

L'ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ *ATHANAS NITESCENS* LEACH (CRUSTACÉ DÉCAPODE)

par

Colette Chassard

Faculté des Sciences de Paris

Résumé

La livrée chromatique d'*Athanas nitescens* est constituée principalement par des petits chromatophores renfermant un pigment rouge qui se concentre sur fond blanc et s'étale sur fond noir. Cependant, cette capacité peut montrer des variations selon le stade du cycle d'intermue et selon le sexe de l'animal. Chez les mâles, la dispersion du pigment n'est jamais totale même après une adaptation de longue durée (vingt-quatre jours) à un fond noir. Les femelles ne montrent pas une concentration complète de leurs pigments par adaptation de courte durée à un fond blanc ; une adaptation de longue durée est la condition nécessaire.

Les capacités d'adaptation chromatique sont bien connues chez les Crustacés et ce sont surtout les Décapodes qui présentent les changements de couleur les plus remarquables par leur amplitude et leur complexité.

Il convient de distinguer deux phénomènes dont l'expression est le résultat même de modifications rendues possibles par la durée d'adaptation. Dans le premier cas, l'adaptation chromatique physiologique se traduit par des changements de couleurs rapides dûs à l'étalement ou à la concentration du pigment à l'intérieur du chromatophore. Dans le second cas, l'adaptation chromatique morphologique entraîne des modifications rendues possibles par un séjour de longue durée de l'animal sur un fond coloré ; ces modifications portent à la fois sur la quantité de pigment élaboré ou détruit à l'intérieur de la cellule pigmentaire et sur la topographie des chromatophores qui est susceptible de variation comme nous l'avons déjà vu chez *Hippolyte varians* et comme nous le montrerons chez d'autres espèces.

Les mécanismes qui permettent aux Crustacés de s'adapter aux fonds sont bien connus depuis les travaux de B. Hanström qui découvrit la première glande endocrine chez les Crustacés : la glande du sinus, située dans les pédoncules oculaires, est une source d'hormone chromactive ; plus tard, F. Knowles démontrait l'action d'extraits du

