

VARIATIONS DE LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE CHEZ LA CREVETTE *PALAEMON SERRATUS PENNANT* AU COURS DU CYCLE D'INTERMUE

par

Sineide Correia Silva

Departamento de Oceanografia UFPE Piedade — Recife — Pernambuco (1) 50.000 Brasil
et

Michèle Regnault

Station biologique de Roscoff

Résumé

La consommation d'oxygène des crevettes *P. serratus* varie au cours du cycle d'intermue. En prémue, elle augmente progressivement de 190 à 316 μ litres d'O₂/heure/g poids frais. Les valeurs les plus élevées, observées aux stades D2 et A, semblent être en étroite relation avec les processus liés à l'exuviation. En post-mue, la consommation d'O₂ diminue assez rapidement jusqu'à une valeur minimale atteinte en C.

La relation entre les variations, au cours du cycle d'intermue, de la consommation d'O₂ et celles du niveau métabolique liées à la croissance de certains tissus et au changement probable de la nature du substrat énergétique utilisé en prémue, est discutée.

Introduction

La mesure de la consommation d'oxygène est considérée comme un indicateur fiable du niveau métabolique général.

Chez les Crustacés la mue est une période critique où l'animal est particulièrement vulnérable et où l'énergie dépensée pour assurer sa régulation ionique et osmotique se traduit notamment par une augmentation de la consommation d'oxygène (Hagerman, 1970).

Plusieurs travaux concernent les variations de la consommation d'oxygène dans la période qui précède — ou qui suit — l'exuviation : Leffler (1972), Lewis et Haefner (1976) chez des Brachyoures, Miller et al. (1976) chez un Anomoure, Scheer et Scheer (1954) chez une crevette. Cependant les variations de la consommation d'oxygène au cours d'un cycle d'intermue complet n'ont pas, à notre connaissance, été envisagées jusqu'alors excepté par Truchot (1964) chez *Carcinus maenas* et Hagerman (1976) chez *Crangon vulgaris*.

(1) Av. Bernardo Vieira de Melo, 986.

Cette étude a donc été entreprise afin d'estimer la consommation d'oxygène chez *Palaemon serratus* en fonction des différents stades de mue et de suivre ainsi son évolution au cours d'un cycle d'intermue complet.

Matériel et méthodes

Les crevettes *P. serratus* sont récoltées à Roscoff, dans l'herbier de zostères à marée basse, pendant les mois de juillet et août; elles sont maintenues en stabulation deux jours, en eau de mer courante sans recevoir de nourriture, avant d'être mises en expérience. Seules, les crevettes de taille uniforme, entre 40 et 50 mm (poids frais moyen : 1,0-1,2 g) sont utilisées pour cette étude.

Les stades d'intermue sont déterminés, quelques heures avant la mise en incubation, selon les critères donnés pour cette espèce par Drach et Tchernigovtzeff (1967). Pour chacun des stades d'intermue un certain nombre de crevettes (de 10 à 19) a été étudié; aucune crevette n'a été soumise à deux périodes d'incubation.

Procédé expérimental

1) Mise en incubation

Chaque crevette est placée dans un bocal hermétique de 1 litre rempli, en absence de toute bulle d'air, d'eau de mer filtrée ($0,45\ \mu$); pour chaque série, un bocal témoin sans crevette permet de contrôler la variation de la teneur en oxygène de l'eau de mer en cours d'expérience. A la suite d'essais préliminaires, la durée d'incubation a été fixée à 6 h. Ce laps de temps a été choisi, compte tenu du poids des crevettes et de la température, pour que l'eau de mer en fin d'expérience renferme 75 p. 100 au minimum de sa teneur initiale en oxygène, conformément aux recommandations de Stroganov (1962) et d'Aldrich (1975). Toutefois, il est arrivé que la teneur en oxygène en fin d'incubation soit plus faible (50 à 30 p. 100 de la valeur initiale). Les valeurs obtenues ont cependant été conservées pour les raisons suivantes : la respiration était de même ordre de grandeur que celle mesurée dans les conditions standard (75 p. 100 saturation); plusieurs exemples dans la littérature ont indiqué des seuils limites de 50 p. 100 (Wycliffe et Job, 1977; Merchant et Williams, 1977) ou même de 30 p. 100 (Jawed, 1973).

