

LA RÉGÉNÉRATION DES BRAS DE LA SEICHE *SEPIA OFFICINÁLIS* L (CEPHALOPODA, SEPIOIDEA) (1).

I. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE.

par

Jean-Pierre Féral

Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie,
Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

et

Station biologique, Place G. Teissier, 29211 Roscoff.

Résumé

La régénération post-traumatique des bras de *Sepia officinalis* juvénile (longueur dorsale du manteau = 2 à 5 cm) est décrite. D'après les observations morphologiques, six stades ont été déterminés. 1 — cicatrisation, 2 — formation d'un bourgeon, 3 — croissance du régénérat, 4 — apparition des ébauches des ventouses, 5 — apparition des chromatophores, 6 — mobilité du bras régénéré. La régénération du bras de la Seiche est totale.

Introduction

Les Céphalopodes se distinguent des autres Mollusques notamment par les caractères originaux du système circulatoire, qui est clos, et du système nerveux (Tompsett, 1939; Young, 1971) dont on connaît aujourd'hui les rôles fondamentaux dans les mécanismes de régénération (Donaldson et Wilson, 1975; Fritz Harris, 1976; Revardel et Chapron, 1975; Smith et Wolpert, 1975).

La régénération post-traumatique des bras de Céphalopodes Octopodes est connue depuis Steenstrup (1856). Elle a été confirmée par des observations sur diverses espèces (Tableau 1) et expérimentalement, pour la première fois en 1920, par Lange sur le Poulpe. Depuis, les recherches ont été peu nombreuses. May (1933) a étudié la formation des terminaisons nerveuses dans la ventouse du bras régénéré d'*Octopus vulgaris*. Sur la même espèce, Callan (1940) a recherché si, après amputation, la castration d'un mâle avait un effet sur la régénération de son bras hectocotyle.

1) Les résultats présentés font partie d'une thèse de spécialité soutenue à l'Université P. et M.-Curie, Paris 6, le 1^{er} avril 1977.

Chez les Céphalopodes Décapodes, la possibilité de régénérer les bras ou les tentacules a d'abord été contestée (Brock, 1886). Lange (1920) a parlé d'une possible régénération « compensatrice » d'un des bras buccaux chez un exemplaire de *Sepia officinalis*. Aldrich et Aldrich (1968), à l'occasion de la découverte d'un cas de régénération de tentacule chez un spécimen de Calmar géant (*Architeuthis dux*) ont fait un historique de ce problème.

Nous avons personnellement observé que les Calmars *Loligo forbesi* et *Loligo vulgaris*, capturés en Manche occidentale, présentent assez souvent des stades de régénération des bras et des tentacules.

TABLEAU 1
Principaux travaux et observations sur la régénération de bras, de tentacules ou de ventouses de Céphalopodes. (* expérimentateurs)

Espèces	Auteurs	Espèces	Auteurs
<i>Octopus</i> sp.	J.J. Streenstrup - 1856	<i>Eledone cirrosa</i> <i>Octopus vulgaris</i> (<i>Sepia officinalis</i>)	M. Lange * - 1920
<i>Loligo pealei</i> var. <i>pallida</i> et <i>Ommastrephes illecebrosus</i>	A.E. Verrill - 1881	<i>Octopus vulgaris</i>	R.M. Mav * - 1933
<i>Architeuthis harvest</i>	A.E. Verrill - 1882	<i>Sepioteuthis lessoni</i>	W. Adam - 1937
<i>Octopus fusiformis</i> <i>Octopus inconspicuus</i> <i>Octopus cutieri</i>	J. Brock - 1886	<i>Octopus vulgaris</i>	H.G. Callan * - 1940
<i>Octopus vulgaris</i> <i>Eledone aldrovandi</i>	C. Parona - 1900	<i>Tremoctopus violaceus</i>	A. Portmann - 1952
<i>Octopus defilippii</i>	E. Riggenbach - 1901	<i>Arichteuthis dux</i>	F.A. Aldrich et M.M. Aldrich - 1968
<i>Octopus vulgaris</i> <i>Eledone moschata</i>	B. Hanco 1913	<i>Sepia officinalis</i> <i>Sepioloatlantica</i> <i>Loliginidae</i>	J.P. Féral * - 1977

