

LE MÉTABOLISME DU MANGANÈSE CHEZ *CANCER IRRORATUS* (SAY, 1817) (CRUSTACÉ, DÉCAPODE) (1).

par

J.-L. M. Martin

Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29273 Brest Cedex, France.

Résumé

Les concentrations de manganèse dans les différents tissus de *Cancer irroratus*, généralement faibles, varient au cours du cycle d'intermue. Les variations observées sont pour la plupart sous la dépendance des fluctuations de la teneur en eau du tissu considéré.

Pour chacun des tissus ou organes, les concentrations de manganèse sont supérieures aux concentrations mesurées dans l'eau de mer et dans l'hémolymphe, témoignant du pouvoir d'accumulation de ce métal pour chacun des tissus et organes.

Chez *Cancer irroratus*, le manganèse semble être plutôt un élément intracellulaire ou de constitution qu'un élément métabolite circulant. Dans la branchie, ce métal semble être accumulé essentiellement par un phénomène de filtration du manganèse contenu dans le milieu marin sous forme particulière ou colloïdale.

Dans l'exosquelette, une corrélation étroite a été mise en évidence entre le métabolisme du magnésium et celui du manganèse. L'accumulation de ce métal dans le squelette tégumentaire pourrait être liée essentiellement à la cinétique de croissance des cristaux de carbonate composant celui-ci. Les branchies et l'exosquelette sont les tissus qui présentent les concentrations de manganèse les plus élevées. Les processus d'accumulation du métal dans ces deux tissus sont essentiellement de nature physique ou physico-chimique, formation des carbonates, adsorption et filtration. Ces phénomènes sont quantitativement prépondérants par rapport aux processus biologiques dans l'accumulation du manganèse chez *Cancer irroratus*.

Introduction

Le manganèse est un métal indispensable à tous les organismes vivants (Underwood, 1958). Son rôle essentiel consiste en l'activation de nombreuses enzymes. Il peut en outre constituer le noyau de quelques métallo-enzymes dans le sérum des Mollusques (Bowen, 1966). Ce métal a surtout fait l'objet de recherches chez les Mammifères, dans un but diététique et médical (Hart et Elvehjem, 1936 ; Lenhinger, 1950).

En océanographie, les travaux consacrés au manganèse portent essentiellement sur la chimie de ce métal dans l'eau de mer (Harvey,

(1) Contribution n° 465 du Département scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

1949 ; Rona *et al.*, 1962). Sur le plan biologique, bien que très peu de recherches aient été consacrées au manganèse chez les animaux marins, nous pouvons constater que la plupart d'entre elles traitent de la bio-géochimie de ce métal et, en particulier, des relations existant entre le manganèse de l'eau de mer et du sédiment, et la composition de la coquille des Mollusques Bivalves (Pilkey et Goodell, 1963 ; Brooks et Rumsby, 1965 ; Harriss, 1965 ; Gordon *et al.*, 1970). La bio-géochimie du manganèse a également fait l'objet de recherches chez les Annélides Polychètes (Cross *et al.*, 1970).

Il apparaît à l'observation des résultats des travaux traitant du manganèse chez les Mollusques Bivalves que ce métal est accumulé essentiellement dans les parties calcifiées de ces animaux (Harrison, 1969 ; Garcia et Fowler, 1972). D'autre part, Merlini (1967) montre chez le Mollusque *Unio mancus* des différences d'accumulation du manganèse dans la coquille liées à la structure de celle-ci.

Les recherches concernant le métabolisme du manganèse chez les Crustacés Décapodes sont très peu nombreuses et traitent généralement de la composition globale de l'animal (Mc Hargue, 1927 ; Vinogradov, 1953).

Il est évident que, chez les Crustacés Décapodes marins, le manganèse ne présente pas, *a priori*, un intérêt fondamental, sur le plan de la physiologie de l'animal, comme cela peut être le cas pour le cuivre, constitutif de l'hémocyanine, ou pour les métaux intervenant dans les processus d'ionorégulation ou de constitution des tissus, Na, K, Ca et Mg qui ont fait l'objet de très nombreuses recherches. Toutefois, il nous a paru intéressant de déterminer quel pouvait être le métabolisme du manganèse chez un Crustacé Décapode, et cela, plus particulièrement, en relation avec le phénomène de la mue. En effet, il a été montré (Drach, 1939 ; Renaud, 1949) que la plupart des transformations biochimiques, physiologiques et structurales s'effectuaient chez les Crustacés Décapodes en étroite relation avec les cycles d'intermue se succédant au cours de l'existence de l'animal.

Matériel et méthodes

Notre étude a été effectuée sur *Cancer irroratus* (Say, 1817). Les animaux ont été pêchés dans la Baie de Ténériffe (Nouvelle Ecosse, Canada). Après prélèvement et pesée précise, les différents tissus et organes sont desséchés en étuve de 105 °C jusqu'à l'obtention du poids constant, puis minéralisés à 550 °C. Les cendres sont recueillies dans de l'acide chlorhydrique concentré et pur qui est ensuite dilué. La normalité de la solution d'analyse est de 0,36 N.

Les analyses ont été effectuées à l'aide d'un spectrophotomètre d'absorption atomique de marque Perkin-Elmer (modèle 303). Les conditions d'analyses sont celles décrites par Slavin (1968) et par Perkin-Elmer Co. (1971).

Les différentes étapes du cycle d'intermue ont été déterminées selon les critères proposés par Drach (1939) et Drach et Tchernigovtzeff (1967).

RÉSULTATS

I) Variations des concentrations du manganèse dans différents tissus et organes.

