

ROLE DE LA GLANDE DE MUE DANS L'ÉVOLUTION OVARIENNE DU CRABE *CARCINUS MAENAS* LINNÉ

par

Noëlle Dèmeusy

Faculté des Sciences, Caen.

Résumé

Ce travail est une étude des modifications morphologiques et histologiques présentées par l'ovaire du Crustacé Décapode *Carcinus maenas* L., privé de ses deux glandes de mue.

Il concerne uniquement des individus juvéniles suivis en élevage pendant une année.

Ces femelles réagissent différemment à l'opération selon leur taille, donc selon leur âge. La dualité de la réponse des opérées est due à l'état physiologique différent présenté par l'ovaire au moment où il est surpris par l'ablation des glandes de mue.

— Chez les très jeunes femelles (longueur céphalothoracique inférieure à 10 mm), la glande de mue est indispensable à un déclenchement normal de l'oogénèse. Elle interviendrait, semble-t-il, par son principe de croissance, dans la multiplication oogoniale initiale de la gamétogénèse.

— Chez les femelles juvéniles plus âgées (longueur supérieure à 10 mm), la glande mue n'est plus nécessaire à la poursuite du processus : l'accroissement des oocytes et le dépôt de vitellus correspondant à la vitellogénèse, s'effectuent fort bien en son absence.

Dans ce cas, la vitellogénèse présente deux particularités : elle apparaît plus précoce et elle semble immédiatement renouvelable sans que l'ovaire présente la phase de repos caractéristique des femelles adultes normales.

Connaissant le rôle respectif que jouent, d'une part les formations endocrines pédonculaires, d'autre part la glande de mue dans le développement et la maturation des gonades chez le Crabe enragé, *Carcinus maenas* L., nous nous étions intéressée, en 1957, au problème des interactions susceptibles d'exister entre ces deux massifs glandulaires.

Diverses séries d'ablations, soit indépendantes, soit simultanées, des pédoncules oculaires (P.O.) et des organes Y, avaient dès lors été réalisées. Les résultats de ces travaux expérimentaux ont été présentés dans une publication aux Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (1959).

Au cours de ces recherches, nous faisons alors des constatations très curieuses chez les animaux privés uniquement de leurs deux glandes de mue. Constatations fort inattendues, en ce sens qu'elles paraissaient en

nette contradiction avec les faits déjà établis quelques années auparavant par d'autres auteurs. Nous avons mentionné également ces résultats préliminaires dans notre note, mais nous ne croyons pas inutile de rappeler brièvement ce dont il s'agit :

D'après les travaux de L. Arvy, G. Echalié et M. Gabe (1954-1956), l'ablation bilatérale de l'organe Y chez le Crabe *Carcinus maenas* L. entraîne certaines modifications de la gonade dans les deux sexes. Mais « l'effet de cette intervention sur la gonade est essentiellement différent suivant qu'elle est pratiquée avant ou après la maturité sexuelle ». Dans le premier cas, les ovaires des femelles examinées un an après l'opération ne présentent jamais d'oocytes en vitellogénèse, la plupart d'entre eux se trouvant au début de la période de grand accroissement. On note d'autre part des phénomènes dégénératifs très importants. L'évolution de l'ovaire se trouve par conséquent considérablement retardée par rapport à celle des individus non opérés de même âge. Des anomalies équivalentes apparaissent dans la gonade mâle. Dans le second cas, l'ablation ne cause aucun changement notable de la structure des ovaires qui évoluent normalement.

Ces résultats sont signalés par F.G.W. Knowles et D.B. Carlisle (1956) dans leur revue détaillée des divers mécanismes qui se trouvent vraisemblablement sous contrôle endocrinien chez les Crustacés et les mêmes termes sont repris : « its ablation (of Y organ) in either sex in Crabs before the onset of sexual maturity leads to a considerable retardation of gametogenesis and to degenerative changes of the gonads. If the operation is performed after sexual maturity, however, no effect is observed on the gonads which function normally. »

Nos propres opérations avaient été réalisées sur des jeunes individus impubères des deux sexes. Les femelles, ainsi choisies avant qu'elles aient atteint l'état adulte et par conséquent la maturité sexuelle, auraient dû voir leur évolution génitale stoppée du fait de l'absence des organes Y. Or, elles ont montré 2 mois $\frac{1}{2}$ après l'intervention, des ovaires en vitellogénèse. De plus, cette maturation semblait avancée par rapport à celle des témoins de même âge. Des observations analogues concernaient les mâles.

Afin de lever les doutes qui subsistaient concernant notre travail (ablations défectueuses, durée de notre expérience trop courte et non directement comparable à celle des auteurs précédents, nombre insuffisant d'individus), nous avons repris cette étude à plus grande échelle au cours de l'été 1959 à la station biologique de Roscoff (Finistère). Elle fait l'objet du présent mémoire. Notre technique d'ablation s'étant perfectionnée, nous nous portons garante de sa qualité et du prélèvement total de l'organe Y, car nous parvenons à dégager, rapidement et en une seule fois, la glande, enveloppée de sa membrane. De plus, un certain nombre d'opérés ont pu être maintenus en vie et suivis pendant près d'un an (1), ce qui fournit des conditions d'expérience directement comparables à celles des auteurs précités.

Nous verrons alors que nos résultats préliminaires se sont trouvés confirmés. Néanmoins, ainsi que nous nous attacherons à le montrer au cours de la discussion, la contradiction qui, de ce fait, semble toujours subsister avec les travaux antérieurs aux nôtres, est beaucoup moins absolue que l'on aurait pu le croire. Il existe bien, en effet, toujours deux réponses différentes des femelles à l'opération. Cette dualité toutefois n'a rien à voir avec la maturité génitale de l'animal et la coupure que l'on est amené à établir se situe bien avant cette étape du développement génital.

De plus, tout porte à croire que, lorsque la vitellogénèse peut s'installer chez l'animal opéré, elle est plus précoce que chez le témoin.

(1) Je tiens à remercier vivement Mlle L. Milin qui a bien voulu assurer la surveillance et l'entretien quotidien de l'élevage pendant les mois d'hiver.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel :

Opérés : 286 individus des deux sexes ont subi l'ablation bilatérale de l'organe Y.

Leur longueur céphalothoracique s'échelonne pour 200 d'entre eux de 8 à 13,5 mm. Il s'agit donc, en ce qui concerne les femelles, d'animaux juvéniles. D'après des données antérieures que nous avons obtenues au cours d'élevages d'animaux individuels (1958), ces femelles ont vraisemblablement à effectuer 4 à 5 mues avant d'atteindre la mue de puberté. 85 individus ont une taille supérieure : 14 à 20 mm, mais les femelles sont dans ce cas également des femelles impubères.

Pour des raisons essentiellement matérielles d'installation des élevages, les opérés se sont trouvés groupés en trois lots ainsi que le signale le tableau I.

TABLEAU I

	NOMBRE d'opérés	TAILLE Long. céph.	DATES d'ablation	MUES				MORTALITÉ				
				préparée		non préparée		Juillet	Août	Sept.	Octobre	Nov.
				Délai	Nombre	Délai	Nombre					
Série A.	96	8,5 à 13,5 mm	2-VII-1959 au 8-VIII-1959	1 à 3 jours	8		1	26 +	17 +	19 +	8 +	2 +
Série B.	105	8 à 13 mm	20-VII-1959 au 18-VIII-1959	1 à 3 jours	5	29-26 jours	2	33 +	11 +	7 +	7 +	
Série C.	85	14 à 20 mm	4-VII-1959 au 28-VII-1959	1 à 4 jours	9	1 à 2 mois	2	23 +	16 +	15 +	7 +	1 +

— En raison du nombre important des opérés, les ablations se trouvent étalées sur un certain laps de temps. Débutant le 2 juillet 1959, elles se poursuivent jusqu'au 8 août. Sept individus sont encore opérés le 18 août.

