

LE MILIEU INTÉRIEUR  
D'*ERIOCHEIR SINENSIS* H. MILNE-EDWARDS  
ET SES VARIATIONS.  
I. - ÉTUDE DANS LE MILIEU NATUREL.

par

Monique De Leersnyder

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Lille.

Résumé

L'abaissement cryoscopique, les teneurs en ions  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$  et le poids sec du sérum sont déterminés sur des *Eriocheir* soumis à des conditions naturelles. Le milieu intérieur des crabes varie en fonction du stade d'intermue et du sexe mais semble indépendant de la taille et du comportement migratoire des individus.

L'hémolymph des Crustacés a une composition qui diffère beaucoup suivant les individus. Ces variations individuelles, soulignées pour la première fois par Teissier (1938), rendent très difficile l'étude du milieu intérieur des Crustacés en fonction de l'état physiologique des animaux. Plusieurs auteurs ont réussi néanmoins à mettre en évidence des variations statistiquement significatives de la composition minérale et de la teneur en substances organiques de l'hémolymph en fonction du sexe, de la taille ou de l'état de maturité sexuelle chez divers Crustacés ; il convient de rappeler, en particulier, les résultats obtenus sur *Maia squinado* (Drach et Teissier, 1939), *Palinurus argus* Latreille (Travis, 1955), *Carcinus moenas* Pennant ou *Carcinus maenas* L. (Gilbert, 1959 a, b, c ; Robertson, 1960), *Paratelphusa* sp. (Padmanabhanaidu et Ramamurthy, 1961). A la suite de ces auteurs, nous avons étudié, chez le Crustacé Décapode Brachyoure *Eriocheir sinensis*, les variations de l'abaissement cryoscopique, des teneurs en ions,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$  et du poids sec du sérum en fonction de plusieurs facteurs internes : stade d'intermue, sexe, taille, état de maturité sexuelle, présence ou absence de comportement migratoire.

L'influence des facteurs internes sur le milieu intérieur de l'*Eriocheir* est mal connue, nous savons seulement que la concentration sanguine s'abaisse temporairement chez les crabes qui viennent de muer (Scholles, 1933 ; Schwabe, 1933) et qu'elle ne se maintient plus à un niveau stable, chez les femelles ovigères, au-dessous d'un seuil de salinité de 6 p. 1000, à la température de 10° C (Koch et Heuts, 1944). L'*Eriocheir* constitue, d'autre part, un matériel très intéressant pour

une étude du milieu intérieur car il s'agit d'une espèce migratrice. Comme les migrations de certaines espèces aquatiques, telle l'Anguille, peuvent être liées à un déséquilibre hydrominéral de l'organisme (Callamand, 1943 ; Fontaine et Callamand, 1948), nous avons recherché si cette hypothèse se vérifie dans le cas de l'*Eriocheir*.

Les résultats que nous présentons dans ce travail sont obtenus sur des crabes sacrifiés dans la nature. Cette méthode présente trois avantages : elle intéresse des animaux dont l'état physiologique est normal ; elle peut être effectuée sur un grand nombre d'individus ce qui permet d'obtenir des résultats statistiquement significatifs ; elle est la seule qui puisse mettre en évidence des modifications de la composition sanguine survenant au cours de la migration des animaux. L'étude du milieu intérieur des crabes sacrifiés dans la nature présente aussi des inconvénients car les différences observées entre les animaux peuvent être dues non seulement à leur état physiologique mais également à l'intervention de facteurs externes : salinité et température. Il nous a donc fallu tenir compte de ces facteurs externes dans les comparaisons que nous avons effectuées entre les différents lots d'animaux.

Dans le présent travail, après avoir rappelé brièvement le cycle biologique de l'*Eriocheir*, nous situons les stations où sont capturés les crabes et nous décrivons les techniques et les méthodes d'analyse que nous avons utilisées ; nous étudions, ensuite, les variations du milieu intérieur d'abord sur des *Eriocheir* prépubères, capturés en eau douce ou saumâtre, en dehors de la période migratoire, puis sur des *Eriocheir* adultes capturés sensiblement aux mêmes endroits, au cours de la migration catadrome, enfin, sur des *Eriocheir* adultes, capturés en eau saumâtre, au cours de la migration anadrome.

Pour chaque catégorie d'animaux, nous étudions les variations du milieu intérieur en fonction de l'état physiologique. Nous comparons ensuite les résultats obtenus entre les différents lots d'animaux en tenant compte de l'intervention des facteurs externes. Il est possible ainsi de rechercher si des modifications du milieu intérieur précèdent ou accompagnent le comportement migratoire.

## I. — RAPPEL DES DONNÉES SUR LE CYCLE BIOLOGIQUE DE L'*ERIOCHEIR*.

Le cycle biologique de l'*Eriocheir sinensis* a été étudié dans le Nord de la France par Hoestlandt (1948). L'éclosion des œufs et le développement des premiers stades larvaires s'effectuent en eau saumâtre ; les jeunes crabes remontent en eau douce où ils restent de trois à cinq années avant de descendre vers la mer. Trois migrations importantes interviennent au cours de la vie du crabe :

- la migration du jeune vers l'eau douce où a lieu la croissance ;
- la migration de l'adulte vers la mer où a lieu la reproduction ;
- la migration de l'adulte vers les eaux saumâtres après la période d'incubation des œufs.

## II. — SITUATION DES STATIONS.

Les crabes sont capturés en Hollande et en Allemagne où l'*Eriochair* présente encore des populations abondantes. Trois stations sont choisies pour l'étude du milieu intérieur chez les *Eriochair* prépubères et chez les *Eriochair* adultes capturés au cours de la migration catadrome : la station de la Neue Hunte à Oldenbourg, les stations des lacs Schildmeer et Zuidlaardermeer dans la région de Groningue. Des prélèvements de sérum sont, d'autre part, effectués sur des crabes adultes capturés dans l'estuaire formé par la Meuse et le Waal, dans la région de Dordrecht et de Rotterdam, au cours de la migration catadrome, puis au cours de la migration anadrome.

L'emplacement des stations de la Neue Hunte, des lacs Schildmeer et Zuidlaardermeer est indiqué sur la figure 1. La Neue Hunte, portion aménagée de la rivière Hunte, affluent de la Weser, à Oldenbourg et le lac Zuidlaardermeer qui est alimenté par une rivière, la Hunze, sont des milieux franchement dulçaquicoles. Le lac Schildmeer, qui communique avec l'estuaire de l'Ems par des canaux, a une eau légèrement saumâtre avec une salinité qui varie beaucoup au cours de l'année (les salinités extrêmes sont de 0,129 g et de 4,105 g de chlorure de sodium par litre au cours de la période qui s'étend d'octobre 1959 à juin 1961, d'après des renseignements transmis par M. Van der Veen, inspecteur des pêches dans la région de Groningue).

L'estuaire formé par la Meuse et le Waal est représenté sur la figure 2. Des prélèvements de sérum sont effectués sur des crabes capturés dans la partie supérieure de cet estuaire (le Hollandsch Diep) au cours de la migration catadrome, puis sur des crabes capturés dans la partie moyenne et inférieure de cet estuaire (le Haringvliet) lors de la migration anadrome.

## III. — TECHNIQUES UTILISÉES ET MÉTHODES D'ANALYSE.

### A. Mode de prélèvement et de conservation des échantillons d'hémolymph.

L'hémolymph est prélevée dans les trois heures qui suivent la capture sur des animaux gardés en nasse, dans le milieu aquatique, ou maintenus dans de l'herbe humide. Le sexe, la taille et le stade d'intermue sont déterminés sur chaque animal dont on prélève le sérum. Les stades d'intermue sont définis d'après Drach (1939, 1944) en se basant sur la constitution de la carapace et l'examen des épipodites branchiaux. Tous les prélèvements de sérum sont réalisés en l'espace de quelques jours ce qui permet d'effectuer des comparaisons valables entre les animaux qui appartiennent à un même lot.

L'hémolymph est obtenue par incision de la membrane cuticulaire située à la base des pattes ; elle est recueillie directement, pour

chaque animal, dans un tube à centrifuger. L'hémolymph est vigoureusement agitée pour éviter la formation d'un gel et faire exsuder le sérum, puis le tube est bouché et maintenu à 3° C dans une boîte

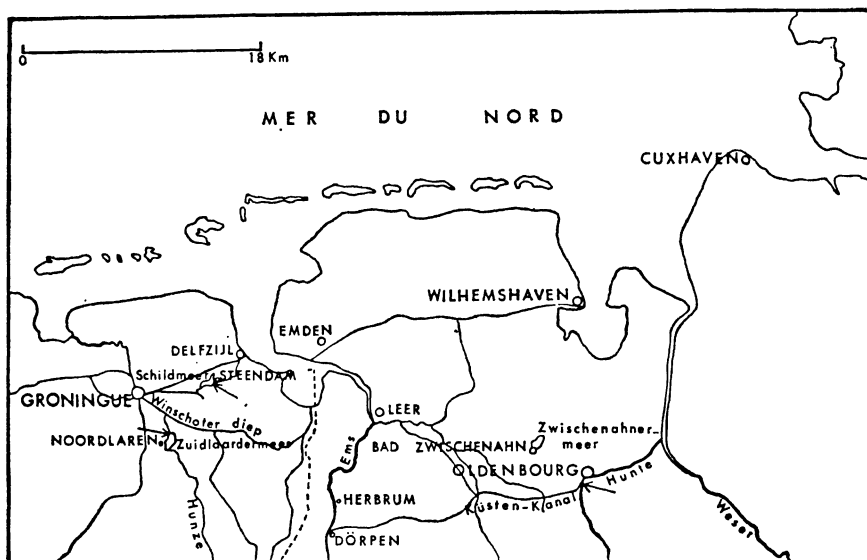


FIG. 1

Carte des stations de captures d'*E. s.* (les flèches indiquent les lieux de capture).