Toutes les périodes d'incubation ont eu lieu de jour entre 10 h et 18 h pour éviter les variations de la consommation d'oxygène liées à un éventuel rythme circadien (Arudpragasam et Naylor, 1964; Subrahmanyam, 1976).

En fin d'incubation, un échantillon d'eau (125 ml) est prélevé dans chacun des bocaux (avec crevette et témoin) et fixé avec les réactifs pour le dosage d'oxygène; ensuite, les crevettes sont pesées individuellement (après un rapide essorage) au mg près, avec une balance Mettler.

Les expériences ont été réalisées à la température ambiante soit 21 °C.

2) Dosage de l'oxygène

Nous avons utilisé la méthode chimique de Winkler qui consiste à doser directement par virage colorimétrique l'oxygène dissous dans l'eau de mer; cette méthode universellement connue permet d'obtenir une grande précision; les dosages sont effectués avec un Multidosimat E415 Metrohm (sensibilité $\pm 20 \mu\text{l d'O}_2/\text{litre}$).

3) Mesure de la consommation d'oxygène

La consommation d'oxygène des crevettes est déduite de la comparaison de la teneur en oxygène des bocaux expérimentaux et des bocaux témoins placés dans les mêmes conditions. Elle est exprimée en $\mu\text{l d'oxygène/h/g poids frais}$.

RÉSULTATS

Les mesures individuelles de la consommation d'oxygène chez *P. serratus* exprimées en microlitre d'oxygène par heure et par gramme de poids frais sont données pour les six stades du cycle d'intermue (Tableau 1). A partir de ces valeurs, la consommation moyenne d'oxygène à chacun de ces stades a été calculée avec son écart-type. Pour le stade de prémue D1 les subdivisions classiques (D1'-D1"-Dr") ont été notées au moment de la détermination des stades, toutefois nous n'avons retenu qu'une valeur moyenne pour l'ensemble du stade ce qui explique notamment l'importance de l'écart-type.

Les variations de la consommation d'oxygène au cours d'un cycle d'intermue sont représentées dans la fig. 1. La durée approximative des stades d'intermue figurée en abscisse a été calculée à partir des données de Richard (1978) et de Campillo (1979) pour des *P. serratus* de même poids et à une température analogue (21 °C).

Les valeurs les plus élevées de la consommation d'oxygène sont observées en fin de prémue et en début de postmue; la valeur minimale correspond au stade C. Compte tenu de la durée respective des stades, la variation de la consommation d'oxygène en cours de prémue est beaucoup plus progressive que celle observée en postmue. Pour une crevette étudiée lors du passage du stade C au stade Do, la consommation d'oxygène est de 190 $\mu\text{l/h/g}$ poids frais, soit une valeur analogue à la moyenne observée pour le stade C.

Discussion

La consommation d'oxygène de *Palaemon serratus* mesurée dans les conditions expérimentales présentes correspond au métabolisme de base (ou « standard metabolism ») défini par Thompson et Bayne (1972). Pour des crevettes de 1 g, ses valeurs sont comprises

TABLEAU 1

Consommation individuelle d'oxygène en μ litre par heure par gramme du poids frais en fonction des stades d'intermue, chez *Palaeomon serratus*.

Stades d'intermue	A	B	C	D ₀	D ₁	D ₂
	350	230	160	220	310	230
	270	310	150	140	350	320
	250	160	220	270	250	350
	330	150	226	230	150	330
Consommation d'oxygène µlitre/heure/gramme du poids frais.	250	240	210	240	230	370
	270	240	190	190	220	310
	460	190	220	210	270	310
	250	260	150	170	340	370
Mesures individuelles.	250	180	170	180	230	310
	250	220		190	540	260
	320	160	—	230	—	—
	270	—	—	220	—	—
	310	—	—	310	—	—
	—	—	—	160	—	—
	—	—	—	270	—	—
	—	—	—	260	—	—
	—	—	—	190	—	—
	—	—	—	220	—	—
Moyenne	295±30	212 ± 32	190 ± 27	216±20	290±75	316±31
Nombre de crevettes	13	11	9	19	10	10
Poids frais moyen (grammes)	1,21±0,15	1,05 ± 0,25	1,08 ± 0,18	1,09±0,26	1,07±0,26	1,06±0,24

