

# LIBÉRATION D'APPENDICES THORACIQUES AU COURS DE LEUR RÉGÉNÉRATION CHEZ LE CRABE *CARCINUS MAENAS* L. ET POURSUITE DE LEUR ÉVOLUTION <sup>(1)</sup>.

par

Noëlle Demeusy

Laboratoire de Biologie animale, U.E.R. de Sciences, Université de Caen (2).

## Résumé

La reconstitution simultanée de nombreux péréiopodes chez le Crabe *Carcinus maenas* L. s'accompagne fréquemment, pour certains d'entre eux, de la perturbation du processus de régénération qui ne suit plus la loi du « tout ou rien ».

De tels appendices sont libérés à la première exuviation à des étapes diverses de leur formation. Au cours du second intermue, ils poursuivent leur évolution en reconstituant un bourgeon plus ou moins normal selon l'état de différenciation préalablement atteint et d'où sera libéré un appendice normalement constitué et fonctionnel.

Les crustacés Décapodes sont capables d'autotomiser leurs appendices thoraciques et d'en effectuer la régénération. Chez les Reptantia, elle se fait par le développement, au niveau du plan d'autotomie, d'un bourgeon externe qui grandit. Ce bourgeon est constitué par les tissus du futur appendice en différenciation recouverts d'une enveloppe cuticulaire continue et extensible. La croissance du bourgeon, correspondant à celle de l'appendice replié deux fois sous l'enveloppe, est maintenant bien connue, notamment chez le Crabe *Carcinus maenas* L. (Tchernigovtzeff, 1965). Elle se fait au cours d'un seul intermue. A l'exuviation, cette enveloppe reste fixée à l'exuvie tandis que l'appendice libéré se déplie. Normalement constitué et fonctionnel il ne subira aucune augmentation de taille jusqu'à l'exuviation suivante.

Au cours d'expériences consistant en des autotomies simultanées de plusieurs péréiopodes chez ce Crabe, nous avons eu fréquemment l'occasion d'observer des régénérations anormales. Les bourgeons correspondants n'atteignent pas leur taille courante et fournissent, au moment de l'exuviation, des appendices aberrants non fonctionnels. C'est au cours de l'intermue suivant que ces structures se corrigent, se réorganisent et reforment un bourgeon qui, au moment de la seconde exuviation, libérera cette fois un appendice fonctionnel. Ces régénérations anormales se font ainsi sur deux intermues.

---

(1) En collaboration avec Mme C. Marguerite, aide-biologiste au C.N.R.S.

(2) 14032 Caen Cedex.

C'est la morphologie de ces structures aberrantes non fonctionnelles et leurs modalités de transformation en appendices fonctionnels que nous décrirons ici.

Les animaux qui ont fourni les structures anormales sont des femelles de Roscoff dont huit péréiopodes ont été supprimés de façon simultanée. Elles ont été élevées à une température moyenne de 20°, parallèlement à des femelles témoins dont un seul péréiopode a été autotomisé. Les stades d'intermue de tous les animaux ont été déterminés en début d'expérience.

### I. — DÉVELOPPEMENT NORMAL (Fig. 1, a et b).

Au seul examen macroscopique, il semble que les ébauches des futurs articles de l'appendice soient extrêmement précoces. Tchernigovtzeff (1965) observe d'ailleurs histologiquement au niveau de bourgeons encore internes « l'invagination préfigurant la position repliée du futur appendice ».

Dès que la cicatrice formée au niveau du plan d'autotomie après la chute de l'appendice se déchire sous la pression du bourgeon encore interne, une légère papille apparaît. Elle est plus proche du côté dorsal que du côté ventral, suivant en cela l'emplacement du nerf, lui-même légèrement excentré.

Lorsqu'une plus grande surface de la papille est dégagée, on parvient déjà à y distinguer certaines ébauches de futurs articles (Fig. 1, a). La papille qui n'a pas encore grandi, laisse deviner alors des ébauches situées pratiquement toutes sur le même niveau. Le futur appendice semble en quelque sorte couché sur le plan d'autotomie. Les ébauches sont placées dans deux plans parallèles entre eux, un plan ventral et un plan dorsal, le bourgeon ayant déjà subi ses deux pliures caractéristiques. Sur la face ventrale se situent les ébauches d'un court méropodite et d'un propodite plus allongé. Le premier pli couche le propodite sur le plan d'autotomie et au niveau du coude s'ébauche le carpopodite. L'ébauche du dactylopodite, à la suite du second repli, est amenée sur la face opposée et, au niveau du plan d'autotomie, son extrémité tend à rejoindre la base du méropodite.

Dès que l'indice R (1) approche de 2, le premier pli tend à prendre une position verticale par suite de la croissance du méropodite et l'ébauche du dactylopodite suit la même direction (Fig. 1, b).

Puis le carpopodite devient plus net et, pour R voisin de 4 ou 5, les trois articles sont bien délimités sur la face ventrale. L'embase du bourgeon reste floue. On y observe quelques pigments jaunes : c'est l'annonce de l'ischio-podite. Tout autour de l'embase même du bourgeon, l'épiderme est très pigmenté, riche en chromatophores noirs, jaunes et rouges.

---

(1) L'indice R est la taille relative des bourgeons définie par Bliss (1956) chez *Gecarcinus lateralis*.

Le bourgeon est recouvert d'une enveloppe qui prend naissance à la périphérie du plan d'autotomie. Elle prolonge la cuticule du basipodite et, vue de l'extérieur tout au moins, elle encapuchonne à la façon d'une cloche l'ensemble des articles ci-dessus décrits. Cette évolution correspond à la phase dite de « croissance basale » du régénérat (Bliss, 1956).

