

EXCRÉTION D'AZOTE CHEZ LES CRUSTACÉS INFLUENCE DE L'ÉTAT PHYSIOLOGIQUE

par

M. Regnault

C.N.R.S. LP 4601. Station Biologique, 29211 Roscoff

L'organe excréteur chez les Crustacés est constitué par une paire de glandes (ou «rein») antennaires (Eumalacostracés) ou maxillaires (Entomostracés adultes) (Marchai, 1892; Peters, 1935; Kummel, 1964, Riegel et Cook, 1975). La structure de cet organe et sa fonction dans la régulation hydrique et ionique ont été particulièrement étudiés. Toutefois, cet organe excréteur n'assure l'élimination que d'une très faible partie des produits finaux du métabolisme azoté. Ceci explique peut-être l'intérêt tardif porté à l'excrétion azotée comme en témoigne le rapide historique ci-dessous.

Delaunay (1931) a été le premier à définir la nature des produits azotés rejetés par divers Décapodes, soit l'ammoniaque, les acides aminés, l'urée et l'acide urique. A cette époque toutefois, l'élimination de ces produits était supposée se faire par la glande antenneaire, via l'urine. A ces rejets connus, une quantité non négligeable de composés azotés non identifiés s'ajoute peu à peu. En 1960, Parry, sans remettre en question le rôle de la glande antenneaire, envisage alors la diffusion de certains composés (urée, NH_3) au niveau de parties perméables de l'épithélium digestif ou branchial. D'autre part, l'acide urique accumulé au cours du cycle de mue dans certaines cellules épithéliales serait rejeté lors de l'exuviation. Il faut attendre les revues de Huggins et Munday (1968) et d'Hartenstein (1970) pour qu'une mise au point sur les voies métaboliques impliquées dans la formation des déchets azotés soit réalisée. Ces dernières comportent le catabolisme des acides aminés et de certaines amides, la dégradation partielle ou totale des acides nucléiques, la désamination de certains nucléosides et un éventuel cycle omithine-urée. Ces deux revues constituent, encore à présent, les ouvrages de référence en ce qui concerne les voies métaboliques de l'excrétion azotée chez les Crustacés comme en témoigne la dernière revue de Claybrook (1983). Ces dernières années toutefois, de nouvelles voies pour l'ammoniogenèse ont été mises en évidence.

La caractéristique des Crustacés aquatiques étant l'ammonotélisme, un intérêt particulier a été porté à l'excrétion ammoniacale. Depuis 1975, les études à ce sujet se sont particulièrement développées et ceci peut être mis en parallèle avec l'acquisition d'une méthodologie mieux adaptée et l'enregistrement de cinétiques d'excrétion. L'influence de certains facteurs de l'environnement ou de l'état physiologique des animaux a été analysée. Malgré la diversité des réponses observées, certaines lignes générales apparaissent nettement comme nous nous efforcerons de le montrer. Les mécanismes d'excrétion de l'ammoniaque ne sont pas, en revanche, élucidés: l'importance relative des phénomènes de diffusion d'une part et des échanges ioniques d'autre part étant encore controversée. Après un bref rappel des éléments de base de l'excrétion azotée chez les Crustacés, une mise au point sur les connaissances acquises au cours de la dernière décennie, en particulier sur l'influence de l'état physiologique des animaux, sera donc tentée.

Cet exposé est extrait d'une revue de synthèse publiée par l'auteur dans «*Biological Reviews*» (1987, vol. 62) sous le titre : «Nitrogen excretion in marine and freshwater Crustacea».

I. — PRODUITS TERMINAUX DU MÉTABOLISME AZOTÉ

La caractéristique des Crustacés aquatiques dulcicoles ou marins est l'ammonotélisme, c'est-à-dire que 50% au moins de l'azote qu'ils excrètent est sous forme ammoniacale. Cette caractéristique est d'ailleurs propre à l'ensemble des Invertébrés aquatiques et des Poissons téléostéens. Par contre, chez les autres Arthropodes, terrestres pour la plupart, l'azote est excrété principalement sous forme de guanine (purinotélisme : Araignées), d'acide urique (uricotélisme, Insectes) ou sous une forme mixte, acide urique/ NH_3 (Myriapodes) (Hubert, 1977). L'élimination de l'azote sous forme ammoniacale est considérée comme le système le plus primitif et le moins coûteux sur le plan énergétique (Forster et Goldstein, 1969). Il est largement favorisé par un environnement aqueux, la forme moléculaire se transformant en ion NH_4^+ . Toutefois, NH_3 peut être éliminé à l'état gazeux; c'est le cas de certains Isopodes semi-terrestres (Wieser *et al.*, 1969).

L'azote ammoniacal représente 70 à 87 p. 100 de l'azote excrété chez les Amphipodes marins (Dresel et Moyle, 1950), 60 à 100 p. 100 chez le copépode *Calanus helgolandicus* (Corner et Newell, 1967), 72 p. 100 chez la langouste *Jasus edwardsii* (Binns et Peterson, 1969), 86 p. 100 chez le crabe *Carcinus maenas* (Needham, 1957) et près de 95 p. 100 chez les crevettes *Palaemonetes varians* (Snow et Williams, 1971) et *Crangon crangon* (Regnault, 1983). Les acides aminés constituent dans la majorité des cas 10 p. 100 au plus de l'azote total excrété. Certains auteurs ont rapporté une excrétion d'acides aminés beaucoup plus conséquente : 20 p. 100 de N total chez les Copépodes (Johannes et Webb, 1965; Webb et Johannes, 1967-1969) et 10 à 25 p. 100 chez les Euphausiacées (Jawed, 1969); toutefois une surestimation résultant des conditions expérimentales ou d'un déséquilibre physiologique des animaux est probable (Corner et Newell, 1967). Chez les Décapodes et les Natantia en particulier, l'excrétion des acides aminés apparaît faible; ainsi, chez la crevette *Crangon crangon*, ils ne représentent que 2 p. 100 de l'azote excrété et ce pourcentage passe au plus à 5 p. 100 lorsque des régimes très riches en protéines sont imposés, à long terme, aux crevettes (Regnault, 1983). L'urée et l'acide urique font également partie des rejets azotés mais le plus souvent à l'état de traces; leur importance chez certaines espèces telle l'écrevisse (Sharma, 1966-1969) ou le crabe *Cardisoma guanhumi* (Gifford, 1968) traduit plus une particularité qu'un phénomène général. Enfin, la littérature mentionne souvent des «composés azotés non-identifiés» dont la majeure partie pourrait être constituée par la triméthylamine oxyde (TMAO); celle-ci peut être d'origine exogène (Huggins et Munday, 1968) ou, selon un schéma reconnu chez les Vertébrés, dériver de la bétaine elle-même obtenue par oxydation de la choline (Hartenstein, 1970). La biosynthèse de la TMAO a été mise en évidence par Strom (1980) chez le copépode *Calanus finmarchicus*.

