

**INFLUENCE DE DIFFÉRENTS FACTEURS
SUR LA CROISSANCE SOMATIQUE
DE *PACHYGRAPSUS MARMORATUS* (FABRICIUS)
CRUSTACÉ DÉCAPODE ⁽¹⁾.**

par

Monique Pradeille-Rouquette

Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Laboratoire de Physiologie des Invertébrés,
Place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

Résumé

Chez *Pachygrapsus marmoratus* (F.) adulte, il existe une identité entre les durées des intermues chez les mâles et chez les femelles en début de vitellogenèse.

Pour un intermue donné, les animaux présentent tous un accroissement de taille semblable, indépendamment du sexe auquel ils appartiennent et des conditions de température auxquelles ils sont soumis.

La croissance plus grande constatée chez les femelles à 25° C n'est pas due à une croissance plus importante à chaque exuviation mais au fait que les animaux muent plus souvent depuis le moment de la mise en élevage (automne) jusqu'au printemps suivant. En outre, la formation des caractères sexuels périodiques ne dépend pas de la taille acquise par l'animal, du moins lorsque celui-ci a atteint l'âge adulte.

Des expériences d'ablation de pédoncules oculaires sont effectuées à 15°, 20° et 25° C ; elles nous permettent de penser que ce n'est pas par l'intermédiaire de la MIH que la température influence la durée des intermues.

Une photophase de 21 heures entraîne un raccourcissement du premier intermue chez les animaux des deux sexes.

Introduction

On sait que la mue des Crustacés Décapodes subit l'influence d'un contrôle hormonal. Les premiers travaux dans ce domaine ont mis en évidence le rôle des pédoncules oculaires (Zeleny, 1905 ; Megusar, 1912) et il en découla l'hypothèse de l'existence d'une hormone inhibitrice de la mue (MIH). Ultérieurement, de nombreuses expériences sont venues confirmer les premiers résultats : l'intermue est plus court chez les animaux épédonculés que chez les témoins. Une seconde glande, la glande Y, fut également découverte (Gabe, 1953), et son intervention dans le déclenchement de la mue ne tarda pas à être prouvée (Echalier, 1954 ; 1955) ; sa sécrétion ou hormone de

(1) Cette publication représente l'essentiel de la première partie d'une thèse d'Etat ès Sciences naturelles soutenue en 1974 à Montpellier, à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc.

mue (MH) favorise l'induction de la mue. De nombreux autres travaux sont venus appuyer ces résultats et prouver que le cycle de la mue se trouvait bien sous la dépendance d'un contrôle hormonal (1).

Or, ce contrôle hormonal de la mue est lui-même sensible aux influences venues du milieu extérieur, en particulier la photophase (Aiken, 1969 ; Kurup, 1970). C'est dans cette direction que nous avons tenté d'orienter nos recherches en essayant de déterminer le rôle de la température et de la photo-période dans le rythme des mues et le taux de croissance du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (F).

Matériel et méthodes

Les animaux que nous avons étudiés furent récoltés et placés en expérience au début de l'automne ; ils étaient adultes et de la même taille (16-17 mm de largeur céphalothoracique) et les femelles avaient pondu au moins une fois. L'étude des animaux normaux en fonction de la température d'une part, en fonction de la photopériode d'autre part, a été poursuivie durant trois années consécutives pour les femelles, durant une année seulement pour les mâles.

Les élevages furent réalisés dans de grands réservoirs d'eau de mer où, grâce à un système de climatisation, la température fut maintenue constante. Nous avons ainsi effectué des expériences à 15°, 20° et 25° C. Cette eau de mer fut renouvelée chaque mois à 25° et 20° C et tous les deux mois à 15° C. Certains élevages ont été soumis à une photophase extrêmement courte (1 heure) ; pour d'autres, au contraire, la durée d'illumination était beaucoup plus longue (21 heures). Nous avons utilisé comme source de lumière des tubes Sylvania Gro-Lux que nous avons placés à 1 mètre au-dessus des élevages. L'éclairage était contrôlé automatiquement par un interrupteur horaire.

Tous les animaux ont reçu comme nourriture une demi-moule tous les deux jours.

En ce qui concerne les ablations pédonculaires, ces organes furent enlevés à deux ou trois jours d'intervalle : le premier, généralement la veille de la mue, le second le surlendemain.

Les animaux soumis à une régénération intensive furent amputés de leurs membres locomoteurs le jour même de la mue par « automie provoquée ». Ces appendices ont été reconstitués et fonctionnels lors de la mue suivante. Le taux de croissance a été calculé d'après la taille des exuvies considérées dans le sens de la largeur. Celle-ci a été mesurée chaque fois entre les deux premières dents situées sur les côtés de la carapace. La différence entre la largeur de la plus grande exuvie (L_2) et celle de la plus petite (L_1) rapportée ensuite à cette dernière a fourni une valeur qui, convertie en pourcentage, nous a indiqué le taux de croissance de l'animal suivant la formule :

$$\frac{L_2 - L_1}{L_1} \times 100.$$

(1) Il existerait en outre une hormone accélératrice de la mue dans les pédoncules oculaires de certaines espèces (Carlisle, 1953 ; Carlisle et Dohrn, 1953 ; Farges, 1973).