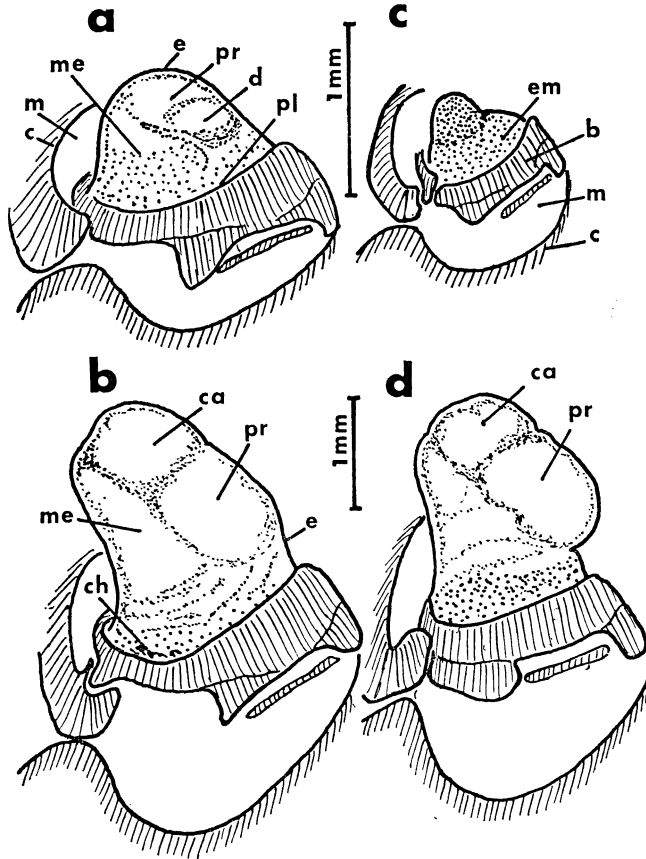


FIG. 1

**a et b** : bourgeons témoins. Vue ventrale ; **c et d** : bourgeons quasi typiques. Vue ventrale.

**b** : basipodite ; **c** : coxopodite ; **ca** : carpopodite ; **ch** : chromatophores ; **d** : dactylo-podite ; **e** : enveloppe ; **eb** : ébauche ; **em** : embase ; **is** : ischiopodite ; **m** : membrane d'articulation ; **me** : méropodite ; **n** : nécrose ; **o** : ongle ; **pl** : plan d'autotomie ; **pr** : propodite ; **ro** : région opaque ; **v** : vestige de l'ancien dactylo-podite.

La régénération se poursuit avec une distinction de plus en plus nette des articles, leur accroissement, l'apparition à leur niveau de chromatophores jaunes puis noirs, le dégagement de plus en plus net de l'ischiopodite à partir de l'embase du régénérat et la formation de l'ongle du dactylo-podite.

A l'exuviation, l'enveloppe reste fixée au basipodite de l'exuvie. Elle présente une structuration interne correspondant aux articles de l'appendice régénéré.

## II. — DÉVELOPPEMENT ANORMAL.

Dans le cas d'une régénération normale telle que nous venons d'en esquisser brièvement le déroulement, on sait qu'il existe chez ce Décapode *Reptantia* une période critique correspondant à la fin du stade D<sup>1</sup> du cycle d'intermue (Demeusy, 1972). Tout appendice amputé avant cette période est donc régénéré immédiatement. Dans le cas d'un péréiopode IV par exemple, à la température de nos expériences, la voussure indiquant l'apparition du bourgeon est visible 6 à 8 jours après l'autotomie. Le bourgeon devenu externe s'accroît, il atteint un indice R moyen de 20 et, au moment de l'exuviation postopératoire, il libère un péréiopode nouveau, de taille inférieure au péréiopode autotomisé (environ les 3/4) mais fonctionnel. Ce nouveau péréiopode atteint sa taille normale généralement au moment de la mue suivante. Les animaux amputés à des stades ultérieurs à D<sup>1</sup> effectuent leur exuviation postopératoire sans régénération préalable. La régénération de l'appendice est alors reportée à l'intermue suivant. Généralement, le bourgeon apparaît au moment même de la mue, car le blastème a pu néanmoins se constituer avant celle-ci. Ainsi, deux alternatives sont seules possibles après une autotomie : apparition d'un bourgeon de régénération qui s'accroît et libère un appendice fonctionnel à la mue, ou report de cette régénération au cours de l'intermue qui suit, si l'autotomie est trop tardive.

Or, chez des animaux amputés de huit péréiopodes, nous avons observé de fréquentes distorsions de ce schéma classique. Tout d'abord, la période critique se trouve repoussée jusqu'au stade D<sup>1</sup>". Chez les animaux susceptibles alors de régénérer, de nombreux bourgeons apparaissent souvent avec quelque retard par rapport aux autres; ils ont une croissance nulle ou très lente et ils n'atteignent pas leur indice R normal. Un certain nombre d'entre eux en particulier conservent un indice R inférieur à 8. Ces petits bourgeons fournissent à la mue postopératoire, dans des cas très rares, de très petits péréiopodes apparemment normaux, fonctionnels et dont on peut, à nouveau, provoquer l'autotomie. Beaucoup plus fréquents toutefois sont ceux qui fournissent des structures ambiguës, non fonctionnelles et non autotomisables (des détails seront donnés par ailleurs sur leur fréquence d'apparition). En prenant le qualificatif « anormal » dans ce sens, c'est uniquement le cas de ces dernières structures que nous considérons dans ce travail. Elles sont d'aspect extrêmement varié, depuis le bourgeon très court jusqu'à des appendices tenant à la fois du bourgeon et de la patte. Comme nous allons le voir, non fonctionnelles au moment de l'exuviation postopératoire, elles poursuivent leur évolution pendant l'intermue suivant, de sorte qu'à la seconde exuviation elles libèrent un appendice fonctionnel. Malgré leur diversité, nous les avons classées en six types morphologiques principaux. Nous donnerons ici la description de chacun d'entre eux et, pour autant qu'il nous a été possible de l'observer, nous en relaterons l'évolution. Puis nous tenterons ensuite de dégager un schéma général de leurs modalités de développement.

**A) Bourgeon quasi typique (Fig. 1, c et d).**

Certaines structures apparues au moment de l'exuviation post-opératoire sont extrêmement peu développées. A première vue tout au moins, elles sont très comparables aux bourgeons qui sont apparus également au moment du rejet de la carapace chez les témoins pour lesquels l'autotomie s'est révélée avoir été trop tardive dans le cycle. D'ailleurs, certains de ces bourgeons sont issus d'un plan d'autotomie qui n'a présenté aucun signe de régénération avant la mue, si ce n'est une simple déchirure de la cicatrice. Les bourgeons les plus grands sont ceux dont la déchirure du plan a été la plus précoce, ce qui témoigne, comme dans le cas d'une autotomie unique, de leur préparation sous le plan avant l'exuviation. Quelques-uns ont été précédés avant l'exuviation, de bourgeons déjà bien développés mais qui se sont en partie lysés au moment de l'apparition des pigments dans les autres régénérats de l'animal.

Ces bourgeons quasi typiques se distinguent cependant, semble-t-il, des bourgeons normaux par leur absence de segmentation (Fig. 1, c). En général, ils se présentent comme une proéminence informe, opaque, à deux mamelons superposés; le mamelon inférieur, le plus large, souvent très gonflé, directement appliqué sur le plan d'autotomie et sur le basipodite, peut être qualifié d'embase régénératrice.

Leur développement est quasi normal. Pourtant, il serait intéressant à suivre histologiquement, car la formation des articles ne paraît pas entièrement conforme au développement normal. La segmentation devient visible dans le mamelon le plus distal, plus tardivement que dans le cas normal. Il en résulte que le régénérat n'apparaît jamais préalablement couché sur la base régénératrice et, qu'au cours de sa croissance, son enveloppe ne le recouvre pas à la façon d'une cloche qui prendrait appui sur toute la périphérie du basipodite (Fig. 1, d). La région correspondant à l'extrémité distale du propodite déborde toujours largement sur l'embase et forme une sorte de bosse libre qui rompt la régularité de l'enveloppe. C'est là que le dactylo-podite se replie dans le bourgeon.

