

REGENERATION ET CYCLE DE MUE POST-OPERATOIRE CHEZ LE CRABE OXYRHYNQUE *ACANTHONYX LUNULATUS* (RISSO) (CRUSTACEA DECAPODA OXYRHYNCHA)

par

Nicole Laugier et Jean-Claude Chaix

Université Aix-Marseille III. Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme. C.E.R.A.M.
Laboratoire de Zoologie Marine. 13397 Marseille Cedex 13.

Résumé

Les expériences de régénération, outre l'étude de l'évolution des bourgeons de régénération permettent aussi la mise en évidence de l'influence que peuvent avoir les divers types de régénération sur le déroulement du cycle de mue post-opératoire, et ce en fonction du stade de mue où est provoquée l'autotomie.

Les régénérations portent sur un seul péréiopode (régénération unique) ou six péréiopodes (régénération multiple simple) chez des animaux normaux; et chez des animaux épédonculés ou ayant subi l'ablation du deutocérébron et mis immédiatement en régénération multiple simple.

Les processus de cicatrisation et de formation du blastème provoquent un ralentissement ou un blocage du cycle de mue. Le cycle de mue post-opératoire est rallongé dans le cas d'une régénération unique alors qu'il subit un net raccourcissement lors d'une régénération multiple simple. Après une étude plus fine nous constatons que la durée globale du cycle de mue ne traduit pas la durée de chaque stade que ce soit en régénération unique ou en régénération multiple simple.

Chez *Acanthonyx lunulatus*, il n'y a pas d'effets accélérateurs dus à l'autonomie multiple sur la durée du cycle de mue des crabes épédonculés.

Ce travail montre en outre que le facteur déclenchant la prémue après autonomie multiple passe par un relais cérébral et met en évidence le rôle essentiel joué par un facteur pédonculaire autre que la M.I.H. dans l'initiation de la prémue chez les animaux en régénération unique.

Introduction

De nombreux travaux ont établi la liaison entre la mue et le pouvoir de régénération d'un appendice autotomisé chez les Crustacés Décapodes. Une synthèse bibliographique s'avère nécessaire si l'on veut par la suite mieux appréhender les résultats obtenus chez le crabe *Acanthonyx lunulatus*.

La régénération unique n'influe pas sur le cycle de mue chez *Gecarcinus lateralis* (Bliss, 1956; Skinner, 1962). Par contre, Tchernigovtzeff (1965) montre que la croissance d'un bourgeon chez *Carcinus maenas* peut être interrompue pendant une partie du cycle de mue chez les mâles adultes et toujours chez les femelles ovigères; on constate alors des cycles de mue rallongés. Ces observations sont en

accord avec les résultats déjà obtenus par Bauchau (1961) chez cette même espèce. Demeusy (1971) toujours chez des femelles juvéniles de *Carcinus maenas* obtient un ralentissement du cycle de mue d'autant plus grand que l'autotomie est provoquée près du stade critique. Le stade C₄ et les stades de prémue seraient les plus affectés.

La régénération multiple provoque un ralentissement du rythme des mues chez de jeunes *Carcinus maenas* (Demeusy, 1972). Elle not2 aussi des anomalies dans le processus de régénération qui dure deux cycles de mue. Ce ralentissement est d'autant plus important que l'autotomie est provoquée près de la période critique (fin D₁'), il n'est cependant que légèrement plus accentué par rapport à la régénération unique. Ces travaux sont en accord avec les résultats antérieurement obtenus par Emmels (1907) chez de jeunes homards. Notons que O'Farrel et Stock (1953) et Pholey (1961) chez les Insectes sont arrivés aux mêmes résultats.

Par contre Zeleny (1905) chez l'Ecrevisse, Stockard (1908) chez le Homard et Zuelzer (1907) chez l'Isopode *Asellus aquations* obtiennent une accélération du rythme des mues. Cette différence de résultats viendrait des écarts d'âge des animaux expérimentés. Les jeunes animaux subissent un ralentissement du rythme des mues, les animaux plus âgée, une accélération. Ceci sera constaté plus tard par Vernet-Cornubert (1961) chez *Pachygrapsus marmoratus*. Stockard (1908) précise l'importance du moment de l'autotomie des pattes : si elle survient juste après la mue, il y a accélération de celle-ci; si elle est plus tardive, la première mue est retardée mais la suivante accélérée.

Bliss (1956) chez *Gecarcinus lateralis* réalise l'autotomie de six ou huit péréiopodes et suit leur régénération. Les crabes expérimentés ont une accélération du rythme des mues.

Skinner et Graham (1970) constatent aussi que les *Gecarcinus lateralis* en C₄ placés en régénération multiple effectuent très vite la préparation à la mue. Par contre, les régénérations déclenchées au stade D₀ et D₁' produisent un allongement du cycle de mue. En fait, c'est alors le stade D qui est perturbé par la régénération multiple.

Chez la Crevette *Palaemonetes kadiakensis*, Stoffel et Hubschman (1974) pratiquent l'autotomie de quatre péréiopodes. Ils constatent une accélération du premier cycle si l'autotomie a lieu aux stades A ou B, une accélération des deux cycles successifs si l'autotomie a lieu au stade C et un premier cycle non affecté avec un deuxième cycle accéléré si l'autotomie est provoquée au stade D.

