

N° d'ordre : 147

*Ex du prêt*

50376  
1966  
31

50376  
1966  
31

# THÈSES

présentées

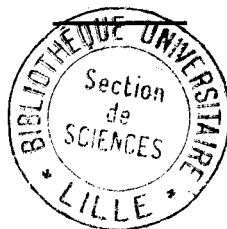
devant la Faculté des Sciences de l'Université de Lille

pour obtenir

le grade de Docteur ès Sciences Naturelles

par

Monique De LEERSNYDER



Première thèse : 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)

Deuxième thèse :

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le

1966, devant la commission d'examen :

MM. M. DURCHON, Président

F. SCHALLER, Rapporteur

R. DEFRETIN, Examineur

UNIVERSITE DE LILLE  
FACULTE DES SCIENCES.

Doyens honoraires :

MM. Pruvost, Lefebvre, Parreau.

Professeurs honoraires :

MM. Arnoult, Beghin, Brochard, Cau, Chapelon, Chaudron, Cordonnier, Deheuvels, Dehorne, Dolle, Fleury, Germain, Kourganoff, Lamotte, Lelong, Mme Lelong, MM. Mazet, Michel, Normant, Pariselle, Pascal, Pauthenier, Roig, Roseau, Roubine, Wiemann, Zamansky, Kampe de Feriet, Rouelle.

---

Doyen :

Monsieur Tillieu, Professeur de Physique.

Assesseurs :

MM. Durchon	Professeur de Zoologie
Heubel	Professeur de Chimie minérale

Professeurs :

MM. Bacchus	Astronomie, calcul numérique
Bécart	Physique
Berker	Mécanique des fluides
Bloch	Psychophysiologie
Bonneman-Bemia	Chimie et Physico-chimie industrielles
Bonte	Géologie appliquée
Boughon	Mathématiques
Bouisset	Physiologie animale
Bouriquet	Botanique
Celet	Géologie
Corsin	Paléobotanique
Decuyper	Mathématiques
Dedeker	Professeur associé de Mathématiques
Defretin	Biologie marine
Dehors	Physique industrielle
Delattre	Géologie
Deleau	Géologie

MM. Delhaye	Chimie minérale
Descombes	Calcul différentiel et intégral
Fouret	Physique
Gabillard	Radioélectricité et Electronique
Glacet	Chimie
Gontier	Mécanique des Fluides
Heim de Balzac	Zoologie
Hocquette	Botanique générale et appliquée
Lebègue	Botanique (Amiens)
Mme Lebègue	Physique (Amiens)
Lebrun	Radioélectricité et électronique
Mlle Lenoble	Physique
MM. Liebart	Radioélectricité
Linder	Botanique
Lucquin	Chimie minérale
Marion	Chimie (Amiens)
Mlle MARQUET	Mathématiques
MM. Martinot-Lagarde	Mécanique des Fluides
Menessier	Géologie (Amiens)
Montariol	Chimie minérale appliquée
Montreuil	Chimie biologique
Moriamez	Physique
Parreau	Mathématiques
Perez	Physique expérimentale
Pham Mau Quan	Mécanique rationnelle et expérimentale
Pouzet	Calcul numérique
Prouvost	Géologie
Savard	Chimie générale
Schaller	Zoologie
Schiltz	Physique
Mme Schwartz	Analyse supérieure
MM. Tridot	Chimie minérale appliquée
Vivier	Biologie animale
Waterlot	Géologie et Minéralogie
Wertheimer	Physique

Maîtres de Conférences :

MM. Beaufiles	Chimie appliquée
Blanchard	Chimie organique
Boillet	Physique
Bui Trong Lieu	Mathématiques
Chastrette	Chimie générale (Amiens)
Cherruault	Mathématiques
Combet	Mathématiques
Constant	Physique
Dercourt	Géologie et minéralogie
Devrainne	Chimie minérale
Mme Dixmier	Mathématiques (Amiens)
Mme Dran	Chimie appliquée
MM. Foata	Mathématiques
Gavoret	Physique
Guillaume	Botanique
Henry	Physique (Amiens)
Herz	Calcul numérique
Huard de la Marre	Calcul numérique
Lacombe	Mathématiques
Maes	Physique
Mettetal	Zoologie (Amiens)
Mouvier	Chimie (Saint-Quentin)
Nguyen Phong Chau	Physique
Panet	Electromécanique
Rauzy	Mathématiques
Saada	Physique
Segard	Chimie biologique
Tudo	Chimie minérale appliquée
Vazart	Botanique
Vaillant	Mathématiques
Vidal	Physique Industrielle

---

Secrétaire Général, Attaché Principal :

Monsieur Legros

Attachés d'Administration :

Messieurs Collignon

Facon

Jans

Leroy

---

INFLUENCE DE QUELQUES FACTEURS EXTERNES ET INTERNES  
SUR LE MILIEU INTERIEUR, LA MUE ET LE DEVELOPPEMENT  
OVARIEN D'ERIOCHEIR SINENSIS H. MILNE - EDWARDS  
(CRUSTACE BRACHYOURE)

par

MONIQUE DE LEERSNYDER

---

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS .....	6
PREMIERE PARTIE - ETUDE, DANS LES CONDITIONS NA- TURELLES, DU MILIEU INTERIEUR D' <u>ERIOCHEIR</u> <u>SINENSIS</u> EN FONCTION DES FACTEURS EXTERNES ET INTERNES .....	11
I - Recherche des stations .....	11
II - Techniques utilisées sur le terrain et méthodes d'analyse .....	14
A - Mode de prélèvement et de conservation des échantillons d'hémolymphe .....	14
B - Méthodes d'analyse .....	14
III - Variations du milieu intérieur chez des <u>Eriocheir</u> prépubères en stabulation dans les eaux douces ou saumâtres .....	17
A - Station de la Neue Hunte .....	17
B - Station de Schildmeer .....	20

C - Station de Zuidlaardermeer .....	24
D - Résumé des résultats obtenus en fonction des facteurs externes et de l'état physiologique des animaux .....	28
IV - Variations du milieu intérieur chez des <u>Eriocheir</u> adultes capturés au cours de la migration catadrome .	29
A - Station de la Neue Hunte .....	29
B - Station de Schildmeer .....	32
C - Station de Zuidlaardermeer .....	38
D - Station de Moerdijk .....	40
E - Résumé des résultats obtenus en fonction du milieu de capture et de l'état physiologique des crabes adultes .....	42
F - Comparaison avec les variations observées chez les crabes prépubères .....	44
G - Discussion des résultats obtenus chez les crabes prépubères et chez les crabes adultes en fonction du comportement migratoire .....	47
V - Variations du milieu intérieur chez des <u>Eriocheir</u> adultes capturés au cours de la migration anadrome .	50
A - Lieu et milieu de capture, conditions de prélèvement du sérum .....	50
B - Résultats .....	51
C - Discussion des résultats en fonction du comportement migratoire .....	52
VI - Résumé et conclusions de la première partie .....	53
DEUXIEME PARTIE - ETUDE, DANS LES CONDITIONS EXPERIMENTALES, DU MILIEU INTERIEUR D' <u>ERIOCHEIR SINENSIS</u> EN FONCTION DES FACTEURS EXTERNES ET INTERNES .....	
I - Rôle des facteurs externes .....	56

	Pages
A - Variations du $\Delta$ et des teneurs ioniques du sérum et de l'urine chez des crabes placés dans différents milieux de salinité .....	56
1- Matériel et méthodes .....	58
2- Variations du sérum .....	60
3- Comparaison entre le sérum et l'urine .....	63
4- Existence d'une corrélation entre l'excrétion du magnésium et la rétention du sodium dans l'urine .....	64
5- Changements de coloration de l'urine en fonction de la salinité .....	65
6- Variations du flux urinaire .....	66
7- Comparaison avec d'autres espèces .....	69
B - Variations des teneurs ioniques du sérum et de l'urine chez des crabes placés dans des solutions artificielles. Comparaison avec les valeurs obtenues dans les différents milieux de salinité .....	72
1- Comparaison des teneurs en sodium du sérum et de l'urine des crabes maintenus dans une solution de chlorure de sodium et des crabes maintenus en eau douce, en eau de mer et en eau de mer concentrée .....	73
2- Comparaison des teneurs en potassium du sérum et de l'urine des crabes maintenus dans une solution de chlorure de potassium et des crabes maintenus en eau douce, en eau de mer et en eau de mer concentrée .....	75
3- Comparaison des teneurs en calcium du sérum et de l'urine des crabes maintenus dans une solution de chlorure de calcium et des crabes maintenus en eau douce, en eau de mer et en eau de mer concentrée .....	77
4- Comparaison des teneurs en magnésium du sérum et de l'urine des crabes maintenus dans une solution de chlorure de magnésium et des crabes maintenus en eau douce, en eau de mer et en eau de mer concentrée .....	78
5- Conclusion .....	80



	Pages
II - Rôle des facteurs internes .....	80
A - Variations du $\Delta$ et de la teneur en chlore de l'hémolymphe chez des crabes maintenus en eau douce, à la température de 20° C, au cours de plusieurs intermues successives .....	81
1- Matériel et méthodes .....	81
2- Résultats .....	83
B- Action des pédoncules oculaires sur la régulation osmotique et ionique de l' <u>Eriocheir</u> .....	85
1- Action sur l'adaptation osmotique .....	85
2- Comparaison du $\Delta$ et des teneurs ioniques du sérum et de l'urine chez des crabes témoins et épédonculés maintenus en eau douce et en eau de mer .....	87
3- Comparaison des teneurs ioniques du sérum et de l'urine chez des crabes placés dans des solutions artificielles avant et après ablation des pédoncules oculaires .....	89
4- Action sur le flux urinaire .....	90
III - Résumé et conclusions de la deuxième partie .....	94
 TROISIEME PARTIE - ETUDE DE LA MUE ET DU DEVELOPPEMENT OVARIEN D' <u>ERIOCHEIR SINENSIS</u> EN FONCTION DES FACTEURS EXTERNES ET INTERNES .....	 97
I - Influence des facteurs externes et de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue et le développement génital des Crustacés .....	98
A - Action des facteurs externes .....	98
B - Action de l'épédonculation .....	100
II - Influence de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue de l' <u>Eriocheir sinensis</u> ..	103

	Pages
A - Crabes juvéniles .....	104
1- Fréquence des mues chez des crabes juvéniles maintenus en eau douce et en eau de mer .....	104
2- Fréquence des mues chez des crabes juvéniles épédonculés maintenus en eau douce et en eau de mer .....	108
B - Crabes prépubères .....	110
C - Crabes adultes .....	111
D - Conclusion .....	112
 III - Influence de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement ovarien d' <u>Eriocheir sinensis</u> .....	 113
A - Crabes juvéniles .....	113
B - Crabes prépubères .....	116
C - Crabes adultes .....	117
1- Action de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires sur la ponte .....	118
2- Comparaison entre les taux d'azote total des ovaires chez des crabes maintenus en eau douce et en eau de mer .....	119
D - Conclusion .....	119
 IV - Résumé et conclusions de la troisième partie .....	 120
 CONCLUSIONS GENERALES .....	 123
 BIBLIOGRAPHIE .....	 125

## AVANT-PROPOS

Le Crustacé Décapode Brachyoure Eriocheir sinensis H. M. Edw. est une espèce bien connue pour son euryhalinité et son cycle biologique accompagné de migrations. L'écllosion des oeufs et les premiers stades larvaires s'effectuent en eau saumâtre ; les jeunes crabes remontent ensuite en eau douce où ils restent de trois à cinq années avant de descendre vers la mer (HOESTLANDT, 1948). Il existe trois migrations importantes au cours de la vie du crabe :

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

Le milieu intérieur d'Eriocheir sinensis a surtout été étudié par SCHOLLES (1933) qui indique la valeur de l'abaissement cryoscopique et les taux en ions  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  de l'hémolymphe et de l'urine dans les deux milieux : eau douce et eau de mer ; les taux des ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{SO}_4^{--}$  ne sont pas déterminés ; il en est de même pour les teneurs ioniques du sérum et de l'urine en eau de mer concentrée. Nous avons, d'autre part, très peu d'indications sur les variations du milieu intérieur en fonction de l'état physiologique des animaux ; ces variations ont été observées sur trois catégories d'animaux : crabes qui viennent de muer, animaux soumis au jeûne et femelles ovigères maintenues en eau douce ; elles consistent en une diminution de l'abaissement cryoscopique et de la teneur en chlore de l'hémolymphe (SCHWABE, 1933 ; SCHOLLES, 1933). Chez les crabes qui viennent de muer, la chute de l'abaissement cryoscopique est simplement temporaire ; l'abaissement

cryoscopique que nous désignerons par la lettre  $\Delta$  augmente ensuite rapidement en valeur absolue au cours des premiers jours qui suivent la mue (SCHWABE, 1933). Chez les femelles ovigères en eau douce, la chute du  $\Delta$  aboutit à la mort ; ces femelles ne sont plus capables de maintenir une concentration sanguine stable au-dessous d'un seuil de salinité de 6 ‰ à la température de 10° C (KOCH et HEUTS, 1944).

Nous avons repris l'étude du milieu intérieur d'Eriocheir sinensis et de ses variations en fonction de quelques facteurs externes (conditions climatiques, salinité, teneurs ioniques du milieu extérieur) et internes (stade d'intermue, sexe, taille, état de maturité sexuelle, comportement migratoire, présence ou absence des pédoncules oculaires).

La première partie de ce travail est consacrée à l'étude du milieu intérieur d'Eriocheir sinensis sur des crabes dans leur milieu naturel ; dans la deuxième partie, nous étudions les variations du milieu intérieur et de l'urine sur des crabes maintenus en expérience ; enfin, dans la troisième partie, il nous a paru intéressant de rechercher l'influence de la salinité sur la mue et sur le développement ovarien de l'Eriocheir. La salinité peut avoir, en effet, une influence sur le cycle biologique de l'espèce : son action sur la mue n'est pas connue mais elle paraît agir sur les gonades femelles : la ponte a lieu en eau salée et les premières mitoses **de maturation des** oocytes sont observées chez les migrateurs capturés en eau saumâtre mais non chez ceux capturés en eau douce (HOESTLANDT, 1948). Il est, par conséquent, possible que les migrations de l'espèce correspondent à des actions différentes de la salinité sur la croissance et sur la reproduction. L'influence de la salinité a été étudiée en liaison avec l'ablation des pédoncules oculaires car, chez les Crustacés qui possèdent des pédoncules oculaires, la mue et le développement des gonades sont contrôlés par

une ou plusieurs hormones sécrétées ou stockées à l'intérieur de ces pédoncules. Chez l'Eriocheir sinensis, l'influence des pédoncules oculaires a surtout été mise en évidence sur la croissance somatique et seulement sur des crabes maintenus en eau douce (BAUCHAU, 1948, 1960, 1961) ; nous avons repris l'étude de l'influence des pédoncules oculaires sur la mue et sur le développement ovarien d'Eriocheir sinensis dans les deux milieux : eau douce et eau de mer. Il nous a été ainsi possible d'apporter quelques données supplémentaires sur le contrôle hormonal de la mue et du développement ovarien d'Eriocheir sinensis par le complexe neurosécréteur du pédoncule oculaire et de comparer les résultats obtenus à ceux trouvés chez d'autres espèces de Brachyoures.

L'étude du milieu intérieur d'Eriocheir sinensis et de ses variations m'a été proposée par Monsieur l'Abbé HOESTLANDT, mon professeur, qui m'a enseigné et fait aimer la biologie. Sa connaissance profonde de l'Eriocheir, les conseils qu'il m'a apportés sur le terrain, les contacts qu'il m'a permis d'établir en France et à l'étranger pour la capture des animaux ou la mise au point des techniques m'ont été d'un grand secours au cours de cette étude. Je lui exprime ma profonde reconnaissance pour l'aide et les encouragements qu'il m'a prodigués sans cesse, au cours de ce travail, en dépit de son éloignement à Lyon ces dernières années. La partie expérimentale de ce travail doit beaucoup à Monsieur le Professeur DURCHON, mon directeur de recherche au C. N. R. S., qui m'a conseillée d'étendre l'étude des facteurs externes et internes à l'ensemble du cycle biologique de l'Eriocheir, je suis heureuse de lui exprimer également ma très grande reconnaissance pour les conseils, les encouragements et les hypothèses de travail qu'il m'a constamment fournis au cours de cette étude. Je tiens à témoigner aussi ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur TEISSIER, mon parrain de recherche au

C. N. R. S., qui m'a toujours encouragée et honorée de sa confiance dans un travail ne relevant pourtant pas de sa spécialité. Monsieur le Professeur DEFRETIN m'a très aimablement accueillie dans le laboratoire de Biologie Maritime qu'il dirige à Wimereux. Je lui adresse mes remerciements très sincères pour les facilités de travail qu'il m'a offertes dans son laboratoire et pour l'aide qu'il m'a accordée dans l'entretien de mes élevages. Je remercie également très vivement Monsieur GLAÇON, assistant, Messieurs REGNIER et BOUTHOLE, aides de laboratoire à Wimereux ; leur aide amicale m'a permis d'effectuer à chacun de mes déplacements le maximum de travail en un minimum de temps, condition qui m'a permis de réaliser un travail parallèle à Lille et à Wimereux.

Les méthodes d'analyse utilisées dans ce travail ont été mises au point avec l'aide de Monsieur le Docteur RAMSAY qui a bien voulu m'initier aux techniques de microdosages dans son laboratoire de Cambridge ; je lui exprime ma profonde gratitude. J'ai bénéficié au cours de ce travail de l'aide de plusieurs laboratoires de la Faculté libre des Sciences et de la Faculté libre de Médecine et de Pharmacie de Lille ; je tiens à exprimer mes remerciements très sincères aux professeurs, préparateurs et techniciens qui m'ont aidée au cours de ce travail notamment Messieurs les Professeurs DELATTRE, VITTO, LIEFOGHE, LEPOUTRE, PUCHE, Messieurs les préparateurs WALLOUR, et WALLEZ, Monsieur l'Abbé COCQUEREZ, technicien à l'I. S. E. N.. Je ne voudrais pas oublier d'associer à ces noms ceux de Monsieur l'Abbé BOULANGE qui m'a offert toutes les facilités de travail dans son laboratoire après le départ de Monsieur l'Abbé HOESTLANDT ~~ni celui de~~ Monsieur LAFFORGUE, préparateur au laboratoire de Zoologie, qui m'a apporté une aide très efficace dans l'entretien de mes élevages ; enfin, je remercie tous mes amis de la Faculté libre des Sciences qui m'ont soutenue par leurs encouragements. J'ai

rencontré au cours de ce travail de nombreuses personnalités scientifiques qui ont bien voulu m'accueillir dans leur laboratoire ou m'aider de leurs conseils compétents, je citerai simplement les noms de Messieurs les Professeurs FONTAINE, DRACH, PRENANT, KOCH, Mademoiselle DEMEUSY ; je leur adresse également mes remerciements très sincères. Mes études sur le terrain et la récolte du matériel nécessaire à mes élevages n'auraient pas été possibles sans l'aide que m'ont prodiguée, en Allemagne, Monsieur le Docteur REINKE, du service des pêches (Landesfischereiverband Weser-Ems) à Oldenbourg, et son collègue Monsieur l'Inspecteur KOBKE et sans celle que m'ont prodiguée, en Hollande, Monsieur le Professeur KORRINGA, Monsieur le Professeur GRUBER, Monsieur l'Inspecteur VAN DER VEEN, Monsieur BLOCH, hydrobiologiste de l'inspection des pêches à Utrecht. Je tiens à remercier tout particulièrement Monsieur l'Inspecteur VAN DRIMMELEN qui a mis gracieusement à notre disposition le bateau de l'Inspection des pêches, permettant ainsi la capture des crabes en estuaire. Enfin, j'exprime ma profonde gratitude au Centre National de la Recherche Scientifique qui m'a constamment aidée et soutenue au cours de la réalisation de ce travail.

## PREMIERE PARTIE

### ETUDE, DANS LES CONDITIONS NATURELLES, DU MILIEU INTERIEUR D'ERIOCHEIR SINENSIS EN FONCTION DES FACTEURS EXTERNES ET INTERNES

Le milieu intérieur d'Eriocheir sinensis est d'abord étudié sur des crabes sacrifiés dans la nature. Cette étude présente deux avantages importants : les résultats qu'elle apporte, ne sont pas influencés par les conditions de l'élevage ; elle peut être réalisée sur un grand nombre d'animaux ce qui permet d'obtenir des résultats statistiquement significatifs en dépit des variations individuelles qui sont souvent importantes chez les Crustacés.

#### I - Recherche des stations

Au début de notre étude sur l'Eriocheir sinensis, en 1957, nous pensions trouver dans le Nord de la France les animaux nécessaires à notre travail sur le terrain et à nos élevages. Très vite, il nous a fallu abandonner le Nord de la France pour la recherche de notre matériel : aucune capture n'a été effectuée dans la partie française du cours de l'Yser au cours des années 1957 à 1959 ; les dernières captures que nous avons faites dans l'Aa, à Gravelines, datent de l'Automne 1957 et du Printemps 1958 ; ces captures sont d'ailleurs très peu nombreuses par rapport à celles effectuées dix ans plus tôt par Monsieur l'Abbé HOESTLANDT aux mêmes endroits : 22 captures au cours de 7 marées basses successives au Printemps 1958 contre 1 400 crabes à une seule marée basse au Printemps 1946 ; au cours de l'Automne 1958 et du



Printemps 1959, il n'a plus été capturé un seul animal à Gravelines. Sur les côtes du Boulonnais, une dizaine d'Eriocheir ont été capturés à Ambleteuse, localité située à neuf kilomètres au nord de Boulogne, au cours de l'Hiver 1958 ; ces captures n'ont pas été renouvelées les années suivantes. Par conséquent, après son installation massive en 1946 dans les Flandres françaises et dans le Boulonnais (HOESTLANDT, 1948), le crabe chinois est actuellement très rare dans le Nord de la France. D'après HOESTLANDT (1959), cette raréfaction est en relation avec un changement de régime de salinité des eaux : pendant la guerre, les Allemands inondèrent la Flandre Maritime et provoquèrent la formation d'une zone saumâtre importante favorable à la reproduction du crabe ; actuellement cette zone est restreinte par l'élimination constante des eaux de pluie vers la mer. Pour des raisons analogues, il nous a été impossible de nous procurer des Eriocheir en Flandre belge, dans l'estuaire de l'Yser et dans celui de l'Escaut alors que le crabe y était très abondant dans les années 1940 à 1946 (HOESTLANDT, 1948). Nous avons donc été obligés de rechercher aux Pays-Bas et en Allemagne les animaux nécessaires à notre étude.

Dans le sud des Pays-Bas, il est possible de capturer un grand nombre de jeunes Eriocheir en stabulation, au barrage de Lith, en eau douce, dans le cours inférieur de la Meuse. L'accès du barrage est toutefois très malaisé et nous avons préféré rechercher des stations d'un abord plus facile. Les Eriocheir adultes sont capturés en Automne, lors de la migration catadrome, et au Printemps, lors de la migration anadrome, dans l'estuaire formé par la Meuse et le Waal (Hollandsch Diep et Haringvliet). Bien que les captures diminuent régulièrement de densité depuis 1951 (renseignements transmis par Monsieur BLOCH, hydrobiologiste à l'inspection des pêches à Utrecht), il nous a été possible de capturer dans cet estuaire un nombre assez important de migrateurs au cours des années 1960 et 1961. Actuellement, la persistance de l'espèce dans

le Sud des Pays-Bas est définitivement compromise par la construction d'une digue de 70 kilomètres qui doit isoler complètement de la mer le Sud-Ouest des Pays-Bas et qui doit constituer une vaste réserve d'eau douce qui sera funeste à la reproduction de l'espèce. Il faut toutefois noter que la diminution de densité de l'Eriocheir dans la zone du Haringvliet est antérieure à la réalisation de ce projet, elle est sans doute en relation avec la pollution industrielle. Plus au Nord, nous avons capturé des crabes adultes dans le canal de la mer du Nord qui relie la mer du Nord au lac d'Ijssel entre Ijmuiden et Amsterdam. Nous n'avons pu toutefois accomplir un travail intéressant dans cette région car les captures sont devenues très rares à partir de 1961 : la faible salinité du canal et la pollution industrielle sont probablement à l'origine de cette raréfaction. Toujours plus au Nord, dans la Frise hollandaise, l'Eriocheir présente encore des populations abondantes dans les lacs Schildmeer et Zuidlaardermeer dans la région de Groningue. Une diminution considérable de la densité des populations a toutefois été constatée à la suite de l'Hiver rigoureux 1962 - 1963 qui a eu de graves répercussions sur la faune. Par conséquent, dans les Pays-Bas, comme en Belgique et dans le Nord de la France, on assiste depuis plusieurs années à une raréfaction de l'espèce, ce phénomène étant en liaison avec l'insuffisance des zones saumâtres nécessaires à la reproduction du crabe et avec la pollution industrielle. En Allemagne, l'existence de grands fleuves avec de vastes estuaires a été favorable au maintien de l'Eriocheir sinensis ; l'espèce présente encore actuellement des populations abondantes dans l'Ems, notamment au barrage d'Herbrum près de Dörpen, dans la Hunte affluent du Weser et dans l'Elbe. Nous avons pu dans la région de Groningue et dans la région d'Oldenbourg recueillir l'essentiel du matériel nécessaire à notre travail ; trois stations ont été principalement utilisées : la station de la Neue Hunte à Oldenbourg, les stations du lac Schildmeer et du lac Zuidlaardermeer près de Groningue. La capture des femelles porteuses d'oeufs s'est révélée très difficile

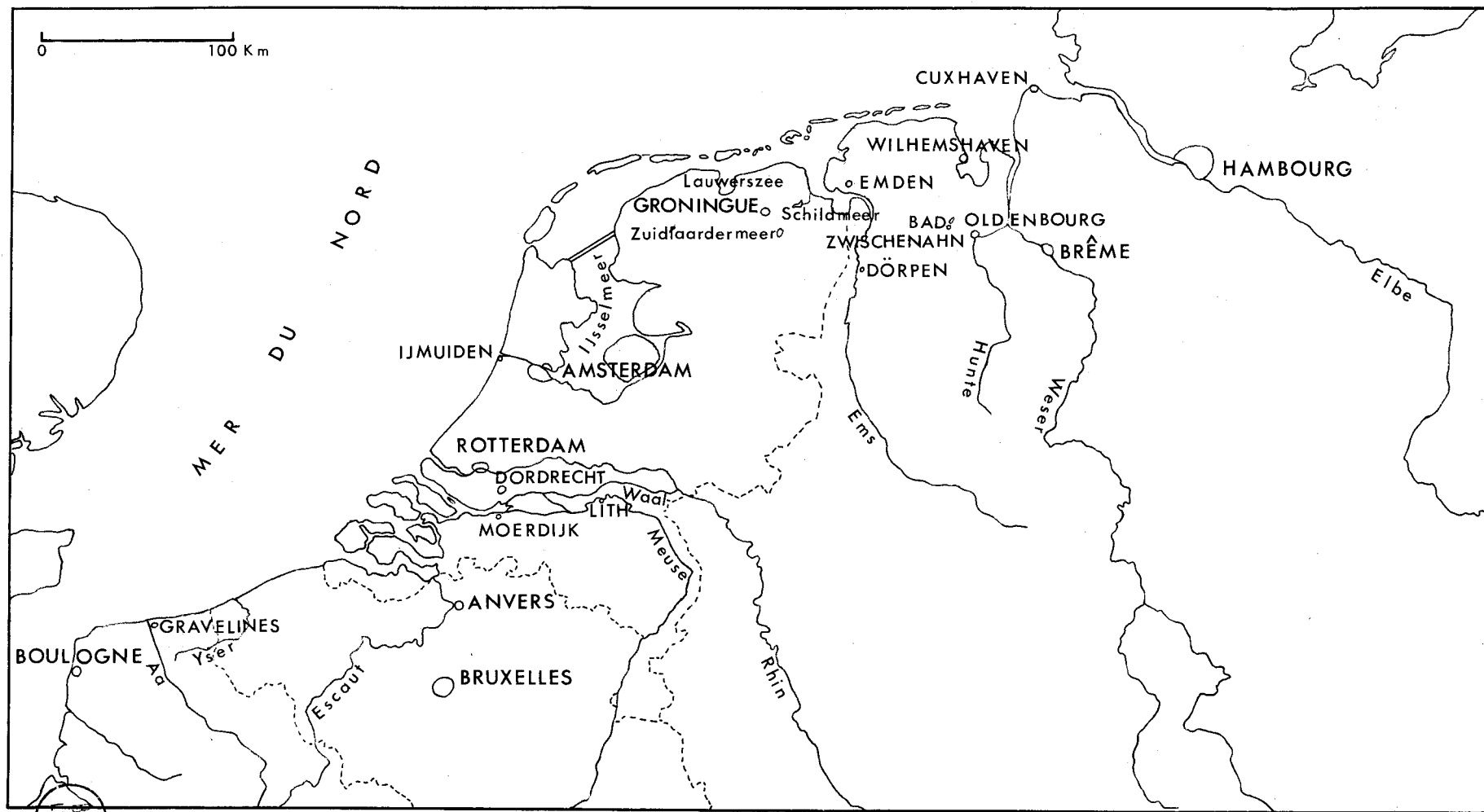


Figure 1. - Carte des régions où sont recherchées les populations d'Eriocheir sinensis.

aux Pays-Bas et en Allemagne. Les crabes chinois sont capturés dans les estuaires par les pêcheurs d'anguilles ; or cette pêche se termine généralement en Octobre alors que les femelles porteuses d'oeufs se trouvent surtout dans les estuaires à partir de Novembre. Il n'y a pas de pêche au filet, sur le sable, à marée basse, le long des côtes hollandaises et allemandes, ; les pêcheurs de crevettes qui pêchent l'Hiver le long des côtes ne prennent que très occasionnellement des crabes chinois ; nous n'en avons pas pris un seul au cours d'une pêche de crevettes dans la mer de Lauwers en Novembre 1961. Enfin, les contacts que nous avons engagés par l'intermédiaire de Monsieur le Docteur REINKE avec les laboratoires de Wilhemshaven et de Cuxhaven sur la mer du Nord indiquent que la capture des Eriocheir femelles porteuses d'oeufs est actuellement nulle à l'embouchure du Weser et de l'Elbe.

## II - Techniques utilisées sur le terrain et méthodes d'analyse

### A - Mode de prélèvement et de conservation des échantillons d'hémolymphe

L'hémolymphe est prélevée dans les trois heures qui suivent la capture sur des animaux gardés en nasse dans le milieu aquatique ou maintenus dans l'herbe humide. Dans ce dernier cas, nous avons vérifié que la concentration sanguine des animaux mesurée par le  $\Delta$  n'est pas modifiée en fonction du temps nécessité par les prélèvements ; en effet, les valeurs obtenues chez les crabes sacrifiés en dernier lieu ne diffèrent pas de celles trouvées chez les crabes sacrifiés en premier lieu. Tous les prélèvements de sérum sur les crabes d'un même lot sont effectués en l'espace de quelques jours ; cette précaution permet des comparaisons valables entre les animaux qui appartiennent à ce lot car on peut considérer

que les conditions externes (salinité du milieu, température) ne sont pas sujettes à des variations importantes durant ce bref intervalle de temps. L'hémolymphe est obtenue par incision de la membrane cuticulaire située à la base des pattes, elle est recueillie directement pour chaque animal dans un tube à centrifuger. Dans chaque tube, l'hémolymphe est vigoureusement agitée pour éviter la formation d'un gel et faire exsuder immédiatement le sérum, puis le tube est bouché et rangé dans une boîte métallique contenue dans une caisse en polystyrène expansé. Sur la boîte métallique contenant les échantillons d'hémolymphe, on place une autre boîte métallique contenant de la glace; la conduction du froid par les parties métalliques en contact et l'isolement thermique dû au polystyrène permettent de maintenir les échantillons d'hémolymphe à une température de 3 à 4 degrés centigrades pendant toute la durée du travail sur le terrain. La centrifugation des échantillons d'hémolymphe est effectuée le plus rapidement possible (le jour même des prélèvements) de manière à recueillir le sérum; les échantillons de sérum sont conservés, à - 20° C, dans des flacons en verre Pyrex, bouché émeri et vaselinés, en attendant d'être analysés.

#### B - Méthodes d'analyse

Les méthodes utilisées dans nos analyses s'appliquent à de petites quantités de liquides. Elles permettent de doser les principaux ions dans le sérum de chaque animal. L'abaissement cryoscopique est déterminé d'après la technique de RAMSAY et BROWN (1955). Cette technique consiste à observer la température de fusion d'une goutte de sérum préalablement congelée et plongée dans un bain froid qui est progressivement réchauffé par une résistance électrique, la fusion du dernier cristal s'observe sous un microscope plongé dans le bain froid. L'appareil que nous avons utilisé dans nos déterminations donne la précision du 1/200° C (DE LEERSNYDER, DESROUSSEAUX et HOESTLANDT, 1961).

Le chlore est dosé par la méthode potentiométrique de SANDERSON (1952); ce dosage est effectué sur  $1/20$  de  $\text{cm}^3$  de sérum avec une précision supérieure à 0,5 %, il peut être adapté très facilement à des quantités beaucoup plus réduites. Le sodium et le potassium sont dosés à l'aide du photomètre de flamme "Electro-synthèse". Les dosages de sodium sont effectués par comparaison avec des solutions pures de NaCl diluées au  $1/250$ ; les dosages de potassium sont effectués avec des solutions étalon de KCl diluées au  $1/50$ , ces solutions étalon de KCl renferment la même quantité de sodium que l'échantillon à doser afin d'éviter la forte interférence de l'ion  $\text{Na}^+$  sur l'ion  $\text{K}^+$  (VALENCIA, 1956). La précision des dosages est de l'ordre de 4 % pour le sodium, de 0,10 % pour le potassium. Le calcium et le magnésium sont dosés par complexométrie. Le calcium est dosé en présence de l'indicateur de PATTON et REEDER (1956), par complexométrie directe suivant la méthode de TRONCHET (1958); la somme des ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  est dosée en présence du noir Eriochrome T suivant la méthode de BADINAND et WINICKI (1957); le taux du magnésium est égal à la différence entre la valeur trouvée pour l'ensemble des ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  et celle trouvée pour l'ion  $\text{Ca}^{++}$  seul. La précision des dosages est de l'ordre de 1 % pour le calcium, de 2 % pour le magnésium.

Le poids sec du sérum est obtenu par dessèchement à l'étuve, à  $101^\circ \text{C}$ , jusqu'à poids constant. Le poids en eau du sérum est la différence entre le poids frais et le poids sec. Les résultats des analyses sont exprimés en milliEquivalents par litre ou en milliEquivalents par kilo d'eau; cette dernière expression est plus précise car elle tient compte de l'espace occupé par les colloïdes dans le sérum.

### III - Variations du milieu intérieur chez des Eriocheir prépubères en stabulation dans les eaux douces ou saumâtres

Le milieu intérieur d'Eriocheir sinensis est d'abord étudié sur sur des crabes capturés au cours de leur croissance dans les eaux douces ou saumâtres. Les animaux capturés ont une taille supérieure à 40 mm (taille mesurée d'après la plus grande largeur du céphalothorax) ; leurs caractères sexuels externes ne sont pas complètement développés, il s'agit donc d'animaux prépubères (HOESTLANDT, 1948). Les captures sont effectuées durant les mois de Mai, Juin, Juillet, en dehors de la période migratoire qui débute en Août, Septembre ; les animaux y participent après avoir subi la mue de puberté. Les crabes sont capturés en Allemagne et en Hollande dans trois stations : une station sur la rivière Hunte à Oldenbourg, deux stations dans la région de Groningue, stations du lac Schildmeer et du lac Zuidlaardermeer.

Ces stations sont représentés sur la figure 2.

#### A - Station de la Neue Hunte

- Lieu et milieu de capture, conditions de prélèvement du sérum.

Les animaux sont capturés dans la rivière Hunte, à Oldenbourg, au voisinage d'un barrage et d'une centrale électrique. A cet endroit, la rivière dont le cours a été aménagé a reçu le nom de Neue Hunte. Les eaux de la Hunte sont complètement douces avec un taux de 0,061 g de NaCl par litre à l'endroit des captures, il faut noter toutefois l'existence d'un flux et reflux en liaison avec l'influence des marées. Les animaux sont capturés le matin, dans des nasses à anguilles, les prélèvements d'hémolymphe ont lieu dans les trois heures qui suivent la capture sur des animaux maintenus dans de l'herbe humide. Les captures sont faites

les 11, 13, 14 juillet 1961, elles portent sur un total de 65 individus : 9 individus dont 6 mâles et 3 femelles en stade d'intermue  $C_4$ , 56 individus dont 47 mâles et 9 femelles en stade d'intermue  $D_1$ . Les stades d'intermue sont définis d'après DRACH (1939) en se basant sur la constitution de la carapace et sur l'examen des épipodites branchiaux.

