

APPROCHE EXPÉRIMENTALE DES STRATÉGIES DE PROTECTION DU CRABE *INACHUS PHALANGIUM* (FABRICIUS, 1775).

Experimental approach to the auto protection strategy of *Inachus phalangium* (Fabricius, 1775).

par Gérard BRETON, Angélique SYGUT et Robert OMS

RÉSUMÉ

Le crustacé Décapode *Inachus phalangium* vit habituellement à l'abri des tentacules du Cnidaire *Anemonia viridis* dans la région de Cerbère (Pyrénées-Orientales). Dans le port du Havre (Seine-Maritime), ce crabe a une vêtue de spongiaires. Dans les deux cas, s'il est mis en situation de stress par exemple lorsqu'on le lâche en pleine eau, il adopte une posture particulière interprétée ici comme une automimèse de l'exuvie. Trois séries d'essais réalisées en plongée subaquatique en scaphandre autonome en 1999, 2000 et 2001 dans la région de Cerbère ont permis d'étudier l'attitude des poissons prédateurs vis-à-vis de ces crabes pendant leur chute dans l'eau. Ils nous ont conduits à conclure que le contact de l'anémone de mer conférait au crabe un « parfum » qui s'atténuait ou disparaissait si le crabe était maintenu au moins 13 à 15 jours éloigné de l'anémone de mer, ce « parfum » rendant le crabe inappétissant pour les poissons prédateurs potentiels.

MOTS-CLÉS

Anémone de mer, automimèse, mimétisme, mimétisme chimique, plongée subaquatique, prédation.

ABSTRACT

The decapode crustacean *Inachus phalangium* generally lives sheltered within the tentacles of the cnidarian *Anemonia viridis*, in the region of Cerbère (Pyrénées-Orientales).

In the port of Le Havre (Seine-Maritime), this crab is covered with a clothing of sponge. In both regions, if we cause stress to this crab, such as, for example, when dropping it into water, it adopts a specific posture which we interpret as an automimicry of exuvia. Three series of tests carried out under water by means of scuba diving in 1999, 2000 and 2001 in the region of Cerbère have allowed studying the attitude of predatory fishes towards these crabs during their descent in the water. They have led us to the conclusion that the contact of the sea anemone was giving the crab some « fragrance » which was dying down or vanishing when the crab was kept away, from the sea anemone, for at least 13 to 15 days, this « fragrance » making the crab unappetizing to potential predatory fishes.

KEY-WORDS

Automimicry, chemical mimicry, mimicry, predation, scuba diving, sea anemone.

Référence bibliographique de cet article :

BRETON (G.), SYGUT (A.) & OMS (R.) (2004). - Approche expérimentale des stratégies de protection du crabe *Inachus phalangium* (Fabricius, 1775). *Bull. Soc. géol. Normandie Amis Mus. Havre*, 90, 2, 2003 (2004), p. 61-69.

Adresses des auteurs :

- Gérard BRETON, Muséum d'histoire naturelle, place du Vieux-Marché, 76600 LE HAVRE.
mel: Gerard.Breton@ville-lehavre.fr
- Angélique SYGUT, 7 impasse de Jupiter, 52100 SAINT-DIZIER.
mel: angel_sygut@yahoo.fr
- Robert OMS, Plongée Cap Cerbère, 66290 CERBÈRE.
mel: roboms@freesurf.fr

Nous avons décrit l'attitude particulière que le petit crabe à longues pattes *Inachus phalangium* (Fabricius, 1775) adopte, dans le port du Havre (Seine-Maritime), lorsqu'il est inquieté (Breton, 2001): il replie sous son céphalothorax ses pinces et, au contraire étend ses pattes P2 à P5 (planche 1, photo 2). Ce faisant, il ressemble à son exuvie: cette attitude défensive peut être interprétée comme une automimèse. Un moyen simple, pour le plongeur, de déclencher cette attitude est de lâcher ce crabe en pleine eau: le crustacé adopte alors, mécaniquement, la posture d'automimèse.

Au contraire, *Macropodia rostrata* (Linné, 1761) espèce voisine, de morphologie générale très comparable, est

vivant dans les mêmes milieux, dans les mêmes conditions expérimentales, chute pattes fléchies. Arrivé sur le fond, *Macropodia rostrata* se déplace immédiatement, alors que *Inachus phalangium* conserve souvent sa position d'automimèse quelques secondes ou dizaines de secondes avant de marcher à la recherche d'un abri.

Dans le port du Havre, la vêtue de *M. rostrata* est souvent beaucoup plus discrète que celle de *I. phalangium*, presque constamment recouvert (céphalothorax, pattes) d'éponge *Halichondria bowerbanki* Burton, 1930 (planche 1, photo 1), plus rarement, *Haliclona cinerea* (Grant, 1874), ou exceptionnellement *Mycale contarenii* (Martens, 1824). Si *Inachus phalangium* peut être ainsi « libre », il peut