En 1980, les résultats de Charmantier-Daures chez *Pachygrapsus marmoratus* viennent corroborer ceux de Stoffel et Hubschman (1974); si l'ablation est effectuée en A et B, le premier cycle de mue est accéléré (36 p. 100 de raccourcissement). Si l'autotomie est provoquée au stade C₄ ou D₀, il y a aussi une accélération bien que légèrement moins forte. Les résultats sont différents si l'autotomie des péréiopodes survient en D₀. Alors l'auteur constate un retard à l'exuviation, la régénération est encore complète mais les appendices obtenus sont miniatures. Enfin, il n'y a plus de régénération si les pattes sont autotomisées en D₂ ou D₃ et la durée du premier cycle de mue est comparable à celle obtenue avec la régénération unique. Mais dans

tous les cas, le deuxième cycle est raccourci de 50 p. 100; à la deuxième exuviation, les périopodes réduits atteignent une taille normale. Donc le même phénomène (autotomie des périopodes suivie de régénération) peut avoir des conséquences opposées sur la mue selon le moment au cours du cycle de mue où on le fait intervenir.

En ce qui concerne les Oxyrhynques, Skinner et Graham (1972) n'ont obtenu aucun effet sur *Libinia emarginata*, mais les animaux expérimentés étaient certainement adultes et avaient ainsi perdu tout pouvoir de régénération et de mue.

L'ablation des bourgeons et leur régénération entraînent des perturbations du cycle de mue allant jusqu'à son interruption. Cet événement a été observé aussi bien chez les Insectes que chez les Crustacés (O' Parrei et Stock, 1953-1954; Stock et O'Farrel, 1954; Pholey, 1961; Skinner et Graham, 1972; Tchernigovtzeff, 1972-1974; Holland et Skinner, 1976; Weis, 1976; McCarthy et Skinner, 1977; Hopkins, 1982).

Tchernigovtzeff (1974) montre dans le cas de l'autotomie successive de deux appendices au cours du cycle de mue, en précisant le stade de mue, que l'autotomie du second bourgeon en prémue, avant le stade critique est toujours suivie d'un blocage momentané du cycle de mue et d'un arrêt de l'évolution de la prémue.

Les résultats très importants de McCarthy et Skinner (1977) montrent dans le cas de la régénération multiple que l'ablation de un ou plusieurs bourgeons lorsque R est voisin de 15, bloque la croissance des premiers régénérats. L'autotomie d'une autre patte thoracique entraîne les mêmes effets. Cet arrêt du cycle se traduit par un arrêt de la formation des gastrolithes. Lorsque les nouveaux bourgeons atteignent R voisin de 10, on constate une reprise de la croissance du premier bourgeon.

Hopkins (1982) chez *Uca pugilator* vérifie aussi que la perte d'un deuxième appendice durant C₄ a un effet important sur la croissance du bourgeon autotomisé antérieurement. La croissance basale du premier bourgeon est inhibée jusqu'à l'émergence du deuxième régénérat. Les deux bourgeons font ensuite leur croissance simultanément.

Après le blocage de la mue par la régénération durant un délai variable, la prémue se poursuit. La notion de « fresh start » du cycle de mue est proposée par O'Farrel et Stock (1953-1954). McCarthy et Skinner (1977) préfèrent « reinitiating of the normal sequence of proecdysial events » et relie cette reprise du cycle de mue à la nécessité de coordonner mue et régénération; Hopkins (1982) parle de « reset event » : la régénération reprogramme les processus de mue.

L'ablation des pédoncules oculaires chez les Crustacés Décapodes provoque chez presque toutes les espèces étudiées, un net raccourcissement du cycle de mue. Vernet-Cornubert (1964) a effectué des travaux de comparaison entre les effets provoqués par la régénération multiple et l'épédonculaiton sur la mue et la croissance chez *Pachygrapsus marmoratus*. Elle obtient un raccourcissement important du cycle de mue pour les animaux épédonculés, plus que pour la régénération multiple. Si les deux opérations, régénération multiple et

épédonculation, sont effectuées en même temps, aucun effet additif n'est constaté.

Tchernigovtzeff (1965) s'est intéressée à l'influence que peuvent avoir les pédoncules oculaires sur la multiplication cellulaire et la vitesse de régénération des appendices. D'après ses travaux sur les Décapodes, il apparaît que l'activité mitotique est plus intense chez les animaux épédonculés, peut-être en relation avec le taux d'accroissement plus important (Scudamore, 1947; Bauchau, 1948; Tchernigovtzeff, 1965). Si à la suite de l'interruption de la croissance des bourgeons par un blocage au stade C_4 , on effectue l'ablation des pédoncules oculaires chez un Brachyoure, il y a reprise de la croissance des bourgeons et déclenchement de la préparation à la mue (Bliss, 1956; Jyssum et Passano, 1957; Passano, 1960; Bauchau, 1961). Chez *Pachygrapsus marmoratus* (Charmantier-Daures, 1980) en régénération unique, l'épédonculation entre C_4 et D_0 provoque un raccourcissement du cycle de mue. L'auteur émet l'hypothèse d'une production d'hormone de mue due à la diminution de la M.I.H. Cette opération à ces stades (C_4 et D_0), déplace le stade critique de D , en fin C_4 . Si l'ablation des pédoncules oculaires est faite à partir de D_1 , elle reste sans effet et il n'y a pas de régénération. Il n'y aurait plus de M.I.H. à ce stade et par contre, présence d'hormone de mue.

Toutefois, la régénération multiple a des effets contradictoires sur le cycle de mue selon la présence ou non des pédoncules oculaires, puisque chez *Uca pugilator* en pratiquant la régénération multiple et l'épédonculation, on obtient des exuviations moins fréquentes (Fingerman et Fingerman, 1974) : la section des nerfs des pattes provoquerait un effet accélérateur sur l'organe Y par l'intermédiaire des pédoncules oculaires. D'après Charmantier-Daures (1980), la durée de la prémue serait influencée par plusieurs facteurs accélérateurs (dont l'absence de M.I.H.) et inhibiteurs (facteurs « freinateurs » par exemple l'action de la régénération sur le métabolisme de la mue ?). McCarthy et Skinner (1977) montrent que même chez les *Gecarcinus lateralis* épédonculés, la suppression des régénérats ou d'un autre appendice locomoteur bloque la croissance des bourgeons durant un certain temps. Il faut donc admettre que le blocage du cycle de mue ne passe pas forcément par le système endocrinien pédonculaire et il se peut que dans ce cas, un autre système prenne le relais des pédoncules oculaires quand ceux-ci sont endommagés.

