

ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES CHROMATIQUES
DE *LYSMATA SETICAUDATA* RISSO
(CRUSTACÉ DÉCAPODE).
I) LIVRÉE CHROMATIQUE ET CYCLE NYCTHÉMÉRAL.

par

Colette Chassard-Bouchaud et Yvonne Couturier

Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer et Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Paris.

Résumé

La livrée chromatique de *Lysmata seticaudata*, décrite en détail, est caractérisée essentiellement par la présence d'un pigment rouge très abondant, disposé en bandes et se répartissant en deux types de chromatophores totalement différents : taille, densité, répartition et migrations pigmentaires les opposent en effet. Alors que le type I est étalé le jour et concentré la nuit, le type II montre, d'une façon synchrone, les phénomènes inverses. Cette opposition s'exprime lors du cycle nycthéral par une livrée chromatique à striation longitudinale en phase diurne et transversale en phase nocturne. L'existence d'un comportement distinct en fonction du stade d'intermue et du sexe, classiquement observée chez les *Natantia*, est confirmée chez *L. seticaudata*.

Avec *Lysmata seticaudata*, Crevette à hermaphroditisme protandrique, nous abordons l'analyse d'un des exemples les plus complexes de changements de couleur observés chez les Crustacés. Cette espèce présente en effet une physiologie chromatique originale dont nous nous proposons d'établir, au cours d'études successives, les caractères essentiels. C'est à sa biologie sexuelle, principalement, que sont consacrés plusieurs travaux parmi lesquels ceux de H. Charniaux-Cotton (1958, 1959, 1960) sont les plus significatifs. Rares sont les auteurs (P.F.R. Dohrn, 1950 ; P.F.R. Dohrn et L.B. Holthuis, 1950) qui donnent quelques détails sur la livrée chromatique. Un travail plus récent relate les variations quantitatives des pigments caroténoïdes assimilés à une astaxanthine estérifiée (J. Bertolotto, 1964).

Les phénomènes chromatiques de *L. seticaudata* étant inconnus, nous commencerons par décrire livrée et cycle nycthéral. Nous considérerons ensuite les relations éventuelles existant entre les changements de couleur et les facteurs intrinsèques tels que la mue et le sexe.

