



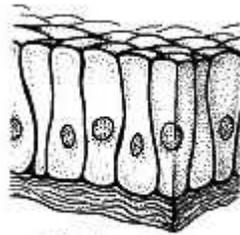
Génétique de la Variation de la Couleur du Corps des Escargots terrestres *Helix aspersa*.

J. MATEO

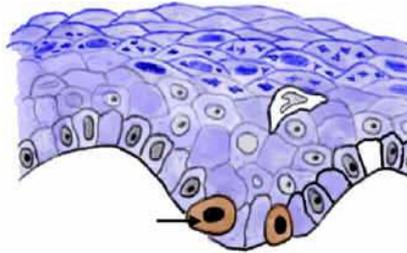
Remerciements à **Olivier Gireaud** et à **Christophe Gouget** pour leur soutien et leurs photos.

Introduction et généralités

Pour *Helix pomatia* : La surface du corps est recouverte d'un épithélium simple couche en colonnes prismatiques ou cylindriques : plus hautes que larges équipées de cils et microvillosités (ces dernières ont été également confirmé au microscope électronique). Ce genre d'épithélium est généralement impliqué dans la sécrétion active et / ou l'absorption de matériaux à travers la couche cellulaire unique, ou (si ciliées) dans le mouvement le long de la surface.



Simple columnar

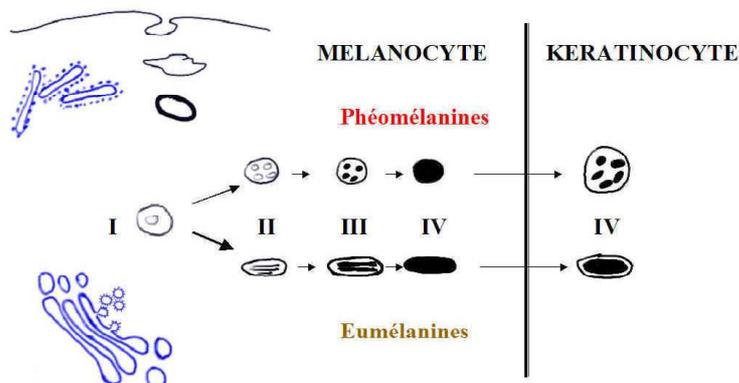


Les **mélanocytes** constituent le deuxième grand ensemble cellulaire de l'épiderme et colonisent secondairement l'épiderme d'abord formé par les kératinocytes.

La fonction des mélanocytes est la synthèse des mélanines: phéomélanines et eumélanines, dans des organites spécialisés, les mélanosomes qui sont ensuite transférés aux kératinocytes.

La perte de cette fonction par les mélanocytes aboutit à des pathologies, dénommées « albinismes ».

Maturation des mélanosomes



Quatre stades de maturation sont décrits aussi bien pour les mélanosomes à eumélanines que pour les mélanosomes à phéomélanines. Les *stades I et II* correspondent à la synthèse de l'organite qui contient la tyrosinase non active, le *stade III* à la synthèse des mélanines après activation de la tyrosinase, alors qu'*au stade IV* la tyrosinase n'est plus active.



Les Pigments

Le Pigment en biologie est une molécule qui réfléchit et / ou transmet la lumière visible. Il existe des pigments chez les végétaux comme chez les animaux. La coloration d'un pigment dépend de son absorption sélective de certaines longueurs d'onde et de la réflexion d'autres longueurs d'onde. Les pigments sont classés en fonction de la présence ou de l'absence d'azote dans leur structure. Les pigments azotés sont les hémoglobines, les chlorophylles, les pigments biliaires et les mélanines, largement répandus chez de nombreuses espèces animales et responsables des variations de la coloration de la peau. Voisins des mélanines, on trouve les indigoïdes, dont le plus connu est l'indigo, un colorant végétal. La riboflavine, également connue sous le nom de vitamine B12, est un des nombreux pigments qui vont du jaune pâle au vert produits par un grand nombre de végétaux. Les pigments dépourvus d'azote sont les caroténoïdes, les flavonoïdes, les anthocyanes et les quinones.

Mélanine :

- Le principal facteur de variabilité dans la couleur est la quantité, la densité, et la répartition de la pigmentation de la mélanine,

- La mélanine est de couleur brun foncé / violet / noir qui est intensifiée par un dense compactage des granules de mélanine dans les cellules des couches supérieures de la peau.

