

PIGMENTATION ET HOMOCHROMIE CHEZ *EURYNEBRIA COMPLANATA* L. SUR LE LITTORAL ATLANTIQUE DE LA FRANCE (COL. NEBRIIDAE)

par Yves DACHY, 20 bd Jean Moulin, 34600 BEDARIEUX

Résumé : Etude sur les variations pigmentaires de *Eurynebria complanata* L. sur la côte atlantique française. Six formes individuelles nouvelles sont présentées. Une thèse sur l'origine du mimétisme chez cette espèce est proposée.

Summary : Investigation on pigmentary variations of the *Eurynebria complanata* L. about the french atlantic coast. Six new individual forms are presented. An approach to the origin of mimicry of this species is proposed.

Mots-clés : *Coleoptera Nebriidae*, évolution pigmentaire, mimétisme, littoral atlantique.

Les variations pigmentaires de la «Nébrie des sables» *Eurynebria complanata* L. ont été d'abord décrites des environs de la Teste (Gironde) par SOUVERBIE (1855). SOUVERBIE cite 6 formes individuelles tendant à l'albinisme à partir d'une forme type qu'il a désignée.

BAUDRIMONT (1923) a critiqué la classification de SOUVERBIE dont les définitions ne rendent pas compte de la très grande variabilité individuelle chez *complanata*. Aussi BAUDRIMONT a-t-il proposé une autre classification ne faisant plus de distinctions entre des taches en forme de point, de trait ou de ligne brisée, mais prenant seulement en compte l'emplacement des taches et leur disposition générale sur l'élytre. Bien que voisine de la classification de SOUVERBIE, celle de BAUDRIMONT nous semble plus pratique pour la détermination tout en empêchant la description des innombrables formes individuelles si faciles à trouver dans les colonies de cette espèce. Malheureusement, BAUDRIMONT n'a appliqué ses observations qu'en un seul point du littoral (Mimizan) alors qu'à son époque, *complanata* était une espèce abondante dans des stations désormais détruites.

En juin-juillet 1980 et en juillet 1981, nous avons visité de nombreuses stations sur la façade atlantique, depuis le Finistère jusqu'à l'Espagne. A notre époque, plusieurs stations à *E. complanata* données dans la littérature ont disparues. Nous n'avons pas trouvé la Nébrie dans la baie de Morlaix qui était la station française la plus haute citée par JEANNEL (1945). Finalement, nous n'avons trouvé une première colonie qu'à la latitude de Fromentine (Vendée), station d'ailleurs détruite l'année suivante ! Plus au Sud, la dernière station où nous avons observé la Nébrie se situe entre Capbreton et Hossegor (Landes). La distance à vol d'oiseau entre Fromentine et Capbreton est de 400 km. La répartition de la Nébrie sur la façade atlantique se rétrécit donc dangereusement. C'est avec la conviction qu'il faut étudier les espèces en voie de disparition pendant qu'il en est encore temps que nous avons entrepris cette étude.

