

ÉTUDE DE LA FONCTION DE REPRODUCTION CHEZ LES FEMELLES DU CRABE *PACHYGRAPSUS MARMORATUS* (F.) ET DE DIFFÉRENTS FACTEURS QUI LUI SONT LIÉS (1).

par

Monique Pradeille-Rouquette

Laboratoire de Physiologie des Invertébrés, Université des Sciences et Techniques du Languedoc
34060 Montpellier Cedex

Résumé

Ce travail est une synthèse des divers résultats obtenus à la suite d'une étude concernant l'influence de facteurs externes (température et lumière) et de l'épédonculation sur le développement ovarien, la formation des caractères sexuels périodiques et la ponte de *Pachygrapsus marmoratus* (F.). Il rappelle très brièvement l'étude parallèle menée sur la croissance somatique.

Dans plusieurs articles précédents nous avons, d'une part, suivi le cycle annuel de l'ovaire du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* depuis l'automne jusqu'au printemps suivant (Rouquette, 1970), d'autre part, nous avons essayé de dégager le rôle des facteurs externes, température et photopériode, dans la fonction de reproduction des femelles (Rouquette, 1970, 1972 a ; Pradeille-Rouquette, 1975, 1976 a, b). Après un bref rappel de ces travaux et à l'aide d'éléments d'information supplémentaires, nous tenterons d'effectuer une synthèse des divers résultats obtenus jusqu'à ce jour.

I. - ÉTUDE DU CYCLE ANNUEL DE L'OVAIRE (ROUQUETTE, 1970).

Rappelons qu'au centre (2) de la glande génitale se trouve une zone germinative contenant les ovogonies. Cette zone est entourée d'ovocytes en voie de développement qui, au fur et à mesure qu'ils acquièrent des réserves, provoquent une augmentation progressive

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

(2) Il s'agit ici de femelles pubères. Mais il n'est pas certain que, primitivement, la zone germinative occupe une position centrale : peut-être cette dernière, comme chez d'autres espèces, est-elle atteinte secondairement par une migration des ovocytes qui, au fur et à mesure de leur développement, entourent la zone germinative.

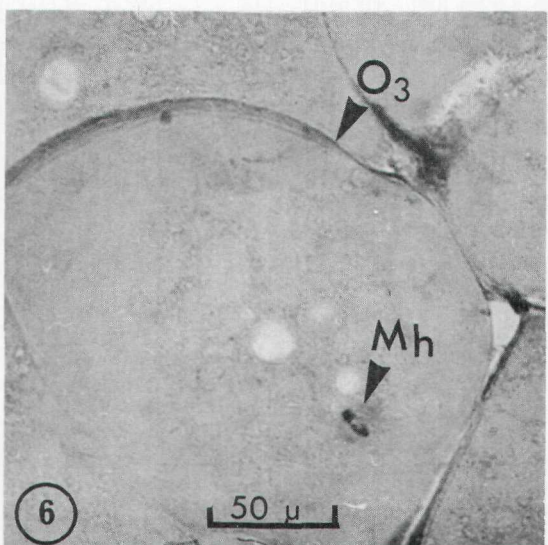
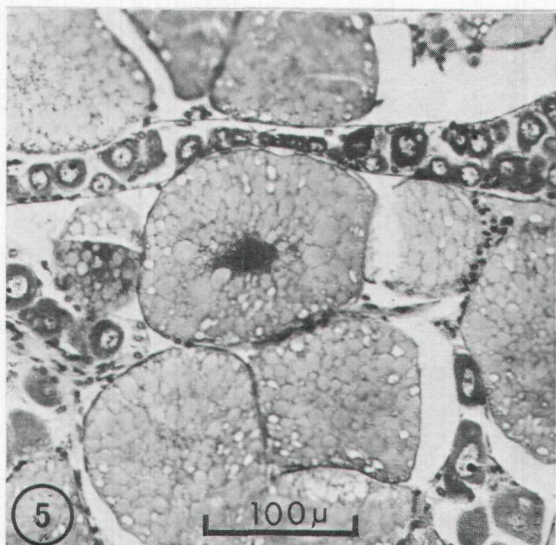
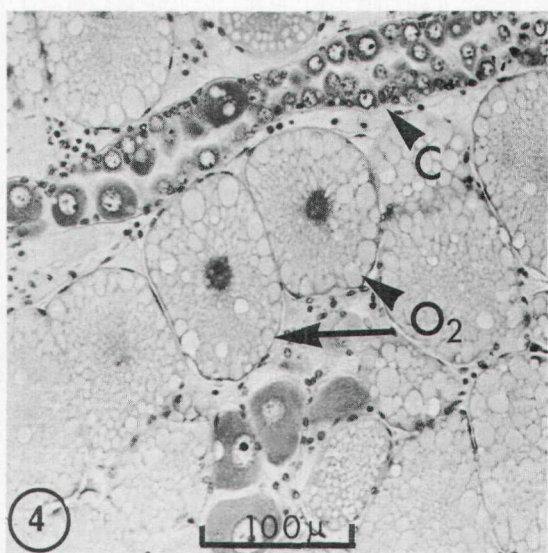
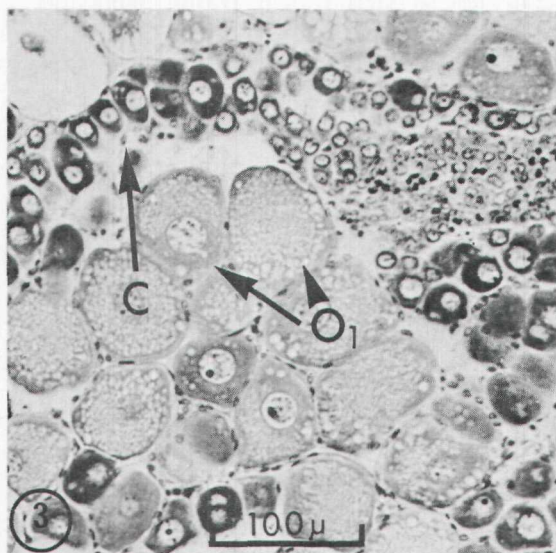
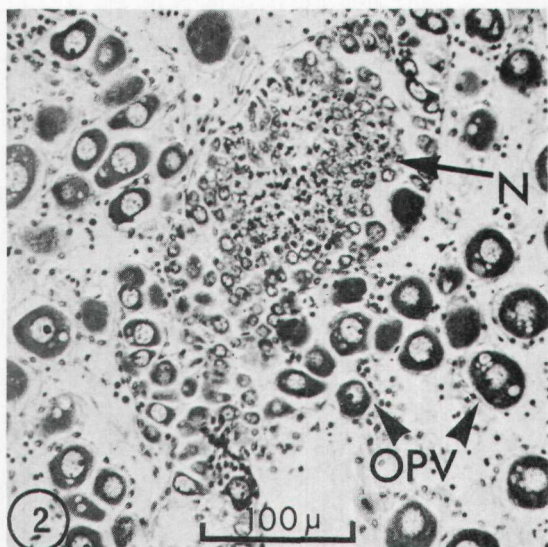
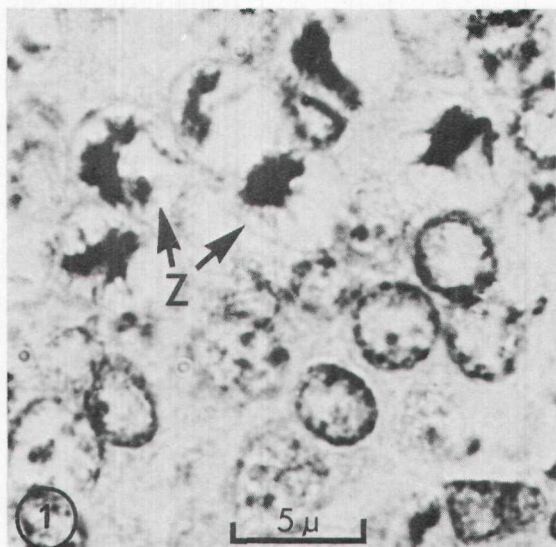
de la taille de l'ovaire (Planche I). Les gonies se divisent durant toute l'année : le nid germinale demeure donc actif aussi bien en été qu'en hiver, aussi bien au printemps qu'à l'automne. La formation d'ovocytes I qui entrent en prophase de méiose représente le résultat final de la division des ovogonies. Les cellules en préméiose, la plupart du temps groupées entre elles, sont parfois mélangées aux ovogonies ; ce caractère a été retrouvé chez *Carcinus maenas* (Laulier, 1974). Durant cette prophase méiotique, on observe en particulier de nombreuses cellules dont le noyau a l'aspect d'un réseau contracté, très fortement coloré par l'hématoxyline. C'est le stade zygotène ou synizis, toujours très abondant sur nos coupes. La fin de la préméiose est marquée par un épaissement et un raccourcissement des chromosomes qui se placent contre la membrane nucléaire, marquant ainsi l'arrêt des phénomènes préméiotiques. Les chromosomes disparaissent ensuite tandis que les jeunes ovocytes vont subir la prévitellogénèse et se diriger vers la périphérie de l'ovaire. Des ovocytes en prévitellogénèse sont visibles toute l'année mais deviennent plus rares lorsque la vitellogénèse est prépondérante (mai-juin). Durant la première phase de la vitellogénèse, les ovaires perdent leur transparence ; ils deviennent blanc laiteux puis jaunâtres. Une deuxième phase vitellogénétique commence lorsque la teinte des ovaires vire du jaune clair au jaune foncé. Fin avril - début mai, a lieu une mue caractéristique ou mue de printemps à la faveur de laquelle les femelles acquièrent leurs caractères sexuels périodiques (Vernet-Cornubert, 1958). La deuxième phase vitellogénétique qui avait commencé avant cette mue se poursuit encore pendant environ un mois et se termine par la ponte (juin-juillet). Ce n'est qu'à la fin de la vitellogénèse qu'a lieu la métaphase hétérotypique. On voit alors que, généralement, les jeunes ovocytes sont rarement représentés et que l'ovaire n'est plus constitué que par de grosses cellules dépourvues de vésicule germinative. Un fuseau de division se forme à la périphérie de leur cytoplasme et les chromosomes très épais et très courts se placent en position équatoriale. Cette figure métaphasique se forme dans l'ovaire lorsque les ovocytes sont très gros et qu'ils sont prêts à être pondus. En effet, environ quarante-huit heures plus tard, des œufs sont attachés aux pléopodes. C'est probablement durant ce court laps de temps que la fécondation a lieu. Jusqu'à présent, nous n'avons pas réussi à mettre en évidence la deuxième division méiotique. Nous ne pouvons que poser la question : s'accomplit-elle avant ou après la fécondation, avant ou après la ponte ? Chez les Amphipodes *Gammarus duebeni* (Leroux, 1933) et *Orchestia gammarella* (Charniaux-Cotton, 1973), les phénomènes de maturation se terminent après la ponte ; un phénomène semblable a peut-être lieu chez *Pachygrapsus marmoratus*.

