

LE MILIEU INTÉRIEUR ET SES VARIATIONS
DURANT LA MUE DE PUBERTÉ
CHEZ *SPHAEROMA SERRATUM* (FABRICIUS, 1787)
(CRUSTACEA, ISOPODA, FLABELLIFERA).

par

Guy Charmantier

Groupe d'Ecophysiologie, Laboratoire de Physiologie des Invertébrés,
Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
Place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

Résumé

1. La composition de l'hémolymph de *Sphaeroma serratum* varie au cours de la mue de puberté.
2. La concentration des substances organiques augmente en prémue, diminue en postmue.
3. La concentration des ions K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} augmente en prémue, diminue en postmue.
4. La concentration des ions Na^+ et Cl^- diminue en prémue, augmente en postmue.
5. La pression osmotique de l'hémolymph s'élève en prémue, diminue en postmue mais les variations sont d'assez faible amplitude. La teneur en eau diminue peu en prémue et s'élève fortement en postmue ; le taux de renouvellement de l'eau interne double durant le stade E.
6. Bien que les ions Na^+ et Cl^- interviennent de façon prépondérante dans l'établissement de la pression osmotique, ses variations au cours de la mue de puberté semblent liées aux concentrations des ions K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} et des substances organiques.

Introduction

Chez les Crustacés, le cycle de la mue entraîne de profondes modifications métaboliques se traduisant en particulier par des variations de la composition de l'hémolymph. A partir des résultats obtenus chez diverses espèces, nous pouvons résumer les principaux changements qui, au cours d'un cycle de mue, affectent la pression osmotique, la teneur en eau de l'animal, les composés organiques et minéraux de l'hémolymph.

I. - Composés organiques

a) *Glucides*. — Chez certaines espèces, on note peu de variations de la concentration en glucides au cours du cycle de mue : c'est le cas chez *Asiacus fluviatilis* (Damboviceanu, 1932), chez *Hemigrapsus nudus* (Mac

Whinnie *et al.*, 1958), chez *Carcinides maenas* (Scheer, 1959). Mais chez la plupart des autres Crustacés étudiés, on remarque une concentration en glucides élevée en prémue, faible au moment de la mue et en postmue : il en est ainsi chez *Maia squinado* (Drilhon, 1935), *Cancer pagurus* (Renaud, 1949), *Orconectes virilis* (Mac Whinnie *et al.*, 1960), *Pacifascatus teniusculus* (Riegel, 1960), *Orconectes limosus* (Andrews, 1967), *Homarus americanus* (Telford, 1968), *Emerita asiatica* (Parvathy, 1970), *Ligia exotica* (Parvathy, 1971), *Pachygrapsus marmoratus* (Martineau, 1973), *Orconectes propinquus* et *Cambarus robustus* (Telford, 1974).

b) *Lipides*. — On note une concentration élevée des lipides en prémue, en général suivie d'une chute de la lipémie en fin de prémue, au moment de la mue ou en postmue, chez *Astacus fluviatilis* (Damboviceanu, 1932), *Maia squinado* (Drilhon, 1935), *Orconectes propinquus* (Carlisle *et al.*, 1972) et dans les broyats totaux de *Palaemon serratus* (Teshima *et al.*, 1975).

c) *Protéines*. — Chez *Maia squinado*, Drilhon (1935) observe un minimum de concentration en protéines lors de la mue et en postmue tandis que, chez la même espèce, Zuckerkandl (1960) parle d'un palier de concentration en prémue. Chez *Carcinus maenas*, Martin *et al.* (1969) mettent en évidence une faible concentration aux stades B, C_{1,2}, mais qui augmente jusqu'en C₄ et D₀. Chez *Niphargus virei*, Gibert (1971) constate une légère augmentation de la protéinémie de A en D₀ puis une diminution constante de D₀ jusqu'en D₂ et A. Les stades de postmue semblent donc caractérisés par une faible protéinémie, ce que confirment de nombreux autres travaux.

Plusieurs auteurs notent d'autre part une élévation de la protéinémie en prémue. C'est le cas chez *Astacus fluviatilis* (Damboviceanu, 1932), *Maia squinado* (Drach *et al.*, 1939), *Panulirus argus* (Travis, 1955b), *Carcinus maenas* (Robertson, 1960), *Orconectes limosus* (Andrews, 1967), *Homarus vulgaris* (Glynn, 1968), *Homarus americanus* (Barlow *et al.*, 1969), *Penaeus duorarum* (Burse et al., 1971), *Anilocra physodes* (Romestand, 1972, 1974), *Pachygrapsus marmoratus* (Martineau, 1973), *Ligia oceanica* (Picaud *et al.*, 1974).

d) *Acides aminés*. — Les résultats concernant les variations des acides aminés libres au cours de la mue sont rares. Chez *Carcinus maenas*, Duchateau *et al.* (1959) mettent cependant en évidence une concentration des acides aminés en D et une baisse de leur concentration en A dans les muscles : c'est également dans les muscles de *Penaeus kerathurus* que Torres (1973) note une concentration minimale en acides aminés en A-B. Au cours de la mue de puberté de *Sphaeroma serratum*, nous avons pu observer (Charmantier *et al.*, 1975) une augmentation de la concentration des acides aminés libres dans l'hémolymphé en prémue, suivie d'une diminution brutale en postmue, la concentration en C étant légèrement supérieure à celle de A-B.

II. - Composés minéraux

a) *Ions Na⁺ et Cl⁻*. — Chez *Astacus fluviatilis*, Damboviceanu (1932) remarque une légère diminution de la concentration de ces ions avant et au moment de la mue, comme d'ailleurs Drilhon (1935) chez *Maia squinado*. Chez *Carcinus maenas*, Robertson (1960) note que la natrémie et la chlorémie augmentent en prémue et diminuent en postmue ; mais ces variations sont de faible amplitude. Chez *Eriocheir sinensis*, la chlorémie diminue en postmue (De Leersnyder, 1966). Chez *Orconectes limosus*, l'augmentation des concentrations en Na⁺ et Cl⁻ est de 10 p. 100 environ en prémue, tandis que leur diminution en postmue atteint 30 p. 100 (Andrews, 1967). Chez *Homarus vulgaris*, Glynn (1968) note un léger maximum de concentration de ces ions au stade B. Etudiant le transport actif du Na⁺ lors de la mue de *Gammarus duebeni*, Lockwood *et al.* (1969) notent que « le premier jour après la mue..., le flux entrant de sodium dépasse le flux sortant », ce qui entraîne une augmentation d'environ 20 p. 100 du sodium total de l'animal, sans accroissement important de la natrémie. Chez *Penaeus duorarum*, Bursey *et al.* (1971) constatent un taux élevé de Na⁺ en D et surtout en A,

suivi d'une baisse de concentration en B. Chez *Sphaeroma serratum*, lors d'une mue banale, la natrémie et la chlorémie diminuent en prémue et augmentent en postmue (Charmantier *et al.*, 1971), comme chez *Pachygrapsus marmoratus* (Martineau, 1973); les variations, de faible amplitude, s'effectuent par contre en sens inverse (maximum de concentration en D et A) chez *Palaemon adspersus* et *Palaemon elegans* (Arcier, 1973). Ces résultats sont donc assez hétérogènes et parfois même contradictoires; la plupart des auteurs notent cependant que l'amplitude des variations concernant les ions Na^+ et Cl^- est relativement faible.

b) *Ion K^+* . — Chez *Maia squinado*, Drilhon (1935) ne trouve qu'une légère diminution de la kaliémie au moment de la mue. Chez *Carcinus maenas* (Robertson, 1960), la concentration en K^+ de l'hémolymph augmente en prémue et diminue en postmue mais ces variations ne sont que de faible amplitude. Chez d'autres espèces, on remarque le même phénomène mais plus accentué: c'est le cas chez *Orconectes limosus* (Andrews, 1967), *Homarus vulgaris* (Glynn, 1968), *Penaeus duorarum* (Bursey *et al.*, 1971) et *Sphaeroma serratum* (Charmantier *et al.*, 1971).

c) *Ion Ca^{++}* . — Les variations de la calcémie au cours du cycle de la mue ont été remarquées depuis longtemps [chez *Callinectes sapidus* (Hecht, 1914) et *Ligia exotica* (Numanoi, 1937)] et ont fait l'objet de nombreuses observations. La calcémie des Crustacés augmente fortement en prémue; elle atteint une valeur maximale durant les stades D et diminue, le plus souvent brutalement, soit juste avant l'exuviation (stades D_2 - D_4) soit après (stades A-B). Bien qu'il existe certaines variations interspécifiques, on retrouve ce schéma général chez *Astacus fluviatilis* (Damboviceanu, 1932), *Maia squinado* (Drilhon, 1935), *Homarus americanus* (Donahue, 1953), *Panulirus argus* (Travis, 1955b), *Carcinus maenas* (Robertson, 1960; Adelson, 1969), *Callinectes sapidus* (Haefner, 1964), *Orconectes limosus* (Andrews, 1967), *Homarus vulgaris* (Glynn, 1968), *Pachygrapsus marmoratus* (Charmantier-Daures *et al.*, 1970; Martineau, 1973), *Penaeus duorarum* (Bursey *et al.*, 1971), *Sphaeroma serratum* (Charmantier *et al.*, 1971), *Palaemon adspersus* et *Palaemon elegans* (Arcier, 1973).

d) *Ion Mg^{++}* . — Chez *Astacus fluviatilis*, au cours du cycle de mue, Damboviceanu (1932) note une relative stabilité de la concentration du Mg^{++} de l'hémolymph. Chez *Homarus vulgaris* (Glynn, 1968), la magnésémie, maximale en A, diminue en B puis s'élève en C et reste à peu près constante jusqu'à la fin de D. D'autres résultats montrent des variations assez importantes de la magnésémie, augmentant en prémue et diminuant après l'exuviation: il en est ainsi chez *Carcinus maenas* (Robertson, 1960) et *Orconectes limosus* (Andrews, 1967).

III. - Pression osmotique et teneur en eau

L'augmentation de la teneur en eau au moment de la mue a été observée depuis fort longtemps et par des auteurs si nombreux qu'il n'est pas envisageable de les citer dans le cadre de cet article.

Les variations de la pression osmotique de l'hémolymph, concomitantes des changements de la teneur en eau et des concentrations de substances organiques et minérales au cours du cycle de mue, sont par contre plus rarement décrites.

