

LE TÉGUMENT DES CRUSTACÉS DÉCAPODES

ÉTUDE DE SA COMPOSITION

ET DE QUELQUES QUESTIONS

CONCERNANT SA BIOLOGIE

par

F. Bazin

Laboratoire de Biologie animale,
U.E.R. de Sciences, Université de Caen
14032 Caen Cedex.

Le terme de tégument désigne la région superficielle d'un organisme. Cette partie du corps forme une couche plus ou moins épaisse qui peut associer différents tissus histologiques à des constituants anhydres.

Dans le cas des Crustacés Décapodes, ce terme sera utilisé pour désigner l'ensemble formé par : la cuticule chitineuse, l'épiderme et le tissu conjonctif sous-épidermique.

La structure et le mode d'élaboration de la cuticule seront exposés dans les communiqués d'autres auteurs (1); cet article a pour objet de décrire la constitution histologique de l'épiderme, puis d'en évoquer la Biologie. La description du tissu conjonctif sous-épidermique montrera que le tégument de ces Crustacés peut avoir une structure aussi complète que celle du tégument de Vertébré.

I — STRUCTURE HISTOLOGIQUE DE L'ÉPIDERME

Une coupe histologique ou un montage *in toto* de la couche cellulaire accolée à la cuticule montrent que les cellules sont pour la plupart disposées en une assise épithéliale (Vitzou, 1882).

Le pôle basai de cet épithélium simple est bordé par une lame basale dont l'épaisseur varie suivant les régions du corps et l'espèce considérée. Cette lame basale n'est pas plane, elle contourne le pôle basai de certaines cellules épithéliales très allongées ou borde d'autres types cellulaires : cellules sensorielles, chromatophores, cellules sécrétrices associées ou non en glandes. La lame basale délimite ainsi une région située entre elle et la couche cuticulaire la plus profonde. Toutes les cellules comprises dans cette région seront considérées comme étant des cellules associées à l'épithélium et constituant avec lui l'épiderme du Crustacé.

(1) Jeuniaux et Coll. : Structure, mise en place et résorption des systèmes chitinoprotéiques de la cuticule des Crustacés.

A — L'ÉPITHÉLIUM

Cette assise cellulaire peut comporter plusieurs types cellulaires qui diffèrent par leur morphologie, mais possèdent tous la faculté d'élaborer de la cuticule chitineuse. Certaines cellules épithéliales n'ont semble-t-il que cette fonction sécrétrice, elles seront désignées dans cet article sous le nom de «cellules principales de l'épiderme». Les autres cellules seront nommées en fonction du rôle physiologique supplémentaire qu'elles assument.

1) Les cellules principales de l'épiderme

Ces cellules sont souvent schématisées sous la forme de cellules prismatiques régulièrement juxtaposées et étroitement accolées. Plusieurs caractères de leur morphologie doivent être soulignés :

— Les pôles apicaux des cellules sont contigus et réunis par des jonctions septées et des jonctions de type *adherens*. Cette contiguïté des cytoplasmes apicaux reste inchangée pendant tout le cycle de mue, quelles que soient les modifications subies par les cellules par ailleurs.

— Les pôles apicaux des cellules présentent des modifications spectaculaires de leur garniture de microvillosités au cours du cycle de mue. Des microvillosités courtes à apex dense apparaissent juste avant la sécrétion de l'épicuticule (Fig. 1), ces villosités régressent lors du dépôt de la couche pigmentaire. Elles sont remplacées par de longues microvillosités spiralées qui persistent pendant la sécrétion de la couche principale et de la couche membraneuse (Fig. 2). Ces villosités régressent à leur tour avant l'apolyse (1).

— Les relations latérales entre les cellules peuvent être très lâches, en particulier après l'exuviation. En début de post-mue, l'extension de l'épiderme ne semble pas être due à un gonflement des cellules, mais à un élargissement des espaces intercellulaires latéraux (Fig. 2).

