

RÉGÉNÉRATION DES PÉRÉIOPODES ET CROISSANCE CHEZ LES CRUSTACÉS DÉCAPODES BRACHYOURES

I. — Conditions normales et Rôle des Pédoncules Oculaires.

par A. G. BAUCHAU.

Département de Zoologie.

Facultés Universitaires N.-D. de la Paix, Namur.

Résumé. — Le processus de régénération d'une patte autotomisée et ses corrélations avec la mue sont décrits chez un crabe marin, *Carcinus moenas*, et un crabe migrateur, *Eriocheir sinensis*, à différentes étapes du développement post-larvaire.

L'approche de la maturité sexuelle va de pair avec un ralentissement de la régénération et, lorsqu'elle est atteinte, elle entraîne un arrêt temporaire de la croissance somatique au cours de l'intermue.

Les deux espèces de Brachyours étudiées réagissent de manière différente à l'ablation des Pédoncules Oculaires. Chez *Carcinus*, cette opération n'accélère pas la régénération mais précipite le développement des gonades; chez *Eriocheir* au contraire, la régénération est brutalement accélérée tandis que l'effet sur les gonades semble peu important.

Certaines implications de cette divergence réactionnelle sont discutées.

ABELOOS notait dès 1933 que la régénération des pattes chez *Carcinus moenas* ne dépendait pas de causes locales mais progressait parallèlement à la préparation de la mue suivante. Il ne s'agissait cependant que d'une constatation tout à fait générale. Reprenant cette donnée, BLISS (1956) établit que la régénération constitue un indicateur précis de la croissance générale et met ainsi en évidence l'influence très nette de la lumière et de l'obscurité sur la vitesse de parcours de l'intermue chez *Gecarcinus lateralis* F.

Nous nous sommes proposé de reprendre l'étude de cette corrélation dans le but d'y trouver un moyen plus pratique de suivre de manière *quantitative et continue* la croissance des crabes au cours du cycle de mue et d'intermue. La longueur du régénérat est en effet aisément mesurable et il suffit de reporter sur un graphique ses dimensions successives en fonction du temps pour mettre en évidence la vitesse de croissance non seulement

de la patte amputée, mais aussi de l'organisme dans son ensemble. Nous disposons ainsi d'un test biologique naturel permettant de détecter l'action éventuelle de différents facteurs externes et internes sur la croissance.

Cette méthode d'étude présente de nombreux avantages. Elle évite la discontinuité de la simple mesure de la taille post-exuviale; celle-ci ne traduit d'ailleurs qu'imparfaitement la croissance tissulaire proprement dite car elle dépend de l'absorption d'eau au moment de la mue (KOCH, 1952; BAUCHAU, 1960). De même, outre les difficultés que comporte la pesée précise d'un animal aquatique, le poids frais est fonction lui aussi de l'hydratation tandis que le poids sec est influencé par les réserves pré-exuviales et par la minéralisation plus ou moins prononcée des téguments. La plupart des techniques de dosages chimiques supposent d'autre part la destruction de l'animal.

Nous présentons ici quelques-uns des résultats auxquels nous a conduit l'étude systématique des phénomènes de régénération chez le crabe chinois *Eriocheir sinensis* H.M. EDW. de la Famille des Grapsidae et le crabe enragé *Carcinus moenas* L. de la Famille des Portunidae.

Matériel et méthode.

Les crabes chinois utilisés dans ces expériences ont été capturés dans le Bas Escaut (eau saumâtre) aux environs de Doel. Au laboratoire ils étaient maintenus en eau douce dans des bacs individuels, à une température de 19°C ($\pm 1^{\circ}\text{C}$). L'eau était renouvelée tous les deux jours et continuellement aérée.

Eriocheir sinensis étant omnivore, ces crabes étaient nourris quotidiennement avec des fragments de moules, de foie ou de rate de Mammifère, des feuilles ou des plantes aquatiques. Dans ces conditions, la mortalité est pratiquement nulle, quoique plusieurs individus aient parcouru au laboratoire jusqu'à six cycles successifs de mue et d'intermue. Seules les femelles ovigères ne supportent pas un séjour prolongé en eau douce, elles n'ont jamais été utilisées dans nos expériences.

La taille des crabes variait entre 22 mm et 72 mm de largeur de carapace, celle-ci représentant la distance qui sépare les deux épines latérales du céphalothorax les plus éloignées l'une de l'autre. Nous disposions de spécimens des deux sexes, impubères et pubères.

Les *Carcinus moenas* utilisés ont été collectés à Nieuport, sur le littoral belge, et maintenus au laboratoire dans de petits bacs individuels en bakélite, à la température de 18° C ($\pm 1^\circ$ C). Un courant continu d'eau de mer naturelle traversait ces bacs, passait ensuite sur un filtre, après quoi une pompe la distribuait à nouveau dans les bacs. Le volume global d'eau de mer circulant dans les 32 bacs employés atteignait 20 litres. Il était renouvelé chaque mois. Le pH de 8,2 était régulièrement contrôlé et éventuellement corrigé.

Les crabes étaient nourris quotidiennement avec des fragments de moules. Quelques heures plus tard, tous les déchets et la nourriture non absorbée étaient aspirés de manière à éviter la pollution de l'eau. Dans ces conditions, la mortalité est extrêmement faible et le taux de croissance linéaire post-exuvial s'est maintenu très généralement entre 25 à 31 %.

La taille des animaux en expérience allait de 7 mm à 49,6 mm, cette mesure représentant la largeur maximale du céphalo-thorax. Les deux sexes étaient utilisés de même que des individus impubères et pubères.

Les deux espèces de crabes étaient gardées dans des salles d'élevage éclairées par la lumière du jour.

La régénération des pattes était suivie pendant toute l'intermue. Dans ce but, une patte était enlevée par autotomie provoquée, quelques jours après l'exuviation et la longueur du régénérat était mesurée tous les deux jours, sauf peu de temps avant la mue où cette mesure était quotidienne.

La mesure directe de la taille des régénérats reste cependant déficiente, car elle ne permet de comparaison qu'entre individus de taille semblable. Pour remédier à cet inconvénient, nous avons converti ces données en « *Indice de régénération* » — R_p — comme l'a proposé BLISS (1956) :

$$R_p = \frac{\text{Longueur du régénérat}}{\text{Largeur de la carapace}} \times 100$$

La lettre p indique à quelle paire de pattes appartient l'appendice en cours de régénération.

Résultats.

1. — LE PHÉNOMÈNE DE LA RÉGÉNÉRATION DES PÉRÉIOPODES AU COURS DE L'INTERMUE.

Lorsqu'une patte est enlevée par autotomie provoquée quelques jours après l'exuviation, le processus de régénération peut

être suivi tout au cours de l'intermue. Cette ablation met à nu une membrane-diaphragme, préformée à la limite de l'ischion et du basis; elle n'est traversée par aucun muscle mais bien par le nerf et le vaisseau du péréiopode correspondant (Wood, F. I. et H. E., 1932; KNUDSEN, J. W., 1959). Dès que la patte s'est détachée, la pression des liquides cavitaires distend la membrane et comprime le vaisseau sectionné de telle sorte que la perte de sang est insignifiante. Elle forme un simple caillot pelliculaire à la surface d'amputation. Ce caillot noircit en deux ou trois jours.

Endéans une dizaine de jours environ, le bourgeon de régénération apparaît au centre du plan d'autotomie chez les individus de petite taille (*Eriocheir sinensis* inférieurs à 30 mm; *Carcinus moenas* inférieurs à 20 mm). Ce temps peut être plus que doublé pour les individus de grande taille. Le bourgeon soulève, puis brise le caillot noir dont les fragments se détachent. Les cellules se différencient rapidement. Le nouvel appendice est replié deux fois sur lui-même, il est enfermé dans un sac membranaire qui le protège extérieurement, grandit avec lui et reste mince et flexible tout au cours de l'intermue.

La taille maximale du régénérat est atteinte à la fin de l'intermue, elle varie en valeur absolue avec le rang du péréiopode en cours de régénération. C'est ainsi que chez *Eriocheir* et *Carcinus*, les régénérats des 3^e et 4^e paires de pattes dépassent nettement ceux des 2^e et 5^e paires, tout comme il en va pour les péréiopodes eux-mêmes.

Cette taille dépend aussi de celle du crabe; toutefois l'indice R_p proposé par BLISS permet de comparer entre eux des régénérats de pattes homologues d'individus de grandeur différente. Cet indice est en effet suffisamment constant pour des crabes chinois dont la taille ne dépasse pas 50 mm et il en va de même pour le crabe enragé dont la largeur céphalothoracique n'excède pas 25 mm. Au-delà sa valeur moyenne baisse légèrement comme le montrent les tableaux I et II. La différence observée pour R_5 chez *Eriocheir* et R_4 chez *Garcinus* est significative ($P < 0,01$). Le nombre plus élevé de mesures disponibles pour ces deux pattes a été la raison de leur choix dans ce test de signification.

