

# Nouvelles observations sur la réaction à l'autotomie multiple du crabe Xanthidae *Pilumnus hirtellus* privé de ses glandes de mue. Comparaison avec la réaction des animaux possédant leurs glandes.

N. Dèmeusy

Laboratoire de Biologie animale,  
UFR de Sciences, Université de Caen  
14032 Caen Cedex

**Résumé :** Les résultats obtenus au cours d'une nouvelle expérience d'autotomie multiple chez *Pilumnus hirtellus*, préalablement privé de ses glandes de mue ou organes Y (OY) au stade C4, sont en accord avec nos résultats antérieurs : 71 % des opérés survivants passent en prémue et en croissance préexuviale, 29 % ne régénèrent pas ou se maintiennent à divers moments de la croissance basale. La reproductibilité des résultats ainsi que la mise en évidence de taux bas d'ecdystéroïdes chez les animaux privés des seuls OY permettent de confirmer la bonne qualité des ablations de ces organes.

L'autotomie multiple chez les *Pilumnus* normaux conduit au passage d'un nombre plus important d'animaux en prémue et en croissance préexuviale. L'entrée en prémue est plus précoce. Cependant, le taux de mortalité la précédant est pratiquement du même ordre.

La raison principale de la différence est la stagnation en C4 pendant de longs mois d'un certain nombre des crabes privés d'OY. La mise en évidence de 2 types de taux d'ecdystéroïdes chez les *Pilumnus* normaux en C4 pourrait fournir une explication à la dualité de réponse de ces opérés.

**Abstract :** A new experiment of multiple autotomy in Y-organless crab *Pilumnus hirtellus* confirms our precedent results : 71 % of the surviving animals pass into proecdysis and premolt regeneration, 29 % do not regenerate or stay in basal growth. Steady state of results and low level of serum ecdysteroids in crabs only deprived of Y organs make sure the quality of Y organ extirpation.

A more important number of normal *Pilumnus* pass into proecdysis and premolt regeneration after multiple autotomy. Their entry to premolt is more precocious. Nevertheless, rate of mortality before that time is the same.

The principal reason of that difference is a certain proportion of C4 stagnation during several months of Y-organless crabs. The observation of two types of C4 ecdysteroids levels in normal animals could explain Y-organless crab's two types of responses to multiple autotomy.

## INTRODUCTION

Dans une note antérieure (Dèmeusy, 1982) nous avons signalé que le crabe Xanthidé *Pilumnus hirtellus* privé de ses deux glandes de mue est capable de régénérer lorsqu'il est placé en autotomie multiple. Certains individus parviennent à la mue et accomplissent entièrement ou non l'exuviation. Nous nous sommes trouvée là en face d'une espèce qui présente un comportement extrêmement différent de celui de *Carcinus maenas*, espèce sur laquelle nous avions en tout premier lieu tenté ce type d'expérience (Dèmeusy, 1973).

Le Grapsidé *Pachygrapsus marmoratus* a été reconnu, dans les mêmes conditions opératoires, capable de régénérer, d'entrer en prémue et de parvenir à l'exuviation, sans la réaliser entièrement (Charmantier-Daurès *et al.*, 1974).

Par contre le Grapsidé *Gecarcinus lateralis*, dans ces conditions, n'effectue que la croissance basale des régénérats et la présence des OY semble indispensable chez cette espèce "pour les préparations à la mue qui comprennent la croissance préexuviale des régénérats" (Soumoff & Skinner, 1980).

Au vu des résultats obtenus chez *Pachygrapsus*, "le pourcentage élevé de *Pilumnus* sans OY qui après autotomie intensive régénèrent, qui parviennent à l'exuviation en la réalisant ou non, nous a conduite à classer cette espèce parmi les Décapodes Brachyours chez lesquels l'ablation des glandes de mue ne bloque pas la régénération qui peut conduire à la mue" (Démeusy, 1982). Les contrôles histologiques réalisés et la forte reproductibilité des résultats nous a permis de garantir la qualité des opérations.

Au cours d'une nouvelle série expérimentale effectuée en 1983 en vue du dosage des ecdystéroïdes hémolymphatiques dont nous publierons les résultats par la suite, notre attention s'est trouvée attirée sur les *Pilumnus* qui ne régénèrent pas ou qui n'effectuent que la croissance basale. Nous avons jusqu'ici considéré ce type de réactions comme étant souvent le lot des gros individus (Démeusy, 1982). De plus, en signalant que nous ne tenions pas compte, dans l'exposé des résultats, d'un certain nombre d'animaux "qui meurent au moment même où ils tentent de déclencher la régénération", nous sous-entendions que de tels animaux ne supportaient vraisemblablement pas la réaction entraînée par le début de la régénération, après les conséquences postopératoires des ablations de huit péréiopodes et des glandes de mue, et qu'ils pouvaient être écartés des résultats.

En développant ici les résultats complets de notre nouvelle série expérimentale et en revenant sur nos résultats antérieurs, nous nous proposons de voir si nous devons réviser notre conclusion. Nous apporterons également des renseignements complémentaires sur ce problème actuellement à l'étude chez les Crustacés Décapodes.

## MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Des *Pilumnus* ♂ et ♀ adultes de 5,5 mm à 14,2 mm de longueur céphalothoracique (moyenne : 10,4 mm) sont récoltés au lieu-dit "Quihot" à Luc-sur-Mer (Calvados) au cours de 2 pêches successives (28 janvier 1983 et 28 février 1983). Ils se trouvent tous au stade C4 du cycle de mue et ont été répartis en 3 lots : un premier lot de 46 animaux a subi l'autotomie de huit péréiopodes (8 P) ; un deuxième lot de 70 animaux a subi l'ablation de leurs deux glandes de mue ou organes Y (OY) puis, dans les 2 ou 3 jours qui suivent, celle de huit péréiopodes (privés des OY + 8 P) ; un troisième lot de 16 animaux a subi l'ablation de leurs

deux glandes de mue. Tous les animaux ont été élevés à 16,5°C, en eau de mer stagnante renouvelée une fois par semaine, et ont été nourris régulièrement de "vers de vase" et d'ulves.

Des prélèvements d'hémolymphe ont été réalisés dans les 3 lots à des temps croissants. Ils ont été effectués par centrifugation de l'animal après section de 4 appendices d'un même côté au niveau des méropodites. En général, 2 échantillons de 20 µl chacun ont été recueillis. Les ecdystéroïdes ont été extraits à partir des échantillons par 2 passages successifs dans 1 ml de méthanol, les extraits méthanoliques évaporés à sec et dilués dans un tampon phosphate (0,1 Q, 1 M, pH 7,4).

Le dosage radioimmunologique des ecdystéroïdes a été réalisé selon la technique décrite par Porcheron *et al.* (1976). Dans ce dosage 20-hydroxyecdysone et ecdysone sont reconnues de la même façon par l'antisérum, les autres ecdystéroïdes présentent une réaction croisée plus faible (Porcheron, 1979). Les courbes de référence sont obtenues en utilisant la 20-hydroxyecdysone et tous les résultats sont exprimés en picogrammes d'équivalent 20-hydroxyecdysone par microlitre d'hémolymphe.

Les stades ont été déterminés au moment des prélèvements selon la méthode de Drach et Tchernigovtzeff (1967).

La courbe de régénération des appendices de chaque animal a été construite à partir des mesures des bourgeons de régénération réalisées tous les 5 à 8 jours. L'indice R de régénération (Bliss, 1956) a été évalué en fonction du temps et chaque point d'une courbe représente la moyenne des indices des périopodes en régénération.

## RÉSULTATS

● Les résultats relatifs aux animaux privés des OY et de 8 P de cette nouvelle série expérimentale font partie du tableau I.

Nous pouvons constater que certains animaux ne présentent pas de régénération, d'autres effectuent le début de la croissance basale, d'autres vont plus loin dans la croissance basale et enfin certains passent en prémue.

- *L'entrée en prémue* présente un étalement dans le temps. Il existe au moins 2 groupes d'animaux à la réaction qu'ils offrent aux opérations conjointes : la majorité d'entre eux régénère et mue plus rapidement que d'autres. D'après la confrontation de l'allure des courbes de régénération et des stades d'intermue déterminés, un premier groupe (groupe I) entre en prémue entre 25 et 60 jours, le second groupe (groupe II) entre 60 et 105 jours après les autotomies. On peut situer la limite maximale du passage de la croissance basale avancée en prémue à environ 95 jours après les autotomies. Quelques animaux du second groupe peuvent rester très longtemps en DO et muer très tardivement.

D'autre part, certains animaux restent en C4 sans régénérer ou en effectuant le début de la croissance basale ou la croissance basale plus avancée. Ils peuvent mourir ou rester bloqués très longtemps à ce stade.

- *Le début de la régénération visible extérieurement* intervient en moyenne 23 jours après les autotomies, mais quelques déclenchements interviennent encore jusqu'à 60 jours après les autotomies.

- *La fin de la période de début de croissance basale* s'étale entre 17 et 45 jours pour le premier groupe, entre 22 et 78 jours pour le deuxième groupe. Le délai de 2 mois après les autotomies peut représenter la limite maximale du passage du début de croissance basale en croissance basale plus avancée.

- *La fin de la période de croissance basale plus avancée* est celle de l'entrée en prémue.

Sur les 70 *Pilumnus* en expérience, 5 sont morts trop tôt pour commencer à régénérer. Nous pouvons les éliminer. La destinée des animaux sacrifiés pour dosages d'ecdystéroïdes avant la limite maximale des diverses étapes de régénération restant inconnue, nous les éliminons également, soit : 3 animaux en début de croissance basale et 3 animaux en croissance basale plus avancée. Il reste à prendre en considération 59 *Pilumnus*.

Un certain nombre d'entre eux meurent avant la date limite de chaque étape de régénération. C'est le cas de 3 animaux sans régénération 1 mois après les autotomies, de 6 en début de croissance basale 1 à 2 mois après les autotomies et de 2 en croissance basale plus avancée 2 à 3 mois après les autotomies. La destinée de ces 11 animaux restant inconnue, nous les éliminons.

Sur les 48 survivants, 34 passent en prémue, soit 70,8 %, 14 ne régénèrent pas ou restent à divers moments de la croissance basale, soit 29,1 %.

Les résultats obtenus au cours de cette nouvelle série expérimentale confirment nos résultats antérieurs.

Dans nos précédentes séries expérimentales réalisées dans les mêmes conditions, c'est-à-dire les expériences de 1979 et 1980 (Dêmeusy, 1982), seuls les *Pilumnus* qui sont morts dans un délai rapide ne dépassant pas 1 mois sans avoir régénéré ou en début de croissance basale ont été, pour ces derniers, signalés, et dans l'ensemble écartés des résultats, ce qui peut fausser les pourcentages par rapport à cette nouvelle série expérimentale.