On connaît deux principaux types de mélanine comportant chacun deux sous-groupes, et un type mineur moins connu :

- l'eumélanine noire ou brune
- la phaéomélanine rouge ou jaune

- Une mutation du gène de l'enzyme de la tyrosinase qui produit une protéine avec une réduction de fonctionnalité aboutissant à une réduction de la production de mélanine.

-- Dans les cas extrêmes, cela produit une forme génétique d'albinisme

Hémocyanine :

Pigment respiratoire des mollusques. L'hémocyanine est une protéine qui permet de fixer et de transporter l'Oxygène (O_2) à travers le corps. Composé de cuivre oxydé, l'hémocyanine donne au sang des gastéropodes une coloration bleue.

Le Carotène : pigment alimentaire qui peut, en quantité importante, donner une composante légèrement jaunâtre à la peau.

La Chlorophylle : pigment alimentaire, La chlorophylle absorbe toutes les couleurs sauf le vert, qu'elle renvoie. Nos yeux captent cette couleur et on dit que la chlorophylle est verte. Les colorations vertes des Invertébrés peuvent être dues à la présence de chlorophylle alimentaire, soit à des pigments spécifiques résultant d'une transformation de la chlorophylle.

Les pigments indicateurs de pH sont très courants chez les Invertébrés. Ils appartiennent aux classes les plus diverses (phénols, quinones, dérivés pyrroliques et autres).



Sur ce sujet, on aperçoit des nuances verdâtres (Chlorophylle , riboflavine ou Biliverdine ?).

Pigments biliaires. Les Invertébrés contiennent souvent la biliverdine ou des pigments analogues. C'est un pigment vert résultant de l'oxydation de la bilirubine, pigment rouge présent dans la bile.



Introduction :

Il semble qu'il y ait peu d'études et peu de connaissances sur le contrôle génétique de la variation de la couleur du corps des escargots, mais Williamson (cité dans Backeljau et al., 2001) a indiqué que la pigmentation est déterminée par trois loci, avec un allèle pour la mélanine noire et la mélanine brune (noir dominant), et un contrôle de la propagation de mélanine sur le corps adulte. Trois allèles ont été reconnus à ce dernier locus, un codant pour une répartition équilibrée (dominante), un autre qui limite la mélanine à la région médiodorsale, et le dernier (récessif aux deux autres) codant pour un corps blanc où la mélanine n'est apparente que dans les tentacules et la marge du pied.

Concernant les gènes de la coloration : quelque part dans l'ADN, il y a des séquences qui indiquent la manière dont les pigments doivent se traduire (par exemple une séquence est appelée «gène»). Ces gènes peuvent être constitués d'un seul morceau d'ADN, ou de plusieurs pièces qui dépendent les unes des autres. Ces gènes sont disponibles en deux exemplaires au moins (selon le code génétique qui est stocké dans les paires de chromosomes qui se compose essentiellement de proches séquences d'ADN identiques).

Le gène de la pigmentation :

Lorsque la couleur des pigments doit être apparente, la séquence d'ADN est lue (traduit en ARN) et traduite dans les pigments de couleur (-protéines).

À ce moment-là, plusieurs éléments peuvent se présenter de manières différentes :

- Le gène-code de la couleur des pigments peut être supprimé complètement ou partiellement.
- Le gène peut être inactif parce que les séquences de régulation sont absentes ou dysfonctionnelles.
- Le gène peut être partiellement altéré (modifications dans la séquence de l'ADN), résultant en une de traduction en protéines des pigments, partielle ou même absente.

Dans tous ces cas, le gène-couleur n'est pas fonctionnel et le pigment ne se révèle pas, du moins pas depuis cette copie d'ADN. Si l'autre copie d'ADN, est fonctionnelle, les pigments peuvent encore être révélés.

Dans ce cas, le gène inactif, non fonctionnel agit comme un gène récessif, alors que le gène fonctionnel agit en qualité de dominant. Dans la pratique, cela signifie que la copie du gène couleur active détermine si la couleur est traduite ou pas, de sorte que le gène inactif n'a, tout simplement, pas d'importance. Si les deux copies du gène ne sont pas fonctionnelles, la couleur ne s'exprime pas.

Si un escargot a deux copies d'un gène de couleur actifs, l'escargot est appelé **wildtype homozygotes** pour le gène couleur.