II. — VOIES MÉTABOLIQUES DE L'EXCRÉTION AZOTÉE

La dégradation des substances azotées résulte essentiellement de 2 catabolismes distincts, celui des acides aminés et celui des acides nucléiques. Il est toutefois très difficile dans la pratique de dissocier ces deux catabolismes car ils peuvent conduire à la formation des mêmes catabolites.

A. Voies métaboliques de l'ammoniogenèse

L'ensemble des auteurs s'accorde sur le fait que NH_3 résulte en majeure partie de la dégradation des acides aminés, qu'ils soient d'origine alimentaire ou métabolique. La libération d' NH_3 à partir d'acides aminés est soit directe (désamination ou oxydation) soit indirecte par le biais de transaminations; ces dernières ne libèrent pas d' NH_3 mais conduisent pour la plupart à la formation de glutamate (Campbell, 1973). Certains acides aminés seulement sont susceptibles, par oxydation directe, d'être à l'origine de l'excrétion d' NH_3 ; c'est le cas de la sérine (Schoffeniels, 1976; Fellows et Hird, 1979) de la praline et éventuellement de la thréonine (Schoffeniels, 1976; 1984). L'oxydation du glutamate via la glutamate dehydrogenase (GDH) est depuis longtemps contestée sur le plan thermodynamique (Schoffeniels, 1965; 1976; 1984). Pour cet auteur la GDH, enzyme largement répandue chez les Crustacés, a une fonction exclusivement réductrice (synthèse du glutamate à partir de l' α -cetoglutarate) et assure l'entrée d' NH_3 dans le pool des acides aminés. Toutefois, les premières observations de Chaplin *et al.* (1965) chez *Carcinus*, puis celles de Bidigare et King (1981) chez une mysidacée et de Van Waarde (1981; 1983) chez les Téléostéens ont montré qu'elle est aussi capable d'assurer l'ammoniogenèse. Chez la crevette *Crangon crangon*, l'activité spécifique de la GDH in vitro est équivalente dans les deux fonctions, réductrice (synthèse de glutamate) et oxydative (formation d' NH_3); toutefois, l'activité enzymatique dans la dernière fonction présente des variations saisonnières et une dépendance étroite avec l'état nutritionnel des animaux (Regnault et Batrel, 1987). Dans les conditions optimales, la GDH est capable, chez cette espèce, d'assurer la totalité de l'excrétion ammoniacale (Batrel et Regnault, 1985).

En plus des acides aminés, les amides (glutamine, asparagine) constituent une source d' NH_3 non négligeable. Krihnamoorthy et Srihari (1973) ont observé une relation étroite entre l'activité de la glutaminase et l'excrétion d' NH_3 chez le crabe d'eau douce *Paratelphusa hydrodromus* adapté à plusieurs salinités. Le rôle important de la glutaminase et de l'asparaginase dans l'ammoniogenèse a surtout été démontré chez les Poissons Téléostéens (Van Waarde et Kesbeke, 1981; 1982; Campbell *et al.*, 1983). L'importance relative de cette voie dans l'ammoniogenèse des Crustacés reste à préciser.

Une autre voie de l'ammoniogenèse, mise en évidence chez les Poissons Téléostéens (Van Waarde, 1981; Van Waarde et Kesbeke, 1983; Raffin, 1983) et chez l'arénicole (Gibbs et Bishop, 1977), est la désamination de l'adénosine monophosphate (AMP) selon le cycle décrit par Lowenstein (1972). Le fait que l'enzyme en jeu, l'AMP-déaminase, joue un rôle important dans l'équilibre de la charge énergétique (Chapman et Atkinson, 1973), confère un intérêt particulier à cette voie métabolique. Chez les Crustacés, les premières recherches entreprises dans cette voie (Roush et Betz, 1956; Chandrasena et Hird, 1978) s'étaient révélées négatives, l'AMP-déaminase n'ayant pu être décelée ni chez l'écrevisse ni chez le homard. Plus récemment, Stankiewicz (1982) chez l'écrevisse *Orconectes limosus* et Raffin (1985) chez *Palaemon serratus* ont isolé et purifié l'AMP-déaminase. L'importance de cet enzyme et du cycle des purines nucléotides dans la formation de l' NH_3 excrété reste cependant encore à démontrer.

B. Voies métaboliques de l'uréo- et de l'urico-genèse

Le deuxième volet du catabolisme azoté est constitué par la dégradation des acides nucléiques. Cette dernière ne conduit qu'indirectement à la formation d' NH_3 .

En effet, les catabolites qui en sont issus sont l'acide urique et, en présence du système uricolytique (Florkin et Duchâteau, 1943), l'urée. Les voies métaboliques de cet ensemble sont connues depuis longtemps et rapportées en détail dans les revues de base (Huggins et Munday, 1968; Hartenstein, 1970; Schoffeniels et Gilles, 1970). L'acide urique peut être excrété en tant que tel ou être dégradé en urée. L'uréase étant présente chez tous les Crustacés étudiés, le produit final de cette voie est l'ammoniaque. Il semble toutefois que la dégradation des acides nucléiques n'entre que pour une faible part dans la production d' NH_3 .

Enfin, on ne peut achever la revue du catabolisme azoté sans parler du cycle ornithine-urée ou arginine-urée. Là aussi on pourra se référer aux ouvrages de base car aucune clarification, à ma connaissance, n'a été apportée depuis lors à ce sujet. Diverses enzymes de ce cycle ont été isolées mais les auteurs s'accordent pour reconnaître que le cycle de l'urée, chez les Crustacés, est soit incomplet, soit fonctionnant à bas régime (Claybrook, 1983).

III. — ÉLIMINATION DE L'AZOTE AMMONIACAL

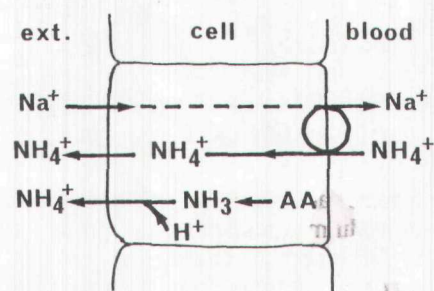
A l'exception de certains Isopodes semi-terrestres et terrestres où NH_3 est excrété sporadiquement (Wieser, 1972), l'excrétion d'ammoniaque chez la plupart des Crustacés est continue. Le taux d'excrétion n'est cependant pas constant puisque des rythmes d'excrétion journalier (Kirby et Harbaugh, 1974) ou semi-lunaire (Regnault, 1979) ont été observés. Il est admis à présent que l'ammoniaque est éliminée essentiellement au niveau de l'épithélium branchial. L'ammoniaque éliminé par voie urinaire ne représente qu'une très faible partie de l'ammoniaque total excrété : 1,3 p. 100 à 2 p. 100 (Binns et Peterson, 1969; Cameron et Batterton, 1978). Par ailleurs son rejet au niveau de l'épithélium gastrique, proposé par Green *et al.* (1959), n'a pas été confirmé.