PLANCHE I

Pachygrapsus marmoratus

1. zone germinative de l'ovaire ; 2. ovaire à l'automne ; 3. ovaire en hiver ; 4. ovaire au printemps ; 5. ovaire en juin ; 6. ovaire en juillet montrant un ovocyte en métaphase hétérotypique.

Z. : stade zygotène ; N : zone germinative ; O.P.V. : ovocytes en prévitellogénèse ; C. chaîne de jeunes ovocytes ; O₁ : ovocytes en début de vitellogénèse ; O₂ : ovocytes en vitellogénèse avancée ; O₈ : ovocytes prêts à être pondus ; Mh : métaphase hétérotypique.



II. - INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA FONCTION DE REPRODUCTION (PRADEILLE-ROUQUETTE, 1975 et 1976 b).

1) Des animaux récoltés en septembre et soumis à des températures de 15° ou 20 °C montrent, au printemps suivant, la présence de jeunes ovocytes en prévitellogénèse et d'ovocytes plus âgés entrés en vitellogénèse. Cependant, le degré de développement de ces derniers est moins avancé à 20° qu'à 15 °C.

Chez la plupart des individus placés à 25 °C on note, au printemps suivant, une persistance de l'état prévitellogénétique et lorsque, chez certains, la vitellogénèse a lieu, son déclenchement se produit plus tard qu'aux deux autres températures ; ce retard peut cependant être rattrapé par la suite puisque des pontes peuvent s'effectuer en temps normal.

2) Par contre, des femelles récoltées au moment de la mue de printemps et soumises à la température de 25 °C pondent plus tôt que des individus placés à 15 °C. Les différentes phases de la vitellogénèse sont donc des phénomènes qui obéissent à deux impératifs thermiques distincts : la dernière phase (après la mue de printemps) et l'émission des œufs sont activées par une température élevée ; au contraire, c'est une basse température qui favorise la première phase.

3) En ce qui concerne les caractères sexuels périodiques, ils apparaissent à la même époque, indépendamment du nombre de mues qui ont eu lieu depuis le début de l'expérience et quel que soit le degré de développement ovarien puisqu'ils apparaissent même dans le cas où ce dernier est perturbé par une forte température.

Un tableau récapitulatif du nombre de mues effectuées en élevage et du degré de développement ovarien est donné ci-après (tableau 1).

III. - INFLUENCE DE LA PHOTOPÉRIODE SUR LA FONCTION DE REPRODUCTION (ROUQUETTE, 1972 a; PRADEILLE-ROUQUETTE, 1976 a).

1) On sait que la photopériode intervient dans la fonction de reproduction des femelles de l'espèce *Pachygrapsus marmoratus*. En effet, nous avons observé que, dans le milieu naturel, la vitellogénèse est déclenchée en décembre-janvier alors que la phase d'éclairement journalier est de 8 h-9 h et qu'elle commence légèrement à s'accroître.

Expérimentalement, la vitellogénèse peut s'effectuer précocement sous une longue photophase (21L) si les animaux sont préalablement soumis à une période de longues nuits (jusqu'en novembre) et s'ils se trouvent dans un état physiologique déterminé.

