



**UNIVERSITÉ
DE GENÈVE**

FACULTY OF SCIENCE

MONOGRAPHIE DU BACHELOR EN BIOLOGIE

DESCRIPTION DE LA PINCE SPECIALISEE DES CREVETTES-PISTOLET

ALYZEE TASSEL
DATE : 11 AOÛT 2023

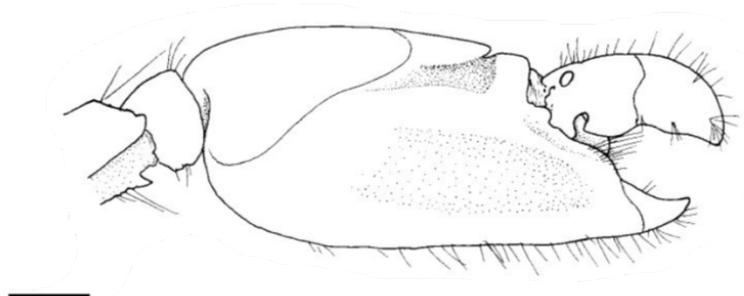


Figure 1 : Schéma d'une pinça claquante d'Alpheus christofferseni. L'échelle mesure 1 mm (Anker, Hurt, et Knowlton 2007)

DIRECTEUR DE MONOGRAPHIE :
LIONEL MONOD
CHARGE DE RECHERCHE
MUSEUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENEVE

RESPONSABLE :
MARIA HOLZMANN
ADJOINTE SCIENTIFIQUE
DEPARTEMENT DE GENETIQUE ET EVOLUTION

Table des matières

ABSTRACT.....	1
1- INTRODUCTION.....	2
2- LES CARACTERISTIQUES DE LA PINCE.....	3
2.1- LA MORPHOLOGIE.....	3
2.2- LA CAVITATION.....	4
2.3- IMPLOSION DE LA STRUCTURE DE CAVITATION.....	6
3- UTILISATION DE LA PINCE.....	9
3.1- LA COMMUNICATION.....	9
3.1.1- Signaux visuels.....	9
3.1.2- Signaux chimiques.....	10
3.1.3- Signaux acoustiques.....	11
3.2- LA DEFENSE.....	11
3.3- ASSOCIATION AVEC D'AUTRES ESPECES.....	13
4- L'EVOLUTION DES CREVETTES-PISTOLET.....	13
4.1- PHYLOGENIE DES ALPHEUS ET SYNALPHEUS.....	13
4.2- EVOLUTION DE LA PINCE.....	15
4.3- ADAPTATIONS.....	16
5- CONCLUSION.....	17
BIBLIOGRAPHIE.....	18

ABSTRACT

Les Alpheidae, communément appelés crevettes-pistolet, sont des crustacés largement répandus dans les océans du monde. Elles possèdent deux pinces asymétriques dont l'une beaucoup plus large, appelée pince claquante. Cette pince lui permet de réaliser le phénomène de cavitation et ainsi de produire des sons allant jusqu'à 210 dB, d'assommer des proies ou encore de communiquer avec ces congénères. Cette monographie a pour objectifs de résumer l'état des connaissances actuelles sur la crevette-pistolet et plus particulièrement sur sa pince claquante. Ce travail abordera des thématiques telles que la morphologie de cette pince et en quoi elle permet le phénomène de cavitation, elle abordera aussi l'aspect comportemental et comment ce phénomène physique peut être utilisé par la crevette-pistolet. Pour finir, l'évolution de la pince claquante au sein des Alpheidae sera également traitée avec un aperçu des adaptations mises en place par la crevette-pistolet vis-à-vis de celle-ci.

1- INTRODUCTION

La crevette-pistolet est un crustacé qui appartient à l'ordre des Decapoda, plus précisément à l'infra-ordre des Caridea et à la famille des Alpheidae (Schmitz et Herberholz 1998). Cette famille est un groupe de décapodes très abondant renfermant de nombreux genres très diversifiés au niveau morphologique (*figure 2*) et également au niveau de leur mode de vie (Anker et al. 2006). Cependant, seuls quelques genres peuvent être considérés comme des crevettes-pistolet. Parmi ces genres se trouve *Alpheus* qui est le genre le plus diversifié au sein des Caridea avec plus de 300 espèces décrites (Kaji et al. 2018; Hurt et al. 2021; Anker, Hurt, et Knowlton 2007) et *Synalpheus* qui est le second genre le plus diversifié avec environ 160 espèces décrites (Hultgren, Hurt, et Anker 2014).

Ces crustacés se retrouvent dans la plupart des océans du monde (Nolan et Salmon 1970) mais les crevettes-pistolet sont majoritairement distribuées dans les océans tropicaux ou subtropicaux, et plus particulièrement dans les

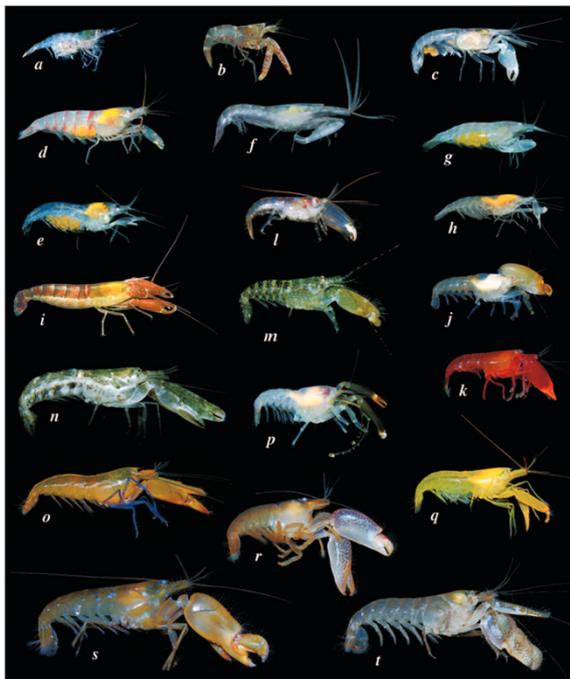


Figure 2 : Photographie de différentes espèces et genres appartenant à la famille des Alpheidae. Les Alpheidae sont très divers au niveau de leur taille, de la morphologie de leur pince ainsi qu'au niveau des couleurs de leurs carapaces (Anker et al. 2006).

eaux peu profondes entre 0 et 50 m (Herberholz et Schmitz 1998; Hurt et al. 2021). Certaines espèces sont tout de même présentes dans des eaux plus profondes ainsi que dans des eaux tempérées et froides, de la Russie à la Nouvelle-Zélande en passant par le Japon (Hurt et al. 2021). Les Alpheidae sont présentes dans une multitude d'habitats différents comme les récifs d'huitres ou de coraux, les mangroves, les marais, les milieux rocheux et sableux ou les estuaires (Hurt et al. 2021; Song et al. 2021; Williams et al. 2001). Les Alpheidae sont en général benthiques (Anker et al. 2006) et vivent le plus souvent dans des terriers pour se protéger des prédateurs et des autres crevettes-pistolet (Hughes 1996a). De plus, certaines espèces d'Alpheidae vivent en symbiose avec d'autres espèces d'animaux marins comme les coraux, les anémones, les éponges ou les poissons (Williams et al. 2001).

Les crevettes-pistolet sont de petits crustacés mesurant en moyenne 5,5 cm (Schmitz et Herberholz 1998). Une de leurs spécificités est de posséder deux pinces asymétriques (*figure 1 et 3*). En effet, elles possèdent une pince claquante mesurant près de la moitié de leur corps et une autre pince beaucoup plus petite (*figure 3*) (Schmitz et Herberholz 1998). Cette pince claquante ne lui permet pas de manipuler sa nourriture contrairement à son autre pince (Nancy Knowlton et Keller 1982). Cependant, cette pince possède une morphologie si particulière qu'elle lui permet de produire des sons suffisamment élevés pour que la crevette-pistolet soit considéré comme une des sources majeures de bruits dans les océans et eaux peu profondes (Everest, Young, et Johnson, s. d.; Versluis et al. 2000). En effet, la crevette-pistolet ferme sa pince avec une vitesse si élevée que cela produit un jet d'eau à grande vitesse qui provoque ensuite une dépressurisation et la formation d'une bulle de cavitation (Versluis et al. 2000). Quand la bulle de cavitation implose, ceci forme des ondes de chocs, un son très fort et de la sonoluminescence (Brennen 1995; Versluis et al. 2000; Lohse, Schmitz, et Versluis 2001).

Ce jet d'eau et cette détonation sont utilisés par la crevette pistolet pour communiquer, se défendre ou même pour la formation de paire d'individus pour la reproduction (Hughes 1996b; Nolan et Salmon 1970).

Cette pince claquante est considérée comme une innovation morphologique en raison de sa morphologie et de sa fonction unique (Anker et al. 2006). L'évolution de l'articulation au cours du temps a permis à la crevette-pistolet d'arborer une pince pouvant se fermer très rapidement et réaliser ce phénomène de cavitation le plus efficacement possible.

Cette monographie se focalisera sur la pince de la crevette pistolet et plus particulièrement sur sa morphologie et le phénomène physique à l'origine du son produit lors du claquement. L'utilisation de ce phénomène physique par la crevette d'un point de vue comportemental ainsi que la l'évolution de la pince claquante au sein des genres *Alpheus* et *Synalpheus* seront également abordés dans ce travail.

2- LES CARACTERISTIQUES DE LA PINCE

2.1 – LA MORPHOLOGIE

La crevette pistolet possède deux pinces asymétriques, l'une étant plus large que l'autre. La pince la plus large appelée pince claquante possède une morphologie particulière qui lui permet de former un jet d'eau à grande vitesse à l'origine du phénomène de cavitation. Cette pince claquante se divise en deux parties, il y a le dactyle qui est la partie mobile et le propus, la partie immobile. Sur le dactyle, il y a une sorte de protubérance appelée le *plunger*, qui rentre dans une petite encoche, la *matching socket* présente sur le propus (*figure 3*) (Versluis et al. 2000). La pince possède également deux muscles, l'*opener muscle* et le *closer muscle* qui lui permettent de bouger le dactyle et ainsi de fermer ou non la pince (Kaji et al. 2018).

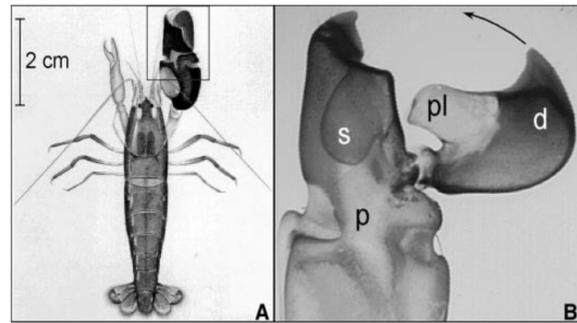


Figure 3 : Photographie d'une pince claquante d'*Alpheus heterochaelis*. Le plunger (pl), le dactyle (d), la matching socket (s), le propus (p). (Versluis et al. 2000)

La pince claquante est également composée d'autres structures, comme les articulations, qui sont nécessaires à la fermeture très rapide de la pince. Il y aurait eu une évolution progressive de l'articulation de la pince de la crevette pistolet au cours du temps pour qu'elle se ferme le plus rapidement possible (Kaji et al. 2018) et ainsi favoriser la cavitation.

