



**HAL**  
open science

# SUR LA MÉTHODE DE DÉTERMINATION DES STADES D'INTERMUE ET SON APPLICATION GÉNÉRALE AUX CRUSTACÉS

Pierre Drach, Catherine Tchernigovtzeff

► **To cite this version:**

Pierre Drach, Catherine Tchernigovtzeff. SUR LA MÉTHODE DE DÉTERMINATION DES STADES D'INTERMUE ET SON APPLICATION GÉNÉRALE AUX CRUSTACÉS. Vie et Milieu , 1967, pp.595-610. hal-02951622

**HAL Id: hal-02951622**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02951622>**

Submitted on 28 Sep 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

588

de rechercher dans certains cas des erreurs particulières pour la  
validation de la période post-embryonnaire. Il faut d'ailleurs reconnaître  
que aux difficultés inhérentes au matériel utilisé s'ajoute le fait que les tra-  
vaux (DRACH, 1939 et 1944) auxquels se réfèrent généralement les  
chercheurs ne sont plus à jour en ce qui concerne certaines lar-  
ves du cycle. Depuis 1939, à la suite d'observations faites sur  
l'adulte, il a été constaté que le cycle de mue des crustacés est  
souvent plus long que celui des insectes. Les périodes d'immaturité  
sont donc plus longues. Ces constatations ont conduit à modifier  
certaines données de la méthode de DRACH (1939) et à proposer  
une méthode plus précise et plus sûre pour la détermination  
des stades d'intermue. Cette méthode a été appliquée à la détermination  
des stades d'intermue chez les crustacés. Elle a été appliquée à la détermination  
des stades d'intermue chez les crustacés. Elle a été appliquée à la détermination  
des stades d'intermue chez les crustacés.

## SUR LA MÉTHODE DE DÉTERMINATION DES STADES D'INTERMUE ET SON APPLICATION GÉNÉRALE AUX CRUSTACÉS

par Pierre DRACH

et

Catherine TCHERNIGOVITZEFF

*Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer*

*Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Paris*

### INTRODUCTION

Depuis le travail de DRACH (1939) sur la mue et le cycle d'intermue des Décapodes, il est reconnu que le principe de fractionnement du cycle, proposé alors pour les Brachyours, est valable d'une manière générale pour la classe des Crustacés.

En effet, d'abord adapté aux Natantia (DRACH, 1944), le fractionnement du cycle a été appliqué aux Amphipodes (CHARNIAUX-LEGRAND, 1952), aux Isopodes (STEVENSON, 1961; JUCHAULT-STOLL, 1964), aux Cirripèdes (BOCQUET-VEDRINE, 1956, 1965) et aux Phyllopoies (CHAIGNEAU, 1962). D'autre part, un certain nombre d'auteurs l'ont utilisé pour le traitement de problèmes physiologiques divers (HIATT, 1948; RENAUD, 1949; SEWELL, 1955; TRAVIS, 1955, 1957 et 1963; CHASSARD, 1958; ECHALIER, 1959; ZUCKERKANDL, 1960; SCHEER, 1960; SKINNER, 1962, 1965 et 1966; TRUCHOT, 1964; McWHINNIE et CORKILL, 1964; SATHER, 1966b, ... pour n'en citer que quelques-uns).

La méthode de détermination des stades d'intermue n'est cependant pas toujours correctement mise en œuvre. Certes, pour des groupes ou des espèces n'ayant pas encore été étudiés de ce point de vue, le repérage des stades peut présenter des difficultés : certaines peuvent provenir d'un manque d'habitude à examiner au microscope les tissus frais des appendices, d'autres de la nécessité

de rechercher dans certains cas des critères particuliers pour la subdivision de la période postexuviale. Il faut d'ailleurs reconnaître qu'aux difficultés inhérentes au matériel s'ajoute le fait que les travaux (DRACH, 1939 et 1944) auxquels se réfèrent généralement les chercheurs, ne sont plus à jour en ce qui concerne certaines fractions du cycle : depuis 1939, à la suite d'observations faites sur d'autres groupes que les Brachyours, le fractionnement initial a été un peu modifié.

Les principales modifications ont été signalées par CHARNIAUX-COTTON (1957) dans un travail sur l'Amphipode *Orchestia gammarella* et elles ont été brièvement rappelées par PASSANO (1960). Il nous paraît cependant indispensable d'y revenir plus longuement, non seulement pour mieux faire connaître le système, tel que nous l'appliquons actuellement, et faciliter ainsi le repérage des stades chez tous les Crustacés, mais aussi pour éviter d'éventuelles méprises au sujet de travaux réalisés à différentes dates (après 1939) et basés sur une subdivision du cycle un peu différente. Il faut noter que certaines études récentes sur le cycle d'intermue de Décapodes ignorent encore totalement le stade  $D_0$ , surajouté après les mémoires de 1939 et 1944.