Si les animaux sont placés sous cette même photophase dès les mois de juillet ou septembre, leurs ovaires ne se développent pas ;

TABEAU 1
Relation en fonction de la température entre le nombre de mues en élevage et l'état des ovaires lors de la fixation

15 °C		20 °C		25 °C	
Mues	Reproduction	Mues	Reproduction	Mues	Reproduction
janvier { février { 2 ^e mue (1)	janvier { février { entrée en vitello- genèse	novembre { décembre { 2 ^e mue	janvier { février { mars { prévitel- logenèse	novembre { décembre { 2 ^e mue	janvier { février { prévitel- logenèse
mars { avril { mai { 2 ^e ou 3 ^e mue C.S.P.	mars { avril { vitello- genèse (++)	mars { avril { mai { 4 ^e mue C.S.P.	mars { avril { vitello- genèse (+)	février { mars { 4 ^e mue	février { mars { prévitel- logenèse
				avril { mai { 5 ^e mue C.S.P.	mars { avril { prévitel- logenèse chez la plupart

(1) La première exuvie a été obtenue tandis que les animaux se trouvaient en réserve à 15 °C.

- + : vitellogenèse retardée
- ++ : degré normal de vitellogenèse
- C.S.P. : apparition des caractères sexuels périodiques

ils demeurent en pr vitellogen se et sont encore dans cet  tat   l' poque habituelle de ponte, c'est- -dire au printemps suivant.

Lorsque des animaux sont expos s   une courte photophase (1L) soit en septembre, soit en novembre, leurs ovaires sont en plein d veloppement au printemps suivant. Ce r sultat est semblable   celui que l'on obtient lorsque les animaux demeurent au laboratoire en photop riode naturelle depuis l'automne.

2) La photop riode influence  galement la derni re phase de l'ovog n se : lorsque des femelles sont r colt es au moment de la mue de printemps et sont plac es soit   21L - 3D, soit   1L - 23D, les premi res pontes sont obtenues chez les animaux exp riment s sous une longue photophase (21L).

3) Les caract res sexuels p riodiques apparaissent chaque fois que la vitellogen se se d veloppe.

IV. -  TUDE DU TISSU OVARIEN CHEZ DES ANIMAUX  P DONCUL S ET PLAC S AUX TROIS TEMP RATURES DE 15 C, 20  C ET 25  C.

1) Chez des animaux priv s de leurs organes p donculaires et plac s dans les conditions exp rimentales d j   nonc es (Rouquette, 1972 b) le tissu ovarien entre rapidement en vitellogen se. Nous n'allons pas reprendre nos r sultats en d tail mais signalons qu'  15  C un d but de l'activit  ovarienne est rep r  15   20 jours apr s la suppression des p doncules oculaires ; cette activit  se manifeste   20  C au bout de 10 jours et   25  C au bout de 5 jours seulement. On voit, en effet, que les jeunes ovocytes qui, normalement, demeurent en pr vitellogen se en cette saison (automne) entrent rapidement en vitellogen se ; celle-ci d marre avant la premi re mue post-op ratoire et se poursuit apr s. Rappelons   ce sujet que l'intermue est raccourci par  p donculectomie et que ce raccourcissement est d'autant plus

TABLEAU 2
Influence de la temp rature sur l'activit  ovarienne de femelles  p doncul es en octobre (p riode de non-reproduction)

<i>Evolution ovarienne</i>	Nombre de Jours apr�s l'�p�donculation		
	15 �C	20 �C	25 �C
D�but de l'activit� vitellog�n�tique	15 � 20 jours	10 jours	5 jours
Vitellogen�se en cours (fin du premier intermue post-op�ratoire)	51 jours	27 jours	18 jours
Fin de la vitellogen�se (stade d du second intermue post-op�ratoire)	71 jours	37 jours	26 jours

fort que la température est plus élevée (Pradeille-Rouquette, 1976 b). En effet, la première mue post-opératoire a lieu 51 jours après l'épédonculation à 15 °C, 27 jours après l'épédonculation à 20 °C et au bout de 18 jours seulement à 25 °C. De la même façon, l'évolution vitellogénétique est non seulement accélérée par l'ablation des organes pédonculaires mais encore par une température élevée puisque les ovocytes parviennent en fin de vitellogenèse au bout de 71 jours à 15 °C après épédonculectomie, au bout de 37 jours à 20 °C, temps qui est ramené à 26 jours à 25 °C (voir tableau 2).

2) Les œufs sont pondus au cours du second intermue post-opératoire, donc en hiver, alors que chez les individus normaux, les pontes s'effectuent au printemps suivant après une vitellogenèse beaucoup plus longue. Souvent il arrive que les œufs ne soient pas pondus ; Ils dégènèrent alors dans l'ovaire. Mais, à cette première génération en succède toujours une seconde qui se développe à son tour.

L'épédonculation entraîne donc une augmentation de l'activité ovarienne qui s'intensifie d'autant plus que la température est élevée.

3) Malgré cette activité ovarienne intense, les caractères sexuels périodiques n'apparaissent pas.

DISCUSSION

A. - L'examen histologique de l'ovaire du crabe *Pachygrapsus marmoratus* révèle que des divisions oogoniales sont présentes durant toute l'année. Ce fait semble traduire une activité permanente du nid germinale (bien que cette dernière ne soit décelable qu'à l'échelle microscopique) et, par voie de conséquence, une activité permanente de la gonade. Il faut donc éviter de parler d'une phase de repos de l'ovaire à l'automne mais préciser qu'il s'agit uniquement d'un repos vitellogénétique.

B. - L'épédonculation intensifie l'activité ovarienne.

1) Cette activité ovarienne se manifeste par l'apparition de plusieurs générations d'ovocytes. Or, au cours de notre étude histologique du nid germinale, nous n'avons pas relevé de différences avec les animaux normaux. Cela est d'ailleurs en accord avec ce qui a été constaté chez *Lysmata seticaudata* (Charniaux-Cotton et Tournier, 1973). Et pourtant, chez *Pachygrapsus marmoratus*, nous avons observé que plusieurs générations d'ovocytes entraient successivement en vitellogenèse. A 15 °C, nous n'en avons pas observé plus de quatre car certains individus sont morts précocement et d'autres ont été sacrifiés lors du prélèvement de leurs ovaires. Néanmoins, quelques animaux ont été conservés de l'automne jusqu'au printemps suivant. Chez eux, il nous paraît difficile d'admettre que le nombre de jeunes ovocytes en prévitellogenèse, visibles dans l'ovaire lorsque la première génération se développe, soit suffisant pour fournir les trois générations ultérieures.

Il n'existe alors que deux possibilités :

ou bien l'épédonculation agit à la fois sur le nid germinal — bien que cette action n'ait pu être décelée — et sur les jeunes ovocytes qui entrent en vitellogenèse ;

ou bien l'épédonculation provoque uniquement la vitellogenèse des jeunes ovocytes présents dans l'ovaire à l'automne et ce n'est que lorsque cette première génération a terminé son évolution qu'une nouvelle vitellogenèse peut s'effectuer. La première génération en développement exercerait une sorte d'inhibition sur la suivante. De la même façon, une génération d'ovocytes en prévitellogenèse pourrait inhiber l'entrée en prévitellogenèse de la génération suivante.