Chez *Pachygrapsus crassipes*, *Hemigrapsus oregonensis* et *Hemigrapsus nudus*, Baumberger *et al.* (1928) mettent en évidence une augmentation de la pression osmotique (mesurée par l'abaissement cryoscopique A de l'hémolymph) en prémue et en postmue rapprochée, suivie d'une diminution dans les jours suivants. Chez *Astacus fluviatilis*, la pression osmotique s'élève un peu avant la chute de la carapace (Damboviceanu, 1932). Chez *Eriocheir sinensis*, Scholles (1933) et Schwabe (1933) montrent que la pression osmotique diminue de 25 p. 100 à la mue. Chez *Leander serratus*, la pression osmotique augmente légèrement en prémue, reste élevée lors de la mue puis diminue jusqu'à une valeur stable en une dizaine de jours (Panikkar, 1941). Chez *Ligia oceanica*, Parry (1953) note une élévation de la

pression osmotique en prémue, qui n'est cependant pas suivie d'une chute après l'exuviation ; l'auteur ne remarque d'ailleurs pas d'absorption d'eau brutale. Chez *Carcinus maenas*, Robertson (1960) montre que la concentration totale des particules du plasma augmente en prémue et diminue en postmue avancée. Chez *Eriocheir sinensis* (De Leersnyder, 1962, 1966) et *Orconectes limosus* (Andrews, 1967), on note une élévation de la pression osmotique en prémue suivie d'une baisse en postmue.

Au cours du cycle de mue, des variations de la perméabilité membranaire à l'eau et aux ions, en relation avec les variations de la teneur en eau et de la pression osmotique, sont observées chez quelques Crustacés. Chez *Gammarus duebeni*, lors de l'exuviation, Lockwood *et al.* (1969) mettent en évidence une augmentation (de 20 à 40 fois par rapport au taux d'intermue) du transport actif du sodium, qui serait responsable de la prise d'eau en postmue. Chez *Gammarus duebeni* et *Idotea linearis*, au moment de la mue, Lockwood *et al.* (1973) observent un accroissement de la perméabilité apparente à l'eau de 1,5 à 2 fois par rapport au taux d'intermue ; le retour à ce dernier est réalisé en trois jours environ. Chez *Sphaeroma serratum*, au cours des stades E (demi-exuviation postérieure) et A d'une mue banale, le taux de renouvellement de l'eau interne est augmenté de 4 à 5 fois par rapport au stade C (Thuét, sous presse).

Ce rapide examen bibliographique appelle quelques remarques générales :

l'exuviation constitue à l'évidence un stade où se produisent des changements profonds dans divers métabolismes. Chez quelques espèces, certaines de ces modifications commencent cependant dès le stade D ou ne se manifestent que durant les stades A et B. Mais si certaines de ces variations interspécifiques apparaissent réelles, d'autres ne font que traduire les différences de critères retenus pour la définition des stades d'intermue (en particulier durant l'étape D) ;

les travaux concernant l'évolution globale, au cours d'un cycle de la mue, des substances organiques et minérales sont relativement rares : on peut cependant citer ceux de Damboviceanu (1932) sur *Astacus fluviatilis*, Drilhon (1935) sur *Maia squinado*, Travis (1954, 1955 a et b) sur *Panulirus argus*, Robertson (1960) sur *Carcinus maenas*, Andrews (1967) sur *Orconectes limosus*, Glynn (1968) sur *Homarus vulgaris*, Bursey *et al.* (1971) sur *Penaeus duorarum*, Martineau (1973) sur *Pachygrapsus marmoratus*. Mais ces études concernent uniquement des Décapodes (Macroures ou Brachyours) ; à notre connaissance, aucun travail global n'a été réalisé chez les Isopodes.

Chez l'Isopode *Sphaeroma serratum*, au cours de la mue de puberté des mâles, il nous a donc paru intéressant d'envisager les variations des divers constituants hémolymphatiques (glucides, lipides, protéines, acides aminés, ions Cl^- , Na^+ , K^+ , Ca^{++} et Mg^{++}). Nous avons parallèlement envisagé les variations de la pression osmotique de l'hémolymphe, de la teneur en eau et du poids des animaux, du taux de renouvellement de l'eau interne.

Matériel et méthodes

I. - Animaux

Les Sphéromes proviennent de l'étang de Thau (Hérault, France) où ils ont été récoltés entre les mois d'octobre-novembre et février-mars de trois années consécutives (1973 à 1975). C'est durant cette période que les mâles préparent et réalisent leur mue de puberté (Charmantier, 1974), mue qui, pour ces animaux, est la dernière.

Ramenés au laboratoire, les Sphéromes sont élevés durant un temps variable en eau de mer filtrée par des dispositifs Eheim ; ils sont nourris avec des ulves. Certains des éléments dosés variant avec la concentration de l'eau de mer, nous l'avons toujours contrôlée et

maintenue entre 480 et 500 mEq Na⁺/l. Pour les dosages des substances organiques, les animaux ne sont maintenus au laboratoire que pendant 24 à 48 heures, pour éviter que nos conditions d'élevage et, en particulier la nourriture, n'influent sur les résultats. Pour les dosages ioniques, l'expérimentation dure au contraire environ une semaine, afin de stabiliser les animaux dans un milieu que nous avons gardé le plus constant possible.

Nous déterminons les stades d'intermue en examinant l'ongle d'un péréiopode 7 suivant la technique de Tchernigovtzeff *et al.* (1968) que nous avons déjà utilisée (voir photographies *in* Charmantier, 1971). L'hémolymph des Sphéromes est prélevée directement dans le vaisseau dorsal, à l'aide de micropipettes « microcaps Drummond » calibrées de 1 à 10 μ l ; la quantité maximale d'hémolymph que l'on peut correctement prélever sur un individu, est de 5 μ l ; pour des quantités supérieures, il faut utiliser plusieurs animaux.

II. - Dosages

Les glucides totaux de l'hémolymph sont dosés par la méthode à l'orcinol sulfurique de Tillmans *et al.* (1929), modifiée par Rimington (1931, 1940) et décrite par Montreuil *et al.* (1963). Cette méthode est celle que Sévilla *et al.* (1973) et Sévilla (1974) ont utilisée chez diverses espèces d'Oniscoïdes. Chez *Sphaeroma serratum*, suivant les stades d'intermue, nous avons réalisé ces dosages sur des quantités de 5 à 15 μ l d'hémolymph.

Les lipides totaux de l'hémolymph sont dosés selon la méthode de Zöllner et Kirsch (1962), déjà utilisée par Sévilla (1974) et Sévilla *et al.* (1975) chez des Oniscoïdes. Pour *Sphaeroma serratum*, la quantité d'hémolymph nécessaire est de 5 à 10 μ l.

Les protéines totales de l'hémolymph sont dosées par la méthode du biuret-phénol de Lowry *et al.* (1951). Une quantité d'hémolymph de 1 μ l permet des dosages individuels.

Les acides aminés libres de l'hémolymph sont d'abord séparés par dialyse (2 X 12 heures) contre de l'eau distillée ; ils sont ensuite concentrés par évaporation sous vide et dosés sur colonne de résine échangeuse d'ions (Analyseur Beckmann Spinco modèle 120 ; séparation de l'ensemble des acides aminés à l'aide d'une colonne unique). Pour chaque dosage, il faut disposer de 100 à 200 μ l d'hémolymph.

Les ions Na⁺, K⁺, Ca⁺⁺ sont dosés au photomètre à flamme « Eppendorf », Cl⁻ sur un appareil « Aminco-Cotlove Chlorite Titrator », Mg⁺⁺ sur un photomètre à absorption atomique « Perkin Elmer » modèle 303. Les quantités d'hémolymph nécessaires varient de 1 à 5 μ l ; les mesures individuelles sont donc possibles.

La pression osmotique est déterminée en mesurant, suivant la technique de Ramsay *et al.* (1955), et grâce à un microcryoscope construit par nos soins suivant les plans fournis par Mlle De Leersnyder (De Leersnyder *et al.*, 1961), le point de fusion d'une petite quantité d'hémolymph (10⁻² à 10⁻⁴ μ l) préalablement congelée. Pour la congélation des échantillons d'hémolymph et la réfrigération du microcryoscope, nous utilisons l'azote liquide.

La teneur en eau des animaux est évaluée en faisant la différence entre le poids frais et le poids sec obtenu après passage des animaux durant 24 heures à l'étuve à 105° C. L'étude du poids frais nous permet d'ailleurs de suivre l'évolution du poids des Sphéromes au cours de la mue de puberté.

Le taux de renouvellement de l'eau interne : Les Sphéromes sont d'abord placés dans de l'eau de mer tritiée de même concentration que le milieu d'élevage ; l'activité du milieu de charge est d'environ 800 µc/ml et le temps de charge est toujours supérieur à 10 fois la période biologique de l'eau tritiée. Les animaux sont ensuite rapidement rincés puis transférés dans 40 ml d'eau de mer non marquée dont l'homogénéisation est assurée par l'air comprimé. Des échantillons (40 µl) en sont prélevés à intervalle régulier (30 ou 60 secondes), durant environ 30 mn ; les deux derniers le sont après plusieurs heures. Ces prélèvements sont mélangés à un liquide scintillant (POPOP, PPO, toluène, Triton X 100) et les activités sont alors mesurées sur un spectromètre à scintillation liquide « Intertechnique ». L'analyse graphique des courbes de charge du milieu externe donne le taux de renouvellement Π de l'eau interne (Thuet, sous presse).

III. - Calculs

Pour chaque stade d'intermue, nous calculons la moyenne des mesures ; lorsque celles-ci sont individuelles, on peut évaluer l'intervalle de confiance, au seuil de confiance de 95 p. 100.

En vue d'un essai de bilan osmotique, nous calculons ensuite l'effet osmotique de chaque élément, pour chaque stade du cycle de mue : pour cela, nous transformons les concentrations en m osm.

— Pour les composés organiques et pour un litre de solution :

$$N \text{ m osm} = \frac{N' \text{ mg}}{v \cdot M}.$$

Le facteur de dissociation v est pris égal à 1 ; pour chaque groupe de composés organiques, nous évaluons une masse moléculaire moyenne M .

Glucides. — Chez de nombreux Crustacés, le glucose est le plus abondant des glucides hémolympatiques (Hohnke *et al.*, 1970 ; Jeuniaux, 1971). Le glucose et le glucose-6 phosphate sont ainsi les glucides les plus abondants chez *Ligia exotica* (Parvathy, 1971). Chez diverses espèces d'Oniscoïdes, Sévilla *et al.* (1973) montrent que le glucose représente environ 60 p. 100 des glucides tandis qu'il est pratiquement le seul glucide chez diverses espèces d'Ecrevisses (Telford, 1974). Dans nos calculs, nous assimilons donc le glucide de l'hémolymphe de *Sphaeroma serratum* à du glucose ; dans ces conditions $M = 180$.