DRACH (1939) a défini plusieurs étapes dans le cycle de mue et d'intermue des Décapodes Brachyours. Si l'on examine la régénération en fonction de chacune d'elles, il apparaît que les étapes A et B s'achèvent avant que ne se manifeste le bourgeon

TABLEAU I.

	Erio. sin. < 50 mm				Erio. sin. ≥ 50 mm			
P	2	3	4	5	2	3	4	5
R	24.46	29.29	27.24	22.88	21.71	26.41	24.66	19.98
n	20	20	20	20	5	9	7	16
σ	2.09	2.66	2.65	1.63	2.21	2.84	2.46	3.01
σ_M	0.47	0.60	0.59	0.36	0.99	0.95	1.07	0.75

Valeur moyenne de l'Indice de régénération R chez *Eriocheir sinensis*.
P = rang des péréopodes; n = nombre de mesurés; σ = standard deviation;
 σ_M = standard error.

TABLEAU II.

	Carc. moen. < 25 mm				Carc. moen. ≥ 25 mm			
P	2	3	4	5	2	3	4	5
R	20.85	22.48	22.33	19.03	20.26	19.86	20.39	16.66
n	20	20	20	20	3	2	18	2
σ	2.01	0.77	1.19	1.20	1.69	1.61	2.14	0.10
σ_M	0.45	0.17	0.27	0.27	0.97	1.14	0.50	0.71

Valeur moyenne de l'Indice de régénération R chez *Carcinus moenas*.
Même signification des sigles que dans le Tableau I.

à la surface du plan d'autotomie. Par contre il se développe au début de l'étape C (*basal growth* de BLISS). Au cours du stade C₄, trois processus différents peuvent se présenter : ou bien la croissance progresse régulièrement, ou bien elle subit un ralentissement, ou bien encore elle marque un temps d'arrêt (fig. 1, 2, 3, 4, 5). Dans le deuxième cas, la courbe se brise en un point d'inflexion et très souvent s'élève par une série d'escaliers correspondant à l'*advancing growth plateau* de BLISS. Dans la troisième éventualité, elle se stabilise sur un plateau horizontal de durée variable (*growth plateau* de BLISS). De toute façon la

courbe s'élève rapidement durant D_0 et dans certains cas au moins durant D_1 . Il s'agit de la croissance préexuviale (*premolt growth* de BLISS). Très peu de temps avant la mue, la courbe peut encore s'élever légèrement, vraisemblablement à la suite de l'absorption d'eau qui intervient alors. Nous chercherons à préciser plus loin la signification de ces variations dans l'allure des courbes de régénération.

Au moment de l'exuviation, le régénérat se dégage de son enveloppe protectrice, il se déploie et son exosquelette durcira en même temps que la carapace au début de l'intermue qui suit. La longueur du membre régénéré oscille entre 5 et 6 fois celle du régénérat avant la mue. Ce fait montre bien que les tissus régénérés sont non seulement repliés mais aussi tassés sur eux-mêmes. En quittant le sac qui les enveloppait, ils s'allongent plus que ne le permettrait la simple extension de leurs articles.

Les critères qualitatifs des étapes d'intermue proposés par DRACH (1939) et repris avec quelques précisions supplémentaires par PASSANO (1960) sont particulièrement utiles lorsqu'il s'agit uniquement de déterminer le stade physiologique atteint par un crabe déterminé. L'étude des courbes de régénération présente l'avantage considérable de fournir un point de repère permanent. Elle permet de suivre cette fois de manière quantitative et graduelle le déroulement des deux étapes les plus importantes de l'intermue, C et D, sans qu'il soit nécessaire de briser ou de prélever le moindre fragment de l'exosquelette, ce qui risque toujours de perturber la progression des processus préparatoires à la mue. Un simple examen de la courbe de croissance du régénérat — ou le calcul de la valeur de R_p — suffit à établir si l'étape C se prolonge ou se précipite, et à quelle vitesse. Lorsque cet indice atteint la valeur 12, la croissance préexuviale est amorcée et progresse rapidement. Lorsque R_p approche de sa valeur moyenne maximale, déterminée une fois pour toutes dans chaque espèce étudiée, l'on est averti que la mue est imminente. Le crabe cesse bientôt de s'alimenter et la mue survient endéans deux ou trois jours.

Le régénérat constitue donc un indicateur très sensible de la préparation de l'exuviation et supprime la difficulté du diagnostic de celle-ci, moyennant quelques précautions élémentaires. Il est recommandé à ce point de vue de ne suivre que les courbes de régénération de pattes enlevées avant ou tout au moins au début de C_4 . Plus tard la valeur normale de l'indice R_p pourra ne plus être atteinte. Au cours de D, l'autotomie n'est plus

suivie de régénération, celle-ci est reportée à l'intermue suivante, mais dans ce cas elle débute plus rapidement. Ce fait semble indiquer que la régénération pourrait se préparer au cours de D, bien qu'aucun bourgeon n'apparaisse alors.

Il est contre-indiqué d'enlever simultanément plus de deux ou trois pattes au même individu, car cette suppression accélère la préparation de la mue, même chez des individus de grande taille. Le mécanisme de ce phénomène n'est pas encore élucidé. Nous n'avons pas constaté par contre de baisse dans les valeurs maximales de R_p après régénération simultanée de plus de trois appendices.

2. — VITESSE DE RÉGÉNÉRATION ET DÉVELOPPEMENT POST-LARVAIRE.

a) *Carcinus moenas*.

91 courbes de régénération normale, obtenues à partir de crabes des deux sexes, ont été comparées. Elles recouvrent une gamme de taille allant de 7 mm à 49,6 mm de largeur céphalo-thoracique.

D'une manière générale, l'augmentation de taille s'accompagne d'un allongement de la courbe et tend à l'incliner davantage sur l'horizontale. Chez les individus de petite taille, la courbe est linéaire et ne présente aucun plateau. C'est le cas normal des crabes des deux sexes dont la largeur céphalothoracique est inférieure à 17 mm (fig. 1, 2, 6, 7, 8). Au-delà la régénération est habituellement ralentie pendant une partie de l'intermue et le segment correspondant de la courbe (plateau ascendant) s'incline davantage sur l'horizontale, mais un redressement très net s'opère dès le début de la croissance préexuviale (fig. 1, 2). Toutefois l'absence de plateau est encore fréquente chez les mâles jusqu'à la taille de 25 mm (fig. 2) tandis qu'elle est plus rare chez les femelles dès 20 mm (fig. 1). Au-delà de 25 mm, elle est rare chez les mâles et exceptionnelle chez les femelles. Mais l'amplitude de ce ralentissement varie d'un individu à l'autre et même d'un cycle d'intermue au suivant; elle correspond à une durée qui vaut de 13 à 40 % de l'intermue. Chez les adultes de grande taille, le plateau est horizontal et peut s'allonger considérablement (fig. 1, 2). Il correspond à des valeurs de R_4 comprises entre 5 et 11. Pour des valeurs supérieures de cet indice s'amorce la courbe de croissance pré-exuviale.

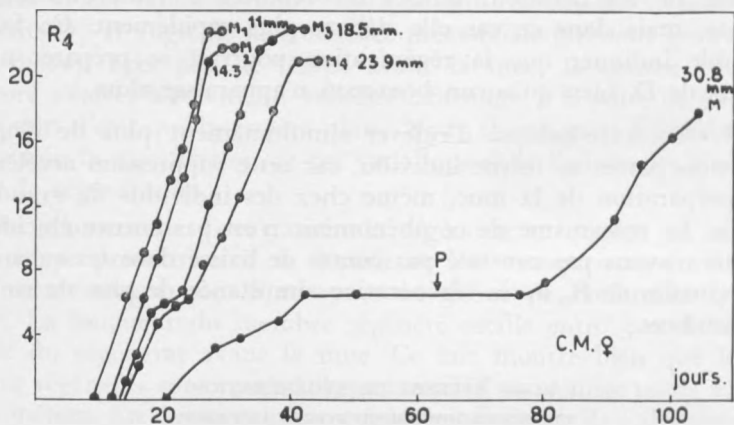


FIG. 1.

Valeurs successives de l'indice R_4 au cours de l'intermue chez deux *Carcinus* femelles. La taille est indiquée en mm. M_1 à M_4 indiquent quatre mues consécutives d'un même individu. P indique le moment de la ponte chez une femelle adulte.