### NOMENCLATURE DES DIFFÉRENTES COUCHES CONSTITUANT LA CUTICULE

La description des stades nous amenant à désigner les différentes couches de la cuticule des Crustacés, il nous paraît opportun de rappeler ici quelques synonymies (tableau 1).

TABLEAU 1

*Nomenclature des différentes couches de la cuticule des Décapodes*

	Drach 1939		Dennell 1960 (en anglais)	Skinner 1962 (en anglais)	Lower 1964 (en anglais)	
	epicuticule		epicuticle	epicuticle	epicuticle	
Couches sécrétées avant l'exuviation	Endocuticule	couche préexuviale = couche pigmentaire	Endocuticle	pigmented layer	exocuticle	
Couches sécrétées après l'exuviation		couche princi- pale		calcified layer	endocuticle	calcified zone = mesocuticle
		couche membra- neuse		uncalcified layer	membranous layer	membranous zone = endocuticle
					Procuticle	

La nomenclature adoptée par SKINNER est actuellement assez courante; elle a l'avantage d'être concise, mais présente l'inconvénient d'utiliser le terme d'endocuticule dans un sens très différent de celui qui avait été retenu dans le travail de DRACH (1939). LOWER (1964) applique ce terme à la seule couche membraneuse; chez les Insectes, endocuticule désigne tantôt uniquement la couche postexuviale de la procuticule, tantôt cette couche plus une partie de la couche préexuviale (respectivement : BROWNING, 1942 et WIGGLESWORTH, 1933, cités par RICHARDS, 1951, p. 191).

Dans la nomenclature de DRACH, le terme endocuticule est employé dans le même sens que celui de procuticule, proposé ultérieurement par RICHARDS (*l.c.*). Pour les Crustacés, nous nous reportons à la nomenclature de DRACH, dans laquelle les expressions « couche préexuviale » et « couches postexuviales » ont l'avantage de s'appliquer aussi bien à des cuticules calcifiées que non calcifiées.

### STADES D'INTERMUE DÉFINIS EN 1939

On sait que le fractionnement du cycle est basé sur l'étude de l'évolution des téguments au cours de l'intermue et qu'il a été établi en vue de la détermination immédiate du stade auquel se trouve un animal donné, par observation *in vivo*, ou sur des pièces venant d'être prélevées.

En 1939, DRACH distingue dans l'intermue des Brachyours les étapes suivantes :

#### PÉRIODE A :

Immédiatement après la mue, le squelette est entièrement déformable sous l'action de légères pressions. Cette période est subdivisée en deux étapes. A<sub>1</sub> : la cuticule a une consistance de membrane molle, l'absorption d'eau n'est pas terminée. A<sub>2</sub> : la cuticule, quoique encore molle, acquiert une consistance parcheminée (1).

#### PÉRIODE B :

Le bouclier dorsal n'est plus déformable, mais reste encore flexible dans certaines régions; la face ventrale de l'animal est encore molle. Cette période est subdivisée d'après la flexibilité du tégument des méropodite et propodite des pinces (B<sub>1</sub> et B<sub>2</sub>).

(1) C'est en A<sub>2</sub> que débutent simultanément la calcification de la couche préexuviale et la sécrétion des premières strates de la couche principale (DRACH, 1939, p. 292).

#### PÉRIODE C :

Le squelette est durci dans son ensemble. Les subdivisions  $C_1$  et  $C_2$  marquent la disparition progressive de la flexibilité de différentes régions qui étaient encore souples en B. En  $C_3$ , le tégument a acquis sa rigidité définitive mais ne possède pas encore de couche membraneuse. L'apparition de la couche membraneuse (2) distingue le stade  $C_4$  du stade précédent : la construction du nouveau tégument est alors achevée; c'est une période de stabilité des téguments (3).

#### PÉRIODE D :

C'est toute la période de préparation à la mue. Le premier indice noté en 1939, et retenu comme critère du stade  $D_1$ , est la formation de nouvelles soies dans les épipodites branchiaux des maxillipèdes (examinés au microscope). Le stade  $D_2$ , caractérisé par la sécrétion de la couche pigmentaire, est mis en évidence soit par le découpage d'un fragment de la carapace qui laisse voir la nouvelle cuticule sous-jacente, soit par cassure de l'article terminal d'une patte qui fait apparaître l'extrémité de celle-ci enveloppée de sa nouvelle gaine de cuticule. Le stade  $D_3$ , caractérisé par l'état avancé des résorptions de l'exosquelette, est reconnaissable à la fragilité des lignes exuviales. Au stade  $D_4$ , précédant immédiatement la mue, il y a résorption totale (ouverture) le long d'une partie de ces mêmes lignes.