Lipides. — Gilbert *et al.* (1970) soulignent que les phospholipides sont les lipides les plus abondants dans l'hémolymphe de divers Crustacés ; les triglycérides et les stéroïdes sont moins représentés. Chez *Orconectes propinquus*, Carlisle *et al.* (1972) trouvent environ 50 p. 100 de triglycérides et 50 p. de phospholipides. Pour nos calculs, nous

retenons les proportions approximatives suivantes : triglycérides, 50 p. 100 (trioléine, p. m. = 885) ; phospholipides, 35 p. 100 (lécithine, p. m. = 677) ; stéroïdes, 15 p. 100 (cholestérol, p. m. = 386). Dans ces conditions, la masse moléculaire moyenne est $M = 737$.

Protéines. — Divers travaux de synthèse (Schoffeniels *et al.*, 1970 ; Jeuniaux, 1971) précisent la prédominance des hémocyanines parmi les protéines sériques des Crustacés. Chez divers Amphipodes et Isopodes, Wieser (1955) note que l'hémocyanine représente 80 à 95 p. 100 des protéines totales. Nous-même (Charmantier, résultats non publiés) avons constaté qu'elle est abondante dans l'hémolymphe de *Sphaeroma serratum*. Pour nos calculs, nous retenons donc son poids moléculaire donné par Berthet *et al.* (1964) chez divers Oniscoïdes : $M = 400\,000$.

Acides aminés. — L'effet osmotique de chaque acide aminé est calculé séparément pour chaque stade : nous ne donnons ici que les concentrations totales (pour les résultats détaillés, voir Charmantier *et al.*, 1975).

— Pour les composés minéraux et pour 1 litre de solution $N_{m\,oam}$

$$= N'_{mEq} \cdot \frac{v}{Z}$$
 La valence Z et le nombre N' de mEq sont connus ; le facteur de dissociation est pris égal à 1, ce qui, étant donné la concentration de l'hémolymphe, est très proche de la réalité.

RÉSULTATS

I. - Variations de la concentration des éléments organiques

Les résultats sont regroupés dans le tableau 1 et la figure 1. Ils nous permettent d'abord de connaître les concentrations des principaux éléments organiques de l'hémolymphe des Sphéromes mâles adultes en C, durant l'hiver : environ 0,88 mg/ml de glucides (en équivalents-glucose), 1,54 mg/ml de lipides, 37,1 mg/ml de protéines, 120, 89 mg/100 ml d'acides aminés. Elles sont voisines de celles qui ont été observées chez d'autres Crustacés, exception faite cependant de l'acido-aminoacidémie qui est relativement élevée (Charmantier *et al.*, 1973).

Au cours de la mue, les éléments organiques montrent des évolutions semblables : leur concentration s'élève en prémue, atteint un maximum en D_2 , diminue ensuite brutalement lors de l'exuviation, atteint un minimum en A - B, puis s'élève relativement peu jusqu'en C. De D_0 à D_2 , l'élévation de concentration est d'environ 120 p. 100 pour les glucides, 105 p. 100 pour les lipides, 150 p. 100 pour les protéines, 168 p. 100 pour les acides aminés. De D_2 à B, la chute de concentration est de 77 p. 100 pour les glucides, 81 p. 100 pour les lipides, 78 p. 100 pour les protéines, 63 p. 100 pour les acides aminés. De B à C, l'augmentation de concentration est de 54 p. 100 pour les glucides, 88 p. 100 pour les lipides, 54 p. 100 pour les protéines, 24 p. 100 pour les acides

aminés. Pour ces derniers, les variations globales ainsi observées recouvrent des variations différentes pour divers groupes d'acides aminés (Charmantier *et al.*, 1975).

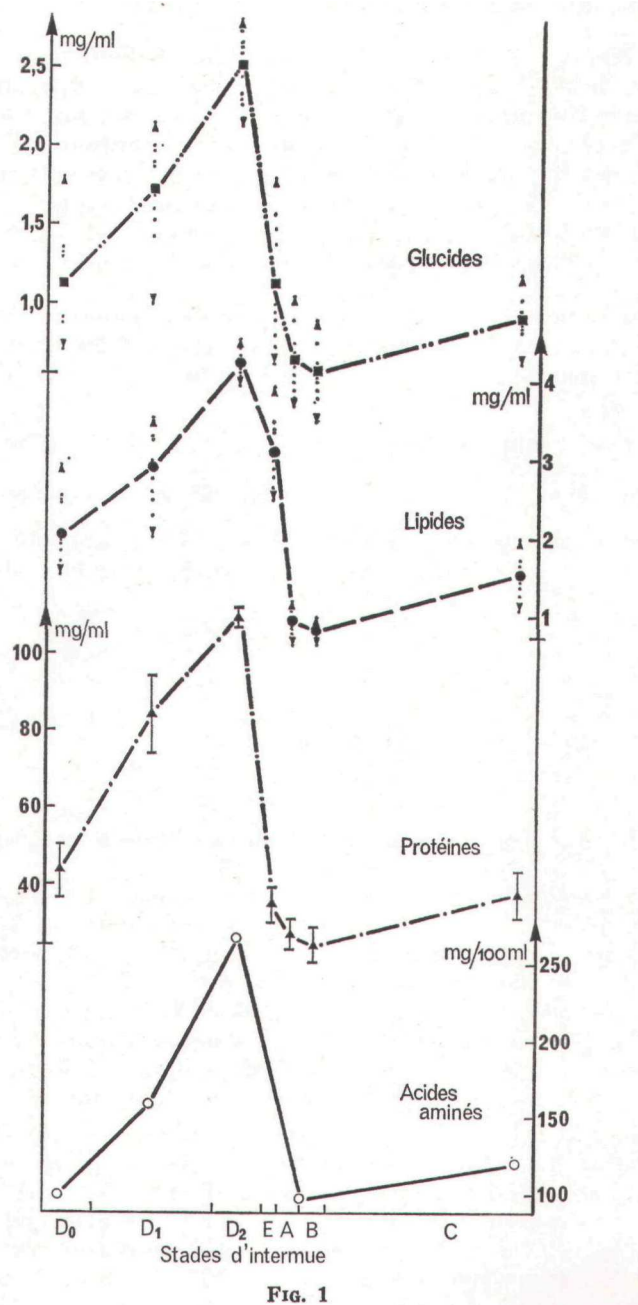


FIG. 1

Variations de la concentration de l'hémolymphe de *Sphaeroma serratum* en glucides, lipides, protéines et acides aminés, au cours de la mue de puberté. Pour la glycémie et la lipémie, chaque mesure est représentée par un point ; les flèches correspondent aux valeurs extrêmes. Pour la protéinémie, chaque point est encadré par l'intervalle de confiance. Le découpage des abscisses est proportionnel à la durée approximative des stades d'intermue.

TABLEAU 1

Variations des concentrations des matières organiques, des éléments minéraux et de la pression osmotique de l'hémolymph, de la teneur en eau, du taux de renouvellement de l'eau interne et du poids des animaux, au cours de la mue de puberté chez *Sphaeroma serratum*. L'intervalle de confiance est calculé lorsqu'il s'agit de mesures individuelles.

	Concen- tration du milieu	Mois	Stades du cycle de mue						
			D ₀	D ₁	D ₂	E	A	B	C
Glucides (mg/ml)		déc. 74	1,13	1,72	2,51	1,11	0,65	0,57	0,88
		janv. 75	(10)	(10)	(10)	(10)	(10)	(11)	(10)
Lipides (mg/ml)		déc. 74	2,07	2,90	4,25	3,12	0,95	0,82	1,54
		janv. 75	(10)	(10)	(10)	(10)	(10)	(10)	(10)
Protéines (mg/ml)		mars 74	43,6 ± 7,6 (10)	83,8 ± 10,4 (10)	108,6 ± 2,7 (10)	34,8 ± 4,7 (10)	27,0 ± 3,8 (10)	24,1 ± 4,5 (10)	37,1 ± 5,9 (10)
Acides aminés (mg/100 ml)		oct. nov. 73 déc.	99,64 (1)	158,26 (1)	267,15 (1)	—	97,53 (1)	120,89 (1)	
Na ⁺ (mEq/l)	490	janv. 73	467 ± 4 (10)	458 ± 8 (10)	450 ± 10 (10)	496 ± 14 (10)	515 ± 10 (10)	501 ± 7 (10)	487 ± 8 (10)
K ⁺ (mEq/l)	11,1	fév. 74	17,3 ± 1,1 (10)	19,1 ± 0,7 (10)	21,2 ± 1,6 (10)	15,0 ± 0,9 (10)	13,5 ± 1,5 (10)	14,4 ± 0,5 (10)	14,9 ± 0,8 (10)
Ca ⁺⁺ (mEq/l)	22,1	fév. 74	24,8 ± 2,0 (10)	26,8 ± 1,3 (10)	31,3 ± 1,2 (10)	19,0 ± 1,2 (10)	17,0 ± 1,2 (10)	19,4 ± 0,8 (10)	22,8 ± 0,8 (10)
Mg ⁺⁺ (mEq/l)	109	mars 75	82,2 ± 10,6 (9)	94,3 ± 5,7 (9)	105,7 ± 2,2 (6)	60,6 ± 4,7 (7)	55,0 ± 1,8 (7)	54,4 ± 2,5 (10)	74,8 ± 5,5 (10)
Cl ⁻ (mEq/l)	532	fév. 74	459 ± 5 (10)	436 ± 9 (10)	428 ± 10 (10)	462 ± 11 (10)	484 ± 14 (10)	482 ± 9 (10)	463 ± 10 (10)
Pression osmotique (Δ°C)	—2,09	janv. 73	— 2,09 ± 0,03 (10)	— 2,10 ± 0,04 (10)	— 2,14 ± 0,03 (10)	— 2,07 ± 0,03 (10)	— 2,02 ± 0,03 (10)	— 2,05 ± 0,04 (10)	— 2,08 ± 0,02 (18)
Teneur en eau (pourcentage)		fév. 74	61,6 ± 1,4 (10)	62,1 ± 1,0 (10)	60,2 ± 1,2 (10)	76,0 ± 0,8 (10)	78,8 ± 1,3 (10)	73,9 ± 1,8 (10)	63,2 ± 1,1 (10)
Taux renouvellement eau interne (pourcentage)		fév. 74	744 ± 155 (10)	706 ± 119 (10)	737 ± 94 (10)	1.503 ± 177 (10)	940 ± 135 (10)	737 ± 92 (10)	506 ± 84 (10)
Poids (mg)		fév. 74	74,8 ± 8,2 (10)	90,5 ± 8,0 (10)	75,3 ± 7,4 (10)	116,2 ± 11,8 (10)	122,2 ± 14,1 (10)	141,5 ± 17,2 (10)	148,6 ± 11,4 (10)