Aussi avons-nous repris l'observation détaillée de ces expériences antérieures en tenant compte du sort de tous les animaux (Tabl. 1). La lecture du tableau permet de se rendre compte que l'on retrouve parfaitement les animaux pris en considération dans notre publication antérieure (Dêmeusy, 1982).

En réunissant ces deux séries expérimentales, sur 27 *Pilumnus* au départ, 2 meurent trop tôt pour régénérer. Il reste donc à prendre en considération 25 *Pilumnus*.

Un certain nombre d'entre eux meurent avant la limite maximale de chacune des étapes de régénération et peuvent être éliminés. C'est le cas de 2 animaux sans régénération 1 mois après les autotomies et de 2 autres en début de croissance basale 1 à 2 mois après les autotomies.



TABLEAU I - Régénération intensive des crabes privés d'OY et de 8 P

Nombre d'animaux	Pas de régénération *				Début c. basale *				c. basale plus avancée *				Pas de passage en prémue	Prémue	Croissance préexuviale	Exuviation	Morts à l'exuviation
	avant 23 j	31 j	2 à 3 m	6 à 8 m	1 m	2 m	4 m	1 m	2 m	3 m	4 m	Mortalité avant * de chq étape					
1983 70	5 †	3 †	1 †	2 †	2 †	4 †	1 †	6 à 8 m	1 †	1 †	1 †	4 m					
à éliminer - 11 à considérer 59			d. ecd. = 4		d. ecd. = 3	1	4		d. ecd. = 3	3 m	6 à 7 m						
	- 5	3		2	-(3 d. ecd.) 6				-(3 d. ecd.) 2		3	11	sur 48 survivants 14 34 29,1 %				
1980 20	1 †	1 †		1 †							4 à 8 m 4	9 m 1 bl		12	3 † 1 172 J 1 275 J 1 430 J	groupe I 8 75 J groupe II 1 217 J	7 †
1979 7	1 †	1 †			2 †									3		groupe I 2 48 J groupe II 1 120 J	1 †
à éliminer - 2 à considérer 25	- 2	2		1	2						5	4	sur 21 survivants 6 15 28,5 %				
Total à considérer 84	5	5	5	3	8	4	4		2		8	15	20	49	3 sur 15 animaux en prémue	12 sur 12 an* à l'exuviation	8 % sur 12 an* à l'exuviation
	5,9 %	9,5 %	9,5 %		9,5 %	4,7 %			2,3 %		9,5 %	17,7 %	23,7 %		20 %	80 %	66 %
		15,4 %			14,2 %						11,9 %						
																	58,3 %

\* = limite maximale de chacune des étapes de la régénération à la suivante ;  
 Nombre d'animaux = nombre d'animaux au départ des expériences ;  
 Temps en jours (j) ou en mois (m) écoulé depuis les autotomies ;  
 Mort (†) ; dosages d'ecdystéroïdes (d. ecd.) ; début de croissance basale (début c. basale) ; croissance (c.) ; blocage (bl) ; chaque (chq), animaux (an\*).

Sur les 21 survivants, 15 passent en prémue soit 71,4 % contre 70,8 % dans notre nouvelle série de 1983 ; 6 ne régénèrent pas ou restent en croissance basale avancée soit 28,5 % contre 29,1 % dans notre nouvelle série.

Nous pouvons ainsi nous rendre compte de la concordance des pourcentages entre les séries expérimentales. Les résultats sont donc à nouveau reproductibles et nous avons déjà considéré ce critère de reproductibilité comme venant en quelque sorte confirmer la qualité des opérations.

● Parmi les animaux du 3<sup>e</sup> lot opérés des seuls OY, les prélèvements d'hémolymphes réalisés 1, 2 et 3 mois après les ablations révèlent des taux bas d'ecdystéroïdes venant également confirmer la réussite des ablations (Tabl. II).

TABLEAU II - Taux d'ecdystéroïdes hemolymphatiques

Les taux d'ecdystéroïdes sont exprimés en pg équivalent de 20-hydroxyecdysone par  $\mu$ l d'hémolymph.

ANIMAUX PRIVÉS DES O Y		
1 m	2 m	3 m
3,86 $\pm$ 0,02	5,49 $\pm$ 2,21	3,50 $\pm$ 1,26

m = mois

1 m, 2 m etc... temps écoulé depuis les autotomies

● Étant donné le nombre non négligeable d'animaux qui meurent ou qui s'installent dans divers états postopératoires antérieurs à la prémue et à la croissance régénératrice préexuviale, nous pourrions peut-être envisager d'apporter une modification à notre conclusion antérieure (Dèmeusy, 1982). Mais pour cela il est nécessaire d'étudier de façon aussi précise l'un que l'autre, d'une part le comportement des animaux soumis à la seule ablation des 8 P, d'autre part celui des animaux soumis à l'ablation des OY + 8 P, et ensuite d'établir une comparaison entre ces 2 lots. Cette nécessité est due au fait que nous avons constaté également la possibilité d'une absence ou d'un blocage de régénération et celle d'une mortalité avant le stade DO chez les animaux privés de leurs seuls 8 P.