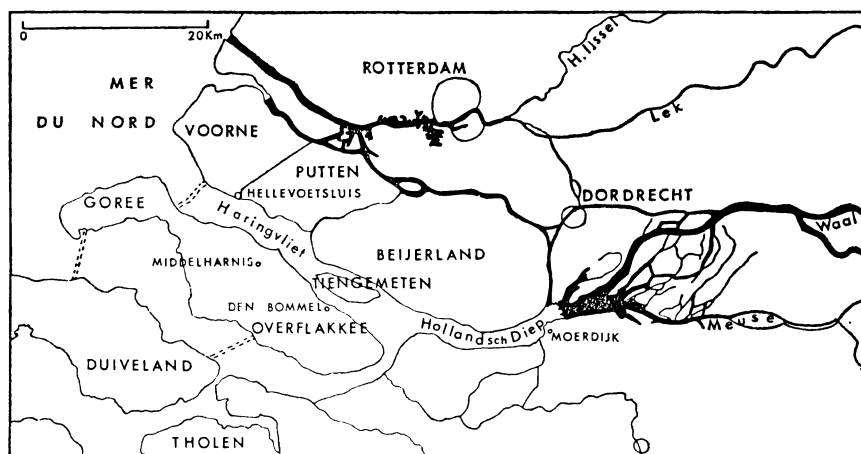


FIG. 2

Carte de l'estuaire formé par la Meuse et le Waal (Hollandsch Diep et Haringvliet).

en polystyrène expansé contenant de la glace. Les échantillons de sérum obtenus après centrifugation de l'hémolymph sont conservés, à -20° C, dans des flacons Pyrex, bouchés émeri et vaselinés, en attendant d'être analysés.

## B. Méthodes d'analyse.

L'abaissement cryoscopique du sérum est déterminé d'après la technique de Ramsay et Brown (1955) avec un appareil donnant la précision de  $1/200^{\circ}\text{C}$  (De Leersnyder, Desrousseaux et Hoestlandt, 1961).

Le chlore est dosé par la méthode potentiométrique de Sanderson (1952) avec une précision supérieure à 0,5 p. 100.

Le sodium et le potassium sont dosés par photométrie de flamme. Les dosages de sodium sont effectués par comparaison avec des solutions pures de chlorure de sodium ; les dosages de potassium sont effectués par comparaison avec des solutions étalon de chlorure de potassium renfermant la même quantité de sodium que l'échantillon à doser ; on évite ainsi la forte interférence du sodium dans le dosage du potassium (Valencia, 1956). La précision des dosages est de l'ordre de 4 p. 100 pour le sodium, de 0,10 p. 100 pour le potassium.

Le calcium et le magnésium sont dosés par complexométrie. Le calcium est dosé en présence de l'indicateur de Patton et Reeder (1956) suivant la méthode de Tronchet (1958). La somme des ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  est dosée en présence du noir Eriochrome T suivant la méthode de Badinand et Winicki (1957) ; le taux du magnésium est donné par la différence entre la valeur trouvée pour l'ensemble des ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  et celle obtenue pour l'ion  $\text{Ca}^{++}$  seul. La précision des dosages est de l'ordre de 1 p. 100 pour le calcium, de 2 p. 100 pour le magnésium.

Les résultats des analyses sont exprimés en milliEquivalents par litre ou en milliEquivalents par kilo d'eau.

## IV. — VARIATIONS DU MILIEU INTÉRIEUR CHEZ DES ERIOCHEIR PRÉPUBÈRES EN STABULATION DANS LES EAUX DOUCES OU SAUMATRES.

### A. Crabes capturés dans la Neue Hunte.

Des prélèvements de sérum sont effectués sur 65 crabes capturés dans la Neue Hunte les 11, 13 et 14 juillet 1961. L'abaissement cryoscopique du sérum que nous désignerons par la lettre  $\Delta$  et la chlorémie sont déterminés sur chaque animal. Les résultats des analyses sont exprimés en fonction du stade d'intermue, du sexe et de la taille des animaux dans les tableaux I et II.

Le  $\Delta$  sérique augmente légèrement entre les stades d'intermue  $\text{C}_4$  et  $\text{D}_1$  ; en raison du petit nombre d'animaux capturés en  $\text{C}_4$ , la différence n'est toutefois pas statistiquement significative pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100. Il n'apparaît pas non plus de variations avec le sexe et la taille des animaux.

TABLEAU I

$\Delta$  et teneur en chlore du sérum chez des *Eriocheir* prépubères capturés dans la Neue Hunte en juillet 1961. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels ont été effectuées les déterminations).

| Stades d'intermue | $\Delta$ en ° C         |                         |                          | Cl <sup>-</sup>                |                              |                                 |                                |                              |                                 |
|-------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------------|------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|------------------------------|---------------------------------|
|                   |                         |                         |                          | en m Eq/l                      |                              |                                 | en m Eq/kg d'eau               |                              |                                 |
|                   | $\Delta$<br>des 2 sexes | $\Delta$<br>des mâles   | $\Delta$<br>des femelles | Cl <sup>-</sup><br>des 2 sexes | Cl <sup>-</sup><br>des mâles | Cl <sup>-</sup><br>des femelles | Cl <sup>-</sup><br>des 2 sexes | Cl <sup>-</sup><br>des mâles | Cl <sup>-</sup><br>des femelles |
| C <sub>4</sub>    | — 1.135 ± 0.019<br>(9)  | — 1.148 ± 0.023<br>(6)  | — 1.110 ± 0.028<br>(3)   | 250,50 ± 3,34<br>(9)           | 253,50 ± 4,14<br>(6)         | 244,66 ± 4,67<br>(3)            | 281,25 ± 4,27<br>(8)           | 280,66 ± 4,90<br>(6)         | 283,00 ± 12,00<br>(2)           |
| D <sub>1</sub>    | — 1.165 ± 0.006<br>(56) | — 1.160 ± 0.007<br>(47) | — 1.195 ± 0.014<br>(9)   | 249,28 ± 1,30<br>(53)          | 249,27 ± 1,41<br>(45)        | 249,37 ± 3,64<br>(8)            | 281,26 ± 1,71<br>(42)          | 281,64 ± 1,85<br>(37)        | 278,40 ± 4,63<br>(5)            |

TABLEAU II

$\Delta$  et teneur en chlore du sérum chez des *Eriocheir* prépubères en stade d'intermue D<sub>1</sub>, capturés dans la Neue Hunte en juillet 1961 et répartis en classes de différentes tailles. \* (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux appartenant à chaque classe).

\* Les classes sont établies d'après la plus grande largeur du céphalothorax exprimée en mm.

| Classes     | $\Delta$ en ° C      | Cl <sup>-</sup> en m Eq/l | Cl <sup>-</sup> en m Eq/Kg d'eau |
|-------------|----------------------|---------------------------|----------------------------------|
| 39,5 - 44,5 | — 1.162 ± 0.028 (4)  | 234,33 ± 0,67 (3)         | 264,50 ± 0,50 (2)                |
| 44,5 - 49,5 | — 1.176 ± 0.009 (17) | 250,66 ± 2,28 (15)        | 285,25 ± 3,16 (8)                |
| 49,5 - 54,5 | — 1.168 ± 0.010 (22) | 248,09 ± 1,86 (21)        | 279,55 ± 1,91 (20)               |
| 54,5 - 59,5 | — 1.159 ± 0.014 (8)  | 253,62 ± 3,68 (8)         | 285,57 ± 5,74 (7)                |
| 59,5 - 64,5 | — 1.135 ± 0.023 (5)  | 252,40 ± 4,68 (5)         | 282,40 ± 6,35 (5)                |

TABLEAU III

$\Delta$  et teneur en chlore du sérum chez des *Eriocheir* prépubères capturés dans le lac Schildmeer en juin 1961. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels ont été effectuées les déterminations).

| Stades<br>d'inter-<br>mue | $\Delta$ en ° C         |                         |                          | Cl                             |                              |                                 |                                |                              |                                 |
|---------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------------|------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|------------------------------|---------------------------------|
|                           | $\Delta$<br>des 2 sexes | $\Delta$<br>des mâles   | $\Delta$<br>des femelles | en m Eq/l                      |                              |                                 | en m Eq/Kg d'eau               |                              |                                 |
|                           |                         |                         |                          | Cl <sup>-</sup><br>des 2 sexes | Cl <sup>-</sup><br>des mâles | Cl <sup>-</sup><br>des femelles | Cl <sup>-</sup><br>des 2 sexes | Cl <sup>-</sup><br>des mâles | Cl <sup>-</sup><br>des femelles |
| B <sub>1</sub>            | — 1.000 ± 0.050<br>(2)  | — 0.950<br>(1)          | — 1.050<br>(1)           | 251,00 ± 13,00<br>(2)          | 238,00<br>(1)                | 264,00<br>(1)                   | 267,00 ± 15,00<br>(2)          | 252,00<br>(1)                | 282,00<br>(1)                   |
| B <sub>2</sub>            | — 1.030<br>(1)          | — 1.030<br>(1)          | —                        | 251,00<br>(1)                  | 251,00<br>(1)                | —                               | 269,00<br>(1)                  | 269,00<br>(1)                | —                               |
| C <sub>2</sub>            | — 1.117 ± 0.048<br>(2)  | — 1.117 ± 0.048<br>(2)  | —                        | 268,00 ± 8,00<br>(2)           | 268,00 ± 8,00<br>(2)         | —                               | 287,00 ± 12,00<br>(2)          | 287,00 ± 12,00<br>(2)        | —                               |
| C <sub>4</sub>            | — 1.170 ± 0.012<br>(9)  | — 1.175 ± 0.026<br>(4)  | — 1.173 ± 0.011<br>(5)   | 267,11 ± 2,47<br>(9)           | 271,00 ± 4,51<br>(4)         | 264,00 ± 2,08<br>(5)            | 297,66 ± 2,24<br>(9)           | 303,25 ± 3,12<br>(4)         | 293,20 ± 0,97<br>(5)            |
| D <sub>1</sub>            | — 1.190 ± 0.005<br>(67) | — 1.187 ± 0.006<br>(48) | — 1.192 ± 0.011<br>(19)  | 263,80 ± 1,16<br>(66)          | 264,59 ± 1,16<br>(47)        | 261,84 ± 2,80<br>(19)           | 296,77 ± 1,23<br>(63)          | 296,43 ± 1,20<br>(46)        | 297,70 ± 3,24<br>(17)           |
| D <sub>2</sub>            | — 1.191 ± 0.011<br>(10) | — 1.181 ± 0.014<br>(4)  | — 1.198 ± 0.016<br>(6)   | 266,10 ± 3,29<br>(10)          | 267,50 ± 5,91<br>(4)         | 265,16 ± 4,23<br>(6)            | 302,33 ± 4,18<br>(9)           | 303,00 ± 5,15<br>(4)         | 301,80 ± 6,84<br>(5)            |
| D <sub>3</sub>            | — 1.185<br>(1)          | — 1.185<br>(1)          | —                        | 281,00<br>(1)                  | 281,00<br>(1)                | —                               | 322,00<br>(1)                  | 322,00<br>(1)                | —                               |

### B. Crabes capturés dans le lac Schildmeer.

92 crabes sont capturés dans le lac Schildmeer les 28, 29, 30 juin et 1<sup>er</sup> juillet 1961, la salinité du lac aux endroits de capture étant de 1,020 g à 1,480 g de chlorure de sodium par litre. Les résultats des analyses qui portent sur le  $\Delta$  et sur la teneur en chlore du sérum sont exprimés en fonction de l'état physiologique des animaux dans les tableaux III et IV.