Parmi ces articulations, il y a l'articulation à pivot (pivot joint), qui est assez fréquente chez les Dendrobranchiata, un sous-ordre des decapoda et chez certaines familles de Caridea (Kaji et al. 2018), l'infra ordre qui contient les Alpheidae. Cette articulation permet le mouvement du dactyle autour d'un axe (*figure 4*). Il existe également l'articulation coulissante (slip joint) caractérisée par un dactyle avec une base plate et la présence d'une crête sur le propus (Kaji et al. 2018). Dans le cas de l'articulation coulissante, quand la pince s'ouvre, l'*opener muscle* se contracte, ce qui permet le glissement vertical puis la rotation du dactyle autour de cette crête (*figure 4*). Ces articulations sont présentes notamment chez des familles de Caridea qui ne font pas de cavitation (Kaji et al. 2018). Il existe d'autres types d'articulations comme l'articulation coulissante d'armement (cocking slip joint) ou l'articulation à pivot d'armement (cocking pivot joint) qui sont davantage présentes chez des familles de Caridea connues pour réaliser le phénomène de cavitation (Kaji et al. 2018).

Dans le cas de l'articulation coulissante d'armement (*figure 4*), le glissement vertical du dactyle et sa rotation permet à la pince d'être

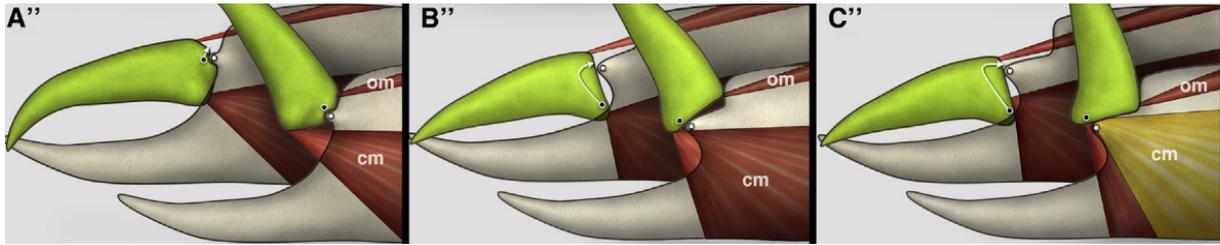


Figure 4 : Schéma des différents types d'articulations présentes chez les décapodes. Om signifie opener muscle et correspond au muscle qui permet de lever le dactyle et ainsi à la crevette d'avoir une pince en position ouverte, quant à lui le closer muscle (cm) lui permet de fermer sa pince. A'' correspond à l'articulation à pivot, B'' à l'articulation coulissante et C'' à l'articulation coulissante d'armement. L'articulation à pivot d'armement est le type d'articulation le plus retrouvé chez les crevettes-pistolet, car il lui permet d'avoir une plus grande amplitude d'ouverture avec son dactyle et ainsi d'exercer plus de force sur l'eau emprisonnée dans la matching socket quand la pince se ferme (Kaji et al. 2018).

dans une position totalement ouverte, formant presque un angle droit (Kaji et al. 2018). Ceci permet à une partie du *closer muscle* de maintenir le dactyle dans une position ouverte. Ainsi le *closer muscle* peut stocker de l'énergie et la restituer. L'articulation à pivot d'armement possède la fermeture de pince la plus rapide (Kaji et al. 2018).

Le type d'articulation est impliqué dans la vitesse à laquelle la pince se ferme et donc la capacité de la crevette à réaliser le phénomène de cavitation (Kaji et al. 2018), ceci sera discuté dans la partie 2.2. La majorité des espèces d'Alpheidae qui utilisent la cavitation sont munies d'une articulation de type articulation à pivot d'armement ou de type coulissante d'armement.

Les mécanismes qui sont impliqués dans la fermeture de la pince et qui favorisent le phénomène de cavitation sont l'amplification du mouvement de fermeture de la pince ou encore un stockage de l'énergie à l'aide des muscles. Cette amplification du mouvement de fermeture de la pince est notamment rendue possible grâce à l'insertion particulière des *closer muscles* et du type d'articulation (Kaji et al. 2018). Selon Ritzmann, le stockage de l'énergie serait rendu possible grâce à la cocontraction des *opener* et *closer muscle* de la pince, ce qui permettrait la génération d'une tension, qui une fois libérée permettrait une fermeture de la pince encore plus rapide (cité dans Schmitz et Herberholz 1998).

2.2 – LA CAVITATION

La crevette pistolet a largement été étudiée pour sa pince claquante produisant des ondes de chocs et un bruit sourd lui permettant de se défendre, de communiquer ou encore de se nourrir (Versluis et al. 2000). Ceci lui est rendu possible grâce au phénomène de cavitation qui lui-même repose sur la morphologie particulière de sa pince claquante. Le phénomène de cavitation peut se définir comme la formation de bulle de gaz dans un liquide suite à une chute de pression en dessous de la pression de vaporisation (Brennen 1995).

Comme vu précédemment, la pince se compose du dactyle, lui-même associé au *plunger*, du propus, contenant la *matching socket* et d'une articulation permettant la fermeture et l'ouverture de cette pince. Grâce à son articulation, la crevette peut donc bouger son dactyle et ainsi le *plunger*. Au moment de la fermeture de la pince, le *plunger* exerce une force sur l'eau contenue dans la *matching socket* ce qui permet la formation d'un jet d'eau et ainsi le phénomène de cavitation (Hess et al. 2013). En effet, quand la pince est dans une position ouverte, les muscles stockent l'énergie sous forme d'énergie potentielle, c'est au moment où le *closer muscle* se contracte que cette énergie potentielle est transformée en énergie cinétique (Luigi Bonacina, s. d.). Ainsi, plus la pince est sous tension et stocke de l'énergie, plus cette énergie pourra être restituée en énergie cinétique et ainsi exercer une force suffisamment élevée

pour former un jet d'eau. C'est ce jet d'eau à grande vitesse qui est à l'origine de la structure de cavitation (Versluis et al. 2000) et c'est pour cela que la vitesse à laquelle se ferme la pince, ainsi que les différents types d'articulation, jouent un rôle très important dans la formation de cette structure (Kaji et al. 2018).

En effet, une articulation efficace permet une grande vitesse angulaire (Kaji et al. 2018). La vitesse angulaire correspond à la variation d'un angle en fonction du temps (Luigi Bonacina, s. d.) et pour mieux comprendre ce qu'elle représente, il faut imaginer un cercle avec à l'intérieur deux segments (figure 5). Dans le cas de la crevette pistolet, un segment représenterait le dactyle et l'autre le propus avec à l'intersection des deux, un angle (figure 5). Ainsi, quand le *plunger* se renferme dans la *matching socket* cela fait varier l'angle entre les deux segments (Versluis et al. 2000). L'équation ci-dessous permet de comprendre que plus un angle varie vite, plus la vitesse angulaire sera élevée.

$$\omega = \frac{d\theta}{dt}$$

Dans cette équation : ω la vitesse angulaire en rad/s, θ l'angle en rad et t le temps en seconde. Une vitesse angulaire élevée correspond ainsi au *plunger* qui se referme rapidement dans la *matching socket* et donc une articulation efficace qui permet un mouvement rapide.

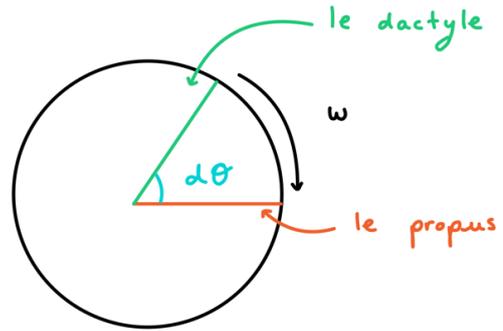
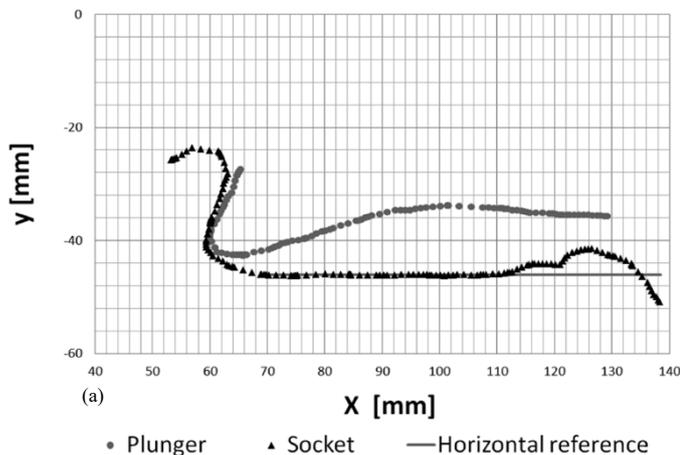


Figure 5 : Schéma pour représenter la vitesse angulaire de la pince d'une crevette pistolet avec $d\theta$ la variation de l'angle entre les deux parties de la pince et ω la vitesse angulaire en rad/s.

L'étude d'une pince de crevette pistolet rendue transparente par des procédés chimiques (Versluis et al. 2000) et la reconstruction par un programme de modelage virtuel permet de révéler la présence d'une cavité en forme de canal (figure 6) quand le *plunger* se trouve dans la *matching socket* et de mieux comprendre la formation de ce jet d'eau (Hess et al. 2013).

Ainsi, quand la crevette pistolet ferme sa pince, le *plunger* agit comme un piston et permet de déplacer l'eau contenue dans la *matching socket* le long de la cavité en forme de canal en direction de l'orifice formé au bout de la pince entre le dactyle et le propus (Koukouvinis, Bruecker, et Gavaises 2017).

C'est cette force exercée par le *plunger* sur l'eau contenu dans la *matching socket* qui permet de la propulser à une grande vitesse à travers l'orifice au bout de la pince (Hess et al. 2013), et ainsi de former un jet à grande vitesse à près de 25 m/s (Versluis et al. 2000) soit environ 90 km/h.