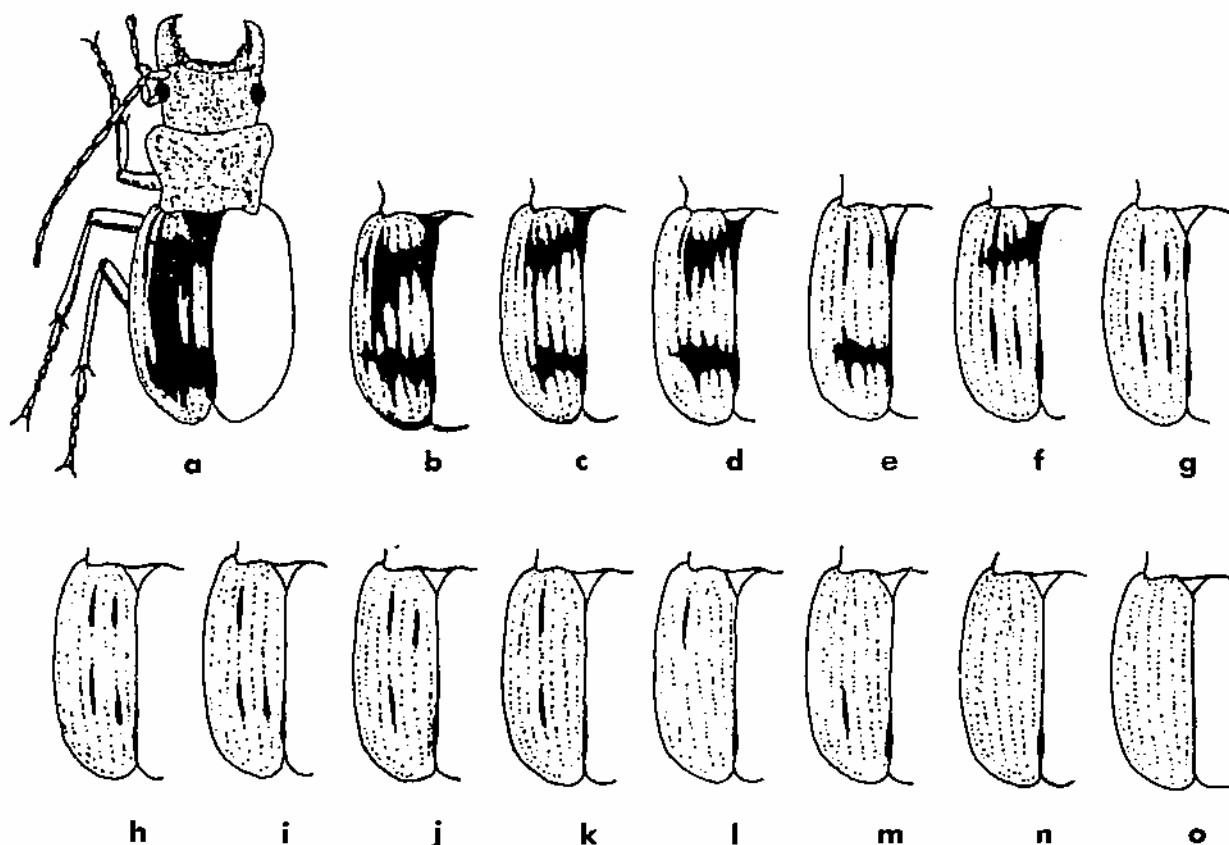


Figure 1 : Variations pigmentaires d'*Eurynebria complanata* sur la côte atlantique de la France (1)

- a, b, c : f. *lineolus* nova. Une ou plusieurs linéoles continues, d'épaisseur variable, mettent en contact les bandes transversales qui sont entières. PIC (1925) a nommé *multijuncta* une forme trouvée en Algérie et qu'il décrit « fascies noires jointes entre elles sur plusieurs points, d'où dessins noirs encadrant des linéoles claires ». Cette forme n'est qu'un cas particulier de la f.i. *lineolus*.

d : f. type de SOUVERBIE (1855). Les bandes transversales sont distinctes, ne sont pas réduites en taches ou traits, et ne sont pas rendues solidaïres par des linéoles continues.

e : f. *postero-transversalis* nova. La bande transversale antérieure est réduite à des linéoles ou à des points.

f : f. *antero-transversalis* nova. La bande postérieure est réduite à des linéoles ou à des points.

g : f. *decem-maculata* BAUDRIMONT (1923)

h : f. *octo-maculata* BAUDRIMONT (1923)

i : f. *postero-maculata* nova. La bande transversale antérieure est réduite à une linéole ou à un point sur chaque élytre. La bande transversale postérieure est réduite à 2 linéoles ou points.

j : f. *antero-maculata* nova. La bande transversale postérieure est réduite à une linéole ou à un point sur chaque élytre. Une tache suturale médiane persiste toujours. La bande transversale antérieure est réduite à 2 linéoles ou points.

k : f. *quadri-maculata* BAUDRIMONT (1923)

l : f. *antero-punctata* nova. La bande transversale postérieure a disparu. La bande transversale antérieure est réduite à une linéole ou à un point.

m : f. *bi-maculata* BAUDRIMONT (1923)

n, o : f. *immaculata* SOUVERBIE (1855) =concolor BARTHE (1909).

(1) Bien que le code de nomenclature actuellement en vigueur ne tienne plus compte du nom des formes individuelles, nous n'avons pas osé évacuer les noms avancés par SOUVERBIE et BAUDRIMONT. Nous avons préféré conserver la cohérence des termes qui désignent bien les variations pigmentaires de la Nébrie. Les auteurs à venir pourront toujours reprendre les lettres minuscules qui désignent les différentes f.i. inscrites dans ce tableau.