Lorsque nous avons comparé deux moyennes, nous avons soit calculé le test de signification de différence selon une méthode adaptée aux petits échantillons, soit utilisé le test basé sur l'écart réduit à propos des grands échantillons (Schwartz, 1963).

RÉSULTATS

I. - Influence de la température sur le rythme des mues et le taux de croissance des animaux normaux (tableaux 1 et 2).

1° Dans le cas des animaux de sexe femelle.

a) *A 15° C.*

Certaines femelles muent une première fois en janvier-février au bout d'un intermue moyen de 92,75 jours et après une croissance de 9,9 p. 100 ; ces animaux muent ensuite une seconde fois au printemps après avoir subi une croissance de 12,31 p. 100, la durée moyenne du second intermue étant de 106 jours. Au cours de la deuxième exuviation apparaissent les caractères sexuels périodiques.

D'autres femelles ne muent pas en janvier-février mais seulement au printemps après un intermue prolongé (leur taux de croissance est de 13,5 p. 100).

b) *A 20° C.*

Les femelles subissent trois exuviations et les intermues respectifs sont 51 jours, 65,09 jours, 66,6 jours. Durant ces intervalles de temps la taille des animaux s'accroît suivant un taux moyen de 9,48 p. 100, 9,93 p. 100, 11,01 p. 100. C'est au cours de la troisième mue qu'apparaissent les caractères sexuels périodiques.

c) *A 25° C.*

Les intermues sont beaucoup plus rapides qu'aux deux températures précédentes si bien que les animaux ont la possibilité d'effectuer une mue de plus qu'à 20° C dans le même temps : 36 jours, 44,38 jours, 47,25 jours, 59,75 jours. La croissance des animaux correspondant à ces quatre intermues successifs est de 10,25 p. 100, 11,08 p. 100, 9,50 p. 100, 9,66 p. 100. Les caractères sexuels périodiques apparaissent à la fin du quatrième intermue.

2° Dans le cas des animaux de sexe mâle.

a) *A 15° C.*

Les Crabes mâles subissent deux intermues de 91,73 jours et 111,81 jours durant lesquels l'accroissement de taille est de 10 p. 100 et 11 p. 100.

b) *A 20° C.*

Les animaux muent une fois de plus qu'à 15° C dans le même temps ; les intermues respectifs sont de 50,82 jours, 63,82 jours,

65,7 jours. Les taux de croissance correspondants sont 8,71 p. 100, 10,14 p. 100, 12,02 p. 100.

c) A 25° C.

A cette température, les intermues sont raccourcis par rapport aux précédents : les valeurs moyennes des trois intermues sont de 38,27 jours, 47,73 jours, 50,73 jours et la croissance correspondante est 9,01 p. 100, 11,15 p. 100, 11,10 p. 100.

Les résultats sont résumés dans les tableaux suivants (tableaux 1 et 2).

3° Comparaison des résultats.

a) *Rythme des mues.*

Pour des individus d'un même sexe, nous retrouvons deux faits signalés depuis longtemps : d'une part, l'intermue est d'autant plus court que la température est élevée ; d'autre part, sa durée augmente progressivement à mesure que l'animal grandit.

Lorsque nous comparons les animaux des deux sexes, nous constatons que les crabes mâles muent suivant un rythme identique à celui des femelles. Ce résultat semble donc indiquer que, chez *Pachygrapsus marmoratus*, la durée de l'intermue des femelles est indépendante de la formation des caractères sexuels périodiques ainsi que de la fraction de vitellogenèse qui se déroule simultanément. En outre, nous venons de voir qu'à 15° C les femelles peuvent se comporter de deux manières différentes. Mais le nombre de femelles qui n'effectuent pas d'exuviation entre l'automne et le printemps suivant semble fluctuant d'une année à l'autre et, plus particulièrement, en 1971-1972, ce nombre se réduit à deux individus seulement sur 12. Or, cette année-là où nous avons également expérimenté sur des mâles, un animal de ce sexe a également passé tout l'hiver sans muer. Il est donc possible que l'intermue prolongé de certaines femelles gardées à 15° C ne soit pas lié à la fonction de reproduction.

b) *Taux de croissance.*

Pour un intermue donné, les animaux présentent tous un accroissement de taille identique, qu'ils appartiennent au sexe mâle ou au sexe femelle, indépendamment des conditions expérimentales de température.