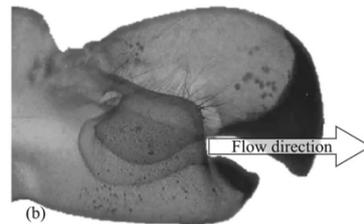


Figure 6 : a) Graphique représentant les contours de la pince d'une vue transversale, avec en gris clair le dactyle contenant le plunger, et en noir le propus avec la matching socket. Quand la pince se ferme, le plunger entre dans la matching socket et forme un espace entre le propus et le dactyle en forme de canal. Un orifice est également formé au bout de la pince. b) Photographie d'une pince de crevette pistolet fermée. (Hess et al. 2013)

Il faut également noter que divers phénomènes physiques s'appliquent à ce jet d'eau, comme l'effet venturi, qui explique qu'un liquide qui voit sa section d'écoulement se rapetisser voit sa vitesse augmenter (Luigi Bonacina, s. d.), ce qui permet d'expliquer pourquoi le jet d'eau à la sortie de la pince possède une vitesse encore plus élevée. Le principe de Bernoulli s'applique également et relate le fait qu'un liquide possédant une grande vitesse possède au contraire une pression basse (Koukouvinis, Bruecker, et Gavaises 2017).

Ainsi, dans le cas de la crevette pistolet, le jet à grande vitesse formé lors de la fermeture de sa pince provoque une diminution de la pression au vu de sa grande vitesse. C'est cette soudaine chute de pression qui serait à l'origine de ce phénomène de cavitation (Koukouvinis, Bruecker, et Gavaises 2017).

Comme expliqué plus haut, la cavitation correspond à la formation de bulle de gaz dans un liquide dû à une dépressurisation. Le diagramme de phase de l'eau (figure 7) montre que l'eau est à l'état liquide à certaines conditions de température et de pression.

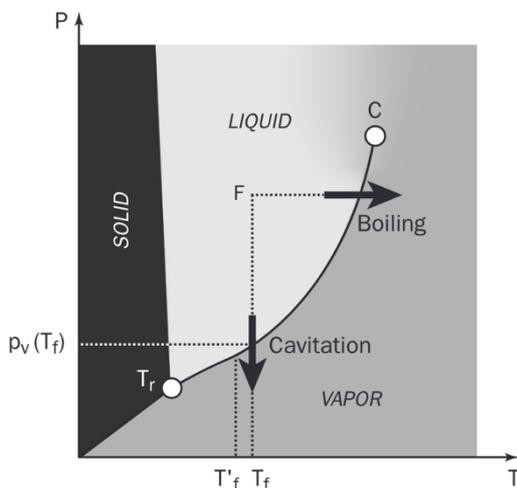


Figure 7 : Diagramme de phase de l'eau avec sur l'axe des abscisses la température et sur l'axe des ordonnées la pression. Une chute de pression à température constante provoque le passage de l'eau d'un état liquide à gazeux et ainsi la formation d'une structure de cavitation (Franc et Michel 2006).

Si la pression ou la température augmentent ou diminuent, l'eau peut passer d'un état à l'autre,

par exemple d'un état liquide à solide ou encore à gazeux (Franc et Michel 2006). Dans le cas de la crevette pistolet, en un certain point, la pression du liquide passe en dessous de la pression de vaporisation alors que sa température reste constante (Brennen 1995). Ceci provoque le passage de l'eau d'un état liquide à gazeux, et donc la formation d'une structure de cavitation.

La forme de la structure de cavitation reste encore débattue. Pour certain, ce serait une bulle allongée (Versluis et al. 2000), pour d'autre, ce serait une bulle en forme d'anneau (Koukouvinis, Bruecker, et Gavaises 2017; Hess et al. 2013). Certains chercheurs pensent également qu'il y aurait la formation d'un vortex suite à un enroulement du jet d'eau (Hess et al. 2013; Koukouvinis, Bruecker, et Gavaises 2017). Ce vortex aurait également une vitesse suffisamment élevée pour que cela provoque une chute de pression nécessaire à la formation de la structure de cavitation (Koukouvinis, Bruecker, et Gavaises 2017).

Cependant, les scientifiques semblent s'accorder sur le fait que la structure de cavitation est ensuite emportée par l'écoulement du liquide dans le milieu ambiant (Yang et al. 2020).

2.3 – IMPLOSION DE LA STRUCTURE DE CAVITATION

Une fois la bulle de cavitation formée à la suite de la fermeture rapide de la pince de la crevette pistolet, la bulle de cavitation implose. Il est important de noter que la pression à l'intérieur de la bulle est inférieure à la pression extérieure (figure 8), il y a donc un travail qui s'exerce. Pour rappel, un travail est le changement de l'énergie d'un système dû à l'application d'une force sur un certain parcours (Luigi Bonacina, s. d.).

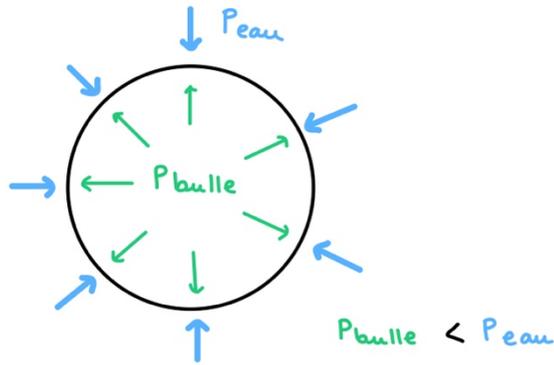


Figure 8 : Schéma de la bulle de cavitation dans un milieu où la pression externe est plus élevée que la pression à l'intérieur de la bulle et qui mènera à l'implosion de cette dernière.

Ainsi, lors de son déplacement dans le sens de l'écoulement du fluide, la bulle se trouve dans un milieu dans lequel la pression est la même que la pression ambiante. Ce milieu qui exerce une pression externe plus élevée que la pression interne de la bulle mène ensuite à son implosion (Versluis et al. 2000).

Lors de l'implosion de la bulle de cavitation, il y a la dissipation de l'énergie emmagasinée qui va permettre la formation d'une onde mécanique à l'origine du son produit par la crevette pistolet (Luigi Bonacina, s. d.). L'implosion peut aussi produire des jets à hautes vitesses, à hautes pressions ou encore à hautes températures et même des ondes de chocs qui peuvent causer beaucoup de dommage (Brennen 1995).

Les crevettes-pistolet sont ainsi connues pour produire des sons très forts ayant notamment perturbé certaines expéditions, qu'elles soient scientifiques ou militaires (Versluis et al. 2000). C'est une des majeures sources de bruits dans les eaux peu profondes des milieux tropicaux et subtropicaux (Everest, Young, et Johnson, s. d.), et qui peuvent atteindre des niveaux d'intensités sonores proches de 190 dB (Au et Banks 1998) et jusqu'à 210 dB (Versluis et al. 2000). Ces sons peuvent être entendus jusqu'à 1 km aux alentours (Anker et al. 2006).

Les scientifiques ont d'abord pensé que le son produit par les crevettes-pistolet était dû à un choc entre le dactyle et le propus de la pince (Au

et Banks 1998). Cependant, Versluis et al ont démontré grâce à un enregistrement vidéo à grande vitesse (figure 9) que le son produit était bien originaire de l'implosion de la bulle de cavitation, car le pic sonore et le pic de l'implosion de la bulle coïncidaient en permanence (Versluis et al. 2000). De plus, le bout de la pince claquante de la crevette pistolet est composé de calcite, un composé fragile, ce qui le rend facilement endommageable par les chocs mécaniques (Amini et al. 2018). Ceci montre bien que si le son émis par la crevette pistolet était bien le résultat de la collision entre le dactyle et le propus, alors la pince de la crevette serait trop endommagée. Ceci l'empêcherait d'émettre autant de son, or, la crevette pistolet est un animal marin largement entendu dans les océans et mer du monde entier (Everest, Young, et Johnson, s. d.).

Toutefois, le niveau sonore produit par l'implosion d'une bulle ainsi que le type de signal sonore semble dépendre de variations interindividuelles comme la taille et la morphologie de la pince, le laps de temps pendant lequel la pince reste ouverte ou encore la force appliquée par le *closer muscle* (Versluis et al. 2000; Au et Banks 1998). Une crevette pistolet qui possède une large pince claquante aura donc une *matching socket* plus grande et pourra ainsi propulser plus d'eau hors de la pince

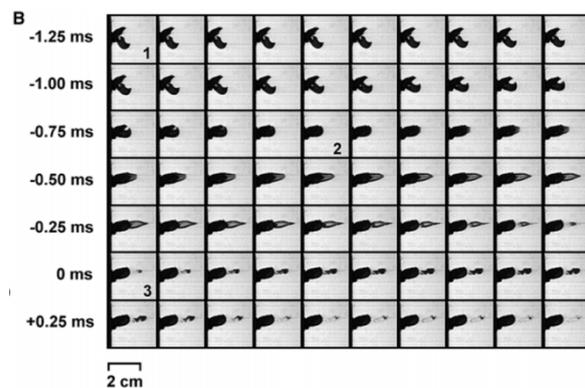


Figure 9 : Enregistrement vidéo à grande vitesse d'une pince de crevette-pistolet en train de se fermer. De l'état 1 à l'état 2, la pince claquante ouverte se ferme progressivement. De l'état 2 à l'état 3, la structure de cavitation se forme et s'élargit. A partir de l'état 3 la structure implose et un nuage diffus de microbulles se forme (Versluis et al. 2000).

et permettre la formation de structure de cavitation plus grande qui au moment de l'implosion produiront des sons plus fort (Dinh et Patek 2023).

De plus, le taux de claquement de la pince semble également varier en fonction de paramètres environnementaux plus globaux (Lee et al. 2021). En effet, ce bruit possède une variation diurne faible, de l'ordre de 3 à 6 dB entre la nuit et le jour, ainsi qu'une augmentation du taux de claquement avant l'aube et après le crépuscule (Everest, Young, et Johnson, s. d.). Ceci suggérerait que le claquement exercé par les crevettes-pistolet serait un moyen de communication davantage utilisé dans les environnements avec peu de lumière ou pendant la nuit (Song et al. 2023). En effet, comme expliquer plus tard dans ce travail, la crevette-pistolet utilise sa pince ainsi que le jet d'eau qu'elle produit, pour la communication, or, dans la nuit, les signaux visuels sont plus difficiles à détecter, d'où la potentielle utilisation des claquements.

Cependant, la variation du taux de claquement semble être davantage lié à la variation saisonnière que diurne (Bohnenstiehl, Lillis, et Eggleston 2016). En effet, des études ont été réalisées dans lesquelles les chercheurs ont remarqué que dans les milieux où la variation saisonnière était faible, notamment au niveau de la température de l'eau, que le taux de claquement ne variait pas de manière significative (R. E. Knowlton et Moulton 1963).

Or, dans les milieux tempérés, le taux de claquement semble varier en fonction des variations saisonnières (Lee et al. 2021). Ainsi, le taux de claquement semble suivre les variations de la température de l'eau et par conséquent, il dépendrait de façon plus indirecte de la quantité de lumière disponible (Bohnenstiehl, Lillis, et Eggleston 2016). Le lien entre le taux de claquement de la crevette-pistolet et la température de l'eau peut également être lié à certains changements dans les populations de crevettes-pistolet suivant ces variations saisonnières, comme la taille de la population, ce qui induirait également des changements dans le taux de claquement (Bohnenstiehl, Lillis, et Eggleston 2016).