Témoins : 90 *Carcinus* des deux sexes, de tailles correspondant à celles des opérés sont également mis en élevage en juillet.

Témoins et opérés sont suivis dans des conditions strictement comparables et sont nourris de moules quotidiennement et à satiété. Un certain nombre d'individus ont été maintenus en vie pendant près d'un an.

Méthode d'étude :

La présente note donnera uniquement les résultats obtenus chez les individus femelles.

Nous avons suivi l'évolution génitale des animaux en observant l'aspect macroscopique des ovaires à des intervalles de temps croissant au cours de l'expérience.

Pour ce faire, nous avons utilisé aussi bien les individus morts en cours d'élevage que des individus prélevés vivants et sacrifiés en vue de la dissection.

Individus prélevés en cours d'élevage.

Jusqu'en novembre, des prélèvements sont faits dans l'élevage, de telle façon que les ovaires puissent être examinés 1 mois, 2 mois, et 3 mois après l'opération. Le tableau II situe ces prélèvements dans le temps.

TABLEAU II

DURÉE DE VIE APRÈS L'OPÉRATION	DATES DES PRÉLÈVEMENTS
1 mois	31-VIII-1959
1 mois 10 jours	18-IX-1959
2 mois	21-IX, 24-IX, 28-IX, 5-X
3 mois	2-X, 14-X, 22-X

Individus morts.

Dans la mesure du possible, les mêmes délais de survie sont évidemment choisis. Nous avons donc groupé les femelles mortes en cours d'élevage en 3 lots correspondant à 1 mois, 2 mois et 3 mois $\frac{1}{2}$ de survie.

Etant donné l'étalement sur plus d'un mois des dates d'opération, ces trois lots se trouvent situés dans le temps de la façon suivante :

- 1 mois de survie du 8-VIII au 6-IX ;
- 2 mois de survie du 3-IX au 27-IX ;
- 3 mois à 3 mois $\frac{1}{2}$ de survie le 6-XI.

Le nombre des individus se trouvant en novembre considérablement réduit, nous n'avons plus dès lors effectué de prélèvements. Les survivants ont été conservés en élevage et sont morts les uns après les autres, de novembre 1959 à mai 1960. Une seule femelle vivait encore un an après avoir été opérée.

Graphiques : opérés.

Afin de concrétiser l'évolution génitale des opérés, les résultats des observations faites 1 mois, 2 mois et 3 mois après les opérations ont été reportés sur trois graphiques (graphique I - II et III) distincts.

Au cours de son évolution vers la maturité, l'ovaire de *Carcinus maenas* présente certaines transformations d'ordre macroscopique qui intéressent à la fois le volume, la teinte de la glande et l'apparition des oocytes. Dans un travail précédent (1958), nous avons déjà indiqué ces diverses modifications. R. Lenel (1961) les a reprises dans

son étude comparative de la pigmentation de l'ovaire, de l'hétopancréas et de l'hémolymphe en fonction de la maturation des gonades de *Carcinus*. Dans le cas présent, nous avons schématisé ces variations en créant également des divisions très nettes dans l'évolution de la gonade des opérés, divisions qui se dégagent de l'examen d'un grand nombre d'individus. Il est évident que ces divisions sont très artificielles, mais nécessaires à la clarté de l'exposé, ainsi que le remarque très justement R. Lenel. Elles sont les suivantes :

	ovaires	transparents, sans oocytes visibles (tr.) (1).
Début d'oogénèse	—	légèrement élargis (p. el.).
	—	larges, translucides à oocytes légèrement visibles (el.).
Début de vitellogénèse	—	crèmes à oocytes plus gros (cr.).
	—	présentant quelques oocytes jaunes (o.j.).
Vitellogénèse	—	jaunes (j.).
	—	orangés (or.).
Fin de vitellogénèse	—	rouges (r.).

Sur chacun des graphiques, nous avons reporté l'état des ovaires, à la fois des opérés morts et des opérés prélevés en cours d'élevage.

Témoins :

L'état génital des témoins a été observé chez les individus morts et chez les individus sacrifiés au cours de l'élevage. Le premier prélèvement se situe fin septembre - début octobre et le second le 6 novembre.

Afin de pouvoir établir une comparaison plus nette avec les opérés, nous avons construit les deux graphiques correspondants aux deux époques de prélèvements (graphiques A et B).

RÉSULTATS

Mortalité (tableau I).

La mortalité fut très élevée au cours des deux premiers mois d'élevage. La chaleur exceptionnelle de cet été 1959 en fut sans doute la cause principale, car les animaux témoins n'y ont pas échappé.

Au début de novembre (6-XI), donc 3 à 4 mois après l'ablation suivant les individus, 192 opérés sont morts, ce qui correspond à un peu plus de la moitié de l'effectif. A la même date, la mortalité est proportionnellement aussi élevée chez les témoins : 40 individus sur 90.

(1) Les abréviations sont celles figurant sur les graphiques.

Mue (Tableau I).

Opérés :

Quelques mues sont observées chez les animaux privés de leurs glandes de mue mais elles restent facilement explicables.

— 22 individus muent dans les 4 premiers jours qui suivent l'intervention. Pour ceux-là, l'exuviation était inévitable et ils ont été vraisemblablement surpris par l'opération après le stade D² d'intermue, ainsi que l'a déjà montré Echalié (1954, 1959).

— 4 ont mué 1 ou 2 mois après l'opération. Un individu a même mué 3 fois de suite et s'est ainsi comporté comme un témoin.

Pour ces 5 animaux, l'ablation des glandes Y n'était très certainement pas complète.

Tous les autres opérés, dont certains ont été conservés un an durant, n'ont jamais subi d'exuviations et ont ainsi conservé leur taille originelle. Ils sont une confirmation de plus des résultats de G. Echalié.

Témoins :

Les témoins ont mué normalement.

Au début de novembre :

14	témoins	ont mué	4 fois ;
17	—	—	3 fois ;
18	—	—	2 fois ;
26	—	—	1 fois puis sont morts.

Lors de leur mise en élevage en juillet, ils ont une taille comparable à celle des opérés et leur longueur est comprise entre 8 et 16 mm. Au bout d'un mois, ils atteignent des longueurs échelonnées de 11 mm à 21 mm. En septembre, ils ont de 11 à 27 mm et en novembre la taille maximale atteinte est de 34 mm.

Évolution des ovaires.

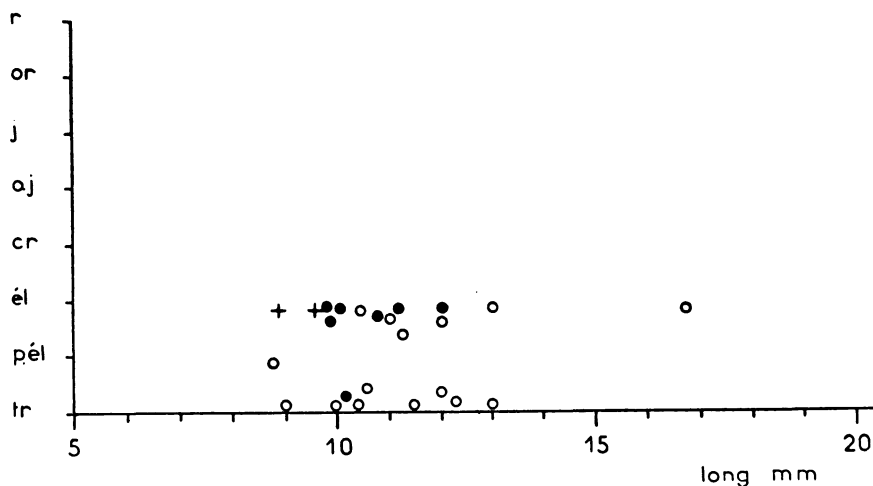
Un mois après l'ablation bilatérale de la glande de mue, les points représentatifs de l'aspect macroscopique des ovaires forment un nuage fort bien délimité ainsi qu'en témoigne le graphique I. Ils se maintiennent tous entre l'état transparent et l'état large translucide. L'apparence des ovaires offre donc à ce moment une très belle homogénéité. Un début d'évolution s'amorce et se traduit essentiellement par un gonflement de la gonade.