Le modèle pigmentaire d'*Eurynebria complanata*

La pigmentation de *complanata* sur la face dorsale est conditionnée par 4 caractères qui se combinent entre eux :

1. Deux bandes transversales se développent à partir de la ligne suturale médiane et vont en se réduisant pour s'arrêter avant la gouttière de l'élytre. Ces bandes peuvent s'interrompre avant la suture des élytres.
2. Des linéoles s'inscrivent dans les stries inter-costales. Elles s'allongent et se rejoignent éventuellement entre les bandes transversales. Elles peuvent s'épaissir et recouvrir une ou plusieurs côtes. Ces linéoles forment toutes les combinaisons imaginables à l'intérieur du schéma général de répartition des taches. Il arrive que les linéoles se dédoublent en formant un V renversé qui avait retenu l'attention de SOUVERBIE.
3. Une tache juxta-suturale peut se fondre avec la bande transversale antérieure, apparaître isolément ou disparaître. Elle s'étend souvent sur tout ou partie du scutellum où elle est fréquemment brune.
4. Une linéole suturale médiane se réduit le plus souvent à un trait visible sur la moitié postérieure des élytres. Elle se confond avec la bande transversale postérieure quand celle-ci est continue d'une élytre à l'autre. La linéole suturale médiane est la dernière tache à disparaître dans le processus de l'albinisation.

Les taches ne sont pas toujours bien distinctes et de contours nets, et elles ne sont pas toujours de couleur noire : elles peuvent être ténues, peu visibles et de couleur brune. PIC (1925) a nommé *obliterata* une forme «à fascies plus ou moins oblitérées et réduites à des linéoles brunes». Cette description nous semble confuse et de peu d'intérêt. Par ailleurs, nous avons observé des individus présentant des taches supplémentaires. Celles-ci sont presque toujours dissymétriques et expriment sans doute des anomalies de formation ou des traumatismes.

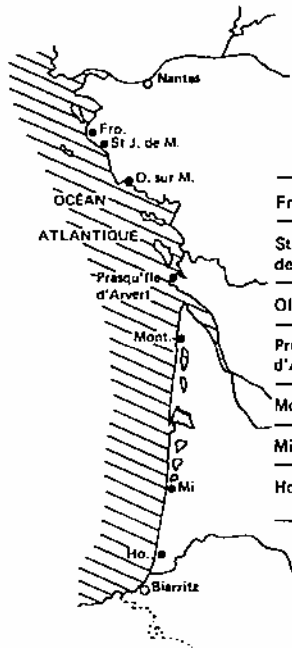
Les variations pigmentaires de *complanata* ne sont pas compréhensibles à partir des seules formes retenues par BAUDRIMONT. Après avoir observé un matériel important, nous proposons une nouvelle classification qui laisse apparaître les stades logiques de l'albinisme et illustre notre interprétation du mimétisme chez cette espèce. Dans cette classification, nous avons retenu les formes initialement proposées par BAUDRIMONT, à l'exception de la f. *sex-maculata* BAUDRIMONT, qui désigne en réalité 2 f.i. différentes et que nous remplaçons par les f. *antero-maculata* nova et *postero-maculata* nova. En tout, la description de 6 f.i. nouvelles nous paraît nécessaire et suffisante.

Les chiffres du tableau I indiquent essentiellement une tendance ⁽¹⁾. Nous avons effectué nos observations *in situ* afin de pouvoir rendre la plupart des Insectes à leur milieu. L'observation des formes de cette espèce n'est pas aisée car il existe d'innombrables formes intermédiaires. Sur le terrain, l'observation peut varier selon l'éclairage, la fatigue et l'expérience acquise. De plus, *complanata* est un insecte très agité. Cependant, nos observations concordent avec celles réalisées par BAUDRIMONT (1920-21-22) à partir de 200 exemplaires capturés à Mimizan.

(1) Une étude effectuée sur une série rapportée de Mimizan montre que les variations pigmentaires sont également partagées entre les sexes, à moins de 10 % près.