Le milieu intérieur des crabes montre des variations au cours du cycle d'intermue. L'abaissement cryoscopique du sérum présente une valeur minimum au début de ce cycle :  $-1.000^{\circ}\text{C}$  en  $B_1$  ; il augmente

TABLEAU IV

$\Delta$  et teneur en chlore du sérum chez des *Eriocheir* prépubères en stade d'intermue  $D_1$ , capturés sur le lac Schildmeer en juin 1961 et répartis en classes de différentes tailles \*. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux appartenant à chaque classe).

| Classes     | $\Delta$ en $^{\circ}\text{C}$ | $\text{Cl}^-$ en m Eq/l | $\text{Cl}^-$ en m Eq/Kg d'eau |
|-------------|--------------------------------|-------------------------|--------------------------------|
| 44,5 - 49,5 | $-1.189 \pm 0.009$ (17)        | $259,53 \pm 2,17$ (17)  | $294,13 \pm 2,29$ (15)         |
| 49,5 - 54,5 | $-1.191 \pm 0.009$ (30)        | $263,62 \pm 1,91$ (29)  | $297,65 \pm 2,06$ (29)         |
| 54,5 - 59,5 | $-1.188 \pm 0.008$ (15)        | $267,86 \pm 2,01$ (15)  | $298,92 \pm 2,30$ (14)         |
| 59,5 - 64,5 | $-1.187 \pm 0.011$ (4)         | $267,50 \pm 0,96$ (4)   | $295,50 \pm 1,26$ (4)          |
| 64,5 - 69,5 | $-1.095$ (1)                   | $266,00$ (1)            | $286,00$ (1)                   |

\* Les classes sont établies d'après la plus grande largeur du céphalothorax exprimée en mm.

ensuite rapidement au cours des différents stades pour atteindre son maximum en  $D_1$ . La chlorémie augmente également au cours du cycle d'intermue mais se stabilise dès le stade  $C_4$ . En raison du petit nombre d'animaux capturés dans les stades autres que  $D_1$ , les différences ne sont pas statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100.

Il n'apparaît pas de variations du  $\Delta$  et de la chlorémie en fonction du sexe et de la taille des animaux.

### C. Crabes capturés dans le lac Zuidlaardermeer.

Deux séries de prélèvements de sérum sont effectuées.

— 1<sup>re</sup> série de prélèvements : elle a lieu les 22, 23, 24 et 25 mai 1962 sur 35 crabes en stade d'intermue  $C_4$  ou  $D_1$ . La salinité aux endroits de capture est de 0,584 g de NaCl par litre, l'eau atteint 12 à 14,5 $^{\circ}\text{C}$  en surface.

L'abaissement cryoscopique du sérum de ces animaux a une valeur moyenne de  $-1.254^{\circ}\text{C}$  avec une erreur standard de  $\pm 0,006$ .



TABLEAU V

$\Delta$  et teneurs en ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  du sérum chez des *Eriocheir* prépubères capturés dans le lac Zuidlaardermeer en juin 1962. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels ont été effectuées les déterminations).

| Stades<br>d'intermue | $\Delta$ en ° C         |                         |                          | $\text{Ca}^{++}$ en m Eq/l      |                               |                                  | $\text{Mg}^{++}$ en m Eq/l      |                               |                                  |
|----------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|---------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|
|                      | $\Delta$<br>des 2 sexes | $\Delta$<br>des mâles   | $\Delta$<br>des femelles | $\text{Ca}^{++}$<br>des 2 sexes | $\text{Ca}^{++}$<br>des mâles | $\text{Ca}^{++}$<br>des femelles | $\text{Mg}^{++}$<br>des 2 sexes | $\text{Mg}^{++}$<br>des mâles | $\text{Mg}^{++}$<br>des femelles |
| B <sub>1</sub>       | — 0.865<br>(1)          | — 0.865<br>(1)          | —                        | 18,00<br>(1)                    | 18,00<br>(1)                  | —                                | 12,45<br>(1)                    | 12,45<br>(1)                  | —                                |
| B <sub>2</sub>       | — 1.041 ± 0.016<br>(6)  | — 1.051 ± 0.014<br>(5)  | — 0.990<br>(1)           | 20,50 ± 0,96<br>(6)             | 20,70 ± 1,16<br>(5)           | 19,50<br>(1)                     | 12,67 ± 0,55<br>(6)             | 12,90 ± 0,62<br>(5)           | 11,55<br>(1)                     |
| C <sub>1</sub>       | — 1.030<br>(1)          | — 1.030<br>(1)          | —                        | 20,55<br>(1)                    | 20,55<br>(1)                  | —                                | 13,50<br>(1)                    | 13,50<br>(1)                  | —                                |
| C <sub>2</sub>       | — 1.053 ± 0.014<br>(3)  | — 1.055<br>(1)          | — 1.052 ± 0.023<br>(2)   | 22,25 ± 0,84<br>(3)             | 22,50<br>(1)                  | 22,12 ± 1,44<br>(2)              | 12,55 ± 1,18<br>(3)             | 12,90<br>(1)                  | 12,38 ± 2,03<br>(2)              |
| C <sub>3</sub>       | — 1.080 ± 0.030<br>(2)  | —                       | — 1.080 ± 0.030<br>(2)   | 22,80 ± 0,15<br>(2)             | —                             | 22,80 ± 0,15<br>(2)              | 15,30 ± 0,15<br>(2)             | —                             | 15,30 ± 0,15<br>(2)              |
| C <sub>4</sub>       | — 1.090 ± 0.021<br>(7)  | — 1.085 ± 0.015<br>(4)  | — 1.096 ± 0.050<br>(3)   | 23,12 ± 1,37<br>(7)             | 22,76 ± 1,55<br>(4)           | 23,60 ± 2,85<br>(3)              | 15,16 ± 0,97<br>(7)             | 15,12 ± 1,80<br>(4)           | 15,25 ± 0,14<br>(3)              |
| D <sub>1</sub> '     | — 1.133 ± 0.009<br>(24) | — 1.149 ± 0.012<br>(15) | — 1.108 ± 0.009<br>(9)   | 26,54 ± 0,91<br>(24)            | 26,92 ± 1,34<br>(15)          | 25,90 ± 0,50<br>(9)              | 15,72 ± 0,40<br>(24)            | 15,72 ± 0,50<br>(15)          | 15,72 ± 0,71<br>(9)              |
| D <sub>1</sub> ''    | — 1.172 ± 0.007<br>(26) | — 1.170 ± 0.009<br>(15) | — 1.174 ± 0.012<br>(11)  | 32,33 ± 1,15<br>(26)            | 33,25 ± 1,62<br>(15)          | 31,08 ± 1,57<br>(11)             | 17,97 ± 0,51<br>(26)            | 18,63 ± 0,71<br>(15)          | 17,08 ± 0,68<br>(11)             |
| D <sub>2</sub>       | — 1.169 ± 0.009<br>(10) | — 1.170 ± 0.010<br>(9)  | — 1.160<br>(1)           | 34,74 ± 1,76<br>(10)            | 33,15 ± 1,91<br>(9)           | 31,05<br>(1)                     | 25,08 ± 1,29<br>(10)            | 24,56 ± 1,32<br>(9)           | 29,70<br>(1)                     |
| D <sub>3</sub>       | — 1.186 ± 0.008<br>(7)  | — 1.186 ± 0.008<br>(7)  | —                        | 31,26 ± 1,44<br>(7)             | 31,26 ± 1,44<br>(7)           | —                                | 26,79 ± 0,81<br>(7)             | 26,79 ± 0,81<br>(7)           | —                                |
| D <sub>4</sub>       | — 1.215<br>(1)          | — 1.215<br>(1)          | —                        | 26,40<br>(1)                    | 26,40<br>(1)                  | —                                | 22,95<br>(1)                    | 22,95<br>(1)                  | —                                |

— 2° série de prélèvements : elle a lieu les 20, 21, 22 et 23 juin 1962 sur 88 animaux à différents stades du cycle d'intermue. La salinité à l'endroit des captures est de 0,123 g de chlorure de sodium par litre ; la température est beaucoup plus élevée qu'en mai (20 à 22° C en surface). L'abaissement cryoscopique et les teneurs en ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  sont déterminés sur chaque échantillon de sérum. Les résultats des analyses sont exprimés en fonction de l'état physiologique des animaux dans les tableaux V et VI.

L'abaissement cryoscopique du sérum a une valeur moindre chez les crabes capturés dans le lac Zuidlaardermeer en juin 1962 que chez les animaux capturés, un mois plus tôt, dans la même station. La

TABLEAU VI

$\Delta$  et teneurs en ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  du sérum chez des *Eriocheir* prépubères en stade d'intermue  $\text{D}_1''$ , capturés dans le lac Zuidlaardermeer en juin 1962 et répartis en classes de différentes tailles \*. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux appartenant à chaque classe).

| Classes     | $\Delta$ en ° C        | $\text{Ca}^{++}$ en m Eq/l | $\text{Mg}^{++}$ en m Eq/l |
|-------------|------------------------|----------------------------|----------------------------|
| 44,5 - 49,5 | $-1.166 \pm 0.017$ (7) | $30,96 \pm 2,51$ (7)       | $16,80 \pm 0,90$ (7)       |
| 49,5 - 54,5 | $-1.180 \pm 0.008$ (9) | $34,08 \pm 1,60$ (8)       | $19,48 \pm 1,02$ (8)       |
| 54,5 - 59,5 | $-1.168 \pm 0.016$ (8) | $31,18 \pm 2,48$ (8)       | $17,55 \pm 0,67$ (8)       |
| 59,5 - 64,5 | —                      | —                          | —                          |
| 64,5 - 69,5 | $-1.172 \pm 0.008$ (2) | $33,38 \pm 4,46$ (2)       | $15,82 \pm 1,13$ (2)       |

\* Les classes sont établies d'après la plus grande largeur du céphalothorax exprimée en mm.

différence qui est statistiquement significative pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100 apparaît liée à l'élévation de la température entre nos deux séries de prélèvements (Widmann, 1936 ; Otto, 1937).