D'autres études ont également été menées dans d'autres milieux où peuvent se retrouver les crevettes-pistolet, comme les milieux aphotiques, c'est-à-dire les milieux aquatiques où il n'y a pas de lumière (Lee et al. 2021). Les chercheurs ont ainsi testé la corrélation entre le taux de claquement et d'autres variables environnementales que la température de l'eau. Ils ont constaté qu'il semblait y avoir une assez forte corrélation entre la vitesse du courant et le claquement des crevettes-pistolet (Lee et al. 2021).

Un autre phénomène intéressant qui se produit lors de l'implosion de la bulle de cavitation produite par la crevette-pistolet est la sonoluminescence ou parfois même appelé la « shrimpoluminescence » (Lohse, Schmitz, et

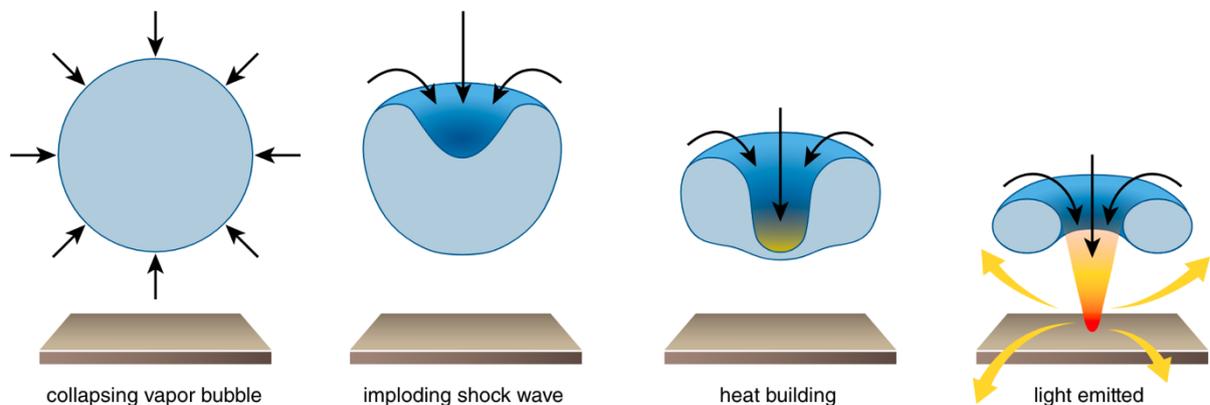


Figure 10 : Schéma représentant l'implosion de la bulle de cavitation et la production de lumière. En effet, la pression élevée à l'extérieur de la bulle provoque son implosion et la production de chaleur qui sera ensuite transformé en lumière (S. Patek 2015).

Versluis 2001). La sonoluminescence est un phénomène qui correspond à l'émission très brève d'un flash de lumière lors de l'implosion d'une bulle de cavitation (*figure 10*) (Gaitan et al. 1992). Ce flash est indétectable à l'œil nu et nécessite ainsi des outils spécifiques comme des photodétecteurs pour le détecter (Lohse, Schmitz, et Versluis 2001).

Pour déterminer le fait que le flash de lumière produit par les crevettes pistolet était bien provoqué par la collapse de la bulle, les chercheurs ont comparé le flash de lumière avec le pic de pression acoustique et se sont rendu compte qu'ils coïncidaient (Lohse, Schmitz, et Versluis 2001).

Cette sonoluminescence étant très brève, elle ne semble pas être utilisée pour la communication chez la crevette-pistolet, mais semble plutôt être une conséquence du phénomène de cavitation (Lohse, Schmitz, et Versluis 2001) et de ces conditions extrêmes, en effet la température au cœur de bulle peut atteindre 5 000 K (McNamara, Didenko, et Suslick 1999).

Une des explications qui permettrait de comprendre cette production brève de lumière, serait le travail exercé sur la bulle. Le travail est lié à la puissance (Luigi Bonacina, s. d.), et donc à la quantité d'énergie d'un système transformé en une autre forme. La puissance (P) peut ainsi être exprimée en fonction du travail (dW) et du temps (dt).

$$P = \frac{dW}{dt}$$

Ainsi, dans le cas de la crevette pistolet, l'implosion de la bulle se déroule dans un temps tellement court que la puissance est très forte. Cette forte puissance est ainsi à l'origine du phénomène de sonoluminescence, car elle correspond à l'énergie du système qui sera transformé en énergie lumineuse grâce au travail le bulle.

3- UTILISATION DE LA PINCE

Comme expliqué précédemment, la crevette pistolet est capable de réaliser le phénomène de la cavitation grâce à la fermeture très rapide de sa pince. Ce claquement semble être utilisé par la crevette pistolet pour des actions offensives et peut parfois même assommer de petites proies comme des crabes et des petits poissons (MacGinitie cité dans Herberholz et Schmitz 2001). Cependant, le claquement serait plutôt utilisé comme signal pour défendre son territoire (Schmitz et Herberholz 1998). Dans cette partie, les différentes situations pendant lesquelles la crevette-pistolet utilise sa pince seront relatées ainsi que leur importance dans sa survie.

3.1 – LA COMMUNICATION

3.1.1 – Signaux visuels

La crevette pistolet est un crustacé agressif, c'est pour cela que les interactions entre individus du même sexe, que ce soit entre deux mâles ou entre deux femelles, mène en général à un combat (Hughes 1996a). Cependant, les interactions entre individus de sexes opposés, peuvent mener à la formation d'un couple formé de deux individus qui protégeront ensuite individuellement leur terrier des autres crevettes-pistolet du même sexe (Hughes 1996a). Les crevettes-pistolet semblent être des crustacés monogames, c'est pour cela que ces paires sont souvent pérennes et stables au cours des années (Nancy Knowlton 1980).

Dans la nature, certains comportements sont utilisés par les animaux pour la communication et peuvent ainsi prévenir certains combats ou encore transmettre des informations sur l'individu. Parmi ces comportements, les signaux visuels sont parfois utilisés pour évaluer la taille de l'adversaire pour estimer les chances de l'individus à remporter le combat face à son adversaire. Ceci peut ainsi permettre à certains individus d'éviter tout contact direct pouvant impliquer leur mort. Dans le cas de la crevette pistolet, ce sont les pinces qui feraient office de signaux visuels (Hughes 1996a).

D'après Knowlton, il existe une corrélation positive entre la taille du corps d'un individu et la taille de sa pince claquante, ceci a également été confirmé par Hughes (Hughes 1996a). L'utilisation de la pince comme signal visuel permettrait alors aux crevettes-pistolet d'évaluer la taille de leur adversaire et décider si l'interaction entre ces deux individus devrait être maintenue ou non.

Sachant que dans la majorité des combats impliquant deux crevettes-pistolet, c'est l'individu le plus grand qui l'emporte. Si deux crevettes pistolet interagissent, la plus petite des deux aura moins de chance de survie face à l'autre. Les signaux visuels permettent ainsi à la crevette la moins propice à remporter le combat de ne pas continuer cette interaction (Hughes 1996a).

Cependant, la réponse des femelles et des mâles semble être différente. Chez les mâles, la taille relative de la pince, c'est-à-dire la taille de la pince claquante d'une crevette par rapport à la taille de la pince d'une autre crevette, semble être ce qui détermine l'agressivité face à une crevette qui possède une pince ouverte (Hughes 1996a). Ainsi, un mâle qui possède une pince plus petite que celle de son adversaire aura tendance à être moins agressif, car la perception d'une pince plus grande que la sienne reflète un adversaire plus grand et certainement plus puissant, lui offrant moins de chance de survivre au combat. De plus, les mâles peuvent différencier une pince ouverte d'une pince fermée et adapter leur agressivité (Hughes 1996a). Or chez les femelles, la taille relative de la pince ne semble pas provoquer de réponse, ni pour une pince ouverte ni pour une pince fermée. Ainsi, la pince serait utilisée comme signal visuel pour permettre l'évaluation de la taille de l'adversaire seulement chez les mâles (Hughes 1996a).

Pour s'assurer que ce soit bien la pince qui soit utilisée comme signal visuel chez la crevette pistolet, la chercheuse Mélissa Hughes a mis en contact des crevettes avec des pinces isolées et à relever que la présence de cette pince suffisait à

induire une réponse et que le degré d'agressivité de cette réponse dépendait de la taille de la pince isolée (Hughes 1996a). Grâce à cette expérience, Hughes a mis en lumière l'importance des signaux visuels dans les interactions intraspécifiques des crevettes-pistolet, permettant ainsi aux crevettes les plus petites d'éviter un combat pour avoir plus de chance de survie. Il faut cependant noter qu'il est difficile de réellement déterminer si la réponse d'un individu dépend bien de la taille de la pince de son adversaire et non d'un autre signal (Hughes 1996a). En effet, une pince ouverte peut aussi être perçue comme un signe d'agressivité en raison des dommages que peuvent causer les ondes de chocs produites par la cavitation (Hughes 1996a).

Les signaux visuels chez les crevettes-pistolet semblent également être utilisés dans d'autres cas que la défense ou le combat face à un congénère. De fait, la taille de la pince serait également un paramètre important dans la formation des couples chez les crevettes pistolet. En effet, il existe une certaine corrélation entre la taille des corps des crevettes au sein d'une paire et également une corrélation, plus faible, entre la taille de leur pince claquante (Hughes 1996a). Ceci suggère que les crevettes-pistolet formeraient des couples avec les crevettes possédant une taille proche de la leur.

3.1.2 – Signaux chimiques

D'autres signaux semblent être utilisés et interprétés par les crevettes-pistolet pour former des paires. En effet, il est nécessaire que chaque crevette obtienne des informations sur le sexe de son congénère avant de former un couple. Ces informations sont véhiculées par l'intermédiaire de signaux chimiques. Ces composés chimiques seraient intégrés par les individus soit par contact direct entre les antennules ou grâce à un flux d'eau qui conduit ces signaux chimiques aux antennules (Hughes 1996b).

Ainsi, la formation de couples dépendrait de la taille du corps de chaque individu, mais également de la reconnaissance du sexe de

l'individu opposé grâce aux signaux chimiques (Hughes 1996b).

3.1.3 – Signaux acoustiques

Comme vu dans la partie 2.3, la crevette-pistolet est capable de produire des sons assez forts pour perturber certains sonars et interférer avec la communication au sein d'une autre espèce (Au et Banks 1998). Il serait donc avantageux pour la crevette-pistolet de pouvoir percevoir elle-même les sons produits par d'autres crevettes pour pouvoir communiquer à plus grande distance qu'avec les signaux visuels et chimiques (Song et al. 2021).