aussi trouver refuge au contact de l'actiniaire *Anemonia viridis* (Forskål), entre les tentacules ou dans la fissure habitée par l'anémone, au contact de la colonne. Cette association (Thomson, 1925) avec une anémone est occasionnelle en Atlantique et en Manche (P. Le Granché, comm. pers.); elle semble constante en Méditerranée (planche 1, photo 3). Ce type de comportement est d'ailleurs partagé par un certain nombre de crustacés et un poisson, hôtes constants ou occasionnels d'*Anemonia viridis*: *Gobius buchichii* Steindachner, 1870, *Pilumnus hirtellus* (Linné, 1761), *P. hirtellus* forma *spinifer* H. Milne-Edwards, 1834, *Periclimenes amethyus* (Risso, 1827), *P. sagittifer* (Norman, 1866), *Leptomysis mediterranea* G.-O. Sars (1), caprelles et pycnogonides [au sujet des associations avec les anémones de mer, voir par exemple Wirtz (1995)]. Le 20 juillet 2000, à Cerbère (Pyrénées-Orientales), au lieu dit Les Chambres, entre 4 et 7 m de profondeur, nous avons fait l'inventaire des taxons associés à 25 *Anemonia viridis*. *Inachus phalangium* était présent dans 40 % des anémones explorées, *Gobius buchichii* dans 32 % (dont deux individus : 4 %); *Leptomysis mediterranea* dans 52 %, aucun commensal dans 12 % des cas.

Wirtz et Diesel (1983) et Diesel (1986b) affirment que, séparés de leur anémone les crabes sont mangés par diverses espèces de poissons en Méditerranée: *Serranus cabrilla* (Linné, 1758), *Coris julis* (Linné, 1758), *Symphodus mediterraneus* (Linné, 1758) et *Diplodus annularis* (Linné, 1758).

Nous avons donc cherché à mieux comprendre la nature de la protection que la « fréquentation » de *A. viridis* confère à *I. phalangium*.

1MATÉRIEL ET MÉTHODES (tableaux 1 et 2)

Une première série d'observations a été conduite entre le 22 et le 26 juillet 1999 en plongée subaquatique en scaphandre autonome, dans le cadre des stages de biologie du Club de Plongée Cap Cerbère, à Terrimbou et aux Trois Moines (Cerbère et Banyuls, Pyrénées-Orientales) sur des fonds proches de la côte, entre 6 et 10 m de profondeur.

Des *Inachus phalangium* ont été collectés dans des ané-

Crabes	Attitude lors de la chute	M	Mue
		C	Contracté
		Na	Nage
		NQ	N'importe Quoi
	Durée du séjour en aquarium	N	15 jours
A		1 mois	
Taille	P	Petit (8-10 mm)	
	G	Grand (11-21 mm)	
Poissons	Attitude face au crabe	S	Sent
		T	Touche
		Mo	Mord
		Ma	Mange

Tableau 1. Récapitulatif des abréviations utilisées dans cet article.

mones de mer puis lâchés en pleine eau environ 1,5 m à 3 mètres au-dessus du fond (planche 1, photo 5). Pour chaque « lancer », un plongeur a noté (voir tableau 1)

- l'attitude du crabe pendant la descente: M (pour mue) = P2 à P5 étendues en automimèse; C (pour contracté) P2 à P5 fléchies comme les *Macropodia rostrata*; Na (pour nage): P2 à P5 remuent de façon active et coordonnée ou NQ (pour n'importe quoi...) si l'attitude n'est ni M ni C ni Na. Les changements éventuels d'attitude en cours de chute sont notés, par exemple M → C.
- l'identification des poissons qui s'intéressent au crabe pendant la chute et leur attitude: S (pour « sent »): le poisson s'arrête à quelques millimètres du crabe (planche 1, photo 6), puis s'éloigne; T (pour « touche »): le poisson touche du bout du museau le crabe puis s'éloigne; Mo (pour « mord »): le poisson mord de façon non vulnérante le crabe puis s'éloigne. On note Ma si le crabe est mangé.

Chaque crabe numéroté 1, 2, 3... a été lancé plusieurs fois de suite, chaque « lancer » étant numéroté 1, 2, 3 : 5, 3 est le 3^e « lancer » du 5^e crabe. En fin d'expérience, le crabe a été replacé dans une anémone différente de son anémone d'origine, et son comportement a été noté.

Nous avons convenu de désigner par « approche » toute manifestation d'intérêt d'un poisson, quelle qu'elle soit (S, T, M ou mange), un poisson donné pouvant faire plusieurs approches (les mêmes: M, puis M, puis M; ou différentes: S, puis M, puis mange) pendant une seule chute.

En 1999, 57 « lancers » concernant une quinzaine de crabes ont été faits, 35 ont fait l'objet de l'enregistrement détaillé du protocole complet décrit ci-dessus. Les premiers résultats de cette série d'essais menés en 1999 ont été publiés (Breton, 2001). Il nous a semblé, dès 1999, intéressant de pouvoir comparer ces premiers résultats avec ceux que l'on obtiendrait en utilisant des crabes élevés en aquarium, sans anémone de mer, pendant quelques jours à quelques semaines.

Entre le 21 et le 25 juillet 2000, en quatre plongées sur trois sites différents, nous avons renouvelé nos observations avec des crabes ayant séjourné 5, 6, 9 ou 13 jours en aquarium (104 « lancers »). 2 à 7 crabes séjournent dans des bacs de 30 litres avec fond filtrant et aération, ils sont nourris (moule, patelle) tous les 2 à 4 jours. La série d'observations conduite en 2000 nous a laissés supposer qu'il pouvait y avoir un effet « taille de la proie » et qu'un crabe pouvait être approché, voire mordu, mais abandonné parce que trop gros pour son prédateur.