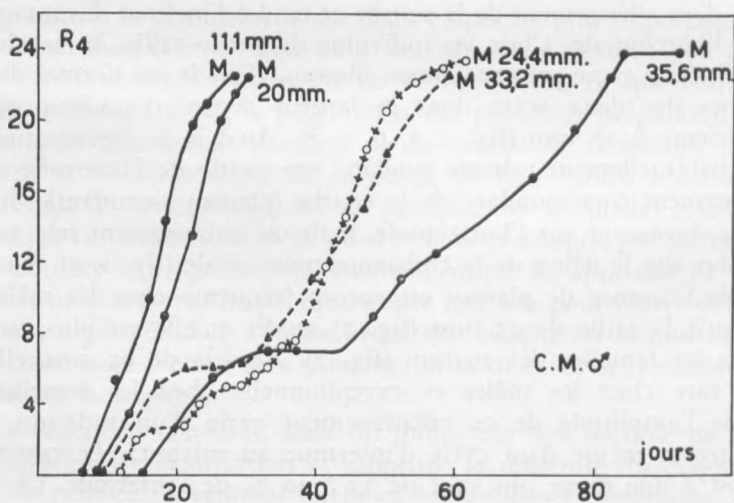


FIG. 2.

Valeurs successives de l'indice R_4 au cours de l'intermue chez cinq *Carcinus* mâles. (M = moment de la mue; taille en mm.)

Ces observations montrent qu'à la température de l'élevage rien n'empêche un *Carcinus* de 30 mm de muer plus d'une fois par an. L'opinion contraire de BROEKHUYSEN (1936) ne s'appliquerait donc éventuellement qu'à des crabes vivant en nature et exposés de ce fait à des températures beaucoup plus basses. Il n'est pas exclu pour autant que, même en laboratoire, il y ait une saison de mues plus fréquentes.

Les variations relevées dans l'allure des courbes de régénération en fonction de la taille incitent à les rapprocher des modifications qu'entraînent la maturation des gonades et la mue de puberté.

Après une étude approfondie, DEMEUSY (1958) conclut que cette mue survient chez les femelles de 20 à 25 mm de longueur, soit 25 à 32 mm de largeur. BROEKHUYSEN (1936) la place entre 19 et 20 mm de large tandis que PEREZ (1928) la situe entre 20 et 25 mm. Le décrochage de l'abdomen en constitue le signe infaillible. D'autres modifications de l'abdomen l'accompagnent (frange de soies plus larges, coloration plus accusée, élargissement brutal, bombement plus prononcé) mais elles apparaissent déjà de manière atténuée chez des individus pré-pubertaires. Il ne semble pas cependant que la maturation gonadique soit rigoureusement liée à ces changements somatiques, car si la multiplication des ovocytes débute avant la mue de puberté, elle se précipite brutalement au cours de l'intermue suivante et c'est alors aussi que s'amorce la vitellogénèse (DEMEUSY, 1958).

Nos résultats mettent en évidence l'apparition d'un court plateau ou tout au moins d'un point d'inflexion sur la courbe de régénération des femelles dès avant la mue pubertaire (largeur de 17 mm à 25 mm). Chez les femelles pubères, le plateau est mieux marqué. Il est particulièrement accusé et prolongé au cours de l'intermue où a lieu une ponte (fig. 1). Lorsque les œufs se détachent, cas fréquent chez les crabes en captivité, la régénération ne reprend malgré tout que longtemps après. Dans le cas illustré par la fig. 1 (femelle de 30,8 mm), la croissance pré-exuviale s'amorce deux semaines après la ponte, mais dans plusieurs cas analogues, elle n'a débuté qu'après un laps de temps de 1 à 2 mois, ce qui, à la température de l'élevage, correspond sensiblement au temps normal de l'éclosion. Cet arrêt prolongé de la régénération indique un blocage temporaire de la croissance somatique avant et après la ponte.

Chez les mâles, il est plus malaisé de déterminer le moment de la mue de puberté, le seul critère net étant l'accouplement.

Selon BROEKHUYSEN (1936), elle s'établit pour des tailles allant de 25 à 30 mm. DEMEUSY (1960) a étudié de manière systématique la maturation des voies génitales mâles. Elle note qu'à partir de 17 mm de large (14 mm de longueur) leur différenciation est achevée; ultérieurement elles ne subiront plus que des variations d'ordre quantitatif. Aux environs de 25 mm (20 mm de longueur), les organes sont adultes. Il semble que la glande androgène joue un rôle dans ces transformations. Contrairement aux femelles, les mâles ne semblent pas avoir de période déterminée d'activité gonadique.

Ces données correspondent bien avec l'allure des courbes de régénération que nous avons établies. Un plateau n'arrête généralement la régénération que vers une largeur de 25 mm (fig. 2). Pour des tailles plus grandes, il est habituellement très net.

Ces résultats ne sont pas décisifs mais ils indiquent à tout le moins que l'éveil progressif de l'activité sexuelle va de pair dans les deux sexes avec un ralentissement de la vitesse de régénération. Dans le cas des femelles ovigères, le phénomène est particulièrement marqué. L'ensemble de ces constatations suggère un antagonisme entre la croissance somatique d'une part et l'activité des gonades d'autre part.

b) *Eriocheir sinensis*.

Nous avons comparé entre elles une centaine de courbes de régénération provenant de crabes des deux sexes dont la largeur de carapace s'échelonnait entre 22 et 72 mm. Elles se décomposent toutes, à quelques exceptions près, en trois segments : le premier correspond à la croissance basale, le second au plateau d'arrêt ou de croissance ralentie, le troisième à la croissance préexuviale (fig. 3, 4). Le plateau est très souvent brisé en une série d'escaliers. En moyenne il débute pour une valeur de R_5 proche de 5 à 7 et se termine à 10-11. Sa durée par rapport à celle de l'intermue varie également dans une large mesure. Les mesures extrêmes sont de 13 et 77 % de l'intermue, mais la durée la plus fréquente oscille entre 30 et 40 % de l'intermue. Les durées les plus longues ont toujours été obtenues chez des femelles venant d'effectuer la mue de puberté.

Existe-t-il un rapport entre la forme des courbes et la maturité sexuelle ? Le travail de HOESTLANDT (1948) fournit de précieux renseignements. Cet auteur distingue en effet trois étapes dans la vie post-larvaire du crabe chinois. Les « jeunes » (taille allant jusqu'à 27 mm) subiraient une mue de prépuberté, ils accède-

raient ainsi à la deuxième étape « adolescents » (taille allant jusqu'à 33,1 mm). Enfin après une mue normale (taille de

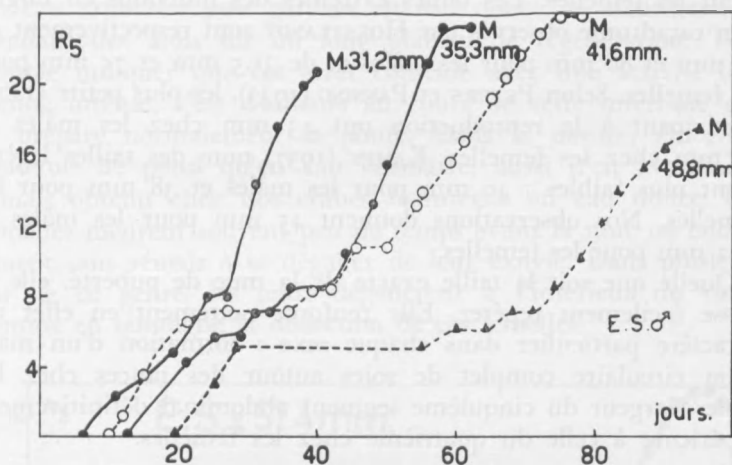


FIG. 3.

Valeurs successives de l'indice R_5 au cours de l'intermue chez quatre *Eriocheir* mâles. (Taille en mm; M = moment de la mue.)

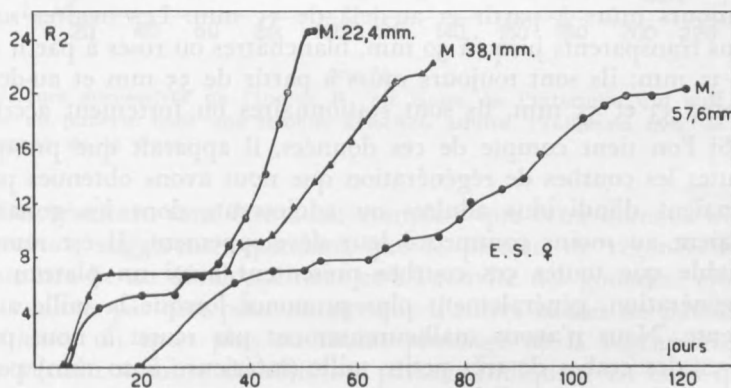


FIG. 4.