Dans l'exosquelette, les concentrations exprimées en fonction du poids frais (Fig. 1) augmentent de A1-A2 à C4. Il est à remarquer que l'augmentation observée de A1-A2 à C1-C2 n'est pas significative ($P > 0,1$). De C1-C2 à C4 la croissance des taux de manganèse s'accroît et devient significative ($P < 0,01$). De C4 à D3-D4, les fluctuations

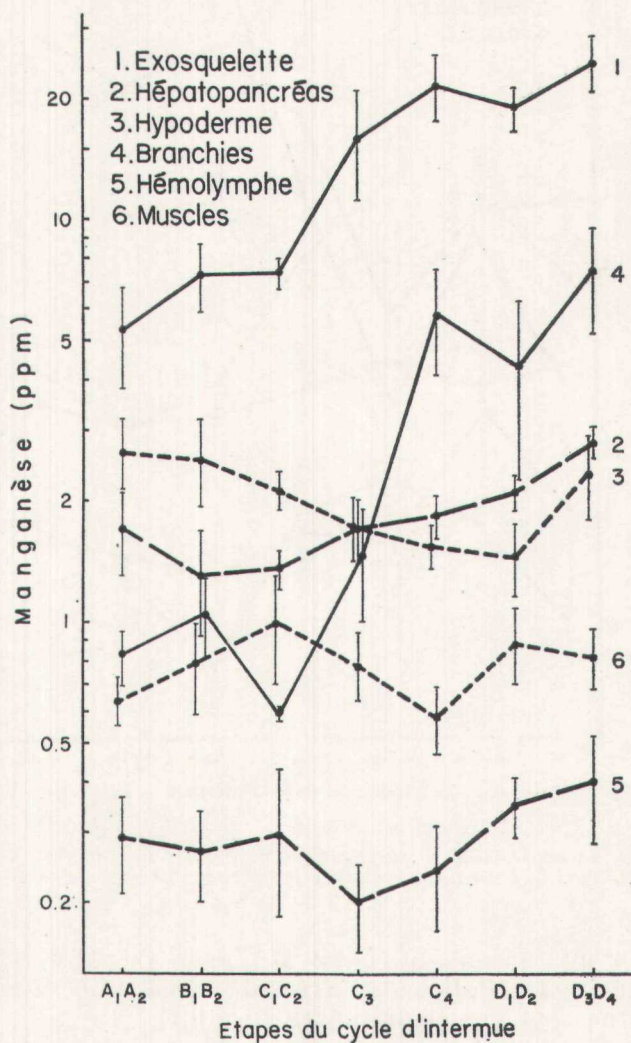


FIG. 1

Variations des concentrations du manganèse, exprimées en fonction du poids frais, dans différents tissus et organes de *Cancer irroratus*, au cours du cycle d'intermue.

observées ne sont plus significatives ($P > 0,1$). En D3-D4, étape du cycle d'intermue où les concentrations sont les plus élevées, celles-ci sont de 24 ppm. Pour les concentrations exprimées en fonction du poids sec (Fig. 2) une baisse est observée après la mue, de A1-A2 à C1-C2. Toutefois, celle-ci n'est pas significative ($P > 0,1$). De C1-C2 à C4, les concentrations de manganèse augmentent de façon signi-

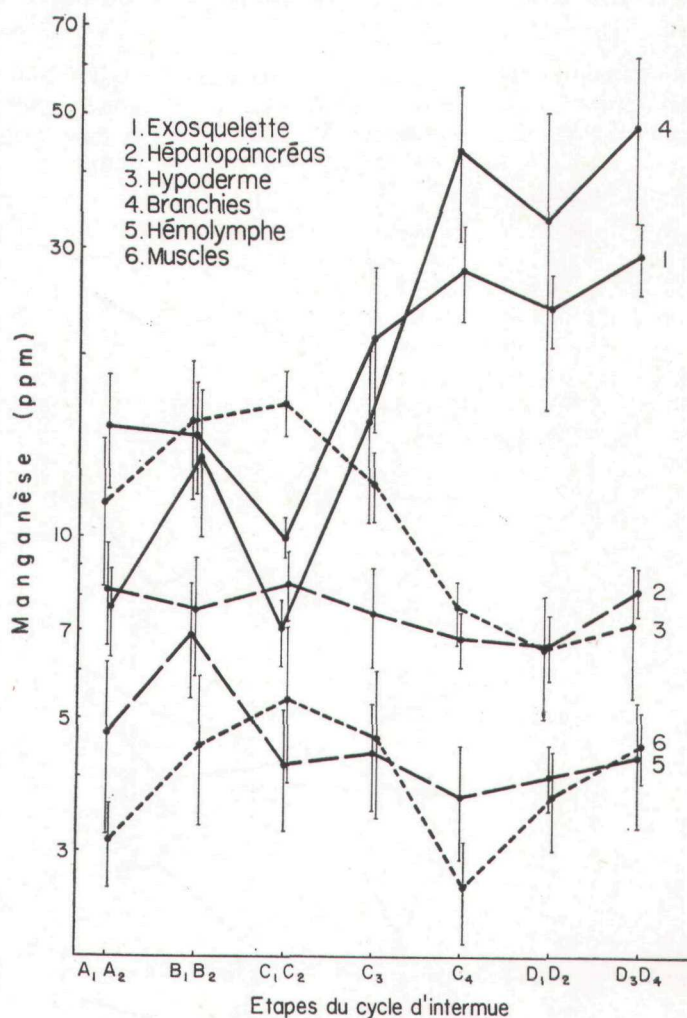


FIG. 2

Variations des concentrations du manganèse, exprimées en fonction du poids sec, dans différents tissus et organes de *Cancer irroratus*, au cours du cycle d'intermue.

ficative ($P < 0,1$) jusqu'à atteindre 27,7 ppm. De C4 à D3-D4, elles se stabilisent. Les variations observées durant cette période du cycle d'intermue ne sont pas significatives ($P > 0,1$).