Hopkins (1982) chez *Uca pugilator* après autotomie multiple divise la prémue en deux phases :

- une reprogrammation (« reset event »), indépendante des pédoncules oculaires, inhibitrice du proecdysis,
- un programme de prémue (« proecdysial program») normalement sous contrôle des pédoncules oculaires et interrompu par le « reset event ».

La réalisation des premières expériences d'ablations de cerveau chez le Décapode *Pachygrapsus marmoratus* (Charmantier-Daures, 1983) montrent des effets variables selon le stade où est faite l'ablation. Au stade C_4 l'animal reste bloqué à ce stade du cycle. Au stade D_0 , le cycle de mue se poursuit mais l'exuviation ne se réalise pas. À partir du stade D_1 , le cycle de mue et l'exuviation se déroulent norma-

lenient. L'auteur conclut à l'existence d'un facteur cérébral qui initie la premile et révèle le facteur d'exuviation au stade D_0 . Le facteur d'exuviation serait programmé dès le stade D_0 par un produit cérébral, alors que son émission par l'organe Y se situe chez *Pachygrapsus marmoratus* à la fin du stade D_1 (Charmantier-Daures, 1980).

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Le genre *Acanthonyx* appartient à la super-famille des Oxyrhynques, à la famille des Majidae et à la sous-famille des Acanthonycidae. Les nombreux genres de cette sous-famille sont en majorité tropicaux; seul le genre *Acanthonyx* se rencontre sur les côtes françaises, *A. lunulatus* (Risso, 1816) en est le seul représentant sur les côtes méditerranéennes. L'espèce est très commune parmi les algues des écueils et des côtes rocheuses, dans les aires non polluées, au niveau du médio-littoral et de l'infralittoral supérieur.

Les animaux ont été récoltés parmi les algues de l'infralittoral supérieur au lieu dit « l'Île du Petit Gaou », à proximité du village du Bruse, commune de Six-Fours-les-Plages, Var (Chaix, 1979). La pêche est essentiellement effectuée par prélèvements directs en plongée. Les animaux sont élevés isolément dans des bacs en matière plastique et en circuit fermé. L'eau du circuit, fortement oxygénée, est maintenue à la température de 20 °C sous une photopériode naturelle.

Durant l'hiver, l'alimentation est constituée par des *Halopteris scoparla* et durant l'été, par des *Ulva lactuca* et des *Cystoseira stricta*.

La détermination pratique des stades de mue chez *A. lunulatus* a été réalisée selon la méthode définie par Drach et Tchernigovtzeff (1967). L'apparition de la nouvelle cuticule sous l'ancienne chez *A. lunulatus*, la rétraction de l'épiderme et la mise en place des nouvelles soies peuvent s'observer, comme chez tous les Brachyours, au niveau de l'épipodite du maxillipède III.

Les animaux mis en régénération étaient tous juvéniles ou prépubères, les appendices d'*Acanthonyx lunulatus* ne régénérant plus après la mue de puberté.

Pour provoquer l'autotomie des périoïpodes, il faut exercer une très forte pression sur les appendices. A la différence des autres Crustacés Décapodes Brachyours, *A. lunulatus* dans son biotope, ne s'autolomise que très rarement car les tractions exercées sur les périoïpodes dans le milieu naturel sont très fortes.

Dans le cas d'une régénération unique, c'est le second périoïpode gauche qui est autotomisé. Dans celui d'une régénération multiple, sont autotomisés les périoïpodes 2, 3, 4 à gauche et à droite. Les périoïpodes 5 sont laissés en place pour permettre à l'animal d'effectuer sa mue dans de bonnes conditions. En effet, c'est en s'accrochant à un support par les périoïpodes 5 que les animaux se dégagent de leur ancienne carapace. Les pédoncules oculaires des Oxyrhynques

sont enchâssés à la base du rostre. Pour réaliser l'ablation, on les fait pivoter dans l'orbite puis ils sont extraits à la pince brucelle en rompant le tractus optique à son émergence dans la cavité orbitaire.

Chez *Acanthonyx lunulatus* le cerveau est situé à la base du rostre. Il est relié aux masses neurosécrétrices du pédoncule oculaire par le tractus optique. L'ablation du cerveau chez *A. lunulatus* est effectuée chirurgicalement par une ouverture pratiquée sur la face ventrale du céphalothorax, entre le cadre buccal et la base des antennes. Les pinces fines sont introduites obliquement par l'ouverture pratiquée et vont pincer vers l'avant les deux lobes olfactifs du deutocérébron pour les retirer délicatement. Le reste du cerveau est intact ainsi que le collier périoesophagien. L'ouverture est refermée par du ciment résine universel. En même temps, six péréiopodes sont enlevés pour observer une éventuelle régénération.

Toutes les mesures ont été effectuées au micromètre oculaire à 120 divisions d'un microscope stéréoscopique WILD M5. La croissance d'un bourgeon de régénération est évaluée grâce à l'indice de régénération R proposé par Bliss (1956) :

$$R = \frac{\text{Longueur du bourgeon}}{\text{Largeur du céphalothorax}} \times 100$$

Les allongements et raccourcissements des durées des cycles et des stades des cycles de mue sont calculés en pourcentage des durées observées sur les animaux normaux.

RÉSULTATS

Les animaux en régénération et ceux en régénération couplée avec épédonculation ou ablation du deutocérébron ont été contrôlés pour établir les courbes de croissance (Laugier, Chaix, 1984; Laugier, 1984) et pour vérifier l'évolution de leur cycle de mue post-opératoire.