### MODIFICATIONS INTRODUITES DEPUIS 1939

La principale modification apportée à ce système de fractionnement du cycle est la caractérisation d'une étape supplémentaire au début de la période D :  $D_0$ . Ce stade a été défini chez les Amphipodes par CHARNIAUX-LEGRAND (1952) et reconnu à la même époque chez les Décapodes (DRACH non publié). En effet, avant d'apercevoir les plis d'invagination autour des matrices des soies (critère du stade  $D_1$ ), on peut observer la rétraction progressive de ces matrices hors de l'embase squelettique des vieilles soies et l'écartement simultané de l'épiderme situé entre les soies : ces caractères définissent

(2) Prélever un fragment de carapace, le débarrasser de l'épiderme qui y adhère en l'essuyant avec du papier filtre, puis casser le fragment en le pliant face interne en dedans : si rien ne retient les bords de la cassure, il n'y a pas de couche membraneuse; si, au contraire, les bords sont retenus par une membrane souple, on a mis en évidence la couche membraneuse.

(3) C'est cette période (le stade  $C_4$ ) que certains auteurs de langue anglaise appellent « intermolt », donnant ainsi à ce terme un sens restreint (PASSANO, 1960; BLISS et BOYER, 1964; SATHER, 1966a, parmi d'autres).

le stade  $D_0$  et constituent le premier indice morphologiquement décelable de la préparation d'une mue. Les figures 1 et 2 montrent l'extrémité d'une rame d'uropode chez deux Galathées en  $D_0$  : au début de  $D_0$  (fig. 1), l'épiderme, dont le profil dessine une courbe, est encore peu écarté des boucles formées par la cuticule entre les soies, alors qu'il en est beaucoup plus éloigné en  $D_0$  avancé (fig. 2); la figure 3 montre les matrices des soies et l'épiderme rétractés, dans une écaille antennaire de Squille. Nous avons donné ailleurs des microphotographies d'appendices de *Palaemon serratus* et de *Carcinus maenas* en  $D_0$  (TCHERNIGOVITZEFF, 1965). Nous insistons sur le fait que le décollement de l'épiderme et de la cuticule ne peut être tenu pour certain que s'il est constaté sur du matériel frais, toute fixation provoquant le plus souvent une rétraction artificielle des tissus. En 1952, CHARNIAUX-LEGRAND a appelé ce stade  $D_{1a}$ , mais son importance, du point de vue physiologique comme de celui de sa durée relative, et le souci de conserver à l'étape suivante le critère de la mise en place effective d'une partie du squelette des futures soies, ont amené à la rebaptiser  $D_0$ , pour l'individualiser davantage (DRACH non publié, CHARNIAUX-COTTON, 1957). Le chiffre 0 situe simplement ce stade avant  $D_1$  et évite de modifier la numérotation des stades ultérieurs déjà utilisée par divers auteurs. Dans le travail de 1939, le début de  $D_0$  a été inclus dans le stade  $C_4$ , et  $D_0$  plus avancé confondu avec le début de  $D_1$ .

Le fractionnement du cycle chez les Brachyours a été complété ensuite par la subdivision de  $D_1$  qui peut être faite exactement comme chez les Natantia (voir plus loin).

Une modification de méthode a été adoptée pour la détermination du stade  $D_2$  : comme chez les Natantia, on repère ce stade par l'apparition de la cuticule sur l'épiderme banal situé entre les futures soies (figure 4, Planche II), dans les mêmes pièces qui sont examinées au microscope pour la détermination de  $D_0$  et de  $D_1$ . On peut d'ailleurs subdiviser ainsi le stade  $D_2$  d'après l'épaisseur de la couche préexuviale en formation.

## GÉNÉRALISATION DU SYSTÈME

L'examen critique de la série d'étapes, établies à l'origine chez *Cancer pagurus*, soulignait la valeur inégale des caractères de repérage et prévoyait dès lors les limites pour la généralisation à d'autres espèces de Crabes (DRACH, 1939, p. 188).

Pour l'ensemble des Crustacés, il y a lieu de considérer séparément le cas des espèces fortement calcifiées et celui des espèces peu ou pas calcifiées.

#### ESPÈCES FORTEMENT CALCIFIÉES

Le fractionnement de toute la période allant de  $C_4$  à la mue (y compris le stade  $D_0$ ) a une valeur tout à fait générale. Chaque étape de cette période est définie par l'apparition d'un fait morphologique nouveau de caractère très général : couche membraneuse achevant la formation du tégument ( $C_4$ ), rétraction de l'épiderme et des matrices des soies ( $D_0$ ), apparition des fentes dans les matrices ( $D_1$ ), début de sécrétion de la couche préexuviale ( $D_2$ ), résorptions manifestes au niveau des lignes exuviales ( $D_3$ ), puis ouverture de celles-ci ( $D_4$ ).

Au contraire, les caractères retenus pour la détermination des stades  $B_1$ ,  $B_2$ ,  $C_1$  et  $C_2$  sont moins nets (puisqu'ils relèvent de l'appréciation du durcissement progressif des téguments) et, se rapportant à un type morphologique particulier, ils ne sont pas automatiquement transposables à d'autres espèces sans une étude préalable de chaque cas (4). De plus, la flexibilité relative des différentes régions de l'exosquelette est difficilement appréciable chez des animaux de petite taille (Crabes de largeur céphalothoracique inférieure à 15 mm par exemple). Toutefois, si le début de la consolidation du squelette d'une part et l'acquisition de sa rigidité maximale d'autre part sont bien repérés (ces caractères très généraux définissant respectivement les stades  $A_2$  et  $C_3$ ), les étapes intermédiaires peuvent, sans inconvénient, être établies d'après des critères un peu différents d'une espèce à l'autre.