Dans l'hépatopancréas, une diminution non significative des concentrations exprimées en fonction du poids frais (Fig. 1) est observée après la mue, de A1-A2 à B1-B2. A partir du stade B1-B2,

les taux de manganèse croissent de façon permanente et significative ($P < 0,1$) jusqu'à D3-D4 où elles atteignent 8,1 ppm. En fonction du poids sec, de très faibles variations sont observées tout au long du cycle d'intermue. Toutefois, aucune de ces variations n'est significative. Les concentrations en manganèse fluctuent, tout au long du cycle d'intermue, entre 6,6 ppm et 8,4 ppm.

Pour les valeurs exprimées en fonction du poids frais, une diminution des concentrations est observée de A1-A2 à D1-D2 dans l'hypoderme. Elle est relativement peu importante, les concentrations passant au cours de cette phase du cycle d'intermue de 2,65 ppm à 1,46 ppm. De D1-D2 à D3-D4, c'est-à-dire au cours des stades précédant immédiatement la mue, les concentrations en manganèse augmentent de façon non significative ($P > 0,1$). Déterminées en fonction du poids sec du tissu (Fig. 2), les concentrations augmentent de A1-A2 à C1-C2. Une baisse significative ($P < 0,1$) est observée de C1-C2 à D1-D2 ; les concentrations de manganèse passent respectivement de 16,7 ppm à 6,5. Une augmentation non significative ($P > 0,1$) est observée de D1-D2 à D3-D4.

Les concentrations de manganèse exprimées en fonction du poids frais (Fig. 1) sont l'objet, dans les branchies, de variations non significatives au cours des stades suivant la mue, de A1-A2 à C1-C2. A partir de ce dernier, une brusque augmentation des concentrations se produit, jusqu'au stade C4 au cours duquel les taux de manganèse présentent une moyenne de 5,78 ppm. De C4 à D3-D4, bien que fluctuantes, les moyennes des concentrations sont relativement stables, les variations observées au cours de cette période du cycle d'intermue n'étant pas significatives ($P > 0,1$). En D3-D4, les concentrations de manganèse dans les branchies sont de 7,36 ppm. Les variations des concentrations de manganèse dans cet organe, exprimées en fonction du poids sec (Fig. 2), sont semblables à celles exprimées en fonction du poids frais. Après la mue, de A1-A2 à C1-C2, des variations non significatives sont suivies par une augmentation significative ($P < 0,01$) des concentrations qui se poursuit jusqu'en C4. Après ce stade, et jusqu'à la mue, les variations observées ne sont plus significatives.

Lorsque les concentrations sont exprimées en fonction du poids frais (Fig. 1), l'hémolymph est le tissu de *Cancer irroratus* qui présente les plus faibles concentrations en manganèse. De A1-A2 à C1-C2, celles-ci sont relativement stables. De C1-C2 à C3, une diminution est observée, suivie d'une croissance de C3 à D3-D4. Ces fluctuations sont peu importantes. Les concentrations moyennes minimales et maximales sont respectivement de 0,19 ppm au stade C3 et 0,40 ppm au stade D3-D4. Il est à noter qu'aucune des variations observées au cours du cycle d'intermue n'est significative ($P > 0,01$). Pour les concentrations exprimées en fonction du poids sec (Fig. 2), les variations de la concentration du manganèse au cours du cycle d'intermue peuvent être divisées en trois phases. Après la mue, de A1-A2 à B1-B2 : augmentation ; de B1-B2 à C4 : diminution ; de C4 à D3-D4 : stabilisation. Comme pour les concentrations exprimées en fonction du poids frais, aucune des variations observées n'est significative ($P > 0,01$).

Les concentrations de manganèse dans le muscle sont relativement faibles. Exprimées en fonction du poids sec du tissu (Fig. 2), les

variations observées sont identiques à celles décrites pour les concentrations exprimées en fonction du poids frais. Dans les deux cas, nous observons une augmentation des taux de A1-A2 à C1-C2, suivie d'une diminution de C1-C2 à C4. Au cours des stades qui précèdent la mue, de C4 à D3-D4, les concentrations augmentent.

Il est à remarquer que, pour le tissu musculaire, aucune des variations observées pour les concentrations exprimées en fonction du poids frais et du poids sec n'est significative, pour un degré de confiance supérieur à 99 p. cent ($P > 0,01$).

2) Relations entre la teneur en eau et les concentrations de manganèse.

Dans chacun des tissus, une étude des corrélations existant entre les concentrations en manganèse et la teneur en eau a été effectuée. Les résultats nous permettront de déterminer quelle est l'influence des variations de la teneur en eau, au cours d'un cycle d'intermue, sur les variations observées des taux de manganèse. Les courbes de régression ont été établies pour les concentrations obtenues à partir du poids frais et à partir du poids sec. Les coefficients de corrélation sont portés sur le tableau 1.

TABLEAU 1

Coefficients de corrélation caractérisant les courbes de régression obtenues à partir de la teneur en eau et les concentrations de manganèse exprimées en fonction du poids frais (1) et du poids sec (2) des tissus et organes de *Cancer irroratus*.
— : Corrélations non significatives ($P > 0,01$).

Tissu	Coefficients de corrélation	
	1	2
Exosquelette	— 0,4915	— 0,4156
Hépatopancréas	0,5616	
Hypoderme		
Branchies	— 0,5306	
Hémolymph	— 0,5824	
Muscles		

L'observation de ce tableau et des courbes de régression (Fig. 3) montre que dans quatre tissus ou organes, exosquelette, hépatopancréas, branchies et hémolymph, les variations de la teneur en eau ont une influence sur les concentrations de manganèse. Toutefois, pour trois de ces tissus, hépatopancréas, branchies et hémolymph, la teneur en eau n'est plus corrélée aux concentrations en manganèse lorsque celles-ci sont exprimées en fonction du poids sec du tissu. Pour l'exosquelette, les corrélations entre les taux de manganèse et la teneur en eau sont, dans chaque cas, significatives.

3) Relations entre les concentrations en manganèse dans l'hémolymph et dans les autres tissus et organes.