Le cas des femelles est particulièrement intéressant. En effet, l'expérience a montré que les caractères sexuels périodiques apparaissent chez des femelles dont la taille est d'autant plus grande que la température est élevée : autrement dit, ils apparaissent à 15° C chez des animaux dont la croissance est de 13,5 p. 100 ou 22,21 p. 100 suivant que ces derniers subissent un ou deux intermues. Cette croissance est de 30,42 p. 100 à 20° C et atteint 40,49 p. 100 à 25° C. Or, ces caractères sexuels périodiques apparaissent dans tous les cas au printemps à la même époque. En effet, si nous calculons le nombre de jours séparant la première mue expérimentale de la mue au cours de laquelle ces caractères deviennent visibles, nous trouvons 181,64 jours à 15° C, 173,36 jours à 20° C, 164,47 jours à 25° C. La

TABLEAU 1

Influence de la température sur la durée des intermues chez les mâles et les femelles

Température	Moyenne du premier intermue (jours)	Moyenne du deuxième intermue (jours)	Moyenne du troisième intermue (jours)	Moyenne du quatrième intermue (jours)
15° C	♂ 91,73 ± 7,86 (11)	111,81 ± 5,67 (11)		
	♀ 92,75 ± 2,82 (20)	106 * ± 2,21 (9)		
20° C	♂ 50,82 ± 4,14 (11)	63,82 ± 2,27 (11)	65,7 ± 5,16 (10)	
	♀ 51 ± 3,92 (11)	65,09 ± 2,90 (11)	66,6 * ± 7,36 (9)	
25° C	♂ 38,27 ± 3,01 (11)	47,73 ± 2,09 (11)	50,73 ± 3,91 (11)	
	♀ 36 ± 1,69 (13)	44,38 ± 1,91 (13)	47,25 ± 1,50 (12)	59,75 * ± 11,25 (11)

* L'astérisque indique l'apparition des caractères sexuels périodiques. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels nous avons effectué les moyennes.

TABLEAU 2

Taux de croissance chez les animaux normaux (mâles et femelles) à 15°, 20° et 25° C (en pourcentage).

	Taux de croissance moyen durant le premier intermue	Taux de croissance moyen durant le deuxième intermue	Taux de croissance moyen durant le troisième intermue	Taux de croissance moyen durant le quatrième intermue	Valeur moyenne de la croissance totale entre la première exuviation et l'apparition des caractères sexuels périodiques
15° C	♂ 10 (11)	11 (11)			
	♀ 9,9 (20)	12,31 * (9)			22,21
20° C	♂ 8,71 (11)	10,14 (11)	12,02 (10)		
	♀ 9,48 (11)	9,93 (11)	11,01 * (9)		30,42
25° C	♂ 9,01 (11)	11,15 (11)	11,10 (11)		
	♀ 10,25 (13)	11,08 (13)	9,50 (12)	9,66 * (11)	40,49

* L'astérisque indique l'intermue à la fin duquel la plupart des femelles ont révélé l'existence de caractères sexuels périodiques. Entre parenthèses figure le nombre de crabes sur lesquels les moyennes ont été calculées.

différence entre les lots d'animaux élevés à 15° et 25° C n'est pas significative ($|t| = 1,61$).

La croissance plus grande constatée chez les femelles à 25° C n'est pas conséquent pas due à une croissance plus importante à chaque exuviation mais au fait que les animaux muent plus souvent depuis le moment de la mise en élevage (automne) jusqu'au printemps suivant, la taille initiale des animaux étant bien entendu la même. Par conséquent, le rythme des mues n'influence pas la formation des caractères sexuels périodiques.

II. - Influence de la température sur l'intermue et la croissance d'individus privés d'organes pédonculaires (I).

Dans l'expérience concernant les femelles, nous avons simultanément suivi le développement ovarien (Pradeille-Rouquette, 1976). De ce fait, l'évaluation de la durée du premier intermue et du taux de croissance correspondant n'a pu être réalisée que sur les femelles qui ne furent pas sacrifiées immédiatement à des fins histologiques.

Les données concernant les mâles sont celles relatives au premier intermue tant pour la durée de celui-ci que pour le taux de croissance des individus à 15° et à 20° C.

1° Dans le cas des animaux de sexe femelle.

Aux trois températures de 15°, 20° et 25° C, la durée moyenne du premier intermue atteint les valeurs respectives de 50,81 jours, 27,1 jours, 18 jours ; les accroissements de taille correspondants se font suivant les taux de 16,75 p. 100, 16,02 p. 100 et 16,86 p. 100.

2° Dans le cas des animaux de sexe mâle.

Les résultats sont identiques aux précédents : 51,5 jours à 15° C et 28,1 jours à 20° C avec une croissance de 17,05 p. 100 et 15,61 p. 100.