#### ESPÈCES PEU CALCIFIÉES

Passant à l'étude d'animaux beaucoup moins calcifiés, et souvent en même temps beaucoup plus petits, il apparaît immédiatement que certains stades ne peuvent pas être repérés de la même façon que chez les espèces fortement calcifiées :

1) Le tégument restant flexible tout au long de l'intermue, il est pratiquement impossible de se baser sur l'appréciation du durcissement de ses différentes régions pour fractionner la période postexuviale. Pour suivre les progrès de la sécrétion postexuviale, il faut observer l'épaississement du tégument en coupe optique dans des articles assez transparents ou au niveau des soies; cependant, on ne peut espérer subdiviser cette période en autant d'étapes que chez les espèces fortement calcifiées.

2) La couche principale n'étant pas calcifiée (ou ne l'étant que très peu), la couche membraneuse ne s'en distingue pas suffisamment pour être reconnue lors d'un examen macroscopique (même à

(4) Pour cette étude, on pourra s'inspirer du tableau qui a été fait pour *Maia squinado* (DRACH, 1939, p. 192, tableau 19).

la loupe binoculaire), ni en coupe optique dans des appendices frais (même très transparents). La distinction de  $C_3$  et  $C_4$  sera donc très difficile, sinon impossible.

3) L'absence d'une calcification importante fera également qu'à la fin de la période postexuviale, on ne pourra pas apprécier l'état de résorption des téguments : les stades  $D_3$  et  $D_4$  ne pourront pas être distingués dans la plupart des cas.

Par contre, les stades  $D_0$ ,  $D_1$  et  $D_2$  peuvent être déterminés et subdivisés exactement de la même manière que chez les espèces calcifiées, en examinant des articles de faible épaisseur et pourvus d'une rangée linéaire de soies.

Etendant sa méthode aux *Natantia*, avec *Palaemon serratus*, DRACH observe la sécrétion postexuviale au niveau des soies où elle se manifeste par la formation d'une cloison obturant l'étui squelettique de la soie, dans sa partie basale. Chez *P. serratus*, cette cloison prend l'aspect d'un cône plus ou moins effilé, se raccordant tangentiellement à l'étui externe.

Immédiatement après la mue, l'étui de la soie est rempli jusqu'à son extrémité par la partie distale de la matrice, d'aspect souvent bulleux. La pointe de la matrice se rétracte ensuite vers la partie basale de la soie où le « cône » est sécrété à son contact (5).

Invokant la difficulté d'homologuer les étapes de la formation des cônes et les subdivisions de la période postexuviale établies chez les Brachyours, DRACH (1944) adopta provisoirement des désignations particulières pour les *Natantia* ( $C_\alpha$  et  $C_\beta$ ), mais il choisit ensuite (cf. CHARNIAUX-COTTON, 1957 et PASSANO, 1960) de désigner par B ( $B_1$  et  $B_2$ ) la phase de formation des cônes et par C le stade auquel leur sécrétion est achevée, ou sur le point de l'être.

Le fractionnement de la période postexuviale chez *P. serratus* est donc établi ainsi :

- $A_1$  = immédiatement après la mue, soies pleines d'éléments cellulaires :  
la pointe de la matrice remplissant l'étui des nouvelles soies jusqu'au voisinage de son extrémité.
  - $A_2$  = début de rétraction du contenu des soies.
  - $B_1$  = contenu des soies rétracté à peu près au niveau où se formeront les cônes .....
  - $B_2$  = sécrétion des cônes en cours .....
  - C = cônes bien formés .....
- }  $C_\alpha$ , 1944  
}  $C_\beta$ , 1944.

(5) Des obturations similaires interviennent chez la plupart des crevettes Carididés, mais avec des modalités morphologiques très variées d'une famille à l'autre; nous les avons observées également chez quelques Anomoures Galathéidés et Porcellanidés; elles n'existent pas chez les Pénéidés. Chez le Notostracé *Lepidurus apus*, CHAIGNEAU (1962) décrit une obturation des soies morphologiquement très différente des « cônes » des Carididés, mais semblant homologue.

Chez les espèces n'ayant pas de cônes dans les soies, il faudra observer d'autres régions du tégument : on désignera par B, la période d'épaississement et par C l'aspect achevé des téguments. Pour la limite entre les stades B et C, le tableau n° 2 souligne ce qui reste actuellement un point faible du système : l'impossibilité de repérer avec exactitude, chez les espèces peu calcifiées, l'achèvement de la sécrétion postexuviale de la cuticule, c'est-à-dire de délimiter le début du stade C<sub>4</sub>. L'examen de Galathéidés et de Porcellanidés, ayant à la fois des cônes dans les soies des uropodes et une carapace calcifiée à couche membraneuse individualisée, montre que celle-ci apparaît après l'achèvement des cônes : ainsi, le stade C des Carididés comprendrait au moins les stades C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub> des espèces calcifiées.