Les processus mis en jeu pour l'élimination de l'ammoniaque au niveau de la branchie ont été établis à partir d'observations faites chez les Poissons Téléostéens. Chez ces derniers, deux mécanismes principaux entrent en jeu : une diffusion passive (selon le gradient des pressions partielles) de la forme moléculaire NH_3 ou un système d'échanges ioniques, la sortie des ions NH_4^+ étant contrebalancée par une entrée d'ions Na^+ . Cet échange (pompe $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$) nécessite un transporteur spécifique, la $\text{Na}^+\text{K}^+\text{ATPase}$. Maetz *et al.* (1976) ont également proposé une diffusion des ions NH_4^+ s'effectuant selon ou contre le gradient électrochimique. Ces divers mécanismes ont été largement étudiés depuis 1964 chez les Poissons téléostéens dulcicoles et marins (Maetz et Garcia-Romeu, 1964; Maetz, 1972-1973; Evans, 1975 à 1982; Kerstetter et Keeler, 1976; Kormanik et Cameron, 1981a; Claiborne *et al.*, 1982). La nette prédominance d'un mécanisme sur l'autre (échanges ioniques; Maetz *et al.*, 1976 ou diffusion d' NH_3 Kormanik et Cameron, 1981a) a ouvert une controverse; cette dernière toutefois semble s'atténuer du fait que l'importance relative des mécanismes en jeu peut varier selon l'espèce considérée et, pour cette espèce, selon les caractéristiques du milieu environnant.

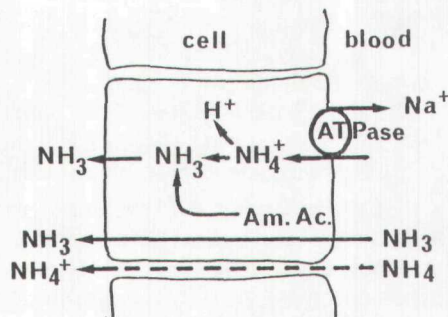
Chez les Crustacés, ce sujet n'a été abordé que depuis 1976. L'élimination des ions NH_4^+ en contre-partie d'une entrée d'ions Na^+ a été démontrée chez plusieurs Décapodes : *Callinectes sapidus* (Mangum *et al.*, 1976; Towle *et al.*, 1976; Pressley *et al.*, 1981), *Eriocheir sinensis* (Pequeux et Gilles, 1981) et

Macrobrachium rosenbergii (Armstrong *et al.*, 1981). Ces échanges apparaissent localisés plus particulièrement dans les 3 dernières paires de branchies, du moins chez le crabe (Pequeux et Gilles, 1981) et seraient étroitement liés à l'activité de la $\text{Na}^+\text{K}^+\text{ATPase}$ (Towle *et al.*, 1976). Par contre, selon Kormanik et Cameron (1981b), 99 p. 100 de l'ammoniaque serait excrété, chez *Callinectes sapidus*, à l'état de base libre et par diffusion passive. Le modèle proposé par Pequeux et

A. TELEOST FISH

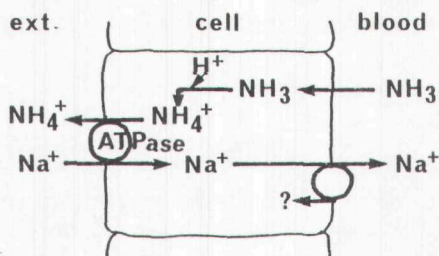


Maetz & Garcia Romeu (1964)



Kormanik & Cameron (1981a)

B. CRUSTACEA



Pequeux & Gilles (1981)

Gilles diffère quelque peu des modèles proposés pour les Poissons (Fig. 1); l'échange actif Na/NH_4 est situé au niveau de la membrane apicale, et non basale, de la cellule épithéliale et le transport de l'ammoniaque du sang à la cellule est indiqué comme une diffusion passive de la forme non-ionisée NH_3 .

IV. — INFLUENCE DE L'ÉTAT PHYSIOLOGIQUE DES ANIMAUX SUR L'EXCRÉTION AZOTÉE

Les variations observées sont essentiellement d'ordre quantitatif et c'est au niveau du taux d'excrétion ammoniacal qu'elles sont le plus évidentes. Dans certaines conditions, des variations qualitatives ont été notées mais celles-ci ne modifient pas la caractéristique majeure des Crustacés qui est l'ammonotélisme.

A. Cycle de mue

Dès 1957, Needham avait signalé des variations de l'excrétion ammoniacale liées à la mue. Bien que dans la plupart des travaux récents, les auteurs précisent que leurs mesures d'excrétion sont effectuées sur des animaux au même stade de mue (le stade C en général), les variations de l'excrétion ammoniacale au cours d'un cycle de mue complet n'ont toutefois été décrites que chez 2 espèces : *Crangon crangon* (Regnault, 1979) et *Macrobrachium rosenbergii* (Stern et Cohen, 1982). La variation la plus importante est observée au moment de la mue. Chez *C. crangon*, l'excrétion étant minimale dans les heures qui précèdent l'exuviation et maximale dans les heures qui la suivent, le taux d'excrétion est dans cette courte période multiplié par un facteur 3 à 5. En prenant pour référence le niveau d'excrétion observé au stade C, la prémue est caractérisée par 2 pics mineurs (en DO et en fin D1) et la post-mue par un niveau d'excrétion élevé mais qui va en décroissant du stade A1 à la fin du stade B.

Les variations de l'excrétion ammoniacale au cours du cycle de mue apparaissent directement liées aux modifications du métabolisme azoté, protéique et nucléique, dans les différents tissus et organes (tégument, muscle, hépatopancréas). Ainsi, l'histolyse d'une partie de la masse musculaire au moment de la mue (Skinner, 1966; Regnault et Luquet, 1978) justifie en partie le pic d'excrétion observé dans le même temps. Mais d'autres phénomènes propres au cycle de mue peuvent indirectement affecter l'excrétion ammoniacale : changement de perméabilité membranaire, modifications de l'équilibre acide-base, déséquilibre osmotique, cycle des réserves corporelles (cf. § suivant). Par ailleurs, le contrôle endocrinien de l'excrétion azotée est encore mal compris. L'interprétation des variations de l'excrétion azotée au cours du cycle de mue reste délicate.