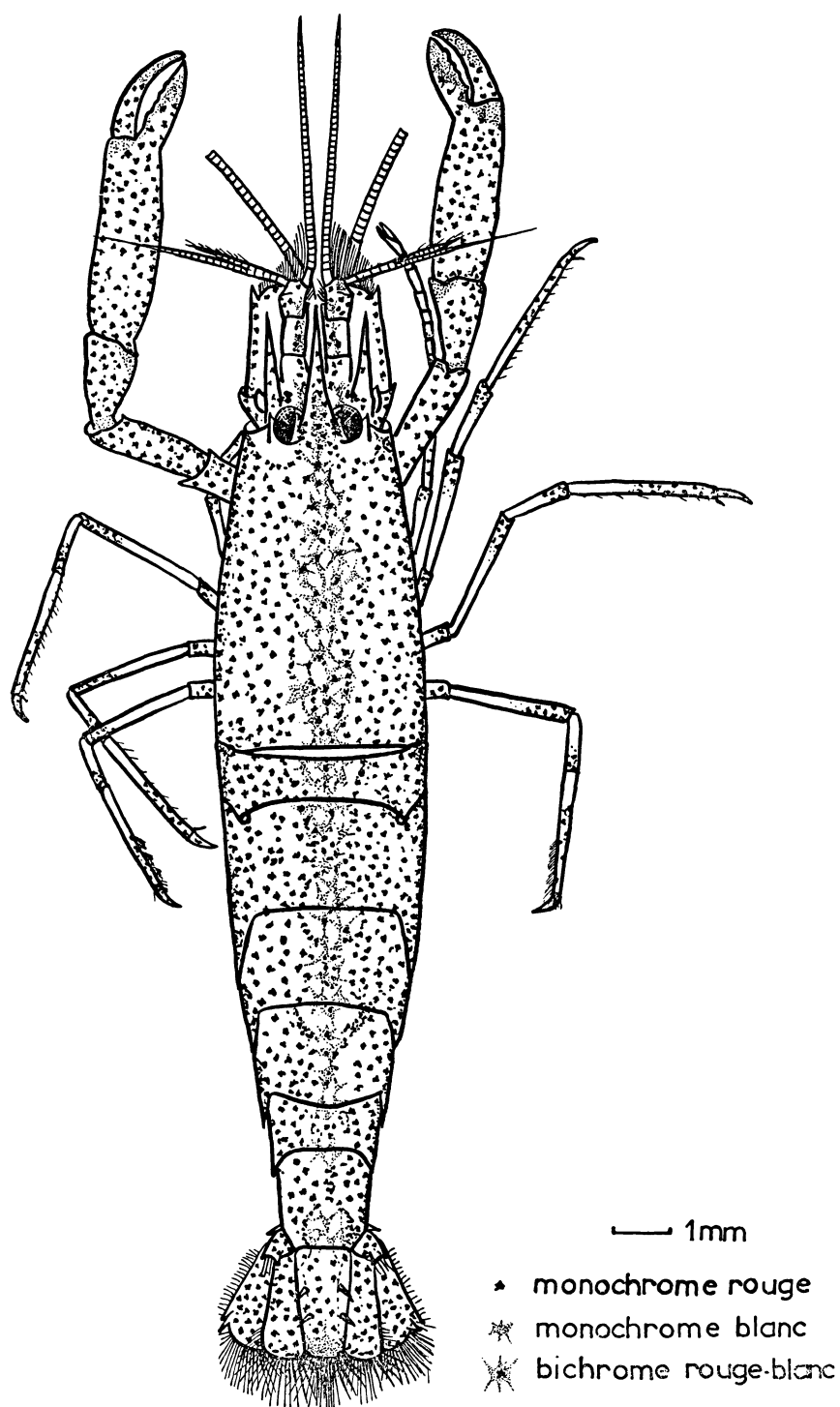


FIG. 1. — Livrée chromatique d'*Athanas nitescens* ♀ ovigère ; étalement du pigment correspondant à l'adaptation à un fond blanc.