Nous avons donc enfin renouvelé le 24 juillet 2001 le protocole: 53 « lancers » de crabes « petits » (P: L céphalothorax: 8 à 10 mm) et grands (G: 11 à 21 mm); ayant séjourné 15 jours (N) ou 1 mois (A) en aquarium, les « lancers » de « petits » et de « grands » alternant plus ou moins régulièrement; par contre pour la durée de séjour en aquarium (N ou A), il n'a pas été possible pratiquement de croiser les essais. La séquence a été la suivante: PA, GA, PA, GA, GA, PN, GN, chaque crabe ayant été « lancé » une à cinq fois.

(1) Au contraire des autres hôtes cités, *Leptomysis mediterranea* vit à proximité des tentacules de l'anémone, sans contact avec ces tentacules.

Année	1999	2000					2001	Total général
	Date	21.07.2000	23.07.2000	24.07.2000	25.07.2000	Total 2000	24.07.2001	
Site, profondeur	Terrimbou -6 m	Terrimbou -6 m	Est de la piscine -6 m	Lauseil -6 à -10 m	Est de la piscine -5 à -7 m		Est de la piscine -6 à -7 m	
Nombre de crabes	15*	5	5	7	8	25	22	62
Nombre de "lancers"	57*	22	23	27	32	104	53	214

Tableau 2. Dates des « lancers », sites de plongée, nombre de crabes, nombre de « lancers ». Cerbère (Pyrénées-Orientales), 1999-2001.

(* : dont 9 crabes et 35 « lancers » avec enregistrement complet du protocole)

Les conséquences du séjour en aquarium

Les crabes fraîchement recueillis à Cerbère dans les anémones, ont une vêtue assez discrète composée principalement d'algues filamenteuses de très petite taille, en grande partie des algues rouges (planche 1, photo 3). Au cours du séjour en aquarium, ils perdent progressivement cette vêtue, mais qui peut, selon les individus, persister encore après un mois de séjour en aquarium. Par contre, certains crabes muent en aquarium : leur carapace est alors très « propre » (planche 1, photo 4). Sauf pour un individu, à la carapace encore molle au moment du « lancer » (2000, 13 jours en aquarium), nous n'avons pas cherché à distinguer les individus mués ou non, propres ou non.

changements d'attitude variés (tableau 3bis). La possibilité de nage, par un mouvement coordonné des P2-P5, qui n'était pas apparue en 1999, a été repérée dès 2000. Cette nage, active, a permis à un crabe en 2001 de gagner un mètre vers le haut ! Elle semble surtout pratiquée par des crabes de petite taille (le groupe « P » de 2001). Les changements d'attitude au cours de la chute ont concerné 1 « lancer » sur 8 environ, mais plusieurs changements d'attitude (jusqu'à 5) ont pu être enregistrés au cours d'un seul « lancer ». C'est l'attitude « M », que ce soit en attitude initiale ou sur les attitudes successives qui est très largement majoritaire, les autres attitudes « C », « NQ » et « Na » représentant chacune environ un dixième des cas.

2RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les résultats des trois campagnes (identifiées par leur millésime) sont synthétisés dans les tableaux 3 à 6.

2.1 Attitude du crabe lorsqu'il est « lancé »

Nous avons distingué dans le tableau 2 l'attitude initiale des attitudes successives prises pendant la chute. Il peut en effet y avoir plusieurs changements d'attitude pendant la chute qui dure environ 45 secondes lorsque le crabe est lâché entre 1,5 et 2 m au-dessus du fond. Si certains crabes gardent la même attitude pendant plusieurs « lancers » successifs, d'autres peuvent prendre des attitudes initiales différentes (M ; NQ ; NQ ; NQ ; M), ou des

	A	B	C
M	M		M
M → Na	M		M → Na → C
M → Na → M	NQ → M → Na → M → Na → NQ		Na
M	M		
M → Na → M	M		

Tableau 3bis. Exemples de résultats de lancers successifs de trois crabes A, B, C. 24 juillet 2001. La flèche verticale, à gauche indique l'ordre de succession des lancers.

Attitude ↓	1999 (1)		2000				2001				Total général			
	attitude initiale		attitude initiale		attitudes : total		attitude initiale		attitudes : total		attitude initiale		attitudes : total	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
M	16	47	79	76	94	72	48	89	52	81	143	74	162	71
C	15	44	04	04	06	05	01	02	03	05	20	10	24	10
NQ	03	09	12	12	17	13	02	04	03	05	17	09	23	10
Na	0		09	09	14	11	02	04	05	08	11	06	19	08
Non observé	0						01	02	01	02	01	01	01	01
Total	34		104		131		54		64		192		229	
Changements	07	21			26	20			08	12			41	18

Tableau 3. Attitude du crabe pendant la chute.

(1) Breton, 2001 : les attitudes pendant la chute n'ont été que partiellement enregistrées en 1999 selon les protocoles suivis ultérieurement. Légendes : voir texte, paragraphes 1 et 2.

2.2 Identification des poissons impliqués

Nous avons dressé l'inventaire des poissons présents dans la journée sur le site où ont été conduites les observations des 23 et 25 juillet 2000 et du 24 juillet 2001 (Cerbère, Est de la piscine).

- *Atherina hepsetus* Linné, 1758, juvéniles en petits groupes.
- *Serranus cabrilla* Linné, 1758, souvent en limite de l'herbier.
- *Mullus surmuletus* Linné, 1758, nombreux juvéniles.
- *Boops boops* (Linné, 1758).
- *Diplodus annularis* (Linné, 1758), peu abondant.
- *Diplodus vulgaris* (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1817), de toutes tailles.
- *Diplodus sargus* (Linné, 1758), de toutes tailles.
- *Oblada melanura* (Linné, 1758).
- *Sparus pagrus* Linné, 1758.