TABLEAU 3
Durée moyenne du premier intermue et taux de croissance correspondant chez des animaux épédonculés à 15°, 20° et 25° C.

Température	Nombre d'animaux	Durée moyenne du premier intermue (jours)	Taux de croissance correspondant (pourcentage)
15° C	10 ♂	51,5 ± 1,32	17,05
	10 ♂	50,81 ± 1,10	16,75
20° C	11 ♀	28,1 ± 0,56	15,61
	11 ♀	27,1 ± 0,62	16,02
25° C	9 ♀	18 ± 0,36	16,86

(1) Malgré une étude préliminaire (Rouquette, 1965) réalisée uniquement sur des mâles, il nous a paru intéressant de considérer l'influence de la température sur des animaux des deux sexes — pris à des tailles plus importantes — dont le cycle de mue est anormalement activé grâce à la suppression de la MIH.

3° Comparaison des résultats (tableau 3).

Le raccourcissement des intermues provoqué par l'épédonculectomie est d'autant plus important que la température est plus élevée, ce raccourcissement se faisant dans les mêmes proportions pour les Crabes mâles et femelles. Cependant, le taux de croissance reste le même à 15°, 20° et 25° C ; ce résultat est en accord avec celui de De Leersnyder (1972), sur *Eriocheir sinensis*.

III. - Influence de la température sur l'intermue et la croissance de Crabes en régénération intensive (I) (tableau 4).

Aux trois températures expérimentales (15°, 20° et 25° C) les durées moyennes du premier intermue sont respectivement les suivantes : 56,4 jours, 29,6 jours, 19,6 jours. Les taux de croissance moyens qui leur correspondent sont 9,05 p. 100, 7,73 p. 100, 9,23 p. 100. La régénération des huit pattes locomotrices active donc l'intermue d'autant plus que la température est élevée, réaction rappelant celle qui est observable chez les individus épédonculés. Par ailleurs, quelle que soit la température, l'augmentation de taille des animaux semble rester la même.

TABLEAU 4

Valeur moyenne du premier intermue et taux de croissance correspondant chez des femelles en régénération intensive à 15°, 20° et 25° C.

Température	Nombre d'animaux	Durée moyenne du premier intermue (jours)	Taux de croissance correspondant (pourcentage)
15° C	10	56,4 ± 1,13	9,05
20° C	10	29,6 ± 0,74	7,73
25° C	10	19,6 ± 0,37	9,23

IV. - Influence de la photopériode sur le premier intermue et la croissance.

Cette étude fut réalisée à la température de 15° C sous des photopériodes expérimentales de 21 L - 3 D et 1 L - 23 D et fut comparée avec les résultats obtenus en photopériode naturelle.

En ce qui concerne les mâles, une expérience a été effectuée durant l'année 1971-1972 tandis que les femelles ont nécessité une étude prolongée sur trois années consécutives.

Certains animaux ont été placés en expérience en septembre, d'autres en novembre.

(1) Dans une étude antérieure (Rouquette et Vernet-Cornubert, 1964), nous avons montré l'influence de la température saisonnière : tous les stades d'intermue étaient activés par des températures élevées mais se trouvaient bloqués lorsque la température descendait à 10-11° C et au-dessous. Un an plus tard, nous avons repris l'expérience (Rouquette, 1965) sur des Crabes de sexe mâle placés dans des conditions thermiques rigoureusement constantes (20° et 28° C). L'étude présente a été réalisée uniquement sur des femelles.

1° Dans le cas des individus de sexe femelle.

a) *Photophase de 21 heures.*

La valeur moyenne annuelle du premier intermèue est comprise entre 68,5 jours et 76,6 jours, indépendamment de la date d'apparition des caractères sexuels périodiques (1).

Précisons que la différence entre ces deux résultats extrêmes n'est pas significative ($|t| = 1,20$).

Le taux de croissance demeure le même : 9,84 p. 100 à 10,90 p. 100.

b) *Photopériode naturelle.*

Rappelons que l'intermèue moyen est de 92,75 jours et que la croissance s'effectue suivant un taux de 9,90 p. 100.

c) *Photophase de 1 heure.*

La durée moyenne annuelle du premier intermèue est comprise entre 100,22 jours et 110,4 jours lorsque les caractères sexuels périodiques n'apparaissent pas. La croissance ne subit pas de modifications : elle varie seulement de 9,02 à 11,25 p. 100.

2° Dans le cas des animaux de sexe mâle.

Le premier intermèue nécessite une moyenne de 73,92 jours lorsque la photophase est de 21 heures ; il atteint une valeur de 103,9 jours lorsque la photophase est réduite à 1 heure et 91,73 jours en photopériode naturelle. La croissance demeure semblable à celle des femelles placées dans les mêmes conditions.

