentes : les *Pessonnia* sont totalement dépigmentés. *M. sulkowskyi* (*Cytheritis*) également.
- 5 Les stries se composent d'un empilement dissymétrique de lamelles (de 1 à 12), d'une centaine de nanomètres d'épaisseur. Cet empilement multicouche génère la couleur par effet interférentiel.
- 6 L'ensemble des stries, distantes d'un micromètre environ, se comporte comme un réseau sélectif qui diffracte latéralement la lumière réfléchie (et colorée par interférence). La structure globale de l'écaille est celle d'un cristal photonique à deux dimensions.
- 7 Les couleurs pigmentaires des Morphos sont essentiellement dues à des mélanines et plus localement, au niveau des ocelles, à des homochromes.

Pour en savoir plus

Les articles historiques

- Anderson TF, Richardzsz AG (1942) *An electron study of some structural colors of insects.* *J Appl Phys* 13: 748
- Biedermann W (1904) *Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von Haeckel.* *Denschriften Med Naturwiss Ges, Jena:* 215
- Biedermann W (1914) *Handbuch der vergleichenden Physiologie.* Hans Winterstein, Jena: 1657
- Masson CW (1923) *Structural colors in insects, I, II, III.* *J Phys Chem* 27
- Merrit E (1925) *A spectroscopic study of certain cases of structural color.* *JOSA* 11: 93
- Michelson AA (1911) *On the metallic colouring in birds and insects.* *Phil Mag* 21: 554
- Lord Rayleigh OM (1919) *On the optical character of some brilliant animal colours.* *Phil Mag* 37: 98
- Walter B (1895) *Die Oberflächen order Schillerfarbenn.* Brannschweig Vieweg

Les analyses plus récentes

- Berthier S (2006) *Structure and optical properties of the wings of Morphidae.* *Insect Sciences* 13: 3-12
- Berthier S (2003) *Iridescence, les couleurs physiques des insectes.* Paris, Springer-Verlag France
- Chapman RF (1998) *The insects: Structure and functions.* Cambridge, Cambridge University Press
- Kinoshita S, Yoshioka S, Kawagoe K (2002) *Mechanisms of structural colours in the Morpho butterfly: cooperation of regularity and irregularity in an iridescent scale.* *Proc R Soc Biol* 269: 1417-21
- Snodgrass RE (1993) *Principle of insect morphology.* New York, Cornell University Press
- Vukusic P, Sambale JR, Lawrence CR, Wootton J (1999) *Quantified interferences and diffraction in a single Morpho butterfly scale.* *Proc R Soc Lond B* 266: 1403-11

Sur les pigments

- Barbier M (1981) *The status of blue-green pigments of butterflies, and their phototransformations.* *Experientia*, 37: 1060-2
- Descimon H (1980) *Polymorphisme de la coloration et stratégies adaptatives chez les Lépidoptères.* In: *Recherches d'Ecologie theorique. Les stratégies adaptatives* (R Barbault, P Blandin et JA Meyer Eds.). Maloine, Paris, 53-76
- Descimon H (1983) *La pigmentation des Lépidoptères: un modèle pour la théorie synthétique de l'évolution.* *Bull. Soc. zool. Fr.*, 108: 303-312
- Ehriich PR, Raven PH (1964) *Butterflies and plants : a study in coevolution.* *Evolution*, 18 586-608
- Feltwell J, Rothschild M (1974) *Carotenoïds in thirty-eight species of Lepidoptera.* *J. Zool. Lond.* 174: 441
- Kayser H (1985) *Pigments.* In : *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, 10, GA Kerkut & LI Gilbert Eds., Pergamon Press, New York, 367-415
- Linzen B (1974) *The tryptophan-ommochrome pathway.* *Adv. Insect Physiol.*, 10: 117-246

Rembold H, Umebachi Y (1984) The structure of papiliochrome II, the yellow wing pigment of the papilionid butterflies. In : Progress in tryptophan and serotonin research, HG Schlossberger, W Kochen, B Linzen & H Steinhart Eds., Walter de Gruyter, Berlin (1984) 743-746

Umebachi Y (1985) Papiliochrome, a new pigment group of Butterfly. Zool. Sci. 2, 163

Vuillaume M (1969), Les pigments des Invertébrés. Biochimie et biologie des colorations. Masson, Paris

Wigglesworth WB (1965) The principles of insect physiology. Methuen, London

Sur la fluorescence

Kumazawa K, Tabata H (2001) A three-dimensional fluorescence analysis of the wings of male *Morpho sulkowskyi* and *papilio xuthus* butterflies. Zoological Sciences 18(8): 1073-1079

Kumazawa, K, Tabata H (1996) Time-resolved fluorescence studies of the wings of *Morpho sulkowskyi* and *Papilio xuthus* Butterflies, Zoological Science 13 843-847

Kumazawa K, Tanaka S, Negita K, Tabata H (1994) Fluorescence from the wings of *Morpho sulkowskyi* butterfly. Jpn. J. Appl. Phys. 33: 2119-2122

Kumazawa K, Negita K, Hasegawa T, Tabata H (1996) Fluorescence from cover and basal scales of *Morpho sulkowskyi* and *Papilio xuthus* butterflies, J. Exp. Zool. 275: 15-19

Tabata H, Hasegawa T, Nakagoshi M, Tsuesue M (1996) Occurrence of biopterin in the wings of *Morpho sulkowskyi*", *Experientia* 52: 85-87

Sur la chitine

Cohen E (1991) Chitin biochemistry in Physiology of the insect epidermis, Eds. K Binnington and A Retnakaran), CSIRO Publication, Melbourne 94-112

Domard A, Roberts GAF, Varum K (1998) Advances in Chitin Science, II, Jacques André Press, Lyon

Roberts GAF (1992) Chitin chemistry, Macmilan Press, Londres



<http://www.springer.com/978-2-287-09407-1>

Photonique des Morphos

Berthier, S.

2010, 300 p., Softcover

ISBN: 978-2-287-09407-1