B. Niveau nutritionnel

Les observations les plus abondantes portent sur les variations de l'excrétion au cours d'un jeûne expérimental. Les réponses enregistrées ne sont pas homogènes car fortement dépendantes de la nature et de la disponibilité des réserves corporelles de l'espèce envisagée, donc du substrat métabolisable à des fins énergétiques. Chez la plupart des espèces, l'excrétion ammoniacale diminue dans les premières 24 heures de jeûne. Après cette chute initiale, 3 cas de figures se présentent : 1) l'excrétion se stabilise à 30-50 p. 100 de sa valeur initiale pour une période variable, de 3 à 30 jours selon l'espèce; c'est le cas de divers copépodes (Corner et Newell, 1967; Mayzaud, 1976; Lee et Chin, 1976; Ikeda, 1977). 2) l'excrétion continue à décroître assez régulièrement à mesure que le jeûne s'accroît; ce type de réponse a été observé chez une mysidacée *Gnathophausia ingens* (Quetin *et al.*, 1980) et le crabe *Paratelphusa hydrodromus* (Krisnamoorthy et Srihari, 1973). 3) après une chute passagère de quelques jours, l'excrétion augmente et se stabilise à un niveau nettement supérieur à celui que présente l'animal nourri; ce troisième type de réponse a été observé chez 2 Décapodes : *Carcinus maenas* (Needham, 1957) et *Crangon crangon* (Regnault, 1981).

L'excrétion azotée par ailleurs est fortement influencée par la quantité et la qualité de la nourriture ingérée. Chez les Crustacés filtreurs, une relation directe a été notée entre la quantité de nourriture ingérée et les quantités d' NH_3 excrétées, au moins jusqu'à un certain seuil au-delà duquel l'excrétion n'est plus influencée (Corner *et al.*, 1965; Takahashi et Ikeda, 1975). Le copépode *Calanus pacificus* semble toutefois faire exception à cette règle (Miller et Landry, 1984). Chez des

Décapodes Natantia, une relation directe entre excrétion et quantité de nourriture ingérée a été observée par Nelson *et al.* (1979) chez *Crangon franciscorum* mais non chez *Macrobrachium rosenbergii*.

D'une manière générale, l'excrétion azotée est plus importante chez une espèce carnivore qu'une espèce herbivore (Ikeda, 1977). De plus, pour une même espèce, elle varie avec la nature de la protéine incorporée dans le régime (Needham, 1957; Horne, 1968; Nelson *et al.*, 1977; 1979; Millikin *et al.*, 1980). L'influence du régime alimentaire sur le niveau d'excrétion ne se manifeste pas seulement en période digestive. White et Walker (1981) ont observé qu'après l'ingestion d'un régime à taux protéique élevé, le niveau d'excrétion ne revient à sa valeur initiale qu'au bout de 8 jours. Chez la crevette *Crangon crangon* adaptée 2 mois à des régimes de taux protéiques variés (protéines = 30 à 70 p. 100 de la mat. sec. du régime), le taux d'excrétion, enregistré hors des périodes de digestion, présente rapidement une relation directe avec le taux protéique du régime, la source protéique étant la même pour tous les régimes (Regnault, 1983). Cet auteur note toutefois des capacités de régulation qui, après 4 à 6 semaines, tendent à ramener le niveau d'excrétion à un niveau proche de celui des témoins recevant un régime dont le taux protéique correspond aux besoins en protéines de cette espèce.

C. Contrôle endocrinien

Nagabhushanam et Kulkarni (1980) ont observé chez *Macrobrachium sp.* une chute de l'urémie et une augmentation de la teneur en acide urique de divers tissus après l'ablation des pédoncles oculaires, mais ces auteurs n'ont pas étudié les effets de l'ablation sur l'excrétion azotée. Raghavaiah *et al.* (1980) et Raman *et al.* (1981) ont rapporté une augmentation très nette de l'excrétion ammoniacale après l'ablation bilatérale des pédoncles oculaires. Le taux d'excrétion est multiplié par 1,6 chez *Macrobrachium lanchesteri* et par 6 chez *Oziotelphusa senex*; dans les deux cas, ce niveau d'excrétion élevé est maintenu jusqu'à l'opération inverse (injection d'extraits de P.O). En outre, chez le crabe *O. senex*, l'excrétion d'urée est accrue de sorte que cette dernière constitue 9 p. 100 de l'azote total excrété chez les animaux épédonculés contre 5 p. 100 chez les non-opérés (Raghavaiah *et al.*).

Vraisemblablement un ou plusieurs facteurs des pédoncles oculaires sont susceptibles d'inhiber le catabolisme des acides aminés et des purines; une telle inhibition a déjà été signalée chez certaines espèces (Fingerman *et al.*, 1967; Bauchau et Hontoy, 1968) sans qu'on puisse toutefois en faire une règle générale (Hartenstein, 1970). Cependant, Raghavaiah et ses collaborateurs ont constaté que la chute des acides aminés enregistrée après épédonculation n'était pas suffisante pour justifier les quantités d'azote excrétées. Par la suite, ces auteurs ont pu mettre en évidence une action directe de certains facteurs des pédoncles oculaires sur l'activité de diverses enzymes responsables de l'ammoniogenèse : la glutamate déshydrogénase, la glutaminase et l'asparaginase (Ramamurthi *et al.*, 1982).

V. — TOXICITÉ LIÉE À L'EXCRÉTION AMMONIACALE

Lorsque l'ammoniaque excrétée s'accumule dans le milieu environnant par suite d'un renouvellement insuffisant de l'eau ou d'une surcharge pondérale (bassins d'aquaculture), des problèmes de toxicité apparaissent. Les seuils de toxicité trouvés dans la littérature sont variables selon les espèces et les conditions dans

lesquelles ils ont été déterminés ($t^{\circ}\text{C}$, PO_2) : 1,7 à 10 ppm pour des larves de homard (Delistray *et al.*, 1977), 1,7 ppm pour *Anemia salina* (Hanaoka, 1977), 50 ppm pour des post-larves de *Penaeus monodon* (Catedral *et al.*, 1977).

Une teneur élevée en ions NH_4^+ (non toxiques) dans le milieu conduit à un ralentissement de l'excrétion ammoniacale des Crustacés (Needham, 1957) et des Poissons Téléostéens (Fromm et Gillette, 1968; Guérin-Ancey, 1976). Ceci peut résulter de plusieurs phénomènes : réduction du gradient de diffusion de l'ammoniaque entre milieu interne/milieu externe (Fromm et Gillette, 1968), inhibition des échanges ioniques au niveau de la branchie, ou encore modification de la perméabilité membranaire. Shaw (1960) chez l'écrevisse, Evans (1975) et Maetz *et al.* (1976) chez les poissons, ont observé un ralentissement du transport actif de certains ions (en particulier les ions Na^+) après l'addition d'un sel d'ammonium dans le milieu extérieur. Chez les poissons, de fortes teneurs en NH_4 dans le milieu environnant provoquent un épaissement des lamelles branchiales et une diminution des surfaces d'échanges (Burrows, 1964) ainsi qu'une réduction des échanges respiratoires (Fromm et Gillette). Bien qu'aucune étude n'ait été entreprise sur les causes de la toxicité de l'ammoniaque chez les crustacés, il semble, d'après les observations précédentes, que cette toxicité résulte essentiellement d'une entrave à l'élimination de ce déchet métabolique et à une éventuelle auto-intoxication. Il faut signaler cependant que les mortalités importantes observées en élevage sont plus souvent imputables à la présence de nitrites (extrêmement toxiques) qu'à l'ammoniaque (Mével et Chamroux, 1981). Le contrôle de la teneur en O_2 du milieu, donc de la nitrification, est au moins aussi important que l'habituel contrôle du pH, surtout en milieu marin fortement tamponné (pour les constantes de dissociation de $\text{NH}_4^+ \rightleftharpoons \text{NH}_3 + \text{H}^+$ en fonction du pH et de la $t^{\circ}\text{C}$, cf. Whitfield, 1978; Bower et Bidwell, 1978).