— Le nombre peu important des femelles qui se trouvaient parmi les témoins en élevage et leur mortalité précoce nous a conduit à hésiter à en sacrifier au début de l'expérience. Aussi ne disposons-nous d'aucun individu normal et de même âge que les opérés pour établir une comparaison de l'état génital.

— Seules des femelles récoltées dans la nature, de même taille que les opérés, et dont les ovaires sont beaucoup moins aisément décelables, prouvent qu'une évolution s'est produite chez les animaux privés de glande de mue.

Deux mois après l'ablation des organes Y, les points figuratifs de l'aspect des ovaires s'évalent verticalement (graphique II). Certaines femelles, celles dont la longueur est comprise entre 10 et 17 mm, présentent des ovaires crèmes, jaunes, voire même orangés et les oocytes sont très bien formés et fort visibles. La vitellogénèse est déclenchée et parfois même déjà assez avancée chez certains individus. D'autres femelles, ce sont les plus petites, ne déposent pas encore de vitellus dans les oocytes. Elles ont de 8 à 10 mm et gardent des ovaires sensiblement au même stade de développement que pendant le mois précédent. Ces ovaires sont développés, élargis et gonflés, mais il est difficile, au seul examen morphologique, de dire quelle modification s'y opère.

ovaires



GRAPHIQUE I

Etat génital des ♀ un mois après l'ablation des organes Y

○ individus morts du 8-VIII-1959 au 6-IX-1959

● individus prélevés le 31-VIII-1959

+ — le 18-IX-1959

tr., transparents - p.él., peu élargis - él., élargis - cr., crèmes - aj., quelques ovules jaunes - j., jaunes - or., orangés - r., rouges.

Ainsi, donc, 2 mois après l'opération, les ovaires sont en évolution et la vitellogénèse s'installe chez certaines femelles juvéniles.

— A la même époque (septembre-début octobre), les femelles-témoins de même âge, mais qui, par suite de mues effectuées, ont atteint des tailles supérieures à celles des opérés, présentent des ovaires qui ne dépassent pas le stade « large » (graphique A). Un seul individu se distingue. Deux femelles ont effectué leur mue de puberté.

La comparaison des deux graphiques (II et A) permet de constater que la maturation de l'ovaire est plus rapide chez les opérés que chez les témoins.

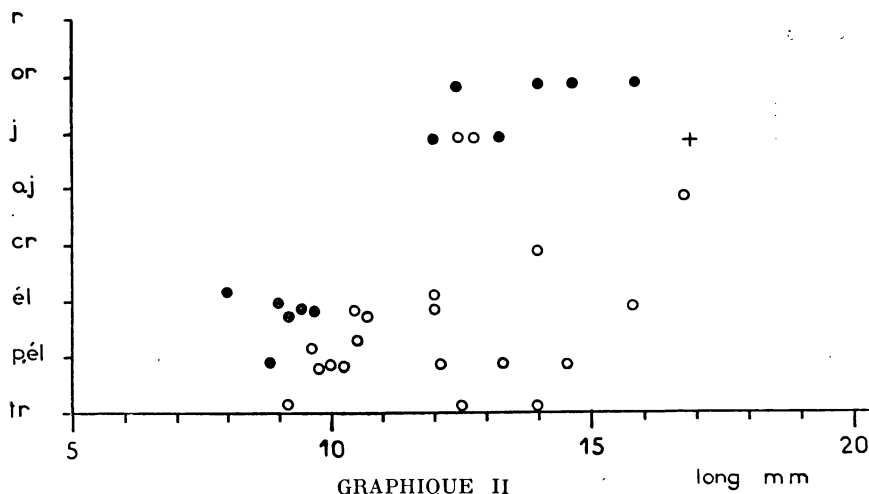
Trois mois à trois mois et demi après l'ablation.

Pour certains individus, ce laps de temps est atteint courant octobre, pour d'autres, début novembre.

— Toutes les femelles dont la taille est comprise entre 10 et 20 mm offrent des ovaires bourrés d'oocytes jaunes, orangés ou rouges. Deux pontes sont observées, l'une le 15-X, l'autre le 2-XI.

— Parmi les très jeunes individus (de 8 à 10 mm), la plus grande partie d'entre eux n'a, en général, subi aucune évolution vers la vitellogénèse. Cependant, on remarque chez certains, quelques rares oocytes crèmes et même jaunes.

ovaires



Etat génital des ♀ deux mois après l'ablation des organes Y

- individus morts du 3 au 27-IX-1959
- — prélevés du 21-IX-1959 au 5-X-1959
- + individu mort du 25-VIII-1959

En comparant ces résultats (graphique III) à ceux obtenus après 2 mois d'opération (graphique II), il est de toute évidence que la vitellogénèse s'est poursuivie depuis septembre et qu'ainsi bon nombre d'individus sont parvenus en fin de vitellogénèse. De plus, quelques très jeunes individus (de 8 à 10 mm) parviennent au bout de trois mois à déposer du vitellus dans quelques oocytes.

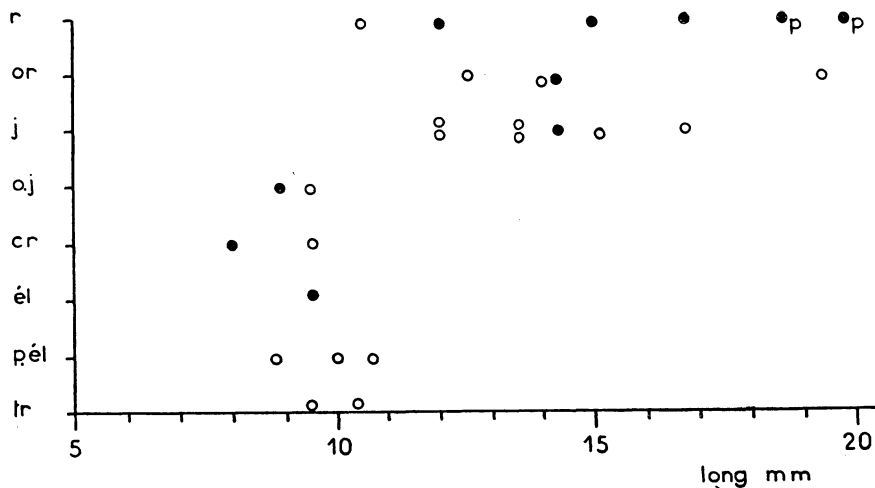
— Au début de novembre, la plupart des femelles-témoins ont effectué leur mue de puberté. Elles sont morphologiquement adultes et leurs ovaires sont en début de vitellogénèse. Ils sont translucides, crèmes ou jaunâtres mais n'ont pas encore atteint le stade orangé ou rouge.

Trois mois à un an après l'ablation.

Ainsi que nous l'avons déjà mentionné, les femelles maintenues en élevage à partir de novembre sont mortes successivement de janvier à mai 1960. Le 12 août 1960, donc légèrement plus d'un an après son opération, un seul individu subsistait.