2) L'activité vitellogénétique est d'autant plus immédiate et rapide que la température est élevée. Il faut donc supposer qu'une température élevée accélère la vitellogenèse au niveau de l'ovaire.

C. - Des ovocytes en prévitellogenèse sont présents à chaque saison mais deviennent plus rares au moment où la vitellogenèse est prépondérante (mai-juin). La prévitellogenèse ne semble donc pas, à première vue, subir l'influence des agents externes, ce qui est confirmé par l'expérience puisque des ovocytes en prévitellogenèse sont visibles indépendamment des conditions thermiques et photopériodiques auxquelles les animaux sont soumis.

D. - Par contre, le déclenchement et le déroulement de la vitellogenèse dépendent à la fois de la température et de la photopériode (schéma 1). En effet, dans la nature, la vitellogenèse débute en plein hiver (janvier) lorsque la température est basse et que la durée quotidienne d'illumination commence à peine de s'accroître (8 h - 9 h). Elle se poursuit au printemps alors que la température et la photophase augmentent progressivement. Entre-temps, au début du mois d'avril, la longueur du jour devient supérieure à la longueur de la nuit et, environ trente jours plus tard, les animaux muent en laissant apparaître leurs caractères sexuels périodiques. La vitellogenèse se termine enfin lorsque la photophase atteint sa valeur maximale (15 h) et que la température est élevée (mai-juin). On voit alors que les jeunes ovocytes sont peu représentés dans l'ovaire et qu'ils sont parfois très fortement comprimés par les plus âgés qui sont arrivés au terme de leur croissance. Cela diffère de ce qu'avait observé Weitzman (1966) chez le crabe *Gecarcinus lateralis* dont l'ovaire mûr possède des ovocytes « à différents stades de développement ».

Le fait que la vitellogenèse soit soumise aux influences thermiques et photopériodiques est retrouvé expérimentalement :

1) La première partie de la vitellogenèse.

a. Température.

Cette première phase vitellogénétique est entravée par une forte température, les ovaires étant encore en prévitellogenèse durant les mois de mars-avril. On peut penser qu'une température élevée exerce

indirectement son influence sur la fonction de reproduction en favorisant la mue : les animaux placés à 25 °C muent quatre fois pendant que les individus élevés à 15 °C effectuent au maximum une ou deux exuviations (tableau 1). En outre, on peut supposer qu'une température élevée augmente la production de l'OIH inhibant ainsi le déclenchement de la vitellogenèse. Or, chez tous les animaux épédonculés à l'automne, nous constatons une activité vitellogénétique hors saison d'autant plus immédiate et rapide que la température expérimentale est forte. L'hypothèse la plus probable est donc qu'une température élevée accélère la vitellogenèse au niveau de l'ovaire mais qu'elle augmente la production de l'OIH dans une telle proportion que ce deuxième effet contrebalance l'action du premier et peut même, dans certains cas, entraver complètement le développement des ovocytes.

Néanmoins, certaines observations laissent supposer que le métabolisme pourrait être fortement perturbé par des températures inhabituellement élevées (rappelons que, chez les animaux normaux élevés à 25 °C, si la plupart des individus demeurent en prévitellogenèse au printemps tandis qu'apparaissent les caractères sexuels périodiques, d'autres pondent en temps normal). En effet, Lautier et Lagarrigue (1976) dans une étude réalisée au printemps 1975 sur des femelles de *Pachygrapsus marmoratus* élevées à 20 °C depuis l'automne précédent, viennent de trouver que le taux de lipides de l'ovaire en C₄ est moins élevé qu'au cours des derniers stades d'intermue. Etant donné que le nombre de mues augmente lorsque la température s'élève (tableau 1), il n'est pas impossible qu'à 25 °C l'animal soit amené à subir des variations plus nombreuses du taux de lipides, variations qui pourraient influencer l'entrée en vitellogenèse. La possibilité d'une compétition métabolique entre la mue et la reproduction n'est donc pas à repousser, en ce qui concerne du moins l'entrée en vitellogenèse.

En outre, l'expérience réalisée à 25 °C débute en septembre, à une époque où la température est encore relativement élevée dans le milieu naturel, et les animaux demeurent à 25 °C jusqu'au printemps suivant. A aucun moment ils ne subissent l'influence de basses températures. Il se peut que le mécanisme des sécrétions neuroendocrines soit fortement perturbé.

Par contre, la température de 15 °C est celle qui rapproche le plus l'élevage des conditions thermiques naturelles. Sans pouvoir indiquer le moment précis, nous savons qu'à 15 °C la vitellogenèse démarre entre l'étape C₄ et les derniers stades de l'intermue précédant l'exuviation avant la ponte (mue de printemps). Ce démarrage de la vitellogenèse au laboratoire (1) se situe vers les mois de février-mars. En outre, nous savons d'une part qu'à cette température la durée de l'intermue observé chez les femelles est indépendante de la formation des caractères sexuels périodiques ainsi que de l'évolution vitellogénétique simultanée ; d'autre part, l'intermue prolongé de certaines femelles gardées à 15 °C peut ne pas être lié à la fonction de reproduction (Pradeille-Rouquette, 1976 b).

(1) Dans la nature il a lieu plus tôt, en janvier.

b. Photopériode.

L'action de la photopériode sur le démarrage de la vitellogenèse demeure complexe :

dans le milieu naturel, le développement des gonades commence déjà en hiver avec un lent démarrage de la vitellogenèse et se poursuit au printemps lorsque les jours s'allongent ;

il en est de même chez les animaux élevés au laboratoire sous la photopériode naturelle à 15 °C bien que, chez ces derniers, la vitellogenèse débute légèrement plus tard que dans le milieu naturel ;

au contraire, si des crabes sont placés en juillet ou en septembre sous une photopériode de 21L - 3D et une température constante de 15 °C, leurs ovaires se trouvent encore en prévitellogenèse au printemps suivant. On pense alors aussitôt que le déclenchement de la vitellogenèse pourrait être inhibé par un excès de lumière. En effet, lorsqu'on récolte des animaux en juillet ou septembre, au moment où la photophase naturelle est encore importante, et lorsqu'on les soumet aussitôt à une photophase expérimentale de 21 h, ils ne subissent pas les conditions photopériodiques qui règnent durant l'automne et qui sont caractérisées par une réduction progressive de la longueur du jour. Autrement dit, il semble nécessaire que les animaux passent par une période à phase obscure prépondérante (automne) pour que le démarrage de la vitellogenèse puisse avoir lieu ; cette diminution de la photophase à l'automne ne peut à elle seule suffire à déclencher ultérieurement la vitellogenèse. En effet, lorsque les animaux sont placés en expérience en novembre ils ont antérieurement subi l'action de la photopériode naturelle caractérisée par une chute de la photophase de 13 h (au début du mois de septembre) à 9 h (en novembre). Or nous obtenons deux réactions tout à fait différentes de la part de ces animaux dont les uns sont déjà à un stade avancé de vitellogenèse en janvier-février 1972, celle-ci se trouvant accélérée par rapport à celle des animaux normaux (parallèlement ils acquièrent leurs caractères sexuels périodiques) tandis que les autres, expérimentés l'année suivante, demeurent encore en prévitellogenèse au mois de mai 1973, leurs caractères sexuels externes n'ayant pas encore acquis la morphologie caractéristique du printemps.