TABLEAU 2  
Principaux critères de détermination des stades d'intermue

Crustacés fortement calcifiés (type : <i>Cancer pagurus</i> )		Crustacés peu calcifiés (type : <i>Palaeomon serratus</i> )	
A <sub>1</sub> <sup>(1)</sup>	Immédiatement après la mue, téguments tout à fait mous		A <sub>1</sub>
A <sub>2</sub> B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> C <sub>1</sub> C <sub>2</sub> C <sub>3</sub>	Période de sécrétion postexuviale : consolidation et épaississement des téguments  (appréciation du durcissement des téguments)		A <sub>2</sub> B <sub>1</sub> B <sub>2</sub>
Couche membraneuse observable			
C <sub>4</sub>	Période de stabilité des téguments : ils ont leur épaisseur maximale et il n'y a pas de rétraction de l'épiderme dans les pièces bordées de soies		C
D <sub>0</sub>	Rétraction de l'épiderme et des matrices des soies (visible dans les pièces minces bordées d'une rangée linéaire de soies).		D <sub>0</sub>
D <sub>1</sub>	Formation des invaginations autour des matrices des soies : mise en place du squelette des futures soies (D <sub>1</sub> , D <sub>1</sub> ..., D <sub>1</sub> ...)		D <sub>1</sub>
D <sub>2</sub>	Sécrétion de la couche préexuviale visible à la surface de l'épiderme banal entre les soies		D <sub>2</sub>
D <sub>3</sub>	Résorptions apparentes à l'examen macroscopique	(stades généralement non repérables chez les espèces peu calcifiées)	
D <sub>4</sub>	Ouverture des lignes exuviales		

(1) Les expressions *newly molted*, *soft* et *paper shell* correspondraient respectivement aux stades A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> et B des espèces fortement calcifiées (DRACH, 1939, p. 187).

C'est à l'occasion de l'étude des stades d'intermue chez *P. serratus*, que DRACH a établi la subdivision de l'étape  $D_1$  selon la profondeur des plis d'invagination autour des matrices des soies :  $D_{1'}$  pour la naissance et l'allongement des invaginations,  $D_{1''}$  pour le moment où elles semblent atteindre leur profondeur maximale (6). Une troisième subdivision,  $D_{1'''}$ , désigne les cas où les ornements de la partie distale des nouvelles soies deviennent très apparentes, nettement cuticulaires (7), alors qu'il n'y a pas encore de couche préexuviale sur l'épiderme banal situé entre les soies.

Le tableau 2 rappelle les principaux critères de détermination des stades d'intermue : il s'agit exclusivement de caractères relatifs aux téguments et immédiatement repérables sur le vivant sans qu'il soit nécessaire de mettre en œuvre d'autre technique que l'observation microscopique de pièces fraîchement prélevées et montées en milieu isotonique. Ce tableau est intentionnellement dépouillé de tout commentaire sur les événements physiologiques survenant aux différents stades car l'objet de cet article est de mieux faire connaître une méthode de travail pouvant être utile pour l'étude de la physiologie des Crustacés et non d'esquisser un tableau général du cycle d'intermue chez ces animaux.

Pour une sériation rigoureuse des stades chez une espèce donnée, on aura avantage à observer toujours les mêmes pièces et la même région de ces pièces (par exemple : l'extrémité des rames de pléopodes) en raison de l'existence de gradients dans l'évolution des téguments, aussi bien au cours de la période préexuviale que postexuviale; ces gradients interviennent en particulier pour la morphogenèse des soies créant des décalages dans les rangées bordant les appendices. (Nous nous proposons de revenir sur cette question ultérieurement.)

L'échelle proposée constitue une référence de base : selon les possibilités offertes par le matériel étudié, selon les nécessités de l'étude envisagée, on peut grouper certains stades et subdiviser davantage d'autres stades. Quoiqu'il en soit, il est souhaitable que les auteurs indiquent très précisément les observations d'après lesquelles ils déterminent les stades d'intermue.

(6) Chez *P. serratus*, la pointe de la soie en formation reste en contact avec l'extrémité du cône de la vieille soie et la profondeur maximale des invaginations est un peu inférieure à la moitié de la longueur de la vieille soie correspondante. Chez les Crabes (dans les épipodites branchiaux des maxillipèdes), la pointe de la future soie se trouve, à ce stade, au niveau de l'épiderme rétracté, tout à fait en dehors de l'étui de la vieille soie : la profondeur maximale des invaginations est alors égale à la moitié de la longueur de la vieille soie. Mais dans les cas où la matrice reste engagée assez loin dans la vieille soie, les invaginations sont moins profondes.