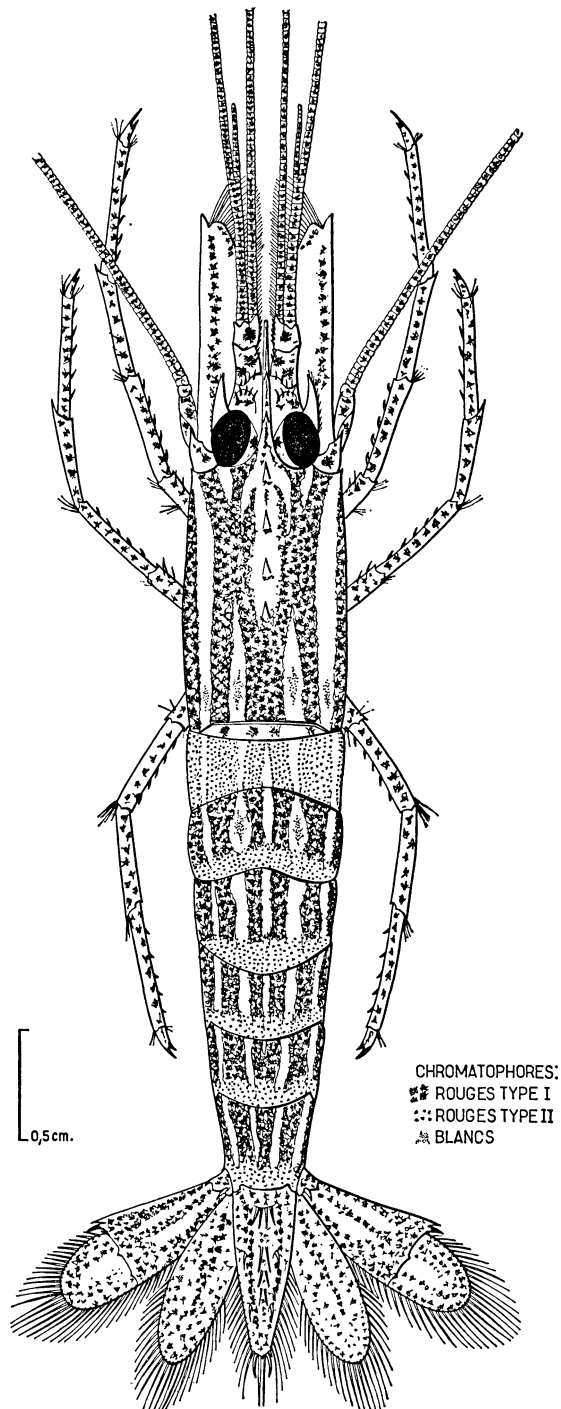


FIG. 1

Lysmata seticaudata phase femelle, vue dorsale.

Livrée chromatique diurne.

(Les chromatophores jaunes ne sont pas représentés.)

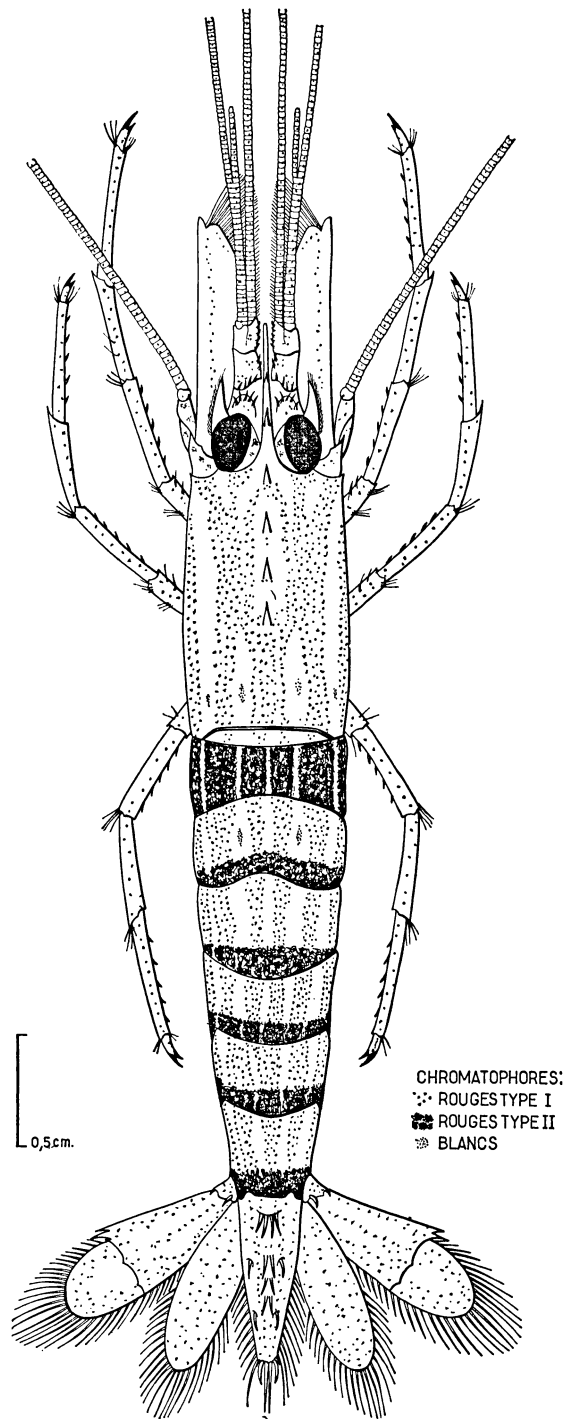


FIG. 2

Lysmata seticaudata phase femelle, vue dorsale.

Livrée chromatique nocturne.
 (Les chromatophores jaunes ne sont pas représentés.)

Matériel et méthodes.