L'autotomie d'un péréiopode au stade B permet de suivre l'influence de la régénération sur la durée totale du cycle de mue. La durée moyenne du cycle de mue chez *Acanthonyx lunulatus*, établie pour 82 individus, est de 61 jours lorsque l'on considère les animaux en élevage, toutes classes de taille et sexe confondus (Chaix, 1982) (pl. I, fig. 1). La durée moyenne du cycle de mue d'un animal autotomisé au stade B est de 98 jours (30 animaux ont été opérés). Toutefois, nous devons signaler que les valeurs obtenues se situent entre 70 et 147 jours. La durée du cycle de mue est allongée après l'autotomie provoquée d'un péréiopode. Même pour les cycles où le retard à la mue est des plus faibles, le stage de plateau qui correspond dans ce cas au début du stade C₄ se situe au 29^e jour. Nous constatons (pl. I, sch. 2.1) que le stade C₄ apparaît avec un retard d'une semaine et subit un allongement important par rapport au cycle témoin. Nous notons un léger raccourcissement du stade D_c. Le stade D₁ est réduit de moitié tandis que D₂-D₃ restent pratiquement inchangés. L'allongement de la durée du cycle de mue lors de la régénération unique

d'un périopode est due à la durée beaucoup plus importante du stade C_4 pendant lequel la croissance du bourgeon est bloquée à un indice de régénération voisin de 14.

Dans le cas d'une autotomie provoquée au stade D_0 (30 animaux expérimentés), le début de la régénération est plus tardif (environ 12 jours après l'autotomie). Les stades D_1 et D_2 - D_3 sont pratiquement normaux quant à leurs durées (pl. I, sch. 2.2). L'exuviation s'effectue 47 jours après l'autotomie, ce qui provoque un retard à la mue par rapport au témoin. L'allongement du cycle de mue est moins important que pour l'autotomie au stade B car le stade C_4 n'est pas affecté, mais l'allongement est dû au blocage du stade D_0 durant une dizaine de jours après l'autotomie.

L'autotomie provoquée de six périopodes (autotomie multiple simple) à partir du stade B raccourcit le cycle de mue qui n'est plus que de 35 jours (expérience réalisée sur 50 animaux). La durée du stade C_4 est normale, mais l'arrivée en C_4 s'effectue beaucoup plus tôt (10^e jour au lieu du 21^e jour). Le raccourcissement touche surtout la durée du stade D_1 et des stades D_2 - D_3 . Ce sont en fait les stades de début et de fin de cycle de mue qui marquent un net raccourcissement du cycle provoquant une mue anticipée à la suite de l'autotomie des périopodes au stade B (pl. I, sch. 3.1).

Le temps nécessaire à la régénération des périopodes dans le cas d'une autotomie provoquée au stade D_0 (50 animaux opérés) est aussi de 35 jours, ce qui donne des cycles pratiquement identiques, quant à leurs durées, à ceux des témoins. En effet, le stade D_0 subit un allongement compensé par un raccourcissement du stade D_1 . Dans ce cas, la régénération multiple ne provoque pas un net raccourcissement du cycle de mue (pl. I; sch. 3.2).

L'autotomie multiple simple étant provoquée au stade D, sur 30 animaux, c'est alors le stade D_1 lui-même qui se prolonge (la durée est doublée), D_2 - D_3 restant inchangés. Dans ce cas, la régénération multiple ne provoque plus du tout un raccourcissement de la durée du cycle de mue, mais au contraire un allongement assez net d'au moins une dizaine de jours (pl. I; sch. 3.3).

A la suite d'une autotomie provoquée après le stade D_1 , il semble que les stades de fin de prémue ne soient pas affectés. Le cycle de mue se termine en un laps de temps normal (40 animaux expérimentés).

L'autotomie de cinq bourgeons issus d'une autotomie multiple simple (portant sur 15 individus par lot) à partir du stade B est suivie d'une régénération qui se déroule en un temps sensiblement identique à celui obtenu lors de la régénération multiple à partir de D_0 pour six périopodes, à peine si l'on note un allongement de 2-3 jours. Par contre, dans ces expériences, le cycle de mue, c'est-à-dire la durée de la formation du bourgeon « témoin », est nettement plus longue que dans le cas d'une régénération multiple à partir du stade B. En effet, l'ablation des cinq bourgeons perturbe le déroulement du cycle de mue. Le stade D_0 est légèrement prolongé mais ce sont surtout les stades D, et D_2 - D_3 qui durent plus longtemps. Le décalage total est en moyenne de 12 jours.

Dans le cas où l'on provoque l'autotomie des bourgeons issus d'une

régénération multiple en D_0 , il y a deux possibilités (Laugier, 1984). On ne constate pas de poussée morphogénétique des cinq régénérais, le bourgeon « témoin » effectue sa croissance en 33 jours en moyenne; le cycle de mue est alors de 58 jours environ, c'est-à-dire peu différent en temps d'un cycle normal et beaucoup plus court qu'un cycle après autotomie des bourgeons issus d'une « double » régénération à partir du stade B. Dans le cas où les régénérais présentent un début de morphogénèse, le bourgeon « témoin » se développant en 40 jours impose une durée du cycle de mue plus longue (65 jours) par rapport à un cycle normal. Il faut noter que l'allongement est moindre que pour l'autotomie provoquée des bourgeons en « double » régénération à partir du stade B (8 jours de différence en moyenne).

L'ablation des pédoncules oculaires s'accompagne d'une autotomie unique ou multiple simple.