Cette étude a été effectuée afin de mettre en évidence l'influence de l'hémolymph sur les différents tissus. Elle a montré qu'aucune corrélation significative ($P > 0,1$) n'existait entre la teneur en man-

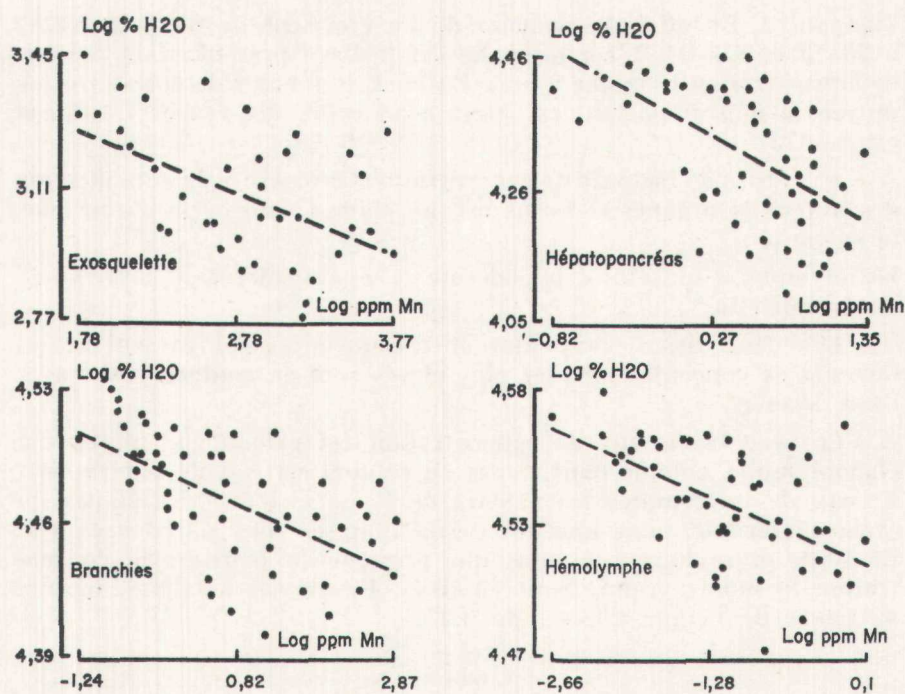


FIG. 3

Variations des concentrations du manganèse, en fonction de la teneur en eau, dans différents tissus et organes de *Cancer irroratus*. Les concentrations sont exprimées par rapport au poids frais.

ganèse de Phémolymph et des autres tissus ou organes. Ce fait semblerait en partie être la conséquence des très faibles concentrations de manganèse mesurées dans la plupart des tissus et organes et, en particulier, dans l'hémolymph.

4) Variations du facteur de concentration (Fc) dans les différents tissus et organes au cours du cycle d'intermue.

Pour cette étude, deux compartiments extérieurs ont été considérés : d'une part, l'eau de mer qui correspond au compartiment extérieur de l'animal avec lequel certains tissus sont en contact direct — c'est le cas de l'exosquelette et des branchies — et, d'autre part, l'hémolymph. En effet, le système circulatoire des crabes, du type semi-lacunaire, fait que l'hémolymph constitue le véritable compartiment extérieur de la plupart des tissus de l'animal.

La concentration du manganèse dans l'eau de mer prélevée sur les lieux de capture des crabes a été déterminée selon la méthode précédemment décrite (Martin, 1974). Cette concentration est de $0,84 \times 10^{-3}$ ppm.

Lorsque le facteur de concentration (Fc) est calculé par rapport à l'eau de mer (tableau 2), nous constatons qu'à toutes les étapes du cycle d'intermue, pour tous les tissus considérés, Fc est supérieur à 1. L'exosquelette est le tissu qui concentre le plus fortement le

manganèse. En effet, les valeurs de Fc croissent de 6309 en A1-A2 à 28573 en D3-D4. L'hémolymph est le tissu présentant le pouvoir de concentration le moins grand. En effet, le facteur de concentration moyen le plus important est mesuré au cours des étapes D3-D4, et est de 473.

Par ordre de facteurs de concentrations croissants, la classification des différents organes et tissus est, au stade C4 du cycle d'intermue, la suivante :

hémolymph < muscles < hypoderme < hépatopancréas < branchies < exosquelette.

Les deux tissus, branchies et exosquelette, qui présentent les facteurs de concentrations les plus élevés sont en contact direct avec l'eau de mer.

Lorsque le facteur de concentration est calculé par rapport à l'hémolymph, comme dans le cas où celui-ci est calculé par rapport à l'eau de mer, toutes les valeurs de Fc, à chacune des étapes du cycle d'intermue, pour tous les tissus analysés sont supérieures à 1. Le tissu musculaire est celui qui présente le pouvoir de concentration le moins grand. Pour ce tissu, Fc moyen maximal, mesuré au cours de l'étape C3, est de 3,97.

TABLEAU 2

Evolution du facteur de concentration du manganèse, calculé par rapport à l'eau de mer (partie supérieure) et par rapport à l'hémolymph (partie inférieure) dans différents tissus et organes de *Cancer irroratus* au cours du cycle d'intermue.

Exosquelette	Hépatopancréas	Hypoderme	Branchies	Hémolymph	Muscles	Etape
6 309	2 045	2 798	981	341	762	A1-A2
8 750	1 544	2 998	1 264	317	934	B1-B2
8 734	1 605	2 526	702	361	1 204	C1-C2
18 902	2 030	2 058	1 723	236	940	C3
25 523	2 188	1 831	6 885	282	690	C4
22 424	2 487	1 740	5,049	410	1 067	D1-D2
28 573	3 335	2 654	8 772	473	983	D3-D4
18,60	6,01	9,27	2,88	1	2,24	A1-A2
27,50	4,80	9,43	3,98		2,94	B1-B2
24,21	4,45	7,00	1,95		3,34	C1-C2
79,80	8,57	8,69	7,27		3,97	C3
90,49	7,76	6,49	24,4		2,44	C4
54,60	6,05	4,24	12,29		2,60	D1-D2
60,30	7,04	5,60	18,36		2,08	D3-D4

5) Relations manganèse-magnésium dans l'exosquelette et dans les branchies.