**B) Bourgeon pointu (Fig. 2)**

Ce que nous appellerons « bourgeon pointu » ne risque plus d'être confondu avec un bourgeon normal. Là encore, il arrive que cette structure apparaisse au moment même de l'exuviation sans qu'aucune régénération se soit manifestée auparavant. Le plus souvent cependant, elle provient d'un bourgeon dont l'indice R, à la veille de la mue, oscillait entre 0,6 et 2,7.

Comme dans le cas précédent, ce second type de bourgeon ne laisse deviner aucune segmentation interne (Fig. 2, a). Tout au plus distingue-t-on deux ou trois zones opaques superposées; à l'apex ou légèrement décentré, apparaît soit un petit tubercule plus ou moins prononcé soit quelquefois un appendice plus important, informe. Très

tôt, certains de ces tubercules se sont nécrosés, ce qui nous conduit à supposer qu'ils puissent représenter les vestiges d'autres régions du bourgeon, lésées déjà au moment de l'exuviation.

De tels bourgeons dont beaucoup, rappelons-le, sont déjà présents avant l'exuviation, poursuivent leur évolution au cours de l'intermue suivant, comme cela se produit normalement chez le *Natantia Leander serratus* quand l'autotomie est réalisée en fin de D° (Tchernigovtzeff, 1965). Le futur péréiopode paraît ici, de façon encore plus nette que dans le cas précédent, se réaliser tardivement aux dépens du mamelon distal (Fig. 2, b). A l'intérieur de cette région qui grandit et s'accroît, se forme le premier repli, ce qui provoque une courbure du bourgeon en direction basale. La partie recourbée s'allonge et finit par gagner petit à petit la base tandis qu'au niveau de la flexion se marque le carpopodite. Trois articles sont, à présent, bien visibles et bien pigmentés.

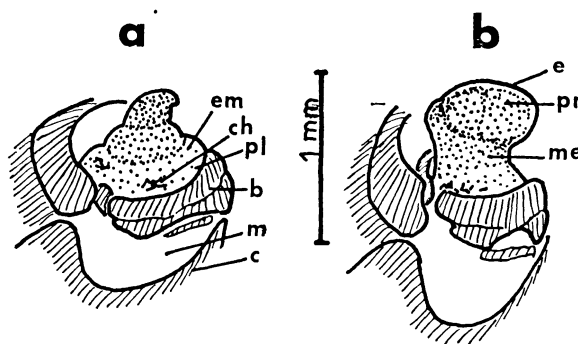


FIG. 2

Bourgeon pointu.

a : aspect à l'exuviation ; b : début de développement.

Liste des abréviations p. 191, Fig. 1.

Tandis que l'ischiopodite se dégage de l'embase, le dactylopodite, encore en grande partie apigmenté se place, grâce au second repli, sur la face opposée. Cette fois encore, au niveau de cette seconde zone de flexion, l'enveloppe n'est pas bien tendue depuis la périphérie du basipodite jusqu'au sommet du bourgeon. Elle moule, au contraire, la seconde zone de flexion proéminente qui porte d'ailleurs parfois la trace de la pointe apparemment vide du bourgeon.

Ces phénomènes ne feront que s'accroître et devenir plus évidents au cours du développement des types suivants que nous qualifierons de *bourgeons-pattes*. Il s'agit d'appendices dont la région basilaire est restée à l'état de bourgeon indifférencié; la région suivante est sous forme de « patte » mais les articles, disposés linéairement, sont plus ou moins différenciés.

### Bourgeons-pattes

#### C) A dactyle peu différencié (Fig. 3, a et b).

Ces structures dévoilées à l'exuviation proviennent, comme dans les cas précédents, soit de bourgeons externes (à la veille de la mue, ils atteignent un indice R allant jusqu'à 3,1 environ) soit de bourgeons restés internes, le plan d'autotomie n'ayant parfois absolument pas changé, sa cicatrice s'étant tout au plus légèrement déchirée.

La région basilaire, généralement presque de même indice que le bourgeon externe dont la structure est issue, est opaque et laisse deviner l'amorce d'une séparation transversale interne. Elle se place au-dessus d'une zone très gonflée, beaucoup plus élargie et irrégulièrement mamelonnée qui correspond à l'embase citée dans les cas précédents. A la région basilaire fait suite une seconde partie toujours beaucoup plus transparente. Elle présente une ou deux annulations plus ou moins nettes, la plus distale étant la plus marquée, tandis que la plus proximale ne semble affecter souvent que les tissus internes. Ces dépressions annulaires marquent la séparation de futurs articles; le plus distal, qui correspond au dactylopodite, présente parfois à son extrémité un ongle en début de formation. Souvent, cette seconde région conserve la position repliée qu'elle devait présenter dans le bourgeon formateur, mais il est aisé de la déplier et de la maintenir alors pratiquement en ligne droite avec la région basilaire. Lorsqu'il existe deux annulations, un premier repli se situe au sommet de la région basilaire et un second au niveau de l'annulation la plus distale, à la base du dactylopodite.

Une telle structure présente, au cours de l'intermue, une évolution étonnante qui accentue celle des types précédents et qui sera encore plus nette pour les types suivants. Ce bourgeon-patte se transforme, se remodèle pour donner à la fin de sa croissance, c'est-à-dire à la veille de seconde exuviation postopératoire, un bourgeon quasi normal dont seule la région du second repli est aberrante. De ce nouveau bourgeon se dégagera un appendice fonctionnel.

— La partie basilaire à l'état de bourgeon indifférencié grossit et grandit (Fig. 3, b). La séparation interne qu'elle présentait s'accroît. Le premier repli du futur appendice se réalise au niveau de cette séparation qui délimitera à l'avenir le méropodite du carpopodite. Le coude est entièrement pris dans l'enveloppe de la partie indifférenciée initiale.

— En ce qui concerne les transformations de la zone « patte » deux cas d'évolution peuvent se présenter selon le nombre d'annulations visibles dans cette région.

a) Lorsqu'une seule annulation est plus ou moins marquée (Fig. 3, a), elle s'accroît et conduit à la reconnaissance des ébauches plus nettes des deux futurs segments terminaux : propodite et dactylopodite. A ce moment du développement, ceux-ci sont encore en dehors du nouveau bourgeon et transparents. Progressivement, la région du futur pro-

podite s'opacifie, se gonfle à son tour et elle s'intègre au nouveau bourgeon en formation, en venant s'accoler au premier article qui s'est délimité dans la région basilaire, c'est-à-dire au méropodite qui a lui-même grandi. Le nouveau bourgeon dont le coude s'est accentué (le repli est alors presque vertical), présente alors trois articles qui ne tarderont pas à se pigmenter. Ils sont pris dans une enveloppe commune que l'on peut voir relier la base du méropodite à l'extrémité distale du propodite. Seule reste libre l'ébauche du dernier article.