Chez *Sepia officinalis*, les adultes sont relativement peu nombreux à régénérer leurs bras alors que 15 p. 100 des juvéniles capturés (longueur dorsale du manteau = 2 à 5 cm) ont un ou plusieurs bras en régénération (Féral, 1977).

L'expérience de Lange (1920), réalisée sur la Seiche, avait échoué, les animaux mourant avant d'avoir donné le signe d'une capacité de régénération. Une expérience plus récente effectuée par Boletzky (communication personnelle) avait cependant montré la possibilité qu'ont les très jeunes Seiches de régénérer complètement leurs bras dans les semaines qui suivent l'amputation. La réussite d'élevages de *Sepia officinalis* (Boletzky, 1974; Féral, 1977; Richard, 1971) nous a permis d'étudier pour la première fois la régénération des bras de ce Sépioïdé.

Matériel et méthodes

Les animaux utilisés proviennent soit de capture au chalut ou à la senne, soit d'œufs éclos au laboratoire (Station biologique de Roscoff). Leur régénération étant plus rapide, nous avons surtout utilisé de jeunes *Sepia*.

La durée du phénomène de régénération, mais non le déroulement, dépend entre autre de l'âge de l'animal, de son état physiologique, de la température de l'eau. Nos expériences sur les juvéniles se sont déroulées à une température de 16 °C. Au-dessous de 14 °C, nous avons observé que les phénomènes sont plus lents. Les Seiches adultes régénèrent moins vite ou peuvent ne pas régénérer après la cicatrisation, si l'opération est faite à la fin de l'automne ou en hiver (Féral, 1977).

Les animaux sont anesthésiés à l'éthanol à 2 p. 100 dans l'eau de mer. L'amputation d'un bras est pratiquée aux ciseaux, entre le tiers et la moitié de la longueur du bras. Le bras symétrique du bras opéré sert de témoin.

Résultats

Après l'amputation, il n'y a pas d'hémorragie. En plus d'un phénomène naturel (hémostase par vasoconstriction) qui empêche le saignement, il faut noter que l'anesthésie à l'éthanol ralentit ou même arrête les mouvements respiratoires et le péristaltisme vasculaire.

Nous avons déterminé six stades dans le processus continu de la régénération d'un bras de *Sepia officinalis*. Les durées sont données à titre indicatif.

Stade 1 (du jour de l'amputation au septième jour) : étalement de l'épiderme — cicatrisation (Fig. 1-a et 1-b).

L'axe nerveux central est d'abord protubérant ainsi que la musculature transversale qui l'entoure. Les bords de la plaie se contractent spasmodiquement. Après quelques heures, nous avons observé un resserrement latéral puis dorso-latéral de la plaie qui est progressivement recouverte par l'épiderme. L'étalement a lieu d'abord en direction dorso-ventrale puis toujours dans ce sens, mais il est complété par un mouvement des bords latéro-dorsaux vers le bord ventral. Après cinq à sept jours, l'épiderme de la face externe est au contact de l'épiderme de la face interne du bras.

La ou les deux ventouses, les plus proches de la section, qui avaient été rejetées vers l'avant trois à six heures après l'amputation, reprennent une position normale vers le deuxième ou troisième jour.

Stade 2 (du cinquième au quatorzième jour) : apparition d'un bourgeon en forme de demi-sphère (Fig. 1-c).

Le centre de la cicatrice se gonfle au niveau de l'axe nerveux; peu à peu toute la plaie est concernée, une demi-sphère fait saillie.