2) Les cellules épithéliales spécialisées

a) Les cellules des insertions musculaires

Il est bien connu que les insertions musculaires se font au niveau de cellules spécialisées (Neville, 1985). Ces cellules sont des cellules épithéliales dont le cytoplasme est en majeure partie occupé par d'épais faisceaux de microtubules reliant le pôle basai au pôle apical. Les pôles apicaux portent des invaginations cônes du fond desquelles partent des faisceaux de fibrilles cuticulaires orientés verticalement dans la cuticule et connus sous le nom de «tonofibrilles». Ces dispositifs semblent destinés à renforcer la liaison entre les cellules et la cuticule. La liaison entre les cellules épithéliales et les cellules musculaires est renforcée par des jonctions de type *adherens* localisées sur des interdigitations courtes et cônes.

b) Les cellules des «colonnes de soutien»

Des organes aplatis comme les lamelles branchiales ont leurs deux faces épidermiques internes reliées par des cellules épithéliales formant ainsi des «colonnes de soutien» (Drach, 1930). Ces cellules contiennent des faisceaux

(1) Compère et Coll. : organisation des canaux intracuticulaires du tégument du Crabe *Carinus maenas* au cours d'un cycle de mue.

longitudinaux de microtubules et leurs pôles basaux viennent s'engrener les uns dans les autres au niveau d'interdigitations renforcées par des jonctions de type *adherens*.

c) Les cellules élaborant les soies

Les ornementations cuticulaires et les différents types de soies sont formés par des cellules épithéliales qui reproduisent fidèlement la morphologie de ces formations à chaque sécrétion d'une nouvelle cuticule.

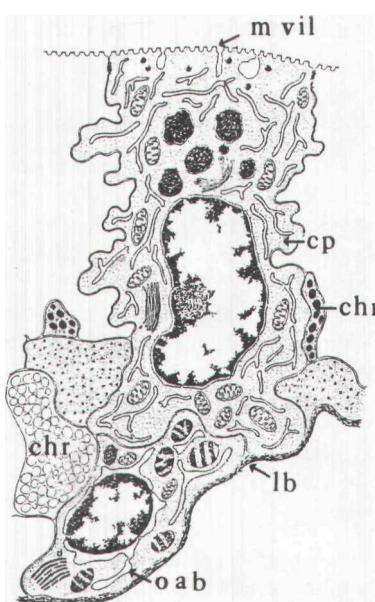


Fig. 1

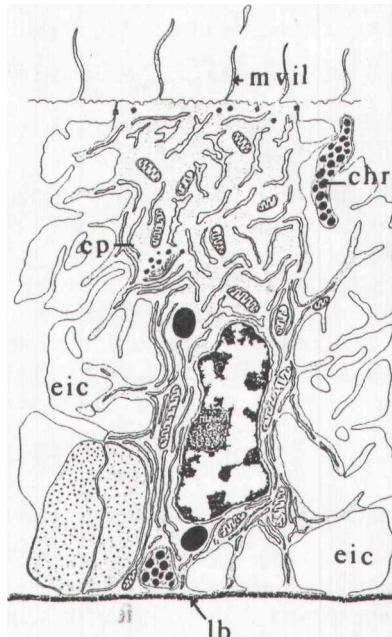


Fig. 2

Schémas de cellules épidermiques du tégument d'une patte chez le crabe *Carcinus maenas* (L.)
FIG. 1 : cellule principale accompagnée d'une cellule à Op-Art-Bodies et de ramifications de chromatophores. Etape D2 du cycle de mue.
FIG. 2 : aspect d'une cellule principale accompagnée de ramifications de chromatophores à l'éta-

pe A du cycle de mue.

La cuticule n'a pas été représentée sur ces figures. chr : chromatophore, cp : cellule principale, eic : espace intercellulaire, lb : lame basale, m vil : microvillosité. Figures extraites de : Bazin, 1984.

Ces cellules sont surtout originaires par leur disposition. Les cellules qui élaborent les grandes soies garnissant par exemple les épipodites, sont aplatis et disposées en débordant les unes sur les autres à la manière des tuiles d'un toit (Tchernigovtzeff, 1976).

d) Les cellules à fonction osmorégulatrice

Des cellules épithéliales particulières, situées dans les branchies ont la morphologie caractéristique des cellules d'un épithélium de transfert impliqué dans les équilibres ioniques (Barra et Coll., 1983), (1).