Dans le cas d'une autotomie unique, la moitié des crabes épédonculés opérés à partir du stade B (soit 9 animaux) a survécu mais aucun crabe n'a mué. On obtient une poussée du bourgeon très variable selon les individus : $R = 16$ au 58^e jour et $R = 9$ au 80^e jour du cycle de mue. Les crabes épédonculés et ayant subi l'autotomie du périopode P_2 en D_0 (20 animaux), ont régénéré un périopode de petite taille en 26 jours environ.

Les expériences d'ablation des pédoncules oculaires et de régénération multiple simple, ont porté sur 51 animaux venant d'exuvier et donc au stade B pour la plupart. Nous avons constaté beaucoup de mortalité : (62 p. 100 des animaux sont morts dans les 8 jours suivant l'opération, 34 p. 100 n'ont pas survécu au-delà du 27^e jour avec des indices R ne dépassant pas 15. Seulement 4 p. 100 sont arrivés à muer après 43 jours avec un indice R voisin de 20.

Les 65 animaux ayant subi l'ablation du deutocérébron sont soumis également à une régénération multiple à partir du stade B. Là encore, on note un taux de mortalité élevé : 60 p. 100 des crabes sont morts bloqués aux stades fin C_4 - D_0 75 jours après l'opération. Le peu d'individus (10 p. 100) qui sont arrivés à la mue, ont eu un cycle de mue de 56 jours.

DISCUSSION — CONCLUSION

Nous pouvons, d'après ces résultats, étudier les modifications de la durée stade par stade d'un cycle de mue. Ce type d'étude chez *Acanthonyx lunulatus* a été réalisé pour des expériences de régénération unique ou multiple et nous permet d'établir quelques remarques essentielles (P1. I) :

— Pour les animaux placés en régénération unique dès le stade B, la durée globale de leur cycle de mue est allongée de 50 p. 100 environ. Une étude plus fine stade par stade montre que la postmue est prolongée de 32 p. 100, le stade C_4 est 10 fois plus long. Par contre, la prémue est raccourcie de 35 p. 100 et c'est surtout le stade D_1 qui est

modifié (réduction de la moitié : 6 jours au lieu de 13). Cet exemple précis montre bien que l'analyse globale du cycle de mue peut conduire à des interprétations insuffisantes et à la limite erronées sur les mécanismes physiologiques puisque dans ce cas on observe un raccourcissement de la prémue malgré l'allongement global du cycle de mue.

— L'autotomie d'un seul péréiopode en D_0 provoque aussi un allongement du cycle de mue mais moins important (15 p. 100). C'est alors le stade D_0 lui-même qui est affecté et subit un allongement de 10 jours, les autres stades ne variant pas par rapport aux témoins.

PLANCHE I

Fig.1: crabe intact.

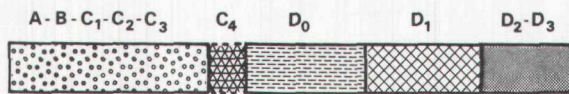


Fig. 2: crabe en régénération unique:

Schéma 2-1: à partir du stade B.

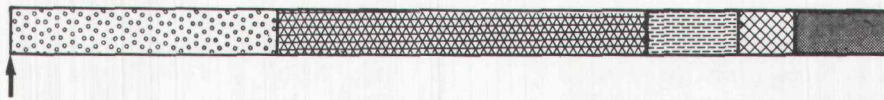


Schéma 2-2: à partir du stade D₀.

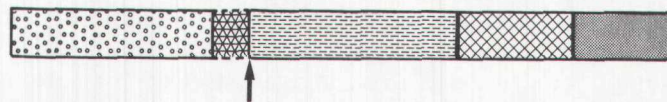


Fig. 3: crabe en régénération multiple:

Schéma 3-1: à partir du stade B.

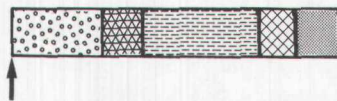


Schéma 3-2: à partir du stade D₀.

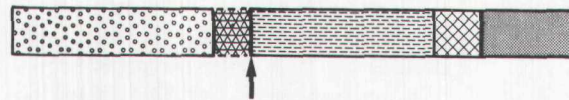
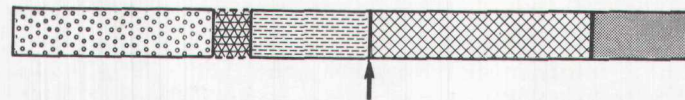


Schéma 3-3: à partir du stade D₁.



Durée du cycle de mue chez *Acanthonyx lunulatus*.

→ autotomie des péréiopodes.

— 2 jours.

On peut arriver aux mêmes conclusions en réalisant les expériences d'autotomie provoquée de 6 périopodes. Dans ce cas de régénération multiple, la durée globale du cycle de mue ne traduit pas, là aussi, la durée de chaque stade.

— L'autotomie étant provoquée au stade B, la durée du cycle est raccourcie de 43 p. 100. En fait, ce sont les stades de postmue (moindre de 55 p. 100), le stade D, (réduit de 60 p. 100) et les stades D₂-D₃ (réduits de 50 p. 100) qui sont affectés, les stades C₄ et D₀ restant sans changement.

— L'autotomie multiple étant provoquée au stade D₀, on ne constate pas de modifications dans la durée de la prémue, ni pour les stades D₂ et D₃. Par contre, le stade D₀ lui-même est perturbé (allongement de près de 60 p. 100) ainsi que le stade D, (réduit là encore de 60 p. 100).

— L'autotomie des périopodes étant provoquée au stade D,, on note un allongement du cycle de 15 p. 100 qui est dû uniquement à une durée supérieure de 11 jours de ce stade.

L'interprétation de certaines observations nous amène à la notion de « temps de latence ». Lors de l'autotomie provoquée, les processus de cicatrisation, formation du blastème et morphogenèse sont mis en jeu.