La croissance de ce nouveau bourgeon se poursuit par celle de chaque article présent, sa différenciation de plus en plus poussée, l'accentuation de sa pigmentation et l'apparition de l'ischiopodite à partir de l'embase génératrice. Le propodite n'atteindra pas le plan d'autotomie comme c'est le cas dans un bourgeon normal et c'est au niveau de son extrémité que se présente l'anomalie du nouveau bourgeon. L'ébauche du dactylopodite se gonfle à son tour mais ne s'accroît pas en longueur et, surtout, ne vient pas prendre la disposition dorsale caractéristique qu'elle affecte dans un bourgeon normal. Aussi le dactylopodite ne sera-t-il pas intégré dans le bourgeon. La région basale de son ébauche se gonfle davantage, se pigmente, tandis que la région distale ne change pratiquement pas de forme, reste apigmentée et translucide. Cependant, les tissus internes y sont visiblement remaniés et présentent une disposition en S. De fait, afin qu'une partie du dactylopodite puisse s'y différencier il semble nécessaire qu'elle se torde sur elle-même. L'ongle se différencie à l'extrémité. Au moment de l'exuviation, l'appendice libéré est complet et fonctionnel avec toutefois un dactylopodite assez court dont l'ornementation n'est pas tout à fait normale.

*b)* Lorsque deux annulations sont plus ou moins visibles (Fig. 3, *b*), le bourgeon évolue pratiquement de la même façon. C'est toujours la région basilaire indifférenciée et opaque qui fournit méropodite et carpopodite avec courbure entre les deux segments. Les deux segments distaux, propodite et dactylopodite, sont là encore fournis par la région transparente. Mais, comme cette région dispose au départ de trois ébauches, un remaniement intervient à leur niveau : très généralement, l'ébauche la plus proximale qui correspond vraisemblablement au futur carpopodite dans l'organogenèse du bourgeon-patte, fournit le propodite qui s'intègre au nouveau bourgeon. L'ébauche suivante semble, avec la dernière, participer à la formation du nouveau dactylopodite. La dernière ébauche ne s'accroît pas, elle subit un mouvement de repli imparfait et semble se vider de son contenu qui se rendrait dans l'avant-dernière. Celle-ci se gonfle pour former le nouveau dactylopodite. L'exuvie du nouveau bourgeon présente alors toujours à son extrémité le vestige de l'ancien dactylopodite.

En résumé, tout se passe comme si les zones les moins différenciées du bourgeon-patte (la région basilaire et la plus grande partie de la section « *patte* ») fournissaient les segments pris dans le nouveau bourgeon. La région distale, la plus différenciée, (soit dernière, soit dernière et avant-dernière ébauches selon le cas) ne s'intégrerait pas au nouveau bourgeon et fournirait le nouveau dactylopodite. Il en serait de même de l'ischiopodite qui apparaît tardivement.

Il arrive que la section patte de la structure aberrante ne présente aucune annulation. Dans ce cas, le nouveau dactylopodite, affecté du



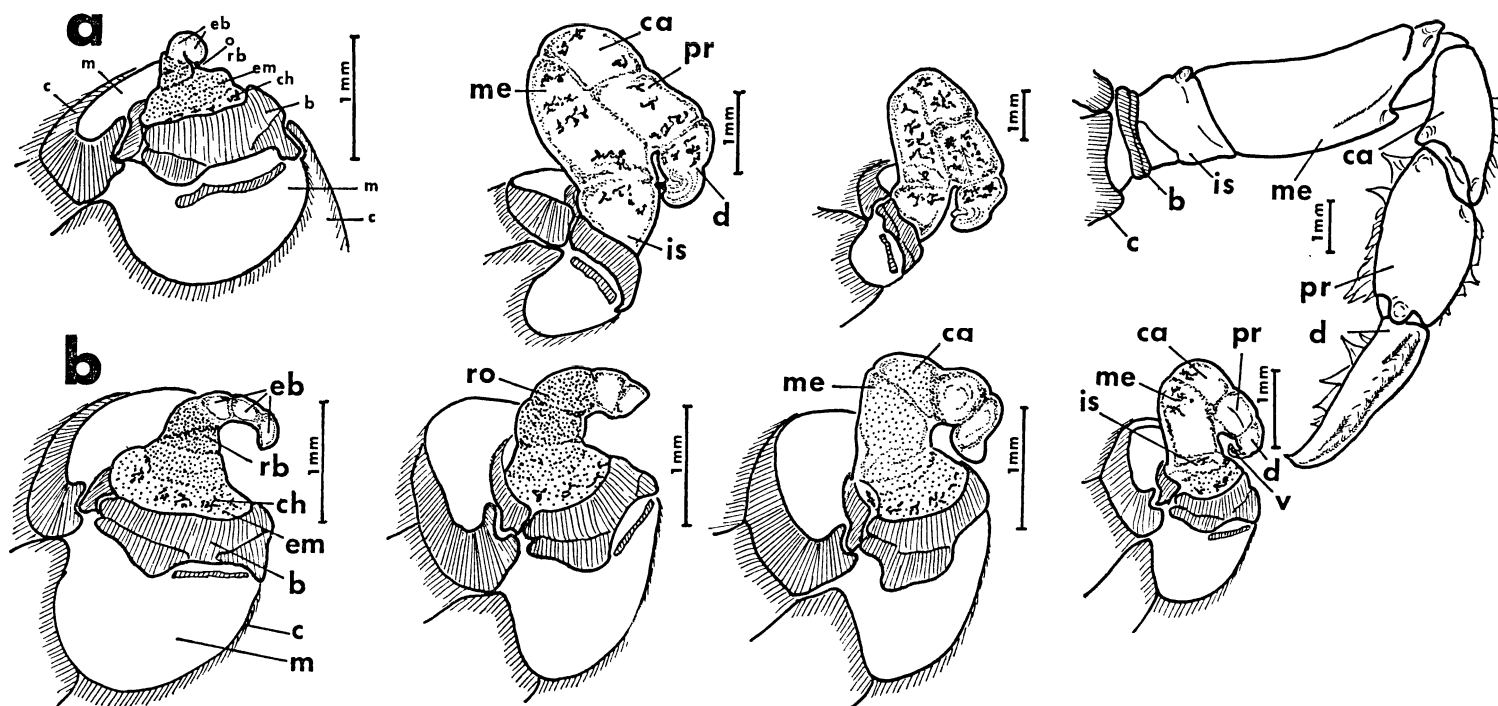


FIG. 3

Deux exemples d'évolution de bourgeons-pattes à dactylopodite peu différencié.

**a** : bourgeon patte d'un péréiopode V dont la zone « patte » présente deux ébauches; **b** : bourgeon-patte d'un péréiopode IV dont la zone « patte » présente trois ébauches.

Liste des abréviations p. 191, Fig. 1.

mouvement de repli caractéristique d'un bourgeon normal, vient occuper son emplacement normal du côté dorsal entre propodite et méropodite et se trouve englobé dans l'enveloppe commune au nouveau bourgeon. L'enveloppe conserve, au niveau du repli, le vestige de la portion patte du bourgeon initial.