Stade 3 (du dixième au vingt-et-unième jour) : évolution du régénérat en forme de cône (Fig. 1-d).

Stade 4 (du dix-septième au vingt-cinquième jour) : apparition de l'ébauche des ventouses (Fig. 1-e).

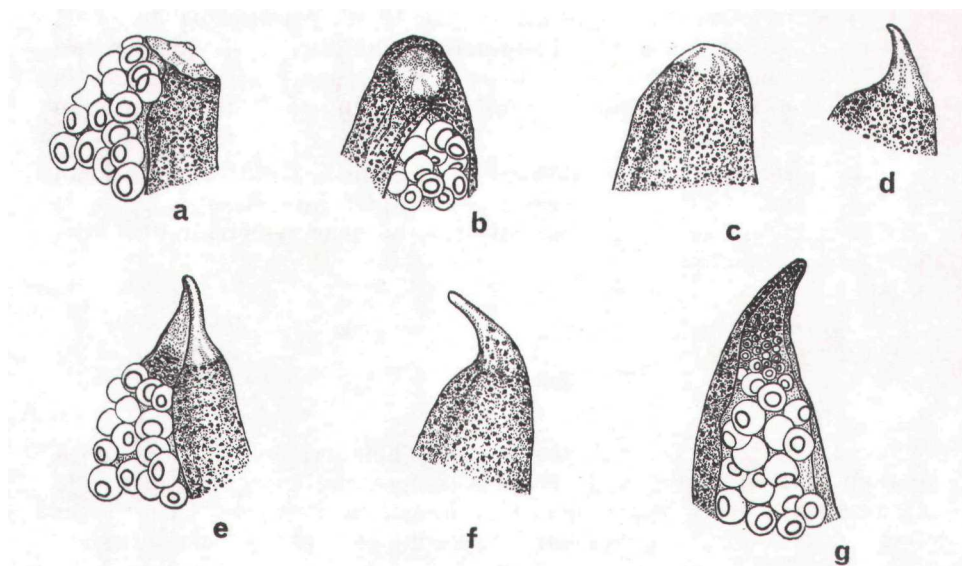


FIG. 1

Evolution du régénérat d'un bras de *Sepia officinalis* (dessins semi-schématiques). a : aspect du bras juste après l'amputation; b : bras cicatrisé (7 j.); c : bourgeon en demi-sphère (10 j.); d : régénérat en cône (15 j.); e : ébauches des ventouses sur le moignon et à la base du régénérat (21 j.); f : apparition des premiers chromatophores (28 j.); g : bras régénéré et fonctionnel (75 j.).

Des fentes sont visibles sur la partie ventrale du moignon, près de la section, puis sur le régénérat. Ces ébauches de ventouses s'individualisent. L'*acetabulum* (champ aspirant) et l'*infundibulum* (champ adhérent) se forment plus tard par invagination.

Stade 5 (du vingt-cinquième au trente-cinquième jour) : apparition des chromatophores (Fig. 1-f).

Jusqu'à la fin du stade 4, le régénérat est pâle. Des chromatophores, petits et clairs, sont visibles à sa base dans le courant de la quatrième semaine. Comme pour les ventouses, il y a une polarité centrifuge dans la morphogenèse. Le régénérat se couvre peu à peu de chromatophores.

Stade 6 (au-delà du trentième jour) : le bras redevient progressivement fonctionnel (Fig. 1-g).

Le régénérat, d'abord plus mince que le reste du bras, s'épaissit. Les progrès de la régénération sont observables grâce aux deux traceurs que sont les ventouses et les chromatophores. Les ventouses se perfectionnent, deviennent fonctionnelles. Les chromatophores sont plus nombreux, plus grands et plus foncés. Ils se dilatent et se contractent en phase avec ceux du reste du bras. Deux mois et demi à trois mois après l'amputation, la Seiche utilise ce bras régénéré comme les autres, bien qu'il reste le plus souvent un peu plus court et un peu plus mince.