Ces faits nous ont amenée à supposer (schémas 2 et 3) que l'automne représentait une période critique où les animaux atteindraient un état physiologique déterminé, conditionné peut-être longtemps auparavant par un ensemble d'influences climatologiques. Lorsque cet état serait atteint vers le mois de novembre (départ de l'expérience) la vitellogenèse aurait ultérieurement la possibilité de se produire. Autrement dit, durant l'automne, lorsque la température et la photophase diminuent, les animaux se trouvent en prévitellogenèse et l'on peut supposer que le taux de l'OIH s'accroît. C'est vers les mois d'octobre ou novembre, plus ou moins tôt suivant les années, que les individus atteindraient cet état critique qui rendrait ultérieurement la vitellogenèse possible : celle-ci démarre en janvier lorsque la photophase commence à augmenter et l'on peut supposer alors que le taux de l'OIH a tendance à diminuer. Mais, si les femelles sont exposées à une photophase longue dès les mois de juillet ou septembre, ni la vitellogenèse ni les caractères sexuels périodiques ne peuvent se

réaliser. En outre, la précocité de la vitellogenèse observée chez les animaux en 1972 s'explique peut-être par les conditions météorologiques qui ont régné deux ans auparavant. En effet, nous avons noté que la durée d'insolation en 1970 avait été nettement supérieure à celle de 1971 et 1972 et, inversement, le niveau des pluies avait été inférieur (2 591 h d'insolation et 641 mm de pluies en 1970 ; 2 458 h et 984 mm en 1971 ; 2 127 h et 1 232 mm en 1972). Or les crabes expérimentés sont âgés de deux ans au plus (1) (Vernet-Cornubert, 1958). Les réactions observées en 1972 sont donc peut-être provoquées par les influences climatologiques enregistrées par les animaux à l'époque de leur naissance. Mais ce n'est là qu'une simple hypothèse.

On peut également songer à l'intervention d'un facteur F_1 , dont la libération serait la condition première permettant la vitellogenèse. Ce facteur F_1 se manifesterait à l'automne au moment où l'animal subit une photophase raccourcie. Il apparaîtrait de façon plus ou moins précoce suivant les conditions externes. Dès lors, un deuxième facteur F_2 , représenté par l'OIH pourrait intervenir à son tour, mais F_2 resterait sans effet tant que F_1 ne serait pas libéré.

Si F_1 existe, quelle est son origine possible ?

Première hypothèse : ce facteur peut être d'origine pédonculaire. En effet :

étant soumis au contrôle de la photopériode, il serait logique de le situer au voisinage de l'œil ;

l'épédonculation provoque la vitellogenèse. F_1 serait donc inhibiteur de cette dernière et serait formé en période de non-reproduction ; il diminuerait ou cesserait d'exister tandis que la photophase naturelle décroît.

Deuxième hypothèse : F_1 ne serait pas d'origine pédonculaire : l'ablation des pédoncules oculaires plonge les animaux dans des conditions d'obscurité totale ; l'absence de lumière provoquerait alors la formation du facteur F_1 activateur de l'ovaire ;

chez les animaux normaux, une photophase réduite pourrait induire la production de F_1 par l'intermédiaire d'un stimulus sensitif qui cheminerait par voie axonale au travers du pédoncule oculaire. Dans ce cas, à quel niveau F_1 peut-il prendre naissance ? Dans le ganglion thoracique ? Dans le cerveau ? Ces deux structures en effet sont impliquées dans le développement ovarien d'après les travaux d'Otsu (1963) et ceux de Gomez (1965).

Que F_1 existe ou non, l'animal doit atteindre à l'automne un état particulier qui, couplé avec l'intervention de F_2 , permettrait ultérieurement la vitellogenèse.

2) L'évolution ultérieure de la vitellogenèse.

Cette phase a lieu dans la nature lorsque la photophase s'allonge et que la température augmente. En effet, les premières pontes se

(1) Leur largeur céphalothoracique (environ 17 mm au moment de leur capture) ne dépasse pas 20 mm lorsque la première exuviation a lieu en octobre-novembre.

produisent fin mai - début juin, lorsque la température est en hausse et que la durée du jour est plus longue que la durée de la nuit. Expérimentalement, nous retrouvons ces résultats : une température élevée d'une part et une photophase longue d'autre part activent la dernière partie de la vitellogenèse et l'émission des œufs, résultats qui rejoignent celui de Aiken (1969) qui pense que la ponte d'*Orconectes virilis* subit l'action des températures élevées et celui de Stephens (1952) signalant que la photopériode à jour long influence la ponte de ce même animal. Chez *Pachygrapsus marmoratus*, ce sont à la fois température et photopériode qui interviennent dans ce mécanisme.

E. - C'est au printemps que les caractères sexuels périodiques apparaissent chez les animaux normaux lorsque ceux-ci se trouvent en vitellogenèse. Leur formation ne paraît dépendre ni de la température ni du nombre de mues réalisées puisqu'ils apparaissent au

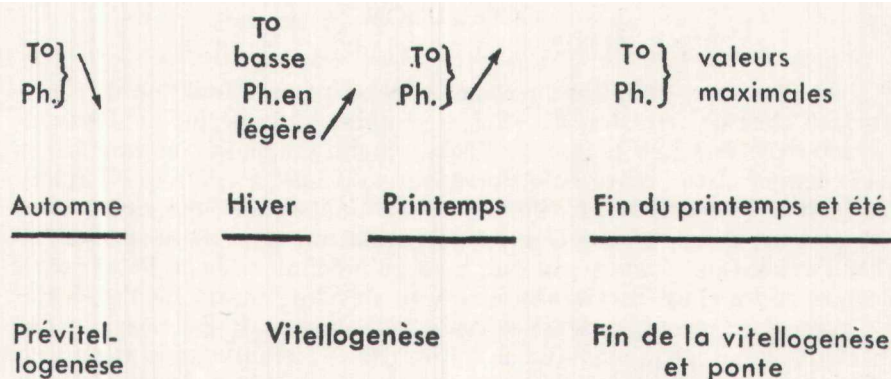


SCHÉMA 1

Cycle naturel de reproduction chez les femelles.
La vitellogenèse démarre en janvier et se termine fin mai - début juin.
Les caractères sexuels périodiques (C.S.P.), apparaissent fin avril - début mai.
Ph. : Photophase.

même moment à 15°, 20° et 25 °C (Pradeille-Rouquette, 1976 b). Leur apparition peut être dissociée expérimentalement du phénomène de vitellogenèse. En effet, malgré une activation du tissu ovarien chez les crabes épédonculés, les caractères sexuels périodiques n'apparaissent pas. Il semble donc que chez *Pachygrapsus marmoratus*, le développement de l'ovaire et la formation des caractères sexuels périodiques soient indépendants et commandés par deux facteurs distincts d'origine pédonculaire, F_2 et F_3 . Rappelons pourtant que, chez d'autres espèces, par exemple l'Amphipode *Orchestia gammarella*, les caractères sexuels périodiques dépendent d'un facteur hormonal ovarien d'origine folliculaire (Charniaux-Cotton, 1953, 1955, 1957). Il en est de même chez *Asellus aquaticus* (Balesdent-Marquet, 1964).