Le graphique IV retrace l'état génital de ces diverses femelles à la date de leur mort.

ovaires



GRAPHIQUE III

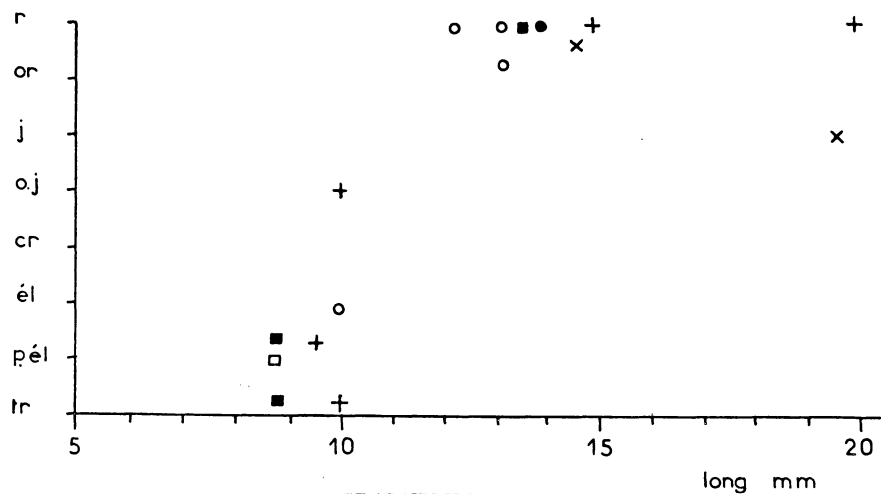
Etat génital des ♀ trois mois après l'ablation des organes Y

○ individus morts 6-XI-1959

● — prélevés X-1959 (2-14-22-24)

p ponte

ovaires



GRAPHIQUE IV

Etat génital des ♀ cinq mois à un an après l'ablation des organes Y

○ individus examinés en janvier 1960

■ — mars 1960

□ — février 1960

+ — avril 1960

x — mai 1960

● — août 1960

— Toutes les femelles qui ont entre 10 et 20 mm de long sont dans un état de vitellogénèse avancée ou de fin de vitellogénèse. Certaines montrent des signes d'involution très nets.

— Les femelles plus petites (de 8 à 10 mm) présentent des ovaires pratiquement dans le même état macroscopique que celui qu'elles offraient 3 mois après l'opération.

— En ce qui concerne les témoins, nous ne disposions plus que d'une seule femelle conservée jusqu'au 8 avril 1960. A cette date, ses ovaires sont remplis d'oocytes jaunes. L'absence de témoins, au cours de cette étape de l'expérience, a pu très facilement se trouver comblée par nos propres observations faites à Roscoff même (1958) et concernant les relations entre la mue de puberté du *Carcinus* et sa maturité génitale.

A cette époque, nous avons observé que les femelles qui atteignent leur mue de puberté assez tardivement dans l'année (cas de nos actuels témoins) sont généralement en cours de vitellogénèse en novembre 1958 (p. 43). Elles pondent alors dans le courant de l'hiver ou au début du printemps. Puis elles muent vraisemblablement après la ponte et présentent alors des ovaires incolores.

Dans quelques cas, il n'y aurait aucune maturation génitale après la mue de puberté. Une ou deux mues auraient lieu et la vitellogénèse serait atteinte en août. Frentz (1960), qui a examiné l'état des ovaires des femelles adultes pendant une année entière, a obtenu des résultats tout à fait comparables et concordants : le pourcentage d'ovaires colorés est très faible à partir d'avril jusqu'en juin.

Les femelles témoins de la série expérimentale actuelle, mises en élevage en juillet, ont, pour la plupart, effectué leur mue de puberté en octobre. Début novembre, elles sont en voie de vitellogénèse. Il est donc fort vraisemblable, à la lumière des résultats précités, que le pourcentage d'ovaires colorés se serait montré élevé jusqu'aux environs d'avril, puis que ce pourcentage aurait baissé considérablement en avril, mai, juin.

Il est dès lors curieux de constater que, chez les opérés, les ovaires persistent à présenter des signes de vitellogénèse, précisément pendant les mois d'avril et de mai.

GRAPHIQUE A

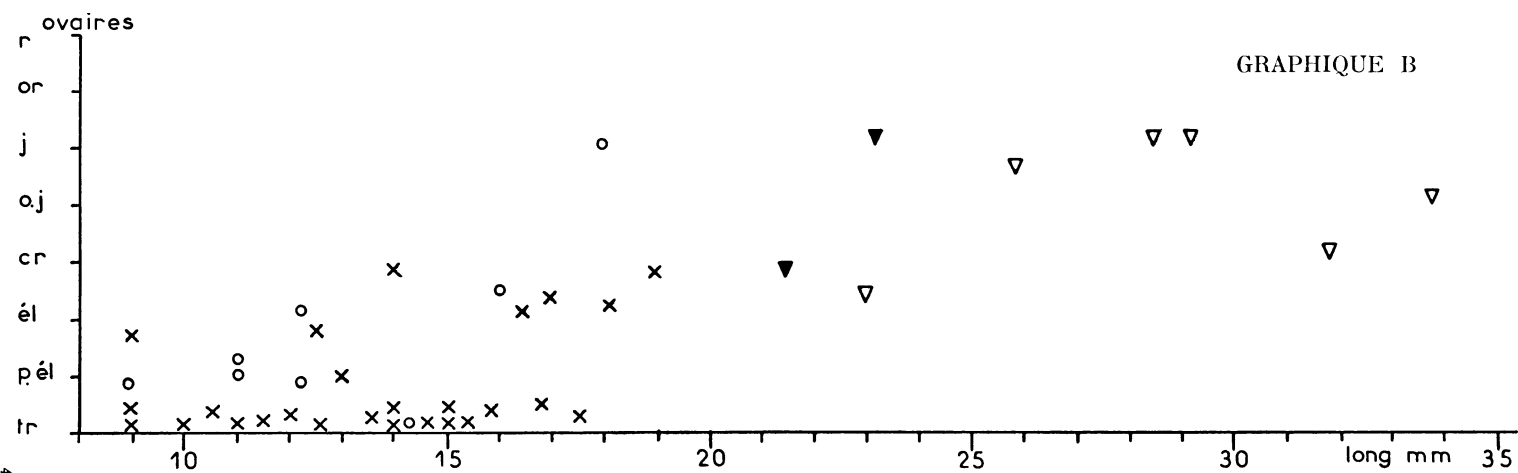
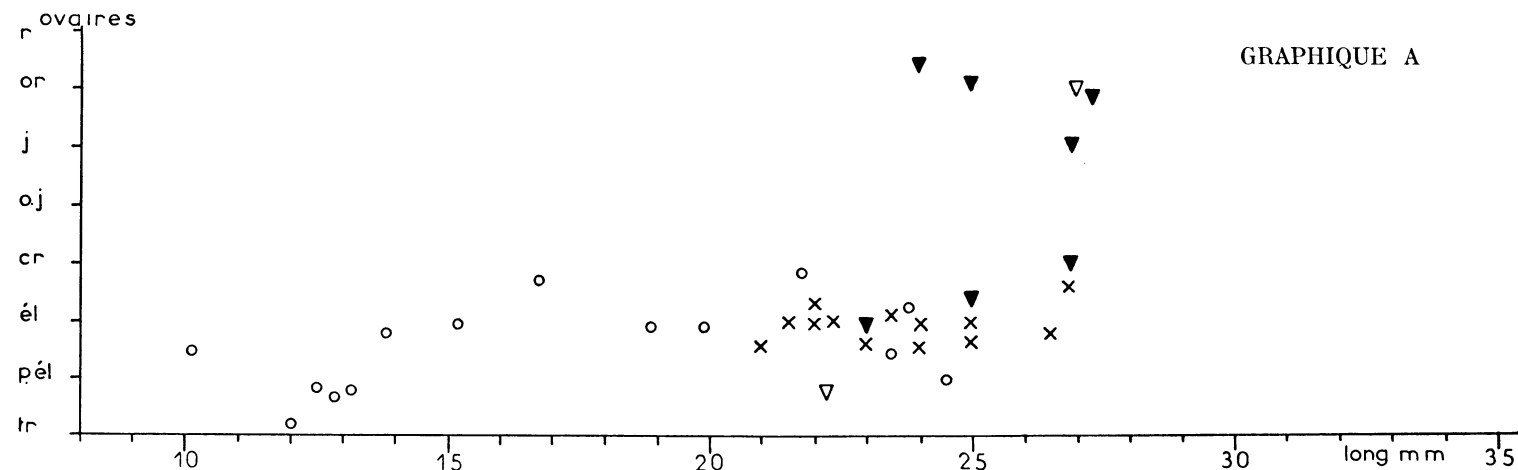
Etat génital des ♀ témoins
à la fin du mois de septembre et au début d'octobre 1959