#### - Résultats

L'abaissement cryoscopique et la teneur en chlore du sérum sont déterminés sur les 65 animaux sacrifiés sur le terrain. Les résultats sont rassemblés dans le tableau I. L'abaissement cryoscopique du sérum est en moyenne de  $-1,135^\circ \text{C}$  chez les animaux en  $C_4$  ; il est légèrement supérieur avec une valeur moyenne de  $-1,165^\circ \text{C}$  chez les crabes en  $D_1$ , la différence n'est toutefois pas significative ; la teneur en chlore du sérum apparaît identique dans les deux groupes d'animaux avec une valeur moyenne de 250,50 m Eq/l ou de 281,25 m Eq/Kg d'eau chez les crabes en  $C_4$ , une valeur moyenne de 249,28 m Eq/l ou de 281,26 m Eq/Kg d'eau chez les crabes en  $D_1$ . Il n'apparaît pas de différence suivant le sexe des animaux. Il faut noter toutefois que le faible pourcentage des crabes en  $C_4$  et des femelles par rapport aux crabes en  $D_1$  et aux mâles dans l'ensemble des captures permet difficilement, étant donné les variations individuelles, d'obtenir une comparaison valable en fonction du stade d'intermue et du sexe, chez les crabes capturés dans la Neue Hunte en Juillet 1961. Si l'on considère, d'autre part, les valeurs du  $\Delta$  et de la chlorémie en fonction de la taille des animaux (tableau 2), on ne trouve également pas de variations significatives en liaison avec ce facteur.



Tableau 1

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

Stades d'intermue	$\Delta$ en ° C			Cl <sup>-</sup>					
				en m Eq/l			en m Eq/kg d'eau		
	$\Delta$ des 2 sexes	$\Delta$ des mâles	$\Delta$ des femelles	Cl <sup>-</sup> des 2 sexes	Cl <sup>-</sup> des mâles	Cl <sup>-</sup> des femelles	Cl <sup>-</sup> des 2 sexes	Cl <sup>-</sup> des mâles	Cl <sup>-</sup> des femelles
C <sub>4</sub>	-1.135 <sup>+</sup> -0,019 (9)	-1.148 <sup>+</sup> -0,023 (6)	-1.110 <sup>+</sup> -0,028 (3)	250,50 <sup>+</sup> -3,34 (9)	253,50 <sup>+</sup> -4,14 (6)	244,66 <sup>+</sup> -4,67 (3)	281,25 <sup>+</sup> -4,27 (8)	280,66 <sup>+</sup> -4,90 (6)	283,00 <sup>+</sup> -12,00 (2)
D <sub>1</sub>	-1.165 <sup>+</sup> -0,006 (56)	-1.160 <sup>+</sup> -0,007 (47)	-1.195 <sup>+</sup> -0,014 (9)	249,28 <sup>+</sup> -1,30 (53)	249,27 <sup>+</sup> -1,41 (45)	249,37 <sup>+</sup> -3,64 (8)	281,26 <sup>+</sup> -1,71 (42)	281,64 <sup>+</sup> -1,85 (37)	278,40 <sup>+</sup> -4,63 (5)

Tableau 2

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

Classes	$\Delta$ en ° C	Cl <sup>-</sup> en m Eq/l	Cl <sup>-</sup> en m Eq/Kg d'eau
39,5 - 44,5	- 1.162 <sup>+</sup> -0,028 (4)	234,33 <sup>+</sup> -0,67 (3)	264,50 <sup>+</sup> -0,50 (2)
44,5 - 49,5	-1.176 <sup>+</sup> -0,009 (17)	250,66 <sup>+</sup> -2,28 (15)	285,25 <sup>+</sup> -3,16 (8)
49,5 - 54,5	-1.168 <sup>+</sup> -0,010 (22)	248,09 <sup>+</sup> -1,86 (21)	279,55 <sup>+</sup> -1,91 (20)
54,5 - 59,5	-1.159 <sup>+</sup> -0,014 (8)	253,62 <sup>+</sup> -3,68 (8)	285,57 <sup>+</sup> -5,74 (7)
59,5 - 64,5	-1.135 <sup>+</sup> -0,023 (5)	252,40 <sup>+</sup> -4,68 (5)	282,40 <sup>+</sup> -6,35 (5)



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

## B - Station de Schildmeer

### - Lieu et milieu de capture, conditions de prélèvement du sérum

Les animaux sont capturés dans le lac de Schildmeer, à proximité du hameau du Steendam, au Nord-Est de Groningue. Ce lac est situé à quelques kilomètres de l'estuaire de l'Ems avec lequel il communique à Delfzijl par un système de canaux, les eaux y sont par suite légèrement saumâtres avec une salinité très variable au cours de l'année. Des renseignements transmis par Monsieur VAN DER VEEN, inspecteur des pêches à Groningue, indiquent des salinités extrêmes de 0,129 g et de 4,105 g de NaCl par litre au cours de la période qui s'étend d'Octobre 1959 à Juin 1961. A l'époque de nos prélèvements qui ont lieu les 28, 29, 30 Juin et 1er Juillet 1961, la salinité du lac aux endroits de capture est de 1,020 g à 1,480 g de NaCl par litre. Les crabes sont capturés dans des nasses à anguilles et gardés environ trois heures sur de l'herbe humide en attendant d'être sacrifiés. Le total des captures s'élève à 92 individus : 2 individus mâle et femelle en stade d'intermue B<sub>1</sub>, 1 individu mâle en B<sub>2</sub>, 2 individus mâles en C<sub>2</sub>, 9 individus dont 4 mâles et 5 femelles en C<sub>4</sub>, 67 individus dont 48 mâles et 19 femelles en D<sub>1</sub>, 10 individus dont 4 mâles et 6 femelles en D<sub>2</sub>, 1 individu mâle en D<sub>3</sub>.

### - Résultats

L'abaissement cryoscopique et la teneur en chlore du sérum sont déterminés sur les 92 animaux. Les résultats sont rassemblés dans le tableau 3. Chez les animaux en stade d'intermue D<sub>1</sub> qui constituent la majeure partie des captures, l'abaissement cryoscopique du sérum est en moyenne de  $-1,190^{\circ} \text{C}$ , la chlorémie s'élève en moyenne à 263,80m Eq par litre ou 296,77m Eq par kilo d'eau. Ces valeurs sont légèrement

Tableau 3

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

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



supérieures à celles trouvées chez les crabes en  $D_1$  capturés dans la Neue Hunte ( $\Delta$  moyen égal à  $-1.165^\circ \text{C}$ , chlorémie moyenne égale à  $249,28 \text{ m Eq/l}$  ou  $281,26 \text{ m Eq/Kg}$  d'eau, tableau 1), les différences étant statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 %.

Les deux stations étant peu distantes géographiquement et les prélèvements étant effectués à la même époque de l'année, à 15 jours d'intervalle, il semble que l'influence des conditions climatiques puisse être éliminée et que les différences observées soient dues essentiellement à la salinité légèrement plus grande des eaux de Schildmeer par rapport à celles de la Neue Hunte qui sont complètement douces. Si l'on considère, d'autre part, les variations du milieu intérieur par rapport à l'état physiologique des animaux, on observe des différences au cours du cycle d'intermue. L'abaissement cryoscopique du sérum présente une valeur minimum au début du cycle d'intermue :  $-1.000^\circ \text{C}$  en  $B_1$ , ce phénomène qui a déjà été constaté par SCHWABE (1933) et SCHOLLES (1933) est dû à la dilution du milieu intérieur par l'eau absorbée aussitôt après l'exuviation. Le  $\Delta$  augmente ensuite rapidement au cours des différents stades, il atteint en moyenne  $-1.117^\circ \text{C}$  en  $C_2$ ,  $-1.170^\circ \text{C}$  en  $C_4$ ,  $-1.190^\circ \text{C}$  en  $D_1$  où il atteint son maximum, il se maintient à ce maximum au cours des stades  $D_2$  et  $D_3$ . La chlorémie augmente également au cours du cycle d'intermue mais paraît se stabiliser dès le stade  $C_4$ . L'augmentation du  $\Delta$  et de la teneur en chlore du sérum au début du cycle d'intermue est liée sans doute à une absorption active de sels minéraux au niveau des branchies (KROGH, 1938 ; KOCH, EVANS et SCHICKS, 1954) ; la légère augmentation du  $\Delta$  en fin du cycle d'intermue est due vraisemblablement, étant donné la stabilité de la chlorémie, à l'accroissement des substances organiques notamment des protides dans le sérum (DRACH et TEISSIER, 1939). Les résultats coïncident avec ceux obtenus chez les crabes capturés dans la Neue Hunte : légère augmentation du  $\Delta$  entre les stades d'intermue

$C_4$  et  $D_1$ , chlorémie identique en  $C_4$  et en  $D_1$ , toutefois à Schildmeer comme dans la station précédente le petit nombre d'animaux capturés dans les stades d'intermue autres que  $D_1$  ne permet pas d'obtenir des variations statistiquement significatives en fonction du stade d'intermue. Si l'on considère les valeurs du  $\Delta$  et de la teneur en chlore du sérum en fonction du sexe (tableau 3) et de la taille des animaux (tableau 4), on ne trouve pas de variations en fonction de ces facteurs.

Tableau 4

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

Classes	$\Delta$ en °C	Cl <sup>-</sup> en m Eq/l	Cl <sup>-</sup> en m Eq/Kg d'eau
44,5 - 49,5	-1.189 <sup>+</sup> -0,009 (17)	259,53 <sup>+</sup> -2,17 (17)	294,13 <sup>+</sup> -2,29 (15)
49,5 - 54,5	-1.191 <sup>+</sup> -0,009 (30)	263,62 <sup>+</sup> -1,91 (29)	297,65 <sup>+</sup> -2,06 (29)
54,5 - 59,5	-1.188 <sup>+</sup> -0,008 (15)	267,86 <sup>+</sup> -2,01 (15)	298,92 <sup>+</sup> -2,30 (14)
59,5 - 64,5	-1.187 <sup>+</sup> -0,011 (4)	267,50 <sup>+</sup> -0,96 (4)	295,50 <sup>+</sup> -1,26 (4)
64,5 - 69,5	-1.095 (1)	266,00 (1)	286,00 (1)

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

### C - Station de Zuidlaardermeer

#### - Lieu et milieu de capture, conditions de prélèvement du sérum

Le lac Zuidlaardermeer au Sud-Est de Groningue est alimenté par une rivière : La Hunze. Les eaux du lac sont complètement douces, elles sont également saines car la Hunze n'est pas polluée, les populations d'Eriocheir y sont très abondantes au cours de l'année 1962. Les crabes sont capturés à l'extrémité Nord du lac au point où celui-ci rejoint le canal appelé Winschoter Diep (figure 2). Les animaux sont pris dans des nasses à anguilles, ils sont gardés en eau douce durant le temps des prélèvements de sérum. 2 séries de prélèvements sont effectuées :

- 1ère série de prélèvements : elle a lieu les 22, 23, 24 et 25 Mai 1962. La salinité aux endroits de capture est de 0,584 g de NaCl par litre, la température de l'eau en surface varie entre 12 et 14,5° C, le nombre des captures est peu élevé : 35 crabes dont 31 mâles et 4 femelles, ce petit nombre de captures est sans doute lié aux faibles déplacements des crabes par suite de la température basse de la saison. Les animaux sont en stade d'intermue  $C_4$  ou  $D_1$ , ces deux stades n'ont pu être discriminés car les épipodites branchiaux des crabes sont mal conservés.
- 2ème série de prélèvements : elle a lieu les 20, 21, 22 et 23 Juin 1962. La salinité aux endroits de capture est de 0,123 g de NaCl par litre, la température est beaucoup plus élevée qu'en Mai, elle varie entre 20 et 22° C. Les prélèvements de sérum portent sur 88 animaux : 1 crabe mâle en  $B_1$ , 6 crabes (5 mâles et 1 femelle) en  $B_2$ , 1 crabe mâle en  $C_1$ , 3 crabes (1 mâle et 2 femelles) en  $C_2$ , 2 crabes femelles en  $C_3$ , 7 crabes (4 mâles et 3 femelles en  $C_4$ ), 50 crabes (30 mâles et 20 femelles) en  $D_1$ , 10 crabes (9 mâles et 1 femelle en  $D_2$ ), 7 crabes mâles en  $D_3$ , 1 crabe mâle en  $D_4$ . Le stade  $D_1$  a été subdivisé d'après DRACH (1944)

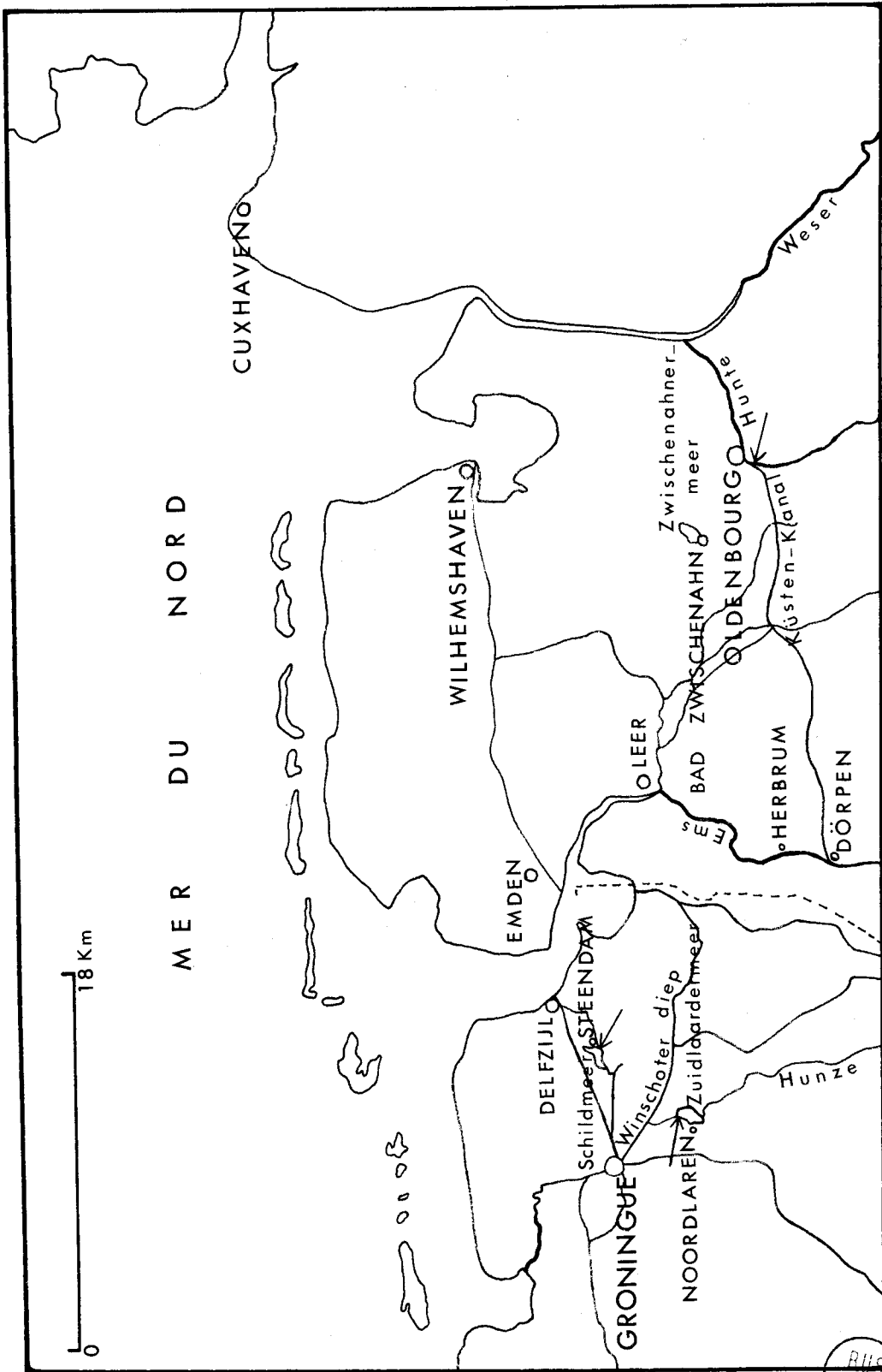


Figure 2. - Carte des stations où sont effectuées les captures d'E. s. (les flèches indiquent les lieux de capture).

en 2 stades :  $D_1'$  avec 24 animaux (15 mâles et 9 femelles) et  $D_1''$  avec 26 animaux (15 mâles et 11 femelles).

## Résultats

### - 1ère série de prélèvements

Les déterminations portent uniquement sur l'abaissement cryoscopique du sérum mesuré sur les 35 animaux. Cet abaissement cryoscopique a pour valeur moyenne  $-1,254^\circ \text{C}$  avec une erreur - standard de  $\pm 0,006$ .

### - 2ème série de prélèvements

Les déterminations portent sur l'abaissement cryoscopique et sur les teneurs en ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  du sérum. Les résultats sont rassemblés dans le tableau 5. L'abaissement cryoscopique du sérum augmente tout au long du cycle d'intermue, les différences sont statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 % entre les stades  $B_2$  et  $D_1''$ ,  $D_1'$  et  $D_1''$ . Le calcium et le magnésium sériques ont des valeurs minima au début du cycle d'intermue, ces valeurs croissent ensuite et atteignent le maximum en  $D_1''$  ou  $D_2$  pour le calcium, en  $D_2$  ou  $D_3$  pour le magnésium. Les différences sont statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 % entre les stades  $B_2$  et  $D_1''$ ,  $D_1'$  et  $D_1''$  pour le calcium, entre les stades  $B_2$  et  $D_1'$ ,  $D_1'$  et  $D_1''$ ,  $D_1''$  et  $D_2$  pour le magnésium. Des teneurs élevées des ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  dans l'hémolymphe des Crustacés, à l'approche de la mue, ont été signalées chez d'autres espèces : Maia squinado (DRILHON, 1935), Palinurus argus (TRAVIS, 1951, 1955), Carcinus maenas (ROBERTSON, 1960), ce phénomène est sans doute en relation avec les résorptions qui affectent la carapace au cours de cette période. Les teneurs faibles des ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  dans le sérum des Eriocheir en début du cycle d'intermue



Tableau 5

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

Stades d'intermue	$\Delta$ en ° C			$\text{Ca}^{++}$ en m Eq/l			$\text{Mg}^{++}$ en m Eq/l		
	$\Delta$ des 2 sexes	$\Delta$ des mâles	$\Delta$ des femelles	$\text{Ca}^{++}$ des 2 sexes	$\text{Ca}^{++}$ des mâles	$\text{Ca}^{++}$ des femelles	$\text{Mg}^{++}$ des 2 sexes	$\text{Mg}^{++}$ des mâles	$\text{Mg}^{++}$ des femelles
B <sub>1</sub>	-0.865 (1)	0.865 (1)	-	18,00 (1)	18,00 (1)	-	12,45 (1)	12,45 (1)	-
B <sub>2</sub>	-1.041 <sup>+</sup> -0.016 (6)	-1.051 <sup>+</sup> -0.014 (5)	-0.990 (1)	20,50 <sup>+</sup> -0,96 (6)	20,70 <sup>+</sup> -1,16 (5)	19,50 (1)	12,67 <sup>+</sup> -0,55 (6)	12,90 <sup>+</sup> -0,62 (5)	11,55 (1)
C <sub>1</sub>	-1.030 (1)	-1.030 (1)	-	20,55 (1)	20,55 (1)	-	13,50 (1)	13,50 (1)	-
C <sub>2</sub>	-1.053 <sup>+</sup> -0.014 (3)	-1.055 (1)	-1.052 <sup>+</sup> -0.023 (2)	22,25 <sup>+</sup> -0,84 (3)	22,50 (1)	22,12 <sup>+</sup> -1,44 (2)	12,55 <sup>+</sup> -1,18 (3)	12,90 (1)	12,38 <sup>+</sup> -2,03 (2)
C <sub>3</sub>	-1.080 <sup>+</sup> -0.030 (2)	-	-1.080 <sup>+</sup> -0.030 (2)	22,80 <sup>+</sup> -0,15 (2)	-	22,80 <sup>+</sup> -0,15 (2)	15,30 <sup>+</sup> -0,15 (2)	-	15,30 <sup>+</sup> -0,15 (2)
C <sub>4</sub>	-1.090 <sup>+</sup> -0.021 (7)	-1.085 <sup>+</sup> -0.015 (4)	-1.096 <sup>+</sup> -0.050 (3)	23,12 <sup>+</sup> -1,37 (7)	22,76 <sup>+</sup> -1,55 (4)	23,60 <sup>+</sup> -2,85 (3)	15,16 <sup>+</sup> -0,97 (7)	15,12 <sup>+</sup> -1,80 (4)	15,25 <sup>+</sup> -0,14 (3)
D <sub>1</sub>	-1.133 <sup>+</sup> -0.009 (24)	-1.149 <sup>+</sup> -0.012 (15)	-1.108 <sup>+</sup> -0.009 (9)	26,54 <sup>+</sup> -0,91 (24)	26,92 <sup>+</sup> -1,34 (15)	25,90 <sup>+</sup> -0,50 (9)	15,72 <sup>+</sup> -0,40 (24)	15,72 <sup>+</sup> -0,50 (15)	15,72 <sup>+</sup> -0,71 (9)
D <sub>1</sub> '	-1.172 <sup>+</sup> -0.007 (26)	1.170 <sup>+</sup> -0.009 (15)	-1.174 <sup>+</sup> -0.012 (11)	32,33 <sup>+</sup> -1,15 (26)	33,25 <sup>+</sup> -1,62 (15)	31,08 <sup>+</sup> -1,57 (11)	17,97 <sup>+</sup> -0,51 (26)	18,63 <sup>+</sup> -0,71 (15)	17,08 <sup>+</sup> -0.68 (11)
D <sub>2</sub>	-1.169 <sup>+</sup> -0.009 (10)	1.170 <sup>+</sup> -0.010 (9)	-1.160 (1)	34,74 <sup>+</sup> -1,76 (10)	35,15 <sup>+</sup> -1,91 (9)	31,05 (1)	25,08 <sup>+</sup> -1,29 (10)	24,56 <sup>+</sup> -1,32 (9)	29,70 (1)
D <sub>3</sub>	-1.186 <sup>+</sup> -0.008 (7)	-1.186 <sup>+</sup> -0.008 (7)	-	31,26 <sup>+</sup> -1,44 (7)	31,26 <sup>+</sup> -1,44 (7)	-	26,79 <sup>+</sup> -0,81 (7)	26,79 <sup>+</sup> -0,81 (7)	-
D <sub>4</sub>	-1.215 (1)	-1.215 (1)	-	26,40 (1)	26,40 (1)	-	22,95 (1)	22,95 (1)	

peuvent s'expliquer par le durcissement de la carapace car ces teneurs sont très élevées chez les crabes qui viennent de muer (SCHOLLES, 1933). On n'observe pas de variations du milieu intérieur en fonction du sexe (tableau 5) ou de la taille des animaux (tableau 6).

Tableau 6

$\Delta$  et teneurs en ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  du sérum chez des Eriocheir pré-pubères en stade d'intermue  $D_1''$ , capturés dans le lac Zuidlaardermeer en Juin 1962 et répartis en classes de différentes tailles \*. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux appartenant à chaque classe).

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

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

Si l'on compare l'abaissement cryoscopique du sérum des crabes dans les deux séries de prélèvements effectués en Mai et Juin 1962 dans le lac Zuidlaardermeer, on constate que les valeurs obtenues pour les crabes capturés en Mai sont supérieures à celles observées pour les crabes capturés en Juin et considérés notamment en fin du cycle d'intermue où la concentration sanguine est maximum, les différences sont statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité

de 95 %, elles en sont pas dues à l'influence de la salinité car celle-ci est légèrement plus élevée en Juin qu'en Mai. WIDMANN (1936) a signalé des variations saisonnières dans la concentration sanguine de l'Eriocheir avec un maximum en hiver et un minimum en été ; d'autre part, OTTO (1937) a démontré expérimentalement l'influence de la température sur la concentration sanguine de l'Eriocheir, le  $\Delta$  diminue lorsque la température s'élève. Il semble, par conséquent, que la diminution de la concentration sanguine chez les crabes capturés en Juin par rapport à ceux capturés en Mai dans le lac Zuidlaardermeer soit liée directement à l'élévation de la température entre ces deux périodes, nous avons relevé, en effet, une variation de température de 5 à 10° C entre les deux séries de prélèvements.

D - Résumé des résultats obtenus en fonction des facteurs  
externes et de l'état physiologique des animaux

L'étude du milieu intérieur des Eriocheir prépubères capturés dans les trois stations de la Neue Hunte, de Schildmeer et de Zuidlaardermeer met en évidence des variations statistiquement significatives de la composition du sérum avec les conditions externes : milieu et époque des captures et avec l'état physiologique des animaux. Les facteurs externes qui paraissent influencer la concentration sanguine sont la salinité et la température. La concentration sanguine augmente avec la salinité du lieu de capture (comparaison entre les crabes capturés sensiblement à la même époque dans la station de la Neue Hunte et la station de Schildmeer) ; elle s'abaisse au contraire avec l'élévation de température (comparaison entre les crabes capturés en Mai puis en Juin 1962 dans le lac Zuidlaardermeer). Parmi les facteurs internes, le stade d'intermue a une action très importante sur la composition du sérum : des variations presque continues du  $\Delta$ , de la chlorémie, de la teneur en

ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  du sérum ont été trouvées au cours du cycle d'intermue avec des valeurs minima en début du cycle et des valeurs maxima en fin de cycle. Ces variations sont en relation avec la dilution du milieu intérieur par l'eau douce observée lors de l'exuviation, avec l'absorption très active de sels minéraux qui suit cette exuviation et avec les phénomènes qui affectent la carapace au cours du cycle d'intermue : phénomènes de durcissement au début du cycle d'intermue, phénomènes de résorption à la fin du cycle. Les variations continues du milieu intérieur au cours du cycle d'intermue expliquent, du moins en partie, les variations individuelles rencontrées à l'intérieur de l'espèce, car pour un même stade :  $D_1$  par exemple, la composition du sérum sera différente suivant que les animaux se trouvent en début du stade ( $D_1'$ ) ou en fin de stade ( $D_1''$ ). Contrairement au stade d'intermue, le sexe et la taille des animaux paraissent sans action sur la composition sanguine des Eriocheir prépubères.

#### IV - Variations du milieu intérieur chez les Eriocheir adultes capturés au cours de la migration catadrome

Le milieu intérieur d'Eriocheir sinensis est étudié sur des crabes pubères qui effectuent leur migration de descente vers la mer. Les animaux sont capturés en Automne (Septembre - Octobre) dans les trois stations de la Neue Hunte, de Schildmeer et de Zuidlaardermeer, dans des lieux sensiblement identiques à ceux où étaient pris les Eriocheir prépubères; les méthodes de capture et de prélèvement du sérum sont identiques dans les deux cas. Une quatrième station a été choisie à Moerdijk, dans le Hollandsch Diep, au confluent de la Meuse et du Waal (figure 6).

##### A - Station de la Neue Hunte

La Hunte est une rivière qui possède du courant, la migration

de l'Eriocheir s'y effectue très rapidement, elle débute souvent vers la fin du mois d'Août suivant l'abondance des pluies et s'achève généralement en Septembre, la période migratoire est souvent très brève : quinze jours, parfois même une huitaine de jours. 2 séries de prélèvements sont effectuées, d'une part les 13, 14 et 15 Septembre 1960, d'autre part les 12, 13, 14 et 15 Septembre 1961.

- 1ère série de prélèvements

Les prélèvements de sérum portent sur 36 animaux : 19 mâles et 17 femelles. Les stades d'intermue de ces crabes n'ont pas été déterminés et les variations du milieu intérieur sont recherchées uniquement en fonction du sexe des crabes. L'abaissement cryoscopique et les teneurs des principaux ions sont déterminés dans le sérum de chaque crabe. Les résultats sont rassemblés dans le tableau 7. Ce tableau montre des différences dans les valeurs de la chlorémie entre les deux sexes : la chlorémie des femelles, exprimée en m Eq par litre, est significativement plus basse, pour un coefficient de sécurité de 95 %, que celle des mâles. Ces différences s'atténuent et ne sont plus significatives si la teneur en chlore est rapportée au poids d'eau du sérum. Il semble, par conséquent, que les femelles pubères aient une protidémie plus élevée que les mâles ainsi que l'indiquent d'ailleurs les valeurs moyennes obtenues pour les poids secs du sérum dans les deux sexes. Comme les protides constituent l'élément essentiel du résidu obtenu après dessiccation du sérum jusqu'à poids constant, on peut admettre que les variations du poids sec du sérum représentent les variations de la protidémie lorsqu'il n'y a pas de changements notables dans la composition minérale du sérum.

- 2ème série de prélèvements

Les prélèvements de sérum portent sur 82 animaux : 1 crabe

Tableau 7

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

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

femelle en B<sub>2</sub>, 62 crabes (37 mâles et 25 femelles) en C<sub>2</sub>, 12 crabes (4 mâles et 8 femelles) en C<sub>3</sub>, 7 crabes (5 mâles et 2 femelles en C<sub>4</sub>). Les analyses sont limitées au  $\Delta$ , à la chlorémie et au poids sec du sérum. Les résultats sont rassemblés dans le tableau 8. Le tableau 9 indique, d'autre part, les valeurs du  $\Delta$  et de la chlorémie chez les crabes en stade d'intermue C<sub>2</sub> répartis en classes de différentes tailles. L'Eriocher étant susceptible de participer à deux périodes reproductrices (HOESTLANDT, 1948), il est en effet intéressant de rechercher si des variations du milieu intérieur surviennent chez les crabes les plus grands. Il n'apparaît pas de variations du milieu intérieur en fonction du stade d'intermue : le  $\Delta$  et la teneur en chlore du sérum se maintiennent à des taux sensiblement identiques au cours des stades d'intermue : C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>. A chaque stade d'intermue, la chlorémie est plus faible chez les femelles que chez les mâles, la différence n'est pas statistiquement significative pour un coefficient de sécurité de 95 % contrairement à celle qui a été constatée sur les animaux capturés l'année précédente dans la même station ; le poids sec du sérum apparaît d'autre part plus élevé chez les femelles que chez les mâles. La taille des animaux paraît sans action sur la composition du sérum.

#### B - Station de Schildmeer

Les crabes sont capturés les 18, 19 et 20 Septembre 1961 dans le canal qui unit à l'Est le lac Schildmeer à la mer, au voisinage de la jonction de ce canal avec <sup>LE LAC</sup> la mer (figure 2). La salinité aux endroits de capture est plus faible qu'en Juin avec un taux de NaCl de 0,357 g par litre. La période de migration est plus échelonnée dans le temps à Schildmeer que dans la station de la Neue Hunte en liaison sans doute avec l'absence de courant dans le lac ; nous avons pu ainsi capturer dans cette station un grand nombre de crabes parvenus en stade

Tableau 8

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

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



Tableau 9

$\Delta$  et teneur en chlore du sérum chez des Eriocheir adultes en stade d'intermue  $C_2$ , capturés dans la Neue Hunte en Septembre 1961 et répartis en classes de différentes tailles \*. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux appartenant à chaque classe)

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

BOIS  
LITTE

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

d'intermue  $C_4$ . Les prélèvements de sérum sont effectués sur 92 animaux : 11 crabes mâles en  $C_2$ , 7 crabes (2 mâles et 5 femelles) en  $C_3$ , 74 crabes (32 mâles et 42 femelles) en  $C_4$ . L'abaissement cryoscopique et les teneurs en ions  $Cl^-$ ,  $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{++}$ ,  $Mg^{++}$  du sérum sont déterminés sur chaque animal ; il en est de même pour le poids sec du sérum. Les résultats sont rassemblés dans le tableau 10. Le tableau 11 indique, d'autre part, les valeurs du  $\Delta$  et de la chlorémie chez les Eriocheir mâles et femelles en stade d'intermue  $C_4$  répartis en classes de différentes tailles. Pour un même stade d'intermue  $C_2$ , l'abaissement cryoscopique du sérum et la chlorémie ont une valeur plus forte chez les crabes capturés dans le lac Schildmeer (valeur moyenne du  $\Delta$  :  $-1.115^\circ C$ , taux moyen de l'ion  $Cl^-$  : 292,00 mEq par kilo d'eau) que chez ceux pris trois jours plus tôt dans la Hunte (valeur moyenne du  $\Delta$  :  $-1.085^\circ C$ , taux moyen de l'ion  $Cl^-$  : 269,77 mEq par kilo d'eau, tableau 8), les différences qui sont statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 % sont dues vraisemblablement, comme en Juin, aux légères différences de salinité entre les deux stations, la Hunte étant un milieu franchement dulcicole et le lac Schildmeer un milieu plus ou moins saumâtre. Si l'on considère l'état physiologique des animaux, des variations du milieu intérieur apparaissent en fonction du stade d'intermue et du sexe (tableau 10) mais non en fonction de la taille des animaux (tableau 11). Les crabes en stade d'intermue  $C_4$  ont une concentration sanguine totale (mesurée par le  $\Delta$ ), une chlorémie, une natrémie plus élevées que les crabes en stade d'intermue  $C_2$ , les différences étant statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 %. D'autre part, chez les crabes en même stade d'intermue :  $C_4$ , le poids sec du sérum est significativement plus élevé chez les femelles que chez les mâles ce qui indique, compte tenu de la concentration totale en sels minéraux qui apparaît sensiblement identique dans les deux sexes, une protidémie plus élevée chez les femelles. Les taux du calcium et du magnésium sériques sont également plus élevés chez les femelles que chez les mâles, les différences étant statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 %.

Tableau 10

△ et teneurs ioniques du sérum chez des Eriocheir adultes capturés dans le lac Schildmeer en Septembre 1961. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels sont effectuées les déterminations).

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

BUS  
LILLE

Tableau 11

$\Delta$  et teneur en chlore du sérum chez des Eriocheir adultes en stade d'intermue  $C_4$ , capturés dans le lac Schildmeer en septembre 1961 et répartis en classes de différentes tailles \*. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux appartenant à chaque classe).

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

BUS  
LILLE

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

C - Station de Zuidlaardermeer  
-----

Dans le lac Zuidlaardermeer comme dans le lac Schildmeer, la migration des Eriocheir s'effectue sur une longue période de temps en liaison avec le manque de courant. Nous avons pu ainsi capturer dans ce lac des migrateurs à une époque relativement tardive : du 1er au 6 Octobre 1962. La salinité aux endroits de capture s'élève en moyenne à 0,093 g de NaCl par litre, la température de l'eau en surface à 15° C. Les crabes sont gardés en eau douce, comme en Juin, durant le temps de prélèvement des sérums. Ces prélèvements sont effectués sur 99 animaux : 26 crabes (15 mâles et 11 femelles) en C<sub>2</sub>, 28 crabes (16 mâles et 12 femelles) en C<sub>3</sub>, 45 crabes (21 mâles et 24 femelles) en C<sub>4</sub>. Les analyses sont limitées à la concentration sanguine totale mesurée par l'abaissement cryoscopique, les résultats sont rassemblés dans le tableau 12.

Des variations de la concentration totale du sérum apparaissent en fonction du stade d'intermue et du sexe des animaux. La valeur du  $\Delta$  augmente dans les deux sexes entre les stades C<sub>2</sub> et C<sub>4</sub>, les différences étant statistiquement significatives pour 1 coefficient de sécurité de 95 %. Aux trois stades d'intermue : C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>, le  $\Delta$  sérique des femelles est légèrement inférieur à celui des mâles, les différences sont surtout marquées en C<sub>3</sub> où elles sont statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 %. (Il faut toutefois pour que la différence apparaisse que l'erreur -standard de la moyenne soit estimée avec une précision supérieure à celle exprimée dans le tableau : 0,0075 au lieu de 0,008 dans les cas des Eriocheir mâles en C<sub>3</sub>, 0,0154 au lieu de 0,016 dans le cas des Eriocheir femelles en C<sub>3</sub>).

Tableau 12

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

Stades d'intermue	Sexe	$\Delta$ en ° C
C <sub>2</sub>	<u>Eriocheir</u> des 2 sexes	-1.137 <sup>+</sup> -0.010 (26)
	<u>Eriocheir</u> mâles	-1.141 <sup>+</sup> -0.015 (15)
	<u>Eriocheir</u> femelles	-1.131 <sup>+</sup> -0.012 (11)
C <sub>3</sub>	<u>Eriocheir</u> des 2 sexes	-1.150 <sup>+</sup> -0.009 (28)
	<u>Eriocheir</u> mâles	-1.168 <sup>+</sup> -0.008 (16)
	<u>Eriocheir</u> femelles	-1.126 <sup>+</sup> -0.016 (12)
C <sub>4</sub>	<u>Eriocheir</u> des 2 sexes	-1.183 <sup>+</sup> -0.006 (45)
	<u>Eriocheir</u> mâles	-1.190 <sup>+</sup> -0.008 (21)
	<u>Eriocheir</u> femelles	-1.176 <sup>+</sup> -0.009 (24)

### D-- Station de Moerdijk

Une quatrième station est choisie à Moerdijk, dans le Hollandsch Diep, au confluent de la Meuse et du Waal (figure 6). Tandis que dans les trois stations précédentes, station de la Neue Hunte, station de Schildmeer, station de Zuidlaardermeer, les migrateurs sont capturés en début de migration, sur les lieux mêmes où s'effectue la croissance, à Moerdijk, les captures se rapportent à des migrateurs parvenus en début d'estuaire. La salinité des eaux dans cette région, à l'époque des prélèvements, varie entre 0,300 g et 6 g de NaCl par litre (renseignements transmis par Monsieur BLOCH, hydrobiologiste de l'inspection des pêches à Utrecht). Les crabes sont capturés dans la nuit du 26 au 27 Septembre 1960 par des pêcheurs d'anguilles, les prélèvements de sérum sont effectués dans la journée du 27 Septembre, les crabes sont restés à sec durant cet intervalle de temps. Les prélèvements de sérum portent sur 26 crabes (13 mâles et 13 femelles) en stade d'intermue C<sub>4</sub>. L'abaissement cryoscopique et les teneurs des ions Cl<sup>-</sup>, Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Ca<sup>++</sup>, Mg<sup>++</sup> sont déterminés dans le sérum de chaque animal. Les résultats sont rassemblés dans le tableau 13. Si l'on considère ces résultats en fonction de l'état physiologique des animaux, on constate que la chlorémie des femelles exprimée en m Eq par litre est moins élevée que celle des mâles, la différence étant statistiquement significative pour un coefficient de sécurité de 95 %; cette différence est encore notable. mais n'est plus significative lorsque les résultats sont rapportés au poids en eau du sérum, il semble, par conséquent, que les femelles aient une protidémie plus élevée que les mâles ainsi que l'indiquent d'ailleurs les valeurs moyennes obtenues pour le

poids sec du sérum dans les deux sexes. Les femelles paraissent avoir également un taux de calcium et de magnésium sérique supérieur à celui des mâles mais la différence n'est pas confirmée statistiquement.