- *Chromis chromis* (Linné, 1758).
- *Symphodus mediterraneus* (Linné, 1758).
- *Symphodus tinca* (Linné, 1758), individus de petite taille.
- *Coris julis* (Linné, 1758), nombreuses girelles en livrée initiale, supermâles beaucoup moins abondants.

Les gobies, blennies et triptérygiens n'ont pas été recherchés.

L'inventaire des poissons ayant fait au moins une approche par « lancer » est dressé tableaux 4 et 5: on constate que les approches sont le fait des poissons carnivores de pleine eau et qu'ils sont présents dans cet inventaire *grosso modo* proportionnellement à leur abondance sur le site au moment de l'essai. Le tableau 4 détaille, par date et par site, les résultats obtenus en 2000, qui se retrouvent dans la colonne « 2000 cumulé » du tableau 5.

	Piscine - 23.07		Terrimbou - 21.07		Lauseil - 24.07		Piscine - 25.07		Total 2000	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
<i>Serranus cabrilla</i>	2	13					1	2	3	3
<i>Diplodus vulgaris</i>	2	13			1	5	17	30	20	19
<i>Diplodus sargus</i>	1	7			1	5	6	11	8	7
<i>Oblada melanura</i>			2	7	4	21			6	6
<i>Sparus pagrus</i>							5	9	5	5
<i>Symphodus mediterraneus</i>					1	5	2	4	3	3
<i>Symphodus tinca</i>	4	27					1	2	5	5
<i>Coris julis</i>	6	40	13	87	12	63	27	47	58	54
n total d'approches	15		15		19		57		108	

Tableau 4. Inventaire des approches 2000.
Girelles total : 58 dont livrée initiale : 55 (95 %) - supermâles : 3 (5 %)

Année	1999		2000 cumulé		2001 cumulé		cumul 3 ans	
	n	%	n	%	n	%	n	%
<i>Serranus cabrilla</i>	2	6	3	3	1	1	6	3
<i>Boops boops</i>	2	6			3	4	5	2
<i>Diplodus vulgaris</i>	3	9	20	19	19	26	42	20
<i>Diplodus sargus</i>	1	3	8	7	24	32	33	15
<i>Oblada melanura</i>	1	3	6	6			7	3
<i>Sparus pagrus</i>			5	5	11	15	16	7
<i>Chromis chromis</i>	2	6			1	1	3	1
<i>Symphodus mediterraneus</i>	4	13	3	3			7	3
<i>Symphodus tinca</i>			5	5	1	1	6	3
<i>Coris julis</i>	17	53	58 (1)	54	14	19	89	42
Total	32		108		74		214	

Tableau 5. Inventaire des espèces de poissons ayant fait au moins une approche par « lancer ». Les nombres sont inférieurs à ceux des tableaux récapitulatifs car les approches successives d'un même poisson au cours d'un seul « lancer » (ex. : *Coris julis* S, puis M, puis M) sont comptés pour le nombre d'approches dans les tableaux récapitulatifs et ne sont comptés que pour 1 ici. (1) Dont 56 en livrée initiale.

2.3 L'attitude des poissons

Les poissons tentent en majorité les divers types d'approches en fin de chute, dans les derniers 80 centimètres et lorsque le crabe est sur le fond, c'est-à-dire dans la tranche d'eau où ils vivent habituellement. Les approches sont indépendantes de l'attitude du crabe pendant la chute (données non détaillées ici).

Les tableaux 6 à 8 apportent les informations suivantes. Les abréviations S, T, Mo, Ma décomptent chacun des types d'approche, n approches indique le nombre total d'approches (S + T + Mo + Ma), n Ø dénombre les « lancers » pendant lesquels les poissons n'ont pas fait d'approche; n « lancers » dénombre les « lancers », et

l'entrée n approches / n « lancers » le nombre d'approches rapporté au nombre de lancers: un indice plus élevé indique un intérêt des poissons plus fort. Les colonnes verticales enregistrent, à gauche le nombre, à droite le pourcentage (arrondi à l'unité la plus proche).

Influence de la taille du crabe

Les 53 « lancers » du 24 juillet 2001 ont concerné des crabes répartis en deux lots selon la taille :

- petits P (L céphalothorax: 8 à 10 mm)
 - gros G (L céphalothorax: 11 à 21 mm)
- qui avaient séjourné 15 jours (N) ou bien 1 mois (A) en aquarium.

	Taille du crabe					
	petits		gros		total	
	n	%	n	%	n	%
S	2	7	4	8	6	8
T	2	7	5	10	7	9
Mo	17	59	30	63	47	61
Ma	8	28	9	19	17	22
n approches	29		48		77	
n Ø	10		5		15	
n "lancers"	28		25		53	
$\frac{n \text{ approches}}{n \text{ "lancers"}}$	1,03		1,92		1,45	

Tableau 6. Approches des poissons en fonction de la taille du crabe. Lancers du 24 juillet 2001.

	Durée de séjour en aquarium					
	15 jours		1 mois		total	
	n	%	n	%	n	%
S	2	4	4	14	6	8
T	3	6	4	14	7	9
Mo	28	60	19	62	47	61
Ma	14	30	3	10	17	22
n approches	47		30		77	
n Ø	9		6		15	
n "lancers"	33		20		53	
$\frac{n \text{ approches}}{n \text{ "lancers"}}$	1,42		1,5		1,45	

Tableau 7. Approches des poissons en fonction de la durée du séjour en aquarium du crabe. Lancers du 24 juillet 2001.