Plus de 100 animaux en phase mâle ou en phase femelle ont été récoltés, puis élevés en eau de mer courante, au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer de septembre 1967 à janvier 1968. Les mouvements pigmentaires ont été mesurés d'après l'échelle (Fig. 4) établie en nous référant à celle de L.T. Hogben et D. Slome (1931) que nous avons simplement subdivisée en reconnaissant six indices au lieu de cinq ; l'indice 0 correspond à la concentration maximale, l'indice 5 à l'expansion maximale, 1, 2, 3 et 4 aux états intermédiaires.

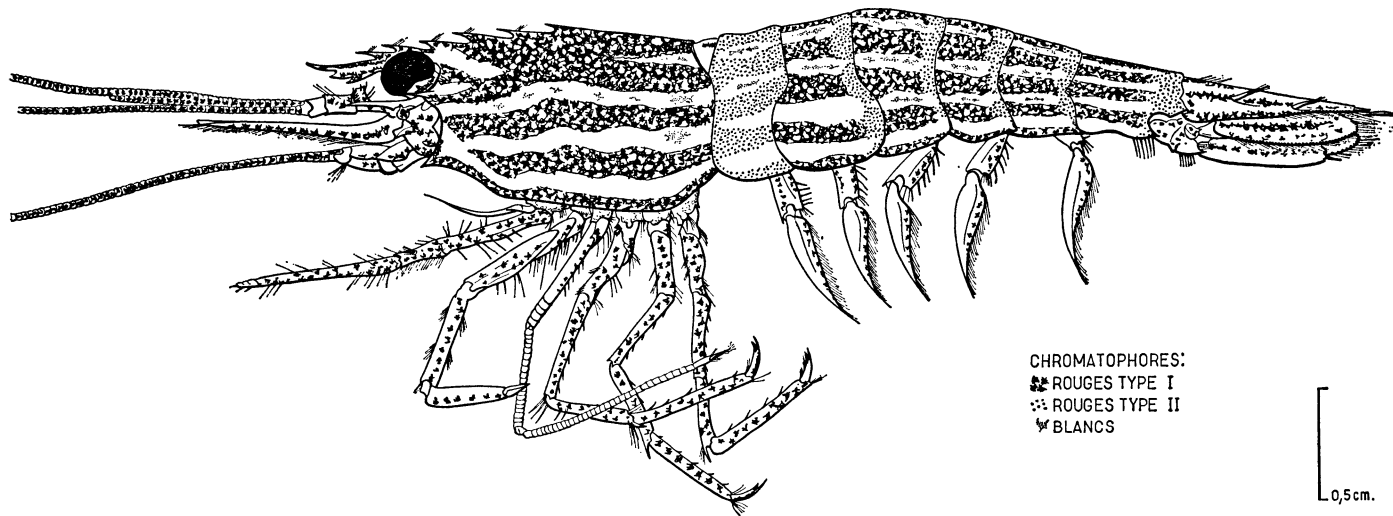
La définition des stades du cycle d'intermue a été donnée par P. Drach (1939) pour les Décapodes Brachyours, puis précisée par ce même auteur chez *Leander serratus* (1944). Le cycle est découpé en quatre périodes, A, B, C et D qui se subdivisent chacune en plusieurs étapes.

Livrée chromatique.

Elle est nettement dominée par le rouge, pigment abondant, auquel s'ajoutent, en quantité moindre, le blanc et le jaune, tous trois séparés dans des cellules monochromatiques. La livrée générale (Fig. 1 et 3) offre dorsalement et latéralement des bandes longitudinales colorées qui, alternant avec des espaces clairs, sont plus ou moins confluentes sur le céphalothorax et individualisées sur l'abdomen ; on observe, sur le céphalothorax, une bande médiane impaire et quatre bandes paires et, sur l'abdomen, cinq bandes paires avec fusion des deux bandes médianes au niveau des segments 5 et 6.