CONCLUSION

Nous avons vu que la caractéristique principale des Crustacés dulcicoles et marins est l'ammonotélisme. Cette particularité, qui les distingue des autres Classes d'Arthropodes, les rapproche par contre des Poissons téléostéens. Nous avons indiqué à plusieurs reprises que certains aspects de l'excrétion azotée des Crustacés (voies métaboliques, processus d'élimination de l'ammoniaque) ont été étudiés à la lumière d'observations faites antérieurement chez les Téléostéens. Les connaissances acquises chez les Crustacés sont toutefois loin d'être aussi étendues que chez ces derniers. L'hétérogénéité intrinsèque de la Classe des Crustacés, tant taxonomique qu'écologique, ne contribue pas à clarifier la situation. Les données recueillies jusqu'à présent se limitent malheureusement à 2 Sous-Classes, les Copépodes et les Malacostracés, représentés pour leur part essentiellement par les Décapodes. Très peu de données relatives aux espèces semi-terrestres ou terrestres sont disponibles; or le schéma général proposé ici pour des espèces aquatiques est vraisemblablement inadapté. L'influence des facteurs du milieu ($t^{\circ}\text{C}$, salinité...), non envisagée dans le cas présent, se traduit par une grande diversité de réponses, tant intra- qu'inter-spécifiques. Enfin, on notera que chez les Crustacés, les capacités de régulation de l'excrétion azotée, contrairement à leurs capacités d'osmorégulation, sont pratiquement inconnues.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARMSTRONG, D.A., STRANGE, K., CROWE, J., KNIGHT, A. and SIMMONS, M., 1981. — High salinity acclimation by the prawn *Macrobrachium rosenbergii* : uptake of exogenous ammonia and changes in endogenous nitrogen compounds. *Biol. Bull. (Woods Hole)*, 160, pp. 349-365.
- BAIREL, Y. and REGNAULT, M., 1985. — Metabolism pathways of ammoniogenesis in the shrimp *Crangon crangon* L.: possible role of the glutamate dehydrogenase. *Comp. Biochem. Physiol.* 82B, pp. 217-222.
- BAUCHAU, A.G. et HONTOY, J., 1968. — Métabolisme de l'azote et hormones pédonculaires chez *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards. *Crustaceana*, 14, pp. 67-75.
- BIDIGARE, R.R. and KING, F.D., 1981. — The measurement of glutamate dehydrogenase activity in *Praunus flexuosus* and its role in the regulation of ammonium excretion. *Comp. Biochem. Physiol.*, 70B, pp. 409-413.
- BINNS, R. and PETERSON, A.J., 1969. — Nitrogen excretion by the spiny lobster *Jasus edwardsi* (Hutton). The role of the antennal gland. *Biol. Bull. (Woods Hole)*, 136, pp. 147-153.
- BOWER, C.E. and BIDWELL, J.P., 1978. — Ionization of ammonia in seawater. Effects of temperature, pH and salinity. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 35, pp. 1012-1016.
- BURROWS, R.E., 1964. — Effects of accumulated excretory products on hatchery reared salmonids. U.S. Department of Interior, Bureau of Sport Fisheries and Wildlife Research Report, 66, pp. 1-11.
- CAMERON, J.N. and BATTERTON, C.V., 1978. — Antennal gland function in the freshwater blue crab *Callinectes sapidus* : Water, electrolyte acid-base and ammonia excretion. *J. Comp. Physiol.*, 123, pp. 143-148.
- CAMPBELL, J.W., 1973. — Nitrogen excretion. In : Comparative animal Physiology (ed. C.L. Prosser), pp. 279-316 (3rd edition). W.B. Saunders, Philadelphia.
- CAMPBELL, J.W., ASTER, P.L. and VORHABEN, J.E., 1983. — Mitochondrial ammoniogenesis in liver of the channel catfish *Ictalurus punctatus* Am. *J. Physiol.*, 244, pp. R709-R717.
- CATEDRAL, F.F., COLOSO, R., VALERA, N., QUIBUYEN, A.T. and CASALMIR, C.M., 1977. — Effect of Some-chemical factors on the survival and growth of *Penaeus monodon*. postlarvae Q. *Res. Rep. Aquacult. Dep., Southeast Asian Fish. Dev. Cent.*, 1, pp. 13-16.
- CHANDRASENA, S.I. and HIRD, F.J.R., 1978. — Comparative aspects of adenylic acid deaminase and aspartate 2-oxoglutarate aminotransferase. *Comp. Biochem. Physiol.*, 61B, pp. 191-194.
- CHAPLIN, A.E., HUGGINS, A.K. and MUNDAY, K.A., 1965. — Ionic effects on glutamate dehydrogenase activity from beef liver, lobster muscle and crab muscle. *Comp. Biochem. and Physiol.* 16, pp. 49-62.
- CHAPMAN, A.G. and ATKINSON, D.E., 1973. — Stabilization of adenylate energy charge by the adenylate deaminase reaction. *J. Biol. Chem.*, 248, pp. 8309-8312.
- CLAIBORNE, J.B., EVANS, D.H. and GOLDSTEIN, L., 1982. — Fish branchial $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ exchange is via basolateral Na^+/K^+ -activated ATPase. *J. Exp. Biol.*, 96, pp. 431-434.
- CLAYBROOK, D.L., 1983. — Nitrogen metabolism. In : The Biology of Crustacea, vol. 5 (ed. L.H. Mantel), pp. 163-213. Academic Press, New York.
- CORNER, E.B.S., et NEWELL, B.S., 1967. — On the nutrition and metabolism of Zooplankton. IV. The forms of nitrogen excreted by *Calanus*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 47, pp. 113-120.
- CORNER, E.B.S., COWEY, C.B. and MARSHALL, S.U., 1965. — On the nutrition and metabolism of Zooplankton. III. Nitrogen excretion by *Calanus*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 45, pp. 429-442.
- DELAUNAY, H., 1931. — L'excrétion azotée des Invertébrés. *Philos. Soc. Rev. Camb.*, 6, pp. 265-301.
- DELISTRATY, D.A., CARLBERG, J.H., VAN OLST, J.C. and FORD, R.F., 1977. — Ammonia toxicity in cultured larvae of the american lobster *Homarus americanus*. *Proc. of the 8th annu. Meeting of the World Mariculture Soc.*, pp. 647-672.
- DRESEL, E.B. and MOYLE, V., 1950. — Nitrogenous excretion in amphipods and isopods. *J. Exp. Biol.*, 27, pp. 210-225.
- EVANS, D.H., 1975. — The effects of various external cations and sodium transport inhibitors on sodium uptake by the sailfin molly *Poecilia latipinna* acclimated to sea water. *J. Comp. Physiol.* 96B, pp. 111-115.
- EVANS, D.H., 1977. — Further evidence for Na/NH_4 exchange in marine teleost fish. *J. Exp. Biol.* 70, pp. 213-220.