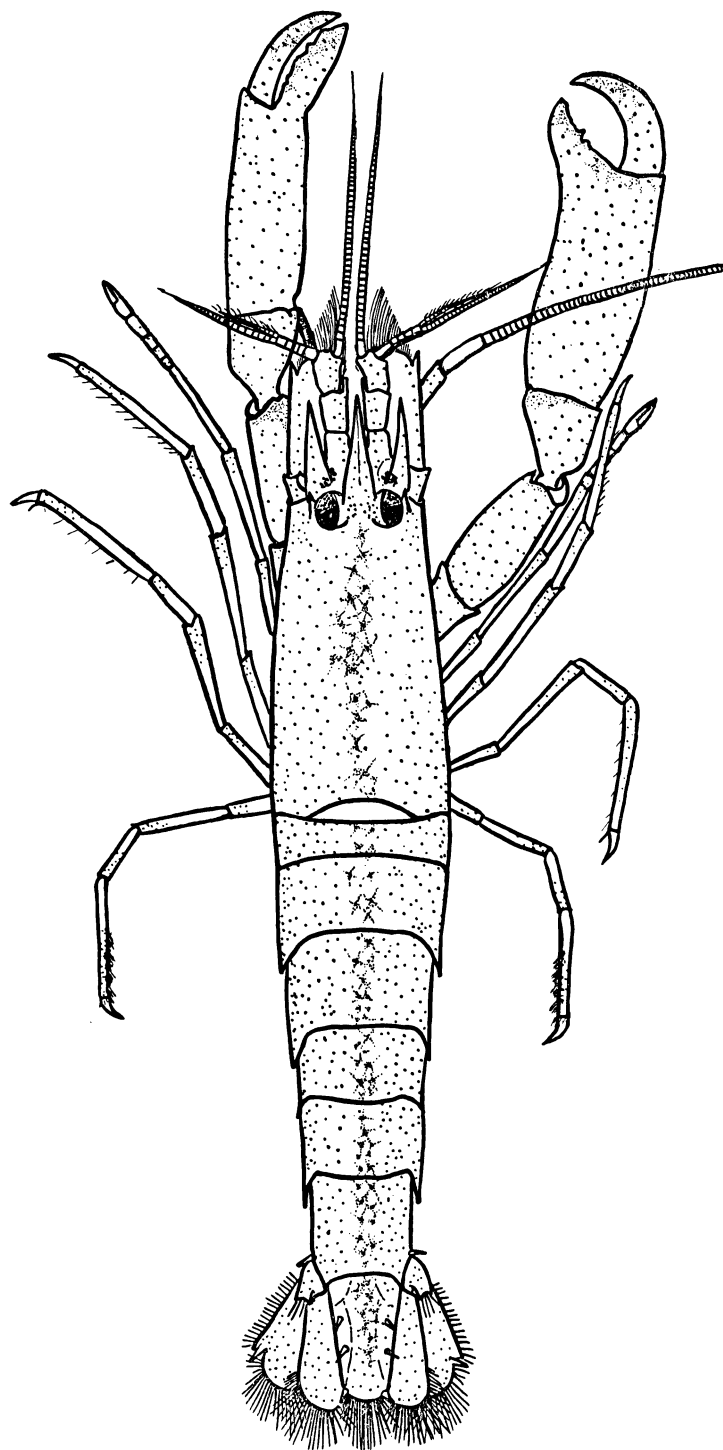


FIG. 2. — Livrée chromatique d'*Athanas nitescens* ♂ ; étalement du pigment correspondant à l'adaptation à un fond blanc.

système nerveux central. Cependant, bien que l'accomplissement de la fonction chromatique soit actuellement bien connu, il semble que certains facteurs physiologiques inhérents à l'animal soient capables de modifier ces réponses adaptatives.

Nous avons déjà vu chez *Leander squilla* que les possibilités d'adaptation chromatique sont différentes selon le stade du cycle d'intermue de l'animal. Ces premiers résultats ont été confirmés par des expériences faites sur *Athanas nitescens* comme nous allons le montrer ici et sur *Leander serratus*. De plus, il importe de considérer séparément mâles et femelles ; les résultats obtenus chez *Athanas nitescens* le montreront nettement. Enfin, d'autres facteurs encore sont à envisager et les conclusions de cette étude seront données prochainement.

Le Crustacé Décapode ayant servi de base à la présente étude, *Athanas nitescens* Leach, appartient à la famille des Alpheidés. La taille des animaux adultes varie entre 12 et 20 mm. Cette espèce très commune sur les côtes de la Manche a été étudiée à la Station Biologique de Roscoff. Les expériences ont été faites sur des mâles, sur des femelles non ovigères récoltées au printemps et sur des femelles qui, récoltées en été, sont toutes ovigères à cette saison.

Pour chacun des douze stades du cycle d'intermue définis par P. Drach, un minimum de dix animaux a été utilisé et, mâles, femelles, et femelles ovigères considérés séparément. Les expériences se rapportent donc à un nombre d'individus supérieur à trois cent soixante, observés isolément dans leur évolution adaptative.

Nous décrirons d'abord la livrée chromatique des animaux des deux sexes. Nous exposerons ensuite les résultats des expériences d'adaptation chromatique physiologique :

- 1° après un séjour de courte durée (quelques heures) sur fonds blanc et noir ;
- 2° après un séjour de longue durée (vingt-quatre jours) sur ces mêmes fonds.

Nous n'envisagerons pas ici les modifications attribuables à une adaptation chromatique morphologique.