Les chromatophores rouges sont les éléments déterminants de la coloration ; ils se répartissent en deux types très distincts que nous avons décrits en détail (C. Chassard-Bouchaud et Y. Couturier, 1968) : dimensions, densité, répartition et comportement physiologique les opposent. Rappelons l'essentiel de leurs caractères morphologiques : pour le type I, diamètre allant de 15 μ (indice 0) à 150 μ (indice 5), densité de 30 au mm^2 ; pour le type II, diamètre allant de 10 μ (indice 0) à 90 μ (indice 5), densité de 65 au mm^2 . Le type I, le plus répandu, recouvre complètement appendices et céphalothorax d'une part, partiellement tergites et pleurites abdominaux des segments 2, 3, 4, 5 et 6 au niveau de leurs deux tiers antérieurs, d'autre part. Le type II, localisé sur l'abdomen, occupe le premier segment et le tiers postérieur des segments suivants : il peut, soit être limité au tergite, soit s'étendre latéralement sur les pleurites. Lors de la mue, on observe, souvent, sur l'exuvie rejetée, des zones légèrement teintées qui représentent précisément les régions cuticulaires sous lesquelles se trouvaient les cellules de type II.

Les chromatophores à pigment réfléchissant blanc, en nombre restreint, sont généralement de grande taille ; ils sont groupés ou alignés d'une façon régulière et constante dans les espaces translucides qui alternent avec les zones colorées. Les chromatophores jaunes sont toujours présents mais montrent des variations dans leur répartition à l'intérieur des bandes colorées et des régions claires.



LYSMATA SETICAUDATA

FIG. 3
Lysmata seticaudata phase femelle, vue latérale.
Livrée chromatique diurne.
(Les chromatophores jaunes ne sont pas représentés.)

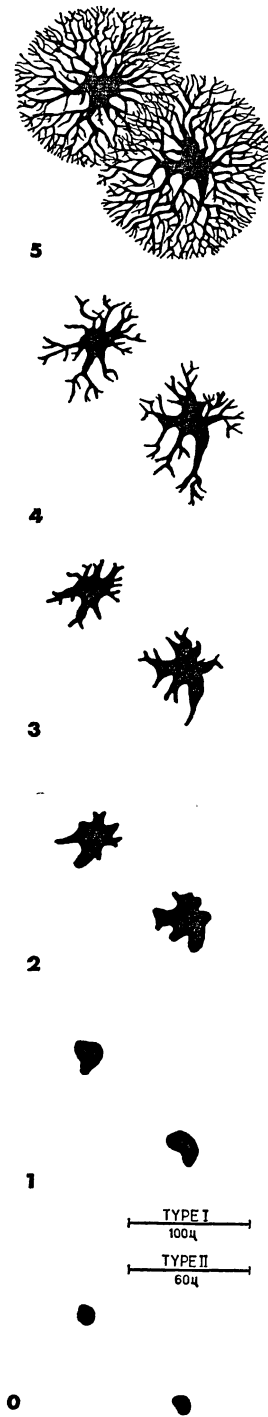


FIG. 4
Lysmata seticaudata.
 Echelle d'étalement
 des chromatophores
 rouges.

En quantité faible ou abondante, ils offrent une teinte s'étendant du jaune blanchâtre au jaune vif. Enfin, on note la présence facultative d'un pigment bleu, diffus et fluctuant qui peut être abondant sur le telson et les uropodes. Aucune différence fondamentale n'a été remarquée entre la pigmentation des mâles et celle des femelles (récoltées en dehors de la période de reproduction). Les variations, relevées d'un individu à l'autre, sont minimales et observables aussi bien chez les animaux de même sexe que chez les animaux de sexe différent. En raison des dates de notre étude, nous n'avons pas pu voir certains chromatophores blancs et jaunes apparaissant à la période de reproduction, signalés chez cette espèce par P.F.R. Dohrn (1950) et habituellement constatés chez d'autres *Natantia*.

Cycle nycthéral.