3° Comparaison des résultats (tableau 5).

a) *Durée du premier intermèue.*

La différence constatée chez les femelles entre la valeur obtenue sous une photopériode naturelle (92,75 jours) et la moyenne d'intermèue dans le cas d'une photophase de 21 heures (76,6 jours) est significative ($|t| = 2,406$). Chez les mâles, cette différence (91,73 jours et 73,92 jours) est encore significative ($|t| = 2,105$). Une photopériode à longue photophase entraîne donc le raccourcissement du premier intermèue.

Les valeurs observées lorsque la photophase est de 1 heure (de 100,22 jours à 110,4 jours pour les femelles, 103,9 jours pour les mâles) sont semblables à celles que l'on obtient en lumière naturelle (92,75 jours pour les femelles, 91,73 jours pour les mâles) ; elles sont supérieures aux résultats fournis sous l'influence d'une lumière prolongée (68,5 à 76,6 jours pour les femelles, 73,92 jours pour les mâles). Ce résultat est en accord avec ceux qui ont été obtenus par Kurup (1970) sur des Crabes *Hemigrapsus nudus*, dont la prémue est favorisée par une photophase de 15 heures. Plus récemment, Armitage et ses collaborateurs (1973), travaillant sur l'Ecrevisse *Orco-*

(1) Ce sujet sera repris dans une note ultérieure.

TABLEAU 5

Valeur du premier intermue et taux de croissance correspondant en fonction de la photopériode

		Date de la mise en expérience	Durée moyenne de l'intermue (jours)	Taux de croissance (pourcentage)
21 L - 3 D				
	1970-1971	Septembre	70,75 \pm 8,75 (16)	10,90
	1971-1972	Novembre	68,62 \pm 5,89 * (16)	10,64
♀		Septembre	68,5 \pm 6,45 (9)	10,12
	1972-1973	Novembre	76,6 \pm 6,02 (10) 73 \pm 12,56 * (4)	9,84 10,79
♂	1971-1972	Novembre	73,92 \pm 4,1 (12)	10,21
1 L - 23 D				
	1970-1971	Novembre	110,4 \pm 17,76 (5) 127,6 \pm 9,87 * (6)	11,25 11,13
♀	1971-1972	Novembre	103 \pm 15,59 (11) 111,43 \pm 12,06 * (7)	9,02 10,13
	1972-1973	Novembre	100,22 \pm 7,14 (9) 145,5 \pm 22,36 * (2)	10,36 10,84
♂	1971-1972	Novembre	103,9 \pm 3,7 (10)	9,34
Photopériode naturelle				
♀	1971-1972	Septembre	92,75 \pm 2,82 (20)	9,90
♂	1971-1972	Septembre	91,73 \pm 7,86 (11)	10,00

* L'astérisque indique l'apparition des caractères sexuels périodiques. Entre parenthèses est indiqué le nombre d'individus sur lesquels ont été effectuées les moyennes.

nectes nais, ont recueilli des mues plus fréquentes en photopériode de jour long. Kracht (1973) considère également les longues photophases (couplées avec une température de 20° C) comme un facteur favorable. Par contre, chez d'autres espèces — c'est le cas de *Carcinus maenas* — les mues sont plus nombreuses lorsque la photophase est courte (Adelung et Buckman, 1965).

b) Taux de croissance.

Que les animaux soient du sexe mâle ou femelle, que les femelles acquièrent ou non leurs caractères sexuels périodiques, la croissance est la même dans tous les cas, indépendamment des conditions photopériodiques : elle est de 10-11 p. 100.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

I. - Influence du facteur thermique sur la croissance somatique.

A. Influence sur la mue.

1° Les valeurs moyennes des intermues obtenus aux trois températures expérimentales dans les trois catégories d'animaux (normaux ou lot 1, individus en régénération intensive ou lot 2, animaux épédonculés ou lot 3), sont rassemblées dans le tableau 6 ; plus la température est élevée, plus courte est la durée de l'intermue, les mâles et les femelles réagissant de la même manière aux conditions thermiques qui leur sont imposées.

2° L'ablation des pédoncules oculaires entraîne la suppression de l'hormone inhibitrice de la mue (MIH). Or, l'intermue des individus épédonculés est influencé par la température de la même façon que celui des animaux normaux (Tableau 7). De ce fait, il est logique de penser que ce n'est pas par l'intermédiaire de la MIH que la température influence la durée des intermues. Nous étions auparavant arrivée à la même conclusion lors d'une étude effectuée à 20° C et 28° C sur des individus de sexe mâle (Rouquette, 1965) : nous avions obtenu un raccourcissement identique de l'intermue à 28° C chez les Crabes normaux et chez les Crabes épédonculés. Plus récemment, De Leersnyder (1972), ayant expérimenté sur *Eriocheir sinensis* à 16° C, a obtenu un résultat analogue : l'allongement de l'intermue par rapport à 20° C « ne peut pas s'expliquer par une sécrétion accrue de l'hormone inhibitrice de la mue au niveau du complexe neurosécréteur des pédoncules oculaires ». Cette conclusion était basée sur le fait que, même chez les individus épédonculés, la durée de l'intermue était allongée à 16° C par rapport à 20° C.