I. DESCRIPTION DE LA LIVRÉE CHROMATIQUE. (fig. 1 et 2).

Il existe, chez *Athanas nitescens*, deux pigments : un blanc et un rouge qui peuvent se présenter soit isolément soit associés, ce qui permet de distinguer trois catégories de chromatophores :

- les monochromes rouges,
- les monochromes blancs,
- les bichromes rouge-blanc.

La répartition de ces groupes permet de définir la topographie chromatique caractéristique de l'espèce. Les monochromes rouges couvrent uniformément l'ensemble du corps et des appendices. Les monochromes blancs sont surtout abondants chez les ♀ ovigères et

se présentent en bandes assez larges sur les pleurites ; on les trouve aussi en assez grand nombre sur la première paire d'appendices locomoteurs, sur les uropodes et sur le telson ; enfin, quelques rares petits monochromes blancs sont répartis sans ordre sur l'ensemble du corps. Les bichromes rouge-blanc sont de plus grande taille que les deux catégories précédentes ; ils sont disposés en une ligne médio-dorsale allant de la pointe du rostre à la partie postérieure du telson.

II. ADAPTATION CHROMATIQUE PHYSIOLOGIQUE.

L'échelle d'étalement des chromatophores utilisée pour noter le degré d'expansion du pigment à l'intérieur du chromatophore est celle définie par J.-B. Panouse : à l'indice 0, le pigment est concentré au maximum et se présente sous forme d'une tache ponctiforme tandis qu'à l'indice 5, il est étalé au maximum, remplissant tous les prolongements ramifiés de la cellule pigmentaire.

Les observations sont poursuivies pendant deux heures et les relevés, faits de dix minutes en dix minutes, permettent de tracer les courbes d'adaptation. Cette durée est très suffisante car l'adaptation est rapide et est généralement réalisée en une heure.

Les expériences ont été faites à tous les stades du cycle d'intermue ; cependant, pour ne pas surcharger ce travail de trop nombreux graphiques qui nuiraient à la clarté de l'ensemble, nous n'exposerons ici que les résultats se rapportant aux trois stades suivants :

- D_2'' : dernier stade avant la mue,
- A_1 : premier stade après la mue,
- D_0' : stade se situant à peu près au milieu du cycle d'intermue et qui correspond à l'une des périodes pendant lesquelles le pigment est le plus capable de concentration.

A ces trois stades, les courbes d'adaptation sont caractéristiques ; elles permettent une comparaison précise de la vitesse et de la capacité de migration des pigments qui traduisent le comportement chromatique respectif des ♂, ♀ et ♀ ovigères. Dans les expériences de longue durée, les résultats seront donnés pour le stade C, car il correspondait à l'état du plus grand nombre d'animaux ; il précède immédiatement le stade D_0' .

Pour chaque animal, les observations portent sur les deux pigments rouge et blanc qui, considérés séparément, doivent être distingués ainsi : le *pigment rouge* des chromatophores *monochromes* qui couvrent tout le corps ; le *pigment rouge* des chromatophores *bichromes* rouge-blanc de la ligne médio-dorsale ; le *pigment blanc* de ces mêmes chromatophores *bichromes*. Le pigment rouge s'étale par adaptation au fond noir et se concentre par adaptation au fond blanc. Le pigment blanc présente la migration inverse.

Cette étude apporte la confirmation de faits déjà connus chez d'autres espèces et la nouveauté de résultats attribuables à des facteurs auxquels il n'avait jamais été accordé de rôle dans l'adaptation chromatique.