(7) En microscopie ordinaire; en contraste de phase, les barbules des futures soies sont bien visibles très précocement, dès  $D_{1'}$ .

## RÉSUMÉ

La détermination des stades d'intermue des Crustacés suivant la méthode de DRACH (1939, 1944) est largement utilisée dans des domaines de recherche variés (développement, croissance, physiologie, biochimie). Une mise au point nécessaire, en raison de certaines divergences d'application, est apportée ici, tenant compte de l'introduction du stade  $D_0$  et des recherches de divers auteurs sur des groupes variés.

La morphogenèse des soies dans la période précédant la mue donne des critères susceptibles d'une vaste généralisation, précisés ici. Les stades qui suivent la mue, au contraire, ne sont pas encore susceptibles d'être détectés par des critères universels; ceux-ci sont en particulier fort différents selon qu'il s'agit d'espèces à cuticule faiblement ou fortement calcifiée; ils doivent faire l'objet d'une étude spéciale dans chaque groupe ou dans chaque genre avant d'être homologués avec les stades précédemment définis chez les Brachyours et chez les Crevettes Caridides.

## SUMMARY

The determination of intermolting periods of Crustaceans in accordance with DRACH's method (1939, 1944) is widely used for several research fields (evolution, growth, physiology, biochemistry). A necessary restatement, on account of certain differences in the application of this method is given here, taking into consideration the introduction of a new period  $D_0$  and of different author's researches about several groups.

The morphogenesis of hairs (or setae) in the period before molting gives here stated criterion admitting to large generalization. The periods following molting, on the contrary, are not yet able to be detected by universal criterions; these are very different according as it concerns species with weakly or strongly calcified cuticle; they must be specially studied into each group or into each genus before being homologated with the previously defined periods in the Brachyurans and in the Caridids shrimps.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Bestimmung der Zwischenhäutungsstadien der Krustentiere nach der Methode DRACHS (1939, 1944) wird weitgehend in den verschiedensten Wissenschaftszweigen (Entwicklung, Wachstum, Physiologie, Biochemie) angewandt.

Eine infolge einiger Anwendungsverschiedenheiten notwendig gewordene richtigstellung wird hier gebracht, dabei werden das wichtige neue Stadium D<sub>0</sub> und die Untersuchungen rezenter Autoren bei den verschiedensten Gruppen in Betracht gezogen.

Die Morfogenese der Borsten in der Vorhäutungszeit ergibt weitgehend brauchbare Verallgemeinerungszüge. Die der Häutung folgenden Stadien können dagegen nicht durch allgemeine Charakterisierung bestimmt werden. Die Merkmale unterscheiden sich sehr stark je nach dem ob die Art eine stark oder schwach verkalkte Kutikula besitzt. Sie müssen bei jeder Gruppe und jeder Gattung einer besonderen Untersuchungen unterworfen werden bevor sie, mit den bereits bei Brachyuren und Carididen Garnelen bestimmten Stadien, homologiert werden dürfen.

## BIBLIOGRAPHIE

- BLISS, D.E. and BOYER, J.R., 1964. Environmental regulation of growth in the decapod Crustacean *Gecarcinus lateralis*. *Gen. Comp. Endocrin.*, 4 (1) : 15-41.
- BOCQUET-VEDRINE, J., 1956. Corrélation entre le rythme des marées et la mue d'une population de Chthamales. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 243 : 2159-2162.
- BOCQUET-VEDRINE, J., 1965. Etude du tégument et de la mue chez le Cirripède Operculé *Elminius modestus* Darwin. *Arch. Zool. exp. gén.*, 105 (1) : 30-75, 2 pl.
- CHAIGNEAU, J., 1962. Etude préliminaire et repérage des principales étapes de l'intermue de *Lepidurus apus* (Leach) (Crustacé Phyllopode). *C.R. Congr. nat. Soc. sav., France*, 87 : 1175-1183.
- CHARNIAUX-LEGRAND, H., 1952. Le cycle d'intermue chez les Amphipodes et ses particularités chez les formes terrestres (*Talitridae*). *Arch. Zool. exp. gén., N. et R.*, 88 (4) : 178-204.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1957. Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Pallas), Crustacé Amphipode. *Ann. Sc. nat., Zool.*, Ser. 11, 19 : 411-559.