#### *Comportement des animaux privés de 8 P.*

Dans le tableau III figurent les résultats de la série 1983, de nos séries antérieures 1979 et 1980 et d'une série réalisée en 1982.

- L'entrée en prémue peut être très précoce chez ces animaux en régénération intensive mais la confrontation des quelques déterminations de stades DO et C4

avec l'allure des courbes de régénération des opérés de la série 1983 révèle, comme chez les animaux privés à la fois de leurs OY et de 8 P, un étalement dans le temps de l'entrée en prémue. Il existe au moins deux groupes d'animaux à la réaction qu'ils offrent de ce point de vue : la majorité d'entre eux régénèrent et muent plus rapidement que d'autres. L'entrée en prémue rapide (groupe I) s'effectue entre 12 et 25 jours après les autotomies pour des indices R très faibles variant de 2,5 à 6, de sorte que l'on ne peut pas chez eux distinguer un début de croissance basale d'une croissance basale plus avancée. Ceux qui sont moins rapides (groupe II) peuvent entrer en prémue entre 25 et 60 jours après les autotomies. Parmi eux certains peuvent ensuite rester très longtemps en DO et y atteindre des indices R très élevés.

D'autre part, de rares animaux restent en C4 sans régénérer ou en effectuant la croissance basale.

- *Le début de la régénération visible extérieurement* apparaît chez ces opérés en moyenne dans les 14 jours qui suivent les autotomies. Nous ne tiendrons pas compte des individus morts avant ce laps de temps, de sorte que nous disposons de 95 animaux au départ de l'expérimentation globale. Il n'existe qu'exceptionnellement un début de régénération à environ 30 jours postautotomies.

- *La fin de la période de début de croissance basale* s'étale entre 17 et 40 jours pour le second groupe. Elle ne peut pas être déterminée pour le premier groupe qui entre rapidement en prémue. La limite maximale du passage du début de croissance basale en croissance basale plus avancée peut être fixée à 40 jours.

- *La fin de la période de croissance basale plus avancée* s'étale entre 12 et 25 jours pour le premier groupe, entre 25 et 60 pour le second groupe. Le délai de 2 mois après les autotomies peut représenter la limite maximale du passage de croissance basale avancée en prémue.

6 *Pilumnus* sur 95, soit 6,3 % ne régénèrent pas. 5 meurent avant la date ultime de possibilité de régénération ( $5/95 = 5,2\%$ ), un seul après ( $1/95 = 1\%$ ).

5 meurent en début de croissance basale soit 5,2 % entre 12 et 32 jours (moyenne 25 jours) après les autotomies sans être passés en prémue rapide entre 12 et 25 jours et avant la date ultime de 40 jours observée pour la fin de cette période.

4 meurent en croissance basale plus avancée. 3, soit 3,1 %, meurent en moyenne 33 jours après les autotomies donc avant la fin de cette période, 1 soit 1 %, meurt 98 jours après les autotomies ; il s'est donc installé dans cet état.

80 *Pilumnus* sur 95 entrent en prémue, soit 84,2 %. Les animaux de la série 1983 qui sont entrés en DO ont pour beaucoup donné lieu à des prélèvements d'hémolymphes, quelques-uns ont mué avant tout prélèvement, de sorte qu'ils ne sont pas pris en compte dans les calculs ultérieurs. 3 sur 45 meurent en croissance préexuviale, soit 6,6 %. 42 sur 45, soit 93,3 %, vont à l'exuviation. En 1982, le premier groupe exuvie en un temps moyen de 56 jours. Le deuxième groupe présente des animaux qui exuvient en un temps moyen de 81 jours et des animaux qui restent un temps interminable en DO ou D1' pour finalement exuvier en un temps

moyen de 325 jours. Un seul meurt en croissance préexuviale à 224 jours. En 1980 et en 1979, nous n'avons pas observé d'animaux du second groupe. L'exuviation intervient en un temps moyen respectif de 48,6 jours et de 43,2 jours. 2 animaux meurent en croissance préexuviale.

4 animaux sur 42 parvenus à l'exuviation, soit 9,5 %, meurent durant l'exuviation.

#### *Comportement des animaux privés d'OY et de 8 P*

Dans le tableau I figurent les résultats déjà mentionnés de la série 1983 et de nos séries antérieures 1979 et 1980 ainsi que les résultats globaux.

Par analogie avec l'étude du comportement des animaux privés de 8 P nous ne tenons pas compte des animaux (7) morts avant le temps moyen de 23 jours pour entrer en régénération et nous maintenons la suppression des 6 animaux sacrifiés pour dosages d'ecdystéroïdes en début de croissance basale et en croissance basale plus avancée avant la limite maximale de ces deux périodes.

Il reste donc à considérer, pour les 3 années 1979, 1980 et 1983, 84 animaux.

13 animaux sur 84, soit 15,4 %, ne régénèrent pas. Certains meurent avant la date ultime de régénération possible ( $5/84 = 5,9\%$ ), d'autres survivent après cette date parfois de longs mois, jusqu'à 8 mois ( $8/84 = 9,5\%$ ).

12 animaux sur 84, soit 14,2 %, ou bien meurent avant la limite maximale du début de la croissance basale ( $8/84 = 9,5\%$ ), ou bien s'installent pendant de longs mois en cet état ( $4/84 = 4,7\%$ ).

10 animaux sur 84, soit 11,9 %, ou bien meurent avant la limite maximale de la croissance basale plus avancée ( $2/84 = 2,3\%$ ), ou bien s'installent également pendant de longs mois en cet état ( $8/84 = 9,5\%$ ).