1. Adaptation chromatique après séjour de courte durée (quelques heures) sur fond coloré.

a) *Rôle du cycle d'intermue.*

L'étude du graphique 1 de la figure 3 schématisant la concentration du pigment rouge des chromatophores monochromes d'*Athanas nitescens* ♂ lors du passage d'un fond noir à un fond blanc (point O de l'axe des temps) montre une très nette différence de capacité d'adaptation en rapport avec le stade du cycle d'intermue. Le tableau ci-dessous résume les moyennes d'indices d'adaptation :

Stades	Fond noir (étalement maximum)	Fond blanc (concentration maxima)
D ₂ ''	3	1
A ₁	2,3	0,3
D ₀ '	2,1	0

Ce tableau nous montre qu'immédiatement avant la mue, l'animal est capable d'adaptation au fond noir mais pas au fond blanc ; juste après la mue, l'adaptation est moins bonne au fond noir, meilleure au fond blanc, mais cette dernière n'atteint sa perfection qu'au stade D₀' où le pigment se concentre jusqu'à l'indice 0.

L'étude des graphiques 3 et 5 de cette même figure met en évidence des résultats comparables et montre que la meilleure adaptation au fond noir est toujours réalisée en D₂'' (étalement maximum) et la meilleure adaptation au fond blanc toujours en D₀' (concentration maxima).

b) *Différence de comportement liée au sexe.*

Une comparaison des graphiques 1, 3 et 5 de la figure 3 met en évidence une capacité différente d'adaptation chez les ♂ et chez les ♀ ; de plus, les ♀ ovigères montrent un comportement qui est comme l'exagération du phénomène observé chez les ♀ non ovigères. Dans l'ordre de capacité décroissante de concentration de leurs pigments, on peut faire le classement : ♂, ♀, puis ♀ ovigères, d'après le tableau suivant :

Sexe	Fond noir (étalement maximum)	Stade d'intermue	Fond blanc (concentration maxima)	Stade d'intermue
♂	3	D ₂ ''	0	D ₀ '
♀	4	D ₂ ''	1	D ₀ '
♀ ov.	4,3	D ₂ ''	0,4	D ₀ '

Ainsi le pigment ne peut se concentrer totalement que chez les ♂ (indice 0 au stade D₀') ; cet état n'est pas réalisé chez les ♀ ;

il l'est d'autant moins chez les ♀ ovigères qui, corrélativement sont capables d'accomplir une dispersion maxima du pigment (indice 4,3 au stade D_2'').