- EVANS, DU, 1980. — $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ exchange in the marine teleost *Opsanus beta* : Stoichiometry and role in Na^+ balance. In : Epithelial transport in the lower vertebrates (ed. B. Lahlau), pp. 197-205. Cambridge University Press.
- EVANS, D.H., 1982. — Mechanisms of acid extrusion by two marine fishes : the Teleost *Opsanus beta* and the Elasmobranch *Squalus acanthias*. *J. Exp. Biol.*, 97, pp. 289-299.
- FELLOWS, F.C.I., and HIRD, F.J.R., 1979. — Nitrogen metabolism and excretion in the freshwater crayfish *Cherax destructor*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 64B, pp. 235-238.
- FINGERMAN, M., DOMINICZAK, T., MIYAWAKI, M., OGURO, C. and YAMAMOTO, Y., 1967. — Neuroendocrine control of the hepatopancreas in the crayfish *Procambarus clarki*. *Physiol. Zool.*, 40, pp. 23-30.
- FLORKIN, M. et DUCHATEAU, G., 1943. — Les formes du système enzymatique de l'uricolyse et l'évolution du catabolisme purique chez les animaux. *Arch. int. Physiol. Biochim.*, 53, pp. 267-290.
- FORSTER, R.P. and GOLDSIEIN, L., 1969. — Formation of excretory products. In : *Fish Physiology*, vol. 1 (ed. W.S. Hoar and D.J. Randall), pp. 313-350. Academic Press, New York.
- FROMM, P.O. and GILLETTE, J.R., 1968. — Effect of ambient ammonia on blood ammonia and nitrogen excretion of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 26, pp. 887-896.
- GIBBS, K.L. and BISHOP, SH., 1977. — Adenosine-triphosphate activated adenylate deaminase from marine invertebrate animals. Properties of the enzyme from lugworm (*Arenicola cristata*) body-wall muscle. *Biochem. J.*, 163, pp. 511-516.
- GIFFORD, C.A., 1968. — Accumulation of uric acid in the land crab *Cardisoma guanhumi*. *Am. Zool.*, 8, pp. 521-528.
- GREEN, J.W., HARSCH, M., BARRE, L. and PROSSER, C.L., 1959. — The regulation of water and salt by the fiddler crabs *Uca pugnax* and *Uca pugilator*. *Biol. Bull. (Woods Hole)*, 116, pp. 76-87.
- GUÉRINANCEY, O., 1976. — Etude préliminaire de l'excrétion azotée du bar (*Dicentrarchus labrax*) en cours de croissance. III. Effets du volume et de la concentration initiale en ammoniac sur l'excrétion d'ammoniac et d'urée. *Aquaculture*, 9, pp. 253-258.
- HANAOKA, H., 1977. — Harmful effect of ammonia on growth of the brine shrimp *Artemia salina* and inhibition of ammonia accumulation with an alga *Chlorella*. *Bull. Plankton Soc., Jap.*, 24, pp. 99-107.
- HARTENSTEIN, R., 1970. — Nitrogen metabolism in non-insect Arthropods. In : *Comparative Biochemistry of nitrogen metabolism*, vol. 1 (ed. J.W. Campbell), pp. 299-385. Academic Press, London.
- HORNE, F.R., 1968. — Nitrogen excretion in Crustacea. I. The herbivorous land crab *Cardisoma guanhumi* Latreille. *Comp. Biochem. Physiol.*, 26, pp. 687-695.
- HUBERT, M., 1977. — Contribution à l'étude des organes excréteurs et de l'excrétion chez les Diplopodes et les Chilopodes. Thèse Doct. Etat, es Sciences, Université de Rennes, 265 pp.
- HUGGINS, A.K. and MUNDAY, K.A., 1968. — Crustacean metabolism. In : *Adv. Comp. Physiol. Biochem.*, vol. 3 (ed. O. Lowenstein), pp. 271-378. Academic Press, New York.
- IKED, A., T., 1977. — The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine Zooplankton. IV. Changes in respiration and excretion rates of boreal Zooplankton species maintained under fed and starved conditions. *Mar. Biol.*, 41, pp. 241-252.
- JAWED, M., 1969. — Body nitrogen and nitrogenous excretion in *Neomysis rayii* Murdoch and *Euphausia pacifica* Hansen. *Limnol. Oceanogr.*, 14, pp. 748-754.
- JOHANNES, R.B. and WEBB, K.I., 1965. — Release of dissolved amino-acids by marine Zooplankton. *Sciences (N.Y.)*, 150, pp. 76-77.
- KERSIETTER, T.J. and KEELER, M., 1976. — On the interaction of NH_4^+ and Na^+ fluxes in the isolated trout gill. *J. Exp. Biol.*, 64, pp. 517-527.
- KIRBY, P.X. and HARBAUGH, R.J.J. (1974). — Diurnal patterns of ammonia release in marine and terrestrial isopods. *Comp. Biochem. Physiol.*, 47A, pp. 1313-1321.
- KORMANK, G.A. and CAMERON, J.J., 1981a. — Ammonia excretion in animals that breathe water : A review. *Mar. Biol. Lett.*, 2, pp. 11-23.
- KORMANK, G.A. and CAMERON, J.N., 1981b. — Ammonia excretion in the sea-water blue crab (*Callinectes sapidus*) occurs by diffusion and not $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ exchange. *J. Comp. Physiol.*, 141, pp. 457-462.
- KRISHNAMOORTHY, R.V. and SRIHARI, K., 1973. — Changes in excretory patterns of the freshwater field crab *Paratelphusa hydrodromus* upon adaptation to higher salinities. *Mar. Biol.*, 21, pp. 341-348.
- KÜMMEL, G., 1964. — Das Cölomsäcken der Antennendrüse von *Cambarus affinis* Say (Decapoda, Crustacea). *Zool. Beitr.*, 10, pp. 227-252.