Discussion et conclusion

L'étude expérimentale de la régénération des bras de Céphalopodes a été limitée par la possibilité d'élevage des animaux en aquarium. Plus robustes et plus faciles à nourrir, ce sont d'abord des Octopodes (*Octopus* et *Eledone*) qui ont été utilisés (Lange, 1920; May, 1933; Callan, 1940). Depuis quelques années, la biologie de quelques Sepioïdés est suffisamment connue pour que ces animaux puissent servir de matériel d'expérience. Parallèlement à notre étude sur la Seiche, nous avons observé que la faculté de régénération des bras existe aussi chez *Sepiolo atlantica* (travail en cours).

Bien que décrites différemment, il est possible de retrouver dans le travail de Lange (1920), sur le Poulpe, les mêmes étapes. Des détails anatomiques entraînent quelques différences. Ainsi, les ventouses d'*Octopus* ne sont pas pédonculées et les prolongements des fibres des tractus cérébro-brachiaux ne sont pas à la même place dans le bras (Young, 1971; Lange, 1920). Ce dernier fait explique que le régénérat chez *Octopus* n'est pas axial mais rejeté vers le bord externe du bras.

Que ce soit chez *Octopus*, *Sepia* ou *Sepiolo*, nous observons la même succession de phénomènes :

l'étalement de l'épiderme se fait au cours de la cicatrisation. La plaie est entièrement recouverte (stade 1) ;

le bourgeon en demi-sphère correspond à la formation du blastème de régénération et au début de la croissance (stade 2) ;

l'évolution du bourgeon en cône est une phase de croissance (stade 3) ;

le stade « ventouses » et le stade « chromatophores » correspondent à la différenciation et à la morphogenèse (stades 4 et 5) ;

après avoir grandi longitudinalement, le régénérat s'épaissit, indice que la musculature longitudinale se différencie et croît plus vite que la musculature transversale. Les connexions nerveuses se rétablissent entre le régénérat et le reste du bras comme l'indique la reprise de l'activité fonctionnelle des ventouses et des chromatophores (stade 6).

Simultanément à la détermination de la chronologie des stades de la régénération des bras de *Sepia officinalis*, nous avons mené une

étude des modifications histologiques, cytologiques et biochimiques (Férai, 1977). Celle-ci fera l'objet prochainement de deux publications.

Summary

The regeneration of the arms of the cuttle-fish
Sepia officinalis L. (Cephalopoda, Sepioidea)

I. Morphological study.

The post-traumatic regeneration of the arms in young *Sepia officinalis* (dorsal mantle length = 2 to 5 cm) is described. Six morphological stages have been established. In order, they are : 1 — wound healing, 2 — formation of a bud, 3 — growth of regenerating arm, 4 — formation of the suckers, 5 — appearance of the first chromatophores, 6 — recovery of motor function. The regeneration of the arms of the Cuttle-fish is complete.