Si l'on considère les variations du milieu intérieur en fonction de l'état physiologique des animaux, on observe, comme pour les individus capturés dans le lac Schildmeer, des différences au cours du cycle d'intermue. Le  $\Delta$  sérique augmente tout au long du cycle d'intermue avec des différences statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100 entre les stades  $\text{B}_2$  et  $\text{D}_1'$ ,  $\text{D}_1'$  et  $\text{D}_1''$ . Le calcium et le magnésium sériques ont des valeurs minima au début du cycle d'intermue ; ces valeurs croissent ensuite et atteignent le maximum en  $\text{D}_1''$  ou  $\text{D}_2$  pour le calcium, en  $\text{D}_2$  ou  $\text{D}_3$  pour le magnésium. Les différences sont statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100 entre les stades  $\text{B}_2$  et  $\text{D}_1'$ ,  $\text{D}_1'$  et  $\text{D}_1''$ , pour le calcium, entre les stades  $\text{B}_2$  et  $\text{D}_1'$ ,  $\text{D}_1'$  et  $\text{D}_1''$ ,  $\text{D}_1''$  et  $\text{D}_2$  pour le magnésium.

On n'observe pas de variations du milieu intérieur en fonction du sexe ou de la taille des animaux.

#### D. Conclusion.

Le milieu intérieur des *Eriocheir* prépubères capturés dans les trois stations de la Neue Hunte, des lacs Schildmeer et Zuidlaardermeer montre des variations en fonction du stade d'intermue des animaux. Une augmentation presque continue du  $\Delta$ , de la chlorémie, de la teneur en ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  du sérum se manifeste au cours du cycle d'intermue avec des différences statistiquement significatives, pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100, entre différents stades de ce cycle. Les valeurs du  $\Delta$  et les taux des ions sériques sont minima au début du cycle et maxima à la fin.

Les variations du  $\Delta$  et de la chlorémie au début du cycle d'intermue sont vraisemblablement liées à une absorption très active de sels minéraux au niveau des branchies (Schwabe, 1933 ; Krogh, 1938 ; Koch, Evans et Schicks, 1954) ; cette absorption très active suit la chute de concentration sanguine qui a lieu lors de la mue (Scholles, 1933). L'accroissement du  $\Delta$ , à la fin du cycle d'intermue, entre les stades  $\text{C}_4$  et  $\text{D}_1$ , serait dû principalement à l'accroissement du taux de substances organiques dans le sérum car la chlorémie ne varie pas entre ces deux stades.

Les variations du calcium et du magnésium sérique au cours du cycle d'intermue peuvent être en liaison avec les processus de durcissement et de résorption qui affectent la carapace au cours de ce cycle. Des variations semblables ont été signalées chez d'autres espèces : *Maia squinado* (Drilhon, 1935), *Palinurus argus* (Travis, 1951, 1955), *Carcinus maenas* (Robertson, 1960).

Il n'apparaît pas de variations du milieu intérieur en fonction du sexe ou de la taille des *Eriocheir* prépubères.

Le milieu intérieur des crabes prépubères varie également suivant le milieu et l'époque des captures ainsi que l'indique la comparaison des analyses sériques effectuées sur les crabes capturés dans les trois stations. Pour un même stade d'intermue  $\text{D}_1$ , l'abaissement cryoscopique du sérum et la chlorémie sont plus élevés chez les crabes capturés dans le lac Schildmeer que chez les crabes capturés sensiblement à la même époque dans la Neue Hunte (tableaux I et III). Les différences qui sont statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100 sont vraisemblablement liées à la salinité légèrement plus grande des eaux du lac par rapport à celles de la Hunte qui sont complètement douces.

Les différences observées entre les valeurs du  $\Delta$  sérique lors des deux séries de prélèvements de sérum effectuées en mai et en juin 1962 dans le lac Zuidlaardermeer mettent en évidence, d'autre part, l'influence de la température sur la concentration sanguine.

**V. — VARIATIONS DU MILIEU INTÉRIEUR  
CHEZ DES *ERIOCHEIR* ADULTES  
CAPTURÉS AU COURS DE LA MIGRATION CATADROME.**

**A. Crabes capturés dans la Neue Hunte.**

Deux séries de prélèvements de sérum sont effectuées :

— une première série de prélèvements a lieu les 13, 14 et 15 septembre 1960 sur 36 crabes dont le stade d'intermue n'a pas été déterminé. L'abaissement cryoscopique, les teneurs en ions  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,

TABLEAU VII

$\Delta$  et teneurs ioniques du sérum chez des *Eriochair* adultes capturés dans la Neue Hunte en septembre 1960. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels sont effectuées les déterminations).

|                  |                  | <i>Eriochair</i> des 2 sexes | <i>Eriochair</i> mâles  | <i>Eriochair</i> femelles |
|------------------|------------------|------------------------------|-------------------------|---------------------------|
| $\Delta$         | en ° C           | $-1.110 \pm 0.008$ (35)      | $-1.110 \pm 0.012$ (18) | $-1.100 \pm 0.011$ (17)   |
| $\text{Cl}^-$    | en m Eq/l        | $266,30 \pm 3,09$ (32)       | $272,60 \pm 4,88$ (17)  | $258,75 \pm 3,00$ (15)    |
|                  | en m Eq/Kg d'eau | $294,04 \pm 3,58$ (32)       | $298,76 \pm 5,63$ (17)  | $288,07 \pm 4,31$ (15)    |
| $\text{Na}^+$    | en m Eq/l        | $284,12 \pm 2,36$ (36)       | $287,16 \pm 3,47$ (19)  | $278,87 \pm 3,00$ (17)    |
|                  | en m Eq/Kg d'eau | $313,86 \pm 3,34$ (32)       | $316,62 \pm 4,60$ (17)  | $310,08 \pm 5,17$ (15)    |
| $\text{K}^+$     | en m Eq/l        | $6,29 \pm 0,13$ (31)         | $6,10 \pm 0,12$ (16)    | $6,45 \pm 0,22$ (15)      |
|                  | en m Eq/Kg d'eau | $6,93 \pm 0,14$ (31)         | $6,65 \pm 0,12$ (16)    | $7,18 \pm 0,25$ (15)      |
| $\text{Ca}^{++}$ | en m Eq/l        | $22,16 \pm 0,74$ (29)        | $21,60 \pm 1,00$ (14)   | $22,76 \pm 1,16$ (15)     |
|                  | en m Eq/Kg d'eau | $24,48 \pm 0,86$ (29)        | $23,62 \pm 1,16$ (14)   | $25,36 \pm 1,32$ (15)     |
| $\text{Mg}^{++}$ | en m Eq/l        | $10,12 \pm 0,44$ (28)        | $10,44 \pm 0,60$ (14)   | $9,92 \pm 0,72$ (14)      |
|                  | en m Eq/Kg d'eau | $11,14 \pm 0,50$ (28)        | $11,38 \pm 0,62$ (14)   | $11,02 \pm 0,82$ (14)     |
| Poids sec        | en g/l           | —                            | $68,17 \pm 4,47$ (17)   | $80,85 \pm 5,92$ (15)     |

$\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$  et le poids sec du sérum sont déterminés sur chaque animal. Les résultats des analyses sont exprimés en fonction du sexe des animaux dans le tableau VII.

Des variations du milieu intérieur apparaissent entre les deux sexes. Ces variations concernent la chlorémie qui, exprimée par rapport au volume de sérum, est moins élevée chez les femelles que chez les mâles, la différence étant statistiquement significative pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100. La différence diminue et n'est plus statistiquement significative lorsque les résultats sont rapportés

TABLEAU VIII

$\Delta$ , teneur en chlore et poids sec du sérum chez des *Eriochair* adultes capturés dans la Neue Hunte en septembre 1961. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels sont effectuées les déterminations).

| Stades d'intermue | Sexe                         | $\Delta$ en ° C      | Cl <sup>-</sup> en m Eq/l | Cl <sup>-</sup> en m Eq/Kg d'eau | Poids sec en g/l   |
|-------------------|------------------------------|----------------------|---------------------------|----------------------------------|--------------------|
| B <sub>2</sub>    | <i>Eriochair</i> des 2 sexes | — 1.065 (1)          | 254,00 (1)                | 272,00 (1)                       | 54,8 (1)           |
|                   | <i>Eriochair</i> mâles       | —                    | —                         | —                                | —                  |
|                   | <i>Eriochair</i> femelles    | — 1.065 (1)          | 254,00 (1)                | 272,00 (1)                       | 54,8 (1)           |
| C <sub>2</sub>    | <i>Eriochair</i> des 2 sexes | — 1.085 ± 0.006 (62) | 249,92 ± 1,82 (61)        | 269,77 ± 1,95 (58)               | 69,63 ± 1,68 (59)  |
|                   | <i>Eriochair</i> mâles       | — 1.092 ± 0.007 (37) | 252,30 ± 2,37 (37)        | 271,61 ± 2,57 (36)               | 66,42 ± 2,02 (37)  |
|                   | <i>Eriochair</i> femelles    | — 1.072 ± 0.003 (25) | 246,25 ± 2,81 (24)        | 266,77 ± 2,94 (22)               | 75,02 ± 2,59 (22)  |
| C <sub>3</sub>    | <i>Eriochair</i> des 2 sexes | — 1.095 ± 0.009 (12) | 250,83 ± 4,50 (12)        | 271,75 ± 4,95 (12)               | 74,51 ± 4,54 (12)  |
|                   | <i>Eriochair</i> mâles       | — 1.105 ± 0.019 (4)  | 259,75 ± 8,03 (4)         | 279,25 ± 8,96 (4)                | 64,10 ± 5,91 (4)   |
|                   | <i>Eriochair</i> femelles    | — 1.092 ± 0.011 (8)  | 246,37 ± 5,44 (8)         | 268,00 ± 5,87 (8)                | 79,72 ± 5,43 (8)   |
| C <sub>4</sub>    | <i>Eriochair</i> des 2 sexes | — 1.100 ± 0.021 (7)  | 241,42 ± 3,97 (7)         | 269,42 ± 4,91 (7)                | 103,85 ± 7,50 (7)  |
|                   | <i>Eriochair</i> mâles       | — 1.095 ± 0.028 (5)  | 242,60 ± 5,85 (5)         | 269,80 ± 6,71 (5)                | 103,60 ± 5,35 (5)  |
|                   | <i>Eriochair</i> femelles    | — 1.122 ± 0.018 (2)  | 238,50 ± 2,50 (2)         | 268,50 ± 7,50 (2)                | 103,50 ± 29,90 (2) |

au poids en eau du sérum. Comme le poids sec du sérum est plus élevé chez les femelles que chez les mâles et comme les protides constituent l'essentiel de ce poids sec, il semble, par conséquent, que les femelles aient une protidémie plus élevée que celle des mâles ;