- LEE, C.Y. and CHIN, P., 1976. — Effects of temperature and starvation on the oxygen consumption and nitrogen excretion of a mysid *Paracanthomysis hispida*. *Publ. Inst. Mar. Sci. Nat. Fish., Univ. Busan*, 9, pp. 25-31.
- LOWENSTEIN J.M., 1972. — Ammonia production in muscle and other tissues : the purine nucleotide cycle. *Physiol. Rev.*, 52, pp. 382-414.
- MAETZ, J., 1972. — Branchial sodium exchange and ammonia excretion in the goldfish *Carassius auratus*. Effects of ammonia loading and temperature changes. *J. Exp. Biol.*, 56, pp. 601-620.
- MAETZ, J., 1973. — Na^+/H^+ , $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ exchanges and NH_3 movement across the gill of *Carassius auratus*. *J. Exp. Biol.*, 58, pp. 255-275.
- MAETZ, J. and GARCIA-ROMEU, F., 1964. — The mechanism of sodium and chloride uptake by the gills of a freshwater fish *Carassius auratus*. II. Evidence for $\text{NH}_4^+/\text{Na}^+$ and $\text{HCO}_3^-/\text{Cl}^-$ exchanges. *J. Gen. Physiol.*, 47, pp. 1209-1227.
- MAETZ, J., PAYAN, P. et DE RENZIS, G., 1976. — Controversial aspects of ionic uptake in freshwater animals. In : Perspectives in experimental Biology, vol. 1 (ed. S. Davies), pp. 77-92. Pergamon Press, Oxford.
- MANGUM, C.P., SILVERTHORN, S.U., HARRIS, J.L., TOWLE, D.W. and KRALL, A.L., 1976. — The relationship between blood pH, ammonia excretion and adaptation to low salinity in the blue crab *Callinectes sapidus*. *J. Exp. Zool.*, 195, pp. 129-136.
- MARCHAL, P., 1892. — Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés Décapodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 10, pp. 57-275.
- MAYZAUD, P., 1976. — Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. IV. The influence of starvation on the metabolism and the biochemical composition of some species. *Mar. Biol.*, 37, pp. 47-58.
- MEVEL, G. and CHAMROUX, S., 1981. — A study of nitrification in the presence of prawns (*Penaeus japonicus*) in marine closed systems. *Aquaculture*, 23, pp. 29-43.
- MILLER, C.A. and LANDRY, M.R., 1984. — Ingestion-independent rates of ammonium excretion by the copepod *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.*, 78, pp. 265-270.
- MILLIKIN, M.R., FORTNER, A.R., FAIR, P.H. and SICK, L.V., 1980. — Influence of dietary protein concentration on growth, food conversion and general metabolism of juvenile prawn *Macrobrachium rosenbergii*. In : Proceedings of the 11th annual Meeting of the World Mariculture Society, New-Orléans, pp. 382-391.
- NAGABHUSHANAM, R. and KULKARNI, G.K., 1980. — Influence of eyestalk hormones on urea and uric acid levels in the freshwater palaemonid shrimp *Macrobrachium kistnensis* (Tiwari) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere*, 84, pp. 401-406.
- NEEDHAM, A.E., 1957. — Factors affecting nitrogen excretion in *Carcinides maenas* (Pennant). *Physiol. comp. et Oecologia* 4, pp. 209-239.
- NELSON, S.G., KNIGHT, A.W. and LI, H.W., 1977. — The metabolic cost of food utilization and ammonia production by juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea, Palaemonidae). *Comp. Biochem. and Physiol.*, 57A, pp. 67-72.
- NELSON, S.G., SIMMONS, M.A. and KNIGHT, A.W., 1979. — Ammonia excretion by the benthic estuarine shrimp *Crangon franciscorum* (Crustacea, Crangonidae) in relation to diet. *Mar. Biol.*, 54, pp. 25-31.
- PARRY, G., 1960. — Excretion. In : The Physiology of crustacea, vol. 1 (ed. T.H. Waterman), pp. 341-366. Academic press, New York.
- PEQUEUX, A. and GILLES, R., 1981. — Na^+ fluxes across isolated perfused gills of the chinese crab *Eriocheir sinensis*. *J. Exp. Biol.*, 92, pp. 173-186.
- PETERS, H., 1935. — Ueber den Einfluss des Salzgehaltes in Aussenmedium auf der Bau und die Funktion der Excretionorgane Dekapoder Crustaceen (nach Untersuchungen an *Potamobius fluviatilis* und *Homarus vulgaris*). *Z. für Morphol. Oekol. Tiere*, 30, pp. 355-381.
- PRESSLEY, T.A., GRAVES, J.S. and KRALL, A.R., 1981. — Amiloride-sensitive ammonium and sodium ion transport in the blue crab. *Am. J. Physiol. Soc.*, 241, pp. R370-R378.
- QUÉLIN, L.B., ROSS, R.M. and UCHIO, K., 1980. — Metabolic characteristics of midwater Zooplankton. Ammonia excretion, O:N ratio and the effects of starvation. *Mar. Biol.*, 59, pp. 201-209.
- RAFFIN, J.P. (1983). — Métabolisme énergétique branchial chez les poissons Téléostéens : étude des propriétés de l'AMP-déaminase en relation avec quelques facteurs du milieu. Thèse Doctorat d'Etat, es Sciences, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 275 pp.
- RAFFIN, J.P. et THÉBAULT, M.T., 1985. — Mise en évidence et caractérisation partielle d'une activité AMP desaminasique chez la crevette *Palaemon serratus*. IX Réunion des Carcinologistes de Langue française, 3-7 juin 1985, Roscoff. *Cah. Biol. mar.* (abstract only).