Malgré ce résultat obtenu chez des *Pachygrapsus* épédonculés, les caractères sexuels périodiques n'apparaissent généralement que lorsque l'ovaire est en vitellogenèse : c'est le cas des individus expérimentés à 15° et 20 °C ; c'est également le cas de ceux qui sont placés sous différentes photopériodes. Il semble donc que F_2 et F_3 , bien

que distincts, doivent eux-mêmes être commandés à leur tour par un facteur commun. Les résultats obtenus à 25 °C (apparition des caractères sexuels périodiques chez des crabes en prévitellogenèse) pourraient n'être que la conséquence d'une forte perturbation des phénomènes métaboliques ou neuroendocrines.

En résumé, si les différentes expériences que nous avons tentées nous amènent à conclure en toute certitude que la photopériode intervient, ainsi que la température, dans la fonction de reproduction des femelles de l'espèce *Pachygrapsus marmoratus*, néanmoins de nouvelles expériences seront nécessaires pour préciser son rôle, en particulier dans la vitellogenèse.

CONCLUSION

1) Plusieurs conditions seraient nécessaires à la fonction de reproduction chez les femelles. En effet, il semble que la période automnale, caractérisée par une baisse de l'éclairement journalier et une baisse de la température, représente une époque critique au cours de laquelle un facteur F_1 serait susceptible de prendre naissance ; mais ce facteur est purement hypothétique et, qu'il existe ou non, il se produirait chez l'animal un changement qui, bien qu'indéfinissable en l'état actuel de nos recherches, serait nécessaire au développement de l'ovaire et à l'apparition des caractères sexuels périodiques. Il est possible que ce changement physiologique soit lui-même le résultat des variations climatiques que l'animal aurait antérieurement subies. Dans un cycle naturel, cet état serait atteint dès les mois d'octobre ou de novembre (les animaux sont alors en prévitellogenèse). A cette époque sont réunies certaines conditions météorologiques : baisse de température et diminution de photophase. Cet état serait obligatoire pour qu'ultérieurement se produise une diminution de l'OIH et, en conséquence, un déclenchement de la vitellogenèse. Autrement dit, à partir du mois de janvier, le taux de l'OIH diminuerait progressivement tandis que la durée du jour commence à s'accroître et que la température tend vers un minimum (de décembre à mars). Simultanément, la vitellogenèse démarre et atteint un stade assez avancé au mois de mars. Au printemps, a lieu une mue caractéristique avec apparition des caractères sexuels périodiques (fin avril - début mai). Ce n'est que lorsque la photophase atteint sa valeur maximale et que la température s'élève aux environs de 18 à 20 °C (mai-juin) que la vitellogenèse arrive à son terme et que les œufs sont émis (schéma 3).

Nos résultats expérimentaux sont en accord avec le cycle naturel (schémas 1 et 2) :

a. L'influence de la température :

L'ovaire a besoin de subir l'influence d'une température basse pour pouvoir entrer en vitellogenèse : les animaux élevés à 15 °C et à 20 °C depuis l'automne se trouvent en vitellogenèse au printemps

suivant (avec un degré d'évolution plus avancé à 15° qu'à 20 °C, tandis qu'à 25 °C la plupart des individus sont en prévitellogenèse); par contre, la dernière phase de la vitellogenèse et la ponte sont

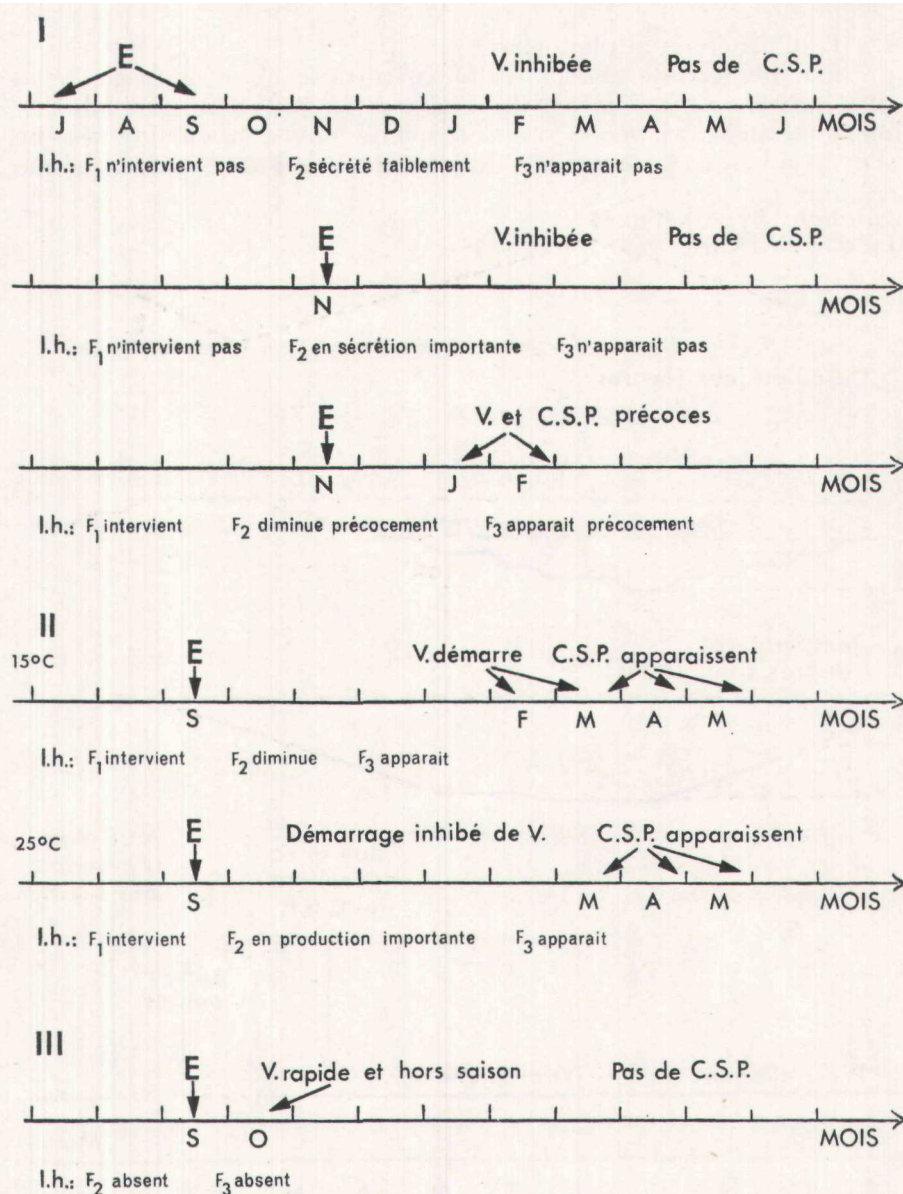


SCHÉMA 2

Résultats expérimentaux obtenus en fonction d'une longue photophase (I), de la température (II), de l'épédonculation (III). Interprétations hypothétiques (I.h.).