II. - Variations de la concentration des éléments minéraux

Les résultats sont regroupés dans le tableau 1 et la figure 2. En eau de mer (490 mEq Na⁺/l), la composition ionique de l'hémolymph de *Sphaeroma serratum* mâle adulte en C est la suivante : 487 mEq Na⁺/l, 14,9 mEq K⁺/l, 22,8 mEq Ca⁺⁺/l, 74,8 mEq Mg⁺⁺/l, 463 mEq Cl⁻/l. Au cours de la mue de puberté, en fonction des caractéristiques de leur évolution, on peut distinguer deux groupes d'ions :

— Les ions Na⁺ et Cl⁻ ont une concentration qui diminue peu en prémue (minimum en D₂), augmente brutalement lors de l'exuviation

et en postmue (maximum en A), diminue ensuite jusqu'en C. La concentration du Na^+ est inférieure à celle du milieu d'élevage, sauf aux stades E, A et B ; la concentration du Cl^- est constamment inférieure à celle du milieu d'élevage. De D_0 à D_2 , la concentration ionique

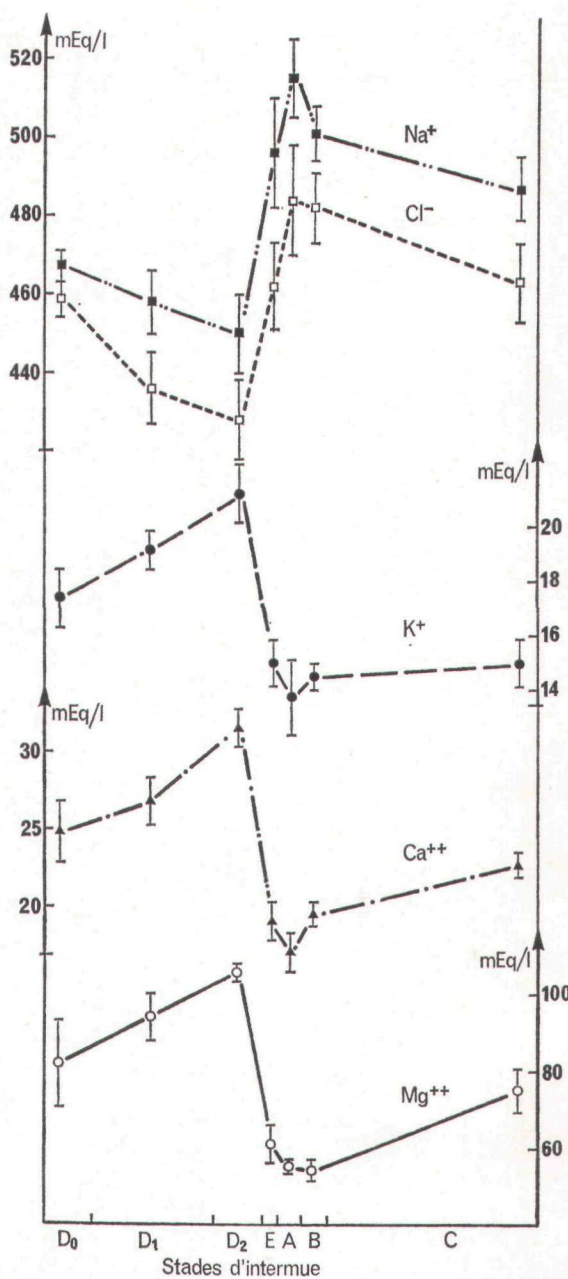


FIG. 2

Variations de la concentration de l'hémolymphe de *Sphaeroma serratum* en ions Cl^- , Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , au cours de la mue de puberté. Chaque point est encadré par l'intervalle de confiance. Le découpage des abscisses est proportionnel à la durée approximative des stades d'intermue.

diminue de 4 p. 100 (Na^+) et de 7 p. 100 (Cl^-) ; de D_2 à A, elle augmente de 14 p. 100 (Na^+) et 13 p. 100 (Cl^-) ; de A à C, elle diminue de 5 p. 100 (Na^+) et 4 p. 100 (Cl^-).

— Les ions K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} ont une concentration qui s'élève au contraire en prémue, subit une chute au moment de l'exuviation et en postmue, s'élève à nouveau jusqu'en C. La concentration interne du K^+ est constamment supérieure à celle du milieu d'élevage, celle du Mg^{++} constamment inférieure ; la calcémie est supérieure à la concentration du Ca^{++} dans le milieu d'élevage durant les stades D, inférieure en E, A et B, voisine de celle-ci en C. De D_0 à D_2 , l'augmentation de concentration est de 23 p. 100 (K^+), 26 p. 100 (Ca^{++}), 29 p. 100 (Mg^{++}) ; de D_2 à A, la concentration baisse de 36 p. 100 (K^+), 46 p. 100 (Ca^{++}), 48 p. 100 (Mg^{++}) ; de A à C, la concentration s'élève de 10 p. 100 (K^+), 34 p. 100 (Ca^{++}), 36 p. 100 (Mg^{++}).

III. - Variations de la pression osmotique de l'hémolymph, de la teneur en eau, du taux de renouvellement de l'eau interne et du poids des animaux.

Les résultats sont regroupés dans le tableau 1 et la figure 3. En eau de mer, la pression osmotique de l'hémolymph des Sphéromes mâles adultes en C correspond à 1 119 m osm. Durant la prémue de puberté, elle s'élève jusqu'en D_2 d'environ 2,4 p. 100 ; de D_2 jusqu'en A, elle s'abaisse de 5,6 p. 100 ; elle augmente de A à C de 2,9 p. 100. Au cours de la mue, les variations de la pression osmotique ont une amplitude assez faible ; cette dernière s'accroît cependant lorsque la salinité du milieu d'élevage diminue (Charmantier, résultats non publiés). En fin de prémue, la pression osmotique de l'hémolymph est plus élevée que celle du milieu d'élevage ; elle est par contre plus faible en postmue et à peu près égale en D_0 et C.

La teneur en eau reste à peu près constante en prémue (légère diminution de 2 p. 100), s'élève très fortement (31 p. 100) en E et A, puis diminue de 20 p. 100 jusqu'en C. Corrélativement, le taux de renouvellement de l'eau interne, stable en prémue, double approximativement lors du stade E (demi-exuviation postérieure), par rapport aux stades D ; il reste relativement élevé en A, tandis qu'il atteint une valeur minimale (1/3 de sa valeur au stade E) en C.

Bien que nos mesures soient approximatives, étant donné le faible nombre d'individus (10) dans nos échantillons, on peut indiquer que le poids des Sphéromes varie au moment de l'exuviation. D'un poids moyen de 80 mg en prémue, les animaux adultes atteignent plus de 140 mg en C, ce qui représente un « taux de croissance pondérale apparente » (Drach, 1936) d'environ 80 p. 100. Il est inférieur à celui des Oxyrhynques (Drach, 1936) mais supérieur à celui de la plupart des autres Décapodes (Robertson, 1960).

IV. - Essai pour un bilan osmotique de l'hémolymph

Connaissant, au cours d'un cycle de mue, les variations des différents éléments constitutifs de l'hémolymph, il est tentant d'essayer

de préciser l'effet osmotique de chacun d'eux et de comparer la pression osmotique totale ainsi calculée à la pression osmotique mesurée. Les calculs sont résumés dans le tableau 2 et les effets osmotiques des divers éléments minéraux et organiques de l'hémolymphe sont repré-

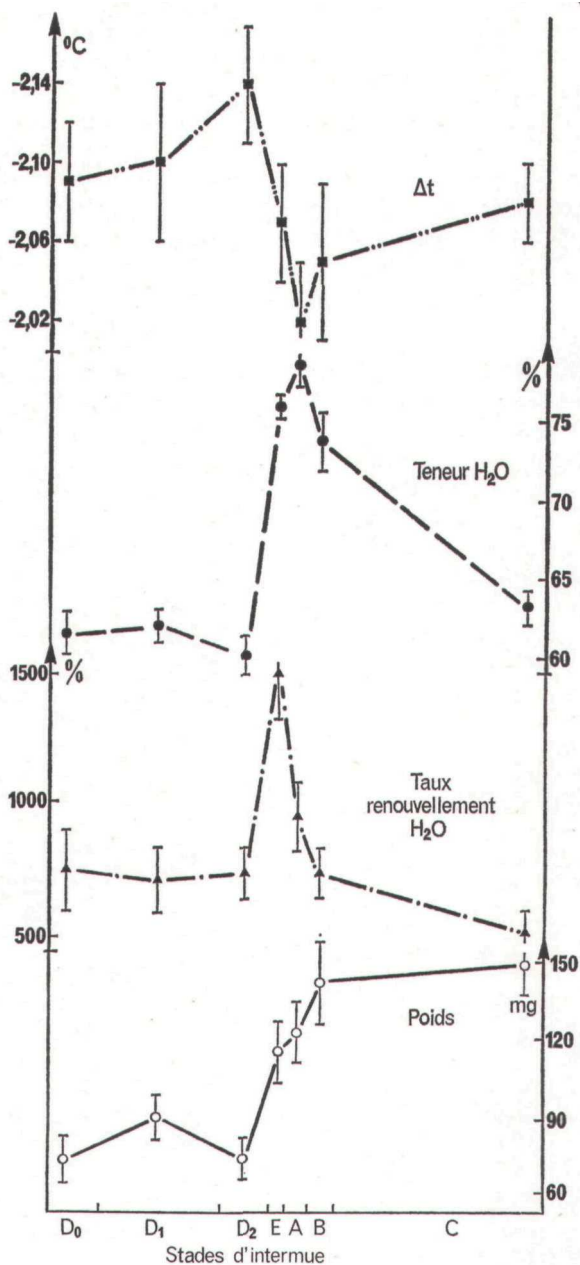


FIG. 3

Chez *Sphaeroma serratum*, variations du point d'abaissement cryoscopique Δt de l'hémolymphe, de la teneur en eau, du taux de renouvellement d'eau et du poids du corps au cours de la mue de puberté. Chaque point est encadré par l'intervalle de confiance. Le découpage des abscisses est proportionnel à la durée approximative des stades d'intermue.