Pendant de longues années, l'utilisation des signaux acoustiques pour la communication entre crevettes-pistolet a été débattu. Cependant, certains scientifiques ont relevé qu'elles claquaient leur pince de manière spontanée, ce qui suggérerait peut-être une utilisation de ce phénomène pour la communication (Dinh et Radford 2021). Suite à l'étude de la sensibilité auditive des crevettes-pistolet et plus particulièrement sur l'espèce *Alpheus richardsoni*, les chercheurs sont arrivés à la conclusion que ces crevettes pouvaient détecter des sons provenant de la même espèce ou d'une

autre espèce de crevette-pistolet (Dinh et Radford 2021).

Pour ce faire, les crevettes-pistolet ainsi que d'autres crustacés possèdent un organe sensoriel appelé le statocyste (*figure 11*). Il se situe au niveau des 2 antennules et est composé de petits grains appelés statolithes (*figure 11*) contenu dans une matrice gélatineuse (Dinh et Radford 2021). Le statocyste est sensible à la gravité et détecte le mouvement des particules acoustiques (Dinh et Radford 2021). En effet, l'onde sonore provoque le mouvement du statocyste à une fréquence différente du reste du corps, ce qui induit une réponse nerveuse (Dinh et Radford 2021). Cette découverte laisse ainsi imaginer que les crevettes-pistolet pourraient utiliser le son émis lors du claquement de leur pince également pour communiquer, même si cela reste encore peu connu.

3.2 – LA DEFENSE

La crevette-pistolet, étant un animal agressif et territorial, se doit de défendre son environnement et son habitat des autres crevettes-pistolet (Schmitz et Herberholz 1998). Comme vu précédemment (cf partie 3.1.1), des combats intraspécifiques ont ainsi lieu, dans lesquels ces crustacés utilisent leur pince claquante pour produire un jet d'eau qui leur sert de moyen de défense. Une série d'étapes sont alors mises en place dans ces combats.

Les crevettes utilisent tout d'abord les différents signaux énumérés précédemment comme les signaux visuels, chimiques et acoustiques pour être averties de la présence d'un congénère (Schmitz et Herberholz 1998). Les deux crevettes se positionnent ensuite le plus souvent tête-à-tête et interagissent de façon directe avec leurs appendices frontaux, comme leurs antennules ou leurs pinces (Schmitz et Herberholz 1998; Nolan et Salmon 1970). Près de 5 secondes après ces contacts, les crevettes ouvrent leur pince de façon à permettre le stockage d'énergie dans les *opener* et *closer muscle* (Schmitz et Herberholz 1998). Quand la

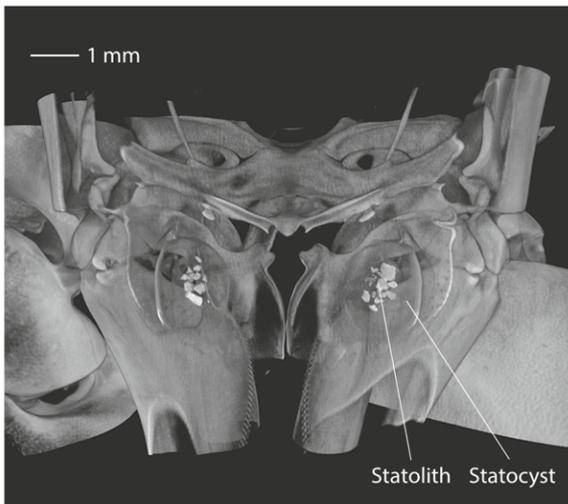


Figure 11 : Image 3D grâce à la micro-CT d'une crevette-pistolet. Le statocyste est un organe sensoriel qui permet la détection de la gravité et de son par la crevette. Il est composé de grains, appelés statolithes. Dans cette image la partie antérieure de la crevette est dans l'image alors que la partie postérieure est à l'extérieur (Dinh et Radford 2021).

pince claquante se ferme soudainement, le jet d'eau atteint l'adversaire sans le blesser. En effet, dans la plupart des combats, les crevettes qui reçoivent le jet d'eau à grande vitesse ne sont pas blessées, car les individus sont positionnés à environ 0,9 cm l'un de l'autre, évitant les dommages (Schmitz et Herberholz 1998). C'est pour cela que dans les combats intraspécifiques, ce comportement de fermeture de la pince ne semble pas être perçu comme une attaque, mais plutôt comme un avertissement et un moyen d'intimider l'adversaire (Schmitz et Herberholz 1998). Ce signal permet à la crevette receveuse d'obtenir des informations sur son adversaire, comme sa force ou sa capacité à se battre (Herberholz et Schmitz 1998).

Comme expliqué précédemment (cf partie 3.1.1), les crevettes-pistolet mâle semblent utiliser leur pince comme signal visuel pour analyser leur adversaire et évaluer s'ils peuvent ou non poursuivre le combat. Il a été démontré que le jet d'eau produit par la crevette était perçu comme un signal hydrodynamique et qu'il semblait remplir le même rôle dans l'évaluation de l'adversaire que les signaux visuels (Dinh et Patek 2023). La crevette pistolet peut analyser son adversaire et ces capacités de différentes

manières. Elle peut tout simplement utiliser le claquement pour avertir et intimider son concurrent, nommé le self assesment (*figure 12*). Elle peut aussi faire en sorte de blesser la crevette receveuse, ce qui représente le cumulative assesment (*figure 12*). Enfin, les crevettes peuvent utiliser ce signal pour analyser leur adversaire et plus précisément leur capacité à se battre et à remporter le combat (*figure 12*). Cependant, il est important de noter que le claquement de la pince a un coût pour la crevette-pistolet qui le réalise en raison de l'énergie utilisée (Dinh et Patek 2023).

Le jet d'eau produit par la crevette serait ensuite analysé par la crevette receveuse. En effet, la pince de la crevette pistolet est recouverte de poils (Herberholz et Schmitz 2001). Il en existe 4 types : les longs, les plumeux, les courts et les tuberculés, et ils seraient utilisés comme système de mécanoréception par la crevette pistolet (Herberholz et Schmitz 1998). Certains de ces poils permettraient donc à la crevette de connaître le sens, la vitesse, l'amplitude et la fréquence de ce jet d'eau (Herberholz et Schmitz 1998). La stimulation du système de mécanoréception par le jet d'eau aurait certainement un impact sur le comportement de

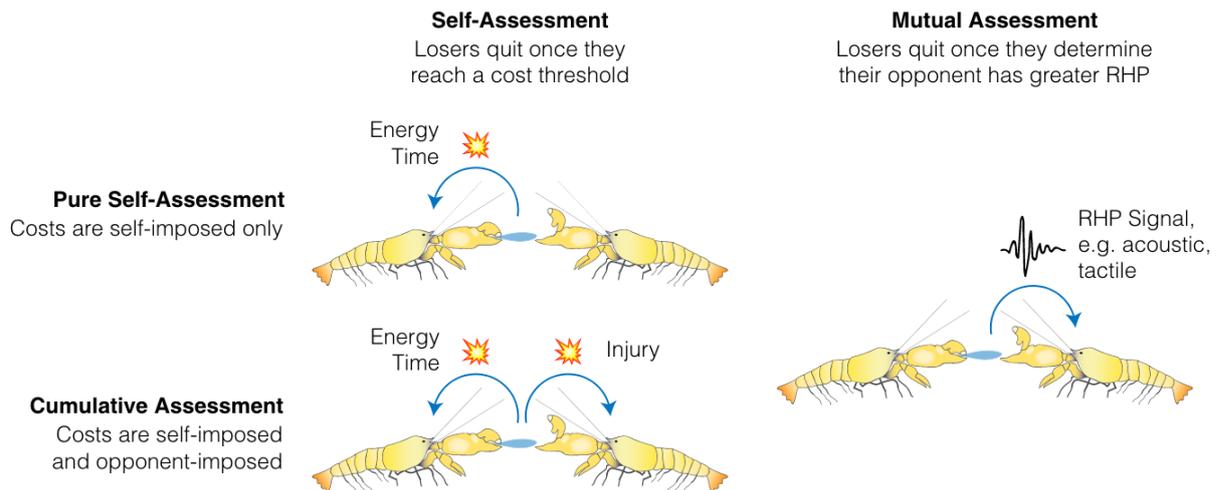


Figure 12 : Schéma représentant les différentes manières pour une crevette-pistolet d'évaluer la compétition avec les individus de son espèce ainsi que les coûts associés. Le self assesment (l'auto-évaluation) est utilisé par une crevette pour se défendre ou pour avertir son adversaire, ceci coûte seulement à la crevette qui produit le claquement. Le cumulative assesment (évaluation cumulée) impose des coûts pour la crevette qui produit le jet d'eau et pour la crevette qui reçoit. Le mutual assesment (évaluation mutuelle) permet aux crevettes de déterminer les capacités de combat de leur adversaire et de décider ou non de poursuivre le combat. Le coût peut être du temps, de l'énergie ou des blessures. Le RHP (ressource holding potential) est une mesure des capacités de combat d'une crevette et une mesure des chances d'une crevette de remporter les ressources par rapport à l'autre (Dinh et Patek 2023; 2023).

la crevette receveuse face à l'attaque de son adversaire. Les scientifiques ont également observé que dans la plupart des cas, la crevette receveuse répondait au jet d'eau en s'approchant de la crevette l'ayant produit (Schmitz et Herberholz 1998). C'est pour cela que les scientifiques pensent que ce jet d'eau est analysé par la pince de la crevette receveuse et que ceci influencerait son comportement lors d'un combat avec une autre crevette (Herberholz et Schmitz 1998).

Les crevettes-pistolet peuvent aussi utiliser le jet d'eau produit par le claquement de leur pince pour se protéger face à des prédateurs ou d'autres animaux marins. Il a été démontré que le jet formé par la pince des crevettes pouvait assommer et même tuer des petites proies (MacGinitie cité dans Herberholz et Schmitz 2001). Ceci est rendu possible seulement quand la crevette claque sa pince très près de sa proie, à une distance d'environ 0,3 cm (Herberholz et Schmitz 2001; Versluis et al. 2000)

3.3 – ASSOCIATION AVEC D'AUTRES ESPECES

Comme vu précédemment, les crevettes-pistolet sont des crustacés agressifs qui interagissent le plus souvent avec des individus de leur espèce. Dans la majorité des cas, ces interactions sont mises en place pour protéger l'environnement de la crevette. Cependant, certaines espèces d'Alpheidae ont développé des associations mutualistes et même des symbioses avec d'autres espèces (Karplus et Thompson 2011; Anker, Hurt, et Knowlton 2007). Le mutualisme reflète une association durable entre 2 espèces qui est bénéfique aux deux alors que la symbiose est un cas particulier de relation mutualiste ou les individus ne peuvent pas vivre seuls.

La crevette-pistolet est connu pour être associée avec différentes espèces comme : les gobies (Karplus et Thompson 2011), les anémones de mer (Hurt et al. 2021) ou encore les vers (Anker, Hurt, et Knowlton 2007).