Le comportement individuel de 50 animaux (25 en phase mâle et 25 en phase femelle), soumis à l'alternance naturelle du jour et de la nuit, a été examiné toutes les heures, chaque jour et chaque nuit, pendant tout leur cycle d'intermue respectif, du 16 novembre au 21 décembre 1967. L'observation, réalisée toujours dans les mêmes conditions, était faite rapidement pour ne pas altérer, par un éclairage prolongé, le rythme des animaux. L'ensemble de nos relevés nous a permis de déceler l'existence chez *L. seticaudata* d'un cycle nycthéral se traduisant par deux livrées caractéristiques, l'une de la phase diurne, l'autre de la phase nocturne. Le changement, au cours d'un cycle de 24 heures (Fig. 5), s'effectue progressivement dans les deux heures qui précèdent le lever ou qui suivent le coucher du soleil (7 h à 9 h et 17 h à 19 h [1]). Il consiste en une migration exactement inverse et synchrone du pigment respectif des deux types de chromatophores rouges. Tandis que le type I s'étale le jour et se concentre la nuit, le type II réalise précisément les mouvements opposés. Ainsi, la livrée diurne (Fig. 1 et 3), due à l'expansion des cellules de type I, les plus abondantes, est caractérisée par des bandes longitudinales rouge vif au sein desquelles les cellules de type II,

(1) Il convient de retrancher une unité pour avoir l'heure solaire.

contractées, se remarquent à peine. Inversement, la livrée nocturne (Fig. 2) fait ressortir, sur un fond pâle constitué par les chromatophores de type I, concentrés et réduits à leur taille minimale, les chromatophores de type II qui, seuls étalés, dessinent six raies transversales particulièrement visibles. Les monochromes blancs et jaunes sont alors peu perceptibles. En résumé, cette espèce montre, en phase diurne, une pigmentation à striation longitudinale faisant place, en phase nocturne, à une striation transversale.

Ces mouvements rythmiques, tout en restant rigoureusement déterminés, sont soumis à l'influence de facteurs divers. Les différences de comportement, liées aux stades du cycle d'intermue, sont très nettes pour chaque type chromatique rouge (Fig. 5). L'étalement des pigments est maximal en D2'' et A1, stades précédant et suivant

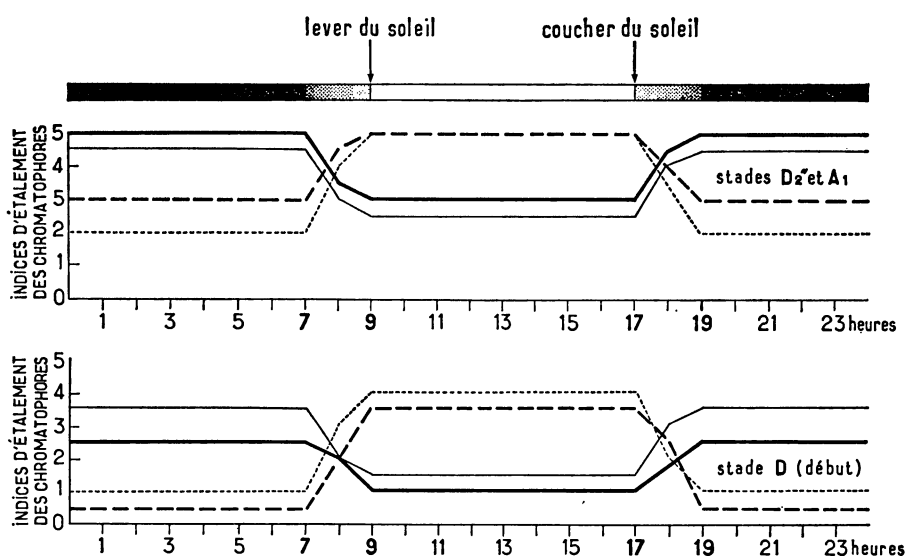


FIG. 5

Cycle nyctéméral de *Lysmata seticaudata* mettant en évidence les deux types de chromatophores rouges : type I (traits discontinus), type II (traits continus). Différence de comportement en fonction du stade d'intermue et de la phase sexuelle, mâle (traits fins) ou femelle (traits épais). (Moyennes calculées sur 25 mâles et 25 femelles.)