Tableau 13

$\Delta$  et teneurs ioniques du sérum chez des Eriocheir adultes en stade d'intermue C<sub>4</sub>, capturés dans le Hollandsch Diep en Septembre 1960. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels sont effectuées les déterminations).

	<u>Eriocheir</u> des 2 sexes	<u>Eriocheir</u> mâles	<u>Eriocheir</u> femelles
$\Delta$ en ° C	-1.100 <sup>+</sup> -0.041 (26)	-1.110 <sup>+</sup> -0.012 (13)	-1.090 <sup>+</sup> -0.019 (13)
Cl <sup>-</sup> en m Eq/l	242,74 <sup>+</sup> -2,97 (26)	250,15 <sup>+</sup> -3,61 (13)	235,33 <sup>+</sup> -3,81 (13)
Cl <sup>-</sup> en m Eq/Kg d'eau	275,80 <sup>+</sup> -3,04 (26)	282,70 <sup>+</sup> -3,09 (13)	268,91 <sup>+</sup> -4,67 (13)
Na <sup>+</sup> en m Eq/Kg d'eau	312,29 <sup>+</sup> -3,16 (26)	314,88 <sup>+</sup> -3,22 (13)	309,70 <sup>+</sup> -5,21 (13)
K <sup>+</sup> en m Eq/Kg d'eau	6,74 <sup>+</sup> -0,21 (17)	6,72 <sup>+</sup> -0,30 (10)	6,78 <sup>+</sup> -0,31 (7)
Ca <sup>++</sup> en m Eq/Kg d'eau	24,38 <sup>+</sup> -1,34 (26)	21,40 <sup>+</sup> -1,94 (13)	27,36 <sup>+</sup> -2,76 (13)
Mg <sup>++</sup> en m Eq/Kg d'eau	16,78 <sup>+</sup> -1,00 (19)	15,62 <sup>+</sup> -1,32 (11)	18,36 <sup>+</sup> -1,32 (8)
Poids sec en g/l	104,28 <sup>+</sup> -5,31 (26)	96,61 <sup>+</sup> -6,46 (13)	111,96 <sup>+</sup> -8,04 (13)



E - Résumé des résultats obtenus en fonction du milieu de capture et de l'état physiologique des crabes adultes.

Les résultats obtenus chez les crabes adultes ne sont pas identiques dans les quatre stations étudiées. Pour un même stade d'intermue  $C_2$  au  $C_4$ , la concentration totale du sérum (mesurée par le  $\Delta$ ) et la chlorémie sont plus élevées chez les crabes capturés dans le lac Schildmeer (tableau 10, p. 36) et le lac Zuidlaardermeer (tableau 12, p. 39), déterminations restreintes au  $\Delta$ ) que chez les crabes capturés dans la Hunte (tableau 8, p. 33) et dans le Hollandsch Diep (tableau 13, p. 41), les différences étant statistiquement significatives pour 1 coefficient de sécurité de 95 %. Ces variations peuvent s'expliquer, comme chez les crabes prépubères, par des différences légères de salinité entre les milieux de capture (salinité plus élevée dans le lac Schildmeer que dans la Hunte) ou par l'action de la température qui change avec l'époque des prélèvements. A Moerdijk toutefois, les différences constatées avec les animaux capturés dans les trois autres stations peuvent être liées en partie du moins à l'état physiologique des animaux qui se trouvent à un stade plus avancé de la migration ; ces variations seront discutées ultérieurement en relation avec le comportement migratoire.

Si l'on considère dans chaque station le milieu intérieur des crabes en fonction de l'état physiologique des animaux, des variations apparaissent en fonction du stade d'intermue et du sexe. Des variations statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 % sont mises en évidence entre les stades d'intermue  $C_2$  et  $C_4$  dans deux stations : lac de Schildmeer (tableau 10, p. 36) et lac de Zuidlaardermeer (tableau 12, p. 39), ces variations portent sur l'abaissement cryoscopique du sérum, la chlorémie et la natrémie qui augmentent entre ces deux stades. Il y a donc, chez les crabes adultes, augmentation de la teneur en sels du sérum au cours du cycle d'intermue, comme c'était le cas chez

les crabes prépubères. D'autre part, des différences statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 95 % de la teneur en chlore du sérum exprimée en m Eq par litre sont trouvées entre les mâles et les femelles dans trois stations : station de la Neue Hunte, première série de prélèvements (tableau 7, p. 31 ), station de Schildmeer (tableau 10, p. 36 ), station de Moerdijk (tableau 13, p. 41 ). Les différences s'atténuent et ne sont plus statistiquement significatives lorsque la teneur en chlore est rapportée au poids en eau du sérum. Comme le poids sec du sérum est plus élevé chez les femelles que chez les mâles et comme la concentration totale des ions apparaît sensiblement la même dans les deux sexes, il semble, par conséquent, que les femelles adultes aient une protidémie plus élevée que celle des mâles ; les femelles ont également un taux de calcium et de magnésium sérique supérieur à celui des mâles (tableau 10, p. 36 ). Ces variations du milieu intérieur entre les sexes n'ont pas été constatées, même à titre indicatif, chez les Eriocheir prépubères, elles se manifestent surtout chez les Eriocheir adultes en stade d'intermue  $C_4$  (tableaux 10 et 13), elles sont moins apparentes chez les crabes adultes en stade d'intermue  $C_2$  (tableau 8, p. 33 ). Il est possible, par conséquent, que la protidémie plus élevée des femelles adultes par rapport aux mâles soit liée à l'importance de la vitellogénèse qui est très active après la mue de puberté (HOESTLANDT, 1948).

Des variations du milieu intérieur en fonction du sexe ont été mises en évidence chez d'autres Brachyoures : Carcinus maenas (GILBERT, 1959<sup>a b c</sup>), Paratelphusa sp. (PADMANABHANAIDU et RAMAMURTHY, 1961). Les résultats obtenus chez l'Eriocheir se rapprochent de ceux observés chez Carcinus où GILBERT (1959<sup>c</sup>) note un taux d'azote non protéique dans le sérum plus élevé chez les femelles que chez les mâles à partir d'un poids de 35 grammes qui coïncide avec l'activité reproductrice. Contrairement aux résultats obtenus chez les deux espèces précédentes, nous n'avons pas mis en évidence de variations du milieu intérieur en fonction de la taille chez l'Eriocheir ; il faut remarquer toutefois que l'influence de ce facteur

a été recherchée uniquement chez les crabes prépubères et chez les crabes adultes; l'étude du milieu intérieur sur des crabes juvéniles sacrifiés dans la nature n'a pas été effectuée car elle présente trop de difficultés techniques.

F - Comparaison avec les variations observées chez les crabes prépubères

Il est intéressant de comparer les variations du milieu intérieur chez les crabes prépubères capturés en dehors de la période migratoire et chez les crabes adultes capturés au cours de la période migratoire dans les trois stations de la Neue Hunte, de Schildmeer et de Zuidlaardermeer afin de rechercher si des variations du milieu intérieur apparaissent en relation avec le comportement migratoire. Les figures 3, 4, 5, représentent les variations de la concentration totale du sérum mesurée par le  $\Delta$  chez les crabes prépubères et adultes capturés dans les trois stations citées ci-dessus. Sur la figure 3 qui représente les variations du  $\Delta$  du sérum en fonction du cycle d'intermue chez les Eriocheir prépubères capturés en Juillet 1961 et chez les Eriocheir adultes capturés en Septembre 1961 dans la station de la Neue Hunte, la courbe des variations du  $\Delta$  du sérum chez les Eriocheir adultes se situe au-dessous de celle obtenue chez les crabes prépubères. En raison du petit nombre d'animaux capturés dans le même stade d'intermue C<sub>4</sub> dans les deux stations, il n'est toutefois pas possible d'établir les différences observées sur des bases statistiques (tableau 1, p. 19 et tableau 8, p. 33). Sur la figure 4 qui représente les variations du  $\Delta$  du sérum en fonction du stade d'intermue chez les crabes prépubères capturés en Juin 1961 et chez les crabes adultes capturés en Septembre 1961 dans la station de Schildmeer, la courbe qui figure les variations du  $\Delta$  du sérum chez les crabes adultes se situe légèrement au-dessous de celle obtenue

chez les crabes prépubères. La différence observée entre les valeurs du  $\Delta$  chez les deux catégories d'animaux n'est pas confirmée par le calcul statistique (comparaison établie sur un coefficient de sécurité de 95 % d'après les données des tableaux 3, p. 21 et 10, p. 36 ) ; d'autre part, la salinité plus faible des eaux du lac en Septembre (taux de NaCl égal à 0,357 g par litre) par rapport à celle observée en Juin (taux de NaCl compris entre 1,020 et 1,480 g par litre) peut expliquer l'abaissement de la concentration du sérum chez les crabes adultes par rapport aux crabes prépubères. Enfin, l'étude de la concentration totale du sérum en fonction du cycle d'intermue met en évidence, dans les deux groupes d'animaux, une augmentation de la pression osmotique totale du sérum au cours du cycle d'intermue. Il n'apparaît donc pas de modifications de la concentration totale du sérum en relation avec le comportement migratoire chez les crabes capturés dans le lac Schildmeer. Si l'on considère la figure 5 qui représente les variations du  $\Delta$  du sérum en fonction du cycle d'intermue chez les crabes prépubères capturés en Juin 1962 et chez les crabes adultes capturés en Octobre 1962 dans le lac de Zuidlaardermeer, on constate que la courbe qui figure les variations du  $\Delta$  du sérum chez les Eriocheir adultes se situe, à l'inverse de ce qui a été constaté dans les deux stations précédentes, au-dessus de celle qui figure les variations du  $\Delta$  du sérum chez les crabes prépubères. Pour un même stade d'intermue  $C_4$ , la différence constatée entre les valeurs du  $\Delta$  chez les deux groupes d'animaux est statistiquement significative (différence établie sur un coefficient de sécurité de 95 % d'après les données des tableaux 5, p. 26 et 12; p. 39 ). Il ne semble toutefois pas que la différence constatée puisse être rapportée à des modifications du milieu intérieur en relation avec le comportement migratoire, en effet, les crabes adultes ont été capturés à température moins élevée : 15° C que les crabes prépubères : 21° C. Lors des deux séries de prélèvements effectués en Mai et Juin dans le lac Zuidlaardermeer sur des crabes prépubères, nous avons mis en évidence l'influence de la température sur la concentration sanguine, le  $\Delta$  ayant

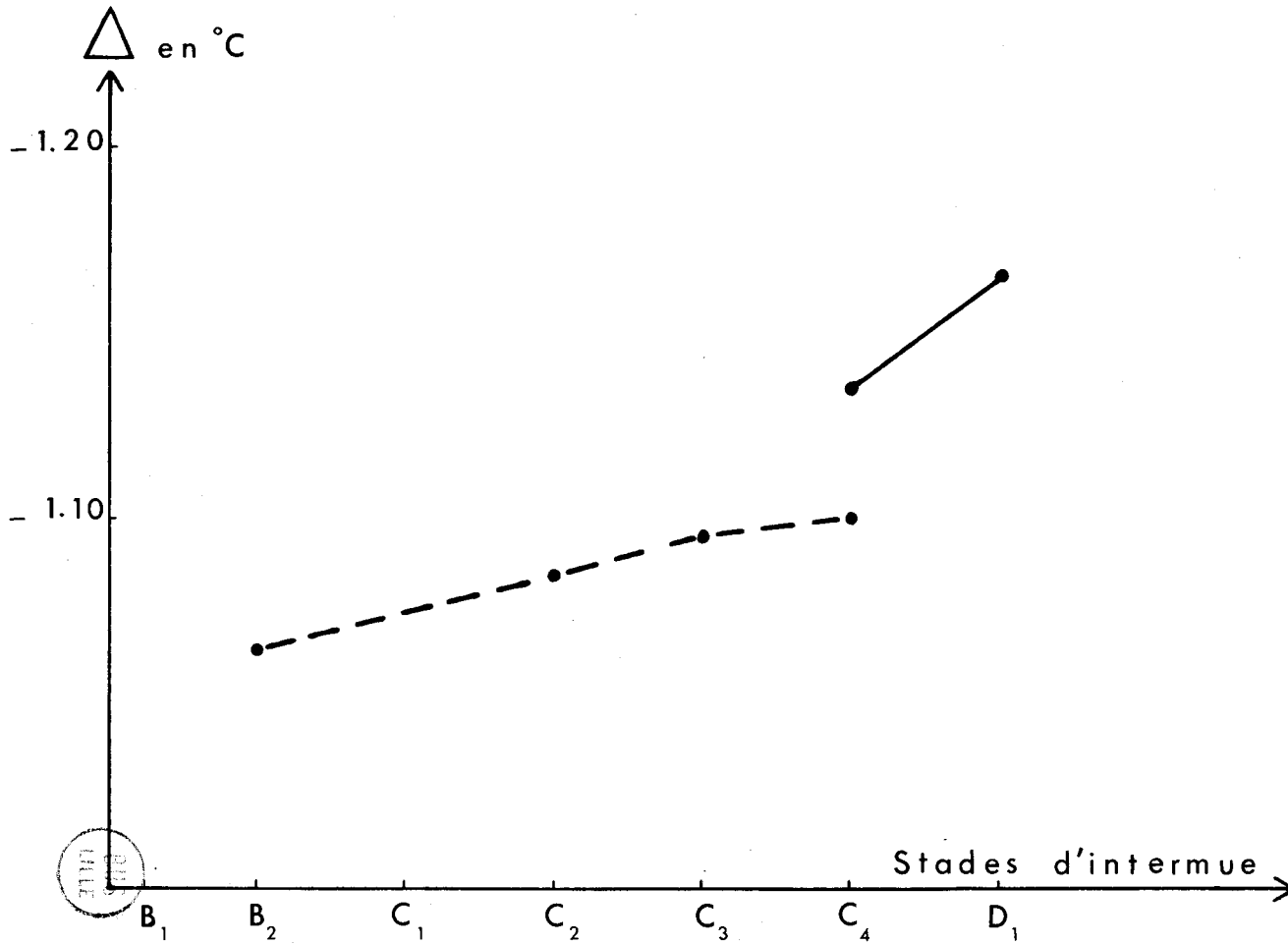


Figure 3. - Graphique indiquant les variations du  $\Delta$  du sérum en fonction du cycle d'intermue chez les Eriocheir prépubères et chez les Eriocheir adultes capturés dans la Neue Hunte en juillet et en septembre 1961 (les traits pleins joignent les points qui représentent le  $\Delta$  du sérum chez les crabes prépubères, les traits interrompus joignent les points qui représentent le  $\Delta$  du sérum chez les crabes adultes).

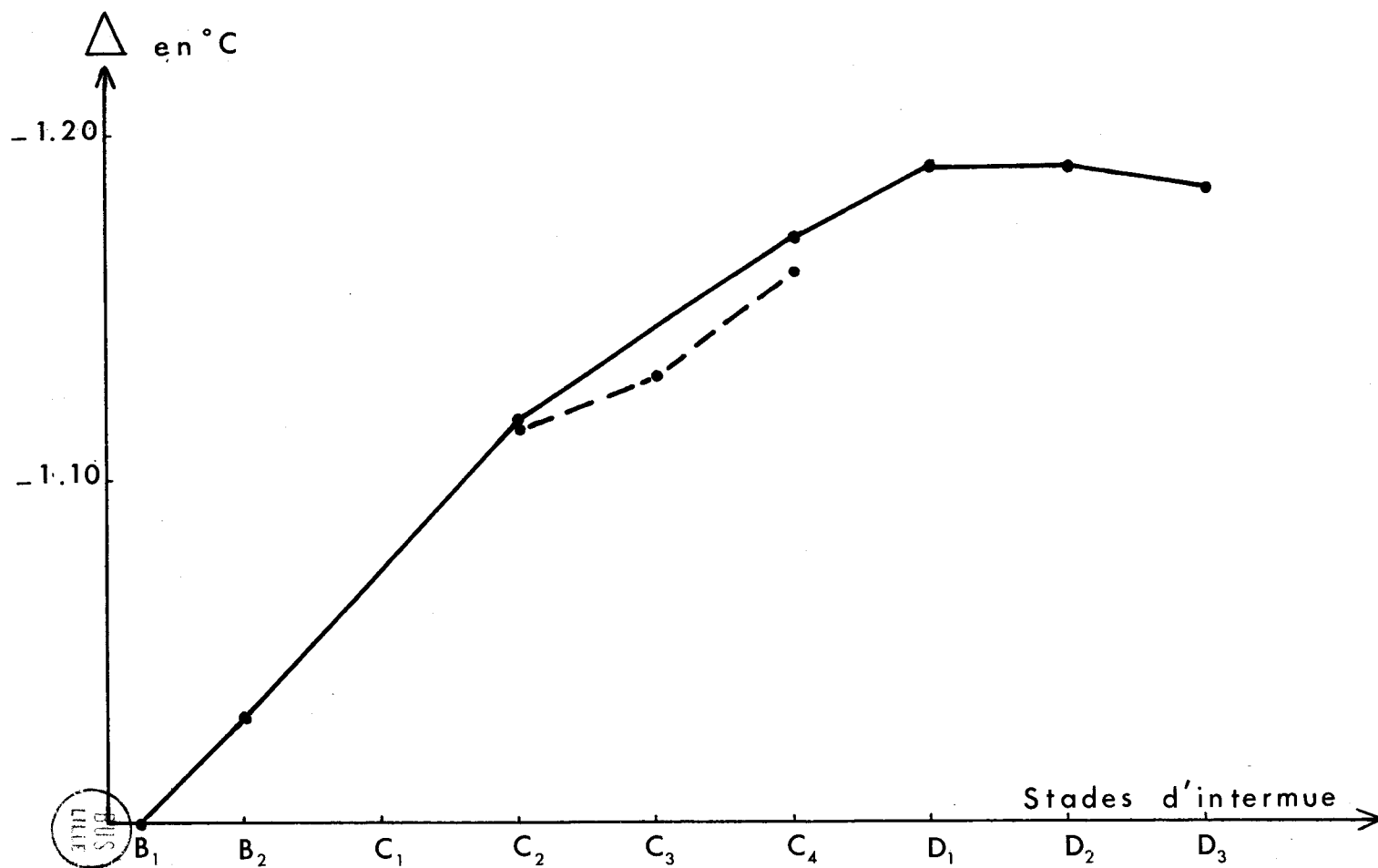


Figure 4. - Graphique indiquant les variations du  $\Delta$  du s rum en fonction du cycle d'intermue chez les Eriocheir pr pub res et chez les Eriocheir adultes captur s dans le lac Schildmeer en juin et en septembre 1961 (les traits pleins joignent les points qui repr sentent le  $\Delta$  du s rum chez les crabes pr pub res, les traits interrompus joignent les points qui repr sentent le  $\Delta$  du s rum chez les crabes adultes).

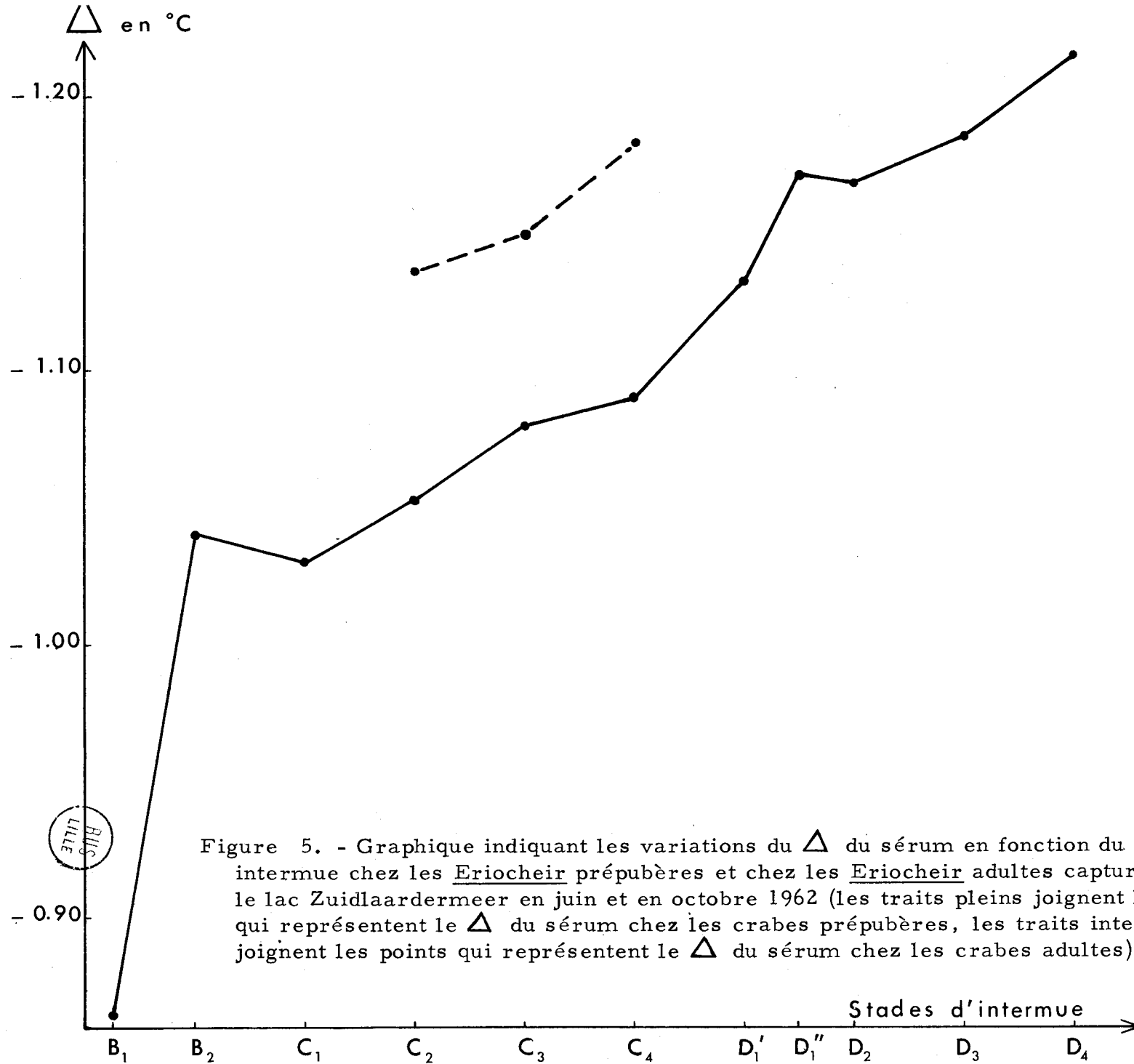


Figure 5. - Graphique indiquant les variations du  $\Delta$  du sérum en fonction du cycle d'intermue chez les Eriocheir prépubères et chez les Eriocheir adultes capturés dans le lac Zuidlaardermeer en juin et en octobre 1962 (les traits pleins joignent les points qui représentent le  $\Delta$  du sérum chez les crabes prépubères, les traits interrompus joignent les points qui représentent le  $\Delta$  du sérum chez les crabes adultes).

une valeur moindre lorsque la température s'élève ; il semble donc que la concentration sanguine plus élevée des crabes adultes capturés à Zuidlaardermeer par rapport à celle des crabes prépubères capturés dans la même station puisse s'expliquer uniquement par les différences de la température entre les deux séries de captures. A Zuidlaardermeer comme à Schildmeer, nous avons trouvé des variations statistiquement significatives du  $\Delta$  entre les stades  $C_2$  et  $C_4$  chez les crabes adultes (tableau 12, p. 39), la concentration sanguine des crabes adultes augmente donc comme celle des crabes prépubères au cours du cycle d'intermue. Nous avons noté cependant une très forte dispersion des résultats chez les femelles en stade d'intermue  $C_3$ , cette dispersion est peut-être liée à l'importance de la vitellogénèse qui pourrait être très active au cours de ce stade.

Il arrive que des crabes prépubères et que des crabes adultes soient capturés ensemble dans la même station, ainsi pendant les mois de Mai à Juillet, nous avons obtenu quelques crabes adultes avec les Eriocheir prépubères ; il s'agit d'animaux n'ayant pas migré à l'Automne de l'année précédente ou de crabes ayant effectué précocement leur mue de puberté. Inversement, on capture parfois des Eriocheir prépubères avec les crabes adultes lors de la période migratoire. Il est intéressant de comparer la concentration sanguine des animaux capturés en dehors de la période normale à celle des autres crabes car les prélèvements de sérum étant effectués en même temps, les variations que l'on peut mettre en évidence ne sont pas influencées par les facteurs externes. En Juillet 1961, dans la Hunte, nous avons capturé une femelle adulte en stade d'intermue  $C_4$  ; à cette époque, les mues de l'Eriocheir sont fréquentes ; il s'agit donc, vraisemblablement, d'une femelle ayant effectué précocement la mue de puberté. L'abaissement cryoscopique du sérum de cette femelle est de  $-1,140^\circ \text{C}$  ; la valeur cet abaissement cryoscopique ne diffère pas



sensiblement de celle obtenue chez les crabes prépubères en même stade d'intermue :  $-1.135^{\circ} \text{C}$  en moyenne chez les crabes prépubères des deux sexes,  $-1.110^{\circ} \text{C}$  si l'on considère uniquement les crabes prépubères femelles en stade d'intermue  $C_4$  (tableau 1, p. 19). En Mai 1962, dans le lac Zuidlaardermeer, une femelle adulte en stade d'intermue  $C_4$  a été capturée avec les crabes prépubères ; le mois de Mai ayant été particulièrement froid au cours de l'année 1962 (la température de l'eau lors des prélèvements s'élève seulement à  $12^{\circ}$ ,  $14^{\circ} \text{C}$ ) ; il ne semble pas qu'il s'agisse ici d'une femelle ayant mué précocement en devenant pubère. Il paraît plus logique d'admettre que cet animal n'a pas migré au cours de l'Automne précédent et a passé l'Hiver en eau douce. L'abaissement cryoscopique du sérum de cette femelle a été mesuré, il est de  $-1.240^{\circ} \text{C}$ , sa valeur est donc sensiblement identique à celle obtenue en moyenne chez les crabes prépubères :  $-1.254^{\circ} \text{C}$ . Enfin en Octobre 1962, dans le lac Zuidlaardermeer, nous avons capturé trois crabes prépubères parmi les crabes adultes : une femelle, en stade d'intermue  $C_3$ , une femelle en  $D_1$  et un mâle en  $C_4$ . L'abaissement cryoscopique du sérum a pour valeur :  $-1.210^{\circ} \text{C}$  chez la femelle en  $C_3$ ,  $-1.200^{\circ} \text{C}$  chez la femelle en  $D_1$ ,  $-1.170^{\circ} \text{C}$  chez le crabe mâle en  $C_4$ , on n'observe pas de différences importantes avec les valeurs moyennes obtenues pour l'abaissement cryoscopique du sérum chez les crabes adultes :  $-1.126^{\circ} \text{C}$  chez les femelles en  $C_3$ ,  $-1.176^{\circ} \text{C}$  chez les femelles en  $C_4$ ,  $-1.190^{\circ} \text{C}$  chez les mâles en  $C_4$  (tableau 12, p. 39).

G - Discussion des résultats obtenus chez les crabes prépubères et chez les crabes adultes en fonction du comportement migratoire

L'étude comparative du milieu intérieur chez les crabes prépubères et chez les crabes adultes migrateurs capturés dans les trois stations de la Neue Hunte, de Schildmeer et de Zuidlaardermeer ne met

pas en évidence de modifications du milieu intérieur en fonction du comportement migratoire : la concentration totale (mesurée par le  $\Delta$ ) du sérum des crabes migrateurs est tantôt légèrement inférieure (station de la Neue Hunte, figure 3 ; station de Schildmeer, figure 4), tantôt légèrement supérieure (station de Zuidlaardermeer, figure 5) à celle des crabes prépubères ; les variations constatées peuvent être rapportées à une modification des facteurs externes lors des prélèvements de sérum ; variation de salinité du milieu de capture ou variation de la température. D'autre part, les différences constatées entre les valeurs du  $\Delta$  et les taux en ions  $\text{Cl}^-$  et  $\text{Na}^+$  du sérum chez les crabes adultes en stade d'intermue  $C_2$  et chez les crabes adultes en stade d'intermue  $C_4$  indiquent que la teneur en sels du sérum augmente chez ces animaux au cours du cycle d'intermue comme c'est le cas chez les crabes prépubères ; l'absorption des sels minéraux par l'épithélium branchial n'est donc pas bloquée au moment où se déclenche la migration. Nous avons pu seulement constater que la concentration totale du sérum reste stationnaire entre les stades d'intermue  $C_2$  et  $C_3$  chez les femelles adultes, fait qui est peut-être en relation avec la vitellogénèse très active à cette période du cycle d'intermue. Chez les Eriocheir parvenus en estuaire (station de Moerdijk, tableau 13, p. 41) la concentration totale (mesurée par le  $\Delta$ ) du sérum n'augmente pas avec la salinité du milieu extérieur ; pour le même stade d'intermue  $C_4$ , elle est sensiblement égale à celle des crabes capturés en eau douce au début de la période migratoire (crabes capturés dans la Hunte en Septembre 1961, tableau 8, p. 33) ou légèrement inférieure (crabes capturés dans le lac Schildmeer en Septembre 1961 et dans le lac Zuidlaardermeer en Octobre 1962, tableaux 10, p. 36 et 12 p. 39). Les différences observées peuvent être provoquées, du moins en partie, par des variations des conditions climatiques lors des prélèvements de sérum et elles sont de toute façon trop faibles pour que l'on puisse admettre une déminéralisation du milieu intérieur chez les crabes parvenus en estuaire par rapport à ceux capturés en eau douce, au début de la période migratoire. Chez les

Cyclostomes et chez les Poissons migrateurs dont les déplacements s'effectuent dans un gradient de salinité, le comportement migratoire a été expliqué par une activité endocrinienne accrue et par un changement dans l'euryhalinité et les capacités de régulation osmotique des animaux lors de la maturité sexuelle (FONTAINE et KOCH, 1950). Ainsi, Petromyzon marinus n'est plus capable de supporter l'eau de mer après sa montée reproductrice vers les eaux douces (FONTAINE, 1930) ; Gasterosteus aculeatus gymnurus et Gasterosteus aculeatus trachurus montrent une diminution des capacités de réglage osmotique de leur milieu intérieur en eau salée au moment de la maturité sexuelle, or, ces Epinoches effectuent à l'approche de la maturité sexuelle une migration de la mer vers l'eau douce ou vers l'eau saumâtre (KOCH et HEUTS, 1943) ; l'anguille argentée qui descend vers la mer a une chlorémie plus basse que l'anguille jaune qui croît en eau douce, les différences apparaissent surtout chez les anguilles argentées capturées en eau douce pendant les mois d'Hiver (FONTAINE et CALLAMAND, 1948), elles sont beaucoup moins apparentes chez les anguilles argentées capturées en Automne (KOCH, 1949) ; Salmo salar manifeste une augmentation brusque d'euryhalinité lors de la transformation du parr qui vit en eau douce en smolt qui s'apprête à migrer en mer (HUNTSMAN et HOAR, 1939). Chez l'Eriocheir sinensis, plusieurs auteurs : SCHWABE (1933), SCHOLLES (1933), KOCH et HEUTS (1944) ont signalé une modification des capacités osmorégulatrices des femelles ovigères, ces femelles qui sont capturées dans une eau de salinité voisine de l'eau de mer ne sont plus capables de maintenir une concentration sanguine élevée en eau douce. Il semblait donc possible que des modifications de l'équilibre hydrominéral des crabes, accompagnant la maturité sexuelle, puissent être dans une certaine mesure à l'origine du comportement migratoire. L'étude comparative que nous avons entreprise dans la nature entre le milieu intérieur des crabes en stabulation et des migrants ne permet pas d'accepter cette hypothèse ; les résultats que nous avons obtenus étant toutefois influencés par les facteurs externes, il est nécessaire

de les confirmer sur des crabes maintenus en élevage dans des conditions bien définies. Nous avons abordé ce travail dans la deuxième partie de notre mémoire.

## V - Variations du milieu intérieur chez des Eriocheir adultes capturés au cours de la migration anadrome

### A - Lieu et milieu de capture, conditions de prélèvement du sérum

Le milieu intérieur d'Eriocheir sinensis est étudié sur des crabes adultes capturés au Printemps, lors de leur remontée vers les eaux saumâtres, dans la partie moyenne et inférieure (Haringvliet) de l'estuaire formé par la Meuse et le Waal en Hollande (figure 6). Deux séries de prélèvements de sérum sont effectuées au cours des mois de Juin 1960 et Mai 1961.

#### - 1ère série de prélèvements

Les crabes sont capturés le 9 Juin 1960 dans des nasses à anguilles dans la partie moyenne et inférieure de l'estuaire au niveau des localités : Den Bommel, Middelharnis, Hellevoetsluis. La salinité de l'eau mesurée à l'endroit des captures est comprise entre 5,273 g et 13,514 g de NaCl par litre, cette salinité est influencée fortement par la marée ainsi, au même endroit, en l'espace de 5 heures la salinité s'est abaissée de 13,514 g à 7,910 g de NaCl par litre. Les prélèvements de sérum sont effectués aussitôt après les captures, sur le bateau de l'inspection des pêches d'Utrecht qui a permis la liaison avec les différents groupes de pêcheurs travaillant dans l'estuaire. Ces prélèvements portent sur 28 crabes en stade d'intermue C<sub>4</sub> : 20 crabes mâles et 8 femelles ayant pondu.

## - 2ème série de prélèvements

Les crabes sont capturés le 31 Mai 1961 dans la partie inférieure de l'estuaire (Haringvliet) au Nord-Ouest de la localité d'Hellevoetsluis, de part et d'autre de la digue que l'on construit à cette époque pour fermer le Haringvliet. La salinité à l'endroit des captures atteint seulement 3,330 g de NaCl par litre, la température ambiante variant entre 16 et 22° C. Les prélèvements de sérum sont effectués aussitôt après les captures sur le bateau de l'institut des pêches. Ces prélèvements portent sur 25 animaux en stade d'intermue C<sub>4</sub> : 22 mâles et 3 femelles ayant pondu.

## B - Résultats

Les résultats des analyses qui sont restreintes à la détermination de l'abaissement cryoscopique du sérum sont rassemblés pour les deux séries de prélèvements dans le tableau 14. L'abaissement cryoscopique du sérum a pour valeur moyenne -1,251°C chez les crabes capturés en Juin 1960, -1,185° C chez les crabes capturés en Mai 1961, la différence est peut-être liée à la salinité plus faible constatée à l'endroit des captures lors de la deuxième série de prélèvements. Il n'apparaît pas de différences significatives entre les valeurs trouvées chez les mâles et celles des femelles.

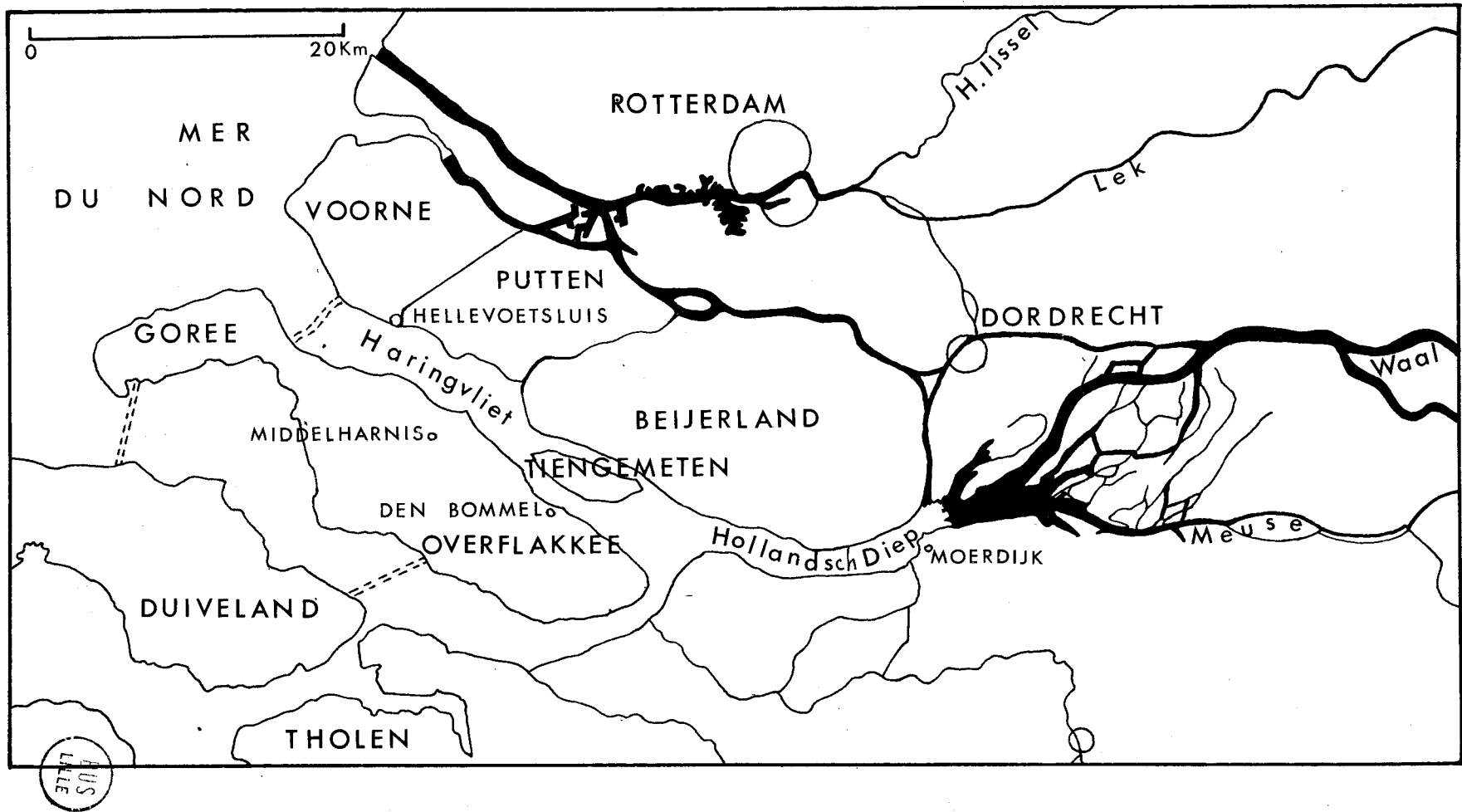


Figure 6. - Carte de l'estuaire formé par la Meuse et le Waal (Hollandsch Diep et Haringvliet).