La figure 4 montre que, dans l'exosquelette, une corrélation significative ($P < 0,01$) existe entre les teneurs en manganèse et en magnésium. Cette corrélation est indépendante des fluctuations de la teneur en eau du tissu car lorsque les concentrations sont exprimées en fonction du poids sec, le coefficient de corrélation est toujours significatif ($P < 0,01$).

Pour le tissu branchial qui, comme l'exosquelette, est en contact direct avec le milieu extérieur, une corrélation existe entre Mn et Mg

FIG. 4

Variations comparées des concentrations du manganèse et du magnésium, exprimées en fonction du poids frais et du poids sec, dans l'exosquelette de *Cancer irroratus*.

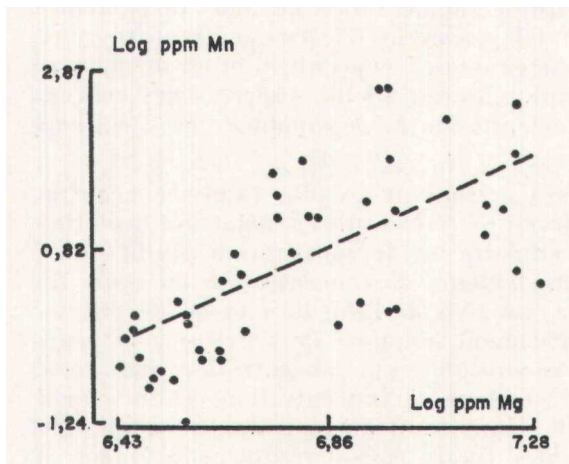
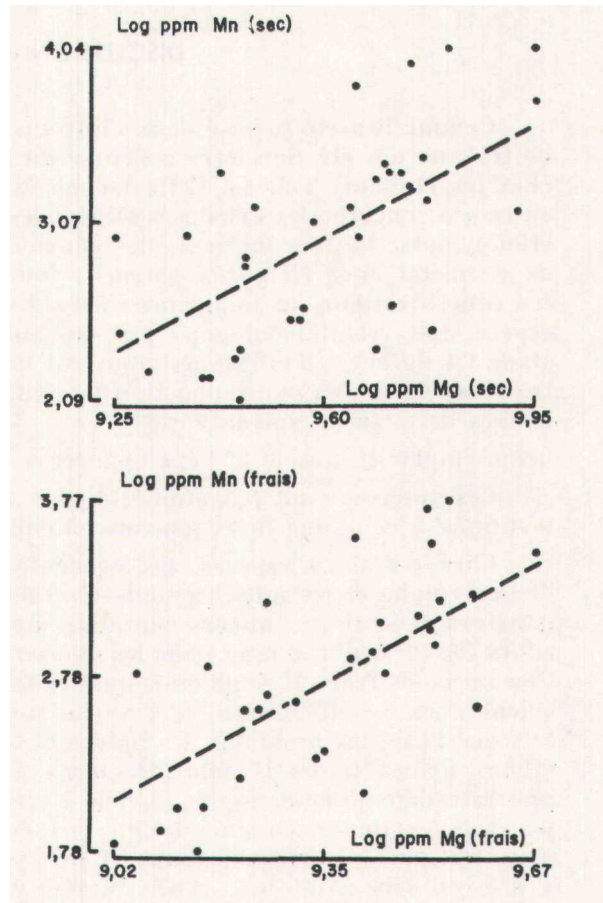


FIG. 5

Variations comparées des concentrations du manganèse et du magnésium, exprimées en fonction du poids frais, dans les branchies de *Cancer irroratus*.

pour les valeurs exprimées en fonction du poids frais (Fig. 5). Cette corrélation n'est plus significative ($P > 0,01$) lorsque les concentrations sont exprimées en fonction du poids sec de l'organe.

DISCUSSION

Comme il a été précisé dans l'introduction de ce travail, très peu de travaux ont été consacrés à l'étude du métabolisme du manganèse chez les animaux marins. Cette lacune est particulièrement évidente en ce qui concerne les Crustacés Décapodes. Toutefois, Bryan et Ward (1965), outre de très intéressantes considérations sur le métabolisme de ce métal chez *Homarus vulgaris*, fournissent des précisions sur les concentrations du manganèse dans les différents tissus de cette espèce. Les résultats obtenus par ces auteurs, chez un homard au stade C4 du cycle d'intermue, montrent que, en fonction des concentrations, exprimées par rapport au poids frais, les tissus peuvent être classés de la façon suivante :

hémolymphe < muscle < hépatopancréas < branchies < exosquelette

Ces auteurs n'ont pas étudié l'hypoderme. Cette classification est identique à celle que nous pouvons établir chez *Cancer irroratus*.

Chez ces deux espèces, les concentrations de manganèse dans l'hémolymphe et les muscles sont très faibles. Chez *Cancer irroratus*, dans ces deux tissus, aucune variation significative n'est observée au cours du cycle d'intermue pour les concentrations exprimées en fonction du poids frais. Il semblerait que les faibles fluctuations observées soient dues essentiellement aux variations relatives des constituants tels que l'eau, les protéines, les lipides et les glucides. Bryan et Ward (1965) notent toutefois, chez *Homarus vulgaris*, que le manganèse pourrait, dans l'hémolymphe, être lié à une protéine. Une telle liaison pourrait expliquer l'augmentation des concentrations de ce métal dans le tissu, à partir du stade C4 du cycle d'intermue. En effet, il a été constaté (Andrews, 1967 ; Martin et Ceccaldi, 1969) chez les Crustacés Décapodes, une brusque augmentation des taux de protéines sériques à partir du stade C4 du cycle d'intermue. D'autre part, l'étude des corrélations teneur en eau — concentration en manganèse montre que, dans l'hémolymphe, les variations observées des concentrations du métal sont également sous la dépendance des variations de la teneur en eau.