Une des associations les plus étudiées est celle entre les Alpheidae et de nombreuses espèces de gobie. Cette relation est de type mutualiste. La crevette offre un terrier au gobie tandis que ce dernier l'avertit de l'arrivée de prédateurs (Karplus et Thompson 2011). Le gobie avertit la crevette grâce à une alarme tactile (Yanagisawa, s. d.). De fait, quand la crevette est hors du terrier, elle garde contact avec le gobie à l'aide de ces antennes, ainsi quand un prédateur approche, le gobie bouge, ce qui envoie une sorte de signal à la crevette lui incitant à rentrer dans le terrier (Yanagisawa, s. d.). Cette association permet donc au gobie d'avoir un lieu pour se cacher et à la crevette d'être prévenu quand un prédateur s'approche.

4- L'EVOLUTION DES CREVETTES-PISTOLET

Les crevettes-pistolet appartiennent la plupart au genre *Alpheus* ou *Synalpheus*. Ces genres sont très divers, que ce soit au niveau de la morphologie de leur pince, de l'environnement dans lequel elles vivent ou de leur mode de vie. C'est pour ces raisons que ces genres ont fait l'objet d'études phylogénétique pour essayer de comprendre l'évolution structurelle, comportementale et écologique des crevettes pistolet (Hyžný et al. 2017). Ces phylogénies permettent aussi de connaître les relations ces différents genres et de comprendre les facteurs qui sont à l'origine de cette évolution et de cette diversification (Hurt et al. 2021; Anker et al. 2006).

4.1 – PHYLOGENIE DES ALPHEUS ET SYNALPHEUS

Tout d'abord, Coutière (Coutière cité dans Hurt et al. 2021) a séparé le genre *Alpheus* en 7 groupes d'espèces informels sur la base de la morphologie de leur pince et de leur région rostro-orbital. En 2001, une nouvelle phylogénie basée sur des séquences de gènes nucléaires et mitochondriaux a révélé que certains groupes

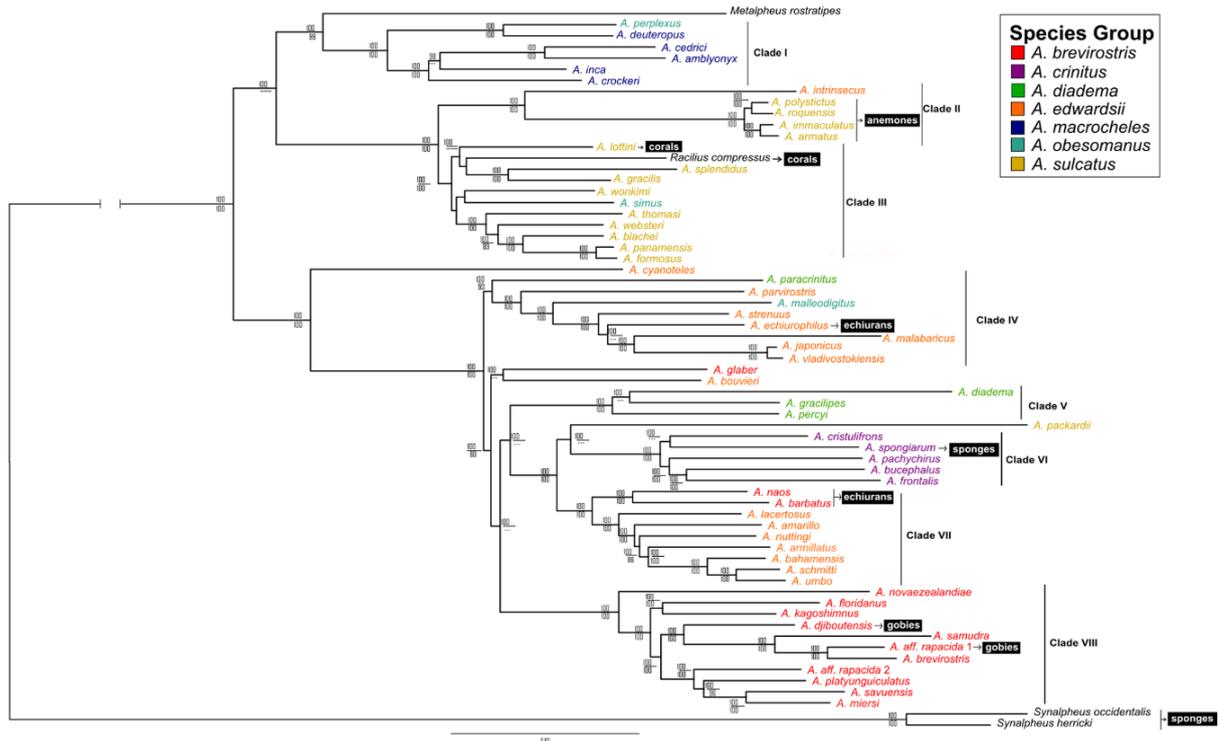


Figure 13 : Arbre phylogénétique des *Alpheus* réalisé à l'aide d'une méthode Bayésienne. Les différentes couleurs correspondent aux groupes d'espèces définis par Coutière. Les probabilités autour des nœuds correspondent aux probabilités postérieures et au bootstrap. Et les rectangles noirs correspondent aux symbioses d'*Alpheus* avec d'autres espèces d'animaux marins. Cet arbre regroupe les espèces en différents clades et permet de déterminer si les groupes anciennement définis par Coutière sont monophylétiques. Seul 2 groupes d'espèce semble monophylétique : *A. macrocheles* et *A. crinitus* (Hurt et al. 2021).

formés par Coutière étaient paraphylétiques, ceci a ensuite été vérifié par une phylogénie plus récente (figure 13) (Hurt et al. 2021). Cette phylogénie datant de 2001 (Williams et al. 2001) a également démontré que le genre *Alpheus* renfermait 3 clades distincts, remettant en question la phylogénie de ce genre. En outre, le clade I défini par Williams et al (Williams et al. 2001) correspond au clade IV à VIII de la figure 13 (Hurt et al. 2021). Les clades II et III défini par Williams et al correspondait majoritairement aux individus des groupes *A. macrocheles* et *A. sulcatus*, ainsi, ils correspondent respectivement au clade I et au clade II et III de la figure 13.

Ainsi, les phylogénies réalisées par Williams et al et par Hurt et al semblent s'accorder sur le fait que les groupes *A. macrocheles* et *A. sulcatus* sont des groupes frères et que les groupes *A. edwardsii* et *A. sulcatus* sont des groupes polyphylétiques (Hurt et al. 2021; Williams et al. 2001). Ces découvertes pourraient suggérer que les caractéristiques écologiques et la

morphologie de la pince des espèces du genre *Alpheus* auraient évolué indépendamment au cours du temps au sein de ces différents clades (Williams et al. 2001). Cependant, il est important de noter que dans l'étude de Williams et al, seules les espèces du Pacifique Est ont été analysées, omettant les autres, ce qui rend la phylogénie un peu biaisée (Anker et al. 2006). Selon Anker et al, les *Alpheus* seraient en vérité paraphylétiques, car ils renfermeraient également les membres appartenant au genre *Metalpheus*, *Promagnathus* et *Racilius* (Anker et al. 2006). En effet, les espèces appartenant à ces genres actuellement, n'ont pas été classés comme des membres d'*Alpheus* en raison de quelques différences morphologiques, mais ils dériveraient tout de même d'*Alpheus* (Anker et al. 2006; Hurt et al. 2021)

Coutière a également séparé le genre *Synalpheus* en 6 groupes d'espèces informels, cependant seulement 3 de ces groupes se sont révélés

monophylétiques (Hultgren, Hurt, et Anker 2014).

4.2 – EVOLUTION DE LA PINCE

Comme vu précédemment, les crevettes du genre *Alpheus* et *Synalpheus* possèdent une pince spécialisée largement utilisée dans la communication, la capture de proie ou encore la défense. Les crevettes-pistolet sont les seuls crustacés connus à ce jour pour posséder une telle pince, c'est pour cela qu'elle serait considérée comme une innovation morphologique (Anker et al. 2006).

Pour certains chercheurs, cette innovation serait apparue une seule fois chez les Alpheidae puis aurait évolué différemment au sein du genre *Alpheus* et *Synalpheus* (Anker et al. 2006). À l'instar, d'autres chercheurs soutiennent plutôt l'hypothèse d'une origine multiple et indépendante chez les *Alpheus* et *Synalpheus* (Hyžný et al. 2017).

Selon certains scientifiques et grâce à l'étude des fossiles, ils ont pu estimer que la pince claquante serait apparue il y a plus de 25 millions d'années en raison de la découverte et de la datation d'un fossile de pince datant de cette période (Hyžný et al. 2017).

Cependant, la pince claquante n'a pas toujours été aussi efficace qu'aujourd'hui. Comme démontré par Kaji et al (Kaji et al. 2018), les articulations de la pince ont évolué au cours du temps passant d'une articulation à pivot à une articulation d'armement (*figure 14*) permettant des mouvements avec une plus grande amplitude (S. N. Patek et Longo 2018).

Il est important de noter que les différences entre les types d'articulation ne sont pas tout le temps flagrantes et que certaines articulations semblent ambiguës en possédant des caractéristiques propres à plusieurs types d'articulation (Kaji et al. 2018). Ceci signifie que la transition entre les différents types d'articulations aurait été continue au cours du temps (Kaji et al. 2018). Ce sont les modifications au niveau de l'articulation et des muscles de la pince qui ont

permis à la crevette-pistolet de pouvoir réaliser le phénomène de cavitation (Kaji et al. 2018) et ainsi s'en servir dans différentes situations. Les crevettes-pistolet capables de réaliser le phénomène de cavitation sont en général munis d'une articulation de type articulation coulissante d'armement ou de type articulation à pivot d'armement, car elles permettent une fermeture de la pince beaucoup plus rapide (Kaji et al. 2018).

Une étude a révélé que la famille des Alpheidae n'était pas la seule à réaliser le phénomène de cavitation et que la pince claquante était également présente chez les Palaemonidae (*figure 15*), une famille appartenant également au Caridea (Kaji et al. 2018). Chez les Palaemonidae la pince claquante se trouve au niveau du 2^{ème} péréiopode contrairement au Alpheidae où elle se trouve sur le 1^{er} (Anker et al. 2006). Cependant, l'efficacité du claquement semble être différente entre ces deux familles (Kaji et al. 2018).