Tableau 14

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

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

C - Discussion des résultats en fonction du comportement migratoire

L'abaissement cryoscopique du sérum des Eriocheir adultes capturés à l'époque de la remontée dans la partie moyenne et inférieure de l'estuaire formé par la Meuse et le Waal ( $\Delta = -1.215^\circ\text{C}$  et  $\Delta = -1.185^\circ\text{C}$ , tableau 14) est légèrement supérieur à celui des crabes capturés lors de la migration de descente dans la partie supérieure de cet estuaire ( $\Delta = -1.100^\circ\text{C}$ , tableau 13, p. 41) ; la différence est peut-être liée à l'influence de la salinité qui est moins élevée dans la partie supérieure de l'estuaire. On ne peut donc pas conclure à des modifications de la concentration sanguine en fonction du sens de la migration chez ces animaux. Les valeurs élevées du  $\Delta$  du sérum chez les migrants capturés au Printemps dans l'estuaire indiquent

toutefois que ces crabes sont capables de maintenir une concentration sanguine élevée en milieu de faible salinité et sont bien adaptés osmotiquement à l'eau saumâtre.

## VI - Résumé et conclusions de la première partie

Le milieu intérieur d'Eriocheir sinensis est étudié sur des crabes prépubères en stabulation dans les eaux douces ou saumâtres et sur des crabes adultes capturés au cours de la migration catadrome puis au cours de la migration anadrome. Les prélèvements d'hémolymphe sont effectués sur le terrain après la capture des animaux, les captures sont effectuées dans la rivière Hunte à Oldenbourg, dans les lacs Schildmeer et Zuidlaardermeer près de Groningue, dans l'estuaire formé par la Meuse et le Waal dans la région de Dordrecht.

Chez les crabes prépubères ou adultes en même stade d'intermue, l'abaissement cryoscopique du sérum varie suivant les lieux et l'époque des captures en fonction de la salinité du milieu extérieur et de la température. L'abaissement cryoscopique et les teneurs en ions  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  du sérum des crabes prépubères varient au cours du cycle d'intermue : le  $\Delta$ , les taux des ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  du sérum atteignent leur valeur maximum en fin du cycle d'intermue (stades  $\text{D}_1$  ou  $\text{D}_2$ ), la teneur en chlore du sérum se stabilise dès le stade  $\text{C}_4$ . Les variations du  $\Delta$  et du taux en chlore du sérum au début du cycle d'intermue sont dues à l'absorption active de sels minéraux qui a lieu après l'exuviation, la légère élévation du  $\Delta$  entre les stades  $\text{C}_4$  et  $\text{D}_1$  serait liée surtout à l'augmentation de la protidémie au cours du cycle d'intermue, enfin les variations des teneurs en ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  du sérum au cours du cycle d'intermue peuvent s'expliquer par les phénomènes de durcissement et de résorption qui affectent la carapace au cours de ce cycle. Chez les crabes adultes, des variations du milieu intérieur ont été constatées également au cours du cycle d'intermue : le  $\Delta$  et les taux des ions  $\text{Cl}^-$



et  $\text{Na}^+$  du sérum augmentent entre les stades  $\text{C}_2$  et  $\text{C}_4$ , l'absorption des sels minéraux n'est donc pas bloquée chez les crabes adultes qui s'apprêtent à migrer en mer. D'autre part, l'étude comparative du milieu intérieur des crabes prépubères et adultes capturés dans les mêmes stations en dehors de la période migratoire puis au cours de celle-ci n'indique pas de modifications du milieu intérieur en relation avec le comportement migratoire. De même, on n'observe pas de variations importantes de la concentration sanguine suivant le caractère catadrome ou anadrome de la migration. Les comparaisons que nous avons effectuées étant toutefois influencées par les facteurs externes, il est nécessaire de les reprendre sur une base expérimentale avant d'aboutir à une conclusion définitive. Des variations du milieu intérieur d'Eriocheir sinensis ont été recherchées en fonction de la taille et du sexe des animaux. La concentration sanguine ne paraît pas influencée par la taille des animaux prépubères ou adultes ; le milieu intérieur varie en fonction du sexe chez les crabes adultes : les femelles adultes ont une protidémie et un taux en ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  dans le sérum plus élevés que chez les mâles. L'augmentation de la protidémie chez les femelles adultes est liée vraisemblablement à l'importance de la vitellogénèse.

## DEUXIEME PARTIE

ETUDE, DANS LES CONDITIONS EXPERIMENTALES, DU MILIEU  
INTERIEUR D'ERIOCHEIR SINENSIS EN FONCTION DES FACTEURS  
EXTERNES ET INTERNES

L'étude des crabes dans les conditions naturelles met en évidence des variations du milieu intérieur en fonction des facteurs externes : salinité, conditions climatiques. La régulation ionique du milieu intérieur n'a pu toutefois être caractérisée sur les crabes capturés dans la nature : toutes nos stations se trouvent en eau douce ou saumâtre, nous n'avons pas capturé de crabes en eau de mer; d'autre part, il nous a été impossible de déterminer le rôle de la glande antennaire dans la régulation ionique car les prélèvements d'urine sont trop délicats pour être effectués sur le terrain. Si l'on considère les variations du milieu intérieur en fonction des facteurs internes, l'étude des crabes dans leur milieu naturel montre des variations en fonction du stade d'intermue et du sexe des animaux mais n'indique pas de variations en liaison avec la taille et le comportement migratoire. Les résultats obtenus en fonction du stade d'intermue, du sexe et de la taille des animaux ne peuvent être contestés car ils s'appuient sur des comparaisons effectuées entre des animaux prélevés au même endroit, en l'espace de quelques jours. Il faut noter toutefois que l'influence de la taille a été recherchée seulement sur des crabes prépubères ayant une taille comprise entre 44 mm et 70 mm et sur des crabes adultes ayant une taille comprise entre 54 mm et 80 mm, il est possible que des variations apparaissent sur une gamme de tailles plus étendue. Les résultats obtenus en fonction du comportement migratoire s'appuient sur des comparaisons entre animaux non migrateurs et migrateurs capturés à des époques différentes, ils peuvent

donc être influencés par les facteurs externes et il est nécessaire de les confirmer en étudiant les variations du milieu intérieur au cours de la croissance chez des crabes maintenus en eau douce, à température constante.

Nous avons complété les résultats obtenus dans la première partie de ce travail par l'étude des variations du milieu intérieur et de l'urine, sur des crabes maintenus en élevage, en fonction de quelques facteurs externes et internes. L'influence de deux facteurs externes a été recherchée sur la composition du sérum et de l'urine, ces facteurs sont, d'une part, la salinité, d'autre part, la concentration des différents ions dans le milieu extérieur. Parmi les facteurs internes, l'influence du stade d'intermue, de la taille et de l'état de maturité sexuelle a été précisée en suivant les variations du  $\Delta$  et de la teneur en chlore de l'hémolymphe sur des crabes maintenus en eau douce, à 20° C, pendant plusieurs intermues successives ; nous avons recherché également le rôle des pédoncules oculaires dans l'adaptation osmotique et dans la régulation osmotique et ionique des animaux.

## I - Rôle des facteurs externes

### A - Variations du $\Delta$ et des teneurs ioniques du sérum et de l'urine chez des crabes placés dans différents milieux de salinité

Le maintien d'une concentration sanguine élevée chez les Eriocheir maintenus en eau douce et l'hypotonicité de leur hémolymphe en milieu marin ou fortement salé ont été démontrés par SCHLIEPER (1929<sup>a</sup>) et par CONKLIN et KROGH (1939). SCHLIEPER (1930) indique en outre que le sang et l'urine de l'Eriocheir sont isotoniques. D'autre

part, les travaux de BETHE et BERGER (1931), BERGER (1931), SCHOLLES (1933), DRILHON et PORTIER (1939) apportent des données sur les teneurs des ions dans le milieu intérieur. Le travail le plus important est celui de SCHOLLES (1933) qui étudie à la fois les variations du  $\Delta$  et des teneurs ioniques de l'hémolymphe et de l'urine chez des crabes maintenus en eau douce et en eau de mer; il met ainsi en évidence une régulation très active du l'ion  $Mg^{++}$  qui apparaît beaucoup moins abondant dans l'hémolymphe que dans l'eau de mer et de l'ion  $Ca^{++}$  qui, au contraire, se trouve à un taux plus important dans l'hémolymphe que dans l'eau de mer; il montre également le rôle important joué par la glande antennaire dans la régulation ionique du milieu intérieur avec une rétention très importante des ions  $Ca^{++}$ ,  $Mg^{++}$  et à un moindre degré  $Cl^{-}$  dans l'urine des animaux placés en eau douce et au contraire une excrétion très abondante de l'ion  $Mg^{++}$  dans l'urine des crabes placés en eau de mer.

Le travail de SCHOLLES présente toutefois des lacunes: les méthodes d'analyse qu'il utilise sont parfois critiquables; ainsi, il n'est pas possible de doser correctement le calcium dans des liquides biologiques aussi riches en magnésium que l'eau de mer après une seule précipitation sous forme d'oxalate (ROBERTSON et WEBB, 1939), ses résultats ne s'appuient pas sur des bases statistiques, de plus ils sont incomplets, il n'y a pas de données concernant la régulation des ions  $Na^{+}$  et  $SO_4^{--}$  et la régulation ionique de l'Eriocheir n'a pas été étudiée en eau de mer concentrée. Il nous a donc paru nécessaire de reprendre l'étude du milieu intérieur et de l'urine d'Eriocheir sinensis en fonction de la salinité de manière à pouvoir comparer la régulation ionique de ce crabe à celle d'espèces qui sont également hypoosmotiques en milieu de forte salinité et qui ont été mieux étudiées, en particulier Pachygrapsus crassipes, Uca pugnax, Uca pugilator, Cardisoma armatum. Cette étude comporte les points suivants: après une brève description du

matériel et des méthodes employées, nous étudions les variations du  $\Delta$  et des teneurs ioniques du sérum dans trois milieux : eau douce, eau de mer, eau de mer concentrée, nous comparons dans chaque milieu les valeurs du  $\Delta$  et les taux des ions dans le sérum et dans l'urine, nous démontrons l'existence d'une corrélation entre l'excrétion du magnésium et la rétention du sodium dans l'urine, nous indiquons la présence dans l'urine d'un pigment jaunâtre dont la concentration augmente avec la salinité du milieu extérieur, nous étudions les variations du flux urinaire en eau douce et en eau de mer, enfin nous comparons la régulation osmotique et ionique de l'Eriocheir à celle d'autres espèces.

### 1 - Matériel et Méthodes

Presque tous les animaux utilisés dans nos expériences sont des crabes mâles adultes capturés lors de la migration catadrome en Octobre 1964, en eau saumâtre, dans les étangs de la région d'Emden, à proximité de l'estuaire de l'Ems. Les mesures de flux urinaire sont effectuées sur des crabes plus petits, crabes prépubères capturés dans l'Ems, au barrage d'Herbrum, en Juin 1964. Les animaux sont placés dans des aquariums en verre contenant deux litres de liquide renouvelé tous les jours. L'eau douce utilisée dans les expériences est obtenue à partir de l'eau potable après passage sur une charge de charbon actif et sur un filtre "Cuno-Micro-Klean", diamètre des pores : 5 microns. On élimine ainsi le chlore libre de l'eau et le fer colloïdal qui ont une action toxique sur les animaux : les crabes maintenus en eau non déchlorée présentent des autotomies fréquentes, d'autre part, le dépôt du fer colloïdal sur les branchies gêne l'absorption des sels minéraux (cf p. 82). L'eau de mer est prélevée au laboratoire de Wimereux, l'eau de mer concentrée est obtenue par ébullition d'eau de mer normale, elle est amenée ensuite au voisinage du taux de salinité désiré par addition d'eau de mer puis au titre exact par addition d'eau distillée. Les

prélèvements de sérum sont effectués d'après la méthode utilisée pour les crabes sacrifiés dans leur milieu naturel (cf p. 14), l'hémolymphe est toutefois obtenue en sectionnant l'extrémité d'un dactylopodite, méthode moins rapide mais plus sûre que celle qui consiste à inciser la membrane cuticulaire située à la base des pattes. Les prélèvements d'urine sont effectués en soulevant l'opercule qui recouvre le pore excréteur et en appliquant l'extrémité rodée d'une petite pipette de verre contre la membrane excrétrice, l'animal étant préalablement immobilisé par des bracelets de caoutchouc sur une planchette de bois ; l'urine monte d'elle-même par capillarité à l'intérieur de la pipette ou par aspiration à la bouche à l'aide d'un tuyau de caoutchouc. Les mesures de flux urinaire sont effectuées de la manière suivante : on vide les vessies des animaux par aspiration de l'urine au niveau des pores excréteurs, on immobilise les opercules avec du ciment dentaire et on remet les crabes dans l'eau. Au bout d'un temps déterminé, une heure généralement, on débouche les opercules et on recueille l'urine formée durant cet intervalle de temps dans une pipette de verre préalablement tarée. Le poids d'urine formé en 24 heures est ensuite rapporté au poids de l'animal et la mesure du flux urinaire est exprimée en pourcentage du poids du corps par 24 heures. Les déterminations du  $\Delta$  et des teneurs en ions  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  du sérum et de l'urine sont faites d'après les méthodes d'analyse utilisées pour les crabes sacrifiés dans la nature (cf p. 15). La détermination du calcium urinaire chez les crabes placés en eau de mer et en eau de mer concentrée est faite toutefois d'après une méthode de complexométrie indirecte (DE LEERSNYDER, 1962) car l'abondance du magnésium dans l'urine fausse les résultats obtenus avec une méthode directe. L'ion  $\text{SO}_4^{--}$  est déterminé, après calcination, par pesée du précipité de  $\text{SO}_4 \text{Ba}$  formé dans le sérum ou dans l'urine après addition d'un excès de  $\text{Cl}_2 \text{Ba}$  ; au préalable, les protides du sérum sont précipités par l'acide trichloracétique à 20 % et séparés par filtration.

Cette méthode ne peut toutefois être adaptée en microdosage et nous avons dû mélanger les sérums et les urines de plusieurs animaux pour obtenir les quantités de liquides nécessaires au dosage. La précision des résultats varie de 0,3 à 3 % suivant la concentration de l'ion  $\text{SO}_4^{--}$  dans le liquide biologique étudié. Tous les résultats des dosages sont exprimés en milliEquivalents par litre.

## 2 - Variations du sérum

L'abaissement cryoscopique et les teneurs en ions  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  du sérum sont déterminés sur chaque animal dans trois lots de dix crabes placés en eau douce, en eau de mer et en eau de mer concentrée. Les prélèvements de sérum sont effectués après un séjour de trois jours dans chaque milieu. Dix-huit crabes sont en outre sacrifiés pour l'étude des concentrations de l'ion  $\text{SO}_4^{--}$  dans le sérum en fonction de la salinité du milieu extérieur. Les résultats des analyses sont rassemblés dans les tableaux 15 et 16 p. 61. La composition de l'eau de mer normale et de l'eau de mer concentrée utilisées dans les expériences est indiquée dans le tableau 17 p. 62. La représentation graphique des résultats est donnée par les figures 7 à 13.

Le sérum d'Eriocheir sinensis est fortement hypertonique en eau douce, nettement hypotonique en eau de mer et en eau de mer concentrée : sur la figure 7 qui représente l'abaissement cryoscopique du sérum et de l'urine dans les trois milieux (eau douce, eau de mer, eau de mer concentrée) la courbe qui figure l'abaissement cryoscopique du sérum en fonction de la salinité se situe nettement au-dessus de la bissectrice de l'angle formé par les axes de coordonnées pour les salinités voisines de l'eau douce et au-dessous de cette bissectrice pour les salinités égales ou supérieures à l'eau de mer, or cette

Tableau 15

$\Delta$  et teneurs ioniques du sérum et de l'urine en fonction de la salinité chez Eriocheir sinensis

	S é r u m			U r i n e		
	En eau douce	En eau de mer	En eau de mer concentrée	En eau douce	En eau de mer	En eau de mer concentrée
$\Delta$ en ° C	-1.147 <sup>+</sup> 0.010	-1.576 <sup>+</sup> 0.016	-2.235 <sup>+</sup> 0.039	-1.133 <sup>+</sup> 0.015	-1.553 <sup>+</sup> 0.026	-2.259 <sup>+</sup> 0.041
Cl <sup>-</sup> en m Eq/l	273,33 <sup>+</sup> 5,74	398,40 <sup>+</sup> 4,86	575,20 <sup>+</sup> 9,03	286,00 <sup>+</sup> 8,09	384,80 <sup>+</sup> 9,34	569,40 <sup>+</sup> 10,62
Na <sup>+</sup> en m Eq/l	303,01 <sup>+</sup> 5,26	406,80 <sup>+</sup> 4,96	571,79 <sup>+</sup> 7,02	325,35 <sup>+</sup> 6,23	385,24 <sup>+</sup> 14,03	417,60 <sup>+</sup> 20,91
K <sup>+</sup> en m Eq/l	6,31 <sup>+</sup> 0,16	8,83 <sup>+</sup> 0,29	11,31 <sup>+</sup> 0,42	7,06 <sup>+</sup> 0,87	11,63 <sup>+</sup> 0,91	11,16 <sup>+</sup> 1,87
Ca <sup>++</sup> en m Eq/l	22,98 <sup>+</sup> 1,14	24,48 <sup>+</sup> 0,64	32,45 <sup>+</sup> 1,07	9,54 <sup>+</sup> 1,08	17,09 <sup>+</sup> 2,52	18,24 <sup>+</sup> 2,92
Mg <sup>++</sup> en m Eq/l	6,51 <sup>+</sup> 0,45	24,25 <sup>+</sup> 0,77	35,88 <sup>+</sup> 2,06	3,18 <sup>+</sup> 0,53	93,46 <sup>+</sup> 23,37	339,42 <sup>+</sup> 39,21

Tableau 16

Teneurs en ions SO<sub>4</sub><sup>--</sup> du sérum et de l'urine en fonction de la salinité chez Eriocheir sinensis (résultats en m Eq/l).

Milieu extérieur	Teneur en SO <sub>4</sub> <sup>--</sup> du sérum	Teneur en SO <sub>4</sub> <sup>--</sup> de l'urine
Eau douce	11,99	11,65
Eau de mer	16,53	97,85
Eau de mer concentrée	38,13	151,22





bissectrice correspond à des concentrations du milieu intérieur égales à celles du milieu extérieur. Tous les ions, à l'exception de l'ion  $\text{Ca}^{++}$ , se trouvent dans le sérum à un taux inférieur à celui où ils se trouvent dans l'eau de mer ou l'eau de mer concentrée (tableaux 15, 16, 17). En dépit de l'hypotonicité nette du sérum en eau de mer et en eau de mer concentrée, il y a des variations importantes de la concentration sanguine totale mesurée par l'abaissement cryoscopique et des teneurs en ions  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$  et à moindre degré  $\text{Mg}^{++}$  et  $\text{SO}_4^{--}$  du sérum avec la salinité du milieu extérieur ; les teneurs en ions  $\text{K}^+$  et  $\text{Ca}^{++}$  sont beaucoup plus stables, notamment la concentration en ions  $\text{Ca}^{++}$  du sérum apparaît sensiblement la même chez les animaux placés en eau douce et ceux placés en eau de mer.

Tableau 17

Analyse de l'eau de mer et de l'eau de mer concentrée utilisées dans les expériences sur Eriocheir sinensis.

	Eau de mer	Eau de mer concentrée
$\Delta$ en ° C	-1.835	-2.680
$\text{Cl}^-$ en m Eq/l	515,00	743,00
$\text{SO}_4^{--}$ en m Eq/l	53,29	78,82
$\text{Na}^+$ en m Eq/l	437,50	640,00
$\text{K}^+$ en m Eq/l	9,69	14,17
$\text{Ca}^{++}$ en m Eq/l	18,36	28,56
$\text{Mg}^{++}$ en m Eq/l	101,04	137,64

### 3 - Comparaison entre le sérum et l'urine

Des prélèvements d'urine sont effectués en même temps que les prélèvements de sérum sur les trois lots d'animaux placés en eau douce, en eau de mer et en eau de mer concentrée et sur les crabes sacrifiés en vue de l'étude de l'ion  $\text{SO}_4^{-2}$ . Les résultats des analyses sont également rassemblés dans les tableaux 15 et 16 et sont représentés graphiquement sur les figures 7 à 13.

L'urine d'Eriocheir sinensis est faiblement hypotonique par rapport au sérum chez les animaux placés en eau douce et en eau de mer, elle apparaît très légèrement hypertonique chez les crabes placés en eau de mer concentrée (tableau 15 et figure 7). Le chlore est légèrement plus abondant dans l'urine que dans le sérum chez les crabes maintenus en eau douce, il est au contraire légèrement moins abondant dans l'urine que dans le sérum chez les crabes maintenus en eau de mer ou en eau de mer concentrée (tableau 15 et figure 8) ; la rétention de l'ion  $\text{Cl}^-$  dans l'urine ne semble donc pas dépendre essentiellement de la salinité du milieu extérieur ainsi que l'a indiqué SCHOLLES (1933). Le sodium est légèrement plus abondant dans l'urine que dans le sérum chez les crabes maintenus en eau douce, il est retenu fortement dans l'urine chez les animaux placés en eau de mer et en eau de mer concentrée (tableau 15 et figure 9). Le potassium se trouve à des taux moyens sensiblement identiques dans le sérum et l'urine des crabes maintenus en eau douce et en eau de mer concentrée, son taux moyen est par contre plus élevé dans l'urine que dans le sérum chez les crabes maintenus en eau de mer (tableau 15 et figure 10). Il semble toutefois difficile d'établir une relation entre l'excrétion ou la rétention de l'ion  $\text{K}^+$  dans l'urine et la salinité du milieu extérieur : dans un même lot d'individus, on trouve, en effet, des crabes qui présentent, les uns, un taux de potassium beaucoup plus important dans l'urine que dans le sérum, les autres, au contraire, un taux de potassium beaucoup plus faible dans l'urine que dans le sérum, il se

peut que l'excrétion du potassium dans l'urine soit surtout fonction de l'état nutritionnel du crabe, SCHOLLES (1933) a noté, en effet, une diminution du potassium urinaire chez les Eriocheir maintenus à jeun. Le calcium est moins abondant dans l'urine que dans le sérum chez les crabes placés dans les trois milieux : eau douce, eau de mer, eau de mer concentrée (tableau 15 et figure 11). Le magnésium est retenu dans l'urine chez les crabes maintenus en eau douce, il est abondamment excrété chez les crabes placés en eau de mer et en eau de mer concentrée (tableau 15 et figure 12). Une excrétion très importante de l'ion  $\text{SO}_4^{--}$  s'observe également chez les animaux placés en eau de mer et en eau de mer concentrée (tableau 16 et figure 13).

#### 4 - Existence d'une corrélation entre l'excrétion du magnésium et la rétention du sodium dans l'urine

Si nous considérons non plus les valeurs moyennes mais les taux des ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Mg}^{++}$  dans l'urine de chaque crabe en expérience, nous constatons que les crabes qui ont une excrétion magnésienne élevée retiennent très énergiquement le sodium dans leur urine ; inversement, la rétention urinaire du sodium est faible chez les animaux qui excrètent le magnésium à un taux modéré. Nous avons ainsi été amenés à rechercher l'existence d'une corrélation entre l'excrétion du magnésium et la rétention du sodium dans l'urine. La figure 14 représente graphiquement la différence entre les taux de magnésium urinaire et sérique ( $\text{MgU} - \text{MgS}$ ) en fonction de la différence entre les taux de sodium urinaire et sérique ( $\text{NaU} - \text{NaS}$ ) chez les crabes placés dans les trois milieux : eau douce, eau de mer, eau de mer concentrée. Nous avons figuré également sur le graphique la ligne de régression qui représente la variation moyenne de  $\text{MgU} - \text{MgS}$  en fonction de  $\text{NaU} - \text{NaS}$ . Il apparaît nettement une variation inverse de  $\text{MgU} - \text{MgS}$  en fonction de  $\text{NaU} - \text{NaS}$ . Nous avons établi le coefficient de corrélation  $r$  entre les

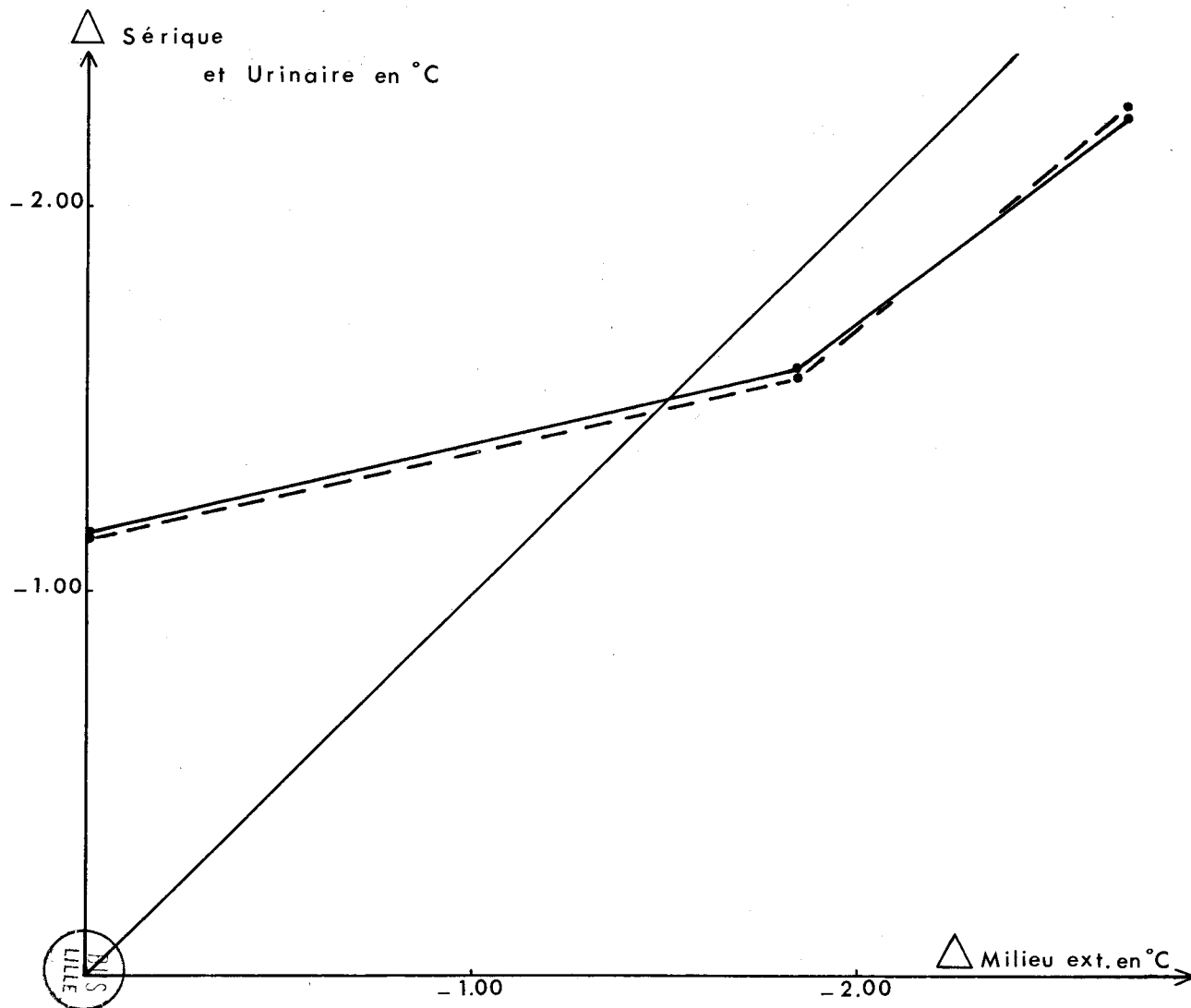


Figure 7. - Comparaison entre l'abaissement cryoscopique du sérum et de l'urine d'E. s. en fonction de la salinité (les traits pleins joignent les valeurs obtenues pour le sérum, les traits interrompus joignent les valeurs obtenues pour l'urine; la bissectrice de l'angle formé par les axes de coordonnées correspond à une isotonie théorique).

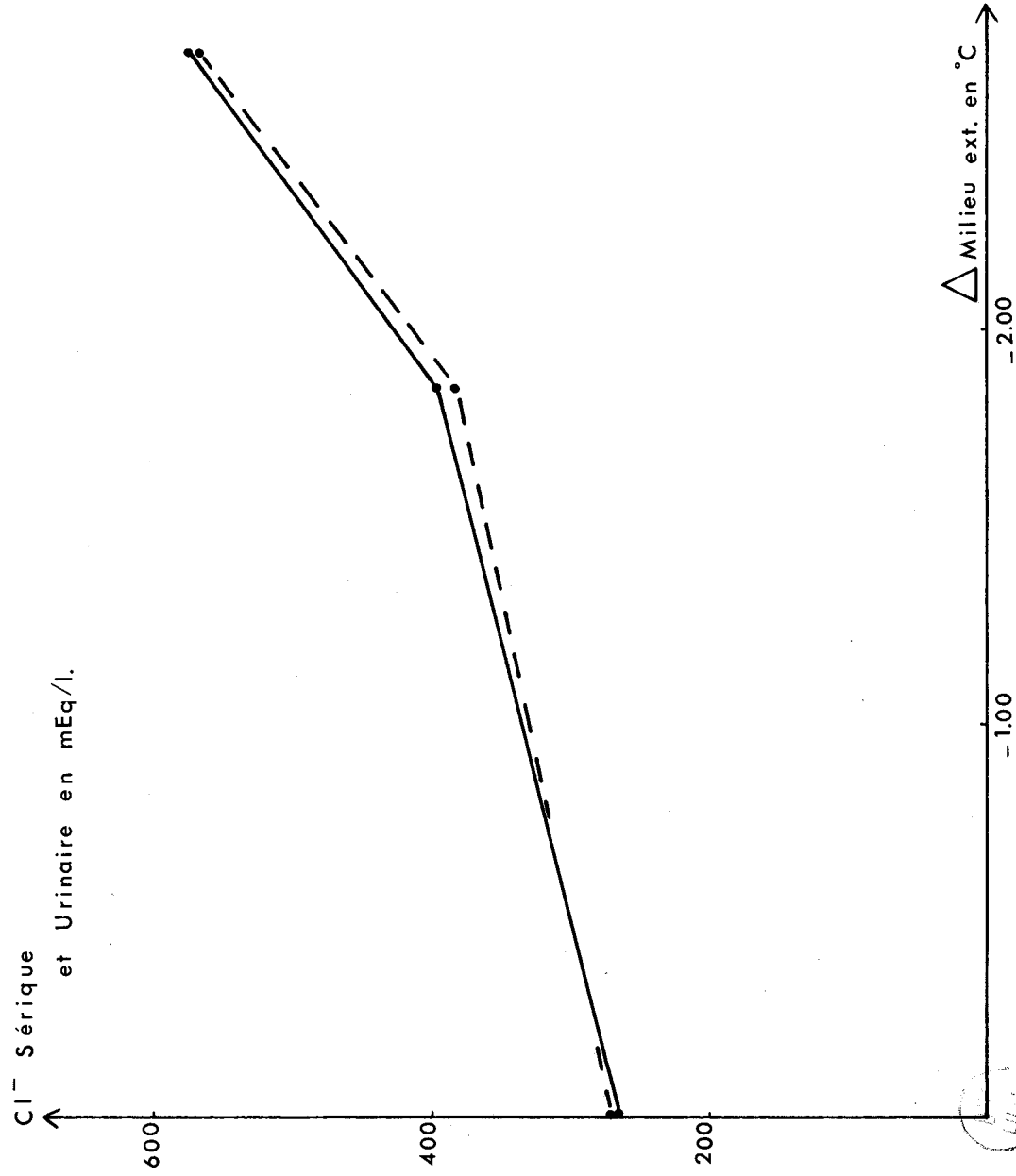


Figure 8. - Comparaison entre la teneur en chlore du sérum et de l'urine d'E. s. en fonction de la salinité.

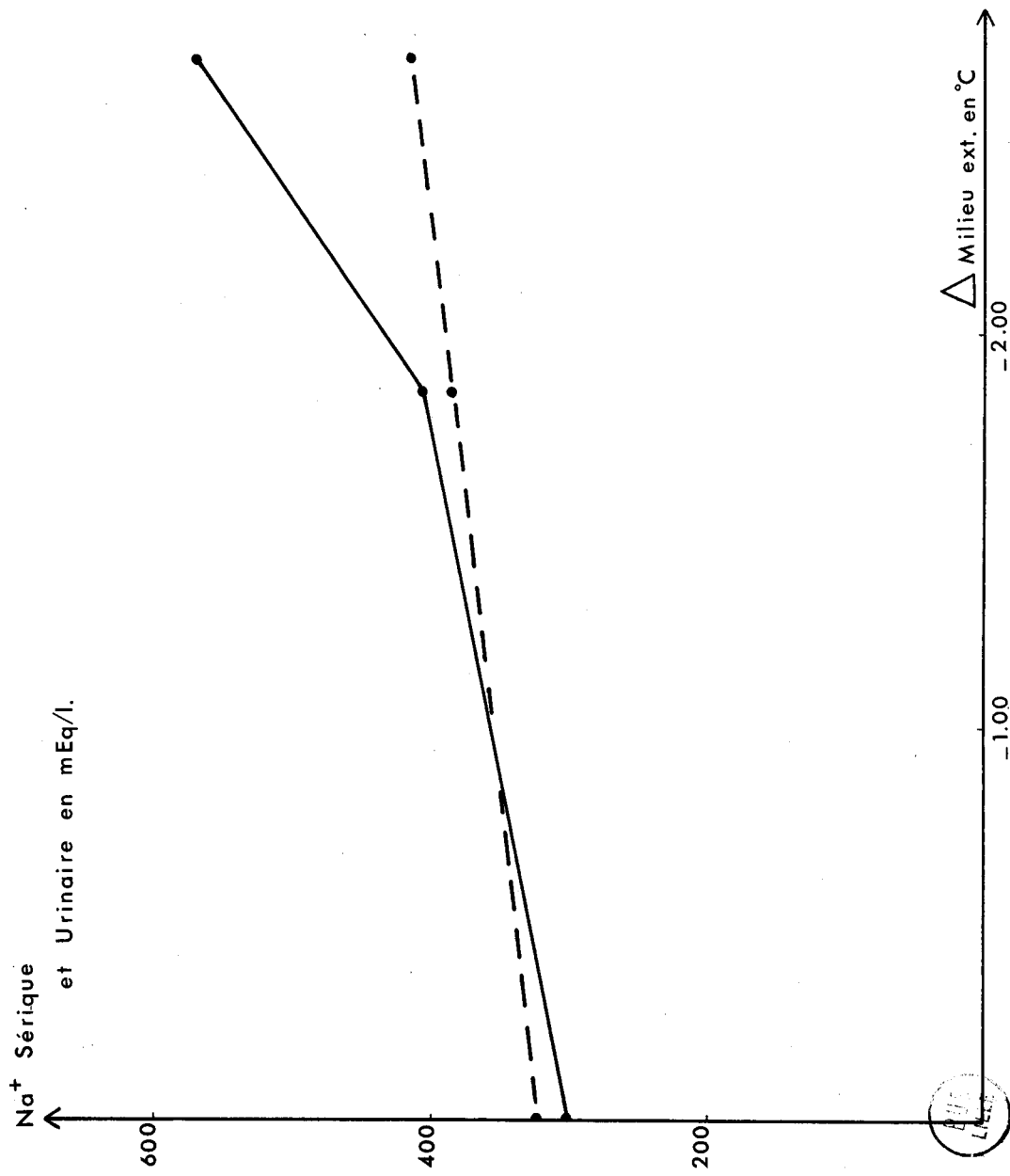


Figure 9. - Comparaison entre la teneur en sodium du sérum et de l'urine d'E. s. en fonction de la salinité.