TABLEAU 1

Fréquence en pourcentage des f.i. d'*Eurynebria complanata*
entre Fromentine (Vendée) et Hossegor (Landes)



	<i>f. lineolus</i>	<i>f. type</i>	<i>f. postero-transversalis</i>	<i>f. antero-transversalis</i>	<i>f. 10-maculata</i>	<i>f. 8-maculata</i>	<i>f. postero-maculata</i>	<i>f. antero-maculata</i>	<i>f. 4-maculata</i>	<i>f. antero-punctata</i>	<i>f. 2-maculata</i>	<i>f. immaculata</i>	MATÉRIEL OBSERVÉ
Fromentine	13,2	14,8	47,7	0,2	10,3	12,6	0,1	0,2	0,4				679
St Jean de Monts	16,0	14,5	35,9		15,3	15,1	1,4		0,7		0,7		137
Olonne/Mer	17,2	13,2	44,7		11,9	12,8							241
Presqu'île d'Arvert	3,8	1,3	49,3		20,7	18,5	0,6	0,5	1,5		0,6	1,6	587
Montalivet	2,2	2,5	10,6	0,3	33,2	31,4	2,2	3,6	9,9		2,5	1,1	271
Mimizan	3,0	0,6	14,6		37,8	20,5		5,5	10,1	0,6	7,0		327
Hossegor	7,1	0,8	17,8		25,0	20,5	2,6	8,9	14,2		1,7	0,8	112

Avec les chiffres obtenus pour chaque forme (tableau I), nous avons regroupé ensemble les formes mimétiquement voisines (tableau II). On constate sur ce nouveau tableau que les colonies de *complanata* se partagent en deux groupes séparés par l'estuaire de la Gironde. Au nord de l'estuaire, la majorité des exemplaires présentent une bande transversale entière sur la partie postérieure des élytres. Au Nord de la presqu'île d'Arvert, le tiers des exemplaires sont mélanisants (*f. lineolus*). Au Sud de la Gironde, ce sont des formes débarassées de bandes transversales qui dominent. Enfin, les formes très claires représentent un pourcentage appréciable au Sud de la Gironde.

TABLEAU II

Fréquence en pourcentage des formes d'*Eurynebria complanata*
présentant un faciès mimétiquement comparable

	<i>f. type</i> + <i>lineolus</i>	<i>f. type</i> + <i>lineolus</i> + <i>postero-</i> <i>transversalis</i>	<i>f. 10-maculata</i> + <i>8-maculata</i>	<i>f. antero-</i> <i>maculata</i> + <i>4-maculata</i>	<i>f. 2-maculata</i> + <i>immaculata</i>
Fromentine	28,0	75,7	22,9	0,6	
St Jean de Monts	30,5	66,4	30,4	0,7	0,7
Olonne/Mer	30,4	75,1	24,7		
Presqu'île d'Arvert	5,1	54,4	39,2	2,0	2,2
Montalivet	4,7	15,3	64,6	13,5	3,6
Mimizan	3,6	17,9	58,3	15,6	7,0
Hossegor	7,9	26,7	46,6	23,1	2,6

La prise en compte des f. *antero-transversalis* et *antero-punctata*, que SOUVERBIE et BAUDRIMONT n'avaient pas remarquées, nous aide à comprendre les axes par lesquels se développe l'albinisation chez la Nébrie des sables. Tout d'abord, les linéoles qui envahissent l'élytre chez les f. *lineolus* commencent par s'individualiser, puis se réduisent en nombre et diminuent en longueur. La réduction des linéoles s'accompagne du rétrécissement des bandes transversales. Lorsque les linéoles inscrites dans les stries intercostales ont disparu, les bandes transversales antérieures disparaissent à leur tour et sont remplacées par des traits ou des points. A ce stade, la bande transversale postérieure se détache de la suture médiane des élytres et la linéole suturale médiane s'individualise. La réduction de la bande transversale postérieure la transforme en deux taches sur chaque élytre tandis que la tache juxta-suturale se réduit ou disparaît, ce qui nous donne alors le dessin de la f. *octo-maculata*.

A partir de la f. *octo-maculata*, la dégradation pigmentaire suit le même schéma que précédemment : ce sont les taches antérieures qui disparaissent les premières et l'albinisation se poursuit jusqu'au stade ultime de la dépigmentation totale des élytres et du scutellum.