	Durée de séjour en aquarium									
	1999 0 jour		2000 5 à 9 jours		2000 13 jours		2001 15 jours		2001 1 mois	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
S	15	47	22	41	25	38	02	04	04	14
T	08	25	01	02	06	09	03	06	04	14
Mo	08	25	31	57	33	50	28	60	19	62
Ma	01	03	00		02 (2)	03	14	30	03	10
n approches	32 (1)		54		66		47		30	
n Ø	08		38		08		09		06	
n "lancers"	35		72		32		33		20	
$\frac{n \text{ approches}}{n \text{ "lancers"}}$	0,91		0,75		2,31		1,42		1,5	

Tableau 8. Approches des poissons des différents lots de crabes, selon la durée de leur séjour en aquarium.

- (1) Breton (2001) donne S = 12 ; T = 08 ; Mo = 09 parce que 6 lancers n'avaient pas été inclus dans le décompte, et le « mange » avait été comptabilisé avec les « mord ».
- (2) Dont un crabe fraîchement mué.

Il y avait donc quatre catégories: PA - GA - PN - GN; ainsi que nous l'avons précisé (chapitre Matériel et méthodes), il a été possible de faire alterner les « lancers » des petits et des gros; cela n'a pas été possible matériellement pour les catégories A et N: les N ont été « lancés » à la suite des A.

Le tableau 6 montre que l'indice n approches / n lancers est presque le double pour les gros (1,92) que pour les petits (1,03). On peut penser que les gros crabes sont mieux repérés par les poissons pendant la chute. Pour le reste, la répartition des approches ne diffère guère entre les deux lots de crabes, si ce n'est que les petits sont un peu plus mangés (28 %) que les gros (19 %).

Influence de la durée du séjour en aquarium

Un biais lié au déroulement de la manipulation existe dans les résultats du tableau 7 qui, sur le même effectif de crabes que le tableau 6 (« lancers » du 24 juillet 2001), compare la distribution des approches en fonction de la durée du séjour en aquarium - 15 jours ou 1 mois - des crabes. Ce biais est lié à ce que nous appelons l'effet « de curée » et que nous caractérisons ainsi: à partir du moment où un poisson a compris que la proie était comestible, il revient pour les « lancers » suivants, imité par les autres espèces.

Ainsi, un crabe (PA) a été mangé à la suite de 12 « lancers » sans approche ou avec une ou plusieurs approches S, T ou M. Le deuxième crabe a été mangé après 3 « lancers » seulement, le troisième après 2 « lancers », le quatrième dès le premier « lancer ». Après 9 « lancers » sans que le crabe soit mangé, l'ingestion du crabe se fait en moyenne tous les 1,8 lancers. L'observation de l'attitude des poissons et notamment l'intervention tardive mais répétée des pagres est claire: il y a bien eu effet « de curée » (2). Ce sont les plus gros poissons qui ont mangé les crabes: une grosse girelle femelle, cinq sars à tête noire, cinq sars communs, six pagres. Les ingestions sont souvent à l'origine de conflits entre les prédateurs (une girelle vole un crabe qu'un sar à tête noire avait commencé à manger; un sar commun commence à manger un crabe, qu'il lâche... pour écarter les concurrents; un pagre mange un crabe, poursuivi par une dizaine de sars; plusieurs sars se mettent en commun pour manger, sur le fond, le crabe...).

Compte tenu de ce biais, il est clair que la différence remarquable - trois fois plus de « mange » dans le lot des crabes N (15 jours d'aquarium) que dans le lot A (1 mois d'aquarium) - ne peut pas être interprétée comme une perte de comestibilité en un mois d'aquarium, mais comme l'enregistrement de l'effet « de curée » sur les crabes (15 jours) qui ont été « lancés » en second (3)!

Le tableau 8 récapitule les approches pour les groupes de crabes suivants:

- 1999, pas de séjour en aquarium;
- 2000, 5 à 9 jours d'aquarium;
- 2000, 13 jours;
- 2001, 15 jours (avec le biais décrit ci-dessus);
- 2001, 1 mois.

Il apparaît que l'indice n approches / n lancers est faible (0,91 et 0,75) pour les crabes ayant séjourné de 0 à 9 jours en aquarium, plus fort (1,42; 1,5 ou 2,31) pour ceux ayant séjourné de 13 à 30 jours en aquarium. L'analyse des données de terrain brutes (non rapportées ici) montre que cette différence est corrélée positivement avec des approches multiples, et des approches multiples d'un même poisson au cours d'un même « lancer ». En d'autres termes, les crabes ayant séjourné longtemps en aquarium sont ceux qui ont l'indice n approches / n lancers fort, et aussi ceux qui déclenchent le plus grand nombre d'approches multiples (et le plus grand nombre d'approches multiples d'un même poisson) au cours d'un même « lancer ».

Nous notons (Breton, 2001), dans l'analyse des résultats des « lancers » de 1999 au cours desquels aucun crabe n'avait séjourné en aquarium: « chaque poisson observé ne fait jamais deux essais au cours de la même chute; après un essai, le poisson, quel qu'il soit, et quelle qu'ait été son approche (S, T ou Mo), s'éloigne. L'intérêt de l'ensemble des poissons présents sur un site d'essais diminue clairement au fur et à mesure des essais ».