adaptation à fond blanc

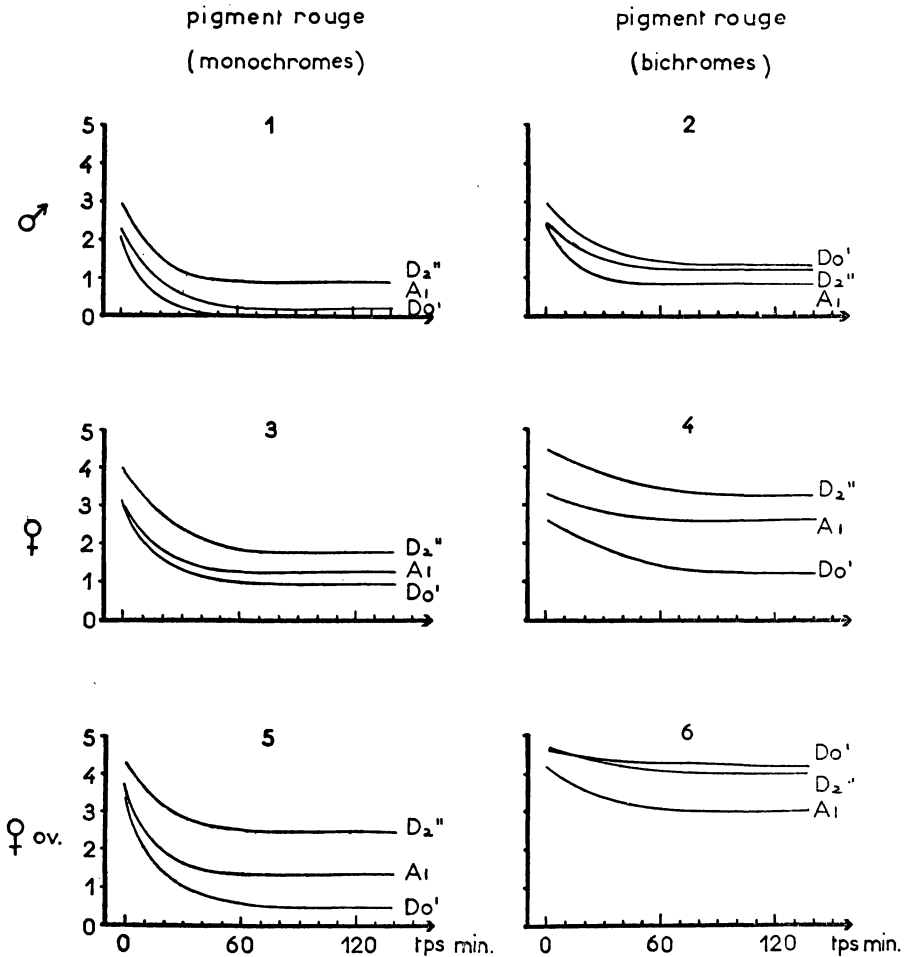


FIG. 3. — Courbes d'adaptation chromatique d'*Athanas nitescens* après séjour de deux heures sur fond noir.

En ordonnée, échelle d'étalement des chromatophores.

c) Comportement comparé des différents pigments.

Pigment rouge.

Un même pigment peut se comporter différemment selon qu'il est associé ou non à un autre dans un même chromatophore. Nous venons d'étudier le pigment rouge des chromatophores monochromes et nous allons constater que ce même pigment rouge associé au pig-

ment blanc dans les chromatophores bichromes de la ligne médio-dorsale présente une courbe d'adaptation différente par :

- une vitesse de concentration beaucoup plus lente ;
- une adaptation au fond blanc très imparfaite ; elle peut être pratiquement nulle chez les ♀ ovigères (graphique 6 de la figure 3, stade D₀').

L'indice atteint par le pigment rouge des bichromes est toujours supérieur à l'indice atteint dans les mêmes conditions par le pigment rouge des monochromes.

L'importance du stade du cycle d'intermue est évidente dans tous les cas ; cependant, seules les ♀ présentent des résultats exactement assimilables à ceux obtenus pour le pigment rouge des monochromes (graphiques 3 et 4 de la figure 3).

Pigment blanc.

Après un séjour de deux heures sur fond noir, ce pigment ne présente aucun signe de concentration ; chez les ♀, il demeure en expansion à un indice voisin du maximum (indice 5) et chez les ♂, ce pigment se présente légèrement plus concentré ; la courbe d'adaptation au fond blanc est représentée par une ligne presque horizontale. Cependant, dans le cas de ce pigment blanc, les résultats obtenus n'apportent aucune évidence du rôle éventuel du stade d'intermue.

2. Adaptation chromatique après séjour de longue durée (24 jours) sur fond coloré.

Des *Athanas nitescens* ♂ et ♀ ovigères ont été maintenus en élevage sur fonds noir et blanc pendant vingt-quatre jours, subissant normalement l'alternance du jour et de la nuit. On a étudié ensuite leur nouvelle capacité d'adaptation chromatique en les faisant passer sur fond noir s'ils étaient restés sur fond blanc et inversement ; les résultats sont comparés à ceux obtenus après séjour de courte durée sur ces mêmes fonds.

Le rôle du cycle d'intermue est aussi net dans cette série d'expériences et les résultats concordent avec les précédents. Le comportement est toujours distinct chez les ♂ et chez les ♀.

Mâles.

Nous avons vu que chez les ♂, un séjour de quelques heures sur fond noir ne se traduit jamais par l'étalement maximum du pigment rouge. On pourrait penser qu'un temps plus long (vingt-quatre jours) permettrait un étalement lent mais progressif du pigment qui aboutirait à son expansion totale dans les chromorhizes ; or, même dans ce cas, il ne dépasse jamais l'indice 3 (graphique 1 de la figure 4 : point O de l'axe des temps). Il semble qu'il existe chez les mâles une impossibilité d'étalement du pigment rouge.