Nous estimons que les f. *antero-transversalis* et *antero-punctata* ne sont pas des aberrations fortuites ou dénuées d'intérêt en raison de leur relative rareté : elles représentent une potentialité évolutive qui est inscrite dans le phénotype de l'espèce. Ces formes attestent d'une organisation pigmentaire qui a existé dans le passé et qui est abandonnée aujourd'hui par l'espèce *E. complanata*. Actuellement, la dégradation de la pigmentation s'effectue d'avant en arrière. Dans un schéma inverse, la f. *antero-transversalis* serait fréquente et la zone de l'élytre concernée par la bande transversale antérieure accumulerait de la mélanine. Ces observations nous permettent d'esquisser une thèse quant à la fonction du dessin pigmentaire de *E. complanata*.

Interprétation du mimétisme de la Nébrie des sables

E. complanata est un insecte halophile et sabulicole strictement confiné, entre la zone intercotidale et le cordon dunaire (lido). En automne, les imagos remontent sur la dune et s'enfoncent dans le sable vif pour hiberner. Entre les périodes d'hivernation, les imagos partagent les abris diurnes avec les larves sous les laisses des grandes marées. Ces insectes ne sont actifs qu'en période nocturne où ils pourchassent principalement le Crustacé Amphipode *Talitrus saltator*.

Il est connu que beaucoup d'espèces de Coléoptères hypogés ou nocturnes des plages et des dunes sont très clairs. Par contre, les Coléoptères diurnes qui se montrent au soleil sont généralement noirs. Il semble que les Coléoptères diurnes vivant dans ce biotope retirent un avantage principal de leur livrée sombre qui favorise l'accumulation de la chaleur rayonnée. Quant aux Insectes hypogés ou qui s'abritent le jour sous les laisses, leur robe homochrome avec le sable leur donne un maximum de chances dans le cas où ils seraient mis à découvert par une action de fouissement ou de recherche de proie venant d'un prédateur diurne.

La pression de la prédation serait donc à l'origine de la couleur mimétique de *complanata*, bien que cet insecte soit absolument nocturne. L'attitude de la Nébrie des sables lorsqu'elle est dérangée confirme son adaptation mimétique : elle s'enfuit à une vitesse étonnante pour un Coléoptère aptère, puis s'immobilise soudain sur le sable, après une course de plusieurs mètres, où elle devient pratiquement indécélable pour un observateur humain qui n'aurait pas suivi sa course. *A fortiori*, pour un prédateur dont la hauteur de l'œil par rapport au substrat serait d'une dizaine de centimètres, une Nébrie placée à plusieurs mètres à l'issue d'une séquence de fuite réussie, sera confondue avec le sable clair et les particules de matières végétales qui le ponctuent de points sombres. Ce comportement uniforme pour tous les individus quand ils sont mis à découvert de jour et avec soudaineté est différent de la démarche exploratoire prudente que la Nébrie adopte quand elle chasse la nuit.

Cependant, cette approche classique du mimétisme, où le modèle du mime est l'environnement naturel statique, ne rend pas compte du schéma pigmentaire particulier de *complanata*. D'autre part, l'idée que *complanata* puisse appartenir à une chaîne mimétique ne peut non plus être retenue, car si *complanata* était un mime défensif inclus dans une chaîne commandée par un

Arthropode (mimétisme batésien), elle ne serait pas mimétique avec le substrat et se signale-rait au contraire d'une certaine façon. Nous ne connaissons d'ailleurs pas d'Arthropode protégé ou offensif ressemblant à *complanata* dans son biotope. Il faut donc chercher dans une autre direction l'explication du schéma pigmentaire de *complanata*.

Lorsque la Nébrie subit l'attaque d'un prédateur diurne, sa survie dépend de la rapidité de sa fuite. Mais cette fuite s'opère dans le contexte de la mise à jour simultanée d'un groupe de Nébries. Une compétition intra-spécifique se déroule alors au sein du groupe de Nébries et les individus qui ne s'éloignent pas avec efficacité seront des victimes préférentielles. Ainsi s'expliquerait la vitesse de course exceptionnelle de cet insecte qui doit opérer sur un terrain relativement plan et dégagé.