— la deuxième série de prélèvements a lieu les 12, 13, 14 et 15 septembre 1961 sur 82 animaux à différents stades du cycle d'intermue. Les analyses sont restreintes à la détermination du  $\Delta$ , de la teneur en chlore et du poids sec du sérum. Les résultats des analyses sont exprimés en fonction du stade d'intermue, du sexe et de la taille des animaux dans les tableaux VIII et IX.

Il n'apparaît pas de variations du milieu intérieur en fonction du stade d'intermue et de la taille des animaux. Comme pour la première série de prélèvements, la chlorémie apparaît moins élevée chez les

TABLEAU IX

$\Delta$  et teneur en chlore du sérum chez des *Eriocheir* adultes en stade d'intermue C<sub>2</sub>, capturés dans la Neue Hunte en septembre 1961 et répartis en classes de différentes tailles \*. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux appartenant à chaque classe).

| Classes     | $\Delta$ en ° C          | Cl <sup>-</sup> en m Eq/l | Cl <sup>-</sup> en m Eq/Kg d'eau |
|-------------|--------------------------|---------------------------|----------------------------------|
| 54,5 - 59,5 | — $1.084 \pm 0.015$ (11) | $251,27 \pm 5,11$ (11)    | $273,45 \pm 5,44$ (11)           |
| 59,5 - 64,5 | — $1.071 \pm 0.011$ (26) | $246,57 \pm 2,92$ (26)    | $265,43 \pm 3,16$ (23)           |
| 64,5 - 69,5 | — $1.088 \pm 0.008$ (13) | $249,53 \pm 3,44$ (13)    | $267,75 \pm 3,15$ (12)           |
| 69,5 - 74,5 | — $1.100 \pm 0.012$ (7)  | $257,28 \pm 5,60$ (7)     | $275,86 \pm 6,31$ (7)            |
| 74,5 - 79,5 | — $1.106 \pm 0.021$ (5)  | $259,40 \pm 2,32$ (5)     | $278,00 \pm 2,20$ (5)            |

\* Les classes sont établies d'après la plus grande largeur du céphalothorax exprimée en mm.

femelles que chez les mâles, le poids sec du sérum est, au contraire, plus élevé chez les femelles que chez les mâles ; les différences ne sont toutefois pas statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100.

## B. Crabes capturés dans le lac Schildmeer.

92 crabes sont capturés les 18, 19 et 20 septembre 1961 dans le lac Schildmeer ou, plus exactement, dans le canal qui unit, à l'Est, ce lac à l'estuaire de l'Ems, au voisinage de la jonction de ce canal avec le lac. La salinité aux endroits de capture est plus faible qu'en juin avec un taux de chlorure de sodium de 0,357 g par litre. L'abaissement cryoscopique et les teneurs en ions Cl<sup>-</sup>, Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Ca<sup>++</sup> et Mg<sup>++</sup> du sérum sont déterminés sur chaque animal ; il en est de même pour le poids sec du sérum. Les résultats des analyses sont exprimés en fonction de l'état physiologique des animaux dans les tableaux X et XI.

Des variations du milieu intérieur apparaissent en liaison avec le stade d'intermue, le sexe mais non avec la taille des animaux.

La concentration sanguine totale mesurée par le  $\Delta$  et le taux des ions  $\text{Cl}^-$  et  $\text{Na}^+$  s'élèvent entre les stades d'intermue  $\text{C}_2$  et  $\text{C}_4$ , la différence est statistiquement significative pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100. D'autre part, chez des crabes au même stade d'intermue ( $\text{C}_4$ ), la chlorémie, rapportée au volume de sérum, est moins élevée chez les femelles que chez les mâles ; le poids sec du sérum est, au contraire, plus élevé chez les femelles que chez les mâles ; les différences sont statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100. Comme la concentration totale en sels du sérum apparaît sensiblement identique dans les deux sexes, on peut donc conclure à une protidémie plus élevée chez les femelles que chez les mâles. Les femelles adultes ont également des taux de calcium et de magnésium sériques significativement supérieurs à ceux des mâles pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100.

#### C. Crabes capturés dans le lac Zuidlaardermeer.

99 crabes sont capturés, du 1<sup>er</sup> au 6 octobre 1962, dans le lac Zuidlaardermeer. La salinité aux endroits de capture s'élève en moyenne à 0,093 g de chlorure de sodium par litre, la température de l'eau en surface atteint 15° C. Les analyses sériques sont restreintes à la détermination du  $\Delta$ . Les résultats des analyses sont exprimés en fonction du stade d'intermue et du sexe des animaux dans le tableau XII.

Comme pour les crabes capturés dans le lac Schildmeer, on observe une augmentation de la concentration sanguine mesurée par le  $\Delta$  entre les stades d'intermue  $\text{C}_2$  et  $\text{C}_4$ , la différence étant statistiquement significative pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100. Si l'on considère, à présent, les variations du  $\Delta$  en fonction du sexe des animaux, aux trois stades d'intermue :  $\text{C}_2$ ,  $\text{C}_3$  et  $\text{C}_4$ , le  $\Delta$  sérique des femelles est légèrement inférieur à celui des mâles. La différence est surtout marquée en  $\text{C}_3$  où elle est statistiquement significative pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100 (l'erreur-standard de la moyenne doit être estimée avec une précision supérieure à celle indiquée dans le tableau XII pour que la différence soit significative).

#### D. Crabes capturés dans le Hollandsch Diep.

26 crabes en stade d'intermue  $\text{C}_4$  sont capturés dans la partie supérieure de l'estuaire formé par la Meuse et le Waal : le Hollandsch Diep (Fig. 2) dans la nuit du 26 au 27 septembre 1960. Les prélèvements de sérum sont effectués dans la journée du 27 septembre ; les crabes sont demeurés à sec durant cet intervalle de temps. La salinité des eaux, dans le Hollandsch Diep, à l'époque des captures, varie entre 0,300 g et 6 g de chlorure de sodium par litre (renseignements transmis par M. Bloch, hydrobiologiste de l'inspection des pêches à Utrecht). L'abaissement cryoscopique, les concentrations ioniques et le poids

TABLE.

$\Delta$  et teneurs ioniques du sérum chez des *Eriocheir* adultes capturés dans le lac Schildmeer en septembre 1961.  
(Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'individus sur lesquels sont effectuées les déterminations).

| Stades d'intermue | Sexe                         | $\Delta$ en ° C      | Cl <sup>-</sup> en m Eq/l | Cl <sup>-</sup> en m Eq/Kg d'eau | Na <sup>+</sup> en m Eq/Kg d'eau | K <sup>+</sup> en m Eq/Kg d'eau | Ca <sup>++</sup> en m Eq/Kg d'eau | Mg <sup>++</sup> en m Eq/Kg d'eau | Poids en g/l      |
|-------------------|------------------------------|----------------------|---------------------------|----------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-------------------|
| C <sub>2</sub>    | <i>Eriocheir</i> des 2 sexes | — 1.115 ± 0.010 (11) | 268,00 ± 2,26 (11)        | 292,00 ± 3,06 (11)               | 304,13 ± 3,64 (10)               | 7,44 ± 0,57 (10)                | 18,52 ± 2,40 (9)                  | 14,64 ± 0,68 (9)                  | 72,9 ± 4,91 (11)  |
|                   | <i>Eriocheir</i> mâles       | — 1.115 ± 0.010 (11) | 268,00 ± 2,26 (11)        | 292,00 ± 3,06 (11)               | 304,13 ± 3,64 (10)               | 7,44 ± 0,57 (10)                | 18,52 ± 2,40 (9)                  | 14,64 ± 0,68 (9)                  | 72,9 ± 4,91 (11)  |
|                   | <i>Eriocheir</i> femelles    | —                    | —                         | —                                | —                                | —                               | —                                 | —                                 | —                 |
| C <sub>3</sub>    | <i>Eriocheir</i> des 2 sexes | — 1.130 ± 0.011 (7)  | 264,00 ± 3,46 (7)         | 290,00 ± 4,45 (7)                | 308,86 ± 3,60 (6)                | 8,49 ± 0,82 (6)                 | 27,84 ± 2,70 (6)                  | 15,44 ± 0,76 (6)                  | 89,3 ± 3,60 (7)   |
|                   | <i>Eriocheir</i> mâles       | — 1.130 ± 0.015 (2)  | 263,00 ± 7,00 (2)         | 285,50 ± 8,50 (2)                | 305,76 ± 7,14 (2)                | 8,10 ± 1,60 (2)                 | 22,71 ± 3,49 (2)                  | 15,72 ± 0,64 (2)                  | 78,8 ± 4,60 (2)   |
|                   | <i>Eriocheir</i> femelles    | — 1.130 ± 0.015 (5)  | 265,00 ± 4,48 (5)         | 291,20 ± 5,67 (5)                | 310,41 ± 4,64 (4)                | 8,69 ± 1,11 (4)                 | 30,40 ± 3,06 (4)                  | 15,29 ± 1,14 (4)                  | 93,5 ± 3,12 (5)   |
| C <sub>4</sub>    | <i>Eriocheir</i> des 2 sexes | — 1.160 ± 0.004 (74) | 269,00 ± 1,10 (74)        | 299,00 ± 1,10 (73)               | 317,07 ± 1,19 (72)               | 8,20 ± 0,18 (66)                | 26,46 ± 0,68 (70)                 | 16,36 ± 0,34 (67)                 | 99,9 ± 2,05 (74)  |
|                   | <i>Eriocheir</i> mâles       | — 1.165 ± 0.006 (32) | 275,00 ± 1,38 (32)        | 302,00 ± 1,49 (31)               | 317,67 ± 1,79 (32)               | 7,82 ± 0,21 (30)                | 23,98 ± 0,86 (31)                 | 14,72 ± 0,32 (31)                 | 89,9 ± 2,53 (32)  |
|                   | <i>Eriocheir</i> femelles    | — 1.155 ± 0.006 (42) | 265,00 ± 1,34 (42)        | 297,00 ± 1,49 (42)               | 316,60 ± 1,61 (40)               | 8,51 ± 0,27 (36)                | 28,44 ± 0,88 (39)                 | 17,76 ± 0,42 (36)                 | 107,6 ± 2,49 (42) |

sec du sérum sont déterminés sur chaque animal. Les résultats des analyses sont exprimés dans le tableau XIII.