(1) Compère et Coll. : Ultrastructure de l'épithélium branchial du crabe *Carcinus maenas* en relation avec la salinité du milieu extérieur.

e) Les cellules des canaux excréteurs des glandes tégumentaires

Un premier type cellulaire (cellule du canal) élabore une épicuticule fine qui limite la lumière du canal excréteur et vient se raccorder autour de son orifice de sortie, à l'épicuticule de l'ensemble du revêtement cuticulaire (Doughtie et Coll., 1979).

Le second type cellulaire (Hillock-cell) s'interpose entre les cellules précédentes et les cellules glandulaires. Le pôle apical de ces cellules présente de profondes invaginations, de telle sorte que la lumière du canal devient anfractueuse à leur niveau. Ces invaginations voient leur membrane renforcée par un réseau très dense de microfilaments formant un cytosquelette particulièrement développé (Doughtie et Coll., 1982a).

f) Les cellules glandulaires endocrines

Des cellules épithéliales peuvent associer la fonction d'élaboration de la cuticule à celle d'une glande endocrine capable de régler au moins partiellement le mécanisme de la mue : la glande Y. Cette glande est formée par exemple chez une écrevisse, par des cellules qui ont gardé leur polarité de cellules épithéliales et qui sont restées reliées à la cuticule par leur pôle apical (Burghause, 1975). Chez les *Brachyura* la glande Y est cependant nettement isolée de l'épiderme et l'association de la fonction d'élaboration de la cuticule à une fonction endocrine n'est pas généralisable à l'ensemble des Crustacés Décapodes.

B — LES CELLULES ASSOCIÉES A L'ÉPITHÉUM

1) Les cellules sensorielles et leurs compagnes

Il existe chez ces Crustacés, une grande diversité d'organes sensoriels spécialisés : chémorécepteurs, mécanorécepteurs, etc.. Ces organes sont le plus souvent associés à des soies de forme particulière qui contiennent des cellules sensorielles bipolaires accompagnées de cellules spécialisées appelées «scolopidies».

Les scolopidies sont caractérisées par une ou plusieurs «plaques intracytoplasmiques» constituées par un matériel dense qui joue un rôle d'armature cytosquelettique. Ces scolopidies jouent un rôle de protection du segment apical des cellules sensorielles (Whitear, 1962; Clarac, 1971).

2) Les chromatophores

Ces cellules pigmentaires peuvent se rencontrer des deux côtés de la lame basale sous-épidermique. Les chromatophores associés à l'épiderme envoient leurs longs prolongements s'insinuer entre les cellules épithéliales, mais ils n'atteignent pas la cuticule. Nous renvoyons aux articles spécialisés pour la description des différents types de chromatophores ainsi que pour l'analyse de leurs granules colorés (Noël, 1979).

3) Les cellules sécrétrices isolées

Des cellules sécrétrices isolées ont été décrites dans l'épiderme de nombreux Crustacés Décapodes; elles sont caractérisées par le grand développement du reticulum endoplasmique granuleux et de l'appareil de Golgi. Cet appareil sécréteur forme de magnifiques grains de sécrétion zonés (Steinbrecht, 1968 : les «Op-Art-Bodies»).

L'activité sécrétrice de ces cellules est cyclique et liée au cycle de mue. Des grains de sécrétion zonés ont été décrits par Doughtie et Coll. (1979) dans des cellules glandulaires de glandes tégumentaires, mais dans le cas de ces cellules observées fréquemment et par de nombreux auteurs, il n'y a pas de cellules associées pour constituer des canaux excréteurs.

A notre connaissance, un mode de sécrétion mérocrine n'a pas été prouvé dans les cellules à Op-Art-Bodies ni dans d'autres cellules apparentées. Il est possible que le mode de sécrétion soit holocrine.

L'origine de ces cellules et la fonction de leur sécrétion restent inconnus.

4) Les glandes tégumentaires

Des cellules glandulaires mérocrines sont associées à l'épiderme. Elles sont souvent groupées en petites glandes acineuses et sont alors appelées «glandes en rosette» (Doughtie et Coll., 1982a, 1982b).