#### D) A dactyle plus différencié (Fig. 4 a).

Dans cette catégorie, se placent des structures dont la section « patte » est déjà plus complexe. Elle se caractérise essentiellement par un degré plus ou moins avancé de différenciation du dactylopodite (sa partie distale peut être calcifiée, rosée, avec des ébauches d'ongle terminal, de côtes et de soies). Puis vient une région transparente à plusieurs annulations qu'il est difficile de dénombrer avec certitude (deux ou trois selon les cas).

La région basilaire se reconnaît à son aspect opaque.

Le schéma du développement reste le même : la région basilaire opaque différencie le méropodite et le carpopodite, la zone « patte » après remaniement des ébauches préexistantes donne les articles distaux propodite et dactylopodite. La réutilisation exacte des anciennes ébauches dans les nouveaux segments est difficile à suivre. De toute façon, la plus proximale, avec laquelle (lorsqu'elles sont au nombre de trois) peut fusionner dans certains cas la suivante ou une partie seulement, est toujours celle qui se gonfle et se pigmente la première pour fournir le propodite. Pendant ce temps, la plus terminale (dactylopodite) s'opacifie, subit des remaniements internes profonds pour former (peut-être avec une partie de la précédente) le nouveau dactylopodite. Sa zone souple, susceptible de croissance, se proximale. La partie légèrement calcifiée ne change pas de taille ni de forme et constitue une sorte d'excroissance à l'extrémité de l'enveloppe du nouveau dactylopodite. Souvent, les tissus internes se nécrosent à son voisinage. Le nouveau dactylopodite est alors dépourvu d'ongle à l'exuviation.

#### E) A dactyle très différencié (Fig. 4, b et c).

Ce type d'appendice non fonctionnel est issu de bourgeons dont l'indice va de 2,9 à 6,1. Il se caractérise par un dactylopodite extrême-

### PLANCHE I

#### Evolution de deux types de « bourgeons-pattes ».

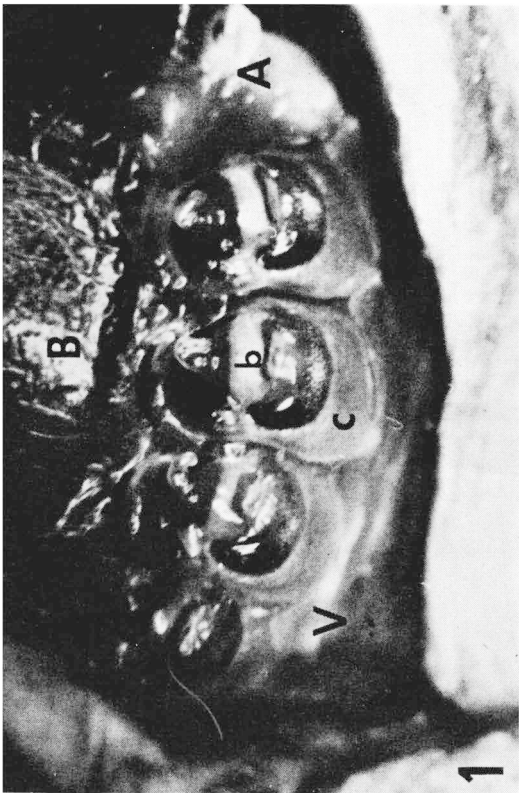
Type à région « patte » peu différenciée.

1 : état des quatre bourgeons droits immédiatement après l'exuviation postopératoire; 2 : état des mêmes bourgeons au cours de l'intermue suivant. Remarquer leur région coude.

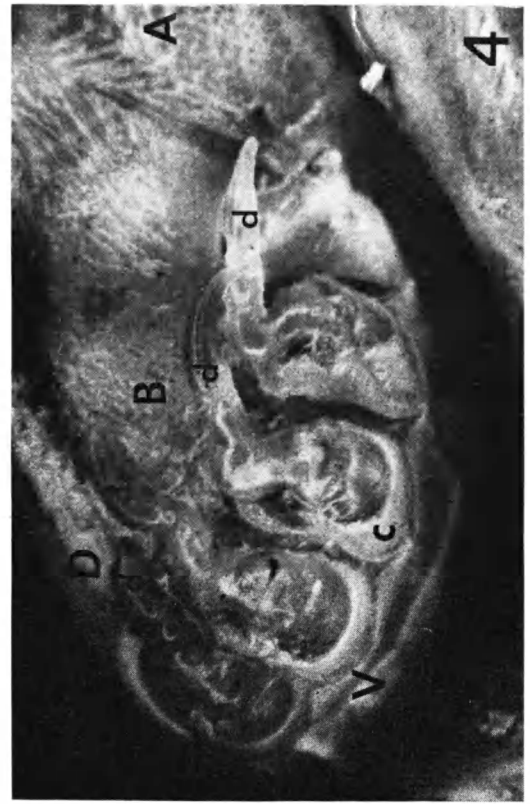
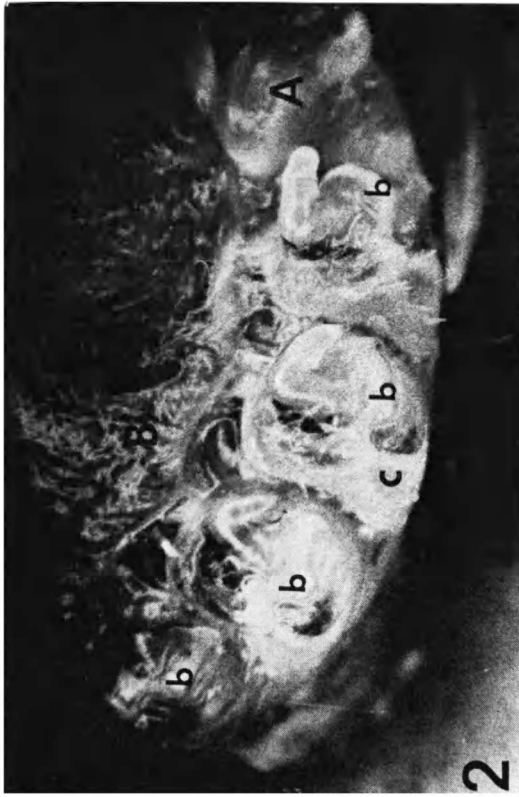
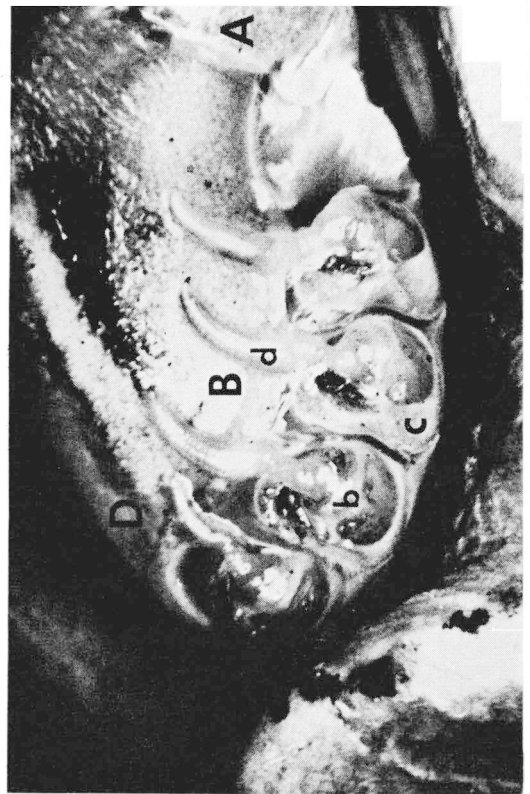
Type à dactylopodite très différencié.