Valeurs successives de l'indice R_2 au cours de l'intermue chez trois *Eriocheir* femelles. (Taille en mm; M = moment de la mue.)

39,88 mm) surviendrait la mue de puberté faisant accéder au stade « adultes » (taille de 49,05 mm et plus).

Toutefois l'auteur fait remarquer que ces dimensions constituent plus des indications approximatives que des repères abso-

lus. On sait en effet que la mue de puberté s'accomplit en eau douce, après quoi à l'automne ces crabes participent à la reproduction et migrent vers la mer, les mâles précédant normalement les femelles. Les tailles extrêmes des individus en migration catadrome observés par HOESTLANDT sont respectivement de 32 mm et 86 mm pour les mâles et de 31,5 mm et 75 mm pour les femelles. Selon PETERS et PANNING (1933), les plus petits crabes participant à la reproduction ont 43 mm chez les mâles et 46 mm chez les femelles. KAMPS (1937) note des tailles légèrement plus faibles : 40 mm pour les mâles et 38 mm pour les femelles. Nos observations donnent 45 mm pour les mâles et 41,2 mm pour les femelles.

Quelle que soit la taille exacte de la mue de puberté, elle se laisse facilement repérer. Elle renforce nettement en effet un caractère particulier dans chaque sexe : formation d'un manchon circulaire complet de soies autour des pinces chez les mâles, largeur du cinquième segment abdominal définitivement supérieure à celle du quatrième chez les femelles.

Quant à la maturation des gonades, elle ne progresse pas parallèlement à la différenciation des caractères sexuels secondaires. HOESTLANDT précise que les testicules sont transparents jusqu'à la taille de 20 mm; de 25 à 32 mm, ils sont blanchâtres et toujours mûrs à partir et au-delà de 55 mm. Les ovaires sont tous transparents jusqu'à 30 mm, blanchâtres ou rosés à partir de 32-37 mm; ils sont toujours mûrs à partir de 55 mm et au-delà. Entre 33 et 55 mm, ils sont stationnaires ou fortement accrus.

Si l'on tient compte de ces données, il apparaît que presque toutes les courbes de régénération que nous avons obtenues provenaient d'individus adultes ou adolescents dont les gonades avaient au moins commencé leur développement. Il est remarquable que toutes ces courbes présentent aussi un plateau de régénération, généralement plus prononcé lorsque la taille augmente. Nous n'avons malheureusement pas réussi à nous procurer des crabes de très petite taille (inférieure à 20 mm) pour voir si dans ces conditions la régénération se poursuit sans arrêt ni ralentissement, comme c'est le cas chez *Carcinus moenas* dans une situation comparable. D'autre part, chez quelques mâles pubères de grande taille (60 à 70 mm), conservés en laboratoire pendant plus de six mois, nous avons relevé quelquefois des régénérations très rapides durant les intermues printanières. Il s'agit peut-être là d'un phénomène saisonnier. Par contre la régénération qui suit la mue de puberté des femelles (taille

proche de 50 mm dans nos expériences) s'accompagne d'un plateau stationnaire particulièrement caractéristique qui dure un ou plusieurs mois (fig. 5). De même les femelles pubères, pêchées en eau saumâtre puis gardées en eau douce, se maintiennent pendant des mois sur un long plateau de régénération. Tout semble indiquer que cet arrêt coïncide avec une activité ovarienne intense, c'est d'ailleurs au cours de cette intermue que se prépare normalement la ponte. Dans la nature, *Eriocheir* toutefois ne pond qu'en eau saumâtre, aussi n'en avons-nous jamais obtenu chez nos crabes maintenus en eau douce. Ces femelles meurent souvent peu de temps avant la mue ou encore muent sans réussir à se dégager de leur exuvie. Dans plusieurs cas de ce genre, les œufs dégénèrent à l'intérieur du corps comme en témoigne la dissection de ces femelles.

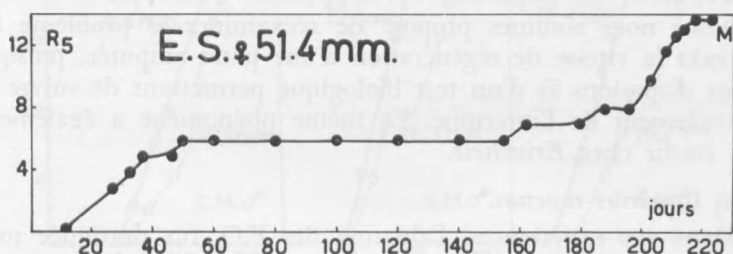


FIG. 5.

Valeurs successives de l'indice R_5 au cours de l'intermue qui suit la mue de puberté chez une femelle *Eriocheir* adulte. (Taille en mm; M = moment de la mue.)

Ces résultats, sans être aussi complets que ceux obtenus avec *Carcinus*, suggèrent cependant que le plateau de régénération peut être lié au développement et à l'activité des gonades. Nous ne voulons pas dire pour autant que d'autres causes ne puissent entraîner un arrêt plus ou moins prolongé de la régénération. Un certain nombre de résultats partiels indiquent en effet que toute cause de stress exerce les mêmes effets. C'est le cas notamment lors d'un jeûne prolongé, d'une température de l'eau trop élevée (supérieure à 25° C dans le cas d'*Eriocheir*) ou trop basse (7° C ou moins). Il est probable que la régénération et la mue sont freinées dès qu'une part notable de l'énergie interne disponible est utilisée à faire face à des conditions extérieures défavorables. Le développement et la maturation des gonades agiraient de même.

3. — RÉGÉNÉRATION ET RÔLE DES PÉDONCULES OCULAIRES.

Les pédoncules oculaires (P.O.) des crabes contiennent un complexe glandulaire neurosécréteur, formé de l'Organe X et de la Glande Sinusaire (BLISS et WELSH, 1952; PASSANO, 1953). Leur ablation constitue la manière la plus simple d'éliminer ces formations endocrines. Cette opération s'accompagne habituellement d'une accélération notable de la préparation de la mue chez plusieurs espèces de Brachyours étudiées à cet égard (SCHARRER, 1955; PASSANO, 1960). *Eriocheir sinensis* ne fait pas exception (BAUCHAU, 1948 b). La réaction exacte de *Carcinus moenas* est moins claire. CARLISLE (1954) ne note aucune accélération dans la vitesse de parcours de l'intermue chez des individus de 25 à 40 mm opérés à la fin mai. DEMEUSY (1958) constate tantôt une accélération, tantôt l'absence d'accélération, mais relève aussi un important développement gonadique.

Nous nous sommes proposé de réexaminer le problème en suivant la vitesse de régénération d'une patte amputée, puisque nous disposions là d'un test biologique permettant de suivre le déroulement de l'intermue. Le même phénomène a également été étudié chez *Eriocheir*.

a) *Carcinus moenas*.

Dans nos expériences, l'ablation des P.O. fut pratiquée tout au cours de l'année de telle sorte qu'elle se plaçait aussi bien en dehors que pendant la saison normale de mue (mai à juillet pour les mâles, juillet à septembre pour les femelles, selon BROEKHUYSEN, 1936).

Deux modes opératoires furent suivis. Dans une première série, 17 crabes (taille de 12 à 39,4 mm) furent amputés d'une patte peu de temps (2 à 3 jours) après une mue normale obtenue en laboratoire. La régénération en fut suivie tout au cours de l'intermue normale suivante. Deux à trois jours après l'exuviation normale clôturant la régénération, la même patte fut amputée une seconde fois en même temps que les deux P.O. étaient enlevés. Cette deuxième régénération fut suivie à nouveau et comparée avec la précédente, servant de terme de référence. Ce mode d'observation élimine les variations individuelles. Aucune mortalité post-opératoire n'a été enregistrée.

Dans ces conditions, la régénération post-opératoire dure le même temps ou est sensiblement plus longue que la régénération pré-opératoire chez les crabes de 12 à 16,3 mm utilisés, quel que soit le sexe des individus (fig. 6). Il faut noter que les

courbes post-opératoires ne sont plus linéaires mais présentent un léger plateau ou tout au moins un point d'inflexion, ce qui explique l'allongement de l'intermue.

D'autre part, si l'on tient compte des variations individuelles, la comparaison statistique de la durée totale de régénération des crabes privés de P.O. au début de l'intermue et de 20 autres normaux de même taille ne dégage en moyenne aucune accélération : régénération et intermue s'étalent sur une période de temps comparable dans les deux cas. La confrontation des fig. 1, 2 et 6 permet de s'en rendre compte.