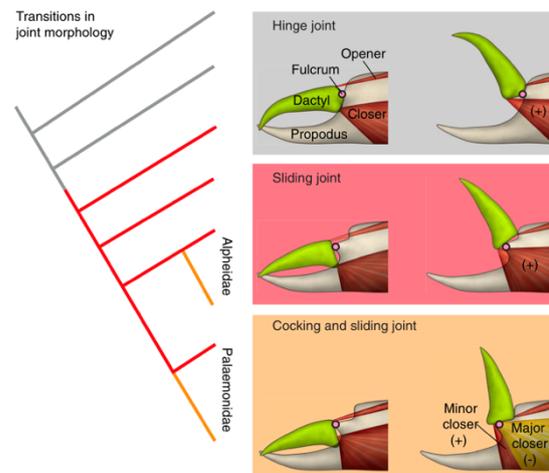


Figure 14 : Arbre reflétant l'évolution des articulations de la pince claquante de la crevette pistolet au cours du temps au sein des crustacés. En gris, l'articulation à pivot (hinge joint) qui permet la rotation du dactyle autour du fulcrum. En rouge, l'articulation coulissante (slip joint) qui est arrivée plus tard au cours de l'évolution et qui permet une plus grande amplitude de rotation. Puis, en orange, l'articulation à pivot d'armement (cocking pivot joint) ou l'articulation coulissante d'armement (cocking slip joint) qui permet une rotation encore plus grande avec un closer muscle contractile qui permet un stockage d'énergie et ainsi un mouvement très rapide quand il se contracte. Cette articulation serait apparue indépendamment chez les Alpheidae et chez les Palaemonidae (Patek et Longo 2018).

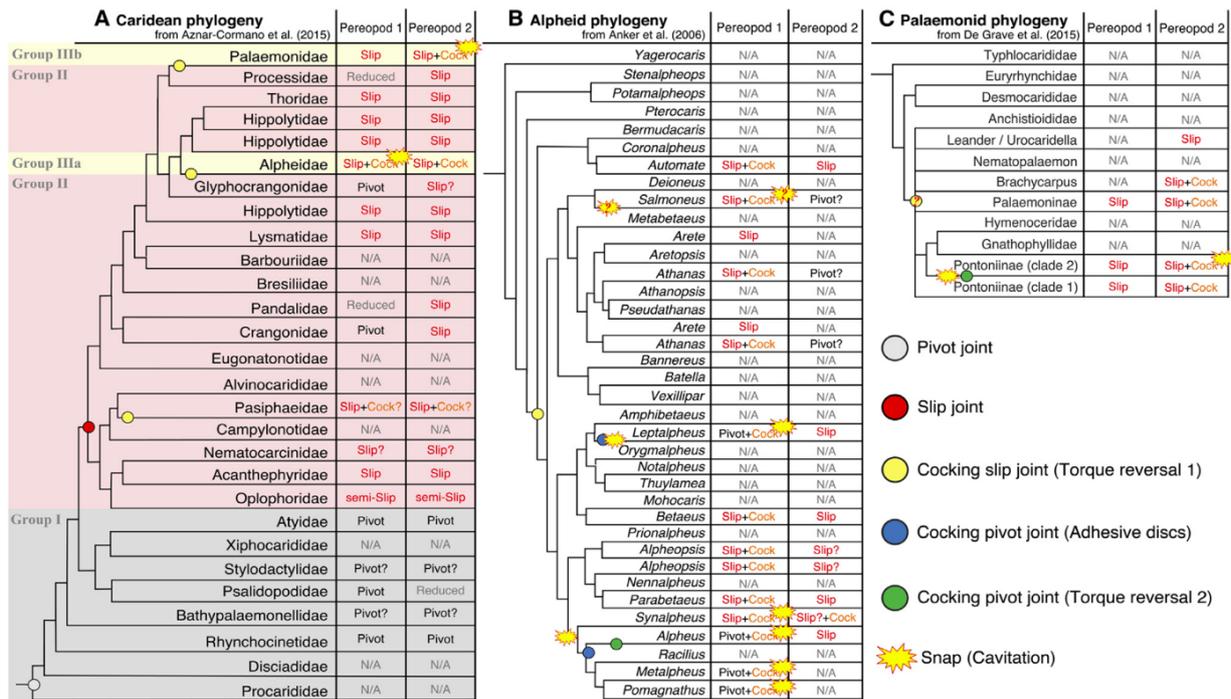


Figure 15 : Arbre phylogénétique des Caridea, des Alpheidea et des Palaemonidea. a) Cet arbre montre les types d'articulations de la pince chez différentes familles des Caridea. Les étoiles jaunes correspondent aux familles et genres qui réalisent la cavitation. Au sein des Caridea, seules les Alpheidea et les Palaemonidea sont capables de réaliser le phénomène de cavitation. B) Cet arbre dévoile les genres au sein des Alpheidea qui sont capables de réaliser le phénomène de cavitation et parmi eux se retrouve les Alpheus et les Synalphopeus. Leurs articulations sont le plus souvent du type articulation à pivot d'armement. C) Une autre famille de crustacé semble pratiquer la cavitation, ce sont les Palaemonidea et plus précisément le genre Pontoniinae (Kaji et al. 2018).

4.3- ADAPTATIONS

Il est nécessaire pour la crevette-pistolet de s'adapter à son environnement afin d'avoir une pince la plus efficace possible.

Une des adaptations mises en place par la crevette-pistolet est la régénération de sa pince claquante. En effet, la crevette peut voir sa pince claquante endommagée ou même la perdre, c'est pour cela que son autre pince a la faculté de se transformer en une nouvelle pince claquante (Read et Govind 1998). Ceci signifie qu'une pince claquante intacte peut inhiber la transformation de l'autre pince (Read et Govind 1998). Cette transformation semble facilitée par l'innervation et les muscles qui sont semblables entre les deux pinces. Les chercheurs ont également démontré que si le dactyle de la pince en cours de transformation était coupé, alors l'autre pince se régénère en pince claquante (Read et Govind 1998). Ceci suggère que le dactyle est une structure importante de la pince

claquante, car il permet l'inhibition de la transformation de la plus petite pince en une pince claquante.

Une autre adaptation de la pince de la crevette-pistolet est le décalage angulaire. Comme vu précédemment (cf partie 2.3), le composant du bout de la pince claquante est fragile et ne supporte pas trop de contact physique (Amini et al. 2018). La pince de la crevette a ainsi évolué de manière à éviter tout contact physique lors du claquement de la pince. En effet, entre le dactyle et le propus, il existe un décalage angulaire (figure 16) qui empêche tout contact physique entre ces structures pour éviter d'endommager la pince de la crevette-pistolet lors du claquement (Amini et al. 2018).

Les crevettes-pistolet sont capables de réaliser des ondes de chocs tellement forte qu'elles peuvent tuer de petites proies (MacGinitie cité dans Herberholz et Schmitz 2001). Cependant, les crevettes sont également sujettes à ces ondes

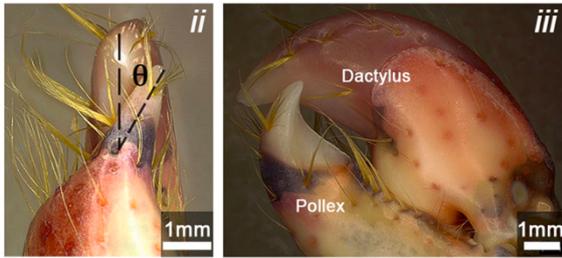


Figure 16 : Photographie du décalage angulaire (θ) entre le dactyle et le propus. Ce décalage permet à ces deux structures de ne pas s'entrechoquer lors de la fermeture de la pince claquante (Amini et al. 2018).

quand elles claquent leur pince, ce qui à long terme peut provoquer des traumatismes (Kingston et al. 2022). Les effets de ces ondes sur les tissus neuraux peuvent être divers et peuvent provoquer des traumatismes comme une désorientation et une perte de coordination motrice (Kingston et al. 2022). Pour parer à ce problème, une autre adaptation, comme des structures de protection ont évolué chez la crevette pistolet. Parmi ces structures se retrouve les « orbital hoods » (figure 17) ou autrement dit des capots orbitaux qui sont des extensions de leur carapace qui recouvrent leurs yeux (Kingston et al. 2021) et qui semble protéger leur crâne des ondes de chocs (Kingston et al. 2022). Les crevettes dépourvues ou avec des capots orbitaux endommagés sont plus exposées à ces ondes et ont souvent plus de difficultés à trouver leur terrier ou à se déplacer, contrairement aux crevettes possédant avec des capots orbitaux intacts (Kingston et al. 2022).

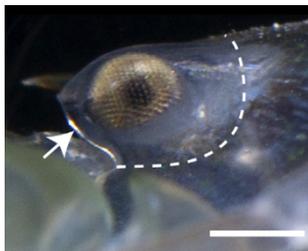


Figure 17 : Photographie d'un capot orbital d'*Alpheus heterochaelis*. Cette structure permet à la crevette de se protéger face aux ondes de chocs produites lors du claquement de sa pince. L'échelle mesure 1 mm (Kingston et al. 2022).

5- CONCLUSION

Tout au long de cette monographie, différents aspects de la pince spécialisée de la crevette-pistolet ont été parcourus. Cette pince claquante possède une morphologie particulière qui permet à la crevette de réaliser le phénomène de cavitation. En effet, son articulation lui permet de fermer sa pince si rapidement que le *plunger* sert de piston, et déplace l'eau contenue dans la *matching socket* hors de la pince.

Dans ce travail, le phénomène de la cavitation a été résumé malgré quelques désaccords entre les scientifiques et encore certaines zones d'ombre. Cependant, la plupart sont en accord avec le fait que le *plunger* exerce une force sur l'eau et permet la production d'un jet d'eau à grande vitesse, qui, provoquera une dépressurisation et par la suite la formation d'une bulle de cavitation. Ensuite, cette structure de cavitation implose puis restitue son énergie de différentes manières, notamment sous la forme d'onde de chocs, d'onde sonores et de sonoluminescence, et c'est ceci qui sera utilisé par la crevette-pistolet pour communiquer ou se défendre.

C'est l'articulation de la pince claquante qui permet à la crevette-pistolet de réaliser la cavitation. Il existe différents types d'articulation qui ont évolué au cours du temps, passant d'une articulation à pivot simple à une articulation à pivot d'armement lui permettant d'avoir une grande amplitude au niveau de son dactyle, et également de stocker de l'énergie dans son *closer muscle*, lui permettant d'exercer plus de force lors de la fermeture de la pince. Le stockage de l'énergie par le *closer muscle* est néanmoins un sujet peu connu et peu compris à ce jour qui nécessite davantage d'études.

La pince claquante de la crevette-pistolet lui permet ainsi de produire différents signaux comme : les signaux visuels, chimiques, acoustiques et hydrodynamiques. Ces signaux lui permettent de communiquer avec ces congénères, mais lui permettent aussi de se défendre face à des prédateurs. Les signaux visuels et hydrodynamique sont également

utilisés par la crevette-pistolet pour évaluer son adversaire et ainsi savoir si elle a des chances de remporter le combat et ainsi si elle doit le poursuivre ou non.

Un aspect qui n'a pas été abordé dans cette monographie est la réalisation de la cavitation par d'autres animaux marins et notamment la crevette mante. En effet, cette crevette possède deux appendices en forme de marteau qu'elle utilise avec une tant de force que cela lui permet de briser ses proies (S. Patek 2015). De plus, ces appendices se déplacent si rapidement qu'ils permettent la réalisation du phénomène de cavitation (Koukouvinis, Bruecker, et Gavaises 2017). Cependant, cette cavitation semble être un effet secondaire de l'utilisation de ces appendices, c'est pour cela que la crevette mante ne semble pas utilisée de façon consciente la cavitation contrairement à la crevette-pistolet (Koukouvinis, Bruecker, et Gavaises 2017).