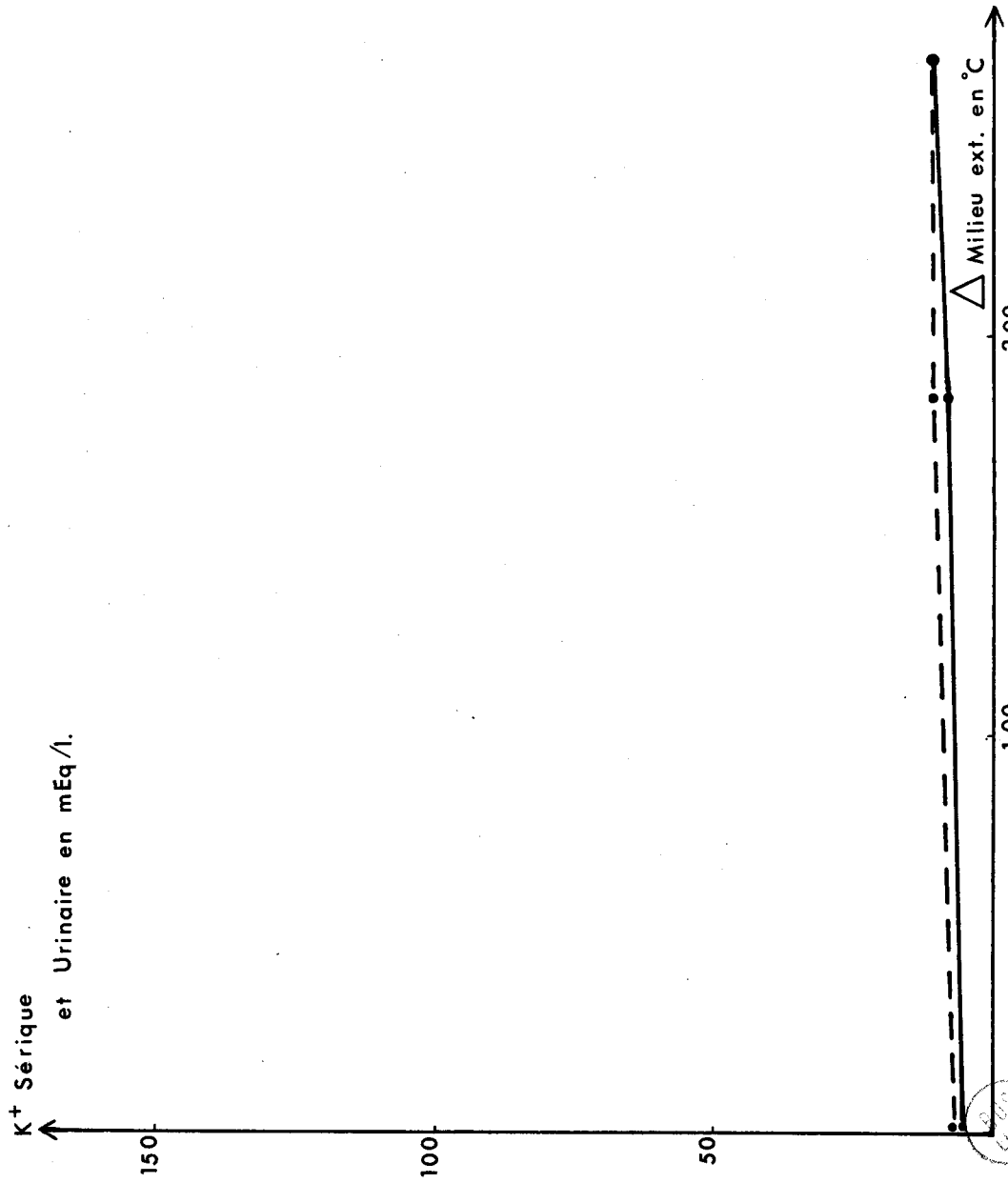


Figure 10. - Comparaison entre la teneur en potassium du sérum et de l'urine d'E.s. en fonction de la salinité.

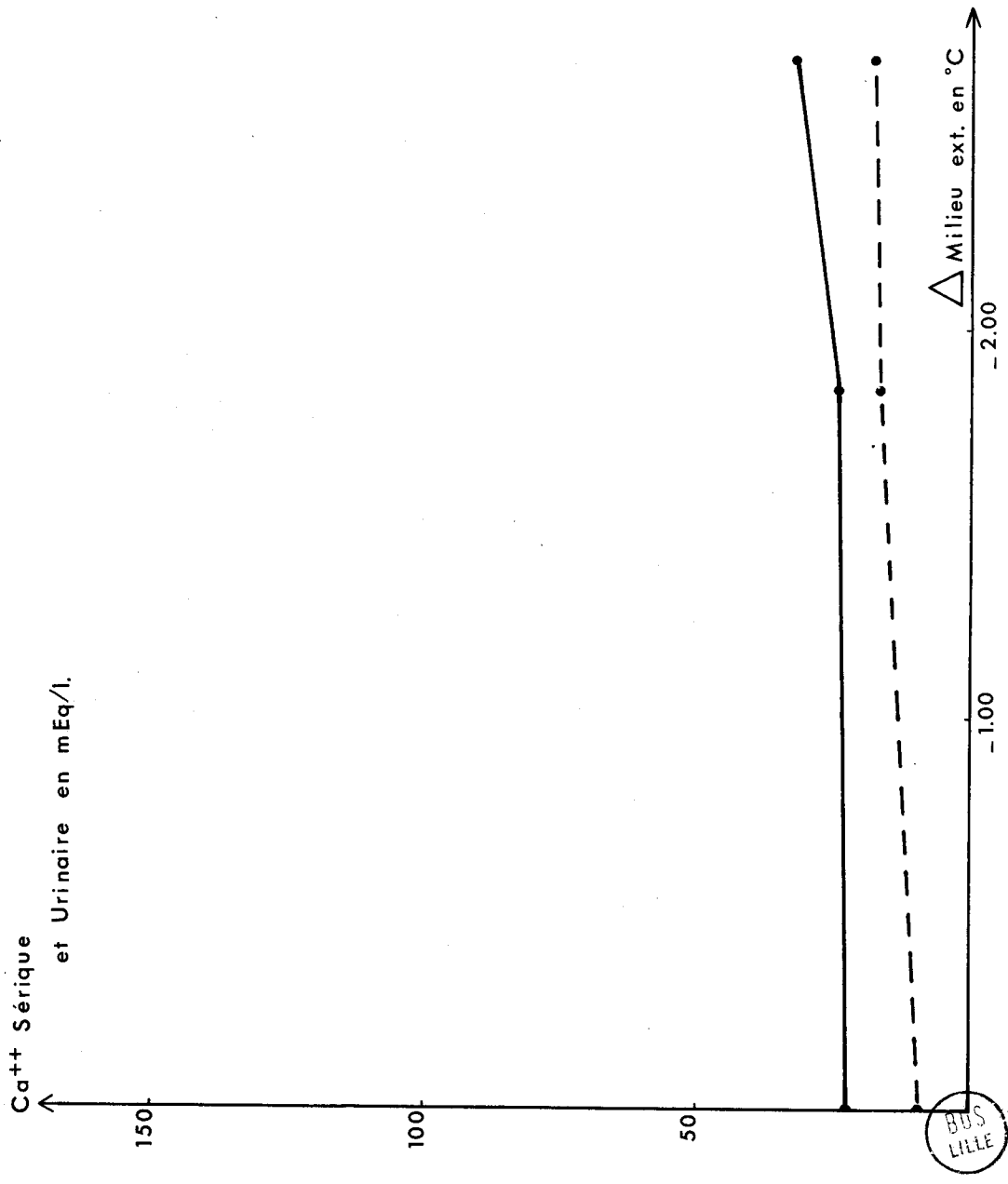


Figure 11. - Comparaison entre la teneur en calcium du sérum et de l'urine d'E.s. en fonction de la salinité.



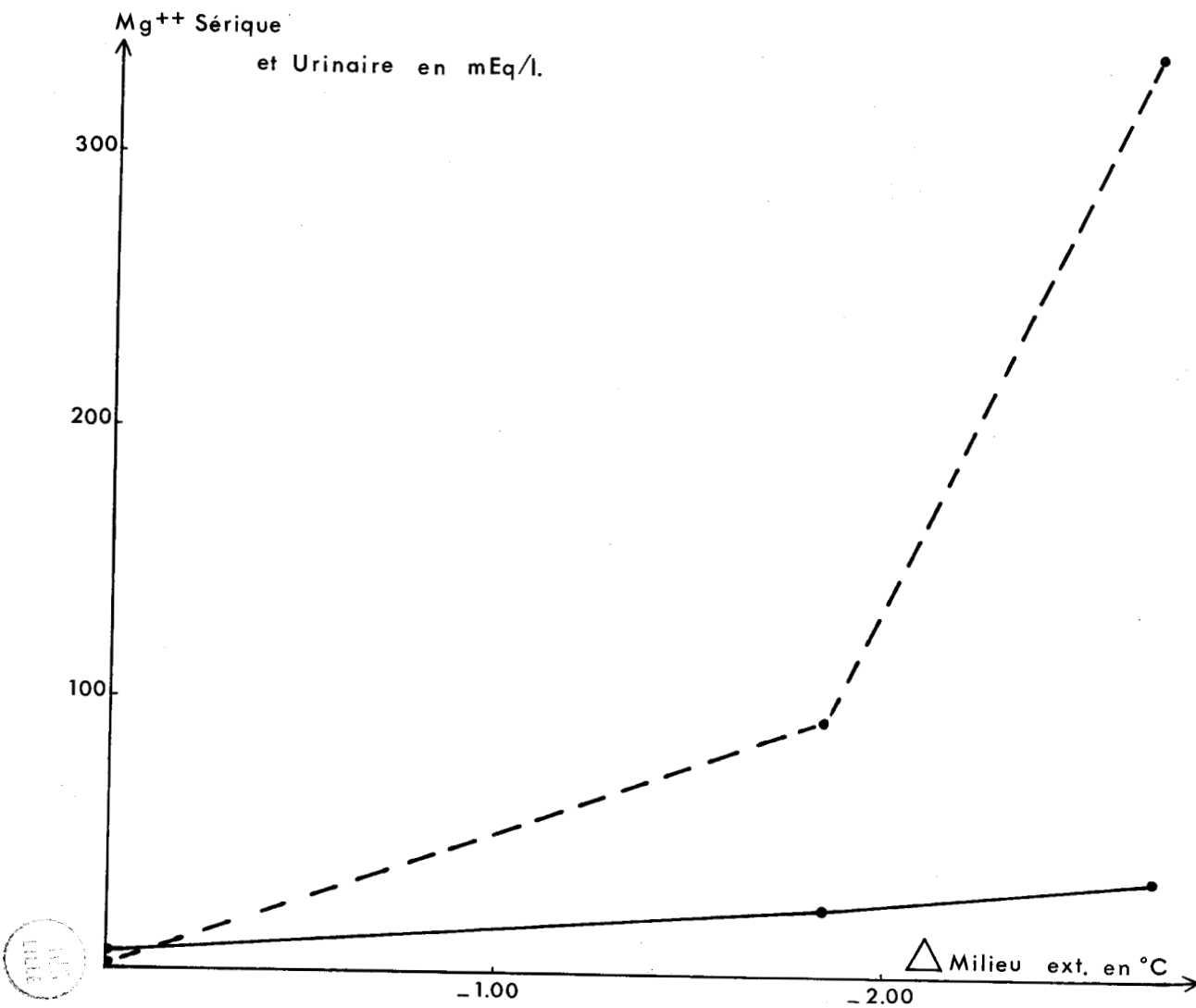


Figure 12. - Comparaison entre la teneur en magnésium du sérum et de l'urine d'E.s. en fonction de la salinité.

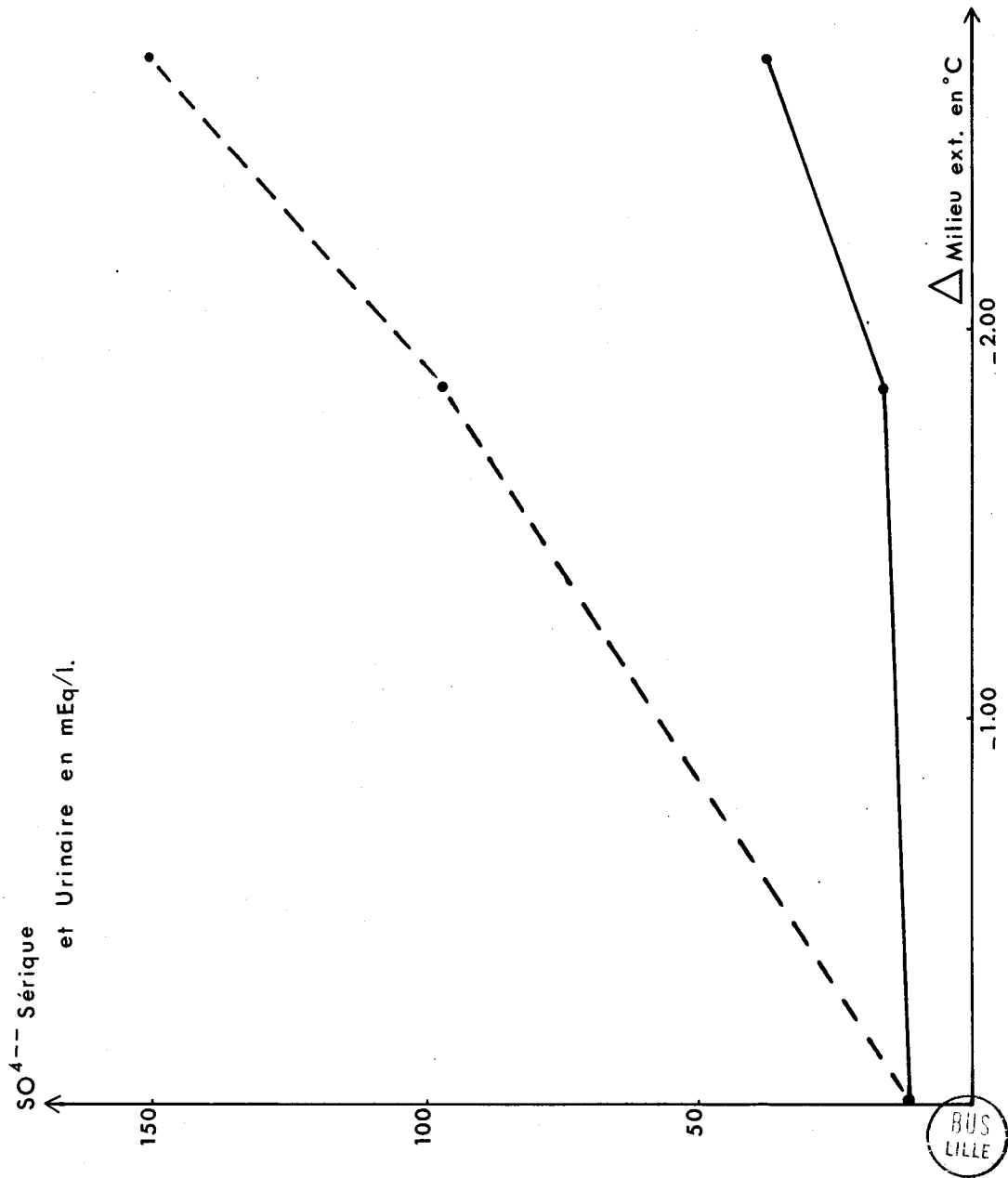


Figure 13. - Comparaison entre la teneur en ions  $\text{SO}_4^{--}$  du s rum et de l'urine d'E.s. en fonction de la salinit .

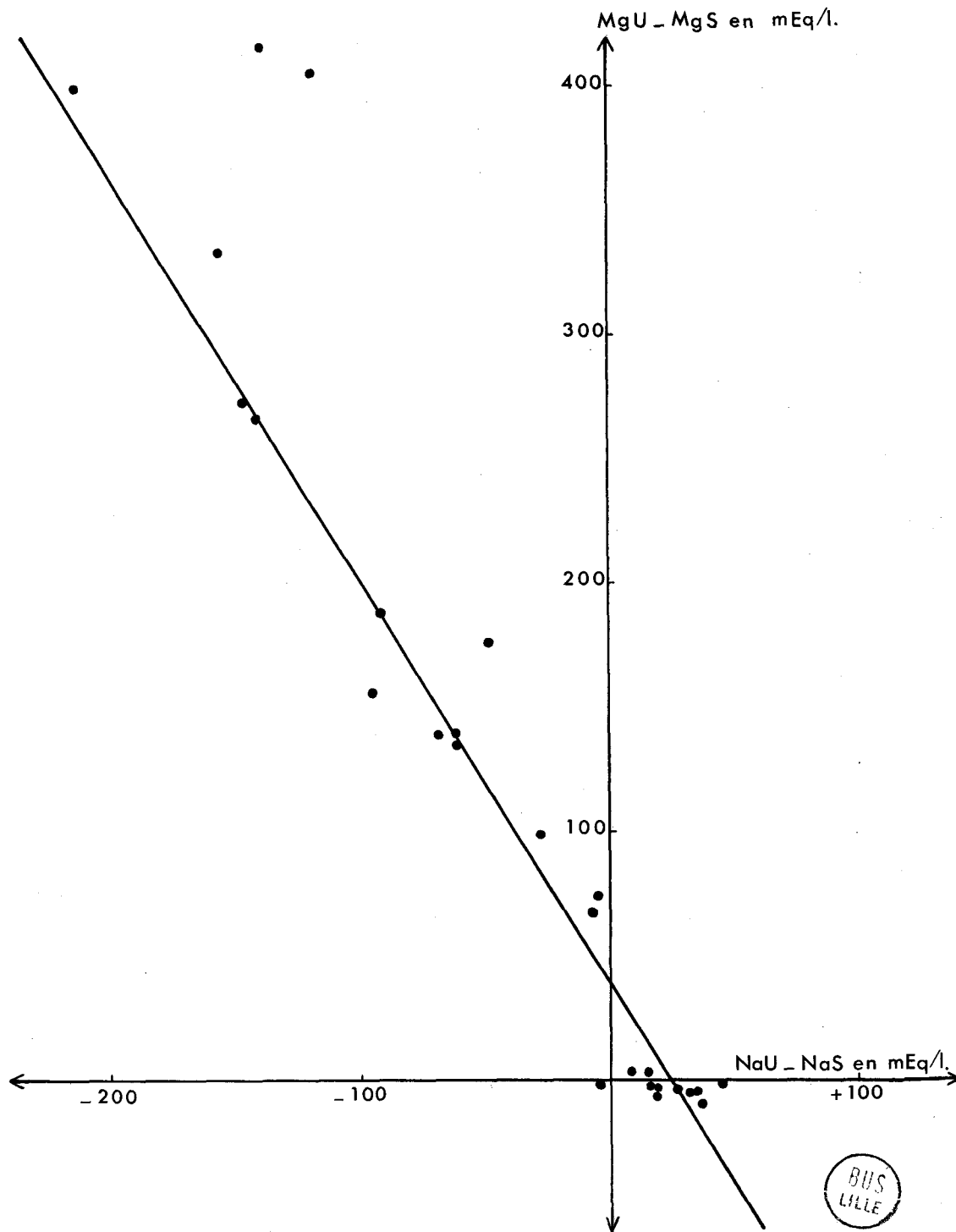


Figure 14. - Graphique donnant les valeurs de  $MgU - MgS$  (différence entre les taux de magnésium dans l'urine et dans le sérum) en fonction de  $NaU - NaS$  (différence entre les taux de sodium dans l'urine et dans le sérum) chez des Eriocheir placés en eau douce, en eau de mer et en eau de mer concentrée.

valeurs trouvées pour MgU - MgS et celles trouvées pour NaU - NaS, ce coefficient de corrélation est négatif, il est égal à - 0.90. Pour un coefficient de sécurité de 95 %, ce coefficient de corrélation diffère, en valeur absolue, très significativement de zéro ( $r > 0,368$ ) ; nous pouvons donc affirmer l'existence d'une corrélation négative entre l'excrétion du magnésium et l'excrétion du sodium urinaire. Eriocheir sinensis n'est pas la seule espèce à excréter le magnésium et à retenir le sodium dans son urine lorsqu'il est placé en milieu hypertonique, ce phénomène a été signalé chez Pachygrapsus crassipes (PROSSER, GREEN et CHOW, 1955), Uca pugnax et Uca pugilator (GREEN, HARSCH, BARR et PROSSER, 1959), Ocypode albicans, Cardisoma guanhumi (GIFFORD, 1958), Hemigrapsus oregonensis (GROSS, 1961) ; d'autre part, chez un crabe terrestre de la famille des Gécarcinidés Cardisoma armatum, nous avons démontré également l'existence d'une corrélation entre l'excrétion du magnésium et l'excrétion du sodium dans l'urine (DE LEERSNYDER et HOESTLANDT, 1963-1964). Il semble que ce phénomène soit assez général chez les espèces qui possèdent une régulation hypoosmotique en eau de mer normale ou concentrée.

##### 5 - Changements de coloration de l'urine en fonction de la salinité

L'urine d'Eriocheir sinensis est incolore chez les crabes placés en eau douce, elle est généralement incolore avec parfois un reflet jaunâtre chez les crabes placés en eau de mer, elle est souvent jaunâtre chez les crabes placés en eau de mer concentrée (tableau 18).

Il semble donc qu'il y ait dans l'urine un pigment jaunâtre dont la concentration augmente avec la salinité du milieu extérieur. Nous n'avons pas identifié ce pigment, il s'agit peut-être d'un acide organique de teinte jaune secrété par les cellules de saccule et dont la présence a été signalée par MARCHAL (1892) dans l'urine de Maia squinado.

Tableau 18

Pourcentages des crabes qui ont une urine incolore, une urine avec reflet jaunâtre ou une urine jaunâtre dans les trois milieux : eau douce, eau de mer et eau de mer concentrée.

Milieu extérieur	% des crabes dont l'urine est incolore	% des crabes dont l'urine possède un reflet jaunâtre	% des crabes dont l'urine est jaunâtre
Eau douce	100 %	0 %	0 %
Eau de mer	70 %	30 %	0 %
Eau de mer concentrée	20 %	10 %	70 %

La concentration de ce pigment dans l'urine des crabes placés en milieu hypertonique est intéressante à signaler car elle peut s'expliquer par une réabsorption d'eau à partir de l'urine primaire formée par filtration. Cette constatation qui a été faite également sur un autre crabe : Cardisoma armatum (DE LEERSNYDER et HOESTLANDT, 1963 - 1964) confirme donc les résultats de RIEGEL et LOCKWOOD (1961) qui ont mis en évidence une réabsorption d'eau à partir de l'urine chez Carcinus maenas : le rapport de l'inuline urinaire à l'inuline sanguin s'accroît chez les crabes maintenus en atmosphère saturée d'eau tandis que le rapport du sodium urinaire au sodium sanguin s'abaisse. l'eau serait donc réabsorbée de l'urine principalement avec des ions  $\text{Na}^+$ .

#### 6 - Variations du flux urinaire

La comparaison du  $\Delta$  et des teneurs ioniques du sérum et de l'urine ne permet pas à elle seule d'estimer l'activité des organes

excréteurs dans la régulation osmotique et ionique d'une espèce, il est nécessaire également de connaître l'importance du flux urinaire. SCHLIEPER (1929<sup>b</sup>) a constaté une augmentation de poids chez les Eriocheir maintenus en eau douce et, au contraire, une légère chute de poids chez les Eriocheir maintenus en eau de mer, après blocage des pores excréteurs. Il met ainsi en évidence l'existence d'une production d'urine importante dans le cas des animaux d'eau douce et nulle dans le cas des crabes adaptés à l'eau de mer. SCHOLLES (1933) par une méthode identique à celle utilisée par SCHLIEPER a essayé de mesurer le flux urinaire d'Eriocheir sinensis en eau douce, il trouve une valeur égale à 3,6 % du poids du corps en 24 heures. Nous avons essayé de mesurer le flux urinaire d'Eriocheir sinensis chez des animaux maintenus d'une part en eau douce, d'autre part en eau de mer par une méthode un peu différente : celle-ci consiste à recueillir directement et à peser l'urine formée durant un temps déterminé, dans un milieu donné, après vidage des vessies et blocage des pores excréteurs (cf p. 59). Les mesures sont effectuées à la température de 20 ° C après une période d'adaptation d'au moins 5 jours dans chaque milieu. Les résultats sont rassemblés dans le tableau 19.

Tableau 19

Flux urinaire d'Eriocheir sinensis en % du poids du corps par 24 h.

Nombre des animaux	Crabes en eau douce	Nombre des animaux	Crabes en eau de mer
1	13,85	7	11,51
2	23,36	8	12,21
3	22,67	9	18,37
4	26,12	10	14,75
5	15,96	11	11,05
6	9,98	12	7,83
n = 6	M = 18,66 <sup>+</sup> -2,57	n = 6	M = 10,95 <sup>+</sup> -1,88

Le flux urinaire des crabes maintenus en eau douce s'élève en moyenne à 18,66 % du poids du corps par 24 heures, cette valeur est beaucoup plus élevée que celle donnée par SCHOLLES : 3,6 % du poids du corps par 24 heures. L'écart entre les résultats de SCHOLLES et nos propres résultats est peut-être lié, du moins en partie, aux techniques différentes utilisées par cet auteur et par nous-mêmes pour mesurer le flux urinaire, il peut être dû également à des différences de température lors des expériences : la production d'urine est sans doute plus importante à haute qu'à basse température, enfin il semble que les déterminations de SCHOLLES aient été faites sur des crabes ayant une taille supérieure (valeur moyenne rapportée à un animal de 60 grammes) à celle des crabes utilisées dans nos expériences (poids variant entre 8 et 25 grammes), il se peut que la production d'urine soit plus importante chez les petits crabes. Le flux urinaire des crabes maintenus en eau de mer s'élève en moyenne à 10,95 % du poids du corps par 24 heures, il semble donc que la production urinaire de l'Eriocheir soit moins abondante en eau de mer qu'en eau douce. Ce résultat est en accord avec ceux qui ont été obtenus chez d'autres Crustacés : Carcinus maenas (NAGEL, 1934), Palaeomonetes varians (PARRY, 1955), Cardisoma armatum (DE LEERSNYDER et HOESTLANDT, 1963-1964) et qui indiquent également une diminution du flux urinaire en fonction de la salinité. PARRY (1955) a montré toutefois que la production d'urine chez Palaeomonetes varians décroît avec la salinité du milieu extérieur jusqu'à un minimum qui correspond à l'isotonie du milieu intérieur et du milieu extérieur, elle augmente à nouveau en milieu hypertonique. Nous avons recherché s'il y a des modifications brusques du flux urinaire lors de l'adaptation osmotique. Nous avons, dans ce but, mesuré le flux urinaire chez un crabe transféré de l'eau de mer à l'eau douce et chez deux crabes transférés de l'eau douce à l'eau de mer, d'abord dans le milieu initial puis dans le nouveau milieu en fonction du temps. Nous avons mis ainsi en évidence une augmentation très nette du flux urinaire lors du choc osmotique (11,57 % à 101,43 % du poids

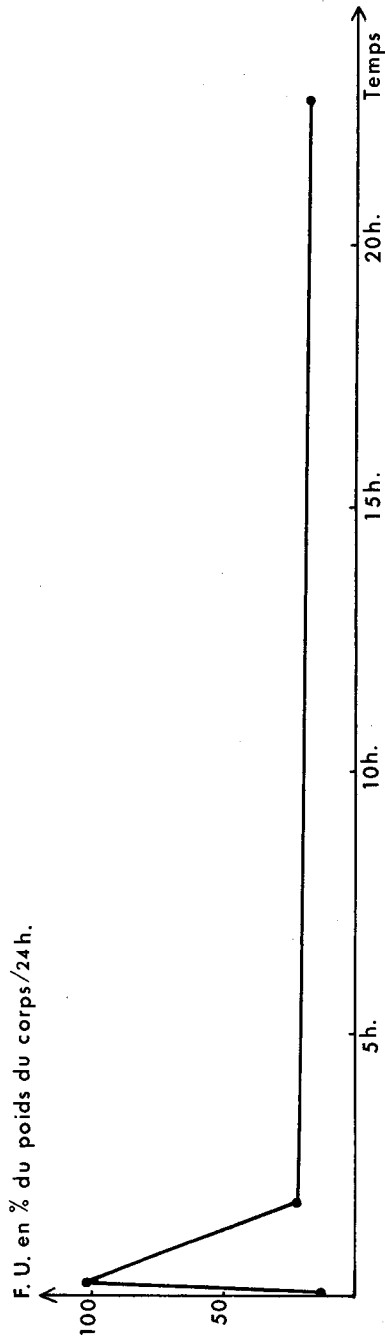


Figure 15. - Variations du flux urinaire en fonction du temps chez un crabe transféré de l'eau de mer à l'eau douce.

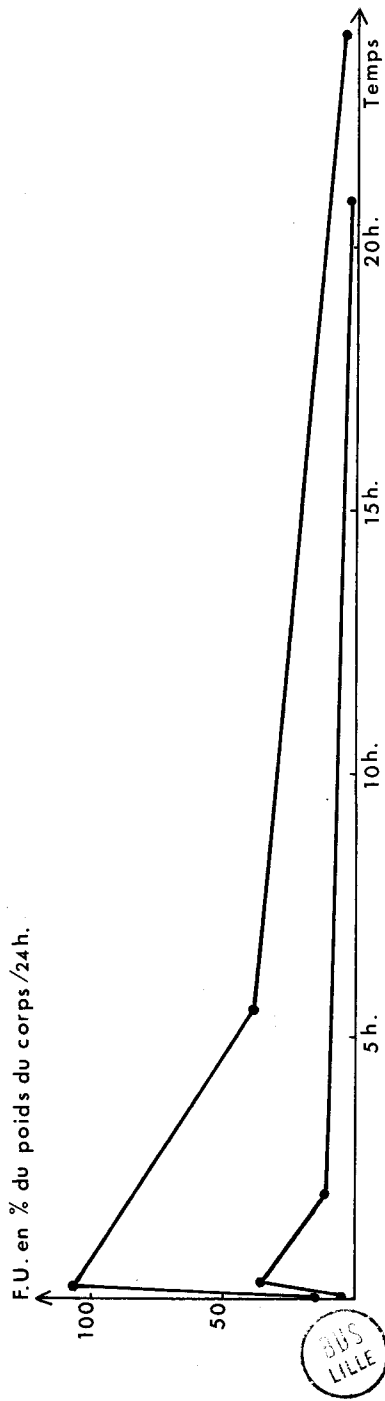


Figure 16. - Variations du flux urinaire en fonction du temps chez deux crabes transférés de l'eau de mer à l'eau douce.



du corps par 24 heures chez le crabe transféré à l'eau douce ; 14,51 % à 106,81 %, 7,15 % à 35,87 % du poids du corps par 24 heures chez les crabes transférés à l'eau de mer, figures 15 et 16). Cette augmentation du flux urinaire est toutefois temporaire; après 24 heures, le flux urinaire présente une valeur normale dans le nouveau milieu. L'augmentation du flux urinaire lors du transfert brusque de l'eau de mer à l'eau douce peut s'expliquer par la nécessité d'éliminer rapidement le brusque afflux d'eau qui tend à pénétrer par osmose dans l'organisme du crabe. L'augmentation du flux urinaire lors du transfert brusque de l'eau douce à l'eau de mer est plus difficile à expliquer car il s'effectue contre un gradient de concentration, le crabe ayant tendance, au contraire, à perdre de l'eau dans le nouveau milieu. Il est possible que le flux urinaire de l'Eriocheir soit fonction en eau douce du gradient osmotique entre le milieu intérieur et le milieu extérieur et soit fonction en eau de mer de la quantité d'eau qui est absorbée activement, contre un gradient de concentration, pour compenser les pertes d'eau osmotiques et assurer la régulation ionique du milieu intérieur.

#### 7 - Comparaison avec d'autres espèces

Le milieu intérieur d'Eriocheir sinensis est hypertonique en eau douce, hypotonique en eau de mer et en eau de mer concentrée. Ces deux types de régulation : hypertonicité en milieu dilué, hypotonicité en milieu salé se rencontrent chez des Crustacés appartenant à des groupes très divers. Parmi les Décapodes Macroures, on trouve ces deux types de régulation chez des crevettes appartenant à la famille des Penaeidés : Penaeus aztecus et Penaeus duorarum (WILLIAMS, 1960) et à la famille des Palaemonidés : Palaemonetes varians (PANIKKAR, 1939), Palaemon serratus (PANIKKAR, 1940). Chez les Décapodes Anomoures, on les trouve dans la famille des Coenobitidés : Birgus latro (GROSS, 1957<sup>a</sup>). Chez les Décapodes Brachyours, on

trouve ces deux types de régulation dans la famille des Ocypodidés : Ocypode albicans (FLEMISTER et FLEMISTER, 1951 ; FLEMISTER, 1958), Uca crenulata (JONES, 1941), Uca tangeri (NICOU, 1960) et vraisemblablement Uca pugnax et Uca pugilator (GREEN, HARSCH, BARR et PROSSER, 1959), dans la famille des Grapsidés à laquelle appartient l'Eriocheir : Pachygrapsus crassipes (JONES, 1941 ; PROSSER, GREEN et CHOW, 1955 ; GROSS, 1957<sup>a</sup>), Goniopsis cruentatus (FLEMISTER, 1958), Sesarma erythroductyla, Leptograpsus variegatus, Heloecius cordiformis (EDMONDS, 1935), Hemigrapsus oregonensis (GROSS, 1963<sup>a</sup>), dans la famille des Gécarcinidés : Cardisoma armatum (DE LEERSNYDER et HOESTLANDT, 1963, 1963-1964). En dehors des Décapodes, ce double type de régulation a été signalé chez deux Crustacés Isopodes appartenant à la famille des Sphaeromidés : Gnorimosphaeroma oregonensis oregonensis, Sphaeroma pentodon (RIEGEL, 1959) et chez un Crustacé Phyllopode : Artemia salina (CROGHAN, 1958). Les Crustacés qui présentent ces deux types de régulation diffèrent par l'indépendance plus ou moins grande de leur milieu intérieur vis à vis du milieu extérieur, par leurs fonctions de régulation plus ou moins développées vis à vis des milieux pauvres en sels ou au contraire salés et par leur habitats naturels qui sont très divers : eau douce, eaux saumâtres, eau de mer, eaux sursalées, habitat terrestre. L'Eriocheir fait partie des espèces qui présentent de larges variations de la pression osmotique du milieu intérieur en fonction de la salinité du milieu extérieur, les tissus de cette espèce sont donc adaptés à des changements de la concentration sanguine, adaptation qui est assurée par les variations de la concentration des acides aminés intracellulaires (DUCHATEAU et FLORKIN, 1955, 1956). L'Eriocheir manifeste d'autre part une capacité de régulation très étendue vis-à-vis des milieux dilués grâce à une absorption active de sels minéraux qui compense exactement les pertes de sels par diffusion aux concentrations voisines ou supérieures à 4 m M de sodium par litre (SHAW, 1961). Cette faculté lui permet de vivre constamment en eau douce où il accomplit la plus grande partie de son cycle biologique. L'adaptation de l'Eriocheir à l'eau douce se traduit

également par la capacité de retenir les ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  dans son urine. Il est toutefois moins adapté à ce milieu que certaines espèces dulcicoles telles Potamobius fluviatilis, Potamobius leptodactylus (HERRMANN, 1931; SCHOLLES, 1933), Astacus pallipes (SHAW, 1959<sup>a</sup>), Gammarus pulex (SHAW et SUTCLIFFE, 1961), Potamon niloticus (SHAW, 1959<sup>b</sup>) qui ont abaissé leur concentration sanguine en eau douce ou bien qui ont également la capacité de retenir fortement les ions monovalents dans leur urine ou bien encore qui maintiennent une concentration sanguine stable à une concentration externe encore plus basse que celle exigée par l'Eriocheir, faculté qui leur permet de vivre dans des eaux moins minéralisées que cette espèce.

L'adaptation de l'Eriocheir en milieu hypertonique est caractérisée par une excrétion magnésienne abondante et par une rétention importante du sodium urinaire. Ces deux phénomènes : excrétion du magnésium et rétention du sodium dans l'urine ont été signalés chez plusieurs espèces qui gardent également un milieu intérieur hypotonique en eau de mer normale et concentrée : Pachygrapsus crassipes (PROSSER, GREEN et CHOW, 1955), Uca pugnax et Uca pugilator (GREEN, HARSCH, BARR et PROSSER, 1959), Ocypode albicans, Cardisoma guanhumi (GIFFORD, 1958), Hemigrapsus oregonensis (GROSS, 1961), Cardisoma armatum (DE LEERSNYDER et HOESTLANDT, 1963-1964). Comme la rétention du sodium urinaire peut être associée à une réabsorption d'eau (RIEGEL et LOCKWOOD, 1961), ce mode de régulation a pu permettre aux animaux qui en sont pourvus de coloniser le milieu terrestre à condition de posséder des téguments peu perméables. Il est intéressant de noter à ce point de vue que l'Eriocheir possède une certaine adaptation à la vie terrestre : il peut vivre huit jours hors de l'eau (HOESTLANDT, 1948) et, dans la nature, on le trouve dans des galeries creusées dans les berges des rivières aux niveaux qui sont atteints seulement lors de la marée haute. Ce crabe manifeste, d'autre part, une certaine indépendance de la calcémie et de la teneur en ions  $\text{K}^+$  du sérum en fonction de la salinité du

milieu extérieur; ce phénomène a été constaté également chez Pachygrapsus crassipes (GROSS, 1959), il est provoqué vraisemblablement par les échanges qui ont lieu entre le milieu intérieur et les réserves minérales de l'organisme ou qui s'effectuent directement entre ces réserves et le milieu extérieur. Il ne semble toutefois pas que ces échanges soient adaptatifs pour la vie terrestre, la régularisation des teneurs ioniques de l'hémolymphe chez les espèces semi-terrestres et terrestres : Pachygrapsus crassipes (GROSS, 1957<sup>b</sup>), Birgus latro (GROSS, 1955), Coenobita perlatus (GROSS et HOLLAND, 1960), Gecarcinus lateralis (GROSS, 1963<sup>b</sup>) semble plutôt assurée par un choix préférentiel vis-à-vis de la salinité du milieu extérieur.