entre 190 et 316 μ litre d'oxygène par heure par gramme de poids frais. Cette estimation correspond à celle donnée pour cette espèce et à cette température par Reeve (1969). Les données trouvées dans la littérature pour d'autres espèces de Caridae et à des températures quelque peu différentes semblent de même ordre de grandeur : 187 et 224 μ l/h/g p.fr. pour *Caridina weberi* (Chinnayya, 1974) et *C. fernandi* (Wycliffe et Job, 1977); 70 à 240 μ l pour *Crangon vulgaris* (Hagerman, 1976).

Pour des *P. serratus* de même poids et à une température donnée, des variations de la consommation d'oxygène ont été observées en fonction des stades d'intermue. Nous discuterons successivement les variations notées, pendant la prémue, lors de la mue et pendant la post-mue.

a) La consommation d'oxygène apparaît minimale au stade C, période où l'animal est en équilibre physiologique. Elle augmente de façon progressive durant toute la prémue atteignant en D2 une valeur 1,6 fois plus élevée qu'en C. Une augmentation régulière de la consommation d'oxygène en prémue a été déjà signalée chez d'autres espèces : chez *Pachygrapsus crassipes*, Roberts (1957) note

que la consommation d'oxygène double en fin de prémue; chez *Callinectes sapidus* (Leffler, 1972) et chez *Crangon vulgaris* (Hagerman, 1976) la consommation d'oxygène en D2 est respectivement 1,5 et 3,4 fois supérieure à celle notée en C. Par contre, Truchot

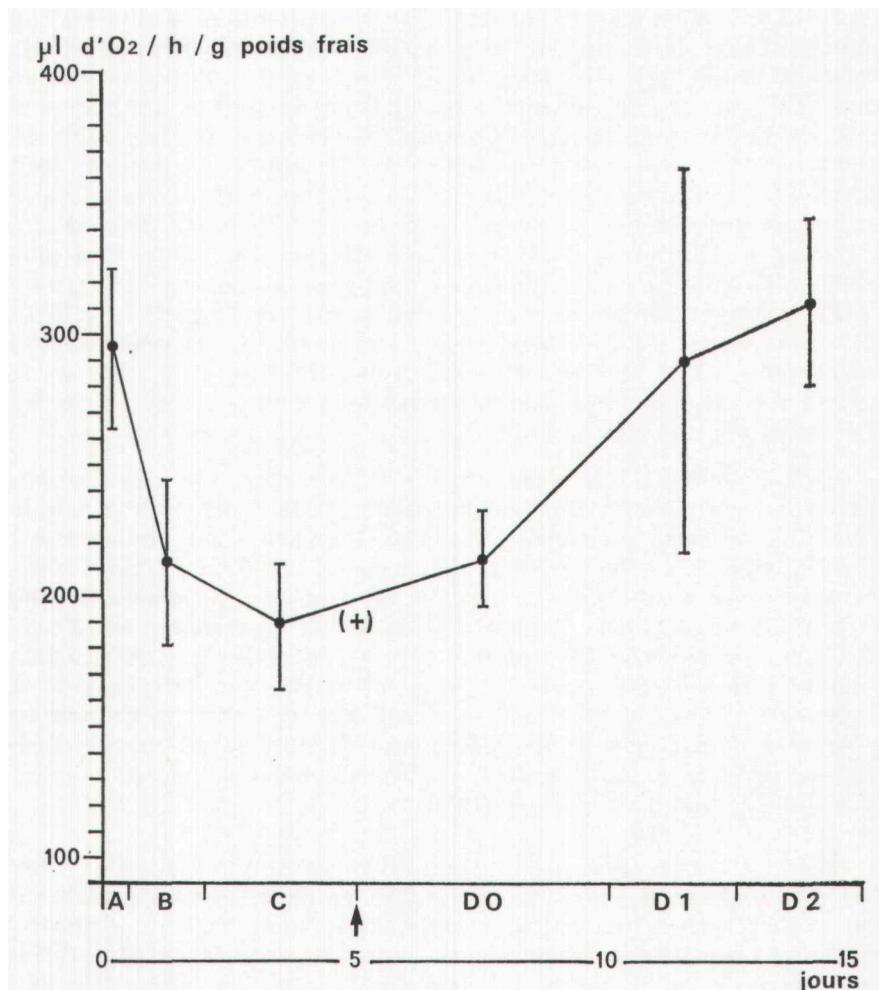


FIG. 1

Variations de la consommation d'oxygène de *P. serratus* au cours du cycle d'intermue.