TABLEAU 2

Effet osmotique en m osm et en pourcentage de la pression osmotique mesurée, de différents constituants de l'hémolymph de *Sphaeroma serratum*, au cours de la mue de puberté. Pour le stade A-B, une seule mesure d'amino-acidémie a été réalisée : la valeur obtenue est celle que nous retenons pour les calculs concernant respectivement le stade A et le stade B ; celle qui est indiquée arbitrairement pour le stade E (pour lequel aucune mesure n'a été faite) résulte du calcul de la moyenne des résultats obtenus aux stades D₂ et A-B.

	D ₀		D ₁		D ₂		E		A		B		C	
	m osm	p. 100	m osm	p. 100	m osm	p. 100	m osm	p. 100	m osm	p. 100	m osm	p. 100	m osm	p. 100
Glucides	6,3	0,56	9,6	0,85	13,9	1,21	6,2	0,56	3,6	0,33	3,2	0,29	4,9	0,44
Lipides	2,8	0,25	3,9	0,35	5,8	0,50	4,2	0,38	1,3	0,12	1,1	0,10	2,1	0,19
Protéines	0,1	0,01	0,2	0,02	0,3	0,03	0,1	0,01	0,1	0,01	0,1	0,01	0,1	0,01
Acides aminés	8,8	0,78	13,8	1,22	23,1	2,04	15,9	1,43	8,7	0,80	8,7	0,79	11,0	0,98
Total éléments organiques	18,0	1,60	27,5	2,44	43,1	3,75	2,64	2,38	13,7	1,26	13,1	1,19	18,1	1,62
Na ⁺	467	41,51	458	40,53	450	39,06	496	44,52	515	47,38	501	45,42	487	43,52
K ⁺	17,3	1,54	19,1	1,69	21,2	1,84	15,0	1,35	13,5	1,24	14,4	1,31	14,9	1,33
Ca ⁺⁺	12,4	1,10	13,4	1,19	15,7	1,36	9,5	0,85	8,5	0,78	9,7	0,88	11,4	1,02
Mg ⁺⁺	41,1	3,65	47,2	4,18	52,9	4,59	30,3	2,72	27,5	2,53	27,2	2,47	37,4	3,34
Cl ⁻	459	40,80	436	38,58	428	37,15	462	41,47	484	44,53	482	43,70	463	41,38
Total éléments minéraux	996,8	88,60	973,7	86,17	967,8	84,00	1 012,8	90,91	1 048,5	96,46	1 034,3	93,78	1 013,7	90,59
Totaux généraux	1 014,8	90,20	1 001,2	88,61	1 010,9	87,75	1 039,2	93,29	1 062,2	97,72	1 047,4	94,97	1 031,8	92,21
Pression osmotique mesurée m osm	1 125		1 130		1 152		1 114		1 087		1 103		1 119	

sentés sur la figure 4. Il faut ici souligner la difficulté qui existe à comparer la pression osmotique calculée à partir de la somme des résultats obtenus par diverses techniques, à la pression osmotique mesurée grâce à une technique unique.

La pression osmotique due aux éléments organiques varie comme la pression osmotique totale de l'hémolymphe : elle augmente en pré-

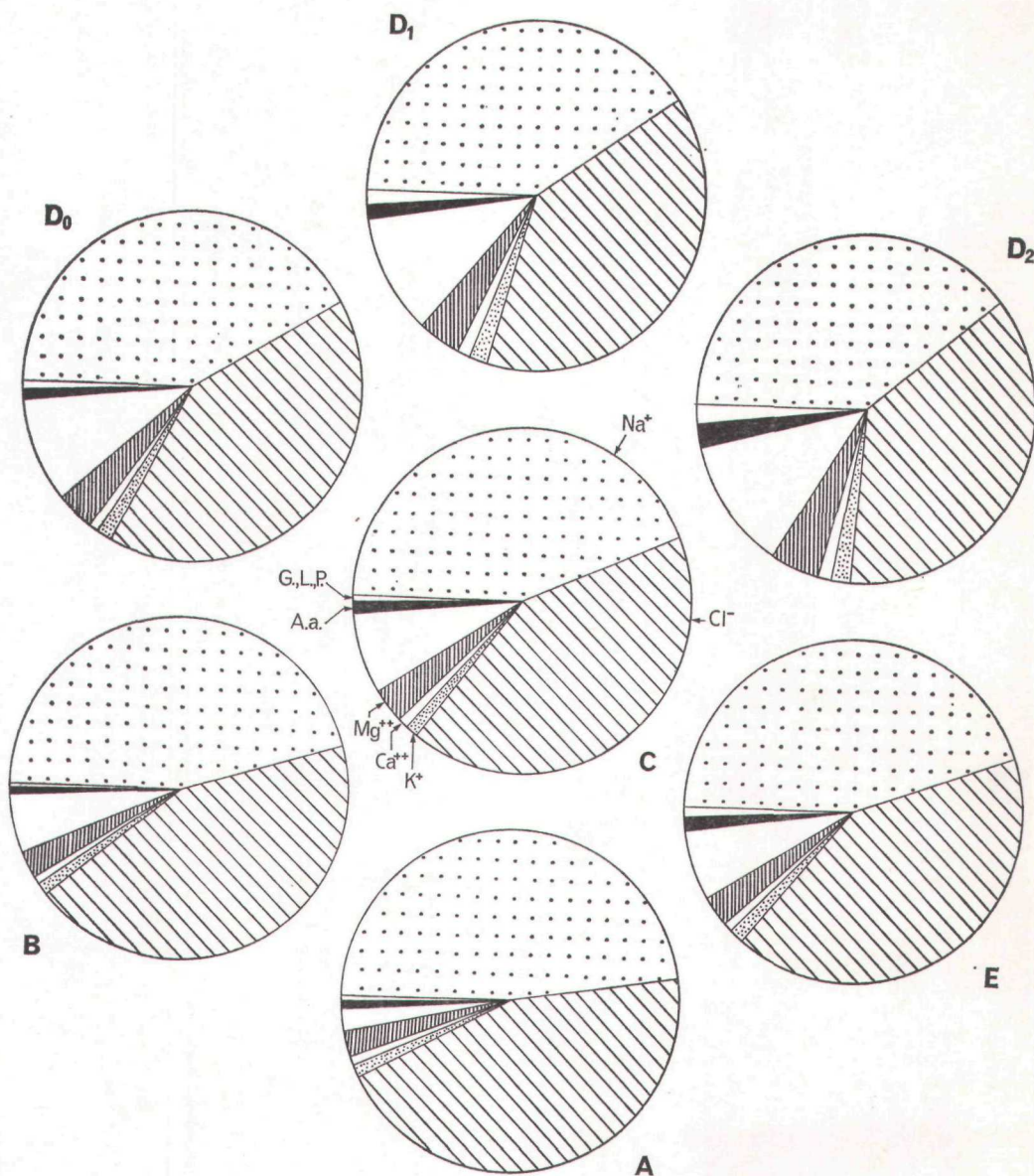


FIG. 4

Effet osmotique en pourcentage de la pression osmotique mesurée, de différents constituants de l'hémolymphe de *Sphaeroma serratum* au cours des différents stades de la mue de puberté.

G., L., P. : glucides, lipides, protéines ; A.a. : acides aminés.

mue et diminue en postmue. Mais les éléments organiques n'assurent, quel que soit le stade d'intermue, qu'une faible partie de cette pression osmotique totale. De D_0 à D_2 , leur part fait cependant plus que doubler, puisqu'elle passe de 1,60 à 3,75 p. 100 de la pression osmotique mesurée ; en postmue, elle régresse au contraire jusqu'à moins de 1,20 p. 100. Parmi ces éléments organiques, les acides aminés sont osmotiquement les plus actifs : ils assurent 50 à 60 p. 100 de la pression osmotique due au matériel organique ; les glucides et les lipides sont moins importants et les protéines n'interviennent pratiquement pas.

La pression osmotique due aux ions ne varie pas comme la pression osmotique totale de l'hémolymphe : elle tend à diminuer légèrement en prémue et à augmenter en E et A. Cela est lié aux variations propres des deux ions les plus abondants, Na^+ et Cl^- . Les autres ions (K^+ , Ca^{++} , Mg^{++}), dont les concentrations respectives, relativement faibles, varient dans le sens de la pression osmotique mesurée, ne parviennent pas à compenser l'effet des ions Na^+ et Cl^- .

A tous les stades d'intermue, la pression osmotique calculée est inférieure à la pression osmotique mesurée : la différence correspond certainement aux effets osmotiques des éléments non dosés.

Les variations de la pression osmotique calculée sont assez irrégulières et parfois différentes de celles de la pression osmotique mesurée : la pression osmotique calculée diminue de D_0 à D_1 , puis augmente de D_1 à D_2 , alors que la pression osmotique mesurée augmente irrégulièrement de D_0 à D_2 ; en postmue, les variations de la pression osmotique calculée sont inverses de celles de la pression osmotique mesurée. Ces différences sont cependant d'amplitude relativement faibles et sans doute s'estomperaient-elles si nous disposions de résultats concernant d'autres éléments constitutifs de l'hémolymphe.

En résumé, tous les éléments organiques et minéraux dosés, exceptés les ions Na^+ et Cl^- , varient dans le sens de la pression osmotique de l'hémolymphe.

DISCUSSION

Chez *Sphaeroma serratum*, lors de la mue, les concentrations de l'hémolymphe en matières organiques présentent des variations comparables à celles observées chez d'autres espèces ; elles sont à mettre en rapport avec divers phénomènes physiologiques et divers changements métaboliques intervenant à ce moment-là.

Les variations de la teneur en eau peuvent ainsi partiellement expliquer les changements de concentration des divers composés organiques que nous avons dosés. Durant la prémue, sa très légère diminution (2 p. 100) n'intervient évidemment que peu dans l'élévation de la concentration (de 100 à 150 p. 100) des éléments organiques ; par contre, lors de l'exuviation et en postmue, il est admis que sa forte augmentation (31 p. 100) est l'un des agents des importantes

diminutions de concentration (de 60 à 80 p. 100) des éléments organiques. La diminution de concentration des substances organiques en postmue ne signifie d'ailleurs pas que la quantité réelle de ces substances dans l'hémolymphe diminue en valeur absolue ; divers auteurs, après avoir calculé le volume hémolympatique et la quantité totale d'éléments organiques dans le sang, ont même démontré le contraire : chez *Cancer pagurus* (Renaud, 1949) ou chez *Emerita asiatica* (Parvathy, 1970) par exemple, la quantité totale de glucides hémolympatiques augmente en postmue alors que leur concentration diminue.