49/84 passent en prémue et en croissance préexuviale, soit 58,3 %. Les animaux de la série 1983 qui sont entrés en DO ont, pour beaucoup, donné lieu à des prélèvements d'hémolymphes, quelques-uns ont mué avant tout prélèvement ou sont morts ; de toute façon, ils ne sont pas pris en compte dans les calculs ultérieurs. Il reste donc à considérer 15 animaux. 3 meurent en croissance préexuviale, soit 20 % ; 12, soit 80 %, vont à l'exuviation.

En 1980, le premier groupe (groupe I) exuvie en un temps moyen de 75 jours. Le deuxième groupe (groupe II) présente une exuviation à 217 jours. 3 meurent en croissance préexuviale de 172 à 430 jours après les opérations. En 1979, 2 animaux du groupe I muent en 48 jours, 1 du second groupe exuvie à 120 jours.

8 animaux sur 12 parvenus à l'exuviation, soit 66,6 %, meurent durant l'exuviation.

Comparaison entre les comportements des animaux privés des OY + 8 P et ceux privés uniquement de 8 P :

#### *Comportement jusqu'à l'entrée en prémue (DO).*

Le pourcentage d'animaux qui n'entrent pas en prémue est plus élevé chez les animaux à double opération que chez ceux privés uniquement de 8 P.



	privés d'OY + 8 P		privés de 8 P	
ne régénèrent pas	13/84	15,4 %	6/95	6,3 %
début de croissance basale	12/84	14,2 %	5/95	5,2 %
croissance basale plus avancée	10/84	11,9 %	4/95	4,2 %
		<hr/> 41,5 %		<hr/> 15,7 %

● Cette différence pourrait être due simplement à la moindre résistance des crabes subissant le traumatisme d'une double opération. C'était là l'idée sous-jacente dans notre première publication (Dèmeusy, 1982). Il serait nécessaire de réaliser des opérations factices d'OY avant l'ablation des 8 P. La comparaison a toutefois été établie chez *Gecarcinus* (Soumoff & Skinner, 1980) entre des animaux privés réellement à la fois des OY et de 8 P et de tels opérés factices : les opérés réels sont restés en croissance basale pendant 2 mois alors que les opérés factices ont régénéré les appendices autotomisés jusqu'à l'exuviation. Ce n'est donc pas le traumatisme, mais bien l'absence des glandes de mue qui est responsable de la différence de réaction. Il y a de fortes chances pour qu'il en soit de même chez *Pilumnus*.

● La différence pourrait être due au fait que l'entrée en DO est plus précoce chez les crabes privés uniquement de 8 P que chez ceux privés à la fois des OY et de 8 P. Ces derniers auraient alors moins de chances d'entrer en DO (remarquons que cette différence dans les temps nécessaires à l'entrée en prémue confirme les résultats obtenus chez *Pachygrapsus* et plaide en faveur de la bonne réussite des ablations des OY).

Un des facteurs susceptibles de restreindre leurs chances pourrait être un taux de mortalité plus important avant les limites maximales des diverses étapes de la régénération. Les taux de mortalité respectifs avant ces limites maximales compatibles avec les limites maximales d'entrée en prémue figurent dans les tableaux I et III et sont regroupés dans le tableau IV.

Les pourcentages totaux de mortalité sont de 17,7 % pour les animaux privés des OY + 8 P et de 13,5 % pour ceux privés de 8 P. Ils ne sont donc que très légèrement supérieurs pour les premiers.

La mortalité avant l'entrée en prémue n'est pas le seul facteur responsable de la différence de pourcentages d'entrées en prémue dans les deux catégories d'opérés.

● La raison principale du plus fort pourcentage d'animaux qui ne passent pas en prémue chez les crabes privés des OY + 8 P, comparativement à ceux privés uniquement de 8 P, est que parmi les 41,5 % qui n'entrent pas en prémue figurent non seulement ceux qui meurent avant les limites maximales des diverses étapes de la régénération, mais aussi des *Pilumnus* qui stagnent en C4 pendant des mois, soit sans régénérer, soit dans les deux périodes de la régénération basale (Tabl. I), ce qui n'existe pas, sauf deux exceptions, chez les animaux privés de 8 P (Tabl. III). Certains d'entre eux meurent au bout de 4 à 8 mois, d'autres ont donné lieu à des prélèvements d'hémolymphes, 1 reste encore bloqué en croissance basale 9 mois

TABLEAU III - Régénération intensive des crabes privés de 8 P

Nombre d'animaux	Pas de régénération			déb. c. basale	c. basale plus avancée		Pas de passage en prémue		Prémue	Croissance préexuviale	Exuviation	Morts à l'exuviation
	avant 10 j	25 à 33 j	48 j		28 à 46 j	98 j	Mortalité avant * de chq étape					
1983 46	2 †	2 †	1 †	4 †	2 †		8	1	35			
					1 †		1		18	2 †	groupe I 16 48,6 j	0
1979 4									4		groupe I 4 43,2 j	1 †
1982 29	1 †	3 †		1 †		1 †	4	1	23	1 † groupe II 224 j	groupe I 4 56 j 4 groupe II 2 81 j 2 325 j	3 †
98	— 3	5	1	5	3		13	2	80	3	42	4
		95	5,2 %	1 %	% sur 95 animaux au départ		13,5 %	2,1 %	84,2 %	% sur 45 an* en prémue	sur 42 an* à l'exuviation	
					5,2 %	3,1 %						6,6 %
			6,3 %		5,2 %	4,1 %						
				15,6 %								

\* Limite maximale de chacune des étapes de la régénération à la suivante : † = mort ; c. = croissance ; chq = chaque ; déb. = début ; an<sup>r</sup> = animaux

après les autotomies. Ils représentent 23,7 % des animaux privés des OY + 8 P et sont regroupés dans le tableau V.