3° En outre, les Crabes en régénération intensive réagissent comme les individus privés des complexes neurosécréteurs pédoncu-

TABLEAU 6
Valeur moyenne du premier intermue pour les trois lots expérimentaux aux trois températures choisies

		15° C	20° C	25° C
Animaux normaux : lot 1	♂	91,73 jours	50,82 jours	38,27 jours
	♀	92,75 jours	51 jours	36 jours
Régénération intensive : lot 2	♂ *	56,4 jours	29,6 jours	19,6 jours
	♀			
Epédonculés : lot 3	♂	51,5 jours	28,1 jours	18 jours
	♀	50,81 jours	27,1 jours	

* Le cas des animaux de sexe mâle en régénération intensive a été étudié dans une note parue en 1965.

laires : le raccourcissement de leurs intermues est de 46 p. 100 à 20° C par rapport à 15° C au lieu de 47 p. 100 chez les animaux épédonculés et il tombe à 33 p. 100 à 25° C par rapport à 20° C à la fois chez les Crabes épédonculés et chez ceux qui sont soumis à une régénération intensive (tableau 7).

TABLEAU 7
Taux de raccourcissement des intermues en fonction de la température dans les trois lots expérimentaux (en pourcentage).

	20°/15° C	25°/20° C
Animaux normaux (lot 1)	45	29
Animaux en régénération intensive (lot 2) . . .	46	33
Animaux épédonculés (lot 3)	47	33

4° De quelle manière les variations thermiques peuvent-elles influencer le cycle des mues chez les animaux normaux ? Il est certain que le facteur température agit au niveau cellulaire car on sait que toutes les réactions métaboliques sont modifiées par les augmentations de température. Cependant, les résultats ne peuvent être expliqués uniquement de cette manière ; en effet, les travaux d'Echallier (1959) montrent que la présence de l'organe Y est indispensable, quelle que soit la saison, pour que les stades pré-exuviaux, puissent avoir lieu.

Pour tenter d'expliquer l'influence d'une température élevée sur l'organe Y, nous devons envisager deux hypothèses :

l'hormone de mue ne serait produite qu'à une époque déterminée de l'intermue et, dans ce cas, il faut admettre alors que les augmentations de température agissent en avançant la date de la production de la MH. Autrement dit, il se produirait une sécrétion précoce et peut-être plus importante de la MH ;

l'hormone de mue est produite sans arrêt mais les tissus ne réagissent pas toujours à son action. Dans ce cas, il faut penser que la sensibilité des téguments à cette substance serait accrue par une hausse de température ; cette hypersensibilité des téguments n'est d'ailleurs pas exclue dans le cas de la première hypothèse.

En résumé, il faut actuellement retenir que la température agit sur le cycle d'intermue par l'intermédiaire de plusieurs voies possibles, en influençant le métabolisme général de l'animal, en agissant directement sur la glande de mue, en rendant les téguments hypersensibles à la substance hormonale libérée par cette dernière. Il n'est pas impossible que toutes ces réactions se fassent simultanément et que leurs manifestations soient plus ou moins prépondérantes selon les cas.

B. Influence sur la croissance.

1° L'étude réalisée ici montre que, durant le premier intermue expérimental, la croissance s'avère plus forte chez les animaux épé-

donculés que chez les animaux appartenant aux deux autres lots expérimentaux (Tableau 8). Ce résultat, mis en évidence par Bauchau (1948) sur *Eriocheir sinensis*, a été retrouvé par De Leersnyder (1972) sur ce même animal.

TABLEAU 8

Taux de croissance relatif au premier intermue expérimental dans les trois catégories d'animaux étudiés à 15°, 20° et 25° C (en pourcentage).

		15° C	20° C	25° C
Animaux normaux : lot 1	♂ ♀	10 9,9	8,71 9,48	9,01 10,25
Animaux en régénération intensive : lot 2	♀	9,05	7,73	9,23
Animaux épédonculés : lot 3	♀	16,75	16,02	16,86

2° Une température élevée (25° C), appliquée à des femelles durant une période qui s'étend de l'automne au printemps suivant, entraîne une croissance générale plus forte due à l'augmentation du nombre des mues et au raccourcissement des intermues et non à un taux de croissance plus important à chaque exuviation. Un résultat identique vient d'être énoncé sur l'Ecrevisse *Orconectes limosus* juvénile (Kracht, 1974). Cependant, l'influence de la température sur le taux de croissance des Crustacés semble différer d'une espèce à l'autre. En effet, chez *Eriocheir sinensis* expérimenté à 20° C, non seulement les mues sont plus nombreuses qu'à 16° C mais encore le taux de croissance est plus élevé après chaque mue (De Leersnyder, 1972) ; au contraire, le taux de croissance des Crevettes *Palaemon serratus* placées à 20° C est inférieur à celui des individus maintenus à 12° et 16° C (Tchernigovtzeff, 1965).