Un autre facteur peut influencer sur la concentration générale des substances organiques : l'arrêt de prise de nourriture en postmue. Les Sphéromes qui continuent à s'alimenter activement jusqu'en D₂ (postmue avancée) cessent en effet de se nourrir durant les quelques jours que durent le stade A et le début de B, périodes durant lesquelles la cuticule n'est pas encore correctement durcie.

L'augmentation de la concentration des glucides hémolympatiques en prémue pourrait également provenir de la dégradation de l'ancienne cuticule et plus particulièrement de la chitine. Dans l'hémolymphe de *Ligia exotica*, durant une partie de l'étape D, Parvathy (1971) note ainsi l'apparition fugace de glucosamine libre qu'il suppose provenir de la lyse d'une partie de la chitine cuticulaire ; la glucosamine est, en effet, une substance intermédiaire entre la chitine et le glucose (Renaud, 1949). En postmue, la diminution de la concentration des glucides dans l'hémolymphe pourrait résulter des processus de synthèse de la chitine de la nouvelle cuticule et d'un changement dans le métabolisme énergétique (Parvathy, 1970).

Les variations de la teneur de l'hémolymphe en lipides sont peut-être à interpréter en fonction de celles intervenant dans l'hépatopancréas. Dans ce dernier, chez *Cancer pagurus*, Renaud (1949) trouve un accroissement de la quantité de lipides en C au début de la prémue, puis une diminution après l'exuviation. Une évolution du même type existe également chez *Panulirus argus* (Travis, 1955 a), *Orconectes virilis* et *Gecarcinus lateralis* (O'Connor *et al.*, 1969), *Pachygrapsus marmoratus* (Lautier *et al.*, 1972 ; Lautier, 1974) et *Porcellio laevis* (Alikhan, 1972). Par ailleurs on peut noter que le contenu en lipides du muscle abdominal de *Gecarcinus lateralis* augmente jusqu'en fin de prémue (O'Connor *et al.*, 1969). Comme *Sphaeroma serratum* s'alimente activement en prémue, il est possible d'envisager un transfert important de lipides par l'hémolymphe, du tube digestif et de l'hépatopancréas vers les muscles, ce qui expliquerait la lipémie importante que l'on observe durant cette étape. En postmue, la lipémie s'abaisse par contre très nettement : en plus de l'effet de dilution propre à cette étape, il est alors possible d'invoquer l'utilisation des lipides comme source d'énergie ; Alikhan (1972) montre en effet que *Porcellio laevis* utilise uniquement les lipides comme source d'énergie. Mais une autre explication serait la transformation des lipides en glucides utilisés pour la formation de la chitine, hypothèse suggérée par Adiyodi (1969) chez *Paratelphusa hydrodromus*.

Les variations de la protéinémie sont peut-être en rapport avec des changements de régime alimentaire ; Stewart *et al.* (1967) ont en effet montré leur importance chez *Homarus americanus*. Mais il ne

faut surtout pas oublier la participation des protéines à la structure cuticulaire. En prémue, l'élévation de la protéinémie pourrait ainsi correspondre à la lyse de protéines cuticulaires qui, transitant par l'hémolymphe, seraient peut-être stockées dans l'hépatopancréas ; sa diminution en postmue pourrait provenir, au moins en partie, de la participation des protéines à l'édification de la nouvelle cuticule.

Les variations de l'amino-acidémie totale recouvrent en fait des variations spécifiques à certains acides aminés particuliers. Parmi les quatre acides aminés les plus abondants dans l'hémolymphe de *Sphaeroma serratum*, les proportions de la Proline et de la Taurine d'une part, de la Sérine et de la Glycine d'autre part, varient ainsi en sens inverse durant le cycle de mue (Charmantier *et al.*, 1975). Etant donné leur intervention dans de multiples métabolismes, l'évolution de chaque acide aminé constitue d'ailleurs un cas particulier. On peut cependant souligner que l'évolution de la Proline (constituant des protéines cuticulaires) et celle de la Sérine (constituant de la chitine) sont à mettre en relation avec la lyse de l'ancienne cuticule en prémue et l'élaboration des différentes couches du nouvel exosquelette en prémue et en postmue.

L'évolution des concentrations de l'hémolymphe en matières organiques peut donc s'expliquer par de multiples facteurs ; les plus importants semblent être les variations de la teneur en eau de l'animal (essentiellement en postmue), les changements de régime alimentaire, le métabolisme de l'hépatopancréas, la lyse de l'ancienne cuticule (en prémue), l'élaboration des nouveaux téguments (en prémue et en postmue).

Ces mêmes facteurs, associés à d'autres, se retrouvent lors des changements de concentration ionique de l'hémolymphe, au cours du cycle de mue.

Pour les ions K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , interviennent ainsi certainement les variations de la teneur en eau. Sa légère baisse en prémue favorise l'élévation de leurs concentrations respectives et sa forte hausse en postmue, leur dilution. En prémue, l'élévation de la teneur en K^+ pourrait également résulter d'une alimentation active tandis que sa chute en postmue serait en partie attribuable à un arrêt momentané de la prise de nourriture ; chez *Carcinus maenas*, Robertson (1960) a ainsi montré l'importance du régime sur la kaliémie.

Depuis les travaux de Hecht (1914), les rapports entre calcémie et calcium cuticulaire sont largement admis. L'élévation de la teneur de l'hémolymphe en Ca^{++} durant la prémue et la chute de calcémie en postmue semblent être en relation avec le métabolisme calcique de la cuticule et, en particulier, avec sa déminéralisation en prémue et sa calcification en postmue ; chez certaines espèces de Crustacés, des processus de stockage semblent intervenir également dans ce phénomène. De tels mécanismes, liés au métabolisme cuticulaire, pourraient aussi expliquer, au moins en partie, les variations de la concentration en ions Mg^{++} (Robertson, 1960) ; sous forme de carbonate ou de phosphate, le magnésium participe en effet à la structure cuticulaire.

Le cas des ions Na^+ et Cl^- est à considérer à part puisque, seule parmi celles des éléments que nous avons dosés, leur concentration varie en sens inverse de la pression osmotique de l'hémolymphe. Nous

avons déjà signalé les caractéristiques de leur variation au cours d'une mue banale (Charmantier *et al.*, 1971) ; nous pouvons les étendre à la mue de puberté.

Chez *Sphaeroma serratum*, au moment de l'exuviation, se produisent à la fois une importante entrée d'eau et une augmentation de la concentration des ions Na^+ et Cl^- dans l'hémolymph : la quantité totale de ces ions augmente donc fortement. Ce phénomène pourrait relever d'un mécanisme de transport actif analogue à celui mis en évidence chez *Gammarus duebeni* : chez l'animal qui vient de muer, le flux entrant (influx) de sodium dépasse le flux sortant (outflux), ce qui entraîne une augmentation du sodium total d'environ 20 p. 100, accompagnée d'une faible élévation de la natrémie (Lockwood *et al.*, 1969).

En prémue, la teneur en eau du Sphérome présente une baisse de faible amplitude si on la compare à l'importante augmentation qu'elle subit lors de l'exuviation et en postmue rapprochée : cette dernière paraît résulter d'un accroissement notable de la perméabilité apparente à l'eau lors de l'exuviation. Certains auteurs (par exemple Baumberger *et al.*, 1928) ont expliqué l'entrée d'eau lors de l'exuviation par l'augmentation de pression osmotique en prémue ; mais Robertson (1960) a montré que cette dernière est trop faible pour provoquer une prise d'eau aussi rapide. Il se pourrait que le cas de *Sphaeroma* corresponde davantage à l'hypothèse de Diamond (1965), selon laquelle un transport actif d'ions inorganiques peut entraîner par divers mécanismes un mouvement d'eau passif dans la même direction ; cette hypothèse est retenue par Lockwood *et al.* (1973) pour expliquer les mouvements d'eau au moment de la mue chez *Gammarus duebeni*.

Les variations de la concentration des divers constituants de l'hémolymph, ainsi que celles de la teneur en eau, se répercutent sur la pression osmotique qui, dans d'assez faibles proportions cependant, augmente en prémue et diminue en postmue. Bien que la pression osmotique soit due pour l'essentiel aux ions Na^+ et Cl^- , ses variations vont dans le sens de celles des autres ions (K^+ , Ca^{++} , Mg^{++}) et des éléments organiques ; elles seraient donc peut-être liées aux fluctuations de la teneur en eau. Nous pouvons d'ailleurs souligner le rôle, non négligeable bien que faible, des éléments organiques ; ils peuvent représenter jusqu'à 3,75 p. 100 de la pression osmotique totale alors que, chez *Carcinus maenas*, ce pourcentage est toujours inférieur à 0,5 p. 100 (Robertson, 1960) et qu'il paraît nul chez *Oniscus asellus*, *Asellus aquaticus* et *Astacus* sp. (Sutcliffe, 1963). Cela est peut-être en rapport avec les valeurs élevées de l'amino-acidémie chez *Sphaeroma serratum* (Charmantier *et al.*, 1973 ; Charmantier *et al.*, 1975).

Il manque toutefois à notre essai de bilan osmotique les dosages de certaines substances (sulfates, phosphates, bicarbonates, ...) dont les variations achèveraient d'expliquer les fluctuations de pression osmotique : au cours du cycle de mue, ces éléments présentent en effet des fluctuations de même sens que celles de la pression osmotique (Travis, 1955 a; Robertson, 1960; Jeuniaux, 1971).

Conclusions

Chez *Sphaeroma serratum*, la composition de l'hémolymph en éléments organiques et minéraux varie au cours de la mue de puberté. La concentration en glucides, lipides, protéines et acides aminés augmente d'environ 100 à 150 p. 100 en prémue, diminue brutalement de 60 à 80 p. 100 en postmue et augmente de 20 à 80 p. 100 de B à C. La concentration en ions K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} augmente de 20 à 30 p. 100 en prémue, diminue de 35 à 50 p. 100 en postmue et augmente de 10 à 35 p. 100 de B à C. Au contraire, la concentration des ions Na^+ et Cl^- diminue d'environ 5 p. 100 en prémue, augmente d'environ 14 p. 100 en postmue et diminue d'environ 5 p. 100 de A en C.

La pression osmotique de l'hémolymph s'élève de 2,4 p. 100 en prémue, s'abaisse de 5,6 p. 100 en postmue et augmente de 2,9 p. 100 de A en C. La teneur en eau diminue peu en prémue, s'élève de 31 p. 100 en postmue et diminue à nouveau de 20 p. 100 de A en C. Le taux de renouvellement de l'eau interne double au moment de l'exuviation.