Zusammenfassung

Die post-traumatische Regeneration der Armen der jugendlichen *Sepia officinalis* (Dorsallänge des Mantels = 2-5 cm) ist beschrieben. Nach den morphologischen Beobachtungen hatten sechs Stadium bestimmt. 1 — Vernarbung, 2 — Bildung einer Knospe, 3 — Wachstum des Regeneraten, 4 — Erscheinung der Saugnapfanlagen, 5 — Erscheinung der ersten Chromatophoren, 6 — Beweglichkeit des regenerierten Arms. Die Regeneration der Armen des Tintenfischen ist sämtlich.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ADAM, w., 1937. — Notes sur les Céphalopodes : VII — Sur un cas de régénération chez *Sepioteuthis lessoniana* Lesson, 1830. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 13, (45), pp. 1-4.
- ALDRICH, F.A. et ALDRICH, M.M., 1968. — On the regeneration of the tentacular arm on the giant squid *Architeuthis dux* Steenstrup (Decapoda, Architeuthidae) *Can. J. Zool.*, 46, (5), pp. 845-847.
- BOLETZKY, s., v., 1974. — Elevage des Céphalopodes en aquarium. *Vie Milieu*, (2A), 24, pp. 309-340.
- BROCK, J., 1886. — Indische Cephalopoden. *Zool. Jb.*, 2, pp. 591-624.
- CALLAN, H.O., 1940. — The absence of a sex hormone controlling regeneration of the hectocotylus in *Octopus vulgaris* Lam. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 18, pp. 15-19.
- DONALDSON, D.J. et WILSON, J.L., 1975. — Dedifferentiation and mitotic activity in amputated newt tails locally deprived of the spinal cord (including a note on effects of amputation level on mitosis). *J. exp. Zool.*, 191, (1), pp. 9-23.
- FÉRAL, J.-P., 1977. — La régénération des bras de *Sepia officinalis* L. (Mollusque, Céphalopode, Coléoïdé). *Thèse Doctorat de Spécialité*, Université P. et M.-Curie, Paris-6, pp. 1-135.
- FITZHARRIS, T.P., 1976. — Regeneration in Sabellid annelids. *Amer. Zool.*, 16, pp. 593-616.
- HANKO, B., 1913. — Über einen gespaltenen Arm von *Octopus vulgaris*. *Wilhelm Roux Arch. Entw. Mech. Org.*, 37, pp. 217-222.
- LANOE, M.M., 1920. — On the regeneration and finer structure of the arms of the Cephalopods. *J. exp. Zool.*, 31, (1), pp. 1-57.
- MAY, R.M., 1933. — La formation des terminaisons nerveuses dans les ventouses du bras régénéré du Céphalopode *Octopus vulgaris* Lam. *Ann. St. océanogr. Salammbô*, 7, pp. 1-15.

- PARONA, c., 1900. — Sulla dicotomia della braccia nei Cefalopodi. *Boll. Musei Lab. Zool. Anat. comp. r. Univ. Genova*, 96, pp. 1-7.
- PORTMANN, A., 1952. — Les bras dorsaux de *Tremoctopus violaceus* dellie Chiaje *Revue suisse Zool.*, 59, (13), pp. 288-293.
- REVARDEL, J.L., et CHAPRON, c., 1975. — Influence de la vascularisation sur la régénération des membres chez les larves d'Urodèles. Nouvelle interprétation du rôle du système nerveux. *C.B. Acad. Sc. Paris (D)*, 280, pp. 1409-1411.
- RICHARD, A., 1971. — Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. *Thèse Doctorat d'Etat*, Université de Lille, pp. 1-264.
- RIGGENBACH, E., 1901. — Beobachtung über Selbstverstümmelung. *Zool. Anz.*, 24, pp. 587-593.
- SMITH, A.R. et WOLPERT, L., 1975. — Nerves and angiogenesis in Amphibian limb regeneration. *Nature*, 257, pp. 224-225.
- STEENSTRUP, J.J., 1856. — Hectocotyldannelsen hos Octopodslægterne *Argonauta* og *Tremoctopus*, oplyst ved lagttagelse af lignende Dannelser hos Blaeksprunt-terne i Almindelighed. *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.*, 5 R., 4, pp. 186-215, 2 pl.
- TOMPSETT, D.H., 1939. — *Sepia officinalis*. *L.M.B.C. Memoirs*, 23, pp. 1-184.
- VERRILL, A.E., 1881. — Renegeration of lost parts in the squid *Loligo pealei*. *Amer. J. Sc.* (3rd ser.), 21, pp. 333-334.
- VERRILL, A.E., 1882. — Report on the Cephalopods of the northeastern coast of America. *Ann. Rep. Comm. Fish Fisheries (1879)*, appendix A, Washington.
- YOUNG, J.Z., 1971. — The anatomy of the nervous System of *Octopus vulgaris*. Clarendon press. Oxford. pp. 1-690.