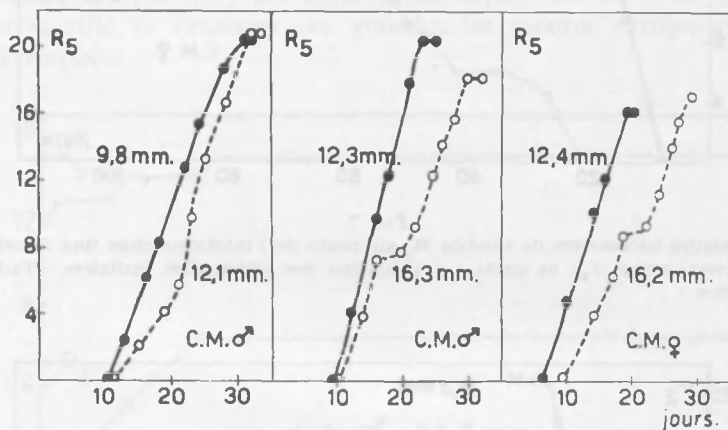


FIG. 6.

Valeurs successives de l'indice R_5 au cours de l'intermue chez trois *Carcinus*, avant (●) et après (○) l'ablation des pédoncules oculaires. (Taille en mm.)

Parmi les 11 autres crabes de taille supérieure à 16,3 mm, un seul — une femelle opérée de 22,8 mm — régénère rapidement en un temps sensiblement plus long cependant (40 jours) que celui de la courbe de référence (27 jours pour la taille de 17,6 mm) mais égal à celui des femelles normales de même taille (fig. 1). Les 10 autres témoignent tous d'une régénération post-opératoire considérablement ralentie, dépassant largement trois mois (fig. 7) et dans certains cas, on serait même tenté de dire presque indéfiniment postposée. La fig 8 en donne un exemple : après 137 jours, cette femelle était toujours arrêtée sur son plateau de régénération ($R_2 = 11,7$). Aucune accélération de la régénération ou de la mue ne suit donc l'ablation des P.O. dans ce cas.

Dans une seconde série expérimentale, 18 crabes dont la largeur céphalothoracique variait entre 22 mm et 46 mm furent amputés simultanément d'une patte et des deux P.O., alors

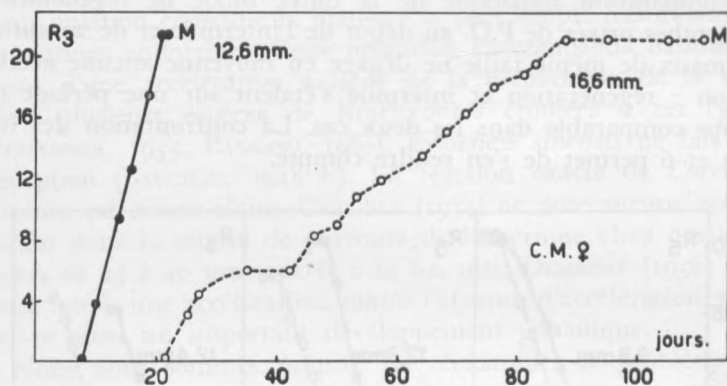


FIG. 7.

Valeurs successives de l'indice R_3 au cours de l'intermue chez une femelle *Carcinus* avant (●) et après (○) l'ablation des pédoncules oculaires. (Taille en mm.)

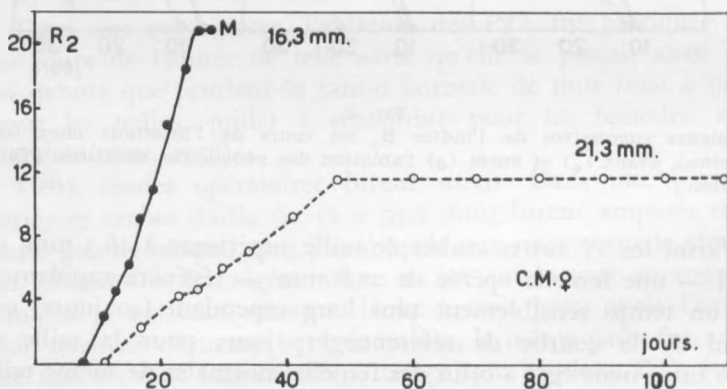


FIG. 8.

Valeurs successives de l'indice R_2 au cours de l'intermue chez une femelle *Carcinus* avant (●) et après (○) l'ablation des pédoncules oculaires. (Taille en mm.)

qu'ils se trouvaient au stade C_4 de DRACH. La régénération de l'appendice supprimé débute rapidement mais, une fois la croissance basale achevée, elle ne progresse presque plus et se main-

tient sur un plateau horizontal durant au moins un mois et habituellement plusieurs mois. La plupart de ces animaux ayant été sacrifiés pour la dissection, il n'est pas possible de donner une limite maximale.

La fig. 9 illustre la réaction typique d'un mâle arrêté en C_4 dont une des pattes avait atteint l'indice $R_5 = 12$ au moment de l'opération. Cet indice augmente encore quelque peu pour se stabiliser très longuement en 15. Par contre une patte, enlevée au moment de l'ablation des P.O., régénère; la croissance basale est rapidement achevée, puis la courbe s'immobilise sur un long plateau d'arrêt. 87 jours après l'enlèvement des P.O., le crabe est sacrifié et l'examen des gonades les montre extrêmement développées.

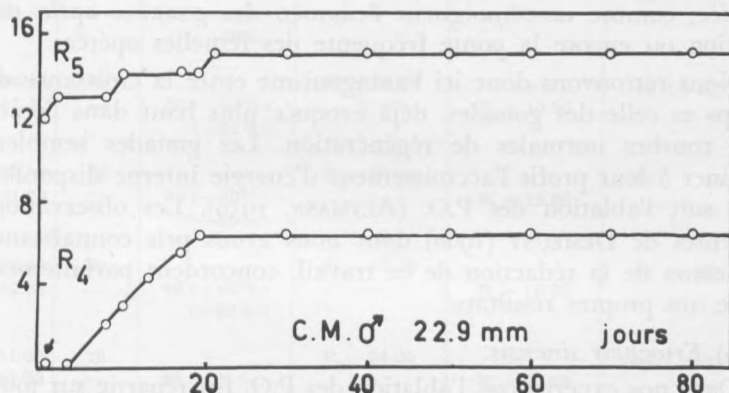


FIG. 9.

Valeurs successives des indices R_5 et R_4 chez un *Carcinus* mâle, arrêté en C_4 , après ablation des pédoncules oculaires. (Taille en mm; la flèche indique le moment de l'ablation des P.O. et de l'autotomie d'une patte de la quatrième paire.)

Ces résultats confirment ceux de la série précédente : la disparition du complexe neurosécréteur n'entraîne pas d'accélération dans les processus de morphogénèse somatique. Par contre la dissection de bon nombre de crabes opérés révèlent des gonades fortement développées. Plusieurs femelles pondent aussi au cours de l'intermue post-opératoire.

Il semble que l'on puisse conclure : après ablation des P.O., la régénération se fait normalement chez des individus impubères de petite taille (inférieure à 16 mm). Elle n'est pas ou n'est que faiblement accélérée. Cette dernière restriction est jus-

tifiée par le fait que la régénération post-opératoire est comparée à une régénération pré-opératoire de la même patte du même individu, alors qu'il était plus jeune d'un cycle de mue et d'intermue. Or avec la taille croissante, on observe un allongement léger et régulier de la longueur de l'intermue. D'autre part si l'on compare la longueur de l'intermue post-opératoire à la moyenne des individus normaux de même taille, on ne constate pas de différence significative, mais cette donnée statistique n'exclut pas la possibilité d'une légère accélération individuelle.

Dans les mêmes conditions expérimentales, la régénération d'un appendice chez des crabes de taille supérieure à 16,3 mm se fait quasi toujours en un temps beaucoup supérieur à la normale. Cependant si la croissance somatique est manifestement freinée, l'activité gonadique se voit au contraire fortement stimulée, comme en témoignent l'examen des gonades après dissection ou encore la ponte fréquente des femelles opérées.

Nous retrouvons donc ici l'antagonisme entre la croissance du corps et celle des gonades, déjà évoquée plus haut dans l'étude des courbes normales de régénération. Les gonades semblent drainer à leur profit l'accroissement d'énergie interne disponible qui suit l'ablation des P.O. (ALTMANN, 1959). Les observations récentes de DEMEUSY (1960) dont nous avons pris connaissance au cours de la rédaction de ce travail, concordent parfaitement avec nos propres résultats.

b) *Eriocheir sinensis*.