On a tenu compte des durées approximatives des divers stades.

(+) Valeur observée pour une crevette dont la période d'incubation couvrait la fin du stade C et le début de D₀.

(1964) chez *Carcinus maenas* a rapporté, en plus de l'augmentation caractéristique de prémue, deux chutes significatives, l'une en D₀ et l'autre beaucoup plus marquée en D_{2''}.

L'augmentation de la consommation d'oxygène en prémue qui traduit une activité métabolique intense s'explique, au moins en partie, par les modifications physiologiques observées à ce moment là au niveau des téguments : édification en D₁ des nouvelles soies

(Drach, 1944; Drach et Tchernigovtzeff, 1967) et phase de multiplication cellulaire de Do à D2 avancé observée histologiquement (Tchernigovtzeff, 1965) et biochimiquement (Regnault et Luquet, 1978).

b) Nous n'avons pas mesuré la consommation d'oxygène au moment même de la mue mais nous avons observé qu'en début de post-mue (stade A) elle était aussi élevée qu'en fin de prémue (stade D2), ce qui laisse entrevoir une consommation d'O₂ importante au moment de la mue. Comme les stades A étudiés se trouvaient en A2, il est même possible que l'intensité respiratoire soit encore plus élevée en A1 et lors de l'exuviation, période caractérisée par une dépense d'énergie accrue liée au rejet du vieil exosquelette et à la régulation ionique et osmotique (Hagerman, 1976). Une telle augmentation de la consommation d'oxygène au moment de la mue a été également rapportée par Truchot (1964) et Hagerman (1976). Toutefois, Lewis et Haefner (1976) ont noté, au contraire, chez *Callinectes sapidus*, une réduction marquée (environ 40 p. 100) de la consommation d'oxygène au moment de l'exuviation et dans les 12 heures qui suivent.

c) En postmue, on observe chez *P. serratus* une chute significative de la consommation d'oxygène du stade A au stade B, chute qui s'atténue ensuite jusqu'au stade C. Une évolution analogue est observée chez *Crangon vulgaris* (Hagerman, 1976) et chez *Callianassa californiensis* (Miller et al., 1976); par contre, chez *Carcinus maenas* (Truchot, 1964) l'augmentation de la consommation d'oxygène amorcée en D3-D4 se poursuit jusqu'au stade B de sorte que la chute n'est observée qu'à partir de ce stade. Les valeurs élevées observées en début de postmue peuvent être reliées à la croissance du muscle, celle-ci résultant d'une phase de multiplication cellulaire intense suivie, à partir du stade B, d'une phase de grandissement cellulaire (Regnault et Luquet, 1978).

Dans son ensemble, l'évolution de la consommation d'oxygène chez *P. serratus* au cours du cycle d'intermue est très semblable à celle observée chez une autre crevette *Crangon vulgaris*. Par contre, une telle similitude n'apparaît pas entre *P. serratus* et les différentes espèces de crabes mentionnées ci-dessus, en particulier aux stades Do et D2" (pour *Carcinus maenas*) et lors de l'exuviation (pour *Callinectes sapidus*).