Si un escargot a deux copies non-actives d'un gène de couleur, l'escargot est appelé **homozygotes knock-out** pour le gène couleur.

Si un escargot a une copie de gène active et une copie non fonctionnelle, l'escargot est appelé à être hétérozygote pour ce gène couleur.

Il convient de souligner que cette explication est fondée sur une hypothèse, dans laquelle chaque couleur est traitée en fonction d'un seul gène récessif.

Les variations de couleur dans les escargots sont le résultat de mutations dans plusieurs gènes responsables de la pigmentation de la coquille et du corps.

Le corps de l'escargot a au moins l'un des principaux pigment noir qui détermine si le corps est sombre ou albinos (incolore). Néanmoins, il est souhaitable de noter que, même les escargots albinos ne sont pas complètement blancs : le corps contient encore une couleur jaune-verdâtre, principalement condensée en petites taches.

Les escargots qui ne manquent pas de pigments varient encore selon la quantité de pigments qu'ils possèdent. De nombreux gènes influencent l'expression de gènes uniques de sorte que l'intensité d'expression peut varier, même pour les traits normaux.



Hérédité de la couleur :

Si les deux parents ont au moins une copie non fonctionnelle du gène couleur, une partie de la progéniture peut recevoir à la fois le gène non fonctionnel du « père » et une copie non fonctionnelle de « la mère ». Dans ce cas le résultat sera une couleur particulière (homozygotes knock-out).

Si la progéniture reçoit, toutefois, au moins une copie fonctionnelle, les escargots ne perdent pas la couleur car elle peut encore être traduite à partir de la copie fonctionnelle.

Si au moins un des parents a deux exemplaires d'un gène de couleur fonctionnels, tous les descendants auront cette couleur, même si l'autre parent a deux copies non fonctionnelles de ce gène. La raison en est que chaque escargot est une copie de chaque parent et quand un des parents a deux exemplaires fonctionnels, la progéniture obtiendra toujours un gène fonctionnel, ce qui suffit à traduire la couleur. L'ensemble de la couche tégumentaire ainsi formée d'épithélium, de tissu conjonctif et de muscles, atteint souvent une épaisseur considérable et est excessivement polymorphe quant à son aspect extérieur; De là provient qu'avec un plan d'organisation assez uniforme, la configuration du corps des mollusques présente une telle diversité. Leur enveloppe générale du corps est différenciée en trois régions :

- a) antéro- dorsale ou céphalique
- b) postéro-dorsale ou palléale,
- c) ventrale ou pédieuse.

La coloration du corps

Elle semble liée au type d'habitat et non liée à la couleur de la coquille, ainsi qu'au nombre de bandes (A. J. CAIN AND OTHERS), pour certains auteurs, pour d'autres le gène en question est lié à celui de la couleur de la coquille.

Il est largement établi que la pigmentation du corps, démontre aussi les effets du milieu, une partie de la correspondance entre la couleur du corps et de l'ombrage du milieu signalé par Cain et Sheppard peuvent en être conséquence. La sélection climatique favorisant la couleur pâle du corps dans les aires chaudes et sombre dans des zones de basse température est probablement responsable de l'association avec le climat. On peut en déduire que les individus sombres seraient favorisés dans les endroits frais, car ils seraient plus efficaces à absorber le rayonnement solaire, tandis que les individus clairs reflètent plus, un plus grand avantage dans le sud (bien qu'aucun morphe n'est susceptible d'être actif durant des journées ensoleillées). Les couleurs foncées sont également caractéristiques de haute altitude, en corrélation avec des températures plus basses et l'humidité.

La majorité des escargots sont grisâtres, on peut cataloguer la pigmentation du corps en l'adaptant à une gamme de 10 teintes neutres du noir (0) au blanc (10) pour donner une mesure de base (de foncées à pâles).

Il y a de légères variations de teintes, parfois avec variantes depuis gris à brun-rougeâtre, brun ou jaune. par exemple de gris ardoise foncé, avec un mince trait plus clair sur la ligne médio-dorsale, à pâle jaune-crème, comme décrit par Murray (1963). Une différenciation de la couleur du corps de gris moyen à très pâle est aussi décrite.

La couleur du corps pâle est récessive à la couleur sombre. Celle-ci intervient dans plusieurs nuances qui sont multifactoriellement contrôlées.