C'est cet arrêt de développement de la régénération dans les diverses étapes du processus qui précède l'entrée en prémue qui nous conduirait plutôt à apporter une modification à la conception que nous avons jusqu'ici de la réaction de cette espèce à la possibilité de régénération intensive lorsqu'elle est privée de ses OY.

TABLEAU IV - Mortalité avant les limites maximales des diverses étapes de la régénération compatibles avec les limites maximales d'entrées en prémue.

	Animaux privés des OY + 8 P	Animaux privés de 8 P
	% de mortalité	% de mortalité
sans régénération	avant 60 j : 5,9 %	avant 33 j : 5,2 %
début de c. basale	avant 78 j : 9,5 %	avant 40 j : 5,2 %
c. basale plus avancée	avant 105 j : 2,3 %	avant 60 j : 3,1 %
	17,7 %	13,5 %

c. = croissance

TABLEAU V - Stagnation en C 4 des animaux privés des OY + 8 P

	sans régénération	début c. basale	c. basale
1983	7/59	4/59	3/59
1979-1980	1/25	—	5/25
	9,5 %	4,7 %	9,5 %
	23,7 %		

c. = croissance

### Comportement après l'entrée en prémue.

Le passage en prémue montre évidemment le même ordre de différence mais en sens inverse :  $49/84 = 58,3\%$  pour les animaux privés des OY + 8 P et  $80/95 = 84,2\%$  pour les animaux privés de 8 P.

Une fois passé en prémue, *Pilumnus* privé d'OY et en régénération intensive parvient à l'exuviation dans un pourcentage très voisin de celui des animaux en régénération intensive. Il met cependant plus de temps depuis les autotomies pour y parvenir, ce qui résulte sans doute de son entrée en DO plus tardive. Nous aborderons ce problème dans une prochaine publication.

Son exuviation n'est pas réussie dans un peu plus de la moitié des cas, contre 9,5 % chez les animaux privés de 8 P. La cause de cet échec ne semble pas du même ordre dans les deux cas. Chez les crabes en régénération intensive, l'exuviation avortée intervient surtout chez les animaux du deuxième groupe qui exuvient tardivement. Chez les crabes en régénération intensive privés de leurs OY, elle intervient surtout chez les animaux du premier groupe.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

*Pilumnus* adulte privé par autotomie de 8 P présente deux modalités de réaction à la régénération intensive : un premier groupe d'animaux régénère et exuvie plus rapidement qu'un second. Dans le second groupe (moins important), les animaux, en général, restent plus longtemps en C4 que dans le premier et certains peuvent également rester très longtemps en début de prémue et n'iraient peut-être pas à l'exuviation.

A côté de ces animaux, certains meurent en C4. Rares sont ceux qui se bloquent en C4 sans régénérer ou en effectuant la croissance basale.

La régénération intensive ne synchronise pas aussi bien le parcours du cycle de mue que chez les jeunes *Carcinus maenas*.

Les deux modalités de réaction ne dépendent ni du sexe, ni de la taille des animaux.

*Pilumnus* privé de ses OY présente toujours ces deux modalités de réaction à la régénération intensive : un premier groupe d'animaux régénère et exuvie plus rapidement qu'un second moins important. Dans le second groupe, les animaux se comportent comme ceux privés uniquement de 8 péréiopodes mais iraient tous à l'exuviation.

A côté de ces animaux on en rencontre qui meurent en C4, mais en plus, d'autres qui sont bloqués pendant plusieurs mois à ce stade sans régénérer ou en effectuant la croissance basale.

C'est ce blocage en C4 de 23,7 % des crabes privés à la fois de leurs OY et de 8 P, soit sans régénérer, soit en début de croissance basale, soit en croissance basale plus avancée, qui est essentiellement responsable de leur plus faible pourcentage (58,3 %) d'entrée en prémue par rapport aux animaux privés uniquement de leurs 8 P (84,2 %).

L'entrée en prémue est plus tardive chez les animaux privés des OY et en régénération intensive que chez les animaux privés uniquement de 8 P.

Chez *Pachygrapsus marmoratus* adulte, les crabes privés à la fois des OY et de 8 P demandent aussi plus de temps pour parvenir en DO que les crabes privés uniquement de 8 P (Charmantier-Daurès, 1980). Mais les animaux n'ont qu'une modalité de réaction, comme ceux privés uniquement de 8 P : ils forment un seul groupe pour passer en DO (Charmantier-Daurès, 1980). Les animaux sont mieux synchronisés.



*Gecarcinus* privé d'OY et en régénération intensive ne présenterait lui aussi qu'une modalité de réaction : il reste pendant 2 mois en croissance basale (Soumoff & Skinner, 1980).