Par contre, dans la série d'essais réalisés en 2000 et surtout en 2001, il s'avère que le nombre d'approches multiples (données non détaillées ici) augmente avec la durée du séjour en aquarium.

Le nombre relatif d'approches (S + T), à la suite desquelles le poisson se détourne de la proie diminue avec l'augmentation de la durée de séjour en aquarium.

Le nombre relatif d'approches (Mo + Ma) augmente assez régulièrement (si on fait exception de la colonne « 15 jours » du tableau 7 où « l'effet curée » est enregistré):

pas de séjour en aquarium	Mo + Ma = 28 %
5-9 jours	Mo + Ma = 57 %
13 jours	Mo + Ma = 53 %
1 mois	Mo + Ma = 72 %

tandis que le nombre d'approches « mange » augmente également, mais moins régulièrement.

2.4 Le retour du crabe dans une anémone

Un crabe qui n'a pas séjourné en aquarium, replacé à proximité (moins de 10 cm) d'une anémone s'y réfugie le plus souvent directement et y est accepté sans problème

- 2) Cela démontre combien les poissons sont capables d'analyser le comportement de prédation chez un autre poisson (d'une autre espèce éventuellement) et d'intégrer le renouvellement de la source de nourriture - même inhabituelle -: dans le cas de nos « lancers » du 24 juillet 2001, l'apprentissage a duré moins d'une heure. Lorsqu'il y a association avec les stimuli liés à la présence d'un ou de plusieurs plongeurs, on passe très rapidement aux types de comportements enregistrés sur les sites de plongée où est pratiqué le nourrissage...
- (3) D'un point de vue épistémologique, il n'est pas inintéressant de supposer que si nous avions « lancé » le lot de crabes N (15 jours) en premier et les crabes A (1 mois) en second, nous aurions **de bonne foi** conclu qu'un mois en aquarium rendait les crabes plus comestibles de manière significative... donc que ce mois d'aquarium débarrassait les crabes de l'« odeur » d'anémone qui limitait l'appétit des prédateurs!

(Breton, 2001). Les essais réalisés en 2000 montrent que, dès 5 ou 6 jours d'aquarium, il peut en aller autrement.

Une majorité ne connaît pas de problème d'intégration: la moitié reste à l'extérieur, à proximité de l'anémone, la moitié entre à l'abri des tentacules de l'anémone. La seule difficulté (observée) peut alors être le combat avec un autre crabe déjà en place. Les crabes maintenus en aquarium 13 jours ou plus peuvent connaître des difficultés de réinsertion au contact d'une anémone: 50 % d'entre eux, happés par les tentacules de l'anémone sont donc reconnus par le cnidaire comme un étranger. En cas de réaction de l'anémone, le crabe cherche clairement à s'en échapper et y parvient d'ailleurs toujours (voir aussi Vadon, 1984 et Weinbauer *et al.*, 1982).

3CONCLUSIONS

Nous avons souhaité que le protocole expérimental se déroule en milieu naturel, ce qui impliquait d'utiliser la plongée subaquatique. Les contraintes liées à l'utilisation de cette technique sont variées: plusieurs sites de plongée, dispersion sur trois années des essais. L'utilisation de matériel vivant amène d'autres contraintes: variabilité individuelle des crabes vis-à-vis de la possibilité de muer en aquarium, mais surtout attitude des poissons sur tel site, à telle date, l'illustration de cette dernière contrainte était donnée par ce que nous avons appelé l'effet « de curée ». Malgré tous ces biais potentiels ou avérés, il semble possible de tirer les conclusions suivantes.

Contrairement à Wirtz et Diesel (1983) et Diesel (1986b) qui affirment que, séparés de leur anémone, les crabes sont mangés par diverses espèces de poissons en Méditerranée, nous concluons des « lancers » réalisés en 1999 (Breton, 2001) que la fréquentation d'*Anemonia viridis* confère à *Inachus phalangium* en Méditerranée un « mauvais goût » suffisant pour dégoûter les prédateurs éventuels, même dans des conditions - certes artificielles - où le crabe est une proie potentielle particulièrement vulnérable et facile à repérer à vue. D'ailleurs, sa vêtue en Méditerranée est composée - au mieux - d'un gazon discret d'algues filamenteuses qui ne sont à même ni de le camoufler ni, vraisemblablement, de lui conférer un mauvais goût. Certes, cette protection n'est pas absolue, mais l'attitude des poissons, le non-renouvellement de l'approche au cours d'une même chute, la forte proportion (S + T) / (M + mange) montrent que, après évaluation visuelle (S) ou olfactive (T), le crabe n'est pas jugé comestible par le poisson.

Nous émettons donc l'hypothèse que *Inachus phalangium* ne bénéficie pas seulement de l'abri des tentacules de l'anémone, mais que sa carapace acquiert et conserve le « parfum » de l'anémone soit directement, soit par l'intermédiaire de la discrète vêtue qu'elle porte, sans doute grâce à un transfert du mucus de l'anémone, à la manière

des poissons-clowns tropicaux. Cette hypothèse est cohérente avec le fait que les crabes, fraîchement isolés de leur anémone, trouvent leur place en général sans difficulté au voisinage ou sous la protection des tentacules d'une autre anémone.