Des variations du milieu intérieur se manifestent en fonction du sexe des animaux : la chlorémie, exprimée par rapport au volume de sérum, est moins élevée chez les femelles que chez les mâles, la différence étant statistiquement significative pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100. Comme dans le cas des animaux capturés dans la Neue Hunte et dans le lac Schildmeer, les variations de la chlorémie apparaissent liées à une protidémie plus élevée chez les femelles que chez les mâles. Les femelles ont également un taux de calcium et de magnésium sérique supérieur à celui des mâles.

#### E. Conclusion.

Le milieu intérieur des crabes adultes montre des variations en fonction du stade d'intermue et du sexe des animaux.

Les variations du milieu intérieur en fonction du stade d'intermue sont mises en évidence sur les crabes capturés dans les lacs Schildmeer et Zuidlaardermeer (tableaux X et XII). Ces variations portent sur la concentration totale mesurée par le  $\Delta$  et sur les teneurs en ions Cl<sup>-</sup> et Na<sup>+</sup> du sérum qui augmentent entre les stades C<sub>2</sub> et C<sub>4</sub>, les différences étant statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100.

Les variations du milieu intérieur en fonction du sexe sont mises en évidence sur les crabes capturés dans les trois stations de la Neue Hunte, du lac Schildmeer et du Hollandsch Diep. Ces variations qui portent sur la chlorémie et sur le poids sec du sérum sont l'indice d'une protidémie plus élevée chez les femelles que chez les mâles.

TABLEAU XI

$\Delta$  et teneur en chlore du sérum chez des *Eriocheir* adultes en stade d'intermue C<sub>4</sub>, capturés dans le lac Schildmeer en septembre 1961 et répartis en classes de différentes tailles \*. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux appartenant à chaque classe).

| Classes   | Sexe                         | $\Delta$ en ° C      | Cl <sup>-</sup> en m Eq/l | Cl <sup>-</sup> en m Eq/Kg d'eau |
|-----------|------------------------------|----------------------|---------------------------|----------------------------------|
| 54,5-59,5 | <i>Eriocheir</i> des 2 sexes | — 1.150 ± 0.014 (11) | 263,54 ± 3,56 (11)        | 295,09 ± 3,45 (11)               |
|           | <i>Eriocheir</i> mâles       | — 1.145 (1)          | 284,00 (1)                | 306,00 (1)                       |
|           | <i>Eriocheir</i> femelles    | — 1.150 ± 0.015 (10) | 261,50 ± 3,22 (10)        | 294,00 ± 3,62 (10)               |
| 59,5-64,5 | <i>Eriocheir</i> des 2 sexes | — 1.156 ± 0.005 (38) | 267,08 ± 1,14 (37)        | 298,00 ± 1,42 (38)               |
|           | <i>Eriocheir</i> mâles       | — 1.157 ± 0.009 (12) | 271,45 ± 2,03 (11)        | 301,66 ± 2,19 (12)               |
|           | <i>Eriocheir</i> femelles    | — 1.156 ± 0.007 (26) | 265,23 ± 1,32 (26)        | 296,30 ± 1,73 (26)               |
| 64,5-69,5 | <i>Eriocheir</i> des 2 sexes | — 1.168 ± 0.009 (18) | 274,76 ± 1,90 (17)        | 302,78 ± 2,18 (18)               |
|           | <i>Eriocheir</i> mâles       | — 1.170 ± 0.011 (14) | 275,61 ± 2,06 (13)        | 303,14 ± 2,38 (14)               |
|           | <i>Eriocheir</i> femelles    | — 1.160 ± 0.016 (4)  | 272,00 ± 4,84 (4)         | 301,50 ± 5,81 (4)                |
| 69,5-74,5 | <i>Eriocheir</i> des 2 sexes | — 1.162 ± 0.010 (6)  | 275,66 ± 3,89 (6)         | 297,60 ± 3,71 (5)                |
|           | <i>Eriocheir</i> mâles       | — 1.164 ± 0.012 (5)  | 273,60 ± 4,04 (5)         | 295,25 ± 3,71 (4)                |
|           | <i>Eriocheir</i> femelles    | — 1.155 (1)          | 286,00 (1)                | 307,00 (1)                       |

\* Les classes sont établies d'après la plus grande largeur du céphalothorax exprimée en mm.



Les taux du calcium et du magnésium sériques sont également plus élevés chez les femelles que chez les mâles, les différences sont statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100.

Si l'on compare, pour un même stade d'intermue  $C_2$  ou  $C_4$ , les valeurs du  $\Delta$  sérique et de la chlorémie entre les crabes adultes dans

TABLEAU XII

$\Delta$  du sérum chez des *Eriocheir* adultes capturés dans le lac Zuidlaardermeer en octobre 1962. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels sont effectuées les déterminations).

| Stades d'intermue | Sexe                         | $\Delta$ en ° C          |
|-------------------|------------------------------|--------------------------|
| $C_2$             | <i>Eriocheir</i> des 2 sexes | — $1.137 \pm 0.010$ (26) |
|                   | <i>Eriocheir</i> mâles       | — $1.141 \pm 0.015$ (15) |
|                   | <i>Eriocheir</i> femelles    | — $1.131 \pm 0.012$ (11) |
| $C_3$             | <i>Eriocheir</i> des 2 sexes | — $1.150 \pm 0.009$ (28) |
|                   | <i>Eriocheir</i> mâles       | — $1.168 \pm 0.008$ (16) |
|                   | <i>Eriocheir</i> femelles    | — $1.126 \pm 0.016$ (12) |
| $C_4$             | <i>Eriocheir</i> des 2 sexes | — $1.183 \pm 0.006$ (45) |
|                   | <i>Eriocheir</i> mâles       | — $1.190 \pm 0.008$ (21) |
|                   | <i>Eriocheir</i> femelles    | — $1.176 \pm 0.009$ (24) |

TABLEAU XIII

$\Delta$  et teneurs ioniques du sérum chez des *Eriocheir* adultes en stade d'intermue  $C_4$ , capturés dans le Hollandsch Diep en septembre 1960. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels sont effectuées les déterminations).

|                                   | <i>Eriocheir</i> des 2 sexes | <i>Eriocheir</i> mâles   | <i>Eriocheir</i> femelles |
|-----------------------------------|------------------------------|--------------------------|---------------------------|
| $\Delta$ en ° C                   | — $1.100 \pm 0.011$ (26)     | — $1.110 \pm 0.012$ (13) | — $1.090 \pm 0.019$ (13)  |
| Cl <sup>-</sup> en m Eq/l         | $242,74 \pm 2,97$ (26)       | $250,15 \pm 3,61$ (13)   | $235,33 \pm 3,81$ (13)    |
| Cl <sup>-</sup> en m Eq/Kg d'eau  | $275,80 \pm 3,04$ (26)       | $282,70 \pm 3,09$ (13)   | $268,91 \pm 4,67$ (13)    |
| Na <sup>+</sup> en m Eq/Kg d'eau  | $312,29 \pm 3,16$ (26)       | $314,88 \pm 3,22$ (13)   | $309,70 \pm 5,21$ (13)    |
| K <sup>+</sup> en m Eq/Kg d'eau   | $6,74 \pm 0,21$ (17)         | $6,72 \pm 0,30$ (10)     | $6,78 \pm 0,31$ (7)       |
| Ca <sup>++</sup> en m Eq/Kg d'eau | $24,38 \pm 1,34$ (26)        | $21,40 \pm 1,94$ (13)    | $27,36 \pm 2,76$ (13)     |
| Mg <sup>++</sup> en m Eq/Kg d'eau | $16,78 \pm 1,00$ (19)        | $15,62 \pm 1,32$ (11)    | $18,36 \pm 1,32$ (8)      |
| Poids sec en g/l                  | $104,28 \pm 5,31$ (26)       | $96,61 \pm 6,46$ (13)    | $111,96 \pm 8,04$ (13)    |

les quatre stations choisies pour notre étude, des différences apparaissent : le  $\Delta$  sérique et la chlorémie sont plus élevés chez les animaux capturés dans les lacs Schildmeer et Zuidlaardemeer (tableaux X et XII) que chez les crabes capturés dans la Neue Hunte et dans le Hollandsch Diep (tableaux VIII et XIII) ; les différences sont statisti-

quement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100. Ces variations peuvent s'expliquer, comme chez les crabes prépubères, par de légères différences de salinité entre les milieux de capture et par l'action de la température dont le degré varie avec l'époque des prélèvements.

## VI. — COMPARAISON ENTRE LES RÉSULTATS OBTENUS CHEZ LES *ERIOCHEIR* PRÉPUBÈRES ET CHEZ LES *ERIOCHEIR* ADULTES MIGRATEURS.