L'hémolymphe est le tissu présentant les plus faibles concentrations de manganèse. Il semblerait de ce fait que ce métal soit essentiellement un métabolite intracellulaire ou de constitution plutôt qu'un élément circulant. L'étude des facteurs de concentration au cours du cycle d'intermue montre que, vis-à-vis de l'eau de mer ou de l'hémolymphe, aucun tissu, non seulement n'oppose de barrière à la pénétration du manganèse mais encore qu'il y a concentration dans tous. En effet, dans chaque cas, le facteur de concentration est fortement supérieur à 1, de 320 à 2 800, démontrant un pouvoir d'accumulation du manganèse par chacun des tissus considérés, sans préjuger si celle-ci est active ou passive.

Bryan et Ward (1965) montrent, chez *Homarus vulgaris*, le rôle important joué par l'hépatopancréas dans l'absorption du manganèse.

Il semblerait cependant, comme cela a été observé pour l'hémolymph, que les variations quantitatives observées dans cet organe soient de nature essentiellement passives, c'est-à-dire liées aux variations relatives des autres constituants du tissu. C'est le cas pour l'eau. En effet, la courbe de régression établie montre que les variations de la teneur en eau jouent un rôle essentiel dans les variations des teneurs en manganèse de l'hépatopancréas.

Les branchies et l'exosquelette sont les tissus qui présentent les plus fortes concentrations en manganèse. Deux hypothèses peuvent être émises sur le mode d'accumulation du manganèse dans les branchies et dans l'exosquelette. Ce métal peut être adsorbé à la surface des deux tissus en contact direct avec le milieu extérieur, c'est-à-dire l'eau de mer, ou bien être une partie constituante de ces tissus. Dans le milieu marin, le manganèse se trouve essentiellement sous forme insoluble. Il est le plus souvent associé à de la matière organique (Price et Calvert, 1973 ; Marchand, 1974). Dans le cas de la branchie, l'adsorption ou la filtration de particules contenant du manganèse semble l'hypothèse la plus plausible. En effet, au stade C3, la synthèse de la chitine branchiale est achevée. De plus, les corrélations manganèse-magnésium dans ce tissu ne sont significatives qu'exprimées par rapport au poids frais. Ces mêmes corrélations, calculées pour des concentrations exprimées en fonction du poids sec de l'organe ne sont plus significatives ($P > 0,1$). La corrélation observée, en fonction du poids frais du tissu, est donc liée aux fluctuations de la teneur en eau dans l'organe. Il est également à remarquer que, contrairement à ce qui avait été établi pour la teneur en eau, aucune corrélation n'existe entre les concentrations de la teneur en manganèse dans l'hémolymph et dans les branchies. Le métabolisme quantitatif du manganèse dans les branchies est donc indépendant de celui qu'on observe dans l'hémolymph. En outre, la structure de la surface branchiale nous permet de supposer que la branchie des crabes possède un pouvoir intense de filtration des particules contenues dans l'eau de mer (Martin, 1975).

Le tissu branchial et l'exosquelette, bien que tous deux de nature chitineuse, présentent une différence essentielle en ce que la synthèse de la chitine est suivie, dans le cas de l'exosquelette, d'une calcification du tissu. Dans l'exosquelette, les concentrations du manganèse sont corrélées aux concentrations du magnésium. Ces corrélations sont significatives pour les valeurs exprimées en fonction du poids frais et en fonction du poids sec du tissu. Nous avons observé que, dans le cas des branchies, les corrélations existant entre le magnésium et le manganèse n'étaient significatives que pour des valeurs exprimées par rapport au poids frais de l'organe.

Des observations de même nature ont été effectuées par différents auteurs. Pilkey et Goodel (1963) montrent dans la coquille du Mollusque *Crepidula fornicata* l'existence de corrélations significatives entre les concentrations du magnésium et celles du manganèse. Merlini *et al.* (1965) ont fait état d'une corrélation positive entre la taille du Mollusque *Unio* sp. et les concentrations en manganèse de sa coquille. Allen (1960), observant des corrélations identiques chez divers Mollusques (*Nucula*, *Corbula*, *Venus*, *Nucunula*, *Cyprina*, *Mysella*, *Glycymeris*, *Chlamys*, *Pecten*, *Natica*, *Neptunea*) tente de les

expliquer en faisant intervenir l'âge de l'animal, donc le temps de vie de celui-ci dans le milieu marin, ainsi que la structure de la surface externe de la carapace. En effet, Allen (1960) montre que la concentration du manganèse croît en fonction de la rugosité de la surface externe de la coquille et de l'âge du Mollusque. Cet auteur met en évidence, chez les deux espèces *Nucula nucleus* et *Nucula sulcata*, l'existence sur la coquille d'un dépôt dont l'épaisseur, pouvant atteindre 1,3 mm, croît en fonction du temps. Ce dépôt présente des concentrations en manganèse très élevées : 18,7 p. cent. Allen (1960) met en relation cette teneur en manganèse et celle déterminée dans les nodules polymétalliques.

Diverses observations tendraient à prouver que, chez les Crustacés Décapodes, l'accumulation de manganèse, en relation avec le magnésium et la taille de l'animal (Martin, 1974) ne se produit pas uniquement à la surface du tissu calcifié. D'une part, Bryan et Ward (1965) montrent chez *Homarus vulgaris* que le manganèse est intégré dans la masse de la carapace. D'autre part, il est connu que le manganèse peut être substitué au calcium et au magnésium dans la chimie des carbonates (Wangersky, 1963), composants minéraux essentiels du squelette tégumentaire des Crustacés Décapodes (Clarke et Wheeler, 1922). En outre, l'étude de la structure de la surface externe de l'exosquelette a montré que celle-ci était relativement unie et, de ce fait, ne permettrait qu'une accumulation restreinte du manganèse sous forme colloïdale ou particulaire (Martin, 1975).