○	individus juvéniles de l'élevage
Δ	— pubères —
×	— juvéniles pris dans la nature
▲	— pubères —

GRAPHIQUE B

Etat génital des ♀ témoins au début de novembre 1959

○	individus juvéniles de l'élevage
Δ	— pubères —
×	— juvéniles pris dans la nature
▲	— pubères —



DISCUSSION

- I) Un premier résultat confirme nos observations préliminaires :
La maturation des oocytes avec dépôt de vitellus se réalise chez des Crabes de taille juvénile privés de leur organes Y.

Ces individus, nous l'avons vu, sont surpris par l'opération à une taille qui les situe 4 ou même 5 stades avant le stade adulte pour les plus petits, 2 ou 3 stades pour les plus grands.

La vitellogénèse peut donc être atteinte par des femelles qui, du fait de l'arrêt des processus de mue, conservent indéfiniment la taille d'individus juvéniles et ne présentent jamais les caractères morphologiques externes des adultes (abdomen décroché, bordure de soies pubérales, etc.). Ainsi, des Crabes juvéniles, rendus permanents, peuvent poursuivre leur évolution génitale.

Ce résultat semble donc, à première vue, en contradiction avec ceux de L. Arvy, G. Echalié et M. Gabe (1954). En effet, si l'on considère les termes employés par ces auteurs, il est bien évident que nos femelles ont été opérées « avant la maturité sexuelle », ou encore avant que les ovaires soient complètement mûrs ainsi que le rapportent F.G.W. Knowles et D.B. Carlisle (1956).

Toutefois, certaines remarques sont susceptibles de venir atténuer cette contradiction, remarques intéressant en particulier la taille des individus opérés.

G. Echalié (1954) utilise, comme Crabes femelles ayant atteint la taille correspondant à l'âge où se fait normalement la maturation sexuelle, des animaux dont la largeur est comprise entre 20 et 30 mm. Cette largeur correspond à une longueur céphalothoracique de 16 à 25 mm. De telles femelles poursuivent donc normalement leur évolution génitale après ablation des glandes Y.

D'après nos travaux de 1958 sur le développement ovarien des *Carcinus* de Roscoff, il apparaît que la maturité sexuelle est atteinte, alors que les femelles ont effectué leur mue de puberté, c'est-à-dire lorsque l'animal atteint une longueur minimum de 25 mm (p. 42). D'après le travail de R. Frentz déjà cité, la vitellogénèse à Roscoff intéresse toujours des individus qui ont de 25 à 30 mm de long. De même, les témoins que nous avons conservés au cours de cette expérience, n'entament leur vitellogénèse que lorsqu'ils ont atteint une longueur supérieure à 23 mm.

Néanmoins, nous pouvons peut-être admettre qu'il existe chez *Carcinus* une période génitale prépubertaire qui serait une période transitoire ou plutôt préparatoire à la vitellogénèse (1958, p. 47). Pendant cette période, les oocytes auraient atteint un stade de développement tel que la vitellogénèse serait inéluctable. Cette période se situerait alors que l'animal a de 16 à 25 mm de long. Ceci nous permettrait de reporter vers des longueurs inférieures, la taille à laquelle se fait normalement la maturation sexuelle et correspondrait, dès lors,

à celle donnée par Echalié. Et cependant, tout en admettant que la maturité génitale s'installe normalement chez des femelles de 16 à 25 mm, il n'en reste pas moins vrai que des animaux opérés à une *taille inférieure sont encore capables de mûrir complètement leurs gonades*. En 3 mois, tous les individus de 11 à 16 mm de long (soit 14 à 20 mm de large) et qui sont loin d'atteindre la taille normale requise, entrent en vitellogénèse.

Nous pouvons donc affirmer que des *Carcinus maenas* femelles, privés de leurs glandes de mue avant la maturité sexuelle, peuvent poursuivre leur développement ovarien, entrer en vitellogénèse et former des œufs apparemment normaux.

II) *Il semble bien, toutefois, que l'on doive établir une division parmi les femelles opérées à l'état juvénile.*

En effet, celles-ci ne conduisent pas toutes aux mêmes résultats et deux groupes, bien délimités, répondent différemment à l'opération : les femelles de moins de 10 mm ne se comportent pas comme celles d'une longueur supérieure et trois mois après l'opération, leurs ovaires ont sensiblement le même aspect macroscopique que deux mois auparavant.

La dualité de la réponse ainsi fournie par les femelles juvéniles est due, sans aucun doute, à l'état physiologique différent de l'ovaire au moment où il est surpris par l'opération. Etant donné la taille des animaux de chacun des deux groupes, il s'agit certainement d'*ovaires surpris soit avant, soit après la période d'accroissement des oogonies*, au cours de l'oogénèse. Une étude histologique s'impose ici. Nous l'avons entreprise en examinant les ovaires d'individus juvéniles normaux de tailles croissantes, ainsi que ceux d'individus opérés de mêmes tailles et sacrifiés, 1, 2 ou 3 mois après l'intervention.

Nous ne fournirons pas ici les détails de cette étude qui n'est pas encore complète. Cependant, nous pouvons déjà apporter quelques indications d'ordre général qui vont éclairer et expliquer la nécessité où nous sommes d'établir une séparation parmi les Crabes juvéniles.

Pour une longueur de 9 mm environ, une femelle présente des ovaires transparents, excessivement ténus, qu'il est très difficile de mettre en évidence au seul examen macroscopique. A ce stade, on y observe uniquement des oogonies quiescentes, énormes cellules arrondies présentant un noyau à chromatine grenue et une masse cytoplasmique très claire. D'autres cellules plus petites, de forme variable, vraisemblablement de type somatique, peuvent se trouver intercalées entre les oogonies.

C'est, chez des Crabes de 9 à 12 mm de long, que les ovaires peuvent présenter les premières cellules en prophase de méiose.

Dans cet intervalle de longueur, on trouve des individus dont les ovaires n'ont pas évolué par rapport au stade précédent, d'autres dont les ovaires se sont élargis et qui présentent alors une phase de multiplication des oogonies groupées en amas serrés, d'autres enfin qui montrent des oocytes en prophase de méiose, des paquets de gonies et des régions lacuneuses.

A partir de 13 mm, les oocytes entrent dans une phase de pre-

mière croissance, bien que des exceptions puissent là aussi se présenter. Cette phase de croissance des oocytes, très lente, se poursuit jusqu'à ce que l'animal ait atteint l'âge de la maturité sexuelle. A ce moment-là, sous des conditions inconnues, la vitellogénèse se déclenche.