L'analyse des « lancers » réalisés en 2000 et 2001 montre que cette protection assurée par le « parfum » de l'anémone porté par le crabe disparaît progressivement (vraisemblablement immédiatement en cas de mue: cf. « lancers » du 25 juillet 2000): on peut considérer que 13 à 15 jours d'aquarium sont nécessaires pour que le crabe soit considéré par les poissons comme une proie comestible.

Dans le port du Havre, les *Inachus phalangium* sont protégés par leur vêtue composée de spongiaires [allogcryptie active par prosoponie selon Boulard (1997), mais avec, en plus, la notion que cette livrée camouflante confère mauvais goût au crabe = mimétisme chimique]. Les spongiaires sont connus pour fabriquer des substances toxiques ou, au moins, repoussantes.

À cette protection chimique (le parfum « anémone » ou le parfum « éponge ») s'ajoute également en cas de stress l'adoption d'une attitude d'automimèse de l'exuvie, constante lors des essais réalisés au Havre, fréquente ou très fréquente pour ceux faits à Cerbère. Diesel (1986a, fig. 10) décrit une attitude d'intimidation des mâles d'*Inachus phalangium* gardant les femelles prêtes à pondre. Les péréiopodes, en particulier les plus longs (la seconde paire) sont étendus, le crabe est dressé sur ses péréiopodes postérieurs et les chélicèdes sont tendus vers l'intrus. L'attitude d'automimèse de la mue est morphologiquement proche mais distincte (fléchissement des chélicèdes) de cette attitude d'intimidation que nous avons observée plusieurs fois au cours des « lancers », lorsqu'un poisson approche le crabe sur le fond.

Au total, la stratégie de protection d'*Inachus phalangium* fait intervenir

- la protection passive des tentacules de son anémone-hôte, ce qui entraîne:
- le « parfum » d'anémone conféré au crabe, qui semble dissuasif, bien que le crabe n'ait guère de chances de se trouver placé, naturellement, dans des conditions où il puisse tirer bénéfice de ce « parfum » répulsif (4);
- l'allogcryptie active par prosoponie de spongiaires, eux-mêmes probablement répulsifs également, en particulier lorsqu'il n'y a pas d'*Anemonia viridis* dans l'environnement du crabe;
- une attitude d'automimèse de l'exuvie, déclenchée toujours (Le Havre) ou fréquemment (Cerbère) quand le crabe est en position de stress, par exemple lorsqu'il est lâché en pleine eau.

(4) Pour autant que l'on puisse en juger à ce que voient « superficiellement » les plongeurs qui sont des observateurs principalement diurnes...

Remerciements

Pour leur aide dans cette étude, nos chaleureux remerciements au Club de Plongée Cap Cerbère, à Patrick Louisy, et aux stagiaires qui ont poursuivi les observations, en particulier Catherine, Cyrille, Luc, Tizette et Nadine, ainsi qu'à Monsieur Hébert, pour son aide à la traduction. Un

autre grand merci à Patrick Louisy pour ses remarques constructives et appréciées qui ont conduit à une amélioration du manuscrit.

Ces recherches ont été menées grâce à l'aide apportée par la Ville du Havre.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOULARD (M.) (1997). - Abécédaire illustré du mimétisme. *EPHE, Biol. Evol. Insectes*, 10, p. 3-77.
- BRETON (G.) (2001). - Les tricheurs, les m'as-tu-vu et les camouflés : stratégies de protection des animaux du milieu marin littoral étudiés en plongée autonome. *Bull. trim. Soc. géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, 86, 3 et 4, p. 5-14.
- BRETON (G.) (2001). - La stratégie de protection du crabe *Inachus phalangium* (Fabricius, 1775). Approche expérimentale. *Annales du Muséum de Perpignan*, 11, p. 19-22.
- DIESEL (R.) (1986a). - Optimal mate searching strategy in the symbiotic spider crab *Inachus phalangium* (Decapoda). *Ethology*, 72, p. 311-328.
- DIESEL (R.) (1986b). - Population dynamics of the commensal spider crab *Inachus phalangium* (Decapoda: Majidae). *Mar. Biol.*, 91, p. 481-489.
- THOMSON (D.L.) (1925). - Note upon an Association between Spider-Crab and Sea Anemone. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 13 (NS), 1923-1925, p. 243-244.
- VADON (C.) (1984). - La faune carcinologique associée à l'actinie *Anemonia sulcata* (Pennant) sur les côtes françaises de Méditerranée. *Oceanis*, 10 (5), p. 551-555.
- WEINBAUER (C.), NUSSBAUMER (V.) & PATZNER (R.A.) (1982). - Studies on the Relationship between *Inachus phalangium* Fabricius (Majidae) and *Anemonia sulcata* Pennant in their natural environment. *Marine ecology*, 3 (2), p. 143-150.
- WIRTZ (P.) (1995). - Krebs - Seeanemonen - Symbiosen bei Madeira. *Natur und Museum*, 125, 5, p. 137-142.
- WIRTZ (P.) & DIESEL (R.) (1983). - The social structure of *Inachus phalangium*, a spider crab associated with the Sea Anemone *Anemonia sulcata*. *Z. Tierpsychol.*, 62, p. 209-234.