Photophase courte : nous manquons actuellement de données intermédiaires pour conclure sur ce cas où la fin de la vitellogenèse a lieu en temps normal.

A 20 °C les résultats sont identiques à ceux obtenus à 15 °C excepté le fait que la vitellogenèse démarre plus tard.

V. : vitellogenèse ; C.S.P. : caractères sexuels périodiques ; E. : début de l'expérience.

favorisées par une température élevée comme le témoignent les résultats obtenus dans l'expérience où les animaux, capturés peu de temps avant la mue de printemps, sont placés à trois températures différentes.

b. L'influence de la photophase :

une photophase courte semble nécessaire au démarrage de la vitellogénèse : chez des femelles récoltées en juillet ou septembre et immédiatement exposées à une photophase longue, la vitellogénèse ne peut avoir lieu. Au contraire, les individus qui sont soumis à une

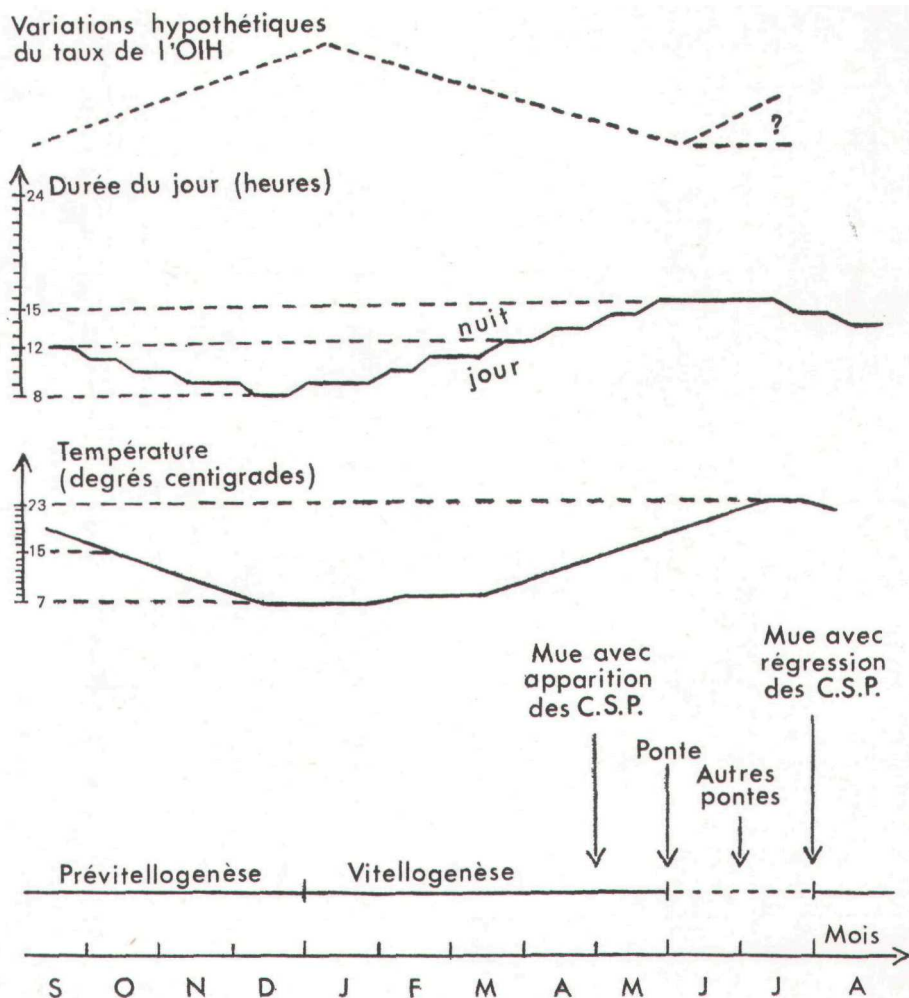


SCHÉMA 3

Variations hypothétiques du taux de l'OIH au cours de l'année.

Variations annuelles de la durée du jour } pour le site de Montpellier
 Variations annuelles de la température } (latitude 43°7'Nord, longitude 1°33'Est de Paris).

Rappel du cycle naturel de reproduction (C.S.P. = caractères sexuels périodiques).

(La température est celle de l'air : elle représente la moyenne des températures des trois années 1970, 1971, 1972.)

photophase longue en novembre peuvent réagir de deux façons différentes : lorsqu'ils n'ont pas encore franchi le seuil précis permettant la vitellogenèse, les ovaires ne se développent pas ; au-delà de ce seuil, l'évolution vitellogénétique est possible. Elle est même accélérée.

c. Celle-ci se réalise rapidement si F_2 (OIH) est enlevé par épédonculation.

d. Un troisième facteur, F_3 , permet aux caractères sexuels périodiques de se former. Etant donné que le développement ovarien et la réalisation des caractères sexuels périodiques semblent deux phénomènes indépendants, les facteurs F_2 et F_3 doivent l'être également. Mais ils ne pourraient jouer leurs rôles respectifs qu'à la condition que F , soit formé ou qu'un certain état physiologique soit atteint à l'automne.

2) L'étude présente et les résultats qui furent exposés dans une note antérieure (Pradeille-Rouquette, 1976 b) mettent en évidence certaines relations existant entre la mue et la reproduction chez les femelles de *Pachygrapsus marmoratus* en fonction de la température, de la photopériode, de l'épédonculation :

d'une part, la durée de l'intermue, d'autre part la formation des caractères sexuels périodiques ainsi que la fraction de vitellogenèse qui se déroule simultanément sont des phénomènes indépendants ;

une température élevée active notablement le déroulement de l'intermue mais entrave la fonction de reproduction des femelles en perturbant l'entrée en vitellogenèse. Il est évidemment possible que cette accélération du rythme des mues par une forte température inhibe la vitellogenèse ;

une longue photophase peut accélérer le premier intermue expérimental et, dans certains cas, la vitellogenèse, à condition que cette dernière ait été préalablement déclenchée ;

l'activation simultanée du rythme des mues et du tissu ovarien se retrouve également chez les femelles privées de leurs organes pédonculaires.