Ce rapide aperçu de l'évolution génitale normale explique aisément la réaction différente des femelles juvéniles à l'opération : d'une part, il s'agit d'ovaires surpris alors que se déclenche la gamétogénèse, d'autre part, d'ovaires plus avancés, en cours d'oogénèse et chez lesquels les oocytes sont formés et en période de première croissance.

Les ovaires des animaux du second cas, observés 2 ou 3 mois après l'ablation, prouvent que les oocytes ont poursuivi leur évolution et que du vitellus s'y est déposé. On observe, de plus, des oocytes en première croissance, des oocytes en prophase de méiose et des oogonies.

Les ovaires de la première catégorie offrent eux aussi les traces d'une évolution certaine. Outre que les dimensions des organes sont plus fortes, on y observe des oocytes en prophase (même chez les très jeunes femelles de 8 mm), quelques oocytes en croissance et sur certaines coupes, quelques oocytes qui sont parvenus à accumuler du vitellus. Mais beaucoup sont en dégénérescence et des régions entières des gonades sont souvent vides ou en involution. Il apparaît dès lors que les ovaires, même lorsqu'ils sont surpris très tôt par l'opération, subissent également une évolution, puisque l'on peut y trouver tous les stades de l'oogénèse. Néanmoins, dans ce cas, la gonade atteint très difficilement la vitellogénèse et elle présente des phénomènes dégénératifs accusés. De plus, les divers stade de l'oogénèse existent, mais en nombre très restreint. Il semble que l'ovaire poursuive tant bien que mal son évolution, mais uniquement avec ce dont il dispose au moment de l'opération. L'absence de l'organe Y retentirait ainsi à ce stade, sur le tout début de la gamétogénèse et plus particulièrement, nous semble-t-il, au niveau des oogonies, sur leur multiplication.

Des recherches plus étendues doivent permettre de l'affirmer et nous les poursuivons.

Echalier (1954), observant les ovaires des individus qui n'atteignent pas 14 mm de long (16 mm de large) a remarqué, au bout d'un an, un retard considérable dans l'oogénèse et une dégénérescence poussée. Nous sommes donc en accord avec cet auteur quant à une scission à établir parmi les femelles, mais cette séparation ne concerne nullement des individus surpris, soit avant, soit après la maturation génitale. La séparation est à établir à un stade génital bien antérieur, exactement au moment où l'ovaire entre en oogénèse (11 mm). Cet auteur l'avait d'ailleurs pressenti, puisqu'il imagine l'intervention d'un principe gonadotrope de l'organe Y, limitée au déclenchement de la gamétogénèse.

Sans faire intervenir un principe gonadotrope spécial, et si l'action de l'organe Y sur la multiplication oogoniale initiale à la gamétogénèse se trouvait bien étayée et confirmée, il nous semble que l'action de cet organe pourrait facilement rentrer dans le cadre de son action plus générale sur la croissance tissulaire. En bloquant les mitoses initiales, l'absence de l'organe Y entraînerait une gamétogénèse considérablement réduite et atteignant difficilement son stade terminal.

- III) Un troisième point se dégage de cette étude : non seulement la vitellogénèse est possible chez les femelles privées de leurs organes Y alors qu'elles sont juvéniles et que l'oogénèse est déclenchée, mais cette vitellogénèse est elle-même accélérée.

Le résultat entrevu en 1959 se trouve donc entièrement confirmé par cette nouvelle expérience.

Quel est le rôle joué par la glande de mue dans cette accélération de la vitellogénèse ?

Il est hautement vraisemblable que son rôle se trouve ici lié à celui qu'elle exerce sur le cycle de la mue. Il n'est pas sans rappeler étrangement celui d'un autre organe endocrine, le pédoncule oculaire.

Dans l'état actuel de nos connaissances sur l'endocrinologie des Crustacés, on sait en effet qu'un organe, déjà, exerce une influence sur la vitellogénèse : le pédoncule oculaire. Nous ne reprendrons pas la genèse de cette découverte qui a déjà été faite maintes fois par divers auteurs (G. Vernet - Cornubert, 1958 ; N. Démeusy, 1958, 1959).

Essentiellement, il a été observé une accélération de la vitellogénèse, suivie parfois de pontes en dehors des périodes de reproduction, chez diverses espèces de Crustacés Décapodes adultes privés de leurs pédoncules oculaires. Nous avons obtenu des résultats identiques chez *Carcinus maenas* adulte et juvénile (N. Démeusy et A. Veillet, 1952 ; N. Démeusy, 1953 ; N. Démeusy et R. Lenel, 1954).

D'autre part, on sait que ce même pédoncule oculaire exerce une action inhibitrice sur le cycle d'intermue et qu'une hormone responsable de cet effet est sécrétée par l'organe X du pédoncule, emmagasinée dans la glande du sinus et finalement déversée dans le sang (voir G. Vernet-Cornubert, 1961).

Mais, ainsi que nous l'avons mentionné dès 1954, il existe une corrélation extrêmement étroite entre ces deux effets. Des *Carcinus maenas*, privés de leurs pédoncules oculaires, peuvent réagir différemment à l'ablation : certains mûrissent rapidement leurs ovaires et peuvent pondre plusieurs fois, mais alors ils ne muent pas ; d'autres muent d'une façon accélérée mais leurs ovaires se développent beaucoup moins rapidement. Une compétition semble donc exister, au niveau des pédoncules oculaires, entre le déclenchement des processus de mue et celui de la vitellogénèse, compétition observée chez bien d'autres espèces (P. Drach, 1955 ; G. Vernet-Cornubert, 1958) et unanimement reconnue (A. Bauchau, 1960).

Remarquons que, chez le Crustacé normal, cette interrelation des deux phénomènes existe déjà. On a maintes fois signalé l'allongement des intermues des femelles en incubation et même, des femelles préparant une ponte.

Nous mentionnerons, de plus, une observation que nous avons faite au cours de l'étude de la mue de puberté du *Carcinus* (1958). Des femelles qui effectuent leur mue de puberté assez tardivement dans l'année peuvent, soit mûrir leurs ovaires et pondre à l'époque de reproduction normale, soit muer une seconde fois et pondre seulement plus tard, vraisemblablement au cours de l'été suivant. Ainsi, chez l'animal indemne, l'un des processus se déclenche aussi parfois aux dépens de l'autre.

Diverses tentatives d'explication ont été présentées. Certains auteurs (G. Vernet-Cornubert, 1960) pensent qu'une seule et même

hormone, l'hormone inhibitrice de mue, interviendrait dans la régulation des deux processus. D'autres (Passano, 1960) penchent pour l'existence de deux hormones pédonculaires distinctes, l'une inhibitrice de la mue, l'autre de la vitellogénèse. Quelles que soient les hypothèses, le fait essentiel est l'antagonisme fondamental qui existe entre le cycle de la mue et celui de la vitellogénèse, *l'un des processus inhibant presque toujours constamment l'autre*.

A la lumière des résultats acquis pour le pédoncule oculaire et en vertu de cet antagonisme fondamental, le rôle de la glande de mue dans l'oogénèse et la vitellogénèse apparaît dès lors normal et logique.