La sécrétion de certaines glandes en rosette pourrait intervenir dans le tannage cuticulaire, tandis que d'autres glandes du même type ont des cellules qui pourraient avoir une fonction osmorégulatrice.

II. — BIOLOGIE DE L'ÉPIDERME

A — RENOUVELLEMENT ET CROISSANCE DE L'ÉPITHÉLIUM

La description d'un épithélium de revêtement comporte habituellement celle de cellules de remplacement disposées contre la lame basale, ou encore regroupées en nids de régénération. Ces cellules fournissent des générations de cellules filles qui se différencient et permettent à la fois la croissance du tissu et le remplacement des cellules dégénérées. De telles cellules ne semblent pas exister dans l'épithélium tégumentaire de ces Crustacés.

La croissance tissulaire est assurée par les mitoses de cellules épithéliales différencierées. Selon des mesures effectuées chez la crevette *Crangon crangon* (Regnault et Coll., 1978), il y aurait une augmentation d'un quart du nombre des cellules pendant un cycle de mue. Pour des stades de mue comparables, la densité de cellules par unité de surface tégumentaire reste constante chez de très jeunes crabes qui diffèrent cependant par leur taux de croissance (Freeman et Coll., 1983). Ce résultat révèle que la prolifération cellulaire a été plus élevée chez les animaux ayant le taux de croissance le plus fort. On peut supposer que les organes à croissance allométrique ont une prolifération cellulaire de leur épithélium différente de celle du reste de l'épithélium épidermique.

Il est possible que les mitoses des cellules épithéliales permettent aussi le remplacement de cellules dégénérées. La dégénérescence cellulaire est rarement évoquée dans le cas du tégument des Crustacés. Un exemple de dégénérescence est

fourni par la transformation des larves zoës en larves mégalopes : la régression des épines des zoës s'accompagne d'une dégénérescence cellulaire (Freeman et Coll., 1983).

B — LE CYCLE CELLULAIRE ET LE CYCLE DE MUE

D'après les travaux de Tchernigovtzeff (1965), les cellules de l'épithélium entrent en mitose pendant la prémue. Ce regroupement dans le temps des divisions cellulaires constitue «une crise mitotique».

On sait, d'après l'examen simultané de différentes régions du corps d'un Crustacé, que le cycle de mue ne se déroule pas de façon synchrone dans tout le tégument. Il paraît vraisemblable que la crise mitotique n'est pas synchrone dans tout le tégument.

Des dosages d'A.D.N. tégumentaire indiquent que la phase S du cycle cellulaire succèderait à un court G1 et se situerait entre la fin de la prémue et le début de la postmue (Andrieux, 1983). Des expériences d'incorporation de thymidine tritiée chez des crabes en postmue ou en prémue ont montré qu'une synthèse d'A.D.N. est possible dans les deux cas au niveau de l'épithélium cicatriciel d'une patte autotomisée, ce qui laisse penser que ces cellules étaient en phase G1 (Bazin, 1984).

La question n'est donc pas tranchée de savoir si les cellules épithéliales vivent pendant la partie du cycle de mue comprise entre les stades A et DO (stades déterminés selon Drach et Coll., 1967) en ayant au préalable dupliqué leur A.D.N.

Il peut être aussi envisagé que toutes les régions de l'épithélium tégumentaire n'aient pas des cycles cellulaires synchrones ou encore qu'elles présentent des cycles différents avec des phases G1 et G2 plus ou moins longues.

C — RÉPARATION DU TÉGUMENT ET RÉGÉNÉRATION

L'essentiel du processus de cicatrisation consiste en un glissement des cellules épithéliales qui rétablissent la continuité de l'assise cellulaire sans effectuer de mitoses, sauf lorsque les dimensions de la plaie à cicatriser excèdent cette faculté d'extension de l'épithélium (Bazin, 1984).

Les cellules cicatricielles élaborent en glissant, une cuticule cicatricielle qui restaure la continuité du revêtement cuticulaire (Dillaman et Coll., 1980).