Les ions Na^+ et Cl^- interviennent de façon prépondérante dans l'établissement de la pression osmotique : les ions K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} ont un effet osmotique plus faible. Grâce surtout aux acides aminés, les matières organiques assurent une part faible mais non négligeable (jusqu'à 3,75 p. 100) de la pression osmotique.

Au cours du cycle de mue, la concentration des ions Na^+ et Cl^- variant en sens inverse de la pression osmotique, les changements de celle-ci sont certainement assurés par les éléments les moins concentrés, soit les substances que nous n'avons pas dosées, les ions K^+ , Ca^{++} et Mg^{++} et les matières organiques (principalement les acides aminés).

Pour leur aide ou leurs conseils pratiques, nous remercions M. le Professeur Ch. Jeuniaux et M^{me} M.-F. Voss-Foucart, du département de Morphologie, Ecologie et Systématique animales (Université de Liège), MM. B. Romestand, C. Sévilla et P. Thuët, Laboratoire de Physiologie des Invertébrés (Université de Montpellier).

Summary

The coelomic fluid composition and its variations during the puberty-molt in *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Isopoda, Flabellifera).

1. In *Sphaeroma serratum*, the haemolymph composition varies during the puberty-molt cycle.
2. It can be observed:
 - a. an increase of the organic substances concentration during premolt and its decrease during postmolt;
 - b. a rise of the K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} concentration during premolt and its lowering during postmolt;
 - c. a decrease of the Na^+ and Cl^- concentration during premolt and its increase during postmolt;
 - d. a rise of the osmotic pressure of haemolymph during premolt and its lowering during postmolt (these changes are weak);
 - e. a little decrease of the water content during premolt and its sharp increase during postmolt;
 - f. a doubling of the ofrate internal water exchange at ecdysis.

3. Though osmotic pressure is mainly assumed by Na^+ and Cl^- , its variations during the puberty-molt cycle seem to result from the K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} and organic substances concentration.

Zusammenfassung

1. Die Zusammensetzung der Hämolymphe von *Sphaeroma serratum* verändert sich während der Pubertätshäutung.
2. Die Konzentration der organischen Substanzen steigt innerhalb der Vorhäutung, nimmt innerhalb der Nachhäutung ab.
3. Die Konzentration der Ionen K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} steigt innerhalb der Vorhäutung, steigt innerhalb der Nachhäutung ab.
4. Die Konzentration der Ionen Na^+ und Cl^- steigt innerhalb der Vorhäutung ab, steigt innerhalb der Nachhäutung.
5. Der osmotische Druck der Hämolymphe steigt innerhalb der Vorhäutung, nimmt innerhalb der Nachhäutung ab, die Veränderungen sind doch geringfügig. Der Wassergehalt steigt wenig innerhalb der Vorhäutung ab und nimmt stark innerhalb der Nachhäutung zu ; Die Menge des innen Erneuerungswassers doppelt sich während des Stadiums E.
6. Obgleich die Ionen Na^+ und Cl^- entscheidend in der Einstellung des osmotischen Drucks teilnehmen, scheinen seine Änderungen innerhalb der Pubertätshäutung mit der Konzentrationen der Ionen K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} und der organischen Substanzen gebunden sein.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ADELUNG, D., 1969. — Die Veränderungen des Kalziumgehaltes in der Kutikula und der Hämolymphe der Strandkrabbe *Carcinus maenas* L. während eines Häutungsintervalles. *Zool. Anz. Dtsch.*, suppl. 33, pp. 244-248.
- ADIYODI, R.G., 1969. — On the storage and mobilization of organic resources in the hepatopancreas of a Crab (*Paratelphusa hydrodromus*). *Experientia*, 25, pp. 43-44.
- ALIKHAN, M.A., 1972. — Changes in the hepatopancreas metabolic reserves of *Porcellio laevis* Latreille during starvation and the moult cycle. *Am. Midl. Nat.*, 87, pp. 503-514.
- ANDREWS, p., 1967. — Über den Blutchemismus des Flußkrebse *Orconectes limosus* und seine Veränderungen im Laufe des Jahres. *Z. vergl. Physiol.*, 57, pp. 7-43.
- ARCIER, J.M., 1973. — Contribution à l'étude du milieu intérieur de trois Crustacés des eaux saumâtres méditerranéennes : *Gammarus aequicauda camarguensis* (Amphipode, Gammaridae), *Palaemon adspersus* et *Palaemon* (*Palaemon*) *elegans* (Décapode, Macroure, Palaemonidae). *Thèse Doctorat de Spécialité*, Université Montpellier, pp. 1-84.
- BARLOW, J. et RIDGWAY, G.J., 1969. — Changes in serum protein during the molt and reproductive cycles of the american Lobster (*Homarus americanus*). *J. Fish. Res. Bd Can.*, 26, pp. 2101-2109.
- BAUMBERGER, J.P. et OLMSTED, J.M.D., 1928. — Changes in the osmotic pressure and water content of Crabs during the molt cycle. *Physiol. Zoöl.*, 1, pp. 531-544.
- BERTHET, J., BAUDHUIN, P. et WIBO, M., 1964. — Caractéristiques des hémocyanines d'Isopodes. *Arch. int. Physiol. Biochim.*, 72, pp. 676-677.
- BURSEY, C.R. et LANE, C.E., 1971. — Ionic and protein concentration changes during the molt cycle of *Penaeus duorarum*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 40A, pp. 155-162.
- CARLISLE, D.B. et DOWNER, R.G.H., 1972. — Mise en évidence d'un cycle, associé au cycle de la mue, des lipides et des hydrocarbures dans le sang des Ecrevisses. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 275, pp. 1447-1448.
- CHARMANTIER, G., 1971. — Etudes écologiques et écophysiologiques sur *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787), Isopode Sphaeromatidae. *Thèse Doctorat de Spécialité*, Université Montpellier, pp. 1-110.

- CHARMANTIER, G., 1974. — Le cycle biologique de *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Isopoda, Flabellifera) dans l'étang de Thau (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, 24, pp. 285-300.
- CHARMANTIER, G., CHARMANTIER, M., VOSS-FOUCART, M.F. et JEUNIAUX, C., 1973. — Les acides aminés libres de l'hémolymphe chez *Sphaeroma serratum* (Crustacé, Isopode). *Arch. int. Physiol. Biochim.*, 81, pp. 667-672.
- CHARMANTIER, G. et TRILLES, J.-P., 1971. — Recherches physiologiques chez *Sphaeroma serratum* Fabricius (Isopode, Flabellifère). Variations de la teneur en eau de l'organisme et de la teneur en ions Cl^- , Na^+ , K^+ et Ca^{++} de l'hémolymphe, au cours du cycle d'intermue. *C.R. Acad. Sc, Paris*, 272, pp. 286-288.
- CHARMANTIER, G., VOSS-FOUCART, M.F., TRILLES, J.P. et JEUNIAUX, C., 1975. — Les acides aminés libres de l'hémolymphe au cours de la mue de puberté et de la sénescence chez *Sphaeroma serratum* (Isopoda, Flabellifera). *Arch. int. Physiol. Biochim.*, 83, pp. 481-491.
- CHARMANTIER-DAURES, M. et VERNET, G., 1970. — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur la variation de la concentration en calcium dans l'hémolymphe de *Pachygrapsus marmoratus* au cours du cycle d'intermue. *C.R. Acad. Sc, Paris*, 271, pp. 1646-1649.
- DAMBOVICEANU, A., 1932. — Composition chimique et physico-chimique du liquide cavitare chez les Crustacés Décapodes (Physiologie de la calcification). *Arch. roum. Path. exp. Microbiol.*, 5, pp. 239-309.
- DE LERSNYDER, M., 1962. — Isotonie sérique et urinaire du Crabe *Eriocheir sinensis* H. M.-Edw. à des stades différents du cycle d'intermue. *Bull. Soc. zool. France*, 87, pp. 628-630.
- DE LEERSNYDER, M., 1966. — Influence de quelques facteurs externes et internes sur le milieu intérieur, la mue et le développement ovarien d'*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards (Crustacé brachyoure). *Thèse Doctorat d'Etat*, Université de Lille, pp. 1-135.
- 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, pp. 128-131.
- DIAMOND, J.M., 1965. — The mechanism of isotonic water absorption and secretion. *Symp. Soc. exp. Biol.*, 19, pp. 329-347.
- DONAHUE, J.K., 1953. — Studies on ecdysis in the american Lobster (*Homarus americanus*). 2: Serum calcium levels under various normal conditions. *State of Maine Dept. Sea and Shore Fisheries, Res. Bull.*, 13, pp. 3-11.
- DRACH, P., 1936. — L'eau absorbée au cours de l'exuviation, donnée fondamentale pour l'étude physiologique de la mue. Définitions et déterminations quantitatives. *C.R. Acad. Sc, Paris*, 202, pp. 1817-1819.
- DRACH, P. et TEISSIER, G., 1939. — Mue et protidémie chez les Crabes. *C.R. Soc. Biol.*, 131, pp. 1199-1201.
- DRILHON, A., 1935. — Etude biochimique de la mue chez les Crustacés Brachyours (*Maia squinado*). *Annl. Physiol. Physicochim. biol.*, 11, pp. 301-326.
- DUCHATEAU, G., FLORKIN, M. et JEUNIAUX, C., 1959. — Composante aminoacide des tissus chez les Crustacés. I. - Composante aminoacide des muscles de *Carcinus maenas* L. lors du passage de l'eau de mer à l'eau saumâtre et au cours de la mue. *Arch. int. Physiol. Biochim.*, 67, pp. 489-500.
- GIBERT, J., 1971. — Analyse électrophorétique des protéines de *Niphargus* (Crustacé Amphipode hypogé) en fonction de facteurs physiologiques, écologiques et systématiques. *Thèse Doctorat de Spécialité*, Université Lyon I, pp. 1-84.
- GIBERT, L.I. et O'CONNOR, J.D., 1970. — Lipid metabolism and transport in Arthropods. In *Chemical Zoology* (ed. Florkin M. & Scheer B.T.), vol. V, pp. 229-253. *Acad. Press*, New York & London.
- GLYNN, J.P., 1968. — Studies on the ionic, protein and phosphate changes associated with the moult cycle of *Homarus vulgaris*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 26, pp. 937-946.
- HAEFNER, P.A. J.R., 1964. — Hemolymph calcium fluctuation as related to environmental salinity during ecdysis of the blue Crab, *Callinectes sapidus* Rathbun. *Physiol. Zool.*, 37, pp. 247-258.
- HECHT, S., 1914. — Note on the absorption of calcium during the molting of the blue Crab, *Callinectes sapidus*. *Science*, N.Y., 39, p. 108.
- HOHNKE, L. et SCHEER, B.T., 1970. — Carbohydrate metabolism in Crustaceans. In *Chemical Zoology* (ed. Florkin M. & Scheer B.T.), V, pp. 147-166. *Acad. Press*, New York & London.
- JEUNIAUX, C., 1971. — Hemolymph Arthropoda. In *Chemical Zoology* (ed. Florkin M. & Scheer B.T.), VI, pp. 63-118. *Acad. Press*, New York & London.