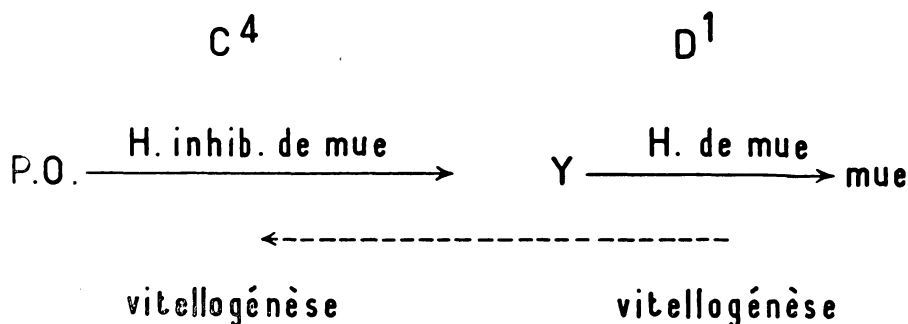
L'ablation de l'organe Y supprimant définitivement le processus des mues par suite de la disparition de l'hormone de mue, c'est la vitellogénèse qui se produit.

Ce résultat est tout à fait conforme à la suractivité reproductrice observée par G. Vernet-Cornubert chez les Oxyrhynques (1958). Ces Crabes, une fois qu'ils ont atteint l'état adulte, voient leurs glandes de mue dégénérer (Carlisle, 1957) et par suite, ne muent plus. Or, c'est précisément à partir de ce moment-là, que leur système reproducteur se met en fonction et que l'animal présente une intense activité reproductrice.

Il n'est vraisemblablement pas nécessaire de faire intervenir ici un principe inhibiteur de la vitellogénèse sécrété par l'organe Y. Il suffit simplement d'admettre que, les besoins de l'animal étant considérablement réduits en vue de sa croissance, tous les matériaux utilisés et tous les gains d'énergie obtenus sont canalisés vers un but unique, la maturation des ovaires. Il est à remarquer que les opérés ne cessent pas de s'alimenter malgré l'absence des mues.

Le rôle de la glande de mue dans la vitellogénèse n'est peut-être, cependant, pas aussi simple que nous avons bien voulu l'imaginer et l'on peut évidemment se demander si cet organe n'interviendrait pas dans le processus *par l'intermédiaire des pédoncules oculaires*.

On connaît déjà les interactions qui existent entre les P.O. et l'organe Y. Elles concernent la mue (G. Echalié, 1959). Diverses observations ont permis de supposer que l'hormone inhibitrice de la mue fournie par le P.O. est sécrétée ou est opérante durant le stade C⁴ d'intermue et qu'elle maintient l'animal à ce stade le plus long du cycle, en bloquant la sécrétion de l'hormone de mue de l'organe Y. Fin C⁴, début D¹, l'hormone pédonculaire cesserait d'agir, la glande de mue deviendrait efficace (G. Vernet-Cornubert, 1961). Le P.O. agirait donc sur la glande de mue.



Il est tentant de considérer cette liaison et de la faire intervenir en sens inverse au sujet de la vitellogénèse. Il n'est pas impossible en effet, que la glande Y une fois supprimée et l'animal restant bloqué en C⁴, les levées d'inhibition de la part des P.O. ne se produisent plus et que la sécrétion de l'hormone inhibitrice pédonculaire devienne alors continue et plus conséquente. D.B. Carlisle (1957), au cours de ses travaux relatifs à l'arrêt définitif du cycle des mues chez *Carcinus maenas*, a en effet trouvé que, chez les animaux atteignant leur taille maximale et ne muant plus, le pédoncule oculaire renfermait beaucoup plus d'hormone inhibitrice de mue que celui des Crabes plus jeunes.

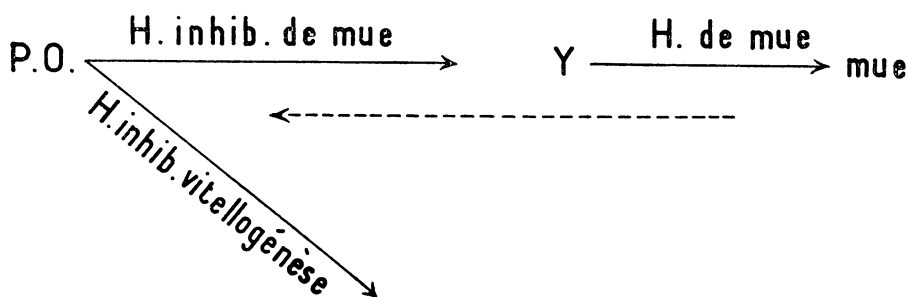
S'il existait une telle liaison dans le sens organe Y→P.O., l'injection d'extraits de P.O. prélevés sur des *Carcinus* opérés de leurs glandes de mue et possédant ou non des gonades en vitellogénèse, devrait être capable de ralentir le rythme des mues d'un Crustacé Malacostracé quelconque, pris pour test.

Nous signalerons cependant que l'étude histologique des P.O. de jeunes *Carcinus* ainsi opérés, n'a apporté aucun indice en sa faveur (Echalier 1959).

A vrai dire, on ne voit pas très bien l'intérêt d'une telle liaison. Elle ne ferait que, soit reporter l'antagonisme mue-vitellogénèse au niveau des P.O. au lieu de le conserver au niveau des organes Y, soit faire intervenir l'hormone inhibitrice de mue du P.O. dans la vitellogénèse provoquée par ablation des glandes de mue.

De plus, ce schéma pourrait difficilement s'appliquer aux Crabes Oxyrhynques. La dégénérescence de l'organe Y au moment de la puberté n'est accompagnée, chez ces animaux, d'aucune hypersécrétion d'hormone inhibitrice par les P.O. (D.B. Carlisle, 1957). Et cependant, le développement génital est suractivé. On doit donc admettre dans ce cas, une indépendance de l'organe Y par rapport aux P.O. du point de vue génital chez l'adulte.

Beaucoup plus digne d'intérêt deviendrait cette liaison, si l'on admet l'existence au niveau des P.O. d'une seconde hormone inhibitrice, hormone inhibitrice de la vitellogénèse.



vitellogénèse

Ainsi que nous le suggérait A. Veillet (communication orale), l'hypersécrétion de l'hormone inhibitrice de mue pourrait dès lors entraîner une hyposécrétion de l'hormone inhibitrice de la vitellogénèse en direction des gonades, d'où le développement de celles-ci.

Remarquons alors que la castration chez les ♀ adultes de Crustacés Décapodes, en supprimant la vitellogénèse, devrait entraîner d'une part, une abondante sécrétion d'hormone inhibitrice de la vitellogénèse par le P.O, d'autre part, une hyposécrétion d'hormone inhibitrice de mue d'où un rythme de mues plus rapide ou des mues surnuméraires dans la vie de l'animal. Au contraire, la castration de jeunes individus resterait sans effet.

Les travaux qui jusqu'ici relatent un raccourcissement des inter-mues chez les animaux castrés ont trait à des femelles de Crustacés adultes (Y. Yamamoto, 1955 ; H. Charniaux-Cotton, 1957). Ceux qui mentionnent une influence de l'ovariectomie au niveau des P.O signalent une hypertrophie de la glande du sinus (Y. Yamamoto, 1955, chez l'Isopode *Armadillidium vulgare*).

Des expériences de cet ordre et plus particulièrement, des injections d'extraits pédonculaires d'individus adultes ovariectomisés à des récepteurs en vitellogénèse, permettraient sans doute de découvrir si vraiment une hormone inhibitrice de la vitellogénèse est sécrétée par le P.O et si l'on doit tenir compte de l'élaboration de deux hormones distinctes à son niveau.

De tout ceci, il résulte que l'interférence de la glande de mue dans la vitellogénèse est indéniable mais que le mécanisme mis en jeu reste du domaine de l'hypothèse. Il apparaît, néanmoins, fort peu probable qu'une liaison existe avec le P.O et du même coup, ceci rendrait beaucoup moins certaine la sécrétion de deux hormones distinctes par le P.O.

Des expériences nouvelles sont nécessaires afin d'éclairer ce problème.