- CHASSARD, C., 1958. Adaptation chromatique et cycle d'intermue chez *Leander squilla* (Crustacé Décapode). *C.R. Acad. Sc., Paris*, 247 : 1039-1042.
- DENNELL, R., 1960. Integument and exoskeleton. In "The Physiology of Crustacea". T.H. Waterman éd., Academic Press, New York, 1 (14) : 449-472.
- DRACH, P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, 19 : 103-391, 6 pl.
- DRACH, P., 1944. Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). *Bull. biol. Fr. Belg.*, 78 : 40-62.
- ECHALIER, G., 1959. L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue chez *Carcinus moenas* (L.) Crustacé Décapode. *Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 12, 1 : 1-59.
- HIATT, R.W., 1948. The biology of lined crab, *Pachygrapsus crassipes* Randall. *Pacific Sc.*, 2 (3) : 135-213.
- JUCHAUT-STOLL, C., 1964. La mue en deux temps chez *Paragnathia formica* (Hesse) (Isopode Gnathiidae). *Arch. Zool. exp. gén., N. et R.*, (1), 104 : 1-22.
- LOWER, H.F., 1964. The arthropod integument. *Stud. gen., Allem.*, 17 (5) : 275-288.
- McWHINNIE, M.A. and CORKILL, A.J., 1964. The hexosemonophosphate pathway and its variation in the intermolt cycle in crayfish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 12 : 81-93.
- PASSANO, L.M., 1960. Molting and its control. In "The Physiology of Crustacea". T.H. Waterman éd., Academic Press, New York, 1 (15) : 473-536.
- RENAUD, L., 1949. Cycle des réserves organiques chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, 24 : 259-357.
- RICHARDS, A.G., 1951. The integument of Arthropods. University of Minnesota Press, Mineapolis, 411 p.
- SATHER, B.T., 1966a. Observations on the molt cycle and growth of the crab, *Podophthalmus vigil* (Fabricius) (Decapoda, Portunidae). *Crustaceana*, 11 (2) : 185-197.
- SATHER, B.T., 1966b. Interferences on the physiologic significance of chromium during the molt cycle of the crab, *Podophthalmus vigil*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 19 : 379-386.
- SCHEER, B.T., 1960. Aspects of the intermolt cycle in Natatians. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1 : 3-18.
- SEWELL, M.T., 1955. Lipoprotein cells in the blood of *Carcinus maenas* and their cycle of activity connected with the moult. *Quart. J. Microscop. Sc.*, 96 : 73-83.
- SKINNER, D.M., 1962. The structure and metabolism of a crustacean integumentary tissue during a molt cycle. *Biol. Bull.*, 123 (3) : 635-647.
- SKINNER, D.M., 1965. Amino acid incorporation into protein during the molt cycle of the land crab, *Gecarcinus lateralis*. *J. Exp. Zool.*, 160 (2) : 225-234.

- SKINNER, D.M., 1966. Macromolecular changes associated with the growth of crustacean tissues. *Am. Zoologist*, **6** : 235-242.
- STEVENSON, J.R., 1961. Polyphenol oxydase in the tegumental glands in relation to the molting cycle of the isopod Crustacean *Armadillidium vulgare*. *Biol. Bull.*, **121** : 554-560.
- TCHERNIGOVITZEFF, C., 1965. Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des Crustacés Décapodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, **106** (3) : 377-497.
- TRAVIS, D.F., 1955. The molting cycle of the spiny lobster, *Panulirus argus* Latreille. II. Pre-ecdysial histological and histochemical changes in the hepatopancreas and integumental tissues. *Biol. Bull., Woods Hole*, **108** : 88-112.
- TRAVIS, D.F., 1957. The molting cycle of the spiny lobster, *Panulirus argus* Latreille. IV. Post-ecdysial histological and histochemical changes in the hepatopancreas and integumental tissues. *Biol. Bull., Woods Hole*, **113** : 451-479.
- TRAVIS, D.F., 1963. Structural features of mineralization from tissue to macromolecular levels of organization in the decapod Crustacea. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, **109** : 177-245, 57 fig.
- TRUCHOT, J.-P., 1964. Variations de l'intensité respiratoire et du quotient respiratoire de *Carcinus moenas* Pennant au cours du cycle d'intermue. *C.R. Acad. Sc., Paris*, **258** : 4362-4365.
- ZUCKERKANDL, E., 1960. Hémocyanine et cuivre chez un Crustacé Décapode, dans leurs rapports avec le cycle d'intermue. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, **38** (1) : 122 p.