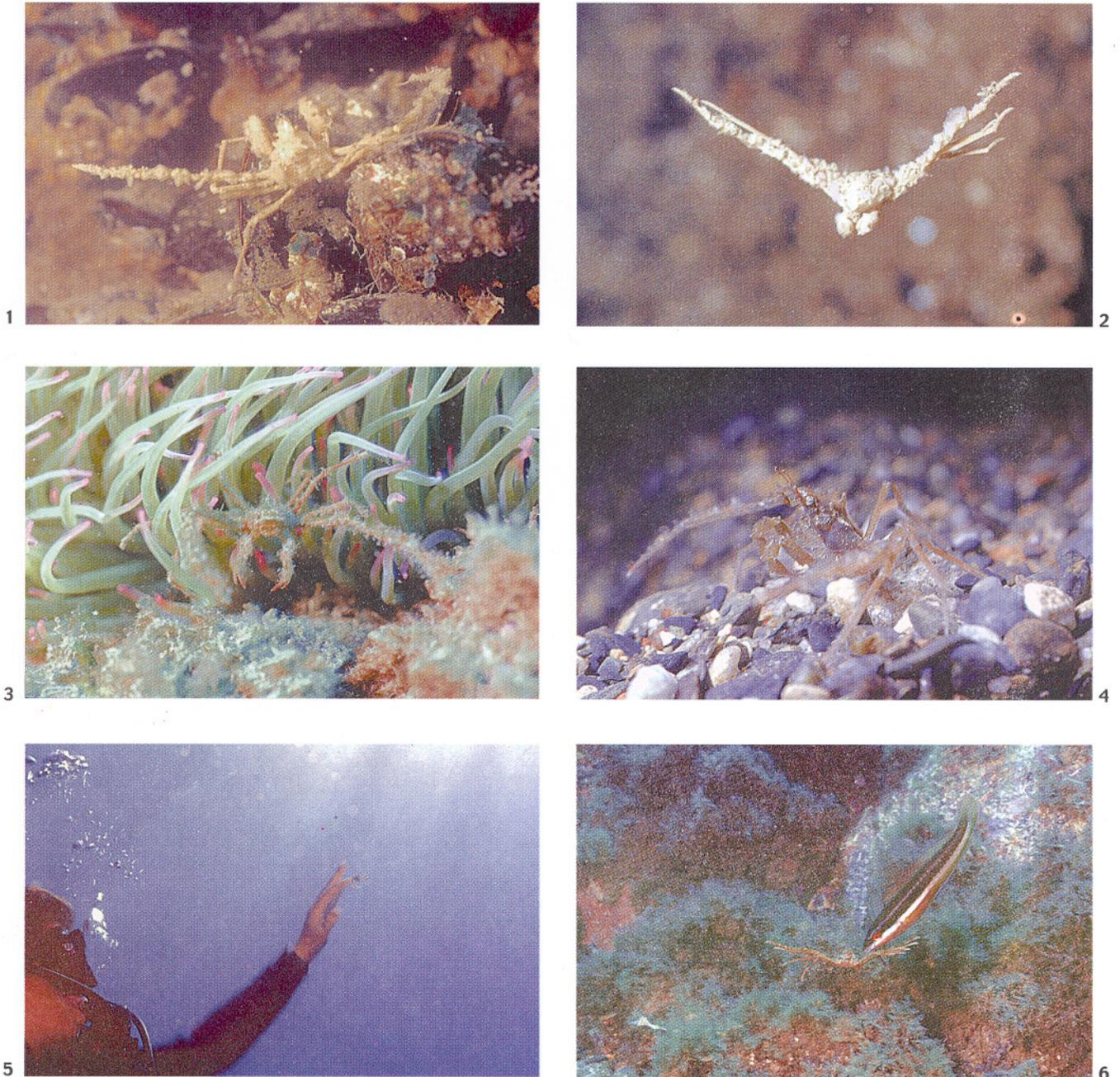


PLANCHE 1

1. *Inachus phalangium* (Fabricius). Bassin Vauban, port du Havre (Seine-Maritime), 13 décembre 1996. Bien que reposant sur une moulière, le crabe, stressé parce qu'il a été déplacé, compose entre l'automimèse de la mue, et la nécessité de s'accrocher aux moules. Noter la vêtiture par des spongiaires *Halichondria bowerbanki* Burton. Cliché GB: BA 387.12.
2. *Inachus phalangium* (Fabricius). Sas de la Citadelle, port du Havre (Seine-Maritime), 14 octobre 2001. Lâché en pleine eau, le crabe adopte immédiatement cette attitude particulière interprétée ici comme une automimèse de la mue. Cliché GB: BA 491.08.
3. *Inachus phalangium* (Fabricius) et *Anemonia viridis* (Forskål). Cap Nègre, Cerbère (Pyrénées-Orientales). 17 juillet 2001. Noter la vêtiture discrète composée principalement de petites algues filamenteuses. Cliché GB: BA 484.05.
4. *Inachus phalangium* (Fabricius). Cerbère (Pyrénées-Orientales). 21 juillet 2000. L'individu n'a séjourné que 6 jours en aquarium, il a mué: noter l'absence complète de vêtiture. Comparer à la photo 3. Cliché GB: BA 465.15.
5. L'opérateur lâche un crabe en pleine eau, deux mètres au-dessus du fond. Terrimbou, Cerbère (Pyrénées-Orientales). 23 juillet 1999. Cliché GB: BA 427.12.
6. Une girelle *Coris julis* (Linné) approche (comportement « S »: voir texte) un *Inachus phalangium* (Fabricius) au cours de sa chute vers le fond. Le crabe est en position « M » d'automimèse de la mue. Terrimbou, Cerbère (Pyrénées-Orientales). 23 juillet 1999. Cliché GB: BA 427.11.