Gris moyen dominant sur pâle. La couleur rougeâtre est récessive à jaunâtre.



Génétique de la couleur de la peau de l'escargot

On distingue environ 6 couleurs : noir, chocolat, cannelle, et bleu, lilas, faon. Or, en fait, au niveau moléculaire, il s'agit d'un seul et même pigment, la mélanine brune. Plusieurs phénomènes permettent de voir 6 couleurs là où il n'y a "que du noir".

Les mélanosomes, ces "sacs de pigment" sont repartis de manière plus ou moins homogène dans la peau. Le gène **D** de dilution engendre la formation d'amas qui modifient la diffraction de la lumière et donnent une teinte pastel. Le gène **B**, lui, agit sur la taille et la forme des granules ainsi que leur "concentration" en mélanine, ce qui influe notre perception de la couleur

Locus C (couleur)

Ici se trouve une série multiallélique composée au minimum de 4 allèles, soit, du plus dominant au plus récessif : **Cn** (noir); **cr** (crème); **cs** (sépia); **ca** (albinos),

Cn > cs > cr > ca

Locus B (black, brown)

Les granules d'eumélanine peuvent se présenter sous plusieurs formes. Arrondis, ils apparaissent bruns foncés ou noirs; ovales, ils apparaissent brun clair à très clair. Ces différences sont sous dépendance de trois allèles :

B (black, noir, seal, La couleur Seal, c'est le marron foncé) : dominant



b (brown ou brun, chocolat) : récessif par rapport à B.



b¹ (light brown ou brun clair, cannelle), récessif par rapport à B et b.



Pour que la couleur noire s'étende sur tout le corps, il faut qu'il possède le facteur **E** (comme extension). Dans la même série il existe le facteur **ep** (extension partielle, animal gris et noir) et **e** (pas d'extension, animal gris). **E** domine **ep** qui domine **e**.

Il lui faut aussi le facteur **B** (Black). L'autre facteur de cette série est le facteur **b** (havane ou chocolat). **B** domine **b**. On retrouve le facteur **b** chez tous les animaux éclaircis de la série noire, le beige par ex et de la série marron, le fauve, le crème,... car il éclaircit aussi la peau. Donc **B (b)** est un facteur important pour déterminer la pigmentation de la peau



DOMINANCE et RECESSIVITE

Si nous prenons un escargot au corps noir "pur" donc **BB** et un escargot havane **bb** et que nous les croisons, nous obtenons en première génération (F1). Et dans l'hypothèse de quatre bébés: Nous obtenons : **Bb, Bb, Bb, Bb**. Ils sont donc tous noirs.

En croisant deux de ces petits: **Bb + Bb**, nous obtenons en deuxième génération (F2): **BB, Bb, Bb, bb** 25% de **BB**, 50% de **Bb** et 25% de **bb** Donc 75% de noirs et 25% de havanes. Voir le tableau (Ce sont des probabilités!)

F2

	B	B
	b	b
B	B	B
b	B	b
B	B	bb
b	b	

Locus D (dilution)

Les granules de pigments peuvent être répartis dans la peau de deux façons, selon l'allèle présent au **locus D** :

D (non dilué) : Dominant. Les granules sont réparties uniformément, la couleur n'est pas éclaircie.

d (dilué) : Récessif. Les granules forment des agglomérats hétérogènes, la peau apparaît plus claire. Exemples : noir, chocolat, lilas (violet pâle), cannelle, roux, crème.

D = couleur complète, **d** = couleur diluée et **dl** = est létal en homozygosis.

Une série d'allèles multiples commande l'intensité de la pigmentation

L'ordre de dominance est : **D > d > dl**

Exemples :

D^G Grey dermal pigment **D^B** Brown dermal pigment **d^Y** Yellowish dermal pigment



d^R Reddish dermal pigment



A Albino



Apparemment non relationnés avec **C**, **B** ou **U** (Gènes de coloration de la coquille)

Locus I (inhibition)

I empêche la synthèse de la phaeomélanine, pigment jaune

Sous l'effet de **I**, une pigmentation uniformément unie acquiert une base blanche, tout en conservant la couleur d'origine. Permet l'apparition des couleurs **smoke**. Deux allèles sont possibles à ce locus :

I (inhibition) : dominant ; **i** (pas d'inhibition) : récessif.