Il est intéressant de comparer les variations du milieu intérieur chez les crabes prépubères, capturés en dehors de la période migratoire

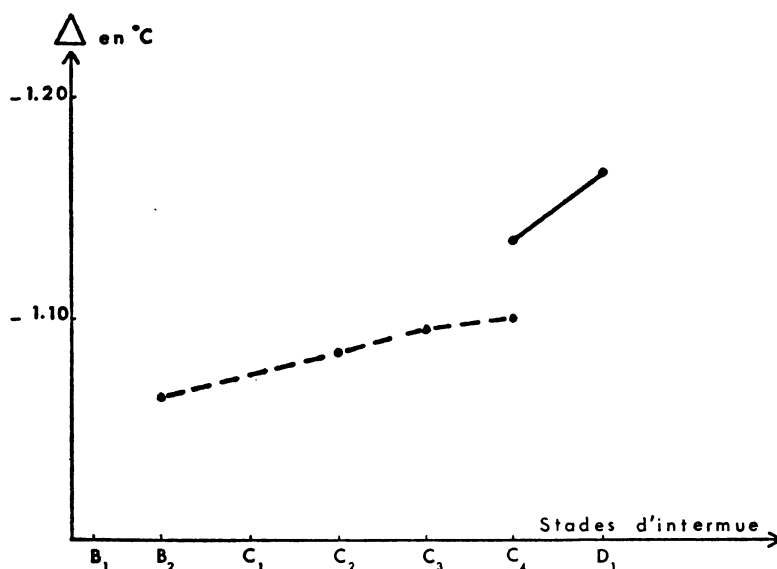


FIG. 3

Graphique indiquant les variations du  $\Delta$  sérique en fonction des stades d'intermue chez les *Eriocheir* prépubères et chez les *Eriocheir* adultes capturés dans la Neue Hunte en juillet et en septembre 1961.

(En traits pleins, courbe du  $\Delta$  des crabes prépubères ; en traits interrompus, courbe du  $\Delta$  des crabes adultes.)

et chez les crabes adultes capturés au cours de cette période dans les trois stations de la Neue Hunte, des lacs Schildmeer et Zuidlaardermeer. Les figures 3, 4, 5 représentent les variations du  $\Delta$  sérique en fonction des stades d'intermue chez les crabes prépubères et chez les crabes adultes capturés dans les trois stations citées ci-dessus.

Tous les animaux, à l'exception des crabes capturés dans la Neue Hunte, montrent une augmentation nette de la concentration sérique mesurée par le  $\Delta$  au cours du cycle d'intermue.

La courbe qui figure, chez les crabes adultes, les variations du  $\Delta$  sérique en fonction des stades d'intermue, se situe tantôt au-dessous de celle qui figure ces variations chez les crabes prépubères (Fig. 3 et 4), tantôt au-dessus de celle-ci (Fig. 5). Les écarts de la concentration sanguine entre les crabes prépubères et les crabes adultes ne s'exercent donc pas toujours dans le même sens ; il est, par conséquent, difficile de les rapporter à l'état physiologique des animaux et particulièrement à l'absence ou à la présence d'un comportement migratoire. Il semble que ces écarts soient dus plutôt à l'intervention de facteurs externes : salinité moins élevée du milieu extérieur lors de la capture des migra-

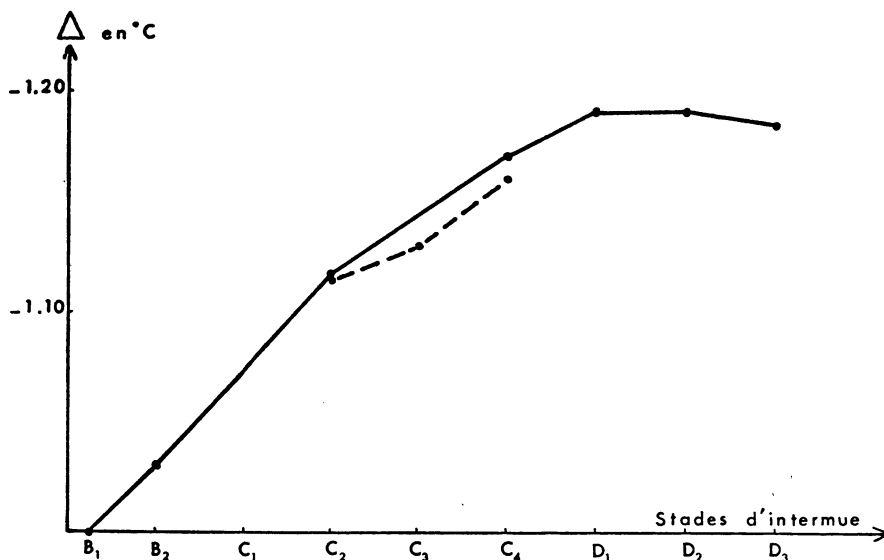


FIG. 4

Graphique indiquant les variations du  $\Delta$  sérique en fonction des stades d'intermue chez les *Eriocheir* prépubères et chez les *Eriocheir* adultes capturés dans le lac Schildmeer en juin et en septembre 1961.

(En traits pleins, courbe du  $\Delta$  des crabes prépubères ; en traits interrompus, courbe du  $\Delta$  des crabes adultes.)

teurs dans le lac Schildmeer (0,357 g au lieu de 1,020 à 1,480 g de NaCl par litre), température moins élevée de l'eau lors de la capture des migrateurs dans le lac Zuidlaardermeer (15° C au lieu de 20 à 22° C).

Il faut signaler, enfin, que les variations du milieu intérieur en fonction du sexe des animaux ont été constatées seulement chez les crabes adultes. La protidémie et les teneurs élevées en calcium et en magnésium des femelles adultes pourraient donc être liées à l'importance de la vitellogenèse. Un résultat analogue a été trouvé par Gilbert (1959 c) chez *Carcinus maenas* : le taux d'azote non protéique dans le sérum de *Carcinus* est plus élevé chez les femelles que chez les mâles à partir d'un poids de 35 g qui coïncide avec l'activité reproductrice.

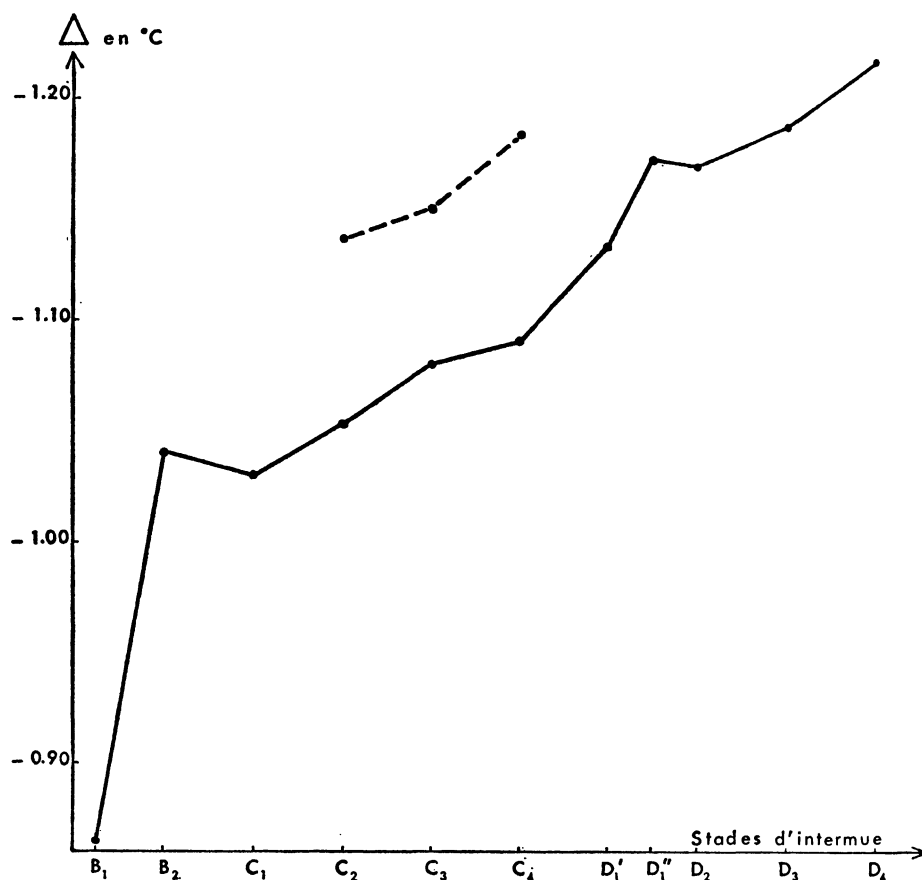


FIG. 5

Graphique indiquant les variations du  $\Delta$  sérique en fonction des stades d'intermue chez les *Eriocheir* prépubères et chez les *Eriocheir* adultes capturés dans le lac Zuidlaardermeer en juin et en octobre 1962.

(courbe du  $\Delta$  des crabes adultes.)

(En traits pleins, courbe du  $\Delta$  des crabes prépubères ; en traits interrompus,

## VII. — VARIATIONS DU MILIEU INTÉRIEUR CHEZ DES *ERIOCHEIR* ADULTES CAPTURÉS AU COURS DE LA MIGRATION ANADROME.

Deux séries de prélèvements de sérum sont effectués sur des crabes capturés au printemps, lors de leur remontée vers les eaux saumâtres, dans la partie moyenne et inférieure de l'estuaire formé par la Meuse et le Waal en Hollande (Fig. 2).

La première série de prélèvements porte sur 28 crabes en stade d'intermue C<sub>4</sub> capturés le 9 juin 1960 dans la partie moyenne et infé-

rieure de l'estuaire, au niveau des localités Den Bommel, Middelharnis, Hellevoetsluis. La salinité, à l'endroit des captures, varie entre 5,273 g et 13,514 g de chlorure de sodium par litre.

La deuxième série de prélèvements porte sur 25 crabes en stade d'intermue  $C_4$  capturés le 31 mai 1961 dans la partie inférieure de l'estuaire (le Haringvliet) au Nord-Ouest de la localité d'Hellevoetsluis, de part et d'autre de la digue construite pour fermer le Haringvliet. La salinité, à l'endroit des captures, atteint seulement 3,330 g de chlorure de sodium par litre, la température ambiante variant entre 16 et 22° C.