En outre, la formation des caractères sexuels périodiques chez *Pachygrapsus marmoratus* femelle ne dépend pas de la taille acquise par l'animal (du moins lorsque celui-ci est parvenu à l'âge adulte).

II. - Influence de la photophase sur le premier intermue et la croissance.

1° Une photophase expérimentale prolongée entraîne un raccourcissement du premier intermue aussi bien chez les mâles que chez les femelles. Ce résultat ne doit pas surprendre puisqu'il rapproche les animaux, de la même façon qu'une élévation de température, des conditions naturelles de printemps où à la fois l'allongement de la durée quotidienne d'illumination et les conditions thermiques plus clémentes favorisent la mue. C'est une réaction différente qui a été observée par Bliss (1954) chez *Gecarcinus lateralis* ; en effet, chez ce crabe qui vit naturellement dans des terriers, la lumière a tendance à inhiber le déroulement du cycle d'intermue. Cependant, quelques années plus tard, Bliss et Boyer (1964) ont trouvé sur cette même espèce que, chez l'animal bloqué en plateau de proecdysis sous l'effet d'une lumière constante et en présence d'autres congénères, la croissance proecdysiale reprenait à partir du moment où l'animal était

isolé et non plus en compagnie d'autres individus ; d'après ces auteurs, la solitude représentait un facteur prépondérant qui favoriseraient l'exuviation ; le rôle du facteur lumineux serait donc secondaire. La photopériode influence encore le cycle d'intermue chez d'autres Crustacés. C'est ainsi que chez de jeunes écrevisses, animaux pourtant lucifuges, une photophase prolongée induit précocement la première mue de l'année, d'après les travaux de Stephens (1955) sur *Cambarus virilis* à 15° C et ceux de Kracht (1973) sur *Orconectes limosus*, ce dernier chercheur couplant un éclairage constant d'été et une température de 20° C.

2° En outre, bien qu'à notre latitude la photophase naturelle soit à sa valeur minimale à l'époque où nous avons effectué l'expérience, cette photophase est néanmoins supérieure à 1 heure puisqu'elle varie de 10 heures au début de novembre jusqu'à 8 heures à la fin du mois de décembre (indications établies d'après l'annuaire du Bureau des Longitudes pour le site de Montpellier : latitude 43°7' Nord; longitude 1°33' Est de Paris). Pourtant, il est curieux de constater que les individus élevés durant l'automne en photopériode naturelle réagissent de la même façon que ceux qui sont placés sous une photophase expérimentale d'une heure.

Summary

In *Pachygrapsus marmoratus* (F.), there is an identity between the duration of intermoult in the males and in the females in the outset of vitellogenesis.

Within an intermoult, all the animals present a similar growth independently of their sex and of thermic conditions to which they are subjected.

The greater growth observed in the females at 25° C is not explained by a more important growth at each exuviation but by the fact that the animals moult oftener within the experience. Besides, the formation of periodic sexual characters does not depend on the size of the animal at least when the latter has reached the adult age.

Experiences of epedonculectomy are made at 15°, 20° and 25°C; they permit to think that it is not through the MIH that the temperature influences the duration of the intermoult.

An experimental photophase of 21 hours carries a shortening of the first intermoult in the animals of both sexes.

Resumen

La especie *Pachygrapsus marmoratus* (F.) presenta una duración del periodo de intermuda idéntica para los ejemplares machos como para las hembras en época de vitelogenesis.

Para un periodo dado de intermuda, todos los animales presentan un mismo incremento de la talla, el cual es completamente independiente del sexo y de las condiciones de temperatura experimentales.

El mayor aumento observado en las hembras colocadas a 25° C no es debido a un incremento subsecuente a la exuvación, sino al hecho de que los animales mudan con más frecuencia colocados en la cautividad del vivero (otoño) hasta la primavera siguiente.

Por otra parte, la formación de los caracteres sexuales periódicos no depende de la talla adquirida por el animal, por lo menos hasta que este no haya alcanzado una edad adulta.

La ablación de los pedúnculos oculares, efectuada a 15°, 20° y 25° C nos permite pensar que no es mediante la MIH que la temperatura ejerce su acción sobre la duración de la intermuda.