B - Variations des teneurs ioniques du sérum et de l'urine chez des crabes placés dans des solutions artificielles. Comparaison avec les valeurs obtenues dans les différents milieux de salinité

Les variations observées dans les teneurs ioniques du sérum et de l'urine chez les crabes placés dans des milieux de différentes salinités peuvent être liées directement à l'influence de la salinité : chez Pachygrapsus crassipes (GROSS et MARSHALL, 1960), l'excrétion du magnésium dépend de la salinité et non de la concentration de cet ion dans le milieu extérieur ; elles peuvent dépendre aussi de la concentration des ions dans le milieu extérieur : chez Eriocheir sinensis, les teneurs en ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{K}^{+}$  de l'hémolymphe sont abaissées chez les animaux transférés de l'eau de mer normale à une solution isotonique où manquent ces ions, elles s'élèvent au contraire chez les animaux placés en eau de mer enrichie en ions  $\text{Ca}^{++}$  ou  $\text{K}^{+}$  (BERGER, 1931). Afin de déterminer dans quelle mesure les deux facteurs : salinité d'une part, concentration des ions dans le milieu extérieur d'autre part, influencent la composition minérale du sérum et de l'urine, nous avons comparé les teneurs ioniques du sérum et de l'urine des Eriocheir maintenus dans les trois milieux : eau

douce, eau de mer, eau de mer concentrée avec celles d'animaux placés dans un milieu qui renferme un cation donné dans les mêmes proportions que l'eau de mer concentrée mais qui diffère de celle-ci par une concentration totale en sels plus faible.

- 1 - Comparaison des teneurs en sodium du sérum et de l'urine des crabes maintenus dans une solution de chlorure de sodium et des crabes maintenus en eau douce, en eau de mer et en eau de mer concentrée

Dix Eriocheir mâles sont transférés de l'eau douce à une solution de chlorure de sodium renfermant 640 m Eq de sodium par litre, taux de sodium de l'eau de mer concentrée. L'abaissement cryoscopique de cette solution est de  $-1.995^{\circ}$  C. Les crabes supportent mal le transfert en solution artificielle : on note deux mortalités 24 heures après ce transfert, les autres crabes étant peu vivaces. Les prélèvements d'hémolymphe et d'urine sont donc effectués deux jours après le transfert en solution artificielle soit un jour plus tôt que chez les animaux placés en eau douce, en eau de mer et en eau de mer concentrée. Les teneurs moyennes en ions  $\text{Na}^{+}$  du sérum et de l'urine des animaux sont comparées dans le tableau 20.

La natrémie des animaux placés dans la solution de chlorure de sodium est significativement plus basse que celle des animaux placés en eau de mer concentrée, elle est par contre beaucoup plus élevée que celle des animaux placés en eau de mer, celle-ci ayant une salinité voisine mais une concentration en ions  $\text{Na}^{+}$  beaucoup plus faible que la solution artificielle. Il semble, par conséquent, que la concentration des ions  $\text{Na}^{+}$  dans l'hémolymphe des Eriocheir soit liée directement à la concentration de ces ions dans le milieu extérieur et non à la salinité. Les différences observées entre les crabes placés dans la solution de chlorure de sodium et les animaux placés en eau de mer

Tableau 20

Taux en sodium du sérum et de l'urine des crabes maintenus en eau douce, en eau de mer, en eau de mer concentrée et des crabes maintenus dans une solution de chlorure de sodium (résultats en m Eq/l).

Milieu extérieur	$\Delta$ Milieu extérieur	Taux de sodium			Nombre d'animaux
		Milieu extérieur	Sérum	Urine	
Eau douce	-	-	303,01 <sup>+</sup> 5,26	325,35 <sup>+</sup> 6,23	9
Eau de mer	-1.835° C	437,50	406,80 <sup>+</sup> 4,96	385,24 <sup>+</sup> 14,03	10
Eau de mer concentrée	-2.680° C	640,00	571,79 <sup>+</sup> 7,02	417,60 <sup>+</sup> 20,91	10
Solution de NaCl	-1.995° C	640,00	518,57 <sup>+</sup> 10,09	520,27 <sup>+</sup> 14,27	8

concentrée sont sans doute liées au séjour plus long des animaux dans ce dernier milieu. Si l'on considère les taux du sodium urinaire, on constate que l'excrétion du sodium est significativement plus élevée chez les crabes maintenus dans la solution de NaCl que chez les crabes maintenus dans les trois autres milieux, on n'observe pas notamment de rétention du sodium urinaire comme c'est le cas chez les crabes maintenus en eau de mer et en eau de mer concentrée. Nous avons vu (page 64) qu'il existe une corrélation entre la rétention du sodium et l'excrétion du magnésium dans l'urine. Nous avons déterminé les taux de magnésium dans l'urine de quatre crabes maintenus dans la solution de NaCl, ces taux sont respectivement de 21 - 44,70 - 18,24 et 27,30 m Eq/l. L'excrétion magnésienne est donc plus importante chez les crabes maintenus dans la solution

de chlorure de sodium que chez les crabes maintenus en eau douce avec une concentration identique en ions  $Mg^{++}$  (taux moyen du magnésium urinaire égal à 3,18 m Eq/l chez les crabes maintenus en eau douce, cf tableau 15 p. 61); elle est par contre beaucoup moins élevée que chez les animaux placés en eau de mer (taux moyen du magnésium urinaire égal à 93,46 m Eq/l, cf. tableau 15) et que chez les animaux placés en eau de mer concentrée (taux moyen du magnésium urinaire égal à 339,42 m Eq/l, cf. tableau 15). Par conséquent, l'excrétion du magnésium dans l'urine apparaît fonction à la fois de la salinité du milieu extérieur et de la concentration de ce milieu extérieur en ions  $Mg^{++}$ ; dans un milieu hypertonique, mais pauvre en magnésium, l'excrétion de cet ion n'est pas assez importante pour permettre la rétention du sodium urinaire.

2 - Comparaison des teneurs en potassium du sérum et de l'urine des crabes maintenus dans une solution de chlorure de potassium et des crabes maintenus en eau douce, en eau de mer et en eau de mer concentrée

Dix Eriocheir mâles sont transférés de l'eau douce à une solution de chlorure de potassium renfermant 14,17 m Eq de potassium par litre, taux de potassium de l'eau de mer concentrée. L'abaissement cryoscopique de cette solution est de  $-0.130^{\circ} C$ . Les crabes supportent mal le transfert dans la solution enrichie en chlorure de potassium : on note une mortalité après 24 heures de séjour dans ce milieu, les autres crabes étant peu vivaces. Les prélèvements de sérum et d'urine sont donc effectués 24 heures après le transfert sur les neuf crabes restants. Les teneurs en potassium du sérum et de l'urine sont comparées à celles des crabes placés dans les trois différents milieux de salinité dans le tableau 21.

Tableau 21

Taux en potassium du sérum et de l'urine des crabes maintenus en eau douce, en eau de mer, en eau de mer concentrée et des crabes maintenus dans une solution de chlorure de potassium (résultats en m Eq/l).

		Taux de potassium			
Milieu extérieur	$\Delta$ Milieu extérieur	Milieu extérieur	Sérum	Urine	Nombre d'animaux
Eau douce	-	-	6,31 <sup>+</sup> <sub>-0,16</sub>	7,06 <sup>+</sup> <sub>-0,87</sub>	9
Eau de mer	-1.835° C	9,69	8,83 <sup>+</sup> <sub>-0,29</sub>	11,63 <sup>+</sup> <sub>-0,91</sub>	10
Eau de mer concentrée	-2.680° C	14,17	11,31 <sup>+</sup> <sub>-0,42</sub>	11,16 <sup>+</sup> <sub>-1,87</sub>	10
Solution de KCl	-0.130° C	14,17	10,90 <sup>+</sup> <sub>-0,20</sub>	10,89 <sup>+</sup> <sub>-1,35</sub>	9

La teneur en potassium du sérum des crabes placés dans la solution de chlorure de potassium est légèrement plus basse que celle des crabes placés en eau de mer concentrée avec la même concentration en ions  $K^+$ ; elle est, par contre, nettement plus haute que celle des crabes placés en eau de mer ayant une concentration en ions  $K^+$  plus faible mais une concentration totale en sels minéraux beaucoup plus élevée que la solution artificielle; il semble, par conséquent, que la teneur en potassium du sérum dépende de la concentration de cet ion dans le milieu extérieur et non de la salinité. La différence légère entre les taux du potassium sérique chez les animaux placés en eau de mer concentrée et chez ceux placés dans la solution artificielle de KCl est peut-être liée au temps de séjour plus court dans ce deuxième milieu. On n'observe pas de différences



dans l'élimination du potassium urinaire chez les crabes placés dans la solution artificielle par rapport à ceux placés en eau de mer concentrée; dans les deux cas, les taux de potassium apparaissent sensiblement identiques dans le sérum et dans l'urine, il semble donc que l'élimination du potassium dans l'urine soit indépendante de la salinité du milieu extérieur.

3 - Comparaison des teneurs en calcium du sérum et de l'urine des crabes maintenus dans une solution de chlorure de calcium et des crabes maintenus en eau douce, en eau de mer et en eau de mer concentrée.

Dix Eriocheir mâles sont transférés de l'eau douce normale à l'eau douce enrichie en chlorure de calcium de manière à obtenir une solution renfermant 28,56 m Eq de calcium par litre, taux de calcium de l'eau de mer concentrée. L'abaissement cryoscopique de cette solution est légèrement supérieur à celui de l'eau douce soit :  $-0.055^{\circ} \text{C}$ . Les crabes supportent très bien le transfert dans cette solution; les prélèvements de sérum et d'urine sont effectués après un séjour de trois jours dans ce milieu, soit après un temps identique à celui des crabes placés dans les différents milieux de salinité. Les teneurs en calcium sérique et urinaire des animaux sont comparées dans le tableau 22. Dans les trois milieux : eau douce, eau de mer, solution artificielle de  $\text{Cl}_2 \text{Ca}$ , le calcium sérique des crabes se maintient à une valeur sensiblement identique, indépendamment de la concentration totale en sels et de la teneur en calcium du milieu extérieur. En eau de mer concentrée, par contre, il y a une nette élévation du calcium sérique, le taux de cet ion dans le sérum paraît donc influencé par la salinité du milieu extérieur à partir d'un certain seuil de concentration. Le calcium est fortement retenu dans l'urine des crabes placés dans la solution artificielle, la rétention observée dans ce milieu étant supérieure à celle constatée chez les crabes placés en eau douce,

il semble donc que l'excrétion du calcium dans l'urine soit influencée davantage par la salinité du milieu extérieur plutôt que par la concentration de ce milieu en ions  $\text{Ca}^{++}$ .

Tableau 22

Taux en calcium du sérum et de l'urine des crabes maintenus en eau douce, en eau de mer, en eau de mer concentrée et des crabes maintenus dans une solution de chlorure de calcium (résultats en m Eq/l).

		Taux de calcium			
Milieu extérieur	$\Delta$ Milieu extérieur	Milieu extérieur	Sérum	Urine	Nombre d'animaux
Eau douce	-	-	22,98 <sup>+</sup> <sub>-1,14</sub>	9,54 <sup>+</sup> <sub>-1,08</sub>	9
Eau de mer	-1.835° C	18,36	24,48 <sup>+</sup> <sub>-0,64</sub>	17,09 <sup>+</sup> <sub>-2,52</sub>	10
Eau de mer concentrée	-2.680° C	28,56	32,45 <sup>+</sup> <sub>-1,07</sub>	18,24 <sup>+</sup> <sub>-2,92</sub>	10
Solution de $\text{CaCl}_2$	-0.055° C	28,56	22,90 <sup>+</sup> <sub>-0,36</sub>	6,48 <sup>+</sup> <sub>-0,48</sub>	10

4 - Comparaison des teneurs en magnésium du sérum et de l'urine des crabes maintenus dans une solution de chlorure de magnésium et des crabes maintenus en eau douce, en eau de mer et en eau de mer concentrée.

Dix Eriocheir mâles sont transférés de l'eau douce normale à l'eau douce enrichie en sulfate de magnésium de manière à obtenir une

solution renfermant 137,64 m Eq de magnésium par litre, taux de magnésium de l'eau de mer concentrée. Les crabes supportent très bien le transfert à la solution artificielle enrichie en magnésium ; les prélèvements de sérum et d'urine sont effectués après un séjour de trois jours dans ce milieu, soit après un temps comparable à celui des crabes placés dans les différents milieux de salinité. Les teneurs en magnésium du sérum et de l'urine des crabes sont comparées dans le tableau 23.

Tableau 23

Taux en magnésium du sérum et de l'urine des crabes maintenus en eau douce, en eau de mer, en eau de mer concentrée et des crabes maintenus dans une solution de sulfate de magnésium (résultats en m Eq/l).

Milieu extérieur	$\Delta$ Milieu extérieur	Taux de magnésium			Nombre d'animaux
		Milieu extérieur	Sérum	Urine	
Eau douce	-	-	6,51 $\pm$ 0,45	3,18 $\pm$ 0,53	9
Eau de mer	-1.835° C	101,04	24,25 $\pm$ 0,77	93,46 $\pm$ 23,37	10
Eau de mer concentrée	-2.680° C	137,64	35,88 $\pm$ 2,06	339,42 $\pm$ 39,21	10
Solution de SO <sub>4</sub> Mg. 7OH <sub>2</sub>	-0.150° C	137,64	33,04 $\pm$ 2,00	99,86 $\pm$ 20,04	10

Le taux du magnésium sérique apparaît sensiblement identique chez les crabes maintenus dans la solution artificielle de magnésium et chez les crabes maintenus en eau de mer concentrée ayant la même concentration en ions Mg<sup>++</sup>. Etant donné les différences importantes entre les concentrations totales en sels de ces deux milieux, il semble que la concentration de l'ion Mg<sup>++</sup> dans le sérum dépende surtout de la concentration de cet ion dans le milieu extérieur. L'excrétion du magnésium est, par contre, beaucoup moins importante chez les crabes placés dans la solution

artificielle que chez les crabes placés en eau de mer concentrée, l'excrétion de cet ion dépendrait surtout de la salinité du milieu extérieur, phénomène qui a été constaté également chez Pachygrapsus crassipes (GROSS et MARSHALL, 1960).

## 5 - Conclusion

La concentration des ions  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  et  $\text{Mg}^{++}$  dans le sérum d'Eriocheir sinensis apparaît liée directement à la concentration de ces ions dans le milieu extérieur, elle ne semble pas influencée par la concentration totale en sels de ce milieu. La calcémie se maintient à une valeur stable, indépendamment de la teneur en calcium et de la teneur globale en sels du milieu extérieur, du moins à partir d'une certaine concentration d'ions  $\text{Ca}^{++}$  dans le milieu extérieur et au-dessous d'une certaine salinité. L'excrétion des ions  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  dépend de la salinité du milieu extérieur, le premier ion ayant tendance à être retenu et les deux autres à être éliminés lorsque la salinité du milieu extérieur augmente; la rétention du sodium urinaire ne peut toutefois avoir lieu que si le milieu extérieur hypertonique contient une quantité suffisante de magnésium pour permettre l'excrétion de cet ion. A l'inverse des autres ions, l'ion  $\text{K}^+$  est excrété dans l'urine à un taux qui semble indépendant de la salinité du milieu extérieur.

## II - Rôle des facteurs internes

L'étude du milieu intérieur d'Eriocheir sinensis est entreprise au laboratoire en fonction de plusieurs facteurs internes : stade d'intermue, taille, état de maturité sexuelle, présence ou absence des pédoncules oculaires.

A - Variations du  $\Delta$  et de la teneur en chlore de l'hémolymphé  
chez des crabes maintenus en eau douce, à la température  
de 20° C, au cours de plusieurs intermues successives

L'étude du milieu intérieur des crabes prépubères et des crabes adultes sacrifiés dans la nature met en évidence des variations de ce milieu intérieur en liaison avec le stade d'intermue et le sexe des animaux. Les différences avec l'état de maturité sexuelle se manifestent seulement chez les femelles et elles sont trop légères pour que l'on puisse admettre qu'une déminéralisation de l'organisme soit à l'origine du comportement migratoire. L'étude des petits crabes n'ayant toutefois pas été possible dans la nature et les résultats obtenus étant influencés par les facteurs externes, nous avons entrepris de suivre au laboratoire l'évolution de la concentration sanguine totale mesurée par le  $\Delta$  et de la teneur en chlore de l'hémolymphé, individuellement, sur des crabes maintenus en eau douce, à la température de 20° C, au cours de plusieurs intermues successives. Les animaux mis en élevage sont des femelles ayant une taille comprise entre 20 et 45 mm, il est ainsi possible de se rendre compte si les variations observées lors d'un cycle d'intermue se répètent d'une manière identique d'un cycle à l'autre ou s'il survient des modifications brusques de la concentration sanguine au cours de la croissance notamment au cours des deux mues critiques : mue de prépuberté (chez les crabes atteignant une taille de 27 à 30 mm après cette mue), mue de puberté facilement reconnaissable par la forme de l'abdomen qui est plus large avec de longues soies, ces deux mues étant généralement suivies par une vitellogénèse très active (HOESTLANDT, 1948).

#### 1 - Matériel et Méthodes

Les crabes placés en élevage sont des femelles capturées au barrage d'Herbrum, dans l'Ems, en Juin 1964. Les animaux sont gardés isolément dans des aquariums en verre reliés par des siphons et

alimentés en eau courante, privée de son chlore libre et de son fer colloïdal. On évite ainsi le dépôt du fer sur les branchies, dépôt qui entraîne une chute de la concentration sanguine (figure 17) en gênant l'absorption des sels minéraux. Le réchauffement de l'eau est assuré par un thermo-plongeur en acier inoxydable de 1 500 W sous 220 V ; un thermomètre à contact en liaison avec un relais contacteur à mercure permet de maintenir l'eau à une température donnée: 20° C dans nos expériences. L'eau qui a été privée de son chlore libre et de son fer colloïdal est amenée au fond d'un grand aquarium de 100 litres en alcodur alimentaire où elle se réchauffe au contact du thermo-plongeur. L'eau chaude monte en surface et s'écoule par un trop-plein situé à proximité du réservoir du thermomètre à contact (figure 18). L'eau qui sort de l'aquarium se maintient constamment à la température désirée et alimente directement les aquariums d'élevage. Ce système de régulation de température est très simple et très efficace, il faut toutefois veiller lorsque le débit d'eau qui alimente les aquariums n'est pas très rapide à minimiser les écarts entre la température désirée et la température ambiante car la température de l'eau des aquariums peut varier de 1 à 2° C à la suite des échanges calorifiques qui s'effectuent avec le milieu extérieur. Nous avons remédié à cet inconvénient en essayant de maintenir constamment la salle d'élevage à une température de 20° C.

Les crabes au nombre de 23 sont gardés en élevage depuis le mois de Juin 1964 jusqu'au mois de Février 1965. Les animaux sont nourris avec des moules et des plantes aquatiques : Elodea, Potamogeton ; le nettoyage des aquariums est assuré chaque jour. Les prélèvements d'hémolymphe sont effectués en enfonçant une petite pipette de verre à extrémité tranchante dans la membrane cuticulaire située à la base des pattes et en aspirant l'hémolymphe située dans le sinus à la base des pattes à l'aide d'un tuyau de caoutchouc. Deux gouttes sont chaque fois prélevées, une goutte est immédiatement placée sous huile de paraffine dans un verre de montre enduit de vernis Bakélite pour la

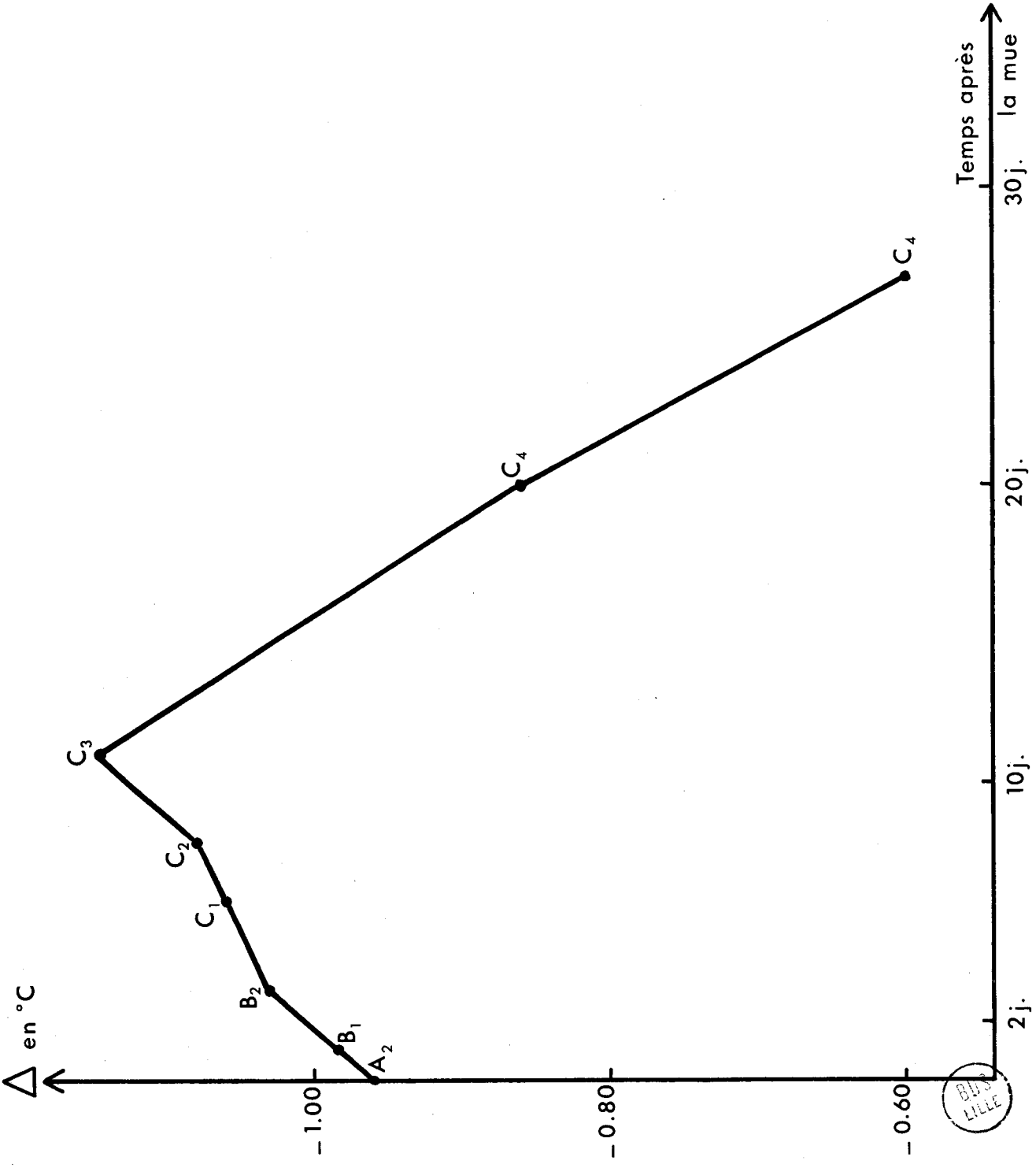


Figure 17. - Variations du  $\Delta$  de l'hémolymph, au cours du cycle d'intermue, chez un crabe maintenu dans une eau riche en fer colloïdal.

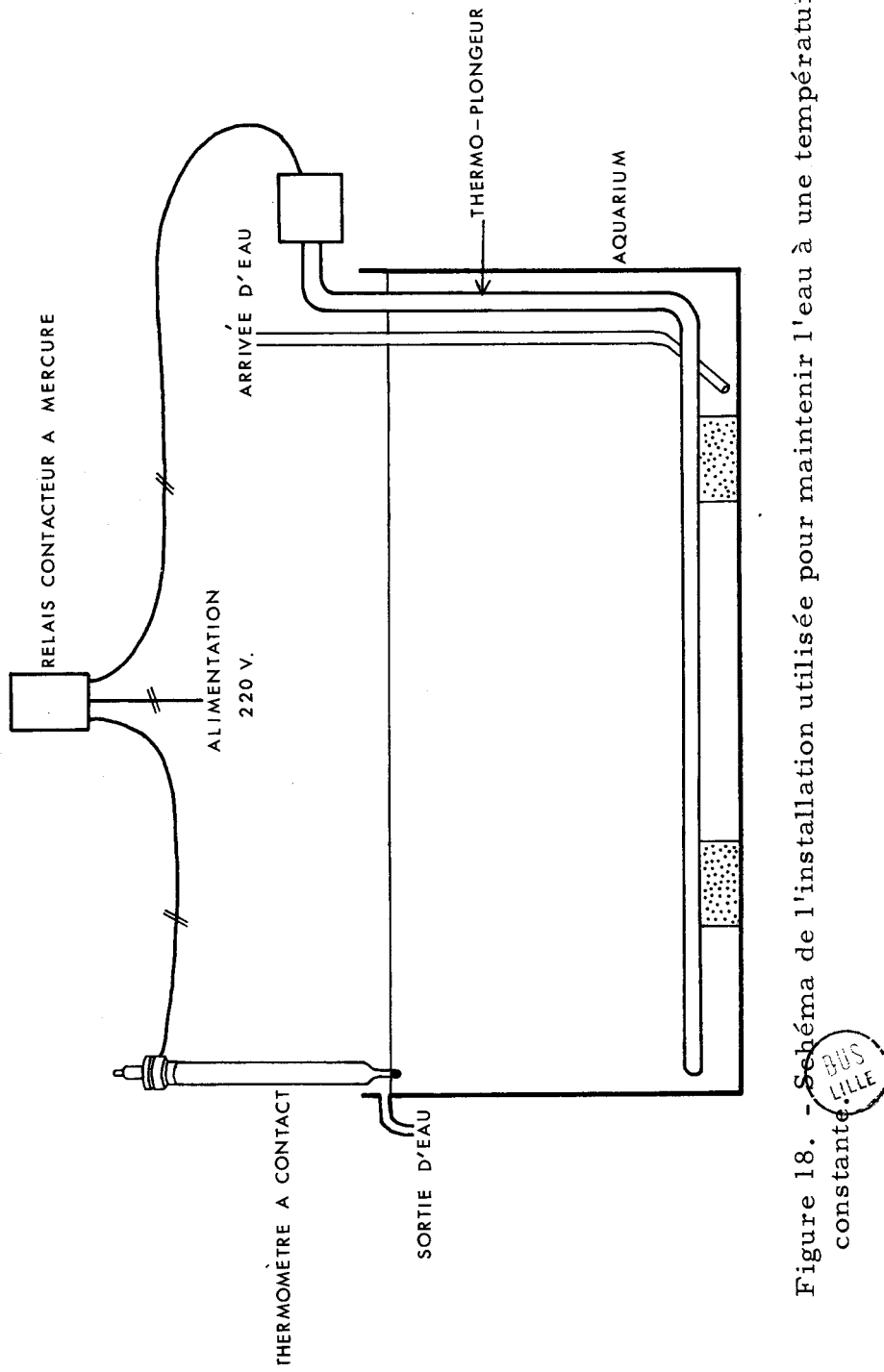


Figure 18. - Schéma de l'installation utilisée pour maintenir l'eau à une température constante.

BUS  
LILLE



préparation des échantillons destinés à la mesure du  $\Delta$  ; l'autre goutte est placée dans un petit flacon taré en verre Pyrex, le flacon est alors immédiatement pesé et la goutte additionnée d'acide acétique à 50 % de manière à pouvoir effectuer un dosage de chlore par potentiométrie, les résultats de ce dosage sont rapportés au poids frais de l'hémolymphe. Les dosages de chlore sont effectués le jour même des prélèvements d'hémolymphe ; les tubes de verre contenant les capillaires de silice où sont enfermées sous huile de paraffine les microgouttes prélevées pour la mesure du  $\Delta$  sont maintenus au congélateur, à  $-20^{\circ}\text{C}$ , en attendant d'être étudiés. Les tubes doivent être congelés dans de l'alcool refroidi à  $-80^{\circ}\text{C}$  par de la neige carbonique avant d'être placés au congélateur car les microgouttes peuvent rester liquides à  $-20^{\circ}\text{C}$  par suite d'un phénomène de surfusion. Pour ne pas avoir pris tout de suite cette précaution, nous avons dû éliminer les déterminations du  $\Delta$  faites au cours du premier cycle d'intermue, ces déterminations variant en fonction du temps de stockage des échantillons.

## 2 - Résultats

Les variations du  $\Delta$  et de la teneur en chlore de l'hémolymphe au cours des intermues successives sont représentées pour chaque crabe en expérience sur les figures 19 et 20. Lors de chaque mue, il y a une chute brusque du  $\Delta$  et de la teneur en chlore de l'hémolymphe suivie d'une augmentation rapide au cours des premiers jours qui suivent la mue, ces valeurs se maintiennent ensuite à une valeur sensiblement stable pendant toute la durée du cycle d'intermue avec parfois quelques variations accidentelles. Les résultats obtenus en élevage sont en accord avec ceux que nous avons obtenus dans la nature : le  $\Delta$  atteint toutefois sa valeur maximum chez les crabes maintenus en élevage dès le début du cycle d'intermue tandis qu'il augmente très légèrement jusqu'en fin du cycle d'intermue chez les crabes sacrifiés dans la nature, une légère

altération de la protidémie chez les crabes en expérience par suite des prélèvements d'hémolymphe successifs est peut-être la cause de cette différence. D'autre part, les variations brusques, accidentelles du  $\Delta$  et de la chlorémie constatées parfois, au cours du cycle d'intermue, sont peut-être liées au fait que les déterminations effectuées sur la goutte prélevée dans un sinus sanguin ne représentent pas fidèlement les caractéristiques du liquide sanguin tout entier. ZUCKERKANDL (1960) a montré par l'emploi de colorants que le sang des sinus ne se mélange pas toujours au sang circulant, il peut donc y avoir une certaine hétérogénéité de la composition de l'hémolymphe suivant les endroits où elle est ponctionnée ; à ce point de vue, les déterminations effectuées sur la totalité de l'hémolymphe d'un animal sont plus exactes que celles obtenues à partir de microprélèvements. Si l'on considère les variations du  $\Delta$  et de la teneur en chlore de l'hémolymphe au cours de plusieurs intermues successives, on n'observe pas de modifications notables d'un cycle d'intermue à l'autre, le  $\Delta$  et le chlore de l'hémolymphe atteignent et se maintiennent à des valeurs sensiblement identiques au cours des intermues successives chez des crabes de tailles très différentes et notamment chez deux crabes qui ont subi la mue de puberté (crabes n° 22 et n° 23, figures 19 et 20). Il n'y a donc pas de changements brusques dans la composition minérale de l'hémolymphe au cours de la croissance de *Eriocheir sinensis*, en relation notamment avec la vitellogénèse. Nous avons recherché s'il existe une corrélation entre l'abaissement cryoscopique et la teneur en chlore de l'hémolymphe (exprimés suivant les valeurs maxima atteintes au cours du cycle d'intermue) et la taille des animaux. Nous avons trouvé un coefficient de corrélation  $r = 0,48$  entre les valeurs du  $\Delta$  et celles qui indiquent la taille des animaux; nous avons trouvé, d'autre part, un coefficient de corrélation  $r = -0,36$  entre les teneurs du chlore dans l'hémolymphe et la taille des animaux. Ces coefficients de corrélation diffèrent significativement de zéro pour un coefficient de sécurité de 95 % :  $r > 0,304$  dans le cas du  $\Delta$  ,

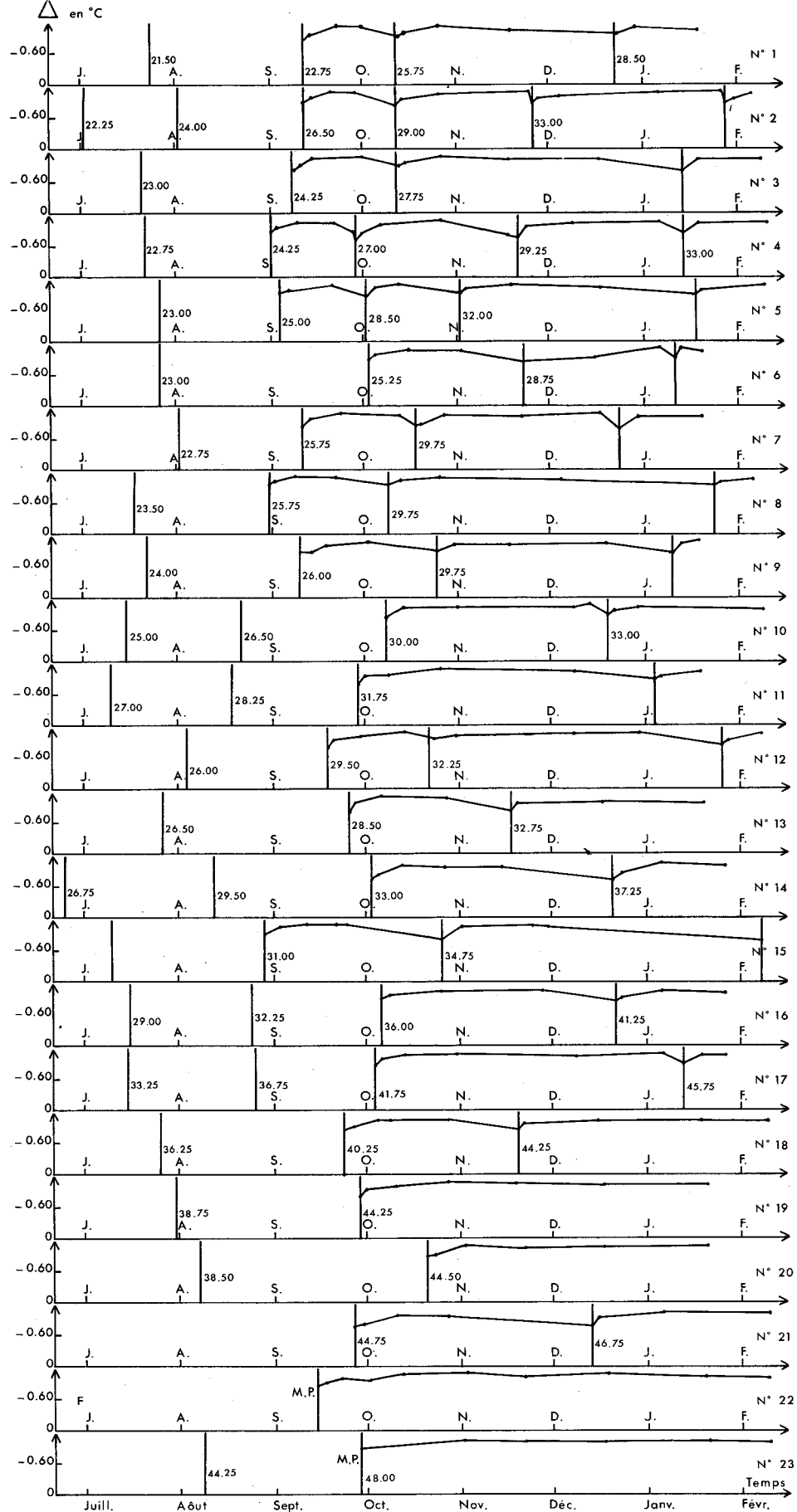


Figure 19. - Variations du  $\Delta$  de l'hémolymphe au cours de plusieurs intermue chez des *E.s.* maintenus en eau douce, à 20°C (les traits verticaux correspondent aux dates de mues, les chiffres placés à côté de ces traits donnent en mm la taille des crabes après la mue, les lettres MP indiquent que la mue est pubertaire).