3 : immédiatement après l'exuviation postopératoire; 4 : au cours de l'intermue suivant.

A : région antérieure du crabe; B : branchiostégite droit; D : région dorsale du crabe; V : région ventrale abdominale; b : basipodite; c : coxopodite; d : dactylopodite.



NOELLE DEMEUSY



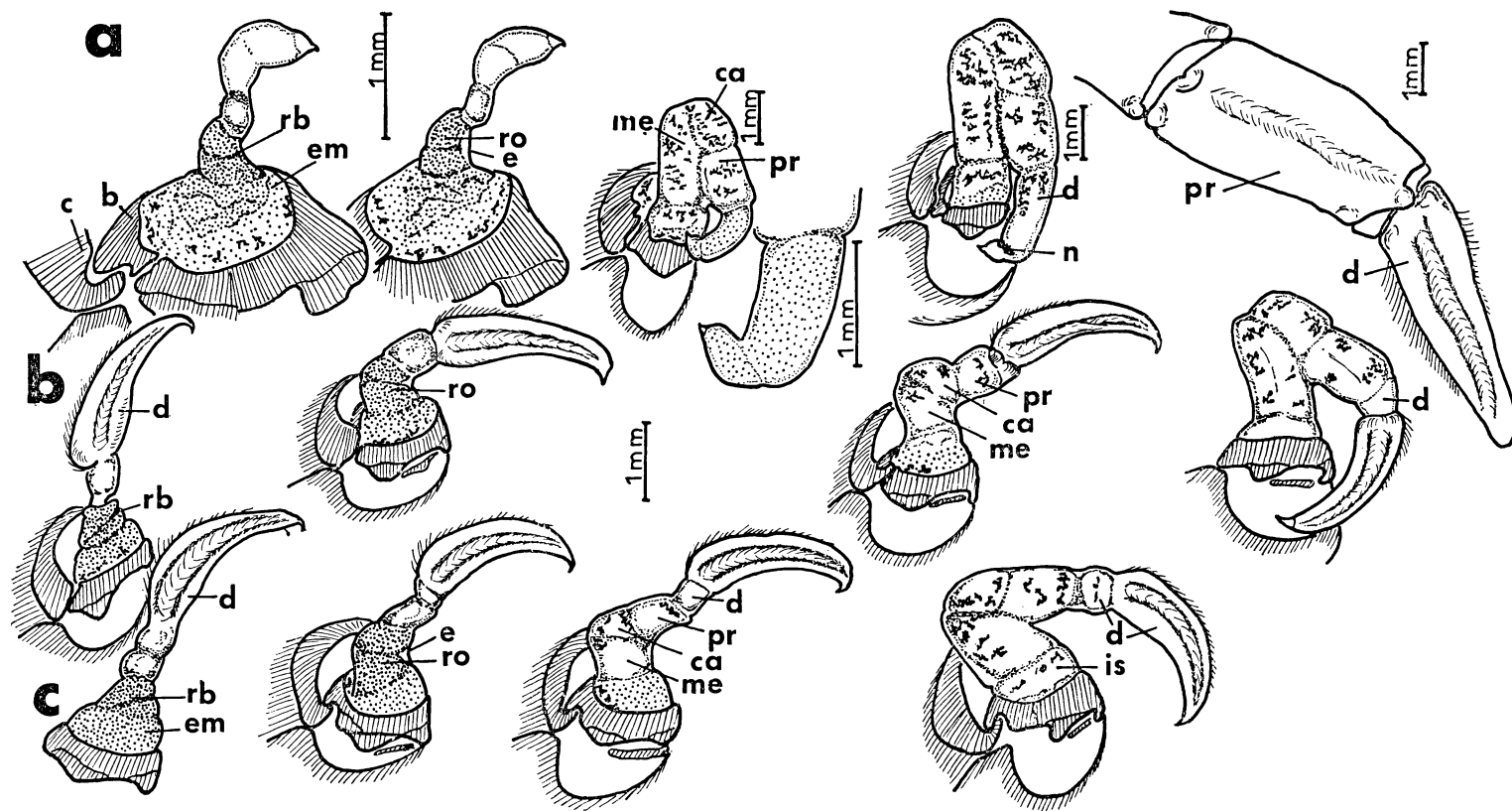


FIG. 4

a : exemple d'évolution d'un bourgeon-patte à dactylopodite plus différencié (périopode IV).

b et c : deux exemples d'évolution de bourgeons-pattes à dactylopodite très différencié : b : zone transparente à une seule ébauche (périopode III); c : zone transparente à deux ébauches (périopode IV).

Liste des abréviations p. 191, Fig. 1.

ment bien différencié. Il est entièrement calcifié, pigmenté de rose ou de violet, garni de soies, de côtes et pourvu d'un ongle. Seule sa taille est encore inférieure à la normale. Entre ce dactylopodite et la région basilaire opaque indifférenciée, se situe une zone transparente à annulations plus ou moins nombreuses et plus ou moins nettes.

L'évolution de ce cinquième type suit toujours le même schéma fondamental. Méro- et carpopodite se forment dans la zone basilaire opaque, le repli se marquant entre eux. Lorsque la zone transparente présente une seule ébauche d'article, le propodite se différencie à ses dépens (Fig. 4, b). Lorsque cette zone présente deux ébauches (Fig. 4, c), il semble se différencier uniquement aux dépens de la plus proche. Le repli s'accroît, la pigmentation s'étend au propodite. Quant au nouveau dactylopodite, il semble provenir directement de l'ancien article lorsque la zone transparente ne dispose que d'une ébauche préalablement utilisée pour la formation du propodite. On le voit apparaître à l'extrémité du propodite (Fig. 4, b), comme une zone transparente, molle et apigmentée, qui semble se dégager de la paroi calcifiée de l'ancien article. Lorsque la zone transparente présente deux ébauches, la plus distale participerait avec l'ancien dactylopodite à l'édification du nouvel article. Aucun repli n'affecte cette région. De plus, le premier repli n'est pas aussi important que dans les cas précédents de sorte que, sur une certaine longueur, le propodite ne vient pas adhérer au méropodite. Cette partie du propodite reste donc libre avec le nouveau dactylopodite en formation.