La crevette-pistolet est un modèle pour différents domaines de la biologie et notamment la phylogénie. En effet, ce crustacé est utilisé pour l'étude des facteurs qui agissent sur la spéciation, mais également l'évolution des adaptations morphologiques et des associations symbiotiques avec d'autres espèces (Hurt et al. 2021). La crevette-pistolet pourrait également devenir un modèle pour l'ingénierie. Comme vu précédemment, elle possède des capots orbitaux qui lui permettent de protéger ses tissus neuraux des traumatismes liés aux ondes de chocs produites lors du claquement de sa pince. Une étude plus approfondie de ces structures pourrait permettre la fabrication de casque pouvant protéger les cerveaux humains des traumatismes liés aux ondes de chocs (Kingston et al. 2021)

En somme, la crevette-pistolet est un crustacé fascinant qui de sa petite taille peut produire des sons allant jusqu'à 210 dB et peut assommer des proies à distance à l'aide de sa pince claquante. C'est pour cela qu'elle mériterait davantage d'études approfondies dans divers domaines.

BIBLIOGRAPHIE :

- Amini, Shahrouz, Maryam Tadayon, J. Q. Isaiah Chua, et Ali Miserez. 2018. « Multi-Scale Structural Design and Biomechanics of the Pistol Shrimp Snapper Claw ». *Acta Biomaterialia* 73 (juin)
- Anker, Arthur, Shane T. Ahyong, Pierre Y. Noel, et A. Richard Palmer. 2006. « Morphological Phylogeny of Alpheid Shrimps: Parallel Preadaptation and the Origin of a Key Morphological Innovation, the Snapping Claw ». *Evolution* 60 (12)
- Anker, Arthur, Carla Hurt, et Nancy Knowlton. 2007. « Three Transisthmian Snapping Shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae: Alpheus) Associated with Innkeeper Worms (Echiura: Thalassematidae) in Panama ». *Zootaxa* 1626 (1)
- Au, Whitlow W. L., et Kiara Banks. 1998. « The Acoustics of the Snapping Shrimp *Synalpheus Parneomeris* in Kaneohe Bay ». *The Journal of the Acoustical Society of America* 103 (1)
- Bohnenstiehl, DelWayne R., Ashlee Lillis, et David B. Eggleston. 2016. « The Curious Acoustic Behavior of Estuarine Snapping Shrimp: Temporal Patterns of Snapping Shrimp Sound in Sub-Tidal Oyster Reef Habitat ». *PLOS ONE* 11 (1)
- Brennen, Christopher E. 1995. *Cavitation and Bubble Dynamics*. Oxford Engineering Science Series 44. New York: Oxford University Press.
- Dinh, Jason P., et S. N. Patek. 2023. « Weapon Performance and Contest Assessment Strategies of the Cavitating Snaps in Snapping Shrimp ». *Functional Ecology* 37 (2)
- Dinh, Jason P., et Craig Radford. 2021. « Acoustic Particle Motion Detection in the Snapping Shrimp (*Alpheus Richardsonsii*) ». *Journal of Comparative Physiology A* 207 (5)
- Everest, F Alton, Robert W Young, et Martin W Johnson. s. d. « Acoustical Characteristics of Noise Produced by Snapping Shrimp ».
- Franc, Jean-Pierre, et Jean-Marie Michel. 2006. *Fundamentals of Cavitation*. Springer Science & Business Media.
- Gaitan, D. Felipe, Lawrence A. Crum, Charles C. Church, et Ronald A. Roy. 1992. « Sonoluminescence and bubble dynamics for a single, stable, cavitation bubble ». *The Journal of the Acoustical Society of America* 91 (6)
- Herberholz, Jens, et Barbara Schmitz. 1998. « Role of Mechanosensory Stimuli in Intraspecific Agonistic Encounters of the Snapping Shrimp (*Alpheus heterochaelis*) ». *Biological Bulletin* 195 (2)

- . 2001. « Signaling via Water Currents in Behavioral Interactions of Snapping Shrimp (*Alpheus heterochaelis*) ». *The Biological Bulletin* 201 (1)
- Hess, David, Christoph Brücker, Franziska Hegner, Alexander Balmert, et Horst Bleckmann. 2013. « Vortex Formation with a Snapping Shrimp Claw ». Édité par Tom Waigh. *PLoS ONE* 8 (11)
- Hughes, Melissa. 1996a. « Size Assessment via a Visual Signal in Snapping Shrimp ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38 (1)
- . 1996b. « The Function of Concurrent Signals: Visual and Chemical Communication in Snapping Shrimp ». *Animal Behaviour* 52 (2)
- Hultgren, Kristin M., Carla Hurt, et Arthur Anker. 2014. « Phylogenetic Relationships within the Snapping Shrimp Genus *Synalpheus* (Decapoda: Alpheidae) ». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 77 (août)
- Hurt, Carla, Kristin Hultgren, Arthur Anker, Alan R. Lemmon, Emily Moriarty Lemmon, et Heather Bracken-Grissom. 2021. « First Worldwide Molecular Phylogeny of the Morphologically and Ecologically Hyperdiversified Snapping Shrimp Genus *Alpheus* (Malacostraca: Decapoda) ». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 158 (mai)
- Kaji, Tomonari, Arthur Anker, Christian S. Wirkner, et A. Richard Palmer. 2018. « Parallel Saltational Evolution of Ultrafast Movements in Snapping Shrimp Claws ». *Current Biology* 28 (1)
- Karplus, Ilan, et Andrew Thompson. 2011. « The Partnership between Gobiid Fishes and Burrowing Alpheid Shrimps ». In *The Biology of Gobies*, 559-607. <https://doi.org/10.1201/b11397-29>.
- Kingston, Alexandra C.N., Daniel R. Chappell, Loann Koch, Sönke Johnsen, et Daniel I. Speiser. 2021. « The Orbital Hoods of Snapping Shrimp Have Surface Features That May Represent Tradeoffs between Vision and Protection ». *Arthropod Structure & Development* 61 (mars)
- Kingston, Alexandra C.N., Sarah A. Woodin, David S. Wethey, et Daniel I. Speiser. 2022. « Snapping Shrimp Have Helmets That Protect Their Brains by Dampening Shock Waves ». *Current Biology* 32 (16)
- Knowlton, Nancy. 1980. « SEXUAL SELECTION AND DIMORPHISM IN TWO DEMES OF A SYMBIOTIC, PAIR-BONDING SNAPPING SHRIMP ». *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 34 (1)
- Knowlton, Nancy, et Brian D. Keller. 1982. « Symmetric Fights as a Measure of Escalation Potential in a Symbiotic, Territorial Snapping Shrimp ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10 (4)
- Knowlton, Robert E., et James M. Moulton. 1963. « Sound production in the snapping shrimps *alpheus* (crangon) and *synalpheus* ». *The Biological Bulletin* 125 (2)
- Koukouvini, Phoevos, Christoph Bruecker, et Manolis Gavaises. 2017. « Unveiling the Physical Mechanism behind Pistol Shrimp Cavitation ». *Scientific Reports* 7 (1)
- Lee, Dae Hyeok, Jee Woong Choi, Sungwon Shin, et H. C. Song. 2021. « Temporal Variability in Acoustic Behavior of Snapping Shrimp in the East China Sea and Its Correlation With Ocean Environments ». *Frontiers in Marine Science* 8.
- Lohse, Detlef, Barbara Schmitz, et Michel Versluis. 2001. « Snapping Shrimp Make Flashing Bubbles ». *Nature* 413 (6855)
- Luigi Bonacina. s. d. *Extrait du cours de physique générale du semestre d'automne de l'ère année du bachelors en Biologie (UNIGE)*.
- McNamara, William B., Yuri T. Didenko, et Kenneth S. Suslick. 1999. « Sonoluminescence temperatures during multi-bubble cavitation ». *Nature* 401 (6755)
- Nolan, Bonnie, et Michael Salmon. 1970. « The behavior and ecology of snapping shrimp (Crustacea: *Alpheus heterochaelis* and *Alpheus normanni*) » 2 (janvier)
- Patek, S. 2015. « The Most Powerful Movements in Biology ». *American Scientist* 103 (5)
- Patek, S.N., et Sarah J. Longo. 2018. « Evolutionary Biomechanics: The Pathway to Power in Snapping Shrimp ». *Current Biology* 28 (3)
- Read, Arthur, et C. Govind. 1998. « Claw Transformation and Regeneration in Adult Snapping Shrimp: Test of the Inhibition Hypothesis for Maintaining Bilateral Asymmetry ». *Reference: Bid. Bull. May* 193 (janvier)
- Schmitz, Barbara, et Jens Herberholz. 1998. « Snapping Behaviour in Intraspecific Agonistic Encounters in the Snapping Shrimp (*Alpheus Heterochaelis*) ». *Journal of Biosciences* 23 (5)
- Song, Zhongchang, Wenzhan Ou, Yingnan Su, Hongquan Li, Wenxin Fan, Shengyao Sun, Teng Wang, Xiaohui Xu, et Yu Zhang. 2023. « Sounds of Snapping Shrimp (Alpheidae) as Important Input to the Soundscape in the Southeast China Coastal Sea ». *Frontiers in Marine Science* 10 (janvier)
- Song, Zhongchang, Andria K. Salas, Eric W. Montie, Alison Laferriere, Yu Zhang, et T. Aran Mooney. 2021. « Sound Pressure and Particle Motion Components of the Snaps Produced by Two Snapping Shrimp Species

- (Alpheus Heterochaelis and Alpheus Angulosus) ». *The Journal of the Acoustical Society of America* 150 (5)
- Versluis, Michel, Barbara Schmitz, Anna von der Heydt, et Detlef Lohse. 2000. « How Snapping Shrimp Snap: Through Cavitating Bubbles ». *Science* 289 (5487)
- Williams, S. T, N Knowlton, L. A Weigt, et J. A Jara. 2001. « Evidence for Three Major Clades within the Snapping Shrimp Genus Alpheus Inferred from Nuclear and Mitochondrial Gene Sequence Data ». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20 (3)
- Yanagisawa, Yasunobu. s. d. « STUDIES ON THE INTERSPECIFIC RELATIONSHIP BETWEEN GOBDD FISH AND SNAPPING SHRIMP LI. LIFE HISTORY AND PAIR FORMATION OF SNAPPING SHRIMP ALPHEUS BELLULUS1> ».
- Yang, Yuliang, Shimu Qin, Changchun Di, Junqi Qin, Dalin Wu, et Jianxin Zhao. 2020. « Research on Claw Motion Characteristics and Cavitation Bubbles of Snapping Shrimp ». *Applied Bionics and Biomechanics* 2020 (septembre)