Après une longue période sur fond noir, le pigment blanc montre une concentration faible (indice 3,5), mais le passage sur fond blanc s'accompagne d'un étalement rapide (en 35 minutes) : cette vitesse n'est jamais constatée dans les expériences de courte durée.

Les δ restés longtemps sur fond blanc montrent ensuite une capacité pratiquement nulle d'adaptation au fond noir (graphique 2 de la figure 4).

Femelles ovigères.

Les φ ovigères n'avaient pas montré, dans les expériences de courte durée, une capacité de concentration totale du pigment. Elles prouvent ici une possibilité nouvelle de concentration totale (graphique 4 de la figure 4 : point O de l'axe des temps). Comme chez les δ ,

pigment rouge (monochromes)

stade C

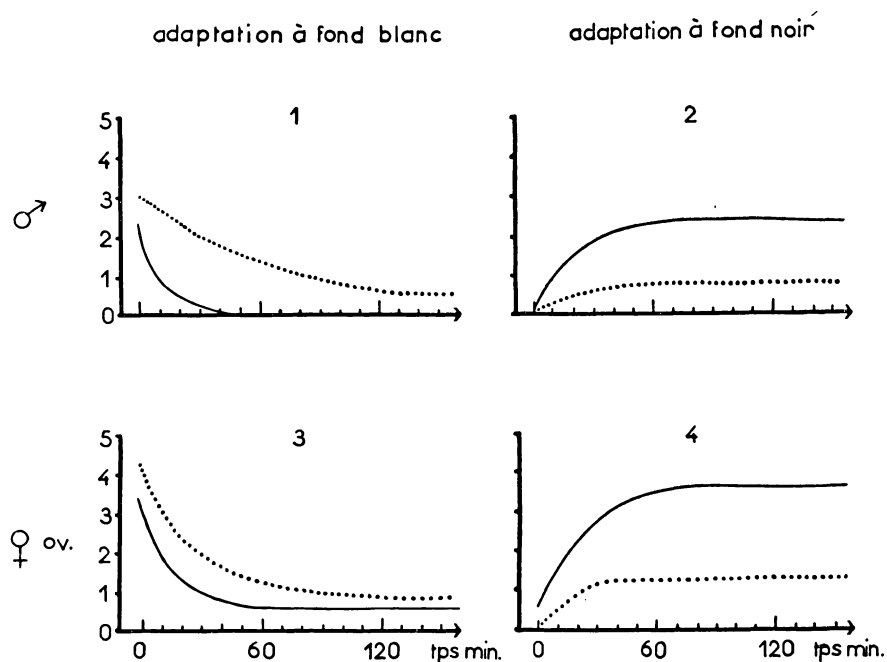


FIG. 4. — Comparaison des courbes d'adaptation obtenues chez *Athanas nitescens* après séjour de deux heures (traits continus) et après séjour de vingt-quatre jours (traits discontinus) sur fonds blanc et noir.

En ordonnée, échelle d'étalement des chromatophores.

un séjour de longue durée sur fond blanc inhibe toute possibilité d'étalement du pigment rouge par passage sur fond noir.

Un séjour de longue durée sur fond noir provoque la concentration du pigment blanc jusqu'à l'indice 2,5, mais le passage sur fond blanc provoque, comme chez les δ , une expansion rapide.

Les φ ovigères restées trois semaines sur fond blanc n'offrent qu'une faible expansion de leur pigment rouge par passage sur fond noir.

L'époque à laquelle a été faite cette série d'expériences (juillet-août) n'a pas permis d'étudier les φ non ovigères.