#### F) A deux articles terminaux différenciés (Fig. 5, a et b).

Dans ce dernier cas, non seulement le dactylopodite est bien différencié mais le propodite est lui-même en partie calcifié, coloré et parfois garni de soies. Il reste cependant extrêmement court et de forme très élargie. L'articulation est bien constituée. L'appendice se compose en outre généralement d'une région basilaire opaque, à deux mamelons superposés, surmontés ou non d'une très courte et très étroite zone transparente (Fig. 5, a). Quelquefois, ce sont déjà deux ébauches assez nettes qui correspondent à la région basilaire (Fig. 5, b).

Méropodite et carpopodite du nouvel appendice se différencient aux dépens de la région basilaire ou des deux ébauches plus marquées qui lui correspondent. Le propodite semble résulter du gonflement de la partie souple de l'ancien qui recevrait les tissus de la partie calcifiée. Quant au dactylopodite, on en aperçoit une courte fraction transparente et molle à l'extrémité du nouveau propodite qui s'est pigmenté. Il semble qu'elle ait pour origine des tissus de l'ancien dactylopodite (Fig. 5, b).

La courbure s'établit là encore dans le nouveau bourgeon entre méropodite et carpopodite, mais le propodite en formation ne s'accroît plus du tout au méropodite. Il en reste totalement indépendant, de même que le dactylopodite, de sorte que le nouveau bourgeon obtenu n'est plus qu'un « demi-bourgeon ».

Lorsqu'il existe une zone étroite entre la région basilaire et les deux articles terminaux différenciés du bourgeon-patte, le nouveau

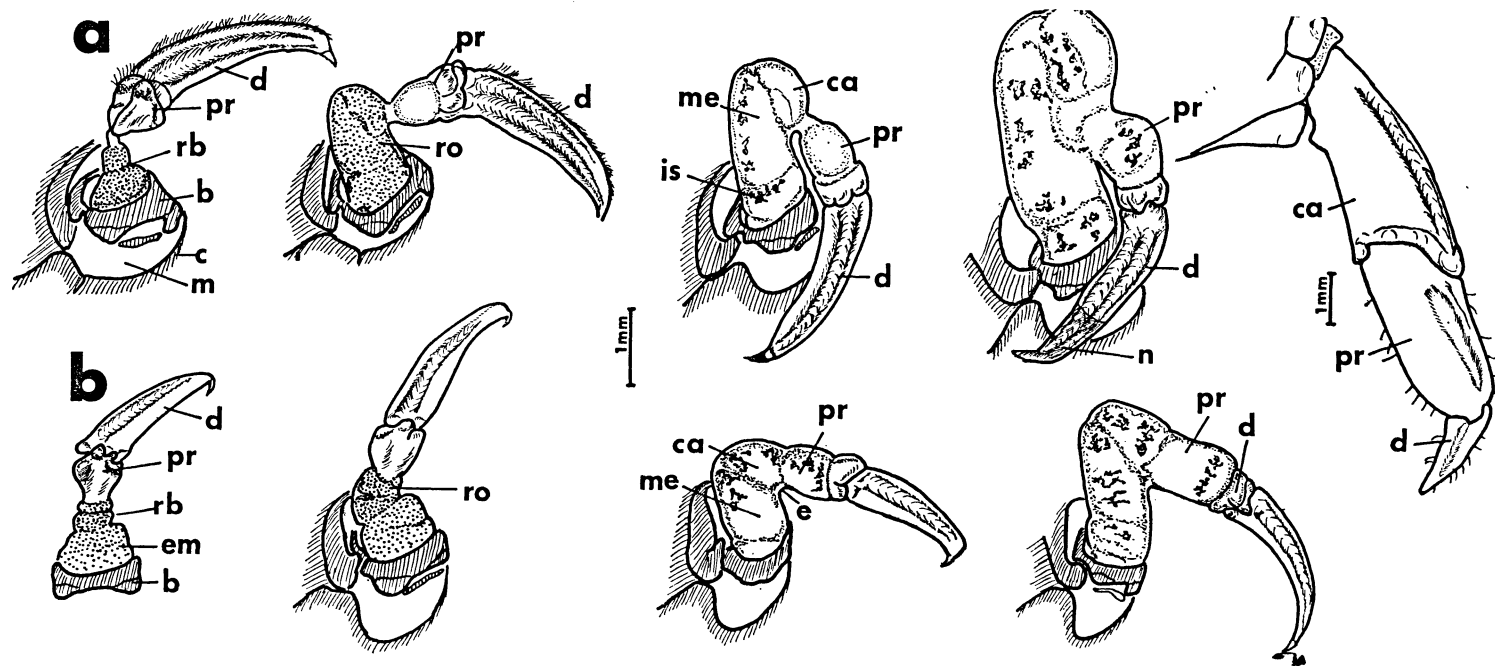


FIG. 5

Deux exemples d'évolution de bourgeons-pattes à deux articles différenciés.

**a** : zone transparente très étroite (périopode III); **b** : sans zone transparente (périopode II).

Liste des abréviations p. 191, Fig. 1.

propodite parvient à la coloniser (Fig. 5, a), mais n'atteint pas cependant sa taille normale. Quelquefois, la région terminale de l'ancien dactylopodite se nécrose. Le nouvel appendice, dans ce cas, est pourvu d'un dactylopodite très réduit.

## CONCLUSION ET DISCUSSION

De l'ensemble des observations relatives principalement aux bourgeons-pattes et, en dépit des nombreuses incertitudes qui persistent, il semble que l'on puisse dégager les faits généraux et les remarques suivantes :

1) la région basilaire opaque et indifférenciée de l'appendice non fonctionnel, apparu à la mue qui suit directement l'autotomie, fournit, au cours de l'intermue suivant, deux articles du nouvel appendice : méropodite et carpopodite. L'embase sous-jacente donnera plus tardivement le premier article ou ischiopodite ;

— la région distale, marquée par un nombre variable d'annulations qui sont les limites de futurs articles plus ou moins différenciés selon les types de bourgeons-pattes envisagés, fournit le reste du nouvel appendice, c'est-à-dire propodite et dactylopodite. La façon dont les ébauches des articles de cette région sont réutilisées dans la formation des deux nouveaux segments est souvent difficile à observer. Elle semble d'ailleurs varier en fonction de deux facteurs : le nombre d'ébauches préexistantes et leur état de différenciation ;

— lorsqu'il n'existe que deux ébauches assimilables à un futur propodite et à un futur dactylopodite, qu'elles soient bien marquées ou non, les deux nouveaux articles se forment respectivement à leurs dépens, mais leurs modalités de constitution varient selon que les ébauches correspondantes sont calcifiées ou non.

Lorsqu'elles sont petites et molles (Fig. 3, a), celle du propodite s'accroît et ses tissus se différencient pour fournir le nouvel article. Celle du dactylopodite ne s'accroît pas toujours suffisamment en longueur et les tissus internes en différenciation sont alors contraints de se replier en forme d'S.