Ces résultats montrent que la notion de l'antagonisme, si souvent évoquée chez les Décapodes, à propos de la croissance somatique et la croissance ovarienne, n'est donc pas absolue, conformément aux conclusions de Demeusy (1964) et Cheung (1966). Pourtant, lorsque des pontes se produisent chez les animaux épédonculés, le développement des œufs, lorsqu'il a lieu, se trouve toujours interrompu par une mue. Chez *Pachygrapsus marmoratus*, le processus somatique l'emporte donc finalement. Cette prédominance d'un événement sur l'autre a été déjà signalée sur cette espèce et sur *Pisa tetraodon* (Vernet-Cornubert, 1960) ; elle a été observée chez *Eriocheir sinensis* (Bauchau, 1961) et chez *Carcinus maenas* (Demeusy, 1958 ; Bauchau, 1961 ; Demeusy, 1970). Récemment, Rice et Armitage (1974) ont mis en évidence, sous l'influence de la photopériode, l'augmentation du nombre des mues de l'écrevisse *Orconectes nais* et la diminution concomittante de taille de leurs ovaires. Des interrelations étroites entre les phénomènes de mue et de reproduction se trouvent donc confirmées.

Summary

This work is a synthesis of various results obtained from a study concerning the influence of external factors (temperature and light) and of epedonulation on the ovary development, the formation of periodic sexual characters and the laying of *Pachygrapsus marmoratus* (F.). It recalls with brevity the parallel study realised on the somatic growth.

Resumen

Este trabajo es una síntesis de los diferentes resultados obtenidos de los estudios sobre la influencia de factores externos (luz y temperatura) y de la ablación de los pedúnculos oculares sobre el desarrollo ovárico, la formación de las características sexuales periódicas y la postura de los huevos de *Pachygrapsus marmoratus* (F.) Es un breve recuento del estudio efectuado paralelamente sobre el crecimiento somático.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AIKEN, 1969. — Ovarian maturation and egg laying in the Crayfish *Orconectes virilis*: influence of temperature and photoperiod. *Can. J. Zool.*, 47, pp. 931-935.
- BALESDENT-MARQUET, M.L., 1964. — Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* Linné (Crustacé, Isopode). *Thèse doctorat ès-Sc. nat.*, Nancy, pp. 1-231.
- BAUCHAU, A. G., 1961. — Régénération des péréiopodes et croissance chez les Crustacés Décapodes Brachyours. I. Conditions normales et rôle des pédoncles oculaires. *Ann. Soc. roy. Zool. Belgique*, 91, pp. 57-84.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1953. — Etude du déterminisme des caractères sexuels secondaires par castration chirurgicale et implantation d'ovaire chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*). *C.R. Acad. Sc, Paris*, 236, pp. 141-143.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1955. — Le déterminisme hormonal des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Crustacé, Amphipode). *C. R. Acad. Sc, Paris*, 240, pp. 1487-1489.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1957. — Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Pallas) Crustacé Amphipode. *Ann. Sc. nat., Zool.*, 2999, pp. 411-459.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1973. — Description et contrôle de l'ovogenèse chez les Crustacés supérieurs. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, 13, hors série, pp. 21-30.
- CHARNIAUX-COTTON, H., et TOUIR, A., 1973. — Contrôle de la prévitellogenèse et de la vitellogenèse chez la crevette hermaphrodite *Lysmata seticaudata* Risso. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 276, pp. 2717-2720.
- CHEUNG, T.S., 1966. — The interrelations among three hormonal-controlled characters in the adult female shore crab, *Carcinus maenas* (L.). *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 130, pp. 59-66.
- DEMEUSY, N., 1958. — Recherches sur la mue de puberté du Décapode Brachyoure *Carcinus maenas* Linné. *Arch. Zool. exp. gén.*, 95, pp. 253-491.
- DEMEUSY, N., 1964. — Influence de divers facteurs sur la croissance somatique et la vitellogenèse du Crabe *Carcinus maenas* (L.), *C. R. Acad. Sc., Paris*, 258, pp. 5992-5994.
- DEMEUSY, N., 1970. — Chez les Décapodes Brachyours gonochoriques, quelques aspects de la sexualité. *Bull. Soc. Zool. France*, 95, pp. 595-612.
- GOMEZ, R., 1965. — Acceleration of development of gonads by implantation of brain in the Crab *Paratelphusa hydrodromous*. *Naturwissenschaften, Dtsch.*, 52, p. 216.
- LAULIER, M., 1974. — Caractères cytologiques de la cellule sexuelle femelle du crabe *Carcinus maenas* L., au cours de la gamétogenèse. *Cah. Biol. Mar.*, 15, pp. 159-167.

- LAUTIER, J., et LAGARRIGUE, J.-G., 1976. — Variations des constituants lipidiques de l'ovaire, l'hépatopancréas et de l'hémolymphe du crabe femelle *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius (Décapode, Brachyoure) en fonction du cycle d'intermue. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 282, pp. 645-648.
- LEROUX, M.L., 1933. — Recherches sur la sexualité des Gammariens. Suppl. *Bull. biol. France Belgique*, 16, pp. 24-46.
- OTSU, T., 1963. — Bihormonal control of sexual cycle in the freshwater Crab, *Potamon dehaani*. *Embryologia*, 8, pp. 1-20.
- PRADEILLE-ROUQUETTE, M., 1976 a. — Rôle de la photopériode dans la fonction de reproduction des femelles du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *C.B. Acad. Sc., Paris*, 281, pp. 711-713.
- PRADEILLE-ROUQUETTE, M., 1976 a. — Rôle de la photopériode dans la fonction de reproduction des femelles du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *C.R. Acad. Sc., Paris*, 282, pp. 199-201.
- PRADEILLE-ROUQUETTE, M., 1976 b. — Influence de différents facteurs sur la croissance somatique de *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius) Crustacé, Décapode. *Cah. Biol. Mar.*, 17, pp. 77-91.
- RICE, P.R., et ARMITAGE, K.B., 1974. — The influence of photoperiod on processes associated with molting and reproduction in the crayfish *Orconectes nais* (Faxon). *Comp. Biochem. Physiol.*, 47 A, pp. 243-259.
- ROUQUETTE, M., 1970. — Étude du tissu ovarien chez le Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). Premiers résultats concernant les rôles de la température et des pédoncules oculaires. *Bull. Soc. zool. France*, 95, pp. 233-240.
- ROUQUETTE, M., 1972 a. — Influence de la durée d'illumination sur la ponte du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (F.). Résultats préliminaires. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 274, pp. 579-581.
- ROUQUETTE, M., 1972 b. — Influence de l'ablation du pédoncule oculaire sur le développement ovarien du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 275, pp. 1659-1660.
- STEPHENS, G.J., 1952. — Mechanisms regulating the reproductive cycle in the crayfish, *Cambarus*. I. The female cycle. *Physiol. Zool.*, 25, pp. 70-86.
- VERNET-CORNUBERT, G., 1958. — Recherches sur la sexualité du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *Arch. Zool. exp. gén.*, 96, pp. 101-276.
- VERNET-CORNUBERT, G., 1960. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue, la ponte et les caractères sexuels externes de *Pisa tetraodon* Pennant. *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, 1186, pp. 1-24.
- WEITZMAN, M.C., 1966. — Oogenesis in the tropical land crab, *Gecarcinus lateralis* (Fréminville). *Z. Zellforsch.*, 75, pp. 109-119.