Nous avons remarqué que les variations de la consommation d'oxygène chez *P. serratus* au cours du cycle de mue reflétaient les modifications du niveau métabolique liées notamment au renouvellement et à la croissance de certains tissus. Elles sont aussi dépendantes du substrat énergétique utilisé. Bien que, chez les Natantia, il n'y ait pas à proprement parler de « réserves » en vue de la mue (Dall, 1965; Heath et Barnes, 1970), le métabolisme des lipides et des protéines en prémue est intense. Chez *P. serratus*, le taux de lipides dans l'hépatopancréas est maximal en D1" et décroît rapidement de D2 à l'exuviation (Teshima et al., 1975); l'activité des enzymes digestives, amylases et protéases, est — en été — maximale en D1"-D2" et minimale en D2-D3 (Van Worm-

houdt, 1974). Cet auteur a également montré qu'un facteur hormonal stimulant les synthèses protéiques était actif en D0 et D2 chez cette espèce (Van Wormhoudt et al., 1978). Des mesures du quotient respiratoire (CO_2 rejeté/ O_2 consommé) ou du rapport O/N (oxygène consommé/azote excréte) permettraient de préciser la nature du substrat énergétique utilisé et de mieux comprendre les variations de la consommation d'oxygène observées au cours de cette étude.

Summary

Variations of oxygen consumption in the shrimp *P. serratus* during its intermoult cycle were studied. In premoult a continuous increase in O_2 consumption, from 190 to 316 μ liter/hour/g. wet weight was noticed. The highest values were observed in stage D2 and stage A and appear to be closely related to ecdysis. In postmoult a reverse variation was observed down to the minimal value in stage C.

The relationship between O_2 consumption variations during the intermoult cycle and changes in the metabolic level as a function of tissue growth and of a possible change in the energetic substratum required in premoult, is discussed.

Resumo

O consumo de oxigênio dos camarões *P. serratus* varia durante o ciclo de intermuda. Em pré-muda, ele aumenta progressivamente de 190 à 316 μ litro d'oxigênio/hora/g peso húmido. Os valores mais elevados, são observados nos períodos D2 e A e parecem estar em íntima relação com a exuviação. Em pos-muda, o consumo de oxigênio diminui rapidamente até atingir um valor mínimo no período C.

A relação entre as variações, durante o ciclo de intermuda, do consumo de oxigênio e aquelas do nível metabólico ligado ao crescimento de certos tecidos e à mudança provável da natureza de substrato energético utilizado na pre-muda, é discutido.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALDRICH, J.C., 1975. — On the oxygen consumption of the crabs *Cancer pagurus* L. and *Maia squinado* H. *comp. Biochem. Physiol.*, 50A, pp. 223-228.
- ARUDPRAGASAM K.D. et NAYLOR, E., 1964. — Gill ventilation volumes, oxygen consumption and respiratory rhythms in *Carcinus maenas* L., *J. exp. Biol.*, 41, pp. 309-321.
- CAMPILLO, A., 1979. — Contribution à l'étude de la crevette rose *Palaemon serratus* (Pennant). Exploitation, biologie, élevage, épidémiologie. Thèse d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, pp. 1-247.
- CHINNAYYA, B., 1974. — Oxygen consumption of *Caridina weberi* (Decapoda, Atyidae) in relation to temperature, starvation and size. *Broteria*, 43 (3-4), pp. 150-164.
- DALL, W., 1965. — Studies on the physiology of a shrimp *Metapenaeus* sp. (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). IV. Carbohydrate metabolism. *Austr. J. mar. freshwat. Res.*, 16, pp. 163-180.
- DRACH, P., 1944. — Etude préliminaire sur le cycle d'intermuc et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). *Bull. Biol. France-Belgique*, 78, pp. 40-62.
- DRACH, P. et TCHERNIGOVTEFF, C., 1967. — Sur les méthodes de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie Milieu*, 18A, pp. 595-610.
- HAGEMAN, L., 1970. — The oxygen consumption of *Crangon vulgaris* (Fabricius) (Crustacea, Natantia) in relation to salinity. *Ophelia*, 7 (2), pp. 283-292.