Le cas des *Pilumnus* privés d'OY et en régénération intensive qui réussissent leur exuviation pose un problème. Ce serait le premier exemple de Crustacés réussissant une exuviation en l'absence (expérimentale ou naturelle) des OY. Cependant les contrôles histologiques effectués en 1979 et en 1980 n'ont pas mis en évidence d'OY, ou de fragments d'OY, ou de régénération d'OY.

Comment expliquer les deux modalités de réaction de *Pilumnus* pour entrer en prémue après régénération intensive, aussi bien chez les animaux possédant leurs OY que chez ceux qui en sont privés ?

Nous avons observé que de faibles taux d'ecdystéroïdes, comparables à ceux des *Pilumnus* privés d'OY, peuvent exister chez des témoins en C4. On les retrouve également, sauf à 2 jours après les autotomies, chez des *Pilumnus* privés de 8 P qui n'ont pas encore déclenché la régénération visible extérieurement (Tabl. VI). Après application du test t (Chambers, 1964), aucune moyenne de taux durant cette période n'étant significativement différente (au seuil de confiance de 95 %) de celle des témoins, nous pouvons vraisemblablement les considérer encore comme des témoins. Ces animaux font partie de l'étude des taux d'ecdystéroïdes que nous devons publier ultérieurement. Il existerait ainsi, du point de vue taux d'ecdystéroïdes, 2 catégories de *Pilumnus* témoins en C4.

Ceci pourrait expliquer les 2 modalités de réaction à la régénération intensive des crabes privés de 8 P. En présence des OY, les animaux du deuxième groupe, sans doute en grande partie à taux hormonal faible au départ, auraient tendance à passer plus tardivement en DO et à présenter un long stade DO.

C'est peut-être cette dualité fondamentale de physiologie observée en C4 chez les témoins que l'on retrouve également dans les 2 modalités de réaction qui se maintiennent chez les *Pilumnus* après ablation des OY et de 8 P. Les travaux réalisés chez *Pachygrapsus* (Charmantier-Daurès, 1980) ont permis de supposer que l'absence des glandes de mue devait être compensée par l'intervention d'une autre source d'ecdysone encore inconnue. Mais les taux d'ecdystéroïdes libérés en C4 resteraient plus faibles et le temps demandé pour atteindre les taux de DO et le passage au stade DO serait plus long.

Ce nouveau mécanisme est vraisemblablement lui aussi mis en jeu chez *Pilumnus*. Il conduit, comme chez *Pachygrapsus*, à une entrée en prémue plus tardive des animaux privés d'OY et de 8 P par rapport à ceux chez lesquels fonctionnent les glandes de mue.

Les animaux du premier groupe qui correspondraient, au départ, à des taux de C4 normaux, pourraient présenter une chute des taux hormonaux pendant un certain temps (1 mois) après les ablations, ainsi qu'il l'a été signalé chez *Pachygrapsus*, puis atteindraient à nouveau, lentement, des taux voisins des taux de C4 qui s'élèveraient et permettraient d'atteindre des taux de DO et le passage en prémue. Les

dosages que nous présenterons ultérieurement n'ont malheureusement été réalisés qu'à partir d'un mois après les opérations.

Les animaux du deuxième groupe qui, au départ, auraient un taux hormonal faible, parviendraient plus difficilement à atteindre un taux correspondant au stade C4 normal, puis un taux de DO.

Reste à expliquer le blocage en C4 pendant plusieurs mois, plus particulier à certains *Pilumnus* privés à la fois des OY et de 8 P.

L'explication serait du même ordre : le phénomène ne faisant que s'accroître ne permettrait même plus le passage en DO pour certains. Taux de C4 bas dès le départ, nouveau mécanisme en jeu seraient les responsables des blocages observés chez les opérés des OY et de 8 P.

Dans cette perspective, il serait étonnant que tous les animaux à taux d'origine bas en ecdystéroïdes aient été bien opérés et que tous ceux, à taux d'origine plus élevé, aient conduit à des opérations d'OY défectueuses.

Tchernigovtzeff (1965) a montré que le début de la croissance basale et son rythme dépendent, chez *Carcinus maenas*, de l'échéance de la prochaine mue et semblent par conséquent refléter des conditions internes relatives à cette mue. Si l'intermue doit être bloquée au stade C4, la croissance débute avec un certain retard et progresse lentement ; au contraire, la croissance rapide des bourgeons dès le début du cycle paraît en relation avec le "régime" des intermues au cours desquels l'épiderme entreprend la mue suivante sitôt que la sécrétion de la nouvelle carapace est achevée (cycle à stade C4 "court"). L'auteur émet l'hypothèse d'une certaine activité de l'OY dès le début de l'intermue chez les spécimens de *Carcinus maenas* à "cycle court", activité dont dépendrait la croissance basale des bourgeons. Passano et Jyssum (1963) admettent que chez le crabe *Sesarma*, même bloquée au stade C4 du fait de la saison (cycle "long"), l'hormone de mue serait sécrétée au cours de C4. Les dosages d'ecdystéroïdes effectués depuis chez *Carcinus maenas* l'ont démontré (Andrieux *et al.*, 1976).

Nous avons, chez *Pilumnus*, la démonstration par dosages d'un fonctionnement plus ou moins actif des OY durant le stade C4 "long" chez des animaux témoins. Il pourrait rendre compte des deux modalités de réaction de l'animal à la régénération intensive après autotomies réalisées en C4. Sous l'influence de la régénération intensive, ceux des OY qui au départ sont peu actifs reprendraient une certaine activité. Étant donné le faible pourcentage d'animaux à comportement de deuxième groupe et d'animaux bloqués, cette reprise d'activité pourrait être d'intensité variable. Elle pourrait conduire certains des animaux à un comportement identique à celui des animaux dont le taux de départ est élevé et en conduire d'autres à un comportement de deuxième groupe.