Chez un *Brachyura*, l'épithélium cicatriciel est à l'origine d'une partie du blastème de régénération d'une patte autotomisée. Cet épithélium forme l'invagination épithéliale d'où est issu l'épiderme du régénérat. Le jeune épiderme élabore la cuticule souple qui recouvre le régénérat en cours de croissance. Ce même tissu formera la cuticule de l'appendice régénéré avec toutes ses ornements caractéristiques (Bazin, 1984).

Comme dans d'autres exemples de régénération, cette reconstitution fidèle d'une disposition particulière des cellules suggère l'existence d'une «information de position» permettant aux cellules de reconstituer un «modèle d'organisation» (Mittenthal, 1981).

III — LE TISSU CONJONCTIF SOUS ÉPIDERMIQUE

A — LES FIBROBLASTES ET LA MATRICE EXTRACELLULAIRE

La lame basale de l'épiderme peut être renforcée par une couche épaisse de fibrilles de collagène disposées en faisceaux parallèles. Ces faisceaux sont souvent circonscrits par des couches d'un matériel dont l'aspect est comparable à celui des lames basales.

Des cellules aux formes irrégulières s'insinuent entre ces faisceaux de fibrilles, nous les nommons «fibroblastes» comme chez les Vertébrés (Bazin, 1984).

B — LES CELLULES CONJONCTIVES DE RÉSERVE

Les premiers travaux sur l'histologie des Crustacés (Danini, 1925), ont décrit des cellules caractérisées par de grandes plages de hyaloplasme et dont les organites cytoplasmiques sont regroupés dans le cytoplasme périnucléaire. Nous nommons ces cellules : «cellules de Leydig».

Les cellules de Leydig peuvent avoir une activité glycogénique intense. Le glycogène s'accumule dans les plages de hyaloplasme et fait apparaître cette cellule comme une cellule conjonctive spécialisée dans le stockage de cette réserve glucidique.

Cuénot (1895) a montré que des hémocytes pouvaient se fixer dans le tissu conjonctif et s'y transformer en cellules de réserve accumulant des protéines sous la forme d'une sphérule qui occupe la majeure partie du volume cellulaire. Ces mêmes cellules ont été décrites par Sewell (1955) sous le nom de cellules lipoprotéiques.

La sphérule lipoprotéique peut contenir des plages réfringentes anguleuses révélant une structure fine périodique paracrystalline. Cette sphérule provient de la fusion de grains de sécrétion formés par de petits dictyosomes (1).

Les cellules de Cuenot bourrées de réserves lipoprotéiques peuvent former une couche sous-épidermique très épaisse.

C — LA VASCULARISATION DU TISSU CONJONCTIF

Chez les Crustacés Décapodes, l'existence d'une vascularisation développée avec un réseau très étendu de vaisseaux capillaires hémolympatiques est établie depuis longtemps (Haeckel, 1857).

Le tissu conjonctif sous-épidermique est traversé par de nombreux vaisseaux hémolympatiques dont les plus fines ramifications longent la lame basale de l'épiderme.

(1) F. Bazin : observation non publiée.

D — FONCTIONS DU TISSU CONJONCTIF SOUS-ÉPIDERMIQUE

Le développement chez certains animaux (branchiostégites du homard par exemple) d'un tissu conjonctif particulièrement riche en faisceaux de fibrilles de collagène indique à l'évidence une fonction de soutien.

Le tissu conjonctif de soutien est le plus souvent limité à quelques fibroblastes bordant la lame basale épidermique, le reste de ce tissu conjonctif regroupe des cellules de Leydig et des cellules de Cuénot.

Chez des animaux demeurant longtemps en «intermue» (ou «anecdysis» selon Carlisle, 1960), ou ceux dont le cycle de mue est arrêté par une ablation des organes Y, on observe la formation d'un tissu conjonctif de réserve où les cellules de Leydig sont fortement chargées de glycogène et les cellules de Cuénot sont occupées par une masse lipoprotéique.

Ce tissu conjonctif de réserve permettrait au Crustacé de mobiliser les métabolites nécessaires à l'élaboration de la nouvelle cuticule.

Un tissu conjonctif adipeux a été récemment décrit chez un *Macrura*, il permettrait la formation des réseves vitellines (Vazquez-Boucard, 1985).