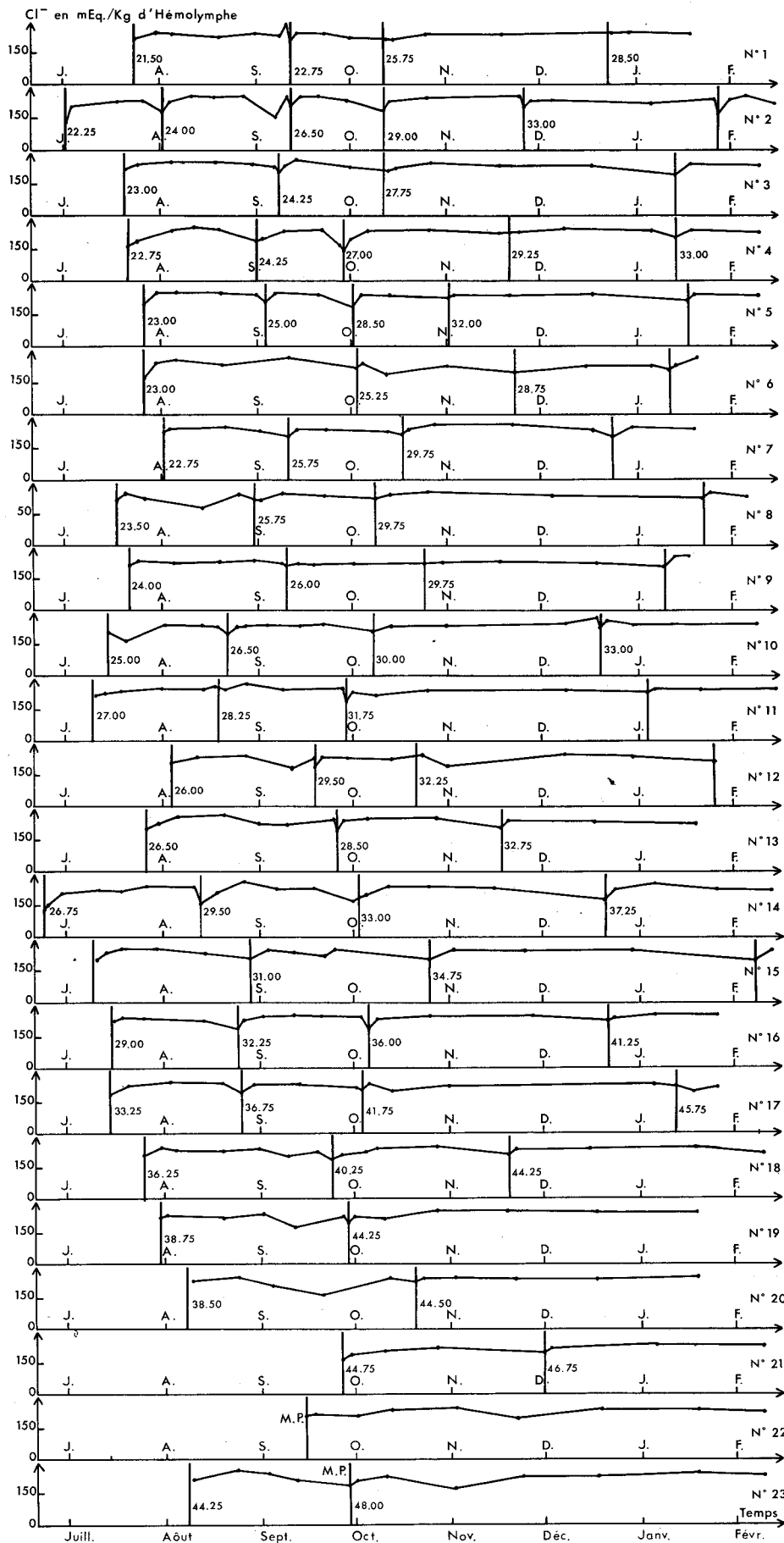


Figure 20. - Variations de la teneur en chlore de l'hémolymphe au cours de plusieurs intermues chez des E.s. maintenus en eau douce, à 20°C.

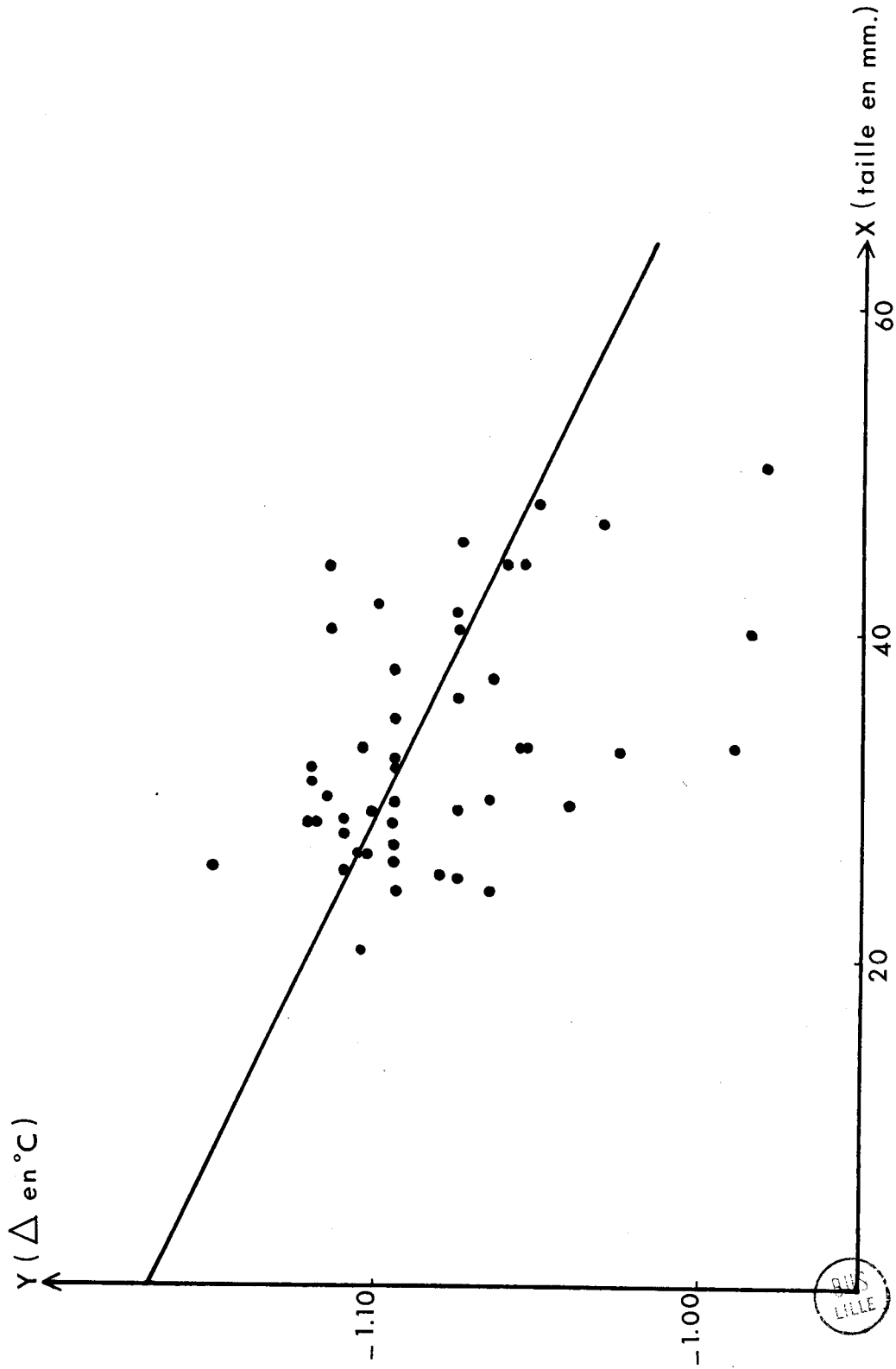


Figure 21. - Variations du  $\Delta$  de l'hémolymph en fonction de la taille chez E.s. (le  $\Delta$  est représenté par sa valeur maximum au cours du cycle d'intermue, la droite tracée sur la figure est la ligne de régression de Y en X).

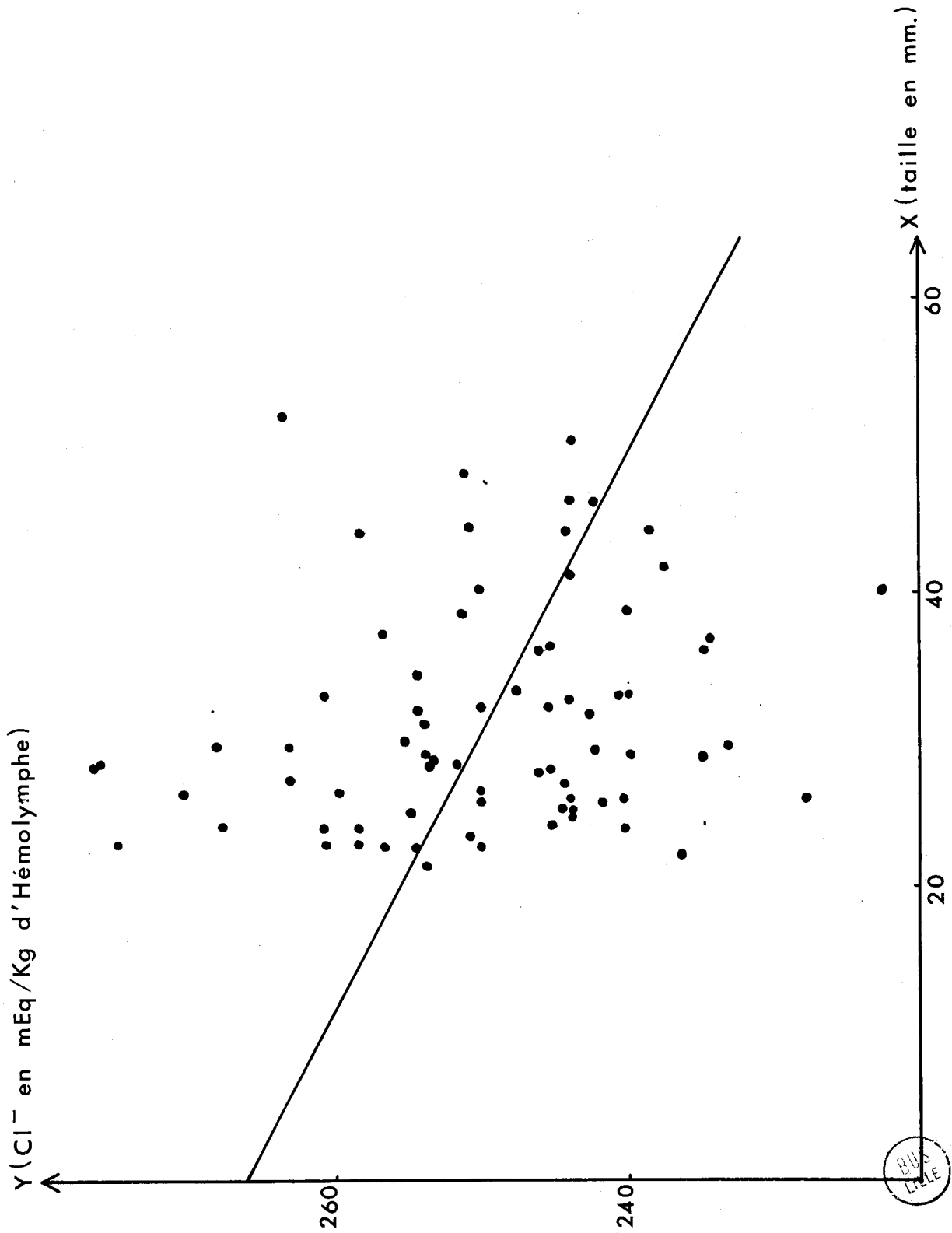


Figure 22. - Variations de la teneur en chlore de l'hémolymphe en fonction de la taille chez E.s. (le chlore est représenté par sa valeur maximum au cours du cycle d'intermue, la droite tracée sur la figure est la ligne de régression de Y en X).

$r > 0,232$ , en valeur absolue, dans le cas du chlore. On peut donc conclure que l'abaissement cryoscopique et la teneur en chlore de l'hémolymphe diminuent légèrement en valeur absolue lorsque la taille des animaux augmente (figures 21 et 22). Les variations observées en fonction de la taille des animaux n'apparaissent pas brusquement à un moment bien précis du cycle de croissance ; il semble, au contraire, qu'elles s'accomplissent insensiblement au cours de toute la croissance des animaux et au fur à mesure que les cycles d'intermue deviennent plus longs.

## B - Action des pédoncules oculaires sur la régulation osmotique et ionique de l'Eriocheir

### I - Action sur l'adaptation osmotique

CARLISLE (1955) a montré que l'ablation des pédoncules oculaires augmente la résistance de Carcinus vis-à-vis des basses salinités ; au contraire, l'injection d'extraits de la glande du sinus diminue la tolérance des animaux vis-à-vis des basses salinités. Nous avons recherché si l'ablation des pédoncules oculaires modifiait également la tolérance de l'Eriocheir vis-à-vis de la salinité du milieu extérieur. 300 crabes juvéniles de 1 cm de largeur, capturés dans l'Ems, au barrage d'Herbrum, en Juin 1965, sont gardés individuellement dans des cristallisoirs renfermant 50 cm<sup>3</sup> d'eau renouvelée deux fois par jour. Les crabes sont répartis en six lots de 50 individus : lots A, B, C, D, E, F. Les crabes appartenant aux lots A, B et C sont gardés en eau douce, les crabes appartenant aux lots D, E et F sont gardés en eau de mer. Après une période d'acclimatation de dix jours dans chaque milieu, les crabes appartenant aux lots A et D sont laissés dans leurs milieux respectifs et servent de témoins, les crabes faisant partie du lot B sont épédonculés et remis en eau douce, les crabes faisant partie du lot C sont épédonculés et transférés de l'eau douce à l'eau de mer, les crabes appartenant au lot E sont

épédonculés et remis en eau de mer, les crabes appartenant au lot F sont épédonculés et transférés de l'eau de mer à l'eau douce. 24 heures après le transfert des crabes dans leurs nouveaux milieux, on note les mortalités dans les différents lots. Ces mortalités sont exprimées en pourcentages dans le tableau 24.

Tableau 24

Pourcentages des mortalités chez des Eriocheir juvéniles adaptés à un milieu de salinité ou soumis à un choc osmotique après ablation des pédoncules oculaires.

Lots	Nature des lots	Mortalités
A	Crabes témoins adaptés à l'eau douce	0 %
B	Crabes épédonculés adaptés à l'eau douce	0 %
C	Crabes épédonculés transférés de l'eau douce à l'eau de mer	8 %
D	Crabes témoins adaptés à l'eau de mer	0 %
E	Crabes épédonculés adaptés à l'eau de mer	4 %
F	Crabes épédonculés transférés de l'eau de mer à l'eau douce	0 %

L'ablation des pédoncules oculaires est très bien tolérée par les crabes adaptés à l'eau douce ou transférés de l'eau de mer à l'eau douce; on ne note, en effet, aucune mortalité parmi les animaux appartenant aux lots B et F. L'ablation des pédoncules oculaires est accompagnée par un taux de mortalités de 4 % chez les crabes adaptés à l'eau de mer (lot E)



et de 8 % chez les crabes transférés de l'eau douce à l'eau de mer (lot C). Bien que ces taux de mortalités ne soient pas très élevés, l'absence totale de mortalités chez les crabes appartenant aux lots B et F montre que l'ablation des pédoncules oculaires n'a pas d'action sur l'adaptation des crabes à l'eau douce mais gêne leur adaptation à l'eau de mer.

2 - Comparaison du  $\Delta$  et des teneurs ioniques du sérum et de l'urine chez des crabes témoins et épédonculés maintenus en eau douce et en eau de mer.

Nous avons recherché si l'ablation des pédoncules oculaires entraîne des modifications de la composition minérale du milieu intérieur et de l'urine chez des Eriocheir maintenus en eau douce et en eau de mer. Deux lots de crabes femelles adultes, capturés en eau saumâtre dans la région d'Emden, sont placés en eau douce et en eau de mer renouvelées chaque jour. Dans chaque lot, les pédoncules oculaires sont enlevés sur la moitié des animaux. Les prélèvements de sérum et d'urine sont effectués chez les crabes témoins et chez les crabes épédonculés dix jours après l'ablation des pédoncules oculaires. Les résultats des déterminations qui portent sur le  $\Delta$ , les teneurs en chlore, sodium, potassium, calcium et magnésium du sérum et de l'urine sont rassemblés dans le tableau 25 p. 88. Dans chaque lot d'animaux, le  $\Delta$  et les teneurs ioniques du sérum atteignent des valeurs assez faibles, ces valeurs faibles sont liées à une condition assez déficiente des crabes qui ont été gardés après leur capture dans des fossés tourbeux avec une eau riche en fer. Les valeurs du  $\Delta$  et les teneurs ioniques du sérum et de l'urine ne diffèrent pas significativement chez les crabes témoins et chez les crabes épédonculés maintenus en eau douce et en eau de mer : la calcémie en montre pas de modification notable chez les crabes épédonculés ; d'autre part, l'ablation des pédoncules oculaires n'entrave pas la rétention des ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  dans l'urine des crabes maintenus en eau douce et n'empêche pas l'excrétion abondante de l'ion  $\text{Mg}^{++}$  et la rétention de l'ion  $\text{Na}^{+}$  dans l'urine des

Tableau 25

Δ et teneurs ioniques du sérum et de l'urine chez des Eriocheir adultes témoins et épédonculés maintenus en eau douce et en eau de mer avec ou sans leurs pédoncules oculaires. (Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels sont effectuées les déterminations).

	Crabes en eau douce						Crabes en eau de mer					
	Crabes témoins			Crabes épédonculés			Crabes témoins			Crabes épédonculés		
	Sérum	Urine		Sérum	Urine		Sérum	Urine		Sérum	Urine	
Δ en ° C	-0,934 <sup>+</sup> -0,069 (7)	-0,995 <sup>+</sup> -0,070 (7)	-0,760 <sup>+</sup> -0,055 (5)	-0,759 <sup>+</sup> -0,048 (5)	-1,779 <sup>+</sup> -0,026 (10)	-1,802 <sup>+</sup> -0,043 (8)	-1,814 <sup>+</sup> -0,035 (4)					
Cl <sup>-</sup> en m Eq/l	190,85 <sup>+</sup> -17,23 (7)	177,66 <sup>+</sup> -21,43 (6)	161,40 <sup>+</sup> -13,71 (5)	118,00 <sup>+</sup> -16,77 (5)	468,60 <sup>+</sup> -6,87 (10)	506,75 <sup>+</sup> -5,70 (8)	504,00 <sup>+</sup> -18,59 (4)					
Na <sup>+</sup> en m Eq/l	243,00 <sup>+</sup> -21,97 (7)	263,72 <sup>+</sup> -16,87 (6)	197,22 <sup>+</sup> -16,58 (5)	209,51 <sup>+</sup> -3,73 (3)	455,36 <sup>+</sup> -6,42 (10)	311,38 <sup>+</sup> -18,52 (8)	283,41 <sup>+</sup> -49,15 (4)					
K <sup>+</sup> en m Eq/l	5,21 <sup>+</sup> -0,37 (7)	4,43 <sup>+</sup> -0,79 (4)	5,47 <sup>+</sup> -0,46 (5)	6,25 <sup>+</sup> -0,73 (2)	10,09 <sup>+</sup> -1,44 (10)	7,88 <sup>+</sup> -1,37 (4)	6,62 (1)					
Ca <sup>++</sup> en m Eq/l	21,55 <sup>+</sup> -1,04 (7)	4,35 <sup>+</sup> -0,98 (5)	15,65 <sup>+</sup> -1,22 (5)	8,10 <sup>+</sup> -0,72 (5)	26,28 <sup>+</sup> -0,98 (10)	23,03 <sup>+</sup> -0,91 (7)	23,05 <sup>+</sup> -1,54 (3)					
Mg <sup>++</sup> en m Eq/l	3,58 <sup>+</sup> -0,59 (7)	0,00 (5)	1,97 <sup>+</sup> -0,32 (5)	0,00 (3)	18,58 <sup>+</sup> -0,88 (10)	287,08 <sup>+</sup> -31,69 (7)	314,95 <sup>+</sup> -150,21 (3)					

crabes maintenus en eau de mer. Chez Astacus, HAVEL et KLEINHOLZ (1951) ont signalé une augmentation de la calcémie chez les crabes épédonculés à l'approche de la mue ; comme des variations du  $\Delta$  et des teneurs ioniques de l'hémolymphe se manifestent normalement au cours du cycle d'intermue des Crustacés, il est vraisemblable que ces variations soient plus accusées chez les animaux épédonculés que chez les animaux normaux, en raison de leur cycle d'intermue plus court. Nos résultats montrent, en effet, que l'ablation des pédoncules oculaires ne modifie pas d'une manière essentielle les taux des principaux ions dans le sérum et dans l'urine.

### 3 - Comparaison des teneurs ioniques du sérum et de l'urine chez des crabes placés dans des solutions artificielles avant et après ablation des pédoncules oculaires.

Des modifications de la composition minérale du milieu intérieur sont recherchées également en relation avec l'ablation des pédoncules oculaires chez des crabes placés dans des solutions artificielles. Nous avons comparé les taux de calcium et de magnésium du sérum et de l'urine, avant et après ablation des pédoncules oculaires, chez des crabes adultes placés dans une solution de chlorure de calcium (taux de calcium égal à 28,56 m Eq par litre) et dans une solution de sulfate de magnésium (taux de magnésium égal à 137,64 m Eq par litre). Nous aurions souhaité comparer également les teneurs en potassium et en sodium du sérum et de l'urine, avant et après ablation des pédoncules oculaires, chez des crabes placés dans une solution de chlorure de potassium (taux de potassium égal à 14,17 m Eq par litre) et dans une solution de chlorure de sodium (taux de sodium égal à 640 m Eq par litre), nous avons dû renoncer à cette comparaison car les crabes épédonculés n'ont pas survécu 24 heures dans ces milieux.

- 1) Crabes placés dans une solution de chlorure de calcium

Dix crabes sont placés en eau douce enrichie en chlorure de calcium. Une première série de prélèvements de sérum et d'urine est effectuée sur les 10 crabes après un séjour de trois jours dans la solution artificielle. L'hémolymphe est recueillie en coupant l'extrémité d'un dactylo-podite, cette extrémité est ensuite collodionnée pour éviter des hémorragies. Tout de suite après la première série de prélèvements, cinq crabes sont épédonculés, les autres servent de témoins. Une deuxième série de prélèvements de sérum et d'urine est effectuée sur les dix crabes après un nouveau séjour de trois jours dans la solution artificielle. Les taux du calcium dans le sérum et l'urine des crabes témoins et des crabes soumis à l'épédonculation sont donnés dans le tableau 26 p. 91. D'après ce tableau, les taux de calcium du sérum et de l'urine ne sont pas modifiés après l'ablation des pédoncules oculaires.

## 2)- Crabes placés dans une solution de sulfate de magnésium

Dix crabes sont placés en eau douce enrichie en sulfate de magnésium. Une première série de prélèvements est effectuée sur les dix crabes après un séjour de trois jours dans la solution de magnésium. Cinq crabes sont ensuite épédonculés, les cinq autres servent de témoins. Une deuxième série de prélèvements de sérum et d'urine a lieu trois jours après l'épédonculation sur les dix crabes maintenus dans la solution artificielle. Les taux du magnésium dans le sérum et dans l'urine des crabes, lors des deux séries de prélèvements, sont donnés dans le tableau 27 p. 92. Il n'apparaît pas de modifications sensibles dans les teneurs en magnésium du sérum et de l'urine après l'ablation des pédoncules oculaires.

## 4 - Action sur le flux urinaire

L'influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur le flux urinaire est recherchée sur six crabes maintenus en eau douce et sur six

Tableau 26

Taux du calcium sérique et urinaire, avant et après ablation des pédoncules oculaires, chez des Eriocheir adultes placés dans une solution de chlorure de calcium (Résultats en m Eq/l).

N.	Crabes témoins				N.	Crabes en expérience			
	1ère série de prélèvements		2ème série de prélèvements			Avant l'ablation		Après l'ablation	
	Sérum	Urine	Sérum	Urine		Sérum	Urine	Sérum	Urine
1	20,52	7,80	20,16	7,14	6	21,72	6,54	21,36	6,30
2	23,52	5,04	22,32	6,18	7	22,20	4,38	23,64	6,12
3	23,64	7,38	22,68	7,62	8	27,48	6,42	27,60	6,54
4	24,60	4,32	24,00	7,86	9	24,12	8,94	23,16	5,70
5	21,36	6,78	20,76	6,60	10	19,92	7,26	21,12	8,16
M.	22,73 <sup>+</sup> <sub>-0,77</sub>	6,26 <sup>+</sup> <sub>-0,68</sub>	21,98 <sup>+</sup> <sub>-0,69</sub>	7,08 <sup>+</sup> <sub>-0,32</sub>	M.	23,09 <sup>+</sup> <sub>-1,29</sub>	6,71 <sup>+</sup> <sub>-0,74</sub>	23,38 <sup>+</sup> <sub>-1,17</sub>	6,56 <sup>+</sup> <sub>-0,43</sub>

Tableau 27

Taux de magnésium sérique et urinaire, avant et après ablation, des pédoncules oculaires chez des Eriocheir adultes placés dans une solution de sulfate du magnésium (Résultats en m Eq/l).

N.	Crabes témoins				N.	Crabes en expérience			
	1ère série de prélèvements		2ème série de prélèvements			Avant l'ablation		Après l'ablation	
	Sérum	Urine	Sérum	Urine		Sérum	Urine	Sérum	Urine
1	40,68	130,14	37,44	254,88	6	42,54	48,96	43,32	69,12
2	34,14	91,74	24,90	147,18	7	36,78	185,04	38,82	157,20
3	24,78	28,80	20,10	57,84	8	26,28	50,04	32,34	96,48
4	30,84	7,44	20,46	44,34	9	38,04	149,16	46,02	96,48
5	29,58	131,52	20,52	106,08	10	26,70	175,80	39,06	256,44
M.	32,00 <sup>±</sup> 2,64	77,93 <sup>±</sup> 25,67	24,68 <sup>±</sup> 3,31	122,06 <sup>±</sup> 25,32		34,07 <sup>±</sup> 3,24	121,80 <sup>±</sup> 30,10	39,91 <sup>±</sup> 2,33	135,14 <sup>±</sup> 21,58

crabes maintenus en eau de mer à la température de 20° C. Les déterminations du flux urinaire sont faites sur chaque crabe avant l'ablation des pédoncules oculaires et 24 heures après cette ablation. Les résultats des déterminations sont rassemblés dans le tableau 28.

Tableau 28

Flux urinaire d'Eriocheir sinensis, avant et après ablation des pédoncules oculaires, en % du poids du corps par 24 h.

Crabes en eau douce			Crabes en eau de mer		
N.	Flux urinaire avant l'ablation	Flux urinaire après l'ablation	N.	Flux urinaire avant l'ablation	Flux urinaire après l'ablation
1	13,85	62,10	7	11,51	15,68
2	23,36	33,49	8	12,21	37,83
3	22,67	64,14	9	18,37	20,18
4	26,12	66,15	10	4,75	9,06
5	15,96	22,26	11	11,05	17,06
6	9,98	34,48	12	7,83	25,14
M.	18,66 <sup>+</sup> <sub>-2,57</sub>	47,10 <sup>+</sup> <sub>-7,83</sub>	M.	10,95 <sup>+</sup> <sub>-1,88</sub>	20,82 <sup>+</sup> <sub>-4,03</sub>

Après l'ablation des pédoncules oculaires, le flux urinaire s'élève en moyenne de 18,66 % à 47,10 % du poids du corps par 24 heures chez les crabes maintenus en eau douce et de 10,95 % à 20,82 % du poids du corps par 24 heures chez les crabes maintenus en eau de mer. Dans les deux milieux : eau douce et eau de mer, le flux urinaire apparaît donc accru par l'ablation des pédoncules oculaires, l'accroissement étant statistiquement significatif pour un coefficient de sécurité de 95 %

chez les crabes maintenus en eau douce. Chez les Crustacés, l'absorption d'eau est accrue lors de la mue après l'ablation des pédoncules oculaires (KOCH, 1952 ; CARLISLE, 1955 ; CARLISLE et KNOWLES, 1959), il est par conséquent possible que l'augmentation du flux urinaire chez les crabes épédonculés, en dehors de la période de mue, soit la conséquence d'une absorption d'eau plus active ayant lieu également, en l'absence des pédoncules oculaires, au cours de la période d'intermue.

Nous avons recherché, d'autre part, si les variations brusques du flux urinaire observées lors du transfert d'un animal de l'eau de mer à l'eau douce et vice-versa (figures 15 et 16) sont conservées après l'ablation des pédoncules oculaires. Les figures 23 et 24 représentent les variations du flux urinaire en fonction du temps chez un crabe épédonculé transféré de l'eau de mer à l'eau douce et chez deux crabes épédonculés transférés de l'eau douce à l'eau de mer. L'augmentation brusque du flux urinaire lors du transfert de l'eau de mer à l'eau douce n'est pas modifiée par l'ablation des pédoncules oculaires (figures 15 et 23) ; au contraire, l'augmentation du flux urinaire chez les crabes transférés de l'eau douce à l'eau de mer est supprimée après l'ablation des pédoncules oculaires (figures 16 et 24). Il est possible que l'émission brusque d'urine qui accompagne normalement le transfert des crabes de l'eau douce à l'eau de mer soit le fait d'une absorption d'eau très intense déclenchée par l'intervention du complexe neuro-sécréteur situé à l'intérieur des pédoncules oculaires. Nos expériences sont toutefois trop limitées pour nous permettre de conclure à l'existence, à l'intérieur des pédoncules oculaires, de deux hormones antagonistes agissant sur l'absorption active d'eau.

### III - Résumé et conclusions de la deuxième partie

Les variations du milieu intérieur d'Eriocheir sinensis ont été étudiées parallèlement à celles de l'excrétion urinaire en fonction de



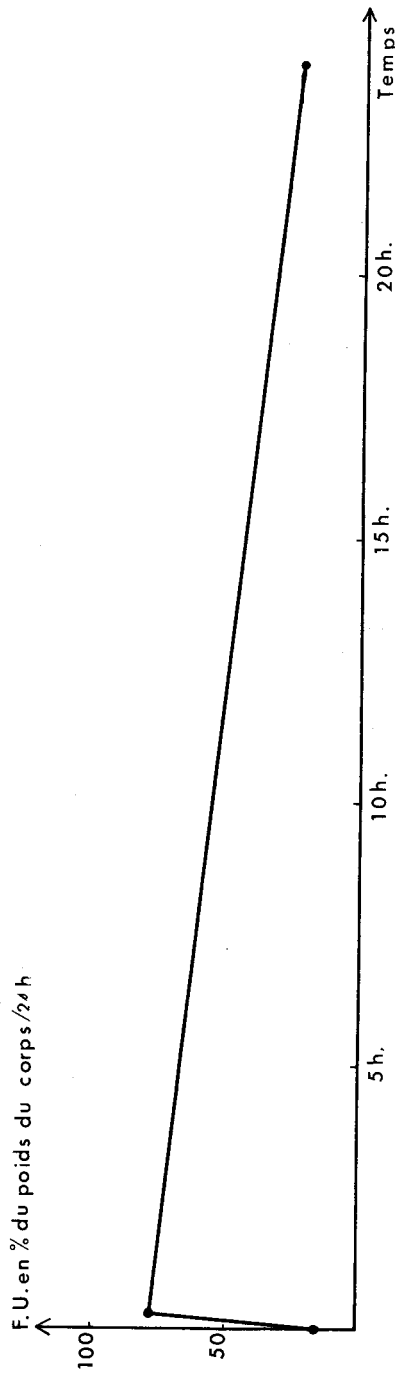


Figure 23. - Variations du flux urinaire en fonction du temps chez un crabe épédonculé après transfert de l'eau de mer à l'eau douce.

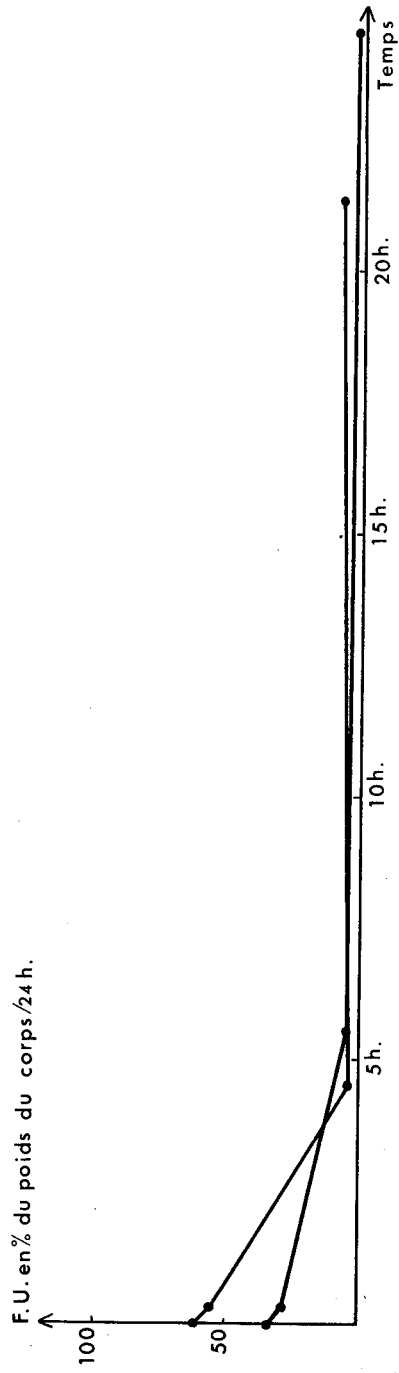


Figure 24. - Variations du flux urinaire en fonction du temps chez deux crabes épédonculés après transfert de l'eau douce à l'eau de mer.

BUS  
LILLE

quelques facteurs externes et internes, dans des conditions expérimentales, au laboratoire. L'étude des facteurs externes a été envisagée en fonction de la salinité et de la concentration des ions dans le milieu extérieur. L'Eriocheir est une espèce hyperosmotique en eau douce, hypoosmotique en eau de mer et en eau de mer concentrée. Les taux des ions  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$  et à un moindre degré  $\text{Mg}^{++}$  et  $\text{SO}_4^{--}$  dans le sérum varient largement avec la salinité du milieu extérieur, les taux des ions  $\text{K}^+$  et  $\text{Ca}^{++}$  sont beaucoup plus stables. La glande antennaire intervient dans la régulation osmotique et ionique du milieu intérieur en retenant les ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  chez les crabes placés en eau douce, en excréant les ions  $\text{Mg}^{++}$  et  $\text{SO}_4^{--}$  chez les crabes placés en eau de mer et en eau de mer concentrée, en éliminant une quantité d'urine importante chez les crabes en eau douce. La régulation hypoosmotique de L'Eriocheir est caractérisée par une excrétion abondante de magnésium et par une rétention importante de sodium dans l'urine, les deux phénomènes étant liés. La concentration des ions  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  et  $\text{Mg}^{++}$  dans le sérum est liée directement à la concentration de ces ions dans le milieu extérieur, l'excrétion des ions  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  dépend de la concentration totale en sels de ce milieu; les taux du calcium sérique et du potassium urinaire sont plus indépendants vis-à-vis des facteurs externes.

L'étude des facteurs internes : stade d'intermue, taille, état de maturité sexuelle a été effectuée en suivant l'évolution du  $\Delta$  et de la teneur en chlore de l'hémolymphe au cours de la croissance chez des Eriocheir de différentes tailles, maintenus en eau douce, à la température constante de 20° C. Les variations du  $\Delta$  et de la teneur en chlore de l'hémolymphe au cours du cycle d'intermue se répètent d'une manière identique d'une mue à l'autre chez des Eriocheir de tailles très différentes, il n'a pas été trouvé notamment de modifications du  $\Delta$  et de la teneur en chlore de l'hémolymphe après la mue de puberté. Une diminution très légère de la valeur du  $\Delta$  et de la teneur en chlore de l'hémolymphe a été constatée toutefois avec

l'augmentation de la taille sur l'ensemble des crabes en expérience ; cette variation paraît s'établir graduellement tout au long de la croissance des animaux. Les résultats expérimentaux confirment donc les résultats obtenus dans la nature en fonction du comportement migratoire, celui-ci n'est pas provoqué par une déminéralisation de l'organisme accompagnant la maturité sexuelle.

Nous avons étudié également l'influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur l'adaptation osmotique de l'Eriocheir et sur la régulation osmotique et ionique du milieu intérieur de ce crabe. L'ablation des pédoncules oculaires entraîne des mortalités chez les crabes transférés de l'eau douce à l'eau de mer, augmente le flux urinaire des crabes adaptés à l'eau douce ou à l'eau de mer et supprime l'émission brusque d'urine qui accompagne le transfert des crabes de l'eau douce à l'eau de mer ; elle ne modifie pas d'une manière sensible les teneurs ioniques du sérum et de l'urine. Les mortalités observées chez les crabes épédonculés à la suite du transfert à un milieu hypertonique sont peut-être liées à un trouble de l'absorption active d'eau en l'absence du système neurosécréteur des pédoncules oculaires.