Le temps de latence est la période nécessaire à la cicatrisation et à la formation du blastème, soit le temps écoulé depuis l'autotomie provoquée jusqu'aux phénomènes visibles de la morphogenèse; c'est en fait la période pré-morphogénétique. Les courbes de croissance des bourgeons de régénération (Laugier, Chaix, 1984) montrent que l'allongement des cycles ou des stades correspond souvent à cette période. Tout se passe comme si les processus de cicatrisation et de formation du blastème provoquaient un ralentissement ou un blocage du déroulement du cycle de mue. Cette hypothèse peut être retenue dans le cas d'allongement des stades B et D₀ des animaux en régénération unique depuis les stades B et D₀ et pour les stades D₀ et D, des animaux en régénération multiple depuis les stades D₀ et D,. En ce qui concerne le raccourcissement de la durée des stades (D, en particulier) observé dans certaines expérimentations, on ne peut donner dès à présent une interprétation. Quand on parle des stades de mue, on se réfère toujours aux stades morphologiques établis par Drach et Tchernigovtzeff (1967), il faut maintenant considérer un nouveau critère biochimique pour caractériser ces stades. Il s'agit du taux des ecdystéroïdes hémolympatiques. Les dosages à partir d'hémolymphe de crabes ayant un cycle de mue normal (Chaix, 1982) et de crabes en régénération multiple (Laugier, Chaix, en préparation) apportent des renseignements intéressants sur l'arrêt des processus de mue. Nous pouvons considérer que l'autotomie multiple, par un mécanisme partiellement élucidé (McCarthy et Skinner, 1977) bloque les processus de mue. L'étude de cette régénération à partir des trois stades expérimentés (B, D₀, D,) nous montre dans tous les cas une reprise de la prémue environ 13 jours après l'autotomie provoquée. Contrairement à ce que l'on observe chez les témoins, il n'y a pas de relations étroites entre le taux des ecdystéroïdes hémolympatiques et les stades de mue chez les crabes en régénération.

D'après les expériences de régénération multiple, se pose le problème de l'accélération du cycle de mue par ce type de régénération. On sait que chez les Crustacés Décapodes en général, l'ablation des pédoncules oculaires, d'une part, et la régénération multiple des péréiopodes d'autre part, accélèrent le déroulement du cycle de mue. Les *Acanthonyx lunulatus* épédonculés effectuent des mues successives avec un cycle de mue très régulier de $30,8 + 5,6$ jours (Chaix, 1982). Pour l'instant aucune hypothèse n'a été avancée pour ce qui est du déclenchement de l'entrée précoce en prémue dans le cas d'une autotomie multiple provoquée et donc du raccourcissement du cycle de mue. Les expériences d'ablations conjointes des pédoncules oculaires et de plusieurs péréiopodes, montrent que, loin d'avoir un effet cumulatif, ces deux opérations entraînent une durée supérieure du cycle de mue par rapport aux animaux épédonculés (Vernet-Cornubert, 1961; Fingerman et Fingerman, 1974 Charmantier-Daures, 1980; McCarthy et Skinner, 1977; Hopkins, 1982).

Chez *Acanthonyx lunulatus*, ces deux opérations ont occasionné une mortalité élevée. Etant donné le faible nombre de crabes qui ont survécu, on ne peut que déterminer la durée du cycle de mue dans son ensemble (43 jours), sans pouvoir donner de précision au niveau de la durée des différents stades. Nous constatons qu'il n'y a pas d'effets accélérateurs dus à l'autotomie multiple sur des crabes épédonculés.

Comment expliquer que la régénération unique et la régénération multiple aient des influences contradictoires sur la durée des cycles de mue ? Effectivement, la régénération unique allonge le cycle de mue, alors que la régénération multiple le raccourcit. L'allongement du cycle de mue est très net chez *Acanthonyx lunulatus* en régénération unique à partir du stade B mais inexistant chez *Pachygrapsus marmoratus*, *Gecarcinus lateralis* ou *Uca pugilator*. Cet allongement, comme nous l'avons signalé précédemment, est dû à un rallongement du stade C₄. L'épédonculation couplée avec la régénération unique chez *A. lunulatus* conduit à une croissance des bourgeons très variable, et malgré la suppression de M.I.H., les crabes n'effectuent pas leur entrée en prémue. (Il y a blocage en fin C₄). Quelle interprétation donner à de tels résultats ? Dans le cas d'un animal pédonculé en régénération unique, l'entrée en prémue se réalise tardivement; l'animal épédonculé en régénération unique ne peut entrer en prémue malgré l'absence de M.I.H. Il faut alors admettre que l'autotomie provoquée d'une seule patte chez *A. lunulatus* bloque les processus de mue. Les pédoncules oculaires semblent donc indispensable dans le cas de la régénération unique pour initier la prémue, puisqu'il n'y a que la régénération multiple qui soit capable d'induire une prémue précoce. Rappelons ici que le modèle utilisé étant un Oxyrhynque, les ablations de pédoncules oculaires ne provoquent pas forcément les mêmes effets que chez les autres Décapodes, il suffit pour s'en persuader de se souvenir que l'épédonculation inhibe la vitellogenèse au lieu de l'initier. Ces résultats qui apparaissent assez contradictoires pourraient trouver une explication après l'étude comparative des différents massifs neuro-sécréteurs du cerveau et des pédoncules oculaires.

Charmantier-Daures (1983) à la suite d'expériences sur le cerveau de *Pachygrapsus marmoratus* apporte de nouvelles informations sur le

déclenchement de la prémue chez les Crustacés Décapodes. En effet, l'ablation du cerveau pratiquée au stade C₄ empêche l'initiation de la prémue. Nous avons réalisé chez *Acanthonyx lunulatus* l'ablation sélective du deutocérébron au stade B, les animaux étant immédiatement soumis à une régénération multiple. Nous constatons alors un blocage fin C₄-D₀ pour certains animaux. Le contrôle montre que le deutocérébron a été complètement enlevé, les autres structures n'ayant pas été lésées.