Dans nos expériences, l'ablation des P.O. fut répartie sur toute l'année de telle sorte qu'elle se plaçait aussi bien en dehors que pendant la saison annuelle de mue (approximativement de mai à janvier, en Allemagne, selon PETERS et PANNING, 1933; de mai à novembre dans le Nord de la France, selon HOESTLANDT, 1948).

Deux modes opératoires furent suivis comme dans le cas de *Carcinus*. Dans une première série, 17 crabes (taille allant de 28,7 à 63,1 mm) furent amputés d'une patte quelques jours après une mue normale en laboratoire et la régénération en fut suivie tout au cours de l'intermue jusqu'à l'exuviation. Un temps variable après celle-ci, la même patte fut amputée une deuxième fois, en même temps que les deux P.O. étaient enlevés. Cette deuxième régénération fut suivie jusqu'à l'achèvement de la nouvelle intermue. La courbe de régénération obtenue fut comparée avec la précédente, servant de terme de référence. Aucune mortalité post-opératoire ne fut enregistrée.

TABLEAU III.

Taille en mm	Durée du cycle d'intermue en jours		Valeur maximale de R		Temps mis par R nor- mal pour atteindre R maximal de l'opéré (jours)
	N	O	N	O	
♀ 25.60 28.70	67 —	— 33 (—51%) (—61%)	$R_2 = 27.34$ —	— $R_2 = 19.51$	52 (+19)
♂ 32.40 35.00	66 —	— 40 (—33%) (—46%)	$R_3 = 29.93$ —	— $R_3 = 20.57$	50 (+10)
♂ 36.90 41.40	59 —	— 33 (—44%) (—51%)	$R_5 = 22.80$ —	— $R_5 = 16.90$	46 (+13)
♂ 37.90 41.70	56 —	— 33 (—30%) (—35%)	$R_2 = 27.70$ —	— $R_2 = 19.66$	44 (+5)
♂ 38.90 42.30	72 —	— 40 (—44%) (—55%)	$R_5 = 25.70$ —	— $R_5 = 18.90$	58 (+20)
♂ 41.60 45.00	78 —	— 46 (—41%) (—52%)	$R_5 = 24.00$ —	— $R_5 = 16.44$	60 (+17)
♀ 42.00 45.80	119 —	— 37 (—63%) (—74%)	$R_3 = 28.57$ —	— $R_3 = 25.10$	101 (+64)
♀ 43.20 46.50	110 —	— 46 (—64%) (—73%)	$R_5 = 25.50$ —	— $R_5 = 19.90$	101 (+62)
♀ 50.50 55.50	96 —	— 41 (—57%) (—67%)	$R_3 = 22.80$ —	— $R_3 = 13.90$	71 (+30)
♀ 59.20 63.10	165 —	— 55 (—67%) (—80%)	$R_4 = 26.18$ —	— $R_4 = 20.60$	148 (+93)

Pour chacun des 10 *Eriocheir* de ce Tableau, un cycle complet d'intermue normale (N) est comparé au cycle suivant, complet mais au début duquel le crabe est privé de ses pédoncules oculaires (O).

Le tableau III résume l'ensemble des résultats obtenus avec 10 crabes de ce premier lot. Chez ces individus en effet l'ampputation des P.O. et l'autotomie d'une patte se plaçaient tout au début de la deuxième intermue étudiée et permettait dès lors d'en mesurer le changement de durée. Contrairement à ce que nous avons observé chez le crabe enragé, la régénération et la mue qui suivent l'ablation des P.O. sont accélérées de manière spectaculaire, quels que soient le sexe, la taille et l'état de matu-

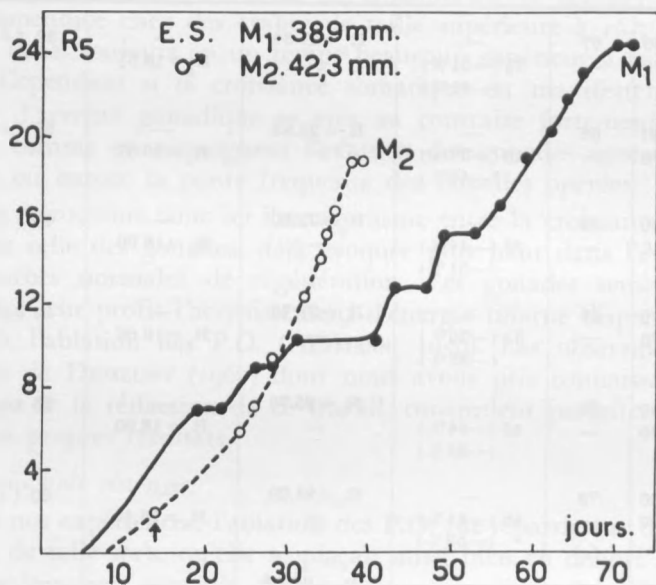


FIG. 10.

Valeurs successives de l'indice R_5 au cours d'une intermue normale (●) et de l'intermue suivante, au début de laquelle (flèche) le crabe *Eriocheir* est privé de ses pédoncules oculaires (○). (Taille en mm.)

rité sexuelle (fig. 10, 11). Le raccourcissement de l'intermue varie entre 30 et 69 % selon la longueur de l'intermue de référence. Si l'on soustrait des deux intermue le nombre de jours qui dans la seconde a précédé l'ablation des P.O. pour ne comparer que les durées restantes, le raccourcissement ainsi plus exactement mesuré varie entre 35 et 80 %. Le taux le plus élevé est toujours obtenu à partir d'individus dont l'étape C de l'intermue normale était la plus longue. La disparition de l'hormone inhibitrice des P.O. a donc essentiellement pour effet de sup-

primer tout ralentissement ou tout arrêt en C. Les étapes ultérieures peuvent elles aussi être légèrement accélérées comme en témoigne l'inclinaison plus verticale des segments de la courbe correspondant à la croissance préexuviale, mais cette éventualité n'a pas toujours été réalisée. Cela signifie que dans certains cas au moins la vitesse de croissance du régénérat chez un crabe sans P.O. est supérieure au maximum de cette vitesse chez un individu normal.

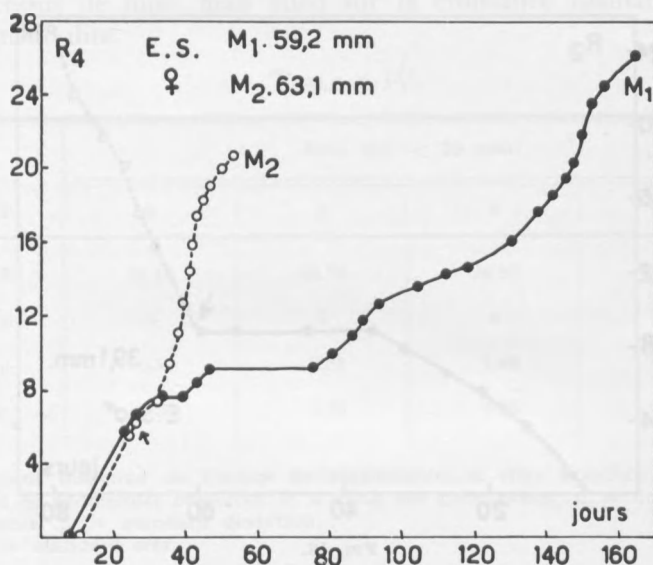


FIG. 11.

Valeurs successives de l'indice R₄ au cours d'une intermue normale (●) et de l'intermue suivante, au début de laquelle (flèche) le crabe *Eriocheir* est privé de ses pédoncules oculaires (○). (Taille en mm.)

Ces données correspondent aux observations de TCHERNIGOV-TZEFF (1959). Etudiant la croissance épithéliale de *Leander serratus* au cours de l'intermue, cet auteur avait constaté des taux mitotiques supérieurs à la normale après ablation des P.O.

Notons encore que dans un cas, non repris dans le tableau III, il n'y eut aucune régénération, quoique l'exuviation post-opératoire fut précipitée. Le même phénomène s'est également présenté chez un crabe opéré qui réussit à boucler un deuxième cycle d'intermue post-opératoire dont la durée fut encore plus réduite que la première.

Dans une deuxième série d'expériences, 7 crabes des deux sexes (taille allant de 36 mm à 49,6 mm) furent privés de leurs P.O. et amputés d'une patte alors qu'ils se trouvaient au stade C de DRACH. Cette intervention a toujours interrompu brutalement le plateau d'arrêt ou de croissance ralentie du régénérat pour amorcer bientôt la croissance préexuviale (fig. 12). Ce fait souligne une fois de plus que le raccourcissement de l'intermue post-opératoire porte fondamentalement sur l'étape C.