III. CONCLUSIONS

Il est intéressant de comparer certains de ces résultats avec des faits analogues déjà constatés chez d'autres Crustacés Décapodes. Les variations d'amplitude de l'adaptation chromatique attribuables au cycle d'intermue ne sont qu'une confirmation de faits déjà connus chez *Leander squilla* et *Leander serratus*, espèces chez lesquelles les stades précédant et suivant immédiatement la mue sont aussi des périodes d'incapacité relative de concentration de leurs pigments.

Les résultats relatifs à un comportement chromatique différent chez les ♂ et chez les ♀ sont tout à fait nouveaux. Il semble ainsi qu'il existerait chez les ♂ — et chez les ♂ seulement — un facteur inhibiteur de l'expansion du pigment rouge. Les ♀ montrent une certaine incapacité à concentrer leur pigment, mais cette incapacité s'estompe par adaptation de longue durée à un fond blanc qui autorise cette possibilité ; il s'agirait ainsi d'une réaction rendue possible par le temps.

C'est aussi le temps — dans le cas présent une vingtaine de jours — qui est responsable du changement de l'allure des courbes par passage sur fond opposé : la vitesse de migration du pigment rouge diminue et celle du pigment blanc augmente. Des résultats comparables avaient été obtenus par M. Fingerman et T. Aoto sur l'écrevisse *Orconectes clypeatus*.

La différence de comportement d'un même pigment associé à d'autres, ou d'emplacement topographique différent, est bien connue chez *Leander serratus* où chromatophores bichromes rouge-jaune des raies et chromophores rouge-jaune de fond montrent des adaptations différentes. Ils sont d'ailleurs, ainsi que le pigment blanc, sous contrôle endocrinien distinct. Le pigment blanc d'*Athanas nitescens* ne semble pas montrer de différence de comportement en rapport avec le cycle d'intermue.

Il convient, en conclusion, de constater l'importance respective des différents facteurs physiologiques capables d'exercer une influence telle qu'ils transforment le comportement de l'animal ; ils agissent chacun dans un sens nettement déterminé mais concourent à la réalisation complexe du seul phénomène de l'adaptation chromatique.

Abstract

The colour-pattern of *Athanas nitescens* consists chiefly of small chromatophores containing red pigment which is able to concentrate on a white background and to disperse on a black one. Nevertheless this ability may be different according to the intermoult cycle stage and to the sex of the animal. Males never assume a total dispersion of their pigments even after a long term (24 days) black background adaptation. As for females they do not show a complete concentration of their pigments after some hours on a white background; a much longer time is always required.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CHASSARD, C., 1957. — Modifications de la répartition topographique des chromatophores au cours de l'adaptation chromatique d'*Hippolyte varians* Leach. (Crust. Dec.). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 245, pp. 2406-2409.
- CHASSARD, C., 1958. — Adaptation chromatique et cycle d'intermue chez *Leander squilla* (Crust. Dec.). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 247, pp. 1039-1042.
- DRACH, P., 1944. — Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). *Bull. Biol. France et Belgique*, 78, pp. 40-62.
- FINGERMAN, M., AOTO, T., 1958. — Chromatophorotropins in the Crayfish *Orconectes clypeatus* and their relationship to longterm background adaptation. *Physiol. Zool. U.S.A.*, 31, n° 3, pp. 193-208.
- HANSTRÖM, B., 1933. — Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. *Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. Tiere*, 56, pp. 387-520.
- HANSTRÖM, B., 1934. — Über das X Organ, eine inkretorische Gehirndrüse der Crustaceen. *Psychiat. neurol. Bl. Amst.*, 38, pp. 405-419.
- KNOWLES, F.G.W., 1939. — The control of the white reflecting chromatophores in Crustacea. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 42, pp. 174-182.
- PANOUSE, J.B., 1946. — Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. Adaptation chromatique et croissance ovarienne chez *Leander serratus*. *Ann. Inst. Océan. Monaco*, 23, pp. 65-147.