- RAGHAVIAH, K., RAMAMURTHI, R., CHANDRASEKHARAM, v. and SCHEER, B.T., 1980. — Neuroendocrine control of nitrogen metabolism in the indian crab *Oziotelphusa s. senex* Fabricais. I. End-products and elimination. *Comp. Biochem. Physiol.*, 67B, pp. 437-445.
- RAMAMURTHI, R., RAGHAVIAH, K., CHANDRASEKHARAM, v. and SCHEER, B.T., 1982. — Neuroendocrine control of nitrogen metabolism in the indian field crab *Oziotelphusa s. senex* Fabricius. II. Enzyme activities. *Cmp. Biochem. Physiol.*, 71B, pp. 223-228.
- RAMAN, KV, SHAKUNTALA. K. and REDDY, S.R., 1981. — Influence of endogenous factors on the pattern of ammonia excretion in the prawn *Macrobrachium lanchesteri* (de Man). *Indian J. Exp. Biol.*, 19, pp. 42-45.
- REGNAULT, M., 1979. — Ammonia excretion of the sand shrimp *Crangon crangon* (L.) during the moult cycle. *J. Comp. Physiol.*, 133, pp. 199-204.
- REGNAULT, M., 1981. — Respiration and ammonia excretion of the shrimp *Crangon Crangon* L. Metabolic responses to prolonged starvation. *J. Comp. Physiol.*, 141, pp. 549-555.
- REGNAULT, M., 1983. — Influence à long terme du taux protéique sur l'excrétion d'azote et le métabolisme de la crevette *Crangon crangon* L. *Oceanis*, 9, pp. 241-255.
- REGNAULT, M. and BATREL, Y., 1987. — Glutamate dehydrogenase of the shrimp *Crangon crangon* L. Effects of shrimp weight and season upon its activity in the oxidative and reductive function. *Comp. Biochem. Physiol.* (sous presse).
- REGNAULT, M. et LUQUET, P., 1978. — Variations quantitatives de l'acide desoxyribonucleique (ADN) au cours du cycle de mue dans les téguments, le muscle et l'hépatopancréas de la crevette *Crangon crangon* L. *J. Physiol. (Paris)*, 74, pp. 21-30.
- RIEGEL, J/A. and COOK, MA., 1975. — Recent studies of excretion in Crustacea. *Fortsch. Zool.*, 23, pp. 48-75.
- ROUSH, AH. and BEITZ, RIF., 1956. — The adenosine deaminase of crustaceans. *Biochim. Biophys. Acta*, 19, pp. 579-580.
- SCHOFFENIELS, E., 1965. — L. Glutamic acid dehydrogenase activity in the gills of *Palinurus vulgaris* Latreille. *Arch. Int. Physiol. Biochim.*, 73, pp. 73-80.
- SCHOFFENIELS, E., 1976. — Adaptations with respect to salinity. *Biochem. Soc. Symposia*, 41, pp. 179-204.
- SCHOFFENIELS, E., 1984. — Le métabolisme énergétique des Crustacés euryhalins In : Biochimie comparée. Collect. Biol. Evol., vol. 9 (éd. E. Schoffeniels), pp. 123-131. Masson, Paris.
- SCHOFFENIELS, E. and GILLES, R., 1970. — Nitrogenous constituents and nitrogen metabolism in Arthropods. In : Chem. Zool., vol. 5, part A (ed. M. Florkin and B.T. Scheer), pp. 199-227; Academic Press, New York.
- SHARMA, M.L., 1966. — Studies on the changes in the pattern of nitrogenous excretion of *Orconectes rusticus* under osmotic stress. *Comp. Biochem. Physiol.*, 19, pp. 681-690.
- SHARMA, M.L., 1968. — Studies on the sources and mechanisms of increased urea production by *Orconectes rusticus* under osmotic stress. *Comp. Biochem. Physiol.*, 24, pp. 55-60.
- SHARMA, M.L., 1969. — Trigger mechanisms of increased urea production by the crayfish *Orconectes rusticus* under osmotic stress. *Comp. Biochem. Physiol.*, 30, pp. 309-321.
- SHAW, J., 1960. — The absorption of sodium ions by the crayfish *Astacus papilles* Lereboullet. II. The effect of the external anion. *J. Exp. Biol.*, 37, pp. 534-547.
- SKINNER, D.M., 1966. — Breakdown and reformation of somatic muscle during the molt cycle of the land crab *Gecarcinus lateralis*. *J. Exp. Zool.*, 163, pp. 115-124.
- SNOW, N.B. and WILLIAMS, P.J. le B., 1971. — A simple method to determine the O:N ratio of small marine animals. *J. Mar. Biol. Assoc. , UK.*, 51, pp. 105-109.
- STANKIEWICZ, A., 1982. — Comparative studies on AMP-deaminase. VII. Purification and some properties of the enzyme from crayfish *Orconectes limosus* tail muscle. *Comp. Biochem. Physiol.*, 72B, pp. 127-132.
- STERN, S. and COHEN, D., 1982. — Oxygen consumption and ammonia excretion during the molt cycle of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De man). *Comp. Biochem. Physiol.*, 73A, pp. 417-419.
- STROM, AR., 1980. — Biosynthesis of trimethylamine oxide in *Calanus finmarchus*. Properties of a soluble trimethylamine mono-oxygenase. *Comp. Biochem. Physiol.*, 65B, pp. 243-249.
- TAKAHASHI, M. and IKEDA, T., 1975. — Excretion of ammonia and inorganic phosphorus by *Euphausia pacifica* and *Metridia pacifica* at different concentrations of phytoplankton. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32, pp. 2189-2195.
- TOWLE, DW, PALMER, G.E. and HARRIS, J.L., 1976. — Role of gill Na⁺-K⁺ -dependent ATPase in acclimation of blue crabs (*Callinectes sapidus*) to low salinity. *J. Exp. Zool.*, 196, pp. 315-322.
- VAN WAARDE, A., 1981. — Nitrogen metabolism in goldfish, *carassius auratus* (L.). Activities of transamination reactions, purine nucleotide cycle and glutamate dehydrogenase in goldfish tissues. *Comp. Biochem. Physiol.*, 68B, pp. 407-413.

- VAN WAARDE, A., 1983. — Aerobic and anaerobic ammonia production by fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 74B, pp. 675-684.
- VAN WAARDE, A. and KESBEKE, F., 1981. — Nitrogen metabolism in goldfish *Carassius auratus* (L). Influence of added substrates and enzyme inhibitors on ammonia production of isolated hepatocytes. *Comp. Biochem. Physiol.*, 70B, pp. 499-507.
- VAN WAARDE, A. and KESBEKE, p., 1982. — Nitrogen metabolism in goldfish *Carassius auratus*. Activities of anudases and amide synthetases in goldfish tissues. *Comp. Biochem. Physiol.*, 71B, pp. 599-603.
- VAN WAARDE, A. and KESBEKE, F., 1983. — Goldfish muscle energy metabolism during electrical stimulation. *Comp. Biochem. Physiol.*, 75B, pp. 635-639.
- WEBB, K.L. and JOHANNES, R.E., 1967. — Studies of the release of dissolved free amino-acids by marine Zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 12, pp. 376-382.
- WEBB, K.L. and JOHANNES, R.E., 1969. — Do marine Crustaceans release dissolved amino-acids? *Comp. Biochem. Physiol.*, 29, pp. 875-878.
- WHITE, K.N. and WALKER, G., 1981. — Rate of nitrogen excretion by the shore barnacle *Balanus balanoides* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.*, 69A, pp. 389-394.
- WHITFIELD, M., 1978. — The hydrolysis of ammonium ions in sea-water. Experimental confirmation of predicted constants at one atmosphere pressure. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 58, pp. 781-787.
- WIESER, W., 1972. — Oxygen consumption and ammonia excretion in *Ligia beaudania* Milne-Edwards. *Comp. Biochem. Physiol.*, 43A, pp. 869-876.
- WIESER, W., SCHWEIZER, G. and HARTENSTEIN, R., 1969. — Patterns in the release of gaseous ammonia by terrestrial isopods. *Oecologia*, 3, pp. 390-400.