- LAUTIER, J., 1974. — Influences externes et internes sur les teneurs en lipides et en eau de l'hépatopancréas du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1787). Thèse Doctorat de Spécialité, Université Montpellier, pp. 1-189.
- LAUTIER, J. et VERNET, G., 1972. — Comparaison du métabolisme lipidique de l'hépatopancréas de *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius (Décapode Brachyoure) chez des animaux témoins et opérés des pédoncles oculaires en fonction du cycle d'intermue. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 275, pp. 1899-1902.
- LOCKWOOD, A.P.M. et ANDREWS, W.R.H., 1969. — Active transport and sodium fluxes at moult in the Amphipod, *Gammarus duebeni*. *J. exp. Biol.*, 51, pp. 591-605.
- LOCKWOOD, A.P.M. et INMAN, C.B.E., 1973. — Changes in the apparent permeability to water at moult in the Amphipod *Gammarus duebeni* and the Isopod *Idotea linearis*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 44A, pp. 943-952.
- LOWRY, O.H., ROSEBROUGH, H.H., FARR, A.L. et RANDALL, R.J., 1951. — Protein measurements with the Folin phenol reagent. *J. biol. Chem.*, 193, pp. 265-275.
- MAC WHINNIE, M.A. et SELLER, P.N., 1960. — Analysis of blood sugars in the Crayfish, *Orconectes virilis*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1, pp. 110-122.
- MAC WHINNIE, M.A. et SCHEER, B.T., 1958. — Blood glucose of the Crab *Hemigrapsus nudus*. *Science*, N.Y., 128, p. 90.
- 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. Soc. Biol.*, 163, pp. 2362-2365.
- MARTINEAU, J.P., 1973. — Contribution à l'étude de la teneur en protéines, glucides, sodium et calcium de l'hémolymph et de l'hépatopancréas du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1787) en fonction du cycle d'intermue. Modifications apportées par l'ablation de l'organe Y. D.E.A., Université Montpellier, pp. 1-56.
- MONTREUR, J. et SPIK, G., 1963. — Méthodes colorimétriques de dosage des glucides totaux. *Monogr. Lab. Chim. Biol. Fac. Sc. Lille*, pp. 1-146.
- NUMANOI, H., 1937. — Migration of calcium through blood in *Ligia exotica* during its molting. *Jap. J. Zool.*, 7, pp. 241-249.
- O'CONNOR, J.D. et GILBERT, L.I., 1969. — Alterations in lipid metabolism associated with premolt activity in a land Crab and fresh-water Crayfish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 29, pp. 889-904.
- PANIKKAR, N.K., 1941. — Osmoregulation in some Palaemonid prawns. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 25, pp. 317-359.
- PARRY, G., 1953. — Osmotic and ionic regulation in the Isopod Crustacean *Ligia oceanica*. *J. exp. Biol.*, 26, pp. 57-64.
- PARVATHY, K., 1970. — Blood sugars in relation to chitin synthesis during cuticle formation in *Emerita asiatica*. *Mar. Biol.*, 5, pp. 108-112.
- PARVATHY, K., 1971. — Blood sugars metabolism during moulting in the Isopod Crustacea *Ligia exotica*. *Mar. Biol.*, 9, pp. 323-327.
- PICAUD, J.L., MOCQUARD, J.P. et MAISSIAT, J., 1974. — Variations des fractions protéiques de l'hémolymph en fonction du cycle de mue chez le Crustacé *Ligia oceanica* L. (Isopode Oniscoïde). *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 279, pp. 355-358.
- RAMSAY, J.A. et BROWN, R.H.J., 1955. — Simplified apparatus and procedure for freezing-point determinations upon small volumes of fluid. *J. scient. Instrum.*, 32, pp. 372-375.
- RENAUD, L., 1949. — Le cycle des réserves organiques chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. océanogr.*, Monaco, 24, pp. 259-357.
- RIEGEL, J.A., 1960. — Blood glucose in Crayfishes in relation to moult and handling. *Nature*, London, 186, p. 727.
- RIMINGTON, C., 1931. — The carbohydrate complex of the serum proteins. II. - Improved method for isolation and redetermination of structure. Isolation of glucosaminodimannose from proteins of ox blood. *Biochem. J.*, 25, pp. 1062-1071.
- RIMINGTON, C., 1940. — Seromucoid and the bound carbohydrate of the serum proteins. *Biochem. J.*, 34, pp. 931-940.
- 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.
- ROMESTAND, B., 1972. — Sur les protéines de l'hémolymph des Cymothodiens (Isopodes parasites de poissons) et leurs variations. Thèse Doctorat de Spécialité, Université Montpellier, pp. 1-79.
- ROMESTAND, B., 1974. — Variations des protéines de l'hémolymph de deux Cymothodiens (Isopoda, Flabellifera; parasites de Poissons): *Meinertia oestroides* (Risso, 1826) et *Anilocra phusodes* (L., 1767). *Bull. Soc. zool. France*, 99, pp. 571-591.

- SCHEER, B.T., 1959. — The hormonal control of metabolism in Crustaceans. IX. - Carbohydrate metabolism in the transition from intermolt to premolt in *Carcinides maenas*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 116, pp. 175-183.
- SCHOFFENIELS, E. et GILLES, R., 1970. — Nitrogenous constituents and nitrogen metabolism in Arthropods. In *Chemical Zoology* (ed. Florkin M. & Scheer B.T.) V, pp. 199-227, *Acad. Press*, New York & London.
- SCHOLLES, W., 1933. — Über die Mineralregulation wasserlebender Evertabraten. *Z. vergl. Physiol.*, 19, pp. 522-554.
- SCHWABE, E., 1933. — Über die Osmoregulation verschiedener Krebse (Malacostracen). *Z. vergl. Physiol.*, 19, pp. 183-236.
- SEVILLA, C., 1974. — Etude des constituants organiques de l'hémolymph des Oniscoïdes (Isopodes terrestres). *Thèse Doctorat de Spécialité*, Université Montpellier, pp. 1-85.
- SEVILLA, C. et LAGARRIGUE, J.G., 1973. — Etude préliminaire du glucose de l'hémolymph de quatre espèces d'Oniscoïdes (Crustacés, Isopodes). *C.R. Acad. Sc, Paris*, 277, pp. 2743-2745.
- SEVILLA, C. et LAGARRIGUE, J.G., 1975. — Etude préliminaire sur la teneur en lipides de l'hémolymph de quatre espèces d'Oniscoïdes (Crustacés, Isopodes). *C.R. Acad. Sc, Paris*, 280, pp. 1115-1117.
- STEWART, J.E., CORNICK, J.W. et DINGLE, J.R., 1967. — An electronic method for counting lobster (*Homarus americanus* Milne-Edwards) hemocytes and the influence of diet on hemocyte numbers and hemolymph proteins. *Can. J. Zool.*, 45, pp. 291-304.
- SUTCLIFFE, D.W., 1963. — The chemical composition of hemolymph in Insects and some other Arthropods, in relation to their phylogeny. *Comp. Biochem. Physiol.*, 9, pp. 121-135.
- TCHERNIGOVITZEFF, C. et RAGAGE-WILLIGENS, J., 1968. — Détermination des stades d'intermue de *Sphaeroma serratum* (Isopode flabellifère). *Arch. Zool. exp. gén.*, 109, pp. 305-318.
- TELFORD, M., 1968. — Changes in blood sugar composition during the molt cycle of the lobster *Homarus americanus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 26, pp. 917-926.
- TELFORD, M., 1974. — Blood glucose in Crayfish. I. - Variations associated with molting. *Comp. Biochem. Physiol.*, 47A, pp. 461-468.
- TESHIMA, S.I., CECCALDI, H.J., PATROIS, J. et KANAZAWA, A., 1975. — Bioconversion of desmosterol to cholesterol at various stages of molting cycle in *Palaemon serratus* Pennant, Crustacea Decapoda. *Comp. Biochem. Physiol.*, 50 B, pp. 485-489.
- THUET, P. — Taux de renouvellement de l'eau interne au cours du cycle d'intermue de *Sphaeroma serratum* (Crustacea, Isopoda) (sous presse).
- TILLMANS, J. et PHILIPPI, K., 1929. — Über den Gehalt der wichtigsten Proteine der Nahrungsmittel an Kohlehydrat und über ein kolorimetrisches Verfahren zur quantitativen Bestimmung von Stickstoff freim Zucker in Eiweiß. *Biochem. Z.*, 215, pp. 36-60.
- TORRES, C., 1973. — Variations du pool des acides aminés libres du muscle abdominal de *Penaeus kerathurus* au cours du cycle d'intermue et au cours du jeûne. *Comp. Biochem. Physiol.*, 45B, pp. 1-12.
- TRAVIS, D.F., 1954. — The molting cycle of the spiny Lobster *Panulirus argus* Latreille. I. - Molting and growth in Laboratory-maintained individuals. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 107, pp. 433-450.
- TRAVIS, D.F., 1955a. — The molting cycle of the spiny Lobster *Panulirus argus* Latreille. II. - Pre-ecdysial histological and histochemical changes in the hepatopancreas and integumental tissues. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 108, pp. 88-112.
- TRAVIS, D.F., 1955b. — 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. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 109, pp. 484-503.
- WIESER, W., 1965. — Electrophoretic studies on blood proteins in an ecological series of Isopod and Amphipod species. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 45, pp. 507-523.
- ZÖLLNER, N. et KIRSCH, K., 1962. — Über die quantitative Bestimmung von Lipoiden (Mikromethode) mittels der vielen natürlichen Lipoiden (allen bekannten Plasmalipoiden) gemeinsamen Sulphophosphovanillin-Reaktion. *Z. ges. exp. Med.*, 135, pp. 545-561.
- ZUCKERKANDI, E., 1960. — Hémocyanine et cuivre chez un Crustacé Décapode dans leurs rapports avec le cycle d'intermue. *Ann. Inst. océanogr. Monaco*, 38, pp. 1-122.