CONCLUSION

Chez les Crustacés Décapodes, la présence d'un épithélium simple qui élabore la cuticule est connue depuis longtemps. Les travaux ultérieurs ont établi l'existence de plusieurs catégories de cellules épithéliales qui possèdent en plus de la fonction de sécrétion de la cuticule, d'autres fonctions physiologiques telles que par exemple : l'insertion des muscles, l'osmorégulation, une fonction de glande endocrine.

Une des caractéristiques cytologiques remarquables des cellules épithéliales est de présenter des remaniements cycliques de la garniture de microvillosités du pôle apical. Pendant une grande partie du cycle de mue, la cuticule est traversée par de longues microvillosités qui font de cette région du tégument une région vivante, même si aucun corps cellulaire ne s'y trouve inclus.

Il n'y a pas à notre connaissance de travail mettant en évidence des protéines membranaires dans ce type de cellules. Nous supposons, par comparaison avec ce qui est connu chez les Vertébrés, qu'il existe un domaine membranaire apical distinct d'un domaine baso-latéral.

Divers types de cellules associées à l'épithélium ont été observés dans le tégument de Crustacés Décapodes et se retrouvent chez différentes espèces : cellules sécrétrices isolées, glandes tégumentaires, cellules accompagnant les organes sensoriels, chromatophores. L'origine de toutes ces cellules n'est pas encore connue, elles constituent cependant avec l'épithélium un ensemble que l'on peut appeler « épiderme ».

Comme chez les autres Arthropodes, la biologie de l'épiderme est réglée par le cycle de mue et le renouvellement de la cuticule.

La croissance tissulaire est assurée à chaque cycle de mue par une «crise mitotique» qui est une vague de mitoses au sein de l'épithélium épidermique. le

fait que les cellules épithéliales morphologiquement différencierées gardent la possibilité de se diviser permet peut être à l'épithélium d'échapper au processus de vieillissement cellulaire. Il n'existe pas à notre connaissance d'expérience permettant d'évaluer le nombre de mitoses dont ces cellules sont potentiellement capables.

Les métabolites nécessaires à l'édification d'une nouvelle cuticule sont fournis par la mobilisation des réserves glucidiques et lipoprotéiques accumulées dans un tissu conjonctif sous-épidermique.

Le tégument des Invertébrés est souvent considéré comme un tégument de structure simple par comparaison avec le tégument plus complexe des Vertébrés. Dans le cas du tégument des Crustacés Décapodes, cette opposition mériterait d'être révisée en raison de la complexité de son organisation et de la variété des fonctions physiologiques qu'il assure.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANDRIEUX, N., 1984. — Acides nucléiques et hormone de mue dans l'épidémie de *Carcinus maenas* au cours d'un cycle normal ou perturbé par la sacculine. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 114, p. 163.
- BARRA, J.A., PEQUEUX, A., HUMBERT, W., 1983. — A morphological study on gills of a crab acclimated to fresh water. *Tissue & Cell*, 15, pp. 583-596.
- BAZIN, F., 1984. — La régénération de la patte chez le crabe *Carcinus maenas* (L.). Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Caen, France.
- BURGHAUSE, F., 1975. — Das Y-organ von *Orconectes limosus* (*Malacostraca, Astacura*). *Z. Morphol. Tiere*, 80, pp. 41-57.
- CARLISLE, D.B., 1960. — Moultung cycles in Crustacea. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 2, pp. 109-120.
- CLARAC, F., 1971. — Structures et fonctions proprioceptives chez les Crustacés Décapodes marcheurs. Thèse Université de Provence, Aix-Marseille, France.
- CUENOT, L., 1895. — Etudes physiologiques sur les Crustacés Décapodes. *Arch. Biol., Liège*, 8, pp. 245-303.
- DANINI, E.S., 1925. — Beiträge zur vergleichenden Histologie des Blutes und des Bindegewebes. *Z. Mikrosk. Anal. Forsch.*, 3, pp. 558-608.
- DILLAMAN, R.M., ROER, R.D., 1980. — Carapace repair in the green crab, *Carcinus maenas* (L.). *J. Morphol.*, 163, pp. 135-155.
- DOUGHTIE, D.G., RAO, K.R., 1979. — Ultrastructure of an exocrine dermal gland in the gills of the grass shrimp, *Palaemonetes pugio* : occurrence of transitory ciliary axonemes associated with sloughing and reformation of the ductule. *J. Morphol.*, 161, pp. 281-308.
- DOUGHTIE, D.G., RAO, K.R., 1982 (a). — Rosette glands in the gills of the grass shrimp, *Palaemonetes pugio*. I. Comparative morphology, cyclical activity and innervation. *J. Morphol.*, 171, pp. 41-67.
- DOUGHTIE, D.G., RAO, K.R., 1982 (b). — Rosette glands in the gills of the grass shrimp, *Palaemonetes pugio*. II. Replacement of ciliary processes by cytoplasmic processes in relation to gland maturation. *J. Morphol.*, 171, pp. 69-77.
- DRACH, P., 1930. — Etude sur le système branchial des Crustacés Décapodes. *Arch. Anat. microsc. Morphol. exp.*, 26, pp. 83-133.
- DRACH, P., TCHERNIGOVTEFF, C., 1967. — Sur la détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie, Milieu, A, Biol. mar.*, XVIII, pp. 595-610.
- FREEMAN, J.A., COSTLOW, J.D., 1983. — Endocrine control of spine epidermis resorption during metamorphosis in crab larvae. *Roux's Arch. Dev. Biol.*, 192, pp. 362-365.
- FREEMAN, J.A., WEST, T.L., COSTLOW, J.D., 1983. — Post larval growth in juvenile *Rhithropanopeus harrisii*. *Biol. Bull. (Woods Hole)*, 165, pp. 409-415.
- HAECKEL, E., 1857. — Ueber die Gewebe des Russkrebses. *Arch. Anat. Physiol.*, 24, pp. 469-568.