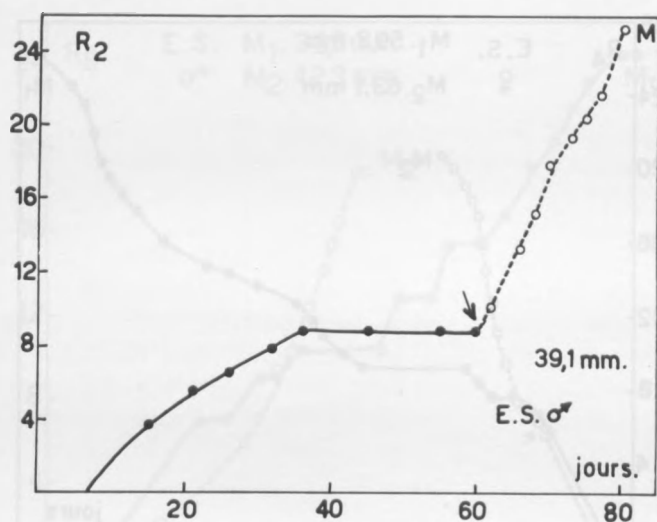


FIG. 12.

Valeurs successives de l'indice R_2 au cours de l'intermue d'un crabe *Eriocheir*, avant (●) et après (○) l'ablation des pédoncles oculaires. (Taille en mm.) La flèche indique le moment de l'ablation des pédoncles.

La contre-épreuve confirme cette interprétation : deux P.O., greffés dans la cavité générale de crabes arrêtés en C_4 et puis privés de leurs P.O. normaux, reculent nettement le moment où se termine C_4 et où débute la croissance préexuviale, ceci par rapport à des crabes arrêtés en C_4 , opérés à blanc, puis privés de leurs P.O.

Il semble donc légitime de conclure qu'une hormone sécrétée par le complexe Organe X - Glande sinusaire constitue le facteur principal responsable de la vitesse de parcours de l'intermue, quoique d'autres facteurs externes et internes puissent également intervenir secondairement.

La valeur de l'indice de régénération R est généralement plus faible chez les opérés des deux séries précédentes que celle fournie par des individus normaux (tableau IV). Cette différence est significative ($P < 0,01$ pour R_s). Le raccourcissement de l'intermue en est vraisemblablement la cause principale. Mais par unité de temps, la quantité de tissu régénéré est plus élevée chez les opérés que chez les mêmes individus avant l'opération (tableau III, 6^e colonne). Ceci autorise à conclure que le complexe Organe X-Glande sinuaire agit non seulement sur les processus de mue, mais aussi sur la croissance tissulaire proprement dite.

TABLEAU IV.

P	Erio. sin. < 50 mm			
	2	3	4	5
R	20.13	22.76	24.50	19.19
n	4	4	4	10
σ	0.59	3.39	1.46	1.53
σ_M	0.29	1.79	0.73	0.48

Valeur moyenne de l'indice de régénération R chez *Eriocheir sinensis* privé de pédoncules oculaires. P = rang des péréiopodes; n = nombre de mesures; σ = standard deviation; σ_M = standard error.

Ce résultat n'allait pas de soi. On sait en effet que la mue n'entraîne pas nécessairement une augmentation de la masse tissulaire, elle peut n'être accompagnée d'aucun accroissement de taille. KOCH (1952) observe un accroissement de N total semblable entre des crabes chinois normaux et privés de leurs P.O. Ces dernières données suggèrent que la croissance linéaire beaucoup plus élevée de la carapace des crabes chinois opérés par rapport à ceux qui ne le sont pas (BAUCHAU, 1948 b) ne résulte pas d'une synthèse accrue de protéines, mais traduit plutôt une absorption d'eau plus considérable, entraînant un élargissement plus marqué de la chitine céphalothoracique. Nous avons pu montrer qu'il en allait bien ainsi (BAUCHAU, 1960). Par contre, les phénomènes de régénération supposent une division cellulaire et exigent une synthèse de protéines. Leur accélération

après ablation des P.O. met donc en évidence une influence très nette du complexe neurosécréteur sur la croissance proprement dite : la quantité de matière protéique synthétisée par unité de temps est augmentée. La consommation d'oxygène beaucoup plus considérable des crabes chinois opérés (BAUCHAU, 1948 a) est très vraisemblablement liée à ce résultat.

Discussion.

L'étude des régénérats des péréiopodes s'est avérée une manière pratique d'étudier les phénomènes de croissance somatique des crabes. La description générale du phénomène de régénération présentée par BLISS (1956) concorde avec nos observations sur *Carcinus* et *Eriocheir*.

Dans le cas de ces deux espèces, l'allure des courbes de croissance dépend de la taille et donc aussi du développement sexuel : plus les gonades sont développées, plus lente est la régénération. BLISS (1956) avait noté que certains *Gecarcinus lateralis* normaux de petite taille (22 à 24 mm) régénéraient très rapidement selon une courbe quasi linéaire. Nous nous demandons si ce résultat resté inexpliqué ne traduirait pas une maturité sexuelle moins avancée ou un état de repos momentané dans l'activité gonadique. Notre ignorance des étapes de maturation chez *Gecarcinus* ne nous permet que de poser la question.

Chez *Carcinus moenas*, l'ablation des P.O. entraîne une croissance gonadique accélérée au détriment de la vitesse de régénération. Il n'y a donc pas d'accélération des processus de mue, tout au moins à partir d'une maturation sexuelle suffisante, correspondant à la taille de 12 mm dans nos expériences. Il est possible toutefois que des individus de plus petite taille, ou d'autres de 12 mm et même davantage, dont les gonades seraient moins avancées dans leur développement, réagissent différemment et voient leur durée d'intermue post-opératoire réduite. Nous croyons que c'est là l'explication de certains cas d'accélération signalés par DEMEUSY (1956).

Nos expériences éclairent d'un jour nouveau les résultats obtenus par CARLISLE (1954). A la suite de l'ablation des P.O. pratiquée chez des crabes enragés de 25 à 40 mm, au cours de la saison normale de mue, cet auteur n'avait pas constaté d'accroissement dans la fréquence des exuviations. Il en concluait qu'à cette époque de l'année les P.O. de *Carcinus* ne sécrétaient

pas d'hormone inhibitrice de la mue. Les résultats que nous avons exposés permettent de présenter une interprétation différente. L'effet de l'ablation des P.O. sur les processus de régénération et donc aussi de mue dépend, non de l'époque de l'année où se place l'opération, mais de la taille des crabes ou plus exactement de l'état de maturité plus ou moins avancée des gonades. Or la taille des animaux utilisés par CARLISLE semble bien indiquer qu'ils étaient pubères ou prépubères, aussi est-il quelque peu ambigu de les désigner comme « small crabs ». Nous devons remarquer de plus que ces crabes n'étaient alimentés qu'une fois par semaine, au cours des 50 jours que dura l'expérience. Un jeûne assez sévère leur était donc imposé et une situation de stress a pu ainsi avoir été involontairement créée. Elle expliquerait la mortalité anormalement élevée : sur 250 crabes opérés, 86 meurent après l'opération initiale et il semble que sur les 164 survivants, 45 seulement aient vécu 50 jours.

Eriocheir sinensis réagit à l'ablation des P.O. d'une manière tout opposée à celle de *Carcinus* : une accélération brutale de la régénération et de la mue survient toujours dans leur cas, quels que soient la taille, le sexe ou la maturité sexuelle.

Cette différence réactionnelle vis-à-vis de la disparition du même complexe endocrinien retient particulièrement l'attention. Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées pour en rendre compte. Comme nous ne pouvons encore faire état d'aucune expérience décisive permettant de les départager, nous nous bornerons pour le moment à dégager un élément de solution, susceptible de jouer un rôle non négligeable : en l'absence des P.O., les gonades d'*Eriocheir* ne semblent pas être le siège d'un développement plus accentué par rapport à la normale. Le nombre réduit de données expérimentales dont nous disposons actuellement ne nous permet pas d'être plus catégorique, mais tout semble indiquer que l'antagonisme soma-germen déjà relevé dans le cas de *Carcinus* se retrouve ici sous la modalité opposée.