Il pourrait rendre compte aussi des deux ou même trois modalités de réaction en l'absence des OY. Il faut alors admettre que ce fonctionnement plus ou moins actif en C4 entraîne une physiologie différente qui persiste en l'absence des OY,

donc qu'il entraîne une certaine "programmation" du développement. Le nouveau mécanisme de production d'ecdystéroïdes mis en jeu, moins performant que le fonctionnement des OY, conduirait tous les animaux à taux de C4 originel bas à un comportement de deuxième groupe et ce comportement serait même plus déficient et ne permettrait plus pour certains de régénérer ou de passer en DO.

Nous venons de faire état des observations qui nous conduisent à considérer les *Pilumnus*, qui passent en prémue après ablation des OY et régénération intensive, comme des animaux dont la qualité des ablations est la même que celle de ceux qui ne parviennent pas à passer en prémue et en croissance préexuviale. Nous continuons ainsi à classer *Pilumnus* avec *Pachygrapsus* comme un Décapode Brachyoure capable de régénérer, d'entrer en prémue et de parvenir à l'exuviation, réussie ou non, s'il est privé de ses OY et placé en régénération intensive.

Skinner (1985), après avoir considéré *Gecarcinus* comme subsistant en croissance basale lorsqu'il est placé dans ces mêmes conditions, a obtenu des résultats opposés au cours d'une seconde série expérimentale. L'auteur pense que la différence des résultats entre ses deux séries n'est pas due à une plus ou moins bonne qualité des opérations et considère à présent *Gecarcinus* réagissant comme *Pachygrapsus*. La différence serait due à un état physiologique différent des animaux au départ des expériences. Nous parvenons à des observations d'ordre voisin chez *Pilumnus*. Il reste à savoir pourquoi il existerait ainsi deux catégories de *Pilumnus* en C4 à taux d'ecdystéroïdes différents.

#### REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le Laboratoire de Cytophysiologie des Arthropodes, Paris VI, qui a bien voulu effectuer les dosages d'ecdystéroïdes.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANDRIEUX, N., P. PORCHERON, J. BERREUR-BONNENFANT, & F. DRAY, 1976. Détermination du taux d'ecdysone au cours du cycle d'intermue chez le crabe *Carcinus maenas*; comparaison entre individus sains et parasités par *Sacculina carcini*. C.R. Ac. Sc. Paris, 283 : 1429-1432.
- BLISS, D.R., 1956. Bertil Hanström zoological papers in honour of his sixty-fifth birthday 20 November, 1 : 56-75.
- CHAMBERS, E.G., 1964. Statistical calculation for beginners. Cambridge at the University Press.
- CHARMANTIER-DAURES, M., J. LAUTIER, J.P. MARTINEAU & G. VERNET, 1974. Déclenchement de la prémue chez le crabe de l'espèce *Pachygrapsus marmoratus* privé simultanément de ses organes Y et de ses péréiopodes. C.R.Ac. Sc. Paris, 278, série D, 1 : 1075-1077.
- CHARMANTIER-DAURES, M., 1980. La mue et la régénération chez *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1787) (Crustacé, Décapode, Brachyoure); interactions, contrôles endocrine et neuroendocrine. Thèse de Doctorat d'État, Montpellier.
- DÉMEUSY, N., 1973. Autotomie intensive chez le Décapode Brachyoure *Carcinus maenas* privé de ses glandes de mue. C. R. Ac. Sc. Paris, 277, série D, 1 : 1805-1807.

- DÉMEUSY, N., 1982. Mue, glande de mue et régénération chez le Xanthidae *Pilumnus hirtellus* (Crust. Décapodes Brachyours). *C. R. Ac. Sc. Paris*, 294, série III, 1 : 823-826.
- DRACH, P. & C. TCHERNIGOVITZEFF, 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie et Milieu*, 18 : 596-609.
- PASSANO, L.M. & S. JYSSUM, 1963. The role of the Y organ in crabs proecdysis and limb regeneration. *Comp. Biochem. Physiol.*, 9 : 195-213.
- PORCHERON, P., J. FOUCRIER, C. GROS, P. PRADELLES, P. CASSIER & F. DRAY, 1976. Radioimmunoassay of arthropod moulting hormone:  $\beta$ -ecdysone antibodies production and  $^{125}$ I-Iodinated tracer preparation. *Febs Letters*, 61 : 159-162.
- PORCHERON, P., 1979. L'hormone de mue des Arthropodes : dosage radioimmunologique, production, divers aspects de son rôle physiologique. Thèse de Doctorat d'État, Paris VI.
- SKINNER, D.M., 1985. The biology of Crustacea. Ed. D.E. Bliss, Vol. 9. Ed. L.H. Mantel. Ac. Press Inc.
- SOUMOFF, C. & D.M. SKINNER, 1980. Effect of Y organectomy and autotomy on circulating ecdysteroid levels and regeneration in the crab *Gecarcinus*. *Am. Zool.*, 20 : 1-1182.
- TCHERNIGOVITZEFF, C., 1965. Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des Crustacés Décapodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 106 : 377-497.