En ce qui concerne le petit nombre d'animaux ayant effectué un cycle complet en 56 jours, la dissection montre que le deutocérébron n'avait subi qu'une ablation partielle. Ces résultats d'expériences préliminaires chez *A. lunulatus* viennent corroborer les conclusions de Charmantier-Daures (1983) à savoir que les mécanismes de prémue sont sous le contrôle du cerveau et plus précisément du deutocérébron. De plus ces expériences montrent que, en l'absence des lobes olfactifs du deutocérébron, la régénération multiple ne peut induire les mécanismes de prémue.

En conclusion, l'étude du cycle de mue chez *Acanthonyx lunulatus* en régénération permet de constater que tous les stades de la prémue ne sont pas affectés de la même manière et que leur durée varie selon le stade où est provoquée l'autotomie.

En fait, l'antagonisme que l'on note entre l'allongement du cycle de mue en régénération unique et le raccourcissement en régénération multiple, relève du même mécanisme, il y a un blocage par l'autotomie. Dans le cas d'une régénération unique, ce blocage est levé tardivement par un facteur pédonculaire, ce qui se vérifie par une absence du déclenchement de la prémue si les animaux sont épédonculés au stade B. Par contre, l'initiation de la prémue pour des crabes en régénération multiple peut s'effectuer en l'absence des pédoncules oculaires, mais dans ce cas, nous avons pu montrer que c'est au niveau du deutocérébron que se situe un facteur déclenchant la prémue, l'acteur lié aux processus de régénération.

Summary

Regeneration and post-autotomy molting cycle in the spider crab
Acanthonyx lunulatus (Risso) (Crustacea Decapoda Oxyrhyncha)

Regeneration experiments in addition to growth's study regeneration of limb bud, place in prominent position the influence of the pattern of regeneration on the sequence of post-autotomy molting cycle events which is closely associated with the molt stage where the autotomy occurs.

The regeneration interest only one walking leg fsingle regeneration or six walking legs (multiple simple regeneration) on normal spider crabs *Acanthonyx Innulatus*, and on eyestalkless animals in multiple simple regeneration.

Scar tissue formation and the blastem formation processes induce slackening or pause of molting cycle. Post-autotomy molting cycle become longer on single regeneration while it is shortened on multiple simple regeneration. An elaborate study shows that total duration of molting cycle does not express each stage duration on single regeneration or multisimple regeneration. In eyestalkless spider crabs *Acanthonyx lunulatus*, the multiple autonomy does not induce accelerated effects.

This study shows that factor releasing premolt after multiple autotomy goes over cerebral stage and indicates the important part of a eyestalk factor other than M.I.H. in premolt initiation on single regeneration animals.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BAUCHAU, A.G., 1948. — Phénomènes de croissance et glande sinusaire chez *Eriocheir sinensis*. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 79, pp. 73-86.
- BAUCHAU, A.G., 1961. — Régénération des périopodes et croissance chez les Crustacés Décapodes Brachyours I. Conditions normales et rôle des pédoncules oculaires. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 91, pp. 57-84.
- BLISS, D.E., 1956. — Neurosecretion and the control of growth in a Decapod Crustacean. In : *Bertil Hanström Zoological papers in honour of his 65th birthday*, pp. 56-75.
- BLISS, D.E., 1959. — Factors controlling regeneration of legs and molting in land crabs. In : *Physiology of Insect Development*, pp. 131-144, Campbell university of Chicago press, Chicago.
- CHAIX, J.C., 1979. — Quelques aspects de la biologie, de l'écologie et du comportement du crabe Oxyrhynque *Acanthonyx lunulatus*. *Bull. Soc. Zool. France*, 104, pp. 179-187.
- CHAIX, J.C., 1982. — Mue et reproduction chez les Majidae (Crustacea Decapoda Oxyrhyncha) : Aspects biologiques endocrines et biochimiques chez le crabe *Acanthonyx lunulatus* (Risso). Thèse doctorat d'état, Académie d'Aix-Marseille, 202 pp.
- CHAMANTIER-DAURES, M., 1980. — La mue et la régénération chez *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1987, Crustacé, Décapode, Brachyoure) ; interactions, contrôles endocrine et neuroendocrine. Thèse doctorat d'Etat, Université de Montpellier, 233 pp.
- CHAMANTIER-DAURES, M., 1983. — Ablation du cerveau chez *Pachygrapsus marmoratus* (Crustacé Décapode Brachyoure) : technique opératoire; premiers résultats sur le contrôle cérébral de la mue et de la régénération. *C.R. Acad. Sc. Paris, III.* 297, pp. 137-139.
- DEMEUSY, N., 1971. — Influence de la régénération sur la première exuviation post-opératoire chez *Carcinus maenas* (Crustacé, Décapode, Brachyoure). *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 273, pp. 1140-1143.
- DEMEUSY, N., 1972. — Perturbation de la régénération chez le Crustacé Décapode *Carcinus maenas*, consécutive à l'autotomie simultanée de plusieurs périopodes. *C.R. Hebd. Acad. Sc. Paris*, 275, pp. 1891-1894.
- DRACH, P. et TCHERNIGOTZEFF, C., 1967. — Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie milieu*, 18, pp. 596-609.
- EMMEL, V.E., 1907. — Relations between regeneration, the degree of injury and moulting in young lobsters. *Science*, 25, p. 785.
- FINGERMAN, M. and FINGERMAN, S.W., 1974. — The effects of limb removal on the rates of ecdysis of eyed and evestalkless fiddler crabs, *Uca pugnator*. *Zool. Jb. Physiol. Bd.*, 78, pp. 301-309.
- HOLLAND, C.A. and SKINNER, D.M., 1976. — Interactions between molting and regeneration in the land crab. *Biol. Bull.*, 150, pp. 222-240.
- HOPKINS, P.M., 1982. — Growth and regeneration patterns in the fiddler crab, *Uca pugnator*. *Biol. Bull.* 163, pp. 301-319.
- JYSSUM, S. and PASSANO, L.M., 1957. — Endocrine regulation of preliminary limb regeneration and molting in the crab *Sesarma*. *Anat. Rec.*, 128, pp. 571-572.
- LAUGIER, N., 1984. — Régénération et cycle de mue chez le crabe *Acanthonyx lunulatus* (Risso) (Crustacea Decapoda Oxyrhyncha); contribution à l'étude de leurs relations réciproques. Thèse 3^e cycle. Université d'Aix-Marseille, 145 pp.
- LAUGIER, N. and CHAIX, J.C., 1984. — Patterns of serum Ecdysteroids during Uninduced and induced proecdysis by multiple autotomy in the spider crab *Acanthonyx lunulatus* (en préparation).
- MAC CARTHY, J.F., and SKINNER, D.M., 1977 a. — Interruption of proecdysis by autotomy of partially regenerated limbs in the Land Crab, *Gecarcinus lateralis*. *Developmental biology*, 61, pp. 299-310.
- MAC CARTHY, J.F. and SKINNER, D.M., 1977 b. — Proecdysial changes in serum Ecdysone titers, Gastrolith formation, and limb regeneration following molt induction by limb Autotomy and/or eyestalk removal in land Crab, *Gecarcinus lateralis*. *General and Comparative endocrinology*, 33, pp. 278-292.