Ceci pourrait résulter des conditions spéciales de nos élevages. En effet *Carcinus* parcourt tout le cycle de son développement dans un milieu marin, et en laboratoire nous le maintenions également en eau de mer naturelle. *Eriocheir* au contraire est une espèce migratrice, grandissant en eau douce et se reproduisant en eau de mer ou tout au moins en eau saumâtre. Or nos élevages les maintenaient en eau douce. Il se pourrait que dans ces conditions les gonades ne fonctionnent pas parfaitement. Il est

remarquable en tout cas de relever qu'une femelle pubère n'a jamais pondu en eau douce, même après ablation des P.O. SCHWABE (1933), SCHOLLES (1933) et WIDMANN (1936) ont signalé depuis longtemps aussi que des femelles ovigères ne supportent pas un séjour prolongé en eau douce, elles meurent après quelques jours. KOCH et HEUTS (1944) précisent que la pression osmotique totale de ces femelles est supérieure à celle qui existe avant la maturité sexuelle et que la zone d'homéostasie est décalée vers les concentrations salines plus élevées. De là sans doute la migration catadrome des adultes qui participent à la reproduction. DUCHATEAU et FLORKIN (1955) et SCHOFFENIELS (1960) ont montré que cette migration affecte non seulement la concentration minérale de l'hémolymph, mais aussi la teneur en acides aminés libres d'autres tissus, tels que les muscles et les nerfs. Il se pourrait que ces modifications atteignent également les gonades et contrarient leur développement. Notons encore à ce point de vue une observation de HOESTLANDT (1948) qui plaide dans le même sens. Il constate que les ovaires de deux femelles adultes conservées en eau douce dans l'Yser ne présentent pas de gros ovocytes en métaphase de la première mitose de maturation, alors que ce stade est atteint chez les individus capturés en eau saumâtre.

Des expériences en cours devront décider si la suggestion que nous proposons doit être retenue ou non. Inversement il serait intéressant de voir si le développement accentué des ovaires du crabe marin *Uca pugilator* privé de P.O. (BROWN, F. A.; JONES, G. M., 1949) ne s'accompagne pas d'un arrêt concomitant des phénomènes de régénération. Si ces résultats futurs se révélaient favorables à notre hypothèse de travail, on serait autorisé à conclure que chez les Brachyours un antagonisme s'exerce entre le développement des gonades et celui du soma.

SUMMARY.

The regeneration-process of an autotomized leg and its correlation with moulting are described for a marine crab, Carcinus moenas, and a migrating crab, Eriocheir sinensis, at different stages of post-larval development.

Approaching sexual maturity has a slackening effect on regeneration and may block temporarily its progression at the intermoult period.

Divergent consequences follow the removal of the eye-stalks in the two species : in Carcinus, it does not accelerate limb-bud growth but induces a rapid development of the gonads; in Eriocheir, regeneration is strikingly precipitated while the effect on the gonads seems less important.

Some implications of these differences are discussed.

BIBLIOGRAPHIE.

- ABELOOS, M. (1933). — Sur les relations entre la mue et le pouvoir de régénération chez le crabe *Carcinus maenas* PENN. C. R. Soc. Biol., Paris, **112**, 1613-1615.
- ALTMANN, G. (1959). — Hormonale Beeinflussung der Stoffwechsels bei *Carcinus maenas*. *Experientia*, **15**, 191-192.
- BAUCHAU, A. G. (1948). — a. Intensité de métabolisme et Glande sinuairé chez *Eriocheir sinensis* H. M. Edw. *Ann. Soc. roy. Zool. Belgique*, **79**, 73-86.
- BAUCHAU, A. G. (1948). — b. Phénomènes de croissance et Glande sinuairé chez *Eriocheir sinensis* H. M. Edw., *ibid.*, **79**, 125-131.
- BAUCHAU, A. G. (1949). — Growth and Sinus gland in a crab. *Nature*, **164**, 615.
- BAUCHAU, A. G. (1960). — Contrôle endocrinien de la régénération chez le crabe chinois *Eriocheir sinensis* H. M. Edw. *Naturwiss.*, **47**, 142-143.
- BLISS, D. E. (1956). — Neurosecretion and the control of growth in a Decapod Crustacean. *Bertil Hanström Zoolog. Papers*, pp. 56-75.
- BLISS, D. E. (1960). — Autonomy and regeneration in *The Physiology of Crustacea*. Vol. I. Acad. Press. New York. Chap. 17, pp. 561-589.
- BLISS, D. E. and WELSH, J. H. (1952). — The neurosecretory system of Brachyuran Crustacea. *Biol. Bull.*, **103**, 157-169.
- BROEKHUYSEN, G. J. (1936). — On the development, growth and distribution of *Carcinus maenas* LINNÉ. Thèse Univ. Leiden, 149 p.
- BROWN, F. A. and JONES, G. M. (1949). — Ovarian inhibition by a Sinus gland principle in the Fiddler crab. *Biol. Bull.*, **96**, 228-232.
- CARLISLE, D. B. (1954). — On the hormonal inhibition of moulting in Decapod Crustacea. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **33**, 61-63.
- DEMEUSY, N. (1958). — Recherches sur la mue de puberté du Décapode Brachyoure *Carcinus maenas* LINNÉ. Thèse Fac. Sciences Univ. Nancy, 491 p.
- DEMEUSY, N. (1960). — Différenciation des voies génitale mâles du crabe *Carcinus maenas* LINNÉ. Rôle des pédoncules oculaires. *Cahiers Biol. Marine*, **1**, 259-278.
- DRACH, P. (1939). — Mue et cycle d'intermue chez les crustacés Décapodes. *Ann. Inst. Océanog.*, Paris, **19**, 103-391.
- DUCHATEAU, G. et FLORKIN, M. (1955). — Concentration du milieu extérieur et état stationnaire du pool des acides aminés non protéiques des muscles d'*Eriocheir sinensis* MILNE EDW. *Arch. Inter. Physiol. Bioch.*, **63**, 249-252.
- HIATT, R. W. (1946). — The Biology of the lined shore crab *Pachygrapsus crassipes* RANDALL. *Pacific Science*, **2**, 135-213.
- HOESTLANDT, H. (1948). — Recherches sur la biologie de l'*Eriocheir sinensis* en France (Crustacé Brachyoure). *Ann. Inst. Océan.*, Paris, **24**, 1-116.
- KAMPS, L. F. (1937). — De Chineesche Wolhandkrab in Nederland. Thèse Fac. Sciences Univ. Groningen, 112 p.
- KNUDSEN, J. W. (1959). — Autotomy and regeneration in the California Xanthidae, the Pebble crabs (Crustacea Decapoda). *Wassmann J. Biol.*, **17**, 95-104.
- KOCH, J. H. (1952). — Eyestalk Hormones, Post Moults Volume increases and Nitrogen metabolism in the crab *Eriocheir sinensis* M. Edw. *Meded. Konink. Vlaams. Acad.*, België, **14**, 14.
- KOCH, J. H. et HEUTS, M. J. (1944). — Le cycle de la régulation osmotique et minérale du crabe chinois *Eriocheir sinensis* MILNE EDW. *Ann. Soc. roy. Zool.*, Belgique, **75**, 87-90.
- PANNING, A. V. (1952). — *Die Chinesische Wollhandkrabbe*. Akad. Verlag. Leipzig.

- PASSANO, L. M. (1953). — Neurosecretory control of molting in crabs by the X-Organ Sinus gland complex. *Physiol. Compr. Oecol.*, **3**, 155-189.
- PASSANO, L. M. (1960). — Molting and its control in *The Physiology of Crustacea*. Vol. I, pp. 473-536. Acad. Press, New York.
- PEREZ, C. (1928). — Sur l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax chez les Décapodes Brachoures. *C. R. Acad. Sciences, Paris*, **186**, 461.
- PETERS, N. und PANNING, A. V. (1933). — Die Chinesische Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* H. MILLE EDWARDS) in Deutschland. *Zoolog. Anzeiger*, **104**, 1-180.
- SCHARRER, B. (1955). — Hormones in Invertebrates in *The Hormones*. Vol. III. Acad. Press, New York, pp. 57-95.
- SCHOFFENIELS, E. (1960). — Origine des acides aminés intervenant dans la régulation de la pression osmotique intracellulaire de *Eriocheir sinensis* MILNE EDW. *Arch. Inter. Physiol. Bioch.*, **68**, 696-698.
- SCHOLLES, W. (1933). — Über die Mineralregulation Wasserlebender Evertebraten. *Zeit. Vergl. Physiol.*, **19**, 522-554.
- SCHWABE, E. (1933). — Über die Osmoregulation Verschiedener Krebse (Malacostraten). *Zeit. Vergl. Physiol.*, **19**, 183-236.
- TCHERNIGOVITZ, C. (1959). — Croissance épithéliale et cycle d'intermue chez *Leander serratus* (PENNANT). *C. R. Acad. Sciences, Paris*, **248**, 600-602.
- WIDMANN, E. (1936). — Osmoregulation bei einheimischen Wasser- und Feuchtluft Crustaceen. *Zeit. Wissen. Zool.*, **147**, 132-169.
- WOOD, F. T. and WOOD, H. E. (1932). — Autotomy in Decapod Crustacea. *J. Exper. Zool.*, **62**, 1-15.