Quand une Nébrie fuit devant un prédateur, celui-ci sera attiré par la tache noire du dessin des élytres, et il frappera dans la partie postérieure du corps pour les individus qui sont colorés à cet endroit. Si la tache qui fixe l'attention du prédateur et oriente son attaque est située sur la partie postérieure des élytres, alors la Nébrie aura des chances de préserver son abdomen pour autant que le bord incliné et dur des élytres aura absorbé ou dévié le coup. C'est donc le mode particulier de prédation par les Vertébrés (Oiseaux) explorateurs des laisses qui explique pourquoi le dessin pigmentaire se concentre sur la partie postérieure du corps et n'envahit jamais le thorax et la tête. Quant aux variations pigmentaires qui se constatent de part et d'autre de l'estuaire de la Gironde, elles sont à mettre en relation avec les variations chromatiques du substrat (couleur du sable et importance des laisses).

Le dessin pigmentaire des Nébries est donc l'expression d'une double stratégie de défense. D'une part, *complanata* tend à être homochrome avec le substrat (cryptisme). Si cette nécessité devait opérer seule, la disposition des taches pourrait affecter toutes les parties du corps et montrer une répartition aléatoire. D'autre part, la Nébrie met en œuvre une stratégie de détournement de l'attention du prédateur : elle suggère que la proie n'est pas à la place où elle est en réalité. Il s'agit là d'un cas d'homotypie abstraite. Le dessin présenté par *complanata* n'imité aucun objet concret en particulier, mais évoque abstraitement une proie en mouvement. Ce leurre influence l'attaque du prédateur qui sera trompé et ne frappera pas une partie vitale pour l'Insecte (tête ou thorax). Cette stratégie de détournement est assez efficace pour apporter un avantage en préservant une partie des individus attaqués et orienter en conséquence l'évolution du faciès de *complanata*. Cette stratégie rappelle les leurres qui ornent une partie «amputable» de certains Arthropodes, telles les «taches anales» et les «fausses têtes» que montrent de nombreux papillons. Il faut remarquer que cette stratégie ne semble opérer qu'avec des insectes relativement grands : les Coléoptères de petite taille et les micro-Lépidoptères ne sont jamais cités en relation avec cette stratégie mimétique dans les articles consacrés à ces problèmes (*complanata* mesure 17 à 25 mm de long).

En conclusion, chaque stratégie mimétique de *complanata* implique un faciès particulier : taches aléatoires sur tout le corps ou une seule grosse tache placée obligatoirement sur la partie postérieure du corps. Le dessin actuel de *complanata* est un compromis entre deux nécessités. Ce compromis rend compte du polymorphisme pigmentaire de *complanata*, avec dominance de formes synthétiques dépendant de la nature du substrat.

Remerciements

Nos remerciements vont tout particulièrement à Madame G. RICOU, présidente de l'Office pour l'Information Eco-Entomologique (OPIE) et Directrice du Laboratoire des Eco-systèmes Prairiaux (INRA, Rouen), qui nous a reçus avec gentillesse et nous a permis d'accéder à la documentation souhaitée.

Bibliographie

BAUDRIMONT A., 1923. — Sur la *Nebria complanata* L. et ses variations pigmentaires sur la côte de la Gironde et des Landes. P.V. Soc. Linn. Bordeaux, 75, p. 110-127.

BIGOT E., 1983. — Peuplements des invertébrés de milieux extrêmes : plages et dunes vives. Cah. Liaison OPIE, 17 (1-4), n° 48 à 51, p. 31-38.

CAUSSANEL Cl., 1970. — Contribution à l'étude du peuplement d'une plage et d'une dune landaise. Vie et Milieu, Série C, 21 (1), p. 59-104.

ESTEVE G., 1980. — Les zoocénoses d'Arthropodes des sables mobiles littoraux. Bull. Soc. Bot. Centre Ouest, Nouv. série, n° spécial.

JEANNEL R., 1941. — Faune de France : Col. Carabiques. Paris, Librairie de la Faculté des Sciences, p. 185.

PIC M., 1925. — Notes diverses, description et diagnoses. L'Echange, n° 422, p. 13.

SOUVERBIE, 1855. — Coup d'œil sur les Col. des environs de la Teste (Gironde) Act. Soc. Linn. Bordeaux, 20, p. 108-110