Merlini (1967) montre, chez le Mollusque *Unio mancus*, des différences d'accumulation du manganèse liées à la structure de la coquille. Harris (1965) émet l'hypothèse selon laquelle la cinétique de croissance des cristaux calcaires composant la carapace des animaux marins serait le facteur principal contrôlant l'accumulation du manganèse dans celle-ci.

Il a été observé (Martin, 1975) que, dans la carapace de *Cancer irroratus*, le réseau de cristallisation était plus grand chez les animaux dont la carapace est plus épaisse. Ce fait est en accord avec les observations effectuées par Drach (1939) chez *Maia squinado*. La concentration en manganèse pourrait donc, dans ce cas, être liée à la taille des cristaux, faits essentiellement de carbonates de calcium et de magnésium, composant la carapace. Il semblerait, d'après nos propres résultats, ainsi que ceux de la plupart des auteurs, que ce phénomène trouve une explication dans l'étude de la chimie comparée du manganèse et du magnésium en milieu marin, ainsi que dans l'étude de l'influence de facteurs physico-chimiques tels que la température de l'eau dans laquelle vivent les crabes. En effet, Chave (1954) établit, pour diverses espèces de Crustacés Décapodes, une relation directe entre la température de l'eau dans laquelle les crabes ont été pêchés et les teneurs en magnésium de ces animaux.

L'interprétation du phénomène d'accumulation du manganèse en relation avec la taille des organismes à tégument de nature calcaire semble devoir partager les auteurs. Pour certains d'entre eux, cette accumulation est due à des phénomènes d'adsorption du métal sur une surface adéquate. Pour eux, l'accumulation d'un dépôt à teneur élevée en manganèse, sur la surface de la coquille, est d'autant plus

importante que l'animal, plus grand et donc plus âgé, vit depuis plus longtemps dans le milieu marin. Il est à noter que les auteurs partisans de cette théorie se réfèrent fréquemment à la formation des nodules de manganèse. Goldberg et Arrhenius (1958) montrent, en effet, que l'accroissement de diamètre des nodules de manganèse peut dans certains cas être égal à 1 mm par an. En accord avec cette théorie, les résultats de Allen (1960) nous paraissent probants. Pour d'autres auteurs, comme nous l'avons déjà précisé, cette accumulation est liée à la structure même des cristaux composant le tissu. Chez *Homarus vulgaris*, les résultats de Bryan et Ward (1965) démontrent clairement que le manganèse est inclus dans les couches calcaires internes de la carapace et n'est pas seulement mis en évidence à la surface de celle-ci, en contact avec l'eau de mer.

Ces deux hypothèses nous semblent parfaitement complémentaires. En effet, les observations démontrant l'importance des dépôts de manganèse ont été faites essentiellement chez des Mollusques. Or, tout au long de leur vie, ces animaux conservent la même coquille. C'est le cas pour *Nucula nucleus* et *Nucula sulcata*, pour lesquels Allen (1960) a pu faire des observations chez des animaux âgés de 18 ans. Ces derniers ont été prélevés dans une région côtière près de l'embouchure d'un fleuve où les teneurs en particules de manganèse sont en général très importantes (Crerar et Barnes, 1974). Il est donc normal que le dépôt de manganèse sur les coquilles de *Nucula nucleus* et *Nucula sulcata* soit très important et prépondérant par rapport au manganèse lié à la structure de la coquille. Par contre, les Crustacés Décapodes sont l'objet de mues se produisant de façon cyclique au cours de la vie de l'animal et ayant pour conséquence le rejet périodique du squelette tégumentaire. Les dépôts de manganèse sur la surface tégumentaire ne peuvent, dans ce cas, être suffisants pour devenir quantitativement prépondérants par rapport au manganèse lié à la structure des cristaux composant la carapace.

D'une façon générale, l'accumulation du manganèse chez *Cancer irroratus* semble être essentiellement déterminée par des processus de nature physique ou physico-chimique à partir du milieu extérieur. En effet, les concentrations les plus importantes sont observées dans l'exosquelette et dans les branchies qui sont les seuls tissus, analysés dans notre étude, en contact direct avec l'eau de mer.

Summary

The rates of manganese in the tissues of *Cancer irroratus*, exoskeleton, hepatopancreas, hypoderm, gills, hemolymph and muscles, are generally low and show variations during the intermoult cycle. These variations are, for the most part, depending on the water content fluctuations in the tissues.

For each tissue or organ, the rates of manganese are higher than those in sea water and hemolymph, showing that each of them is able to concentrate manganese.

In *Cancer irroratus*, manganese seems to be rather an intracellular or constitutive element than a flowing metabolite.

In the gills, this metal seems to be accumulated essentially by filtration of manganese in a particulate or colloidal form in sea water.

In the exoskeleton, a very close correlation occurs between the rates of manganese and magnesium. The accumulation of this metal in the exoskeleton could be linked with the growing kinetic of carbonate crystals. Gills and exoskeleton