Les résultats des analyses qui sont restreintes à la détermination du  $\Delta$ , sont rassemblés pour les deux séries de prélèvements dans le tableau XIV.

L'abaissement cryoscopique du sérum a pour valeur moyenne  $-1.251^\circ\text{C}$  chez les crabes capturés en juin 1960,  $-1.185^\circ\text{C}$  chez

TABLEAU XIV

$\Delta$  du sérum chez des *Eriocheir* adultes en stade d'intermue  $C_4$ , capturés dans le Haringvliet en juin 1960 et mai 1961. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels sont effectuées les déterminations).

| Sexe                             | $\Delta$ en ° C du sérum des crabes<br>capturés en Juin 1960 | $\Delta$ en ° C du sérum des crabes<br>capturés en Mai 1961 |
|----------------------------------|--|---|
| <i>Eriocheir</i> des 2 sexes .   | $-1.251 \pm 0.015$ (28)                                      | $-1.185 \pm 0.017$ (25)                                     |
| <i>Eriocheir</i> mâles . . . . . | $-1.266 \pm 0.018$ (20)                                      | $-1.183 \pm 0.018$ (22)                                     |
| <i>Eriocheir</i> femelles ...    | $-1.217 \pm 0.026$ (8)                                       | $-1.200 \pm 0.047$ (3)                                      |

les crabes capturés en mai 1961. Les animaux capturés au cours de la migration anadrome maintiennent, par conséquent, l'hypertonie de leur milieu intérieur dans les eaux faiblement saumâtres et semblent donc bien adaptés à ce milieu.

La différence entre les valeurs du  $\Delta$  sérique chez les crabes capturés au cours de la migration anadrome, dans la partie moyenne et inférieure de l'estuaire formé par la Meuse et le Waal ( $\Delta = -1.215^\circ\text{C}$  et  $-1.185^\circ\text{C}$ , tableau XIV) et chez les crabes capturés au cours de la migration catadrome, dans la partie supérieure de cet estuaire ( $\Delta = -1.100^\circ\text{C}$ , tableau XIII) n'est pas très importante. Cette différence peut être due aux variations de la salinité qui doit être plus basse dans la partie supérieure de l'estuaire. Il n'apparaît donc pas de variations du milieu intérieur en liaison avec le caractère catadrome ou anadrome de la migration.

## VIII. — CONCLUSION GÉNÉRALE.

Le milieu intérieur des *Eriocheir* sacrifiés dans la nature montre des variations en relation avec le stade d'intermue, le sexe, mais non avec la taille et le comportement migratoire des animaux.

Les variations du milieu intérieur au cours du cycle d'intermue (augmentation notamment du  $\Delta$  sérique et de la chlorémie au cours de ce cycle) sont trouvées à la fois chez les crabes prépubères et chez les crabes adultes ; l'absorption des sels minéraux par les branchies n'est donc pas bloquée au moment où se déclenche la migration.

Les variations du milieu intérieur en fonction du sexe des animaux (protidémie et teneurs en calcium et en magnésium sériques plus élevées chez les femelles que chez les mâles) sont trouvées seulement chez les crabes adultes ; il est donc probable qu'elles accompagnent la vitellogenèse.

Les variations du milieu intérieur en fonction du stade d'intermue et du sexe des animaux ne peuvent être contestées car elles s'appuient sur des études statistiques réalisées, chaque fois, sur des animaux soumis à des conditions externes sensiblement identiques.

L'absence de variations du milieu intérieur en relation avec la taille et le comportement migratoire des animaux ne peut être affirmée d'une manière certaine. Les résultats obtenus en fonction de la taille des animaux portent, dans chaque lot d'animaux, sur une gamme de tailles assez restreinte, il est possible que des variations apparaissent sur une gamme de tailles plus étendue. D'autre part, de légères différences du milieu intérieur en fonction de l'état physiologique des crabes prépubères non migrateurs et des crabes adultes migrateurs pourraient exister mais être masquées par l'intervention des facteurs externes.

### Summary

Freezing-point, concentrations in  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$  electrolytes and dry weight of the serum are determined on crabs in natural conditions. Variations are found with intermoult stage, sex but not with size and migrations of crabs.

### Zusammenfassung

Der Gefrierpunkt, die Gehalte an  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$  Ionen und das Trockengewicht des Serum werden über Wollhandkrabben in natürlichem Medium bestimmt. Veränderungen werden mit der Häutung und dem Geschlecht den Krabben gefunden ; keine Veränderungen werden mit dem Wuchs und den Wanderungen der Tiere gefunden.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BADINAND, A. et WINICKI, B., 1957. — Dosage direct du calcium et du magnésium dans les milieux biologiques. *Bull. Trav. Soc. Pharm. Lyon*, 1, 1, pp. 45-54.
- CALLAMAND, O., 1943. — L'Anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.). Les bases physiologiques de sa migration. *Ann. Inst. Océan.*, 21, pp. 361-440.
- DE LEERSNYDER, M., DESROUSSEAU, J. et HOESTLANDT, H., 1961. — Appareil pour l'étude du point de congélation de très petites quantités de liquides biologiques. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 33, 1, pp. 128-131.
- DRACH, P., 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. Océan.*, 19, 3, pp. 103-391.
- DRACH, P., 1944. — Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). *Bull. biol.*, 78, pp. 40-62.

- DRACH, P. et TEISSIER, G., 1939. — Mue et protidémie chez les crabes. *C.R. Soc. Biol., Paris*, 131, 15, pp. 1199-1201.
- DRILHON, A., 1935. — Etude biochimique de la mue chez les Crustacés Brachyours (*Maia squinado*). *Ann. Physiol. Physicochim. biol.*, 9, 1, pp. 301-326.
- FONTAINE, M. et CALLAMAND, O., 1948. — Nouvelles recherches sur le déterminisme physiologique de l'avalaison des poissons migrateurs amphibiotiques. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 2<sup>e</sup> série, 20, 3, pp. 317-320.
- GILBERT, A.B., 1959 a. — The composition of the blood of the shore crab, *Carcinus moenas* Pennant, in relation to sex and body size I. Blood conductivity and freezing-point depressions. *J. Exp. Biol.*, 36, 1, pp. 113-119.
- GILBERT, A.B., 1959 b. — The composition of the blood of the shore crab, *Carcinus moenas* Pennant, in relation to sex and body size II. Blood chloride and sulphate. *J. Exp. Biol.*, 36, 2, pp. 356-362.
- GILBERT, A.B., 1959 c. — The composition of the blood of the shore crab, *Carcinus moenas* (Pennant), in relation to sex and body size III. Blood non-protein nitrogen. *J. Exp. Biol.*, 36, 3, pp. 495-500.
- HOESTLANDT, H., 1948. — Recherches sur la biologie de l'*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards (Crustacé Brachyoure). *Ann. Inst. Océan.*, 24, 1, pp. 1-116.
- KOCH, H.J., EVANS, J. et SCHICKS, E., 1954. — The active absorption of ions by the isolated gills of the crab *Eriocheir sinensis* (M. Edw.). *Mededel. VI. Acad. Wet.*, 16, 5, pp. 3-16.
- KOCH, H.J. et HEUTS, M.J., 1944. — Le cycle de la régulation osmotique et minérale du crabe chinois *Eriocheir sinensis* (Milne Edw.). Note préliminaire. *Ann. Soc. roy. Zool. Belgique*, 75, pp. 87-90.
- KROGH, A., 1938. — The active absorption of ions in some freshwater animals. *Z. vergl. Physiol.*, 25, pp. 335-350.
- OTTO, J.P., 1937. — Über den Einfluss der Temperatur auf den osmotischen Wert der Blutflüssigkeit bei der Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards). *Zool. Anz.*, 119, pp. 98-105.
- PADMANABHANAI DU, B. et RAMAMURTHY, R., 1961. — The influence of sex and size on the osmotic pressure, the chloride and the free amino acids of the blood of the freshwater field crab, *Paratelphusa* sp. and the freshwater mussel, *Lamellidens marginalis*. *J. Exp. Biol.*, 38, pp. 35-41.
- PATTON, J. et REEDER, W., 1956. — New indicator for titration of calcium with (ethylenedinitrilo) tetracetate. *Anal. Chem.*, 28, pp. 1026-1028.
- RAMSAY, J.A. et BROWN, R.H.J., 1955. — Simplified apparatus and procedure for freezing-point determinations upon small volumes of fluid. *J. Sci. Instrum.*, 32, pp. 372-375.
- ROBERTSON, J.D., 1960. — Ionic regulation in the crab *Carcinus maenas* (L.) in relation to the moulting cycle. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1, pp. 183-212.
- SANDERSON, P.H., 1952. — Potentiometric determination of chloride in biological fluids. *Biochem. J.*, 52, pp. 502-505.
- SCHOLLES, W., 1933. — Über die Mineralregulation wasserlebenden Evertabraten. *Z. vergl. Physiol.*, 19, pp. 522-554.
- SCHWABE, E., 1933. — Über die Osmoregulation verschiedener Krebse (Malacostracen). *Z. vergl. Physiol.*, 19, pp. 183-236.
- TEISSIER, G., 1938. — Sur la variabilité de la composition sanguine chez les crabes. *C.R. Soc. Biol., Paris*, 129, pp. 937-938.
- TRAVIS, D.F., 1951. — Physiological changes which occur in the blood and urine of *Panulirus argus* Latreille during the molting cycle. *Anat. Rec.*, 111, 1, p. 573.
- TRAVIS, D.F., 1955. — The molting cycle of the spiny lobster, *Panulirus argus* Latreille III. Physiological changes which occur in the blood and urine during the normal molting cycle. *Biol. Bull.*, 109, pp. 484-503.
- TRONCHET, J., 1958. — La détermination complexométrique du calcium sérique. Proposition d'une technique de dosage direct. *Ann. Biol. Clin.*, 7-9, pp. 459-470.
- VALENCIA, R., 1956. — Spectrophotométrie de flamme et dosages des ions Na, K, Ca et Mg dans le plasma et les tissus. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 38, 5-6, pp. 1071-1081.
- WIDMANN, E., 1936. — Osmoregulation bei einheimischen Wasser- und Feuchtluft-Crustaceen. *Z. wiss. Zool.*, 147, pp. 132-169.