immédiatement la mue, mais il se trouve limité entre les indices 2 et 5. Par contre, à un moment éloigné de l'exuviation, en début de stade D, l'étalement des pigments oscille plus largement entre les indices 0,5 et 4, mais il n'atteint pas la valeur supérieure de l'échelle. Enfin, l'hermaphroditisme protandrique constitue une cause de variation supplémentaire : les résultats sont différents selon que les animaux observés se trouvent en phase mâle ou en phase femelle (Fig. 5). Au moment de la mue, l'amplitude des mouvements pigmentaires est plus faible chez les femelles (indices 3 à 5) que chez les mâles (indices 2 à 5) ; puis, en début de période D, les valeurs atteintes sont plus fortes chez les mâles (indice 4) que chez les femelles (indice 3,5).

Les variabilités observées à la fois en fonction des stades de mue

et de la phase sexuelle, ne sont pas particulières à *L. seticaudata* ; elles ne font que confirmer des états antérieurement établis chez d'autres Natantia (C. Chassard-Bouchaud, 1965).

L'originalité de ce représentant de la famille des Hippolytidae ne réside pas dans l'existence d'un cycle nyctéméral. De tels changements rythmiques de couleur, bien que n'ayant jamais été décrits pour cette espèce, sont cependant connus chez quelques Natantia (*Hippolyte varians*, par exemple) et, chez de nombreux Isopodes, Brachyours et Insectes. Il importe de souligner plutôt, dans le cas présent, les modalités de réalisation des livrées diurne et nocturne. Ces migrations combinées de deux types de chromatophores rouges, morphologiquement et physiologiquement distincts, fonctionnant d'une façon simultanée mais inverse, n'ont pas d'équivalent dans l'ensemble des phénomènes chromatiques. Elles affirment la singularité incontestable de *Lysmata seticaudata* que nous retrouverons lors de nos études ultérieures.

Summary

The colour-pattern of *Lysmata seticaudata* involves a large quantity of red pigment distributed in ribbons and divided into two very different chromatophore types: size, density, display and pigment movements give them opposite characters. When type I is expanded by day and concentrated by night, type II exhibits synchronously the reverse. These opposite characters are shown during the daily rhythm where the colour-pattern yields longitudinal stripes by day and transversal ones by night. A peculiar behaviour according to intermoult cycle stage and sex, well known in Natantia, is widely confirmed in *L. seticaudata*.

Zusammenfassung

Das Chromatophorensystem von *Lysmata seticaudata* ist vor allem gekennzeichnet durch ein reichhaltiges, rotes Pigment, das in Streifen angeordnet ist und auf zwei völlig verschiedenen Chromatophorentypen verteilt ist, die sich in Grösse, Dichte, Verteilungsmuster und Pigmentwanderung unterscheiden. Der Typus I ist am Tage ausgebreitet und in der Nacht konzentriert. Der Typus II zeigt synchron die umgekehrte Situation. Diese Opposition hat im Verlaufe des nyktemeralen Zyklus zur Folge dass das Farbmuster während der Tagesphase längsgestreift und während der Nacht quergestreift ist. Das Vorhandensein eines verschiedenen Verhaltens im Zusammenhang mit dem Häutungszyklus und dem Geschlecht, das normalerweise bei den Natantia beobachtet wird, findet man auch bei *L. seticaudata*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BERTOLOTTO, J., 1964. — Contribution à l'étude de la pigmentation chez quelques Invertébrés marins. *Dipl. Et. Sup. Marseille*.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1958. — La glande androgène de quelques Crustacés Décapodes et particulièrement de *Lysmata seticaudata*, espèce à hermaphroditisme protérandrique fonctionnel. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 246, pp. 2814-2817.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1959. — Masculinisation des femelles de la Crevette protérandrique *Lysmata seticaudata*, par greffe de glandes androgènes. Interprétation de l'hermaphroditisme chez les Décapodes, note préliminaire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 249, pp. 1580-1582.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1960. — Physiologie de l'inversion sexuelle chez la Crevette à hermaphroditisme protérandrique fonctionnel : *Lysmata seticaudata*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 250, pp. 4046-4048.