Locus O (orange)

«O» est le gène responsable de la présence de pigment Orange, à la place de l'eumélanine. L'allèle dominant **O** du **locus O** transforme les eumélanines par des pigments roux et les phaeomélanines par des pigments oranges, et ce indépendamment des allèles du locus **B**. L'allèle **o** laisse apparaître la couleur définie par les allèles du locus **B**. Si les allèles **O** et **o** sont présents simultanément, la peau aura des plages de nuance rousse et d'autres de la nuance donnée par les allèles du **locus B**, ces plages étant réparties aléatoirement.

Locus W (white)

Il existe deux allèles à ce locus :

W : blanc --> Absence totale de pigments dans la peau : Les autres gènes de couleur ne peuvent s'exprimer.

w : non blanc --> Aucun effet, tous les gènes de couleur peuvent apparaître.

W est dominant sur **w** et masque toute autre couleur présente dans le patrimoine génétique.

Le gène E

Il règle le rapport des quantités de pigment noir et jaune

Présentation des allèles :

E : rapport classique (on pourrait dire que c'est l'allèle de base)

e : plus de jaune et moins de noir

Es ou **Ed** : plus de noir, moins de jaune (rare)

ef : plus de jaune et moins de noir

Dominance : **E** est dominant, **e** récessif.

Le gène G

Il gère l'intensité des couleurs jaune et noire.

Présentation des allèles :

G : c'est l'allèle de base

g : il dilue le noir en gris, et ôte presque complètement le pigment jaune

Dominance : **G** est dominant sur **g**.

D. et Le motif sepia



Ce motif est le résultat d'une atténuation de la pigmentation sur une partie du corps. Il est dû à l'action du gène du locus **C**. L'allèle dominant **C** n'atténue pas la pigmentation. L'allèle **cb** présent en double donne une robe sepia, dont la pigmentation est faiblement atténuée. La présence simultanée de l'allèle **cs** et de l'allèle **cb** donne une atténuation moyenne. Il existe un gène majeur, qui agit sur les couleurs diluées. Ce gène, "**Dm**", transforme le Bleu, le Lilas et le Faon, en Caramel, et le Crème en Abricot.



Divers motifs

Coloration Fox : dos noir et flancs gris ou dos chocolat et flancs crème. Flancs crème et dos sépia.



Havane ou Chocolat La couleur est d'un brun uniforme et soutenu : **D-** ; **b-** ou si dilué **DmxDmx** ; **D-** ; **b-**



Gris Unicolore La couleur est d'un gris pâle uniforme. **B-** ; **dd**



Gris smoke à reflet argenté. Au repos, l'escargot semble uni mais dès qu'il bouge, on perçoit la couleur argentée.



Chamois La tonalité d'ensemble peut varier du gris perle platiné au gris bleuté à reflet lilas ou brunâtre.



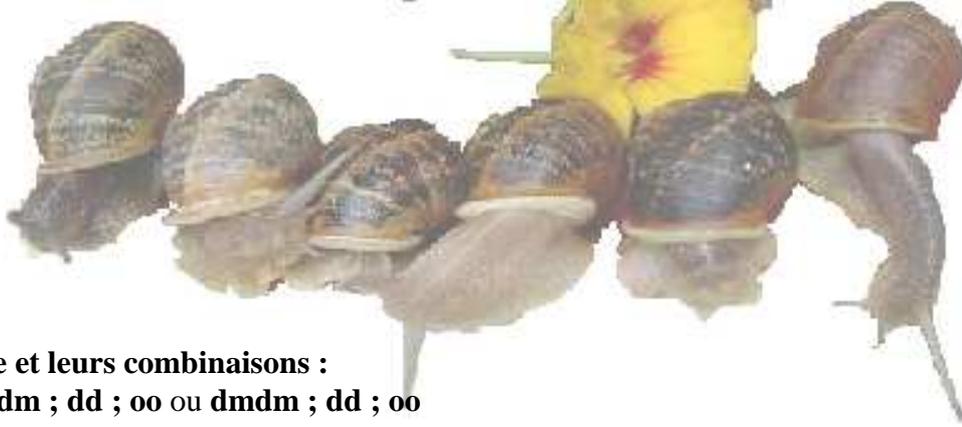
gris perle platiné

Bleu : gris-ardoise, issu d'une « dilution » du noir : **dmdm** ; **dd** ; **B-**



Lilas (Lilac) : c'est un beige rosé très pâle : **b-** ; **dd**





Roux, crème et leurs combinaisons :

Crème : dmdm ; dd ; oo ou dmdm ; dd ; oo



Cannelle (Cinnamon) : un brun-roux : blbl ; D- ou si dilué DmxDmx ; D- ; blbl



Faon (Fawn) : beige clair tirant sur le roux, dilution de la couleur cannelle : dmdm ; dd ; blbl



Abricot : Orange rosé doux : Dm- ; dd ; oo



Miel Les escargots qui n'ont pas le gène "E" ont la peau jaunâtre. Par conséquent, on obtient un éclaircissement global de la peau.