- MITTENTHAL, J.E., 1981. — The rule of normal neighbors : a hypothesis for morphogenetic pattern regulation. *Dev. Biol.*, 88, pp. 15-26.
- NEVILLE, A.C., 1975. — Biology of the Arthropod cuticle. Famer D.S. Edit., Springer-Verlag, Berlin.
- NOEL, P., 1979. — Contribution à l'étude de la fonction chromatique de *Processa edulis* (Crustacé *Natantia*). Thèse Doctorat, Université Paris VI, France.
- REGNAULT, M., LUQUET, P., 1978. — Variations quantitatives de l'acide désoxyribonucléique (ADN) au cours du cycle de mue, dans les téguments, le muscle et l'hépatopancréas de la crevette *Crangon crangon*. *J. Physiol. (Paris)*, 74, pp. 21-30.
- SEWELL, M.T., 1955. — Lipo-ptotein cells in the blood of *Carcinus maenas*, and their cycle of activity correlated with the moult. *Q. J. Microsc. Sc.*, 96, pp. 73-83.
- STEINBRECHT, R.A., 1968. — Op-art-bodies. A new class of periodically layered cell inclusions observed in crayfish epidermis cells. Electron microscopy cong., September 1-7 1968, Rome, Vol. II. Daria Steve Edit., Bocciareli, Roma.
- TCHERNIGOVTZEFF, C., 1965. — Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des Crustacés Décapodes. *Arch. Zoo/. exp. gén.*, 106, pp. 377-497.
- TCHERNIGOVTZEFF, C., 1976. — Sur l'organisation des matrices sérigères chez deux Crustacés Malacostracés, étudiées au microscope électronique. *C.R. Hebd. Séances Acad. sci., Sér. D Sci. Nat.*, 282, pp. 727-729.
- VAZQUEZ-BOUCARD, C., 1985. — Identification préliminaire du tissu adipeux chez le Crustacé Décapode *Penaeus japonicus* Bate, à l'aide d'anticorps antilipovitelline. *C.R. Séances Acad. Sci., Sér. III Sci. Vie*, 300, pp. 95-97.
- VITZOU, A.N., 1882. — Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés Décapodes. *Arch. Zool. exp. gen.*, 10, pp. 451-576.
- WHITEAR, M., 1962. — The fine structure of crustacean proprioceptors. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 245, pp. 291-324.