IV) *Quel que soit le laps de temps écoulé entre l'opération et l'observation des ovaires, au-delà de 2 mois ceux-ci apparaissent toujours colorés et en vitellogénèse.* Quelques-uns, toutefois, présentent des signes d'involution.

Il semble donc que plusieurs fournées successives d'oocytes puissent entrer en vitellogénèse sans que l'ovaire présente la période de repos caractéristique des témoins. *Carcinus maenas* indemne en effet, ne prépare vraisemblablement qu'une seule ponte par an, ponte suivie de repos génital et de la préparation de nouvelles mues (N. Démeuzy, 1958).

Cette vitellogénèse incessante ou constamment renouvelée rappelle, ici encore, les résultats quasi identiques que nous avons obtenus chez ce même Crabe par suite de l'ablation des pédoncules oculaires et un processus du même ordre (l'absence de mue) permettrait de l'expliquer.

Il serait alors intéressant de se rendre compte si, chez le Crustacé indemne, la glande de mue ne présente pas certaines modifications en rapport avec l'établissement de la vitellogénèse.

D'autre part, des ablations de la glande de mue, réalisées chez des femelles adultes en période de repos sexuel, devraient conduire à des résultats comparables à ceux que nous obtenons chez les femelles

juvéniles, c'est-à-dire, à une vitellogénèse précoce et, peut-être, à l'apparition de plusieurs pontes successives. De nouvelles séries expérimentales sont, à cet effet, actuellement en cours.

CONCLUSION

De ce travail, nous pouvons dégager les conclusions suivantes :

— La glande de mue est indispensable à la réalisation d'une oogénèse normale chez le Crabe *Carcinus maenas*.

Son absence entraîne vraisemblablement une inhibition de la multiplication oogoniale initiale à l'oogénèse, d'où le déroulement d'une gamétogénèse réduite.

Il est logique d'admettre qu'à ce stade de l'évolution génitale, l'action de l'organe Y s'exerce par son principe de croissance.

— Une fois l'oogénèse correctement déclenchée, l'organe Y n'est plus nécessaire à la poursuite du développement de la gonade. La vitellogénèse peut se produire en son absence.

— Nous l'avons obtenue chez des femelles juvéniles, rendues permanentes par ablation des glandes de mue. Elle est alors avancée par rapport à celle des témoins et elle apparaît capable de se renouveler immédiatement.

Ce serait l'inhibition des processus de mue qui, ici, permettrait cette accélération de la vitellogénèse.

Summary

This work is an essay about the consequences of the ablation of the Y—organ on the physiology of the ovary of the Crab *Carcinus maenas* Linné.

Juvenile individuals' Y—organs have been removed and the operated animals have been kept in breeding (running water and daily food) for a year. Some samples of operated specimens performed in periods increasing after the operation and the individuals dead during the breeding, have allowed the study of the macroscopic and microscopic aspect of the ovaries.

The results got in such a way are compared with those furnished by check individuals, bred in the same conditions.

So juvenile females are noticed to react to the operation in a different way, according to their size, consequently to their age:

— The ones whose cephalothoracic length is more than 10 mm, though their general growth is stopped, pursue their ovarian development and enter into vitellogenesis.

— The ovaries of the ones whose length is less than 10 mm go also through a certain evolution, but they soon degenerate.

The duality of the reaction of the ovary is due to the different physiological state of this organ at the time when it is surprised by the operation.

For the very young females, the Y—organ is necessary to a normal starting of the oogenesis. It seems it would interfere in the initial increase (multiplication) of the oogonian cells with its principle of growth.

Then it would be no longer necessary to the continuation of the process: the increase of the oocytes and the accumulation of vitellus corresponding to the vitellogenesis are effectively done in its absence, for the older juvenile females. In that case, the vitellogenesis offers two particularities: it is more precocious and it seems to be at once renewable without the ovary offering the typical phase of rest of the normal adult females.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARVY, L., ÉCHALIER, G. et GABE, M., 1954. — Modifications de la gonade de *Carcinides* (*Carcinus*) *maenas* L. (Crustacé Décapode) après ablation bilatérale de l'organe Y. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 239, pp. 1853-1855.
- ARVY, L., ÉCHALIER, G. et GABE, M., 1956. — Organe Y et gonade chez *Carcinides maenas* L. *Ann. Sc. Nat.*, 18, pp. 263-267.
- BAUCHAU, A.G., 1961. — Régénération des péréiopodes et croissance chez les Crustacés Décapodes Brachyours. I. - Conditions normales et rôle des pédoncules oculaires. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 91, I, pp. 57-84.
- CARLISLE, D.B., 1957. — On the hormonal inhibition of moulting in Decapod Crustacea. II. The terminal anecdysis in Crabs. — *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 36, pp. 291-307.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1957. — Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Pallas), Crustacé Amphipode. Thèse, Masson, édit. Paris, 148 p.
- DÉMEUSY, N., 1953. — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement de l'appareil génital de *Carcinus maenas* Pennant. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 236, pp. 974-975.
- DÉMEUSY, N., 1958. — Recherches sur la mue de puberté du Décapode Brachyours *Carcinus maenas* Linné. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 95, 3, pp. 253-491.
- DÉMEUSY, N., 1959. — Pédoncules oculaires, glande de mue et appareil génital chez *Carcinus maenas* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 248, pp. 2652-2655.
- DÉMEUSY, N. et LENEL R., 1954. — Effet de l'ablation des pédoncules oculaires sur la fréquence de la ponte chez *Carcinus maenas* Pennant. *C.R. Soc. Biol.*, 148, pp. 156-158.
- DÉMEUSY, N. et VEILLET, A., 1952. — Déclenchement de la ponte chez le Crabe *Carcinus maenas* Pennant par ablation des pédoncules oculaires. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 234, pp. 1224-1226.
- DRACH, P., 1955. — Système endocrinien pédonculaire, durée d'intermue et vitellogénèse chez *Leander serratus* (Pennant) Crustacé Décapode. *C.R. Soc. Biol.*, 149, pp. 2079-2083.
- ÉCHALIER, G., 1954. — Recherches expérimentales sur le rôle de l'organe Y dans la mue de *Carcinus maenas* L., Crustacé Décapode. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 238, pp. 523-525.
- ÉCHALIER, G., 1959. — L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue chez *Carcinus maenas* L., Crustacé Décapode. *Ann. Sc. Nat.*, 1, pp. 1-60.
- FRENTZ, R., 1960. — Contribution à l'étude biochimique du milieu intérieur de *Carcinus maenas* Linné. Thèse, Nancy, 176 p.
- KNOWLES, Sir F.G.W. and CARLISLE, D.B., 1956. — Endocrine control in the Crustacea. *Biol. Rev.*, 31, pp. 396-473.
- LENEL, R., 1961. — Sur le métabolisme des pigments caroténoïdes de *Carcinus maenas* Linné. Thèse. *Bull. Soc. lorraine des Sciences*, I, 2, 134 p.
- PASSANO, L.M., 1960. — Molting and its control — "The Physiology of Crustacea". *Acad. Press New York*.
- VERNET-CORNUBERT, G., 1958. — Recherches sur la sexualité du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 96, pp. 101-276.
- VERNET-CORNUBERT, G., 1958. — Biologie générale de *Pisa tetradon* (Pennant). *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 1113, 52 p.
- VERNET-CORNUBERT, G., 1961. — Connaissances actuelles sur le déterminisme hormonal de la mue chez les Décapodes et étude de quelques phénomènes qui lui sont liés. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 99, 2, pp. 57-76.
- YAMAMOTO, Y., 1955. — Effect of ovariectomy on the sinus gland of the Isopod Crustacean, *Armadillidium vulgare*. *Annot. Zool. japon.*, 28, 2, pp. 92-99.