Lorsque les ébauches sont déjà en partie calcifiées (Fig. 5, a et b), les nouveaux articles se forment aux dépens de tissus encore indifférenciés des zones restées souples et de tissus déjà différenciés des zones calcifiées. Tout se passe comme si une partie de ces derniers se retirait, avant la mue du nouveau bourgeon, des zones calcifiées. Il est peu probable que l'on assiste là à une mue spéciale de ces régions et il s'agirait plutôt peut-être d'une dédifférenciation de leurs tissus.

— Lorsqu'il existe plus de deux ébauches, en général trois, qui, dans le bourgeon-patte, étaient destinées aux futurs carpo- pro- et dactylopodite, on a l'impression que le nouveau propodite se forme aux dépens de l'ébauche la plus proximale. Quant au nouveau dactylopodite, il serait issu des deux autres ébauches. Là encore sa formation présente quelque différence selon l'état de calcification et de différen-

ciation atteint par ces ébauches. Lorsqu'elles sont souples (Fig. 3, b), c'est celle du propodite qui change de forme et se gonfle ; celle du dactylopodite ne subit aucune croissance et l'on observe un retrait de ses tissus en direction de la précédente à moins que sa partie terminale ne se nécrose. Lorsque l'ébauche du dactylopodite en particulier est déjà calcifiée (Fig. 4, c), l'ébauche du propodite participerait avec elle à la réalisation du nouveau dactylopodite.

Il est évident qu'une étude histologique s'impose pour préciser ces observations ;

2) au cours de ces transformations, la structure aberrante reprend l'aspect d'un bourgeon de régénération cependant plus ou moins conforme à la normale et l'on peut s'interroger sur l'origine de l'enveloppe de ce nouveau bourgeon.

Les articles tels que l'ischiopodite, le méropodite et le carpopodite sont formés aux dépens de l'embase et de la région basilaire indifférenciée qui au moment de l'exuviation postopératoire ont tout à fait l'allure d'un bourgeon indifférencié. C'est d'ailleurs la partie que nous avons considérée comme « bourgeon » dans la structure « bourgeon-patte ». Le premier repli du nouvel appendice en formation se place au sommet du méropodite, à l'intérieur de l'enveloppe de cette zone bourgeon. Au fur et à mesure que la pliure s'accroît entre méropodite et carpopodite, l'article suivant se forme aux dépens de la fraction la plus proximale de la région que nous avons qualifiée de « patte ». Cette fraction est encore vraisemblablement, elle aussi, à l'état bourgeon et elle serait recouverte de la même enveloppe. Le mouvement de repli se ferait alors dans cette enveloppe commune. La jonction avec le méropodite de la partie qui se courbe (carpo- et propodite) se fait, nous l'avons vu, à des hauteurs variables du méropodite selon les types de bourgeons-pattes. Ceci refléterait sans doute la longueur de la zone « patte » qui se trouvait encore à l'état bourgeon. Le reste de cette zone patte ne serait plus à l'état bourgeon ; elle ne serait alors plus prise dans l'enveloppe et c'est elle qui resterait indépendante du nouveau bourgeon à la veille de la seconde exuviation. Son importance augmente d'ailleurs en fonction du degré de différenciation atteint par les divers types de bourgeons-pattes ;

3) la formation, pendant le second intermue, de l'appendice définitif et fonctionnel, ne suit pas la loi de différenciation qui a présidé à l'édification des ébauches des articles du même appendice entre l'autotomie et la première exuviation. Les divers types de structures aberrantes libérées à la première exuviation montrent qu'au cours de leur réalisation, les articles les plus précocement différenciés sont les plus distaux (dactylopodite puis propodite). La différenciation se ferait donc progressivement en direction basipète. Cette observation rejoint celle de Nouvel-Van Rysselberge (1937) faite sur le développement normal des bourgeons chez *Leander serratus*.

Au cours de l'intermue suivant, ces structures se différencient en sens inverse pour fournir l'appendice fonctionnel définitif. En effet, la fraction « bourgeon indifférencié » s'organise d'abord et forme deux articles (méro- et carpopodite), puis les ébauches de la fraction « patte » se réorganisent les unes après les autres dans le sens basi-



fuge. Ceci se conçoit fort bien si l'on envisage que la différenciation la moins poussée des tissus du « bourgeon-patte » permet l'utilisation la plus immédiate, au cours de l'organogenèse, de l'appendice définitif. Les articles les plus distaux du bourgeon-patte étant toujours, quelle que soit d'ailleurs l'étape de différenciation qu'ils ont atteinte, les plus différenciés, seront utilisés les derniers. Il se pourrait d'ailleurs, ainsi que nous l'avons suggéré, qu'une fraction de leurs tissus ait à subir une certaine dédifférenciation avant de participer à l'édification de la nouvelle structure. L'étude histologique que nous entreprenons devrait confirmer cette hypothèse.

### Summary

In the common crab, *Carcinus maenas* L., when several pereopods simultaneously rebuild themselves, some of them will show abnormal processes in their regeneration: the "all or none" law is no more observed.

Such appendages appear, after the first molt, at various stages of their development. During the second intermolt phase, the processes go on, so as to rebuild a bud, more or less normal according to the degree of differentiation previously attained, from which a functional and morphologically normal appendage will come out.

### Zusammenfassung

Bei der Krabbe *Carcinus maenas* L. ist die simultane Wiederherstellung zahlreicher Pereiopoden oft mit einer Störung des Regenerationsprozesses einiger dieser Schreitfüsse verbunden, und zwar erfolgt die Regeneration nicht mehr nach dem Alles-oder-Nichtsgesetz.

Derartige Gliedmassen werden bei der ersten Häutung in verschiedenen Entwicklungsstadien frei. Während der zweiten Zwischenecdysis entwickeln sie sich weiter, wobei es zu einer, je nach dem ehemals erreichten Differenzierungszustand, mehr oder weniger normalen Anlage kommt, woraus eine normal ausgebildete und funktionsfähige Gliedmasse hervorgeht.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BLISS, D.E., 1956. — Neurosecretion and the control of growth in a decapod Crustacean. *Bertil Hanström zoological papers in honour of his sixty-fifth birthday*, November 20th 1956. — Edited by Wingstrand K.G., pp. 56-75.
- DEMEUSY, N., 1972. — Perturbation de la régénération chez le Crustacé Décapode *Carcinus maenas*, consécutive à l'autotomie simultanée de plusieurs péréopodes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 275, pp. 1891-1894.
- NOUVEL - VAN RYSELBERGE, L., 1937. — Contribution à l'étude de la mue, de la croissance et de la régénération chez les Crustacés *Natantia*. *Rec. Inst. Zool. Torley-Rousseau*, 6, pp. 5-161.
- TCHERNIGOVITZEFF, C., 1965. — Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des Crustacés Décapodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 106, pp. 377-497.