*Manuscrit reçu le 10 mars 1967.*

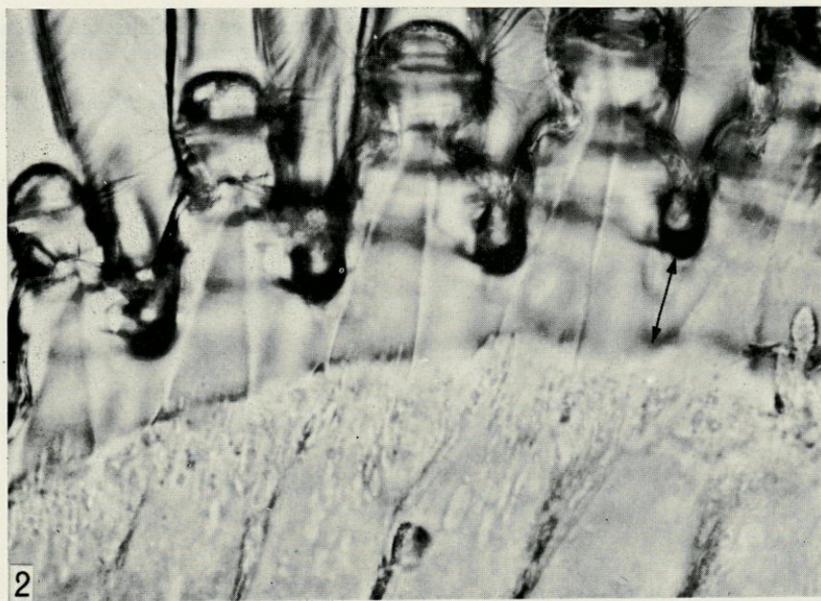
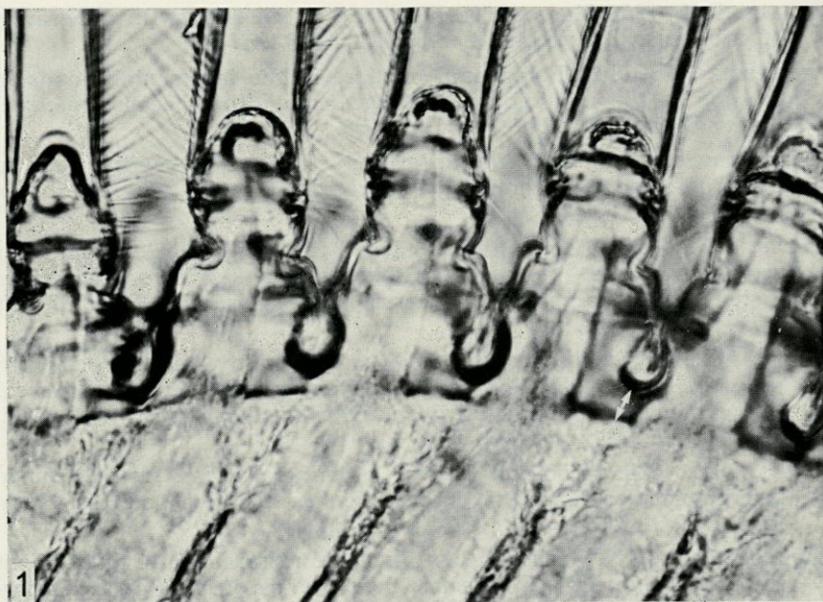


PLANCHE I

FIG. 1. — Extrémité d'une rame d'uropode chez *Galathea intermedia* en début de  $D_0$  : l'épiderme est encore faiblement écarté de la cuticule (l'écartement est indiqué par une flèche).  $\times 610$ .

FIG. 2. — *G. intermedia*. Même pièce (cf. fig. 1), chez un individu en  $D_0$  plus avancé : l'épiderme est nettement plus éloigné de la cuticule (flèche).  $\times 610$ .



PLANCHE II

FIG. 3. — Bord latéral d'une écaille antennaire de *Squilla mantis* en  $D_0$  avancé.  
× 200.

FIG. 4. — Bord latéral d'une rame d'uropode de *Porcellana platycheles* en  $D_2$ .  
× 610.

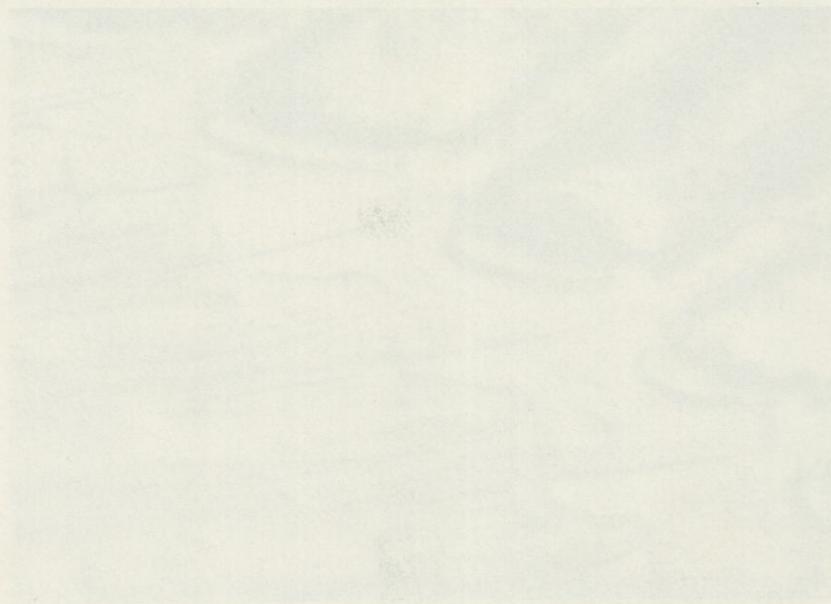


PLANCHE II

Fig. 1 — Vue générale du terrain de l'île de la Réunion, montrant les principales vallées et les points culminants.  
Fig. 2 — Vue générale du terrain de l'île de la Réunion, montrant les principales vallées et les points culminants.