show the highest rates of manganese. The process of accumulation of this metal in those tissues is essentially physical or physico-chemical, carbonate kinetic, adsorption and filtration, and plays a leading part, with regard to the biological process, in the accumulation of manganese in *Cancer irroratus*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLEN, J.A., 1960. — Manganese deposition on the shells of living molluscs. *Nature, Londres*, 185, pp. 336-337.
- ANDREWS, p., 1967. — Über den Blutchemismus des Flusskrebse *Orconectes limosus* und seine Veränderung im Laufe des Jahres. *Z. vergl. Physiol.*, 57, pp. 7-43.
- BOWEN, H.J.M., 1966. — Trace elements in biochemistry. Academic Press, London.
- BROOKS, R.B. and RUMSBY, M.G., 1965. — The biogeochemistry of trace elements uptake by some New Zealand bivalves. *Limnol. Oceanogr.*, 10, pp. 521-527.
- BRYAN, G.W. and WARD, E., 1965. — The absorption and loss of radioactive and non-radioactive manganese by the lobster, *Homarus vulgaris*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 45, pp. 65-95.
- CHAVE, K.E., 1954. — Aspects of biogeochemistry of magnesium. I. Calcareous marine organisms. *J. Geol.*, 62, pp. 266-283.
- CLARKE, F.W. and WHEELER, w.c., 1922. — Inorganic constituents of marine invertebrates. *U.S. Geol. Surv. Profess. Papers*, 124, pp. 1-62.
- CRERAR, D.A. and BARNES, H.L., 1974. — Deposition of deep sea manganese nodules. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 38, pp. 279-300.
- CROSS, F.A., DUKE, T.w. and WILLIS, J.N., 1970. — Biogeochemistry of trace elements in a coastal plain estuary: distribution of manganese, iron and zinc in sediments, water and polychaetous worms. *Chesapeake Sci.*, 11, pp. 221-234.
- DRACH, p., 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. océan.*, Paris, 19, pp. 103-391.
- DRACH, p. et TCHERNIGOY TZEFF, C., 1967. — Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie Milieu*, 17, pp. 595-609.
- GARCIA, A.P. y FOWLER, s.w., 1972. — Analisis de microelementos en invertebrados marinos del golfo de California. IV Congreso nacional de oceanografía, Mexico, D.F., 17-19 noviembre 1969, pp. 115-126.
- GOLDBERG, E.D. and ARRHENIUS, G., 1958. — Chemistry of Pacific pelagic sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 13, pp. 153-212.
- GORDON, C.M., CARR, R.A. and LARSON, R.E., 1970. — The influence of environmental factors on the sodium and manganese content of barnacle shells. *Limnol. Oceanogr.*, 15, pp. 461-466.
- HARRIS, U.C., 1965. — Trace elements distribution in molluscan skeletal material magnesium, iron, manganese and strontium. *Bull. mar. Sci. Gulf Carrib.*, 15, pp. 265-273.
- HARRISSON, K.B., 1969. — Accumulation and distribution of 54 Mn in fresh water clams. In: Proceedings of the second national symposium on radioecology. Ed. D.J. Nelson and F.C. Evans, Ann Arbor, Michigan.
- HART, E.B. and ELVEHJEM, CA., 1936. — Mineral metabolism. *Ann. Rev. Biochem.*, 5, pp. 271-294.
- HARVEY, H.w., 1949. — On manganese in sea and fresh waters. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 28, pp. 155-164.
- LEHNINGER, AL., 1950. — Role of metal ions in enzyme systems. *Physiol. Rev.*, 30, pp. 393-429.
- MARCHAND, M., 1974. — Considérations sur les formes physico-chimiques du cobalt, manganèse, chrome et fer dans une eau enrichie ou non de matière organique. *J. Conseil int. Explor. Mer.*, 35, pp. 130-142.
- MARTIN, J.-L. M., 1974. — Metals in *Cancer irroratus* (Crustacea: Decapoda): concentrations, concentration factors, discrimination factors, correlations. *Mar. Biol.*, 28, pp. 245-251.
- MARTIN, J.-L. M., 1975. — Recherches sur le métabolisme des métaux chez les Crustacés Décapodes marins ; leurs rapports avec la mue et la reproduction. *Thèse Doct. ès Sc., Marseille*.
- MARTIN, J.-L. M. et CECCALDI, H.J., 1969. — Evolution des protéines de l'hémolymph chez *Carcinus maenas* L. mâle et femelle durant le cycle d'intermue. *C.R. Sc. Soc. Biol. Filiales*, 163, pp. 2362-2365.

- MC HARGUE, J.S., 1927. — The proportion and significance of copper, iron, manganese and zinc in some molluscs and crustaceans. *Trans. Ky Acad. Sci.*, 2, pp. 46-52.
- MERLINI, M., 1967. — The fresh water clam as a biological indicator of radio-manganese. In: *Radioecological concentration Processes*. Ed. B.A. Berg and F.P. Hungate, Pergamon Press, New York.
- MERLINI, M., GIRARDI, F., PIBTRA, R. and BRAZELLI, A., 1965. — The stable manganese content of molluscs from lake Maggiore determined by activation analysis. *Limnol. Oceanogr.*, 10, pp. 371-378.
- PERKIN-ELMER Co., 1971. — Analytical methods for atomic absorption spectrophotometry. Ed. Perkin-Elmer Corpor. Norwalk, Connecticut.
- PILKEY, O.K. and GOODELL, H.G., 1963. — Trace elements in recent mollusc shells. *Limnol. Oceanogr.*, 8, pp. 137-148.
- PRICE, V.B. and CALVERT, S.E., 1973. — A study of the geochemistry of suspended particulate matter in coastal waters. *Mar. Chem.*, 1, pp. 169-189.
- RENAUD, L., 1949. — Le cycle des réserves organiques chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. océan.*, Paris, 24, pp. 259-357.
- RONA, E., HOOD, D.W., MUSE, L. and BUGLIO, B., 1962. — Activation analysis of manganese and zinc in sea water. *Limnol. Oceanogr.*, 7, pp. 201-206.
- SLAVIN, W., 1968. — Atomic absorption spectroscopy. Ed. P.J. Elving and I.M. Kolthoff, Intersciences Publishers, New York.
- UNDERWOOD, E.J., 1958. — Trace elements in animals. In: *Trace elements*. Ed. O.G. Bentley and J.M. Beattie. Academic Press, New York.
- VINOGRADOV, A.P., 1953. — The elementary chemical composition of marine organisms. Ed. E.A. Parr. Memoir. Sears Foundation for Marine Research. Yale University Press, New Haven.
- WANGERSKY, P.J., 1963. — Manganese in ecology. In: *Proceedings of the first national symposium on radioecology*. Ed. V. Schultz and A.W. Klement. Reinhold Publishing Corp., New York.