- O'FARREL, A.F. and STOCK, A., 1953. — Regeneration and the moulting cycle in *Blatella germanica*. I Single regeneration initiated during the first instar. *Austral J. Biol. Sci.*, 6, n° 3, pp. 485-500.
- O'FARREL, A.F. and STOCK, A., 1954. — Regeneration and the moulting cycle in *Blatella germanica* L. III. Successive regeneration of both metathoracic legs. *Austral. J. Biol. Sci.*, 7, pp. 525-536.
- PASSANO, L.M., 1960. — Molting and control. In. *Waterman, Physiology of Crustacea*, I, pp. 473-536. *Acad. press., New York and London*.
- PHOLEY, H.J., 1961. — Interactions between the endocrine system and the developing tissue in *Ephestia kühnella*. *Wilhelm Roux. Arch. Entwicklungsmech. Organismen*, 153, pp. 443-458.
- RISSE, A., 1816. — Histoire naturelle des Crustacés de la région de Nice. *Paris*.
- SCUDAMORE, H.H., 1947. — The influence of sinus gland upon molting and associated changes in the crayfish. *Physiol. Zool.*, 20, pp. 187-208.
- SKINNER, D.M., 1962. — The structure and metabolism of a crustacean integumentary tissue during a molt cycle. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 123, pp. 635-647.
- SKINNER, D.M. and GRAHAM, D.E., 1970. — Molting in land crabs : stimulation by leg removal. *Science, N.Y.*, 169, pp. 383-385.
- SKINNER, D.M. and GRAHAM, D.E., 1972. — Loss of limbs as a stimulus to ecdysis in *Brachyura* (true crabs). *Biol. Bull. mar. biol. lab., Woods Hole*, 143, pp. 222-233.
- STOCK, A. and O'FARREL, A., 1954. — Regeneration and the molting cycle in *Blatella germanica* II. Simultaneous regeneration of both metathoracic legs. *Austral. J. Biol. Sci.*, 7, pp. 302-307.
- STOCKARD, C.R., 1908. — The influence of regeneration on moulting in Crustacea. *Am. Nat.*, 42, pp. 140-142.
- STOFFEL, L.A., and HUBSCMAN, J.H., 1974. — Limb loss and the molt cycle in the freshwater shrimp *Palaemonetes kadiakensis*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 147, pp. 203-212.
- TCHERNIGOVITZEFF, C., 1965. — Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des Crustacés Décapodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 106, pp. 377-497.
- TCHERNIGOVITZEFF, C., 1972. — Régénération et cycle d'intermue chez le crabe *Gecarcinus lateralis* I. Etude de la relation entre la croissance préexuviale des bourgeons de pattes et les étapes de la morphogenèse des soies. *Arch. Zool. exp. gén.*, 113, pp. 197-213.
- TCHERNIGOVITZEFF, C., 1974. — Régénération et cycle d'intermue chez le crabe *Gecarcinus lateralis*. II. Situation du moment critique. Incidence d'une régénération tardive sur le cours de la prémue. *Arch. Zool. exp. gén.*, 115, pp. 423-440.
- VERNET-CORNUBERT, G., 1961. — Note préliminaire concernant l'influence de régénérats multiples et successifs sur la biologie du crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 253, pp. 2268-2270.
- VERNET-CORNUBERT, G., 1964. — Comparaison entre les effets provoqués par l'épédonculation et par la régénération intensive sur la mue et la croissance chez *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 61, (1289), 20 pp.
- WEIS, J.S., 1976. — Regeneration in the fiddler crab *Uca pubilator*, after injury or removal of limbs buds. *J. exp. Zool.*, 197, pp. 21-30.
- ZELENY, C., 1905. — The effects of successive removal upon the rate of regeneration. *J. exp. Zool.*, 2, pp. 347-369.
- ZUELZER, M., 1907. — Ueber den Einfluss der Regeneration auf die wachstumsgeschwindigkeit von *Asellus aquaticus* L. *Arch. Entw. Mech. org.*, 25, pp. 361-397.