- HAGERMAN, L., 1976. — The respiration during the moult cycle of *Crangon vulgaris* (Fabr.) (Crustacea, Natantia). *Ophelia*, 15, pp. 15-21.
- HEATH, J.R. et BARNES, H., 1970. — Some changes in biochemical composition with season and during the moulting cycle of the common shore crab *Carcinus maenas* L. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 5, pp. 199-233.
- JAWED, M., 1973. — Effects of environmental factors and body size on rates of oxygen consumption in *Archaeomysis grebnitzkii* and *Neomysis awatschensis* (Crustacea: Mysidae). *Mar. Biol.*, 21, pp. 173-179.
- LEFFLER, c.w., 1972. — Some effects of temperature on the growth and metabolic rate of juvenile blue crab *Callinectes sapidus* in the laboratory. *Mar. Biol.* 14, pp. 104-110.
- LEWIS, E.G. et HAEFNER, P.A., 1976. — Oxygen consumption of the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun, from proecdysis to postecdysis. *Comp. Biochem. Physiol.*, 54A, pp. 55-60.
- MARCHANT, R. et WILLIAMS, W.D., 1977. — Field estimates of oxygen consumption for the brine shrimp *Parartemia zietziana* Sayce (Crustacea: Anostraca) in two salt lakes in Victoria, Australia. *Freswat. Biol.*, 7, pp. 535-544.
- MILLER, M.I., PRITCHARD, A.W. et RUTLEDGE, p.s., 1976. — Respiratory regulation and the role of the blood in the burrowing shrimp *Callianassa californiensis* (Decapoda: Thalassinidea). *Mar. Biol.*, 36, pp. 233-242.
- REEVE, M.R., 1969. — The laboratory culture of the prawn *Palaemon serratus*. *Fish. Inwest.*, Ser. 2, 26 (1), pp. 1-36.
- REGNAULT, M. et LUQUET, p., 1978. — Variations quantitatives de l'acide désoxyribonucléique (ADN) au cours du cycle de mue dans les téguments, le muscle et l'hépatopancréas de la crevette *Crangon crangon* L. *J. Physiol. Paris*, 74, pp. 21-30.
- RICHARD, p., 1978. — Influence de la température sur la croissance et la mue de *Palaemon serratus* en fonction de leur taille. *Aquaculture*, 14 (1), pp. 13-22.
- ROBERTS, J.L., 1957. — Thermal acclimation of metabolism in the crab *Pachygrapsus crassipes* Randall. I. The influence of body size, starvation and molting. *Physiol. Zool.*, 30, pp. 232-242.
- SCHEER, B.T. et SCHEER, MAR., 1954. — The hormonal control of metabolism in crustaceans. VIII. Oxygen consumption in *Leander serratus*. *Pubbl. Staz. zool. Napol.*, 25, pp. 419-426.
- STROGANOV, N.S., 1962. — Methods of study of respiration in fish. In Techniques for the investigation of fish physiology. Edit. Pavlovskii, E.N., pp. 27-79.
- SUBRAHMANYAM, C.B., 1976. — Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity and oxygen consumption in the pink shrimp *Penaeus duorarum*. *Contrib. Mar. Sci.*, 20, pp. 123-132.
- TCHERNIGOVTEFF, c., 1965. — Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des Crustacés Décapodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 106 (3), pp. 377-497.
- TESHIMA, s.i., CECCALDI, H.J., PATROIS, J. et KANAZAWA, A., 1975. — Bioconversion of desmosterol to cholesterol at various stages of molting cycle in *Palaemon serratus* Pennant Crustacea, Decapoda. *Comp. Biochem. Physiol.*, 50B, pp. 485-489.
- THOMPSON, R.J. et BAYNE, B.L., 1972. — Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 6, pp. 111-124.
- TRUCHOT, J.P., 1964. — Variations de l'intensité respiratoire et du quotient respiratoire de *Carcinus maenas* Pennant au cours du cycle d'intermue. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 258, pp. 4362-65.
- VAN WÖHMHOUT, A., 1974. — Variations of the level of the digestive enzymes during the intermolt cycle of *Palaemon serratus*. Influence of the season and effect of the eyestalk ablation. *Comp. Biochem. Physiol.*, 49A, pp. 707-715.
- VAN WÖHMHOUT, A., BELLON, c. et LE ROUX, A., 1978. — Influence des formations endocrines sur l'incorporation de leucine tritée dans les protéines de l'hépatopancréas chez la crevette *Palaemon serratus* Pennant. *Gén. comp. Endocrinology*, 35, pp. 263-273.
- WYCLIFFE, J.M. et JOB, s.v., 1977. — Standard, routine and active oxygen consumption of a freshwater shrimp. *Hydrobiol.*, 54 (1), pp. 33-39.