Una fotofase experimental de 21 horas provoca una disminución de la primera intermuda en animales de ambos sexos.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ADELUNG, D. et BÜCKMANN, D., 1965. — Der Einfluss der innersekretorischen Organe auf den Häutungsrythmus von *Carcinus maenas*. *Zool. Anz., Disch., suppl.* 28, pp. 131-136.
- AIKEN, D.B., 1969. — Photoperiod, endocrinology and the Crustacean moult cycle. *Science*, 164, pp. 149-155.
- ARMITAGE, K.B., BUIKEMA, A.L. et WILLEMS, N., 1973. — The effect of photoperiod on organic constituents and moulting of the crayfish *Orconectes nais* (Faxon). *Comp. Biochem. Physiol.*, 44A, pp. 431-456.
- BAUCHAU, A.G., 1948. — Phénomènes de croissance et glande sinusaire chez *Eriocheir sinensis* H.M. *Edw. Annls Soc. r. Zool. Belg.*, 79, pp. 125-131.
- BLISS, D.E., 1954. — Light inhibition of regeneration and growth in the Crab *Gecarcinus lateralis*. *Anat. Ree*, 120, pp. 742-743.
- BLISS, D.E. et BOYEH, J.R., 1964. — Environmental regulation of growth in the Decapod Crustacean *Gecarcinus lateralis*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 4, pp. 15-41.
- CARLISLE, D.B., 1953. — Moulting hormones in *Leander* (Crustacea, Decapoda). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 32, pp. 282-296.
- CARLISLE, D.B. et DOHRN, P.F.R., 1953. — Studies on *Lysmata seticaudata* Riso (Crustacea, Decapoda). II. Experimental evidence for a growth and moulting-accelerating factor obtainable from eyestalks. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, XXIV, pp. 69-83.
- DE LEERSNYDER, M., 1972. — Influence de certains facteurs externes et internes sur la durée du cycle d'intermue, le taux de croissance et la teneur en cendres des exuvies du Crustacé Décapode Brachyoure *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards. *Cah. Biol. Mar.*, 13, pp. 289-298.
- DE LEERSNYDER, M., 1972. — Influence de la température sur la fréquence des mues et le taux de croissance d'*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards (Crustacé Décapode Brachyoure). *Cah. Biol. Mar.*, 13, pp. 351-355.
- ECHALIER, G., 1964. — 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.
- ECHALIER, G., 1955. — Rôle de l'organe Y dans le déterminisme de la mue de *Carcinides (Carcinus) maenas* L. (Crustacé Décapode) ; Expériences d'implantation. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 240, pp. 1581-1583.
- ECHALIER, G., 1959. — L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue chez *Carcinus maenas* L., Crustacé Décapode. *Ann. Sc. nat., Série 12, Zool.*, 1, pp. 1-60.
- FARGES, G., 1973. — Recherches sur le pédoncule oculaire (Diogenides) et le protocérebron (Porcellanides) chez cinq espèces d'Anomoures (Etudes anatomique et histologique ; essais expérimentaux). *Thèse de Spécialité, Montpellier*, pp. 1-138 ; bibl. I-X, 34 pl.
- GABE, M., 1953. — Sur l'existence chez quelques Crustacés Malacostracés d'un organe comparable à la glande de mue des Insectes. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 237, pp. 1111-1113.
- KRACHT, D., 1973. — Influence de la température sur le cycle annuel de la mue et sur les caractères sexuels externes de l'Ecrevisse *Orconectes limosus* (Rafinesque) juvénile. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 277, pp. 2777-2780.
- KRACHT, D., 1974. — Modification du rythme des mues, de la croissance totale et de l'apparition des caractères sexuels externes adultes chez l'Ecrevisse *Orconectes limosus* (Rafinesque) juvénile, élevée à 28° C depuis l'âge de un an. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 278, pp. 381-384.
- KURUP, N.G., 1970. — Effects of photoperiodism on moulting in *Hemigrapsus nudus* Dana. *Curr. Sci. India*, 39 (7), pp. 149-151.
- MEGUSAR, F., 1912. — Experimente über den farbwechsel der Crustaceen. *Arch. Entw.*, 33, pp. 462-665.

- ROUQUETTE, M., 1965. — Comparaison des effets provoqués par deux températures distinctes et constantes sur le rythme des mues et la régénération chez le Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *Bull. Soc. zool. France*, 90, pp. 437-444.
- ROUQUETTE, M. et VERNET-CORNUBERT, G., 1964. — Influence de la température sur la mue et la régénération chez le Crabe *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius. *Arch. Zool. exp. gén.*, 104, pp. 104-126.
- SCHWARTZ, D., 1963. — Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Ed. médicales Flammarion, Paris, pp. 1-290.
- STEPHENS, G.c., 1955. — Induction of moulting in the crayfish *Cambarus*, by modification of daily photoperiod. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 108, pp. 235-241.
- ZELENY, c., 1905. — The relation of the degree of injury to the rate of regeneration. *J. exp. Biol.*, 2, pp. 347-369.