La coloration du manteau

Le manteau peut être de couleur noire ou de couleur claire. Si la coquille est translucide, il est souvent possible de voir la couleur du manteau au travers. Les variations dans la couleur du manteau sont connues pour être héritables.

Le manteau et le pied sombre, c'est normal. Dans cette espèce, il existe une énorme variabilité dans la couleur du pied et du manteau. On rencontre des jaune-vert, mais il y a aussi des exemplaires de couleur gris ou vert très foncé. Parfois même, avec le manteau légèrement orangé ... Apparemment non relationnés avec la couleur du corps.





Les divers motifs

Black : couleur du manteau noir intense (fréquent dans l'espèce *Helix aspersa maxima*)



(élevage de Mr Gireaud Olivier à St Jory, région Toulousaine).

Grizzled (gr) : couleur du manteau diluée, gris sombre mélangé à gris clair ou blanc



Lilas (Lilac) : c'est un beige rosé très pâle



Ici **lilas** avec nuances de vert pâle (élevage de Mr Gireaud Olivier à St Jory, région Toulousaine).

Fumé (SMK) : couleur du manteau diluée (ex: Smoky Cream, smoky Brown, smoky tones of Grey, etc..)

Smoky tones of Grey :



Ces deux dernières colorations ont été obtenues lors d'études sur l'hybridation entre *Helix aspersa aspersa* (manteau clair) et *Helix aspersa maxima* (manteau noir), dans l'élevage expérimental de Mr GOUGET Christophe en Nouvelle-Calédonie.

Taupe (tp) : manteau de nuances de gris avec une autre couleur (Taupe Gray, Pale Taupe, Rose Taupe, Mauve Taupe, Medium Taupe, Purple Taupe, Dark Taupe). Taupe est un terme vague, non scientifique qui peut être utilisé pour faire référence à presque tous les gris-brun, gris ou couleur chaude.



Mauve Taupe (élevage de Mr GIREAUD Olivier à St Jory, région Toulousaine).



Purple Taupe (élevage de Mr GOUGET Christophe héliciculteur en Nouvelle-Calédonie).



Green Taupe clair (élevage de Mr GIREAUD Olivier à St Jory, région Toulousaine).



Brownoid (brwd) manteau de couleur plus brun que brun,....on doit le nommer ainsi.



Golden (GDN) pigment jaune (phaéломélanine) dans le manteau.



Spécimen émanant d'autres techniques expérimentales dans l'élevage de Mr Gireaud Olivier à St Jory région Toulousaine.

Rimy (rmy) : manteau gris sombre, de suie.



(élevage de Mr GOUGET Christophe héliculteur en Nouvelle-Calédonie).

Sépia (seal) : variations de brunâtre.



Greige (ge) : couleur du manteau diluée sur une base de gris vers le beige.



Grey intense (GRI) : Gris intense produit une couche de dilution.



(élevage de Mr GOUGET Christophe héliculteur en Nouvelle-Calédonie).

Ocre (OCH) : pigmentation du jaune au brun.



Crème pigmentation marron atténuée.



parfois crème très pâle quasiment blanc, comme ce spécimen



Références :

Climatique selection on body colour in *Cepaea* Robert H Cowie and J S Jones Department of Genetics and Biometry, University College London, Wolfson House, 4 Stephenson Way, London

Genetics of polymorphism in the land snail, *Cepaea nemoralis* H. Wolda Department of Zoology, University of Groningen, The Netherlands.

Natural Selection on the Colour Polymorphisms of *Trichia hispida* (L.) P. A. SHELTON

Department of Genetics, University Park, Nottingham

Microscopy and Morphometry of Integument of the Foot of Pulmonate Gastropods *Arion rufus* and *Helix pomatia* Z. TONAR1, A. MARKOS2