## TROISIEME PARTIE

ETUDE DE LA MUE ET DU DEVELOPPEMENT OVARIEN D'ERIOCHEIR  
SINENSIS EN FONCTION DES FACTEURS EXTERNES ET INTERNES

Les variations du milieu intérieur d'Eriocheir sinensis étudiées en premier lieu sur des animaux sacrifiés dans la nature en dehors de la période migratoire et au cours de cette période puis suivies individuellement au cours de la croissance sur des crabes maintenus au laboratoire, en eau douce, à température constante ne permettent pas d'expliquer le comportement migratoire des animaux. Nous avons essayé d'aborder, à nouveau, le problème des migrations chez l'Eriocheir en étudiant les exigences du cycle biologique vis-à-vis de la salinité du milieu extérieur. Comme la croissance de l'Eriocheir a lieu en eau douce et sa reproduction en mer, il est possible, en effet, que les migrations de l'espèce : migration des jeunes crabes vers l'eau douce, migration des adultes vers la mer correspondent à des exigences différentes de la croissance et de la maturation des gonades vis-à-vis de la salinité du milieu extérieur. HOESTLANDT (1948) a d'ailleurs souligné une influence favorable de la salinité sur la maturation des oocytes de l'Eriocheir : cet auteur observe des oocytes en métaphase de première mitose de maturation chez les migrateurs capturés en eau saumâtre mais ne trouve pas ce stade chez les crabes capturés en eau douce. Chez les Crustacés Décapodes, la mue et le développement génital sont inhibés par une ou plusieurs hormones sécrétées au niveau des pédoncules oculaires ou stockées à l'intérieur de ces pédoncules ; l'action inhibitrice des pédoncules oculaires a été démontrée sur la mue et sur les phénomènes de régénération des Eriocheir maintenus en eau douce (BAUCHAU,

1948, 1960, 1961), nous ne connaissons toutefois pas l'action des pédoncules oculaires sur la croissance somatique des crabes maintenus en eau de mer ni sur le développement génital des crabes maintenus dans l'un ou l'autre milieu : eau douce ou eau de mer. Il nous a donc paru intéressant d'étudier l'influence de la salinité sur la mue et sur le développement ovarien d'Eriocheir sinensis en liaison avec l'ablation des pédoncules oculaires. Cette étude est précédée d'un exposé où nous indiquons les principales données que nous possédons actuellement sur l'influence des facteurs externes notamment de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue et sur le développement génital des Crustacés.

I - Influence des facteurs externes et de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue et le développement génital des Crustacés.

A - -----  
Action des facteurs externes

- 1) sur la mue

La température, l'éclairement, la salinité peuvent agir sur la mue. La période active des mues se situe chez de nombreuses espèces en Eté, saison où les températures de l'eau sont élevées et où les animaux sont soumis à de longues photopériodes; c'est le cas, par exemple, de Panulirus argus (TRAVIS, 1954), de Carcinus maenas (BROEKHUYSEN, 1937), d'Eriocheir sinensis (HOESTLANDT, 1948). Les basses températures peuvent inhiber totalement la mue ainsi chez Sesarma reticulatum (JYSSUM et PASSANO, 1957), Uca pugnax (PASSANO, 1960<sup>a</sup>), Pachygrapsus marmoratus (ROUQUETTE et VERNET-CORNUBERT, 1964) ; il en est de même pour les températures trop élevées ainsi chez Gecarcinus lateralis (BLISS et BOYER, 1964). La photopériode influe également sur le

cycle d'intermue : chez Leander serratus, les crevettes placées dans des conditions d'éclairement naturel ont des intermues plus courtes que celles soumises à une illumination ou à une obscurité permanentes (DRACH, 1947); l'obscurité favorise la mue de Gecarcinus lateralis (BLISS et BOYER, 1964) tandis qu'elle l'empêche chez Cambarus (STEPHENS, 1955). La salinité peut avoir une action sur les mues : le rythme des mues de Gammarus duebeni est plus élevé dans un milieu de salinité moyenne égale à 10 ‰ que dans des milieux de salinité faible ou élevée égale à 2 ‰ ou à 30 ‰ (KINNE, 1953). Chez Artemia salina, le taux de croissance est plus élevé chez les animaux placés dans une salinité de 12,5 ‰ que chez ceux maintenus à une salinité de 6,5 ‰ (INDER CHAND BAID, 1963). L'action de la salinité apparaît surtout importante pendant les stades jeunes : les basses salinités empêchent les mues larvaires chez Pagurus bernhardus (BOOKHOOT, 1964), Porcellana longicornis (LANCE, 1964), Sesarma cinereum (COSTLOW, 1962), elles empêchent la transformation des mégalopes en crabes chez Carcinus maenas (LANCE, 1964) ; elles facilitent, au contraire, les mues larvaires de Rithropanopeus harrisi (COSTLOW, 1962).



## - 2) sur le développement génital

Les conditions externes peuvent agir également sur le développement génital, l'activité génitale varie parfois avec les saisons. Ainsi, chez Eriocheir sinensis (HOESTLANDT, 1948), la spermatogénèse est très active en Automne, elle s'arrête en Hiver. Chez Leander serratus (DRACH, 1955), la vitellogénèse dépend de la température et suit une loi thermique indépendante de celle qui contrôle la mue. L'éclairement peut également avoir une influence sur la vitellogénèse, ainsi, les femelles oeuvées de Carcinus maenas capturées au Printemps ont une vitellogénèse plus précoce que celles capturées en Hiver; cette vitellogénèse plus rapide est sans doute liée à une augmentation de la photopériode au

Printemps (DEMEUSY, 1964). Enfin, chez Artemia salina, la salinité joue un rôle dans le développement des gonades : la maturité génitale est plus précoce en milieu de salinité égale à 12,5 ‰ qu'en milieu de salinité égale à 6,5 ‰ (INDER CHAND BAID, 1963).

#### B - Action de l'épédonculation

##### - 1) sur la mue

L'ablation des pédoncules oculaires est suivie chez de nombreux Décapodes par une accélération du rythme des mues. Ce phénomène établi par ABRAMOWITZ R. K. et ABRAMOWITZ A. A. (1939, 1940) chez Uca pugilator a été signalé chez de nombreuses espèces: Cambarus immunis (BROWN et CUNNINGHAM, 1939), Cambarus clarkii (SMITH, 1940), Leander serratus (DRACH, 1947), Uca pugnax, Callinectes ornatus (PASSANO, 1953), Pachygrapsus marmoratus (CORNUBERT, 1954 ; VERNET-CORNUBERT, 1958), Pisa tetraodon (VERNET-CORNUBERT, 1950, 1960), Petrolisthes cinctipes (KURUP, 1964). Le pédoncule oculaire des Crustacés Décapodes possède un complexe neurosécréteur formé par l'organe X et par la glande du sinus ; ces formations ont été décrites en premier lieu par HANSTROM (1932-1933). Les premiers expérimentateurs (BROWN et CUNNINGHAM, 1939; BAUCHAU, 1948) ont pensé que le pédoncule oculaire renfermait une hormone inhibitrice de la mue sécrétée par la glande du sinus ; les expériences ultérieures d'ablation de la glande du sinus (PASSANO, 1951<sup>a</sup>, 1953) et l'étude histologique de cette formation (BLISS et WELSH, 1952 ; BLISS, DURAND et WELSH, 1954) montrent que la glande du sinus ne peut être considérée comme la source de l'hormone inhibitrice et qu'elle est en fait un assemblage de terminaisons d'axones bourrés de produits de neurosécrétion et issus des cellules neurosécrétrices présentes à l'intérieur des pédoncules oculaires, du cerveau et peut-être même du ganglion thoracique. La nature neurosécrétrice des cellules de l'organe X, l'existence de connexions anatomiques entre cet organe et la glande du sinus, la mise en évidence de gouttelettes de sécrétion à l'intérieur des axones qui relient

ces deux formations (PASSANO, 1951<sup>b</sup> ; CARLISLE et PASSANO, 1953), les expériences d'ablations et d'implantations séparées de l'organe X et de la glande du sinus puis de ces formations retirées ou implantées ensemble (PASSANO, 1951<sup>a</sup>, 1953) désignent l'organe X comme la source de l'hormone inhibitrice, la glande du sinus constituant simplement un réservoir où est stockée l'hormone. L'hormone inhibitrice présente à l'intérieur des pédoncules oculaires agit en limitant la sécrétion de l'hormone de mue par l'organe Y (ECHALIER, 1959). L'organe Y est une formation endocrine localisée dans le métamère antennaire ou maxillaire et qui a été découverte par GABE (1953) chez 58 espèces de Crustacés Malacostracés ; il possède les caractères histologiques de la glande ventrale des Insectes Hétérométaboles ou de la glande prothoracique des Insectes Holométaboles.

## - 2) sur le développement génital

L'ablation des pédoncules oculaires provoque un développement important des gonades chez de nombreux Crustacés. PANOUSE (1943) est le premier auteur à signaler un développement important de l'ovaire et l'obtention de pontes après ablation des pédoncules oculaires chez Leander serratus. Ses observations sont confirmées sur de nombreuses espèces : Cambarus immunis, Uca pugilator (BROWN et JONES 1947, 1949), Carcinus maenas (DEMEUSY et VEILLET, 1952), Lysmata seticaudata (CARLISLE, 1953), Pandalus kessleri (AOTO et NISHIDA, 1956), Potamon dehaani (OTSU, 1963), Paratelphusa hydrodromous (GOMEZ, 1965). D'autre part, DEMEUSY (1953, 1958, 1960) met en évidence un développement important de l'appareil génital mâle et de la glande androgène après ablation des pédoncules oculaires. Toutes les espèces ne répondent cependant pas de la même façon à l'ablation des pédoncules oculaires ; chez certaines espèces : Pisa tetraodon (VERNET-CORNUBERT, 1960) Pachygrapsus marmoratus (CORNUBERT, 1954 ;



VERNET-CORNUBERT, 1958, 1964). l'oogénèse est déclenchée mais la vitellogénèse est supprimée ou s'effectue anormalement après l'ablation des pédoncules oculaires ; d'autres espèces peuvent réagir de manière différente, soit par la mue, soit par la ponte à l'ablation des pédoncules oculaires, c'est le cas par exemple de Carcinus maenas (DEMEUSY et VEILLET, 1952 ; DEMEUSY, 1958). Il semble que la vitellogénèse ne puisse s'effectuer normalement chez les espèces qui présentent un rythme rapide des mues après l'ablation des pédoncules oculaires. Plusieurs auteurs ont souligné l'existence d'un antagonisme entre les phénomènes de croissance somatique (mue, régénération) et la vitellogénèse (DEMEUSY et LENEL, 1954, ; CORNUBERT, 1954 ; DRACH, 1955 ; VERNET-CORNUBERT, 1958, 1960, 1964 ; DEMEUSY, 1958, 1963<sup>a</sup>, 1964, 1965<sup>a b</sup>) ; chez Carcinus maenas, la vitellogénèse est notamment accélérée après suppression des mues à la suite de l'ablation des organes Y (DEMEUSY, 1959, 1962, 1963<sup>b</sup>). L'antagonisme entre la croissance somatique et le développement des gonades se manifeste également chez l'Eriocheir : les phénomènes de régénération sont moins intenses chez les crabes de grande taille en liaison, sans doute, avec le développement génital ; d'autre part, après ablation des pédoncules oculaires, la mue et les phénomènes de régénération sont accélérés chez tous les Eriocheir placés en eau douce tandis que le développement génital ne semble pas sensiblement modifié, l'épédonculation n'est pas suivie de pontes chez les femelles pubères maintenues en eau douce (BAUCHAU, 1961). Certains organes : ganglion thoracique chez Potamon dehaani (OTSU, 1963), cerveau chez Paratelphusa hydrodromous (GOMEZ, 1965) exercent une action antagoniste à celle des pédoncules oculaires, leurs implantations accélèrent la vitellogénèse. Un rôle analogue doit être joué par la glande circum-orbitaire de Pandalus kessleri (AOTO et NISHIDA, 1956).

Plusieurs schémas peuvent être proposés pour expliquer l'influence de l'épédonculation sur le développement ovarien.

Selon PANOUSE (1946), une seule hormone serait responsable à la fois de l'inhibition de la mue et de l'oogénèse, cette hormone agirait sur l'organe Y dont la sécrétion apparaît nécessaire pour induire à la fois les phénomènes préparatoires à la mue et la multiplication des oogonies chez les jeunes individus (ARVY, ECHALIER et GABE, 1954 ; DEMEUSY, 1962). La vitellogénèse apparaîtrait lors d'un ralentissement suffisant des mues au cours de la croissance, les cellules neurosécrétrices du cerveau et du ganglion thoracique pourraient avoir une action directe sur la vitellogénèse ou une action indirecte en inhibant la mue (STEPHENS, 1951). Il pourrait y avoir aussi deux hormones inhibitrices à l'intérieur du pédoncule oculaire : une hormone inhibitrice de la mue et une hormone inhibitrice de l'oogénèse, cette hypothèse a été avancée par CARLISLE (1953), par PASSANO (1960<sup>b</sup>), par DEMEUSY (1962), par VERNET-CORNUBERT (1964), elle permet d'expliquer les réactions diverses : mue ou développement génital accéléré présentées par les animaux suivant leur âge ou suivant la saison d'expérimentation à l'ablation des pédoncules oculaires, elle explique également les effets différents de la régénération sur la mue et sur l'oogénèse (VERNET-CORNUBERT, 1964). Actuellement, en dépit des données nombreuses qui ont été apportées, le contrôle hormonal du développement des gonades chez les Crustacés n'est pas élucidé, des recherches ultérieures portant notamment sur l'influence des formations endocrines et des principaux centres de neurosécrétion sur des stades bien précis de l'oogénèse sont nécessaires pour faire progresser nos connaissances dans ce domaine.

## II - Influence de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue de l'*Eriocheir sinensis*

Nous avons étudié l'influence de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires sur trois catégories d'*Eriocheir* : crabes juvéniles, crabes prépubères, crabes adultes. Dans chaque catégorie,

nous avons veillé à ce que les animaux appartenant aux lots que l'on compare reçoivent une nourriture identique et soient soumis à des conditions aussi semblables que possible de température et d'éclairement, ces facteurs influent, en effet, sur la mue.

#### A - Crabes juvéniles

##### 1- Fréquence des mues chez des crabes juvéniles maintenus en eau douce et en eau de mer

Nous avons recherché l'influence de la salinité sur la fréquence des mues chez des crabes juvéniles capturés dans l'Ems, au barrage d'Herbrum, en Mai 1964, Juin et Juillet 1965. Les crabes choisis pour nos expériences sont des femelles ayant une taille comprise entre 15 et 20 mm, taille exprimée d'après la plus grande largeur du céphalothorax. 3 séries de comparaisons sont effectuées.

##### - 1ère série

La fréquence des mues est comparée sur 40 crabes : 16 crabes en eau douce et 24 crabes en eau de mer au cours de la période qui s'étend du 1er juin 1964 au 12 avril 1965. Les crabes sont gardés individuellement dans des petits cristallisoirs renfermant 50 cc d'eau douce ou d'eau de mer renouvelée trois fois par jour. Les deux groupes d'animaux sont placés dans une pièce maintenue à la température constante de 20° C et sont nourris avec de la purée de moules et des végétaux : Elodea, Potamogeton chez les crabes maintenus en eau douce, Enteromorpha chez les crabes maintenus en eau de mer. La fréquence des mues dans les deux groupes d'animaux est indiquée en pourcentage dans le tableau 29. Tous les crabes ont mué au moins trois fois pendant la durée de l'expérience ; d'autre part, le pourcentage des réussites des mues est sensiblement identique dans les deux lots d'animaux : sur les 16 crabes maintenus

Tableau 29

Fréquence des mues chez des Eriocheir ♀ juvéniles maintenus en eau douce et en eau de mer entre le 1er juin 1964 et le 12 avril 1965

% des mues	Crabes en eau douce	Crabes en eau de mer
% des crabes ayant effectué 1 mue	100 %	100 %
% des crabes ayant effectué 2 mues	100 %	100 %
% des crabes ayant effectué 3 mues	100 %	100 %
% des crabes ayant effectué 4 mues	75 %	58,33 %
% des crabes ayant effectué 5 mues	37,5 %	16,66 %
% des crabes ayant effectué 6 mues	12,5 %	0 %

en eau douce 7 soit 43,75 % ont réussi toutes leurs mues successives en dégageant tous leurs appendices, ce pourcentage étant de 50 % chez les crabes maintenus en eau de mer. Il semble, par conséquent, que la mue des crabes juvéniles puisse s'effectuer normalement en eau de mer; la fréquence des mues apparaît toutefois moins grande dans ce milieu qu'en eau douce (tableau 29). Nous avons comparé la durée des intermues dans les deux groupes d'animaux. Ces durées sont exprimées dans le tableau 30. Pour les quatre intermues, la durée du cycle d'intermue est supérieure chez les crabes maintenus en eau de mer par rapport à ceux qui se trouvent en eau douce; les tests d'homogénéité entre les échantillons montrent que les différences se rapportant aux deux premières intermues sont significatives pour un coefficient de sécurité de 95 %. Il apparaît donc, d'après cette première série d'expériences, que la fréquence

des mues est moins grande chez les Eriocheir en eau de mer que chez les crabes en eau douce par suite d'un allongement de la période d'intermue.

Tableau 30

Durée des intermues chez des Eriocheir ♀ juvéniles maintenus en eau douce et en eau de mer entre le 1er juin 1964 et le 12 avril 1965 (les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels sont effectuées les déterminations).

Intermues	Durée en jours des intermues	
	Crabes en eau douce	Crabes en eau de mer
1ère intermue	59 <sup>+</sup> <sub>4,51</sub> (16)	74 <sup>+</sup> <sub>5,11</sub> (24)
2ème intermue	59 <sup>+</sup> <sub>5,83</sub> (16)	79 <sup>+</sup> <sub>4,69</sub> (24)
3ème intermue	74 <sup>+</sup> <sub>7,14</sub> (12)	80 <sup>+</sup> <sub>4,99</sub> (14)
4ème intermue	64 <sup>+</sup> <sub>7,77</sub> ( 6)	69 <sup>+</sup> <sub>4,81</sub> ( 4)
5ème intermue	76 <sup>+</sup> <sub>8,52</sub> ( 2)	-

- 2ème série

La fréquence des mues est comparée sur 18 crabes gardés en eau douce courante à Lille et sur 14 crabes gardés en eau de mer courante à Wimereux au cours de la période qui s'étend du 4 juin au 15 novembre 1965. Les deux élevages sont maintenus à la température constante de 20° C par l'emploi d'une résistance électrique en liaison avec un thermomètre à contact (cf p. 82 ). Les crabes sont gardés dans des boîtes en plastique perforées, munies d'une tubulure en verre et réunies par des tuyaux de caoutchouc selon le dispositif imaginé par

DEMEUSY (DEMEUSY, 1958) ; les animaux sont nourris comme dans la première série d'expériences avec de la purée de moules et des plantes aquatiques. La fréquence des mues dans les deux élevages est indiquée en pourcentage dans le tableau 31. Tous les crabes ont mué au moins deux fois pendant la durée de l'expérience ; le pourcentage des animaux qui ont réussi toutes leurs mues successives en dégageant tous leurs appendices est de 77,77 % chez les crabes maintenus en eau douce, il est sensiblement identique avec un taux de 78,57 % chez les crabes maintenus en eau de mer. La fréquence des mues apparaît moins grande chez les crabes maintenus en eau de mer que chez les crabes maintenus en eau douce (tableau 31) ; cette fréquence plus basse des mues paraît liée comme dans la première série d'expériences à un allongement du cycle d'intermue chez les crabes placés en eau de mer (tableau 32). En raison de la dispersion des résultats, nous n'avons pu toutefois mettre en évidence, dans cette seconde série d'expériences, des différences statistiquement significatives entre les durées du cycle d'intermue chez les deux lots d'animaux.

Tableau 31

Fréquence des mues chez des Eriocheir ♀ juvéniles maintenus en eau douce et en eau de mer entre le 4 juin et le 15 novembre 1965.

% des mues	Crabes en eau douce	Crabes en eau de mer
% des crabes ayant effectué 1 mue	100 %	100 %
% des crabes ayant effectué 2 mues	100 %	100 %
% des crabes ayant effectué 3 mues	66,67 %	28,57 %
% des crabes ayant effectué 4 mues	5,55 %	0 %

Tableau 32

Durée des intermues chez des Eriocheir ♀ juvéniles maintenus en eau douce et en eau de mer entre le 4 juin et le 15 novembre 1965. (les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels sont effectuées les déterminations).

Intermues	Crabes en eau douce	Crabes en eau de mer
1ère intermue	61 <sup>+</sup> <sub>5,22</sub> (18)	72 <sup>+</sup> <sub>6,07</sub> (14)
2ème intermue	58 <sup>+</sup> <sub>3,95</sub> (12)	60 <sup>+</sup> <sub>3,92</sub> ( 4)

### - 3ème série

La fréquence des mues est comparée à nouveau sur 46 crabes : 22 crabes placés en eau douce courante à Lille et 24 crabes placés en eau de mer courante à Wimereux, l'eau étant maintenue à la température de 20° C. Les crabes sont gardés du 22 juillet au 22 août 1965. Sur cette période d'un mois, on observe 18 mues chez les crabes maintenus en eau douce, 16 mues chez les crabes maintenus en eau de mer; le pourcentage des animaux ayant mué est donc de 81,67 % chez les crabes maintenus en eau douce, il est inférieur avec un taux de 66,66 % chez les crabes maintenus en eau de mer. Cette expérience bien que de courte durée confirme donc les résultats obtenus dans les deux premières séries d'expériences.

### 2 - Fréquence des mues chez des crabes juvéniles épédonculés maintenus en eau douce et en eau de mer

L'ablation des pédoncules oculaires ayant une action

sur le rythme des mues de l'Eriocheir (BAUCHAU, 1948, 1960, 1961), nous avons recherché si les différences observées dans la fréquence des mues entre les crabes maintenus en eau douce et ceux placés en eau de mer sont supprimées après l'ablation des pédoncules oculaires. Dans ce but, nous avons comparé la fréquence des mues chez des crabes témoins et chez des crabes épédonculés maintenus en eau douce courante et en eau de mer courante à la température constante de 20° C, sur une période d'un mois, entre le 17 juin et le 17 juillet 1965. Les observations portent sur 18 crabes témoins en eau douce, 12 crabes épédonculés en eau douce, 14 crabes témoins en eau de mer, 14 crabes épédonculés en eau de mer. La fréquence des mues dans les 4 lots d'animaux est exprimée en pourcentage dans le tableau 33. La majeure partie des crabes témoins a effectué une mue, au cours de la période considérée, dans les deux milieux : eau douce et eau de mer, la fréquence des mues étant plus basse dans ce dernier milieu ; dans le même intervalle de temps, les crabes épédonculés ont presque tous mué deux fois à l'exception d'un crabe placé en eau de mer qui n'a effectué qu'une mue. La fréquence des mues apparaît donc presque identique chez les crabes maintenus en eau douce et en eau de mer après ablation des pédoncules oculaires. Nous avons déterminé la durée du cycle d'intermue chez les Eriocheir épédonculés, cette durée s'élève en moyenne à 16 jours chez les crabes maintenus en eau douce, à 17 jours chez les crabes maintenus en eau de mer ; au contraire, chez les crabes témoins gardés au-delà du 17 juillet, l'intervalle entre les deux premières mues est de 61 jours chez les crabes maintenus en eau douce, de 72 jours chez les crabes maintenus en eau de mer (tableau 32 p. 108). L'ablation des pédoncules oculaires a donc pour effet de supprimer ou tout au moins de réduire fortement les différences qui se manifestent dans la durée du cycle d'intermue chez les crabes élevés en eau douce et en eau de mer.



Tableau 33

Fréquence des mues chez des Eriocheir juvéniles ♀ : crabes témoins et épédonculés maintenus en eau douce et en eau de mer entre le 17 juin et le 17 juillet 1965

% des mues	Crabes en eau douce		Crabes en eau de mer	
	Crabes témoins	Crabes épédonculés	Crabes témoins	Crabes épédonculés
% des crabes n'ayant effectué aucune mue	11,11 %	0 %	35,71 %	0 %
% des crabes ayant effectué 1 mue	88,89 %	0 %	64,28 %	7,14 %
% des crabes ayant effectué 2 mues	0 %	100 %	0 %	92,85 %

#### B - Crabes prépubères

L'influence de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires sur le phénomène de la mue est recherchée sur des femelles de taille moyenne comprise entre 25 et 30 mm; il s'agit donc d'animaux prépubères ou s'apprêtant à subir la mue de prépuberté, la taille des crabes prépubères s'échelonne en effet entre 27 et 30 mm (HOEST-LANDT, 1948). Les crabes sont capturés dans l'Ems, au barrage d'Herbrum, en Mai 1964 et sont répartis en quatre lots : un lot de 19 crabes placés à Lille en eau douce courante, un lot de 13 crabes placés également en eau douce courante mais après ablation des pédoncules oculaires, un lot de 21 crabes placés à Wimereux en eau de mer courante, un lot de 19 crabes placés en eau de mer courante après ablation des

pédoncules oculaires. Les animaux sont nourris avec des moules et des végétaux : plantes aquatiques d'eau douce ou Entéromorphes. Tous les crabes non opérés ont mué une fois entre la période qui s'étend du 1<sup>er</sup> juin au 14 septembre 1964. Sur les 19 crabes en eau douce, 16 crabes soit un pourcentage de 84,21 % ont réussi parfaitement leur mue, sur les 21 crabes en eau de mer, 8 crabes seulement soit un pourcentage de 38,10 % ont réussi leur mue, les autres crabes n'ont pas dégagé tous leurs appendices, plusieurs appendices peuvent manquer à la suite de la mue. Il semble donc que, chez les crabes ayant la taille des animaux prépubères, la mue puisse s'effectuer à la fois en eau douce et en eau de mer mais qu'elle soit plus difficile en eau de mer. Dans les deux milieux, eau douce et eau de mer, l'ablation des pédoncules oculaires provoque un déclenchement précoce de la mue : tous les crabes ont mué un mois après ablation des pédoncules oculaires.

#### C - Crabes adultes

L'influence de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue est recherchée sur des crabes adultes capturés en Octobre 1964 dans les étangs saumâtres de la région d'Emden, au voisinage de l'estuaire de l'Ems. Nos observations portent sur quatre lots d'animaux : un lot de 13 crabes placés à Lille en eau douce courante, un lot de 13 crabes placés en eau douce courante après ablation des pédoncules oculaires, un lot de 19 crabes maintenus en eau de mer, un lot de 19 crabes maintenus en eau de mer après ablation des pédoncules oculaires. Dans les deux milieux : eau douce et eau de mer, tous les crabes opérés, à l'exception de deux crabes en eau de mer qui ont pondu, se trouvent en stade d'intermue  $D_1$  un mois à trois mois après l'ablation des pédoncules oculaires, les crabes non opérés sont en stade d'intermue  $C_4$ . L'ablation des pédoncules oculaires déclenche donc les phénomènes préparatoires à la mue à la fois chez les crabes adultes maintenus en eau douce

et chez ceux maintenus en eau de mer. Dans un autre élevage sur des crabes capturés en eau douce, au barrage d'Herbrum, et gardés en eau douce à la température de 20° C, nous avons constaté que deux crabes ayant subi la mue de puberté en Septembre subissent une nouvelle mue l'un en Avril, l'autre en Juin de l'année suivante. La mue de puberté peut donc être suivie d'autres mues chez les crabes adultes maintenus en eau douce, nous n'avons pu toutefois vérifier si les mues postpubertaires étaient possibles également chez les crabes adultes maintenus en eau de mer.

#### D - Conclusion

La mue de l'Eriocheir peut s'effectuer à la fois en eau douce et en eau de mer, le pourcentage de réussite des mues est identique dans les deux milieux chez les crabes juvéniles, il apparaît plus faible en eau de mer chez les crabes qui ont la taille des animaux prépubères. La comparaison que nous avons entreprise sur la fréquence des mues et la durée du cycle d'intermue chez des Eriocheir juvéniles maintenus en eau douce et en eau de mer à la température constante de 20° C montre que les mues sont moins nombreuses avec des intermues plus longues chez les crabes maintenus en eau de mer que chez ceux qui sont maintenus en eau douce. La migration des jeunes crabes vers l'eau douce peut donc correspondre aux exigences de la croissance qui est facilitée en eau douce. L'allongement de la période d'intermue chez les crabes maintenus en eau de mer est peut-être liée à une sécrétion accrue de l'hormone inhibitrice à l'intérieur des pédoncules oculaires car les différences entre les durées des intermues sont presque supprimées après l'ablation de ces pédoncules. Il est possible également que cet allongement soit le fait d'une alimentation moins active chez les crabes maintenus en eau de mer par rapport à ceux maintenus en eau douce, l'ablation des pédoncules oculaires pourrait supprimer les différences entre les durées des intermues

chez les deux lots d'animaux en supprimant les différences qui se manifestent peut-être dans leur alimentation, dans les deux milieux, eau douce et eau de mer, les crabes manifestent, en effet, une très grande voracité après l'ablation des pédoncules oculaires.

### III - Influence de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement ovarien d'Eriocheir sinensis

Après la période d'observation consacrée à l'étude de la mue, dans chaque catégorie d'animaux : juvéniles, prépubères, adultes, les crabes sont sacrifiés afin d'étudier l'influence de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement des ovaires. La provenance et les conditions d'élevage des crabes ont été définies lors de l'étude sur la mue, il est donc inutile d'y revenir à nouveau. Chez les crabes juvéniles et prépubères, le prélèvement des gonades est effectué sous binoculaire dans le liquide qui sert à la fixation ou dans de l'eau de mer pure ou à 60 %, il est effectué à sec chez les crabes adultes. Avant la dissection, on insensibilise les animaux en dilacérant le gros ganglion nerveux formé par la fusion des ganglions thoraciques et abdominaux. Les fixateurs utilisés sont le formol neutralisé et salé à 10 %, le Carnoy, le Duboscq-Brasil. Les ovaires sont inclus dans la paraffine et coupés à 5  $\mu$ , les coupes sont effectuées dans la partie distale de l'ovaire, dans la région où celui-ci se recourbe en crosse, elles sont colorées à l'hémalum acide de Masson et à l'éosine, des colorations au bleu de toluidine - orangé G - érythroisine ont, d'autre part, été effectuées dans le cas des crabes prépubères.

#### A - Crabes juvéniles

- 1ère série d'élevage

Le développement ovarien est d'abord comparé sur 16

crabes maintenus en eau douce et sur 24 crabes maintenus en eau de mer pendant la période qui s'étend du 14 juin 1964 au 12 avril 1965.

Dans les deux lots d'animaux, les ovaires se présentent comme des tubes filiformes et transparents avec des renflements latéraux. Sur les coupes, suivant la présence et l'importance de ces renflements latéraux, la largeur de l'ovaire varie entre 126  $\mu$  et 543  $\mu$  chez les crabes maintenus en eau douce, entre 181  $\mu$  et 580  $\mu$  chez les crabes maintenus en eau de mer ; l'épaisseur de l'ovaire varie entre 36  $\mu$  et 145  $\mu$  chez les crabes maintenus en eau douce, entre 36  $\mu$  et 127  $\mu$  chez les crabes maintenus en eau de mer. Il n'apparaît donc pas de différences dans le développement de l'appareil génital femelle entre les deux lots d'animaux. L'examen des coupes montre des oogonies dans la lumière du tube ovarien dans les deux catégories d'animaux ; dans les deux cas, on n'observe pas encore d'oocytes excepté chez un crabe en eau de mer qui possède des oocytes dont la taille atteint 24  $\mu$ . Ce cas est toutefois isolé et on ne peut donc conclure à une action de la salinité sur le développement des ovaires.

#### - 2e série d'élevage

Le développement ovarien est comparé ensuite sur des crabes témoins et épédonculés maintenus en eau douce et en eau de mer du 17 juin au 17 juillet 1965. Les prélèvements d'ovaires sont effectués sur 10 crabes témoins en eau douce, 10 crabes témoins en eau de mer, 8 crabes épédonculés en eau douce, 13 crabes épédonculés en eau de mer.

Chez les crabes normaux maintenus en eau douce et en eau de mer, les ovaires se présentent sous la forme de tubes filiformes et transparents portant des renflements latéraux ; comme dans la série précédente, il n'apparaît pas de variations dans les dimensions de l'ovaire

en fonction du milieu de salinité dans lequel sont maintenus les animaux (tableau 34). Chez les crabes épédonculés maintenus également dans les deux milieux : eau douce et eau de mer, les ovaires ont perdu leur transparence et présentent une teinte blanchâtre, ces ovaires sont beaucoup plus développés que chez les crabes non opérés, les différences dans les dimensions des ovaires étant statistiquement significatives pour un coefficient de sécurité de 99 % (tableau 34).

Tableau 34

Dimensions de l'ovaire chez des crabes juvéniles normaux et épédonculés après un séjour d'un mois en eau douce et en eau de mer (les dimensions sont mesurées sur des coupes effectuées dans la région de la crosse ovarienne, les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'animaux sur lesquels sont effectuées les mesures).

Dimensions de l'ovaire en $\mu$	Crabes en eau douce		Crabes en eau de mer	
	Crabes normaux	Crabes épédonculés	Crabes normaux	Crabes épédonculés
Largeur	277,53 <sup>+</sup> -50,86 (9)	701,37 <sup>+</sup> -29,83 (8)	218,84 <sup>+</sup> -29,82 (11)	823,55 <sup>+</sup> -74,67 (12)
Epaisseur	65,86 <sup>+</sup> - 8,26 (9)	260,19 <sup>+</sup> -10,76 (8)	61,70 <sup>+</sup> - 5,00 (11)	387,64 <sup>+</sup> -33,74 (12)

L'examen des coupes montre que la lumière du tube ovarien est occupée uniquement, comme dans la série précédente, par des oogonies chez les crabes témoins maintenus en eau douce et en eau de mer (Figures 25 et 27). Chez les crabes épédonculés, à la fois dans les deux milieux : eau douce et eau de mer, les oogonies sont beaucoup plus nombreuses que dans les ovaires des crabes normaux ; de plus, on

observe souvent à la périphérie de l'ovaire des oocytes en période de grand accroissement. Ces oocytes sont entourés par une gaine de cellules folliculaires, ils renferment déjà un vitellus granuleux, leur taille atteint fréquemment 40, 60, 80 et même 100  $\mu$  de diamètre (figures 26 et 28). L'ablation des pédoncules oculaires semble donc avoir provoqué une multiplication des oogonies et la phase d'accroissement des oocytes chez les crabes juvéniles maintenus en eau douce et en eau de mer.

#### B - Crabes prépubères

L'état des ovaires est ensuite examiné sur des crabes de plus grande taille (comprise entre 25 et 30 mm) gardés en eau douce et en eau de mer pendant la période qui s'étend de Juin à Septembre 1964. Les crabes sont sacrifiés après une mue dans le milieu d'expérience. Ces animaux ont la taille des crabes prépubères, l'examen de leurs ovaires en fonction des facteurs externes et internes est particulièrement intéressant, c'est en effet à partir de la mue de prépuberté que, chez les crabes effectuant normalement leur croissance en eau douce, les ovaires changent d'aspect : ils perdent leur transparence pour devenir blanchâtres, d'autre part, à l'intérieur des ovaires, les oocytes commencent à croître (HOESTLANDT, 1948). Les ovaires sont examinés sur 17 crabes normaux en eau douce, 8 crabes épédonculés en eau douce, 15 crabes normaux en eau de mer, 7 crabes épédonculés en eau de mer ; les examens histologiques sont effectués sur 8 crabes normaux en eau douce, 7 crabes épédonculés en eau douce, 16 crabes normaux en eau de mer, 8 crabes épédonculés en eau de mer.

Chez les crabes normaux, dans les deux milieux : eau douce et eau de mer, les ovaires se présentent comme des tubes avec des ramifications latérales plus nombreuses et plus longues que chez les crabes juvéniles précédemment étudiés, ces tubes peuvent rester transparents ou présenter un aspect blanchâtre. Chez tous les crabes

épédonculés les ovaires ont perdu leur transparence et présentent une teinte blanchâtre. L'examen histologique des ovaires montre une structure à peu près identique chez tous les animaux étudiés (figures 29, 30, 31, 32). De l'intérieur vers l'extérieur, sur une coupe transversale d'ovaire, on trouve successivement une zone centrale avec des oogonies, de jeunes oocytes, puis des oocytes en période de grand accroissement, ces oocytes atteignent fréquemment 50, 80, 100  $\mu$ , ils sont chargés de vitellus et sont souvent entourés par une gaine de cellules folliculaires. Dans chaque catégorie d'animaux étudiés : crabes normaux en eau douce, crabes normaux en eau de mer, crabes épédonculés en eau douce, crabes épédonculés en eau de mer, l'ovaire montre un développement variable suivant les individus : les oogonies et les oocytes peuvent être plus ou moins nombreux, les oocytes en période d'accroissement peuvent atteindre une taille plus ou moins grande. En général, les crabes épédonculés ont des ovaires plus développés que les crabes normaux : les oogonies et les oocytes sont plus nombreux, la taille des oocytes en période d'accroissement est plus grande. L'ablation des pédoncules oculaires favorise donc le développement ovarien des crabes prépubères, les conséquences de cette ablation apparaissent toutefois moins importantes chez les crabes prépubères que chez les crabes juvéniles où l'on notait une différence de structure très nette entre l'ovaire des crabes normaux et celui des crabes épédonculés.

#### C - Crabes adultes

L'influence de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires est recherchée sur la fréquence des pontes chez les crabes adultes capturés en Octobre 1964 dans la région d'Emden et replacés en eau douce et en eau de mer à Lille et à Wimereux. Nous avons recherché, d'autre part, si le taux d'azote total des ovaires variait au cours de la vitellogénèse en fonction du milieu de salinité dans lequel sont maintenus les animaux.



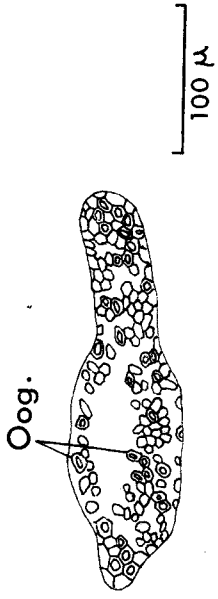


Figure 25. - Coupe transversale d'ovaire chez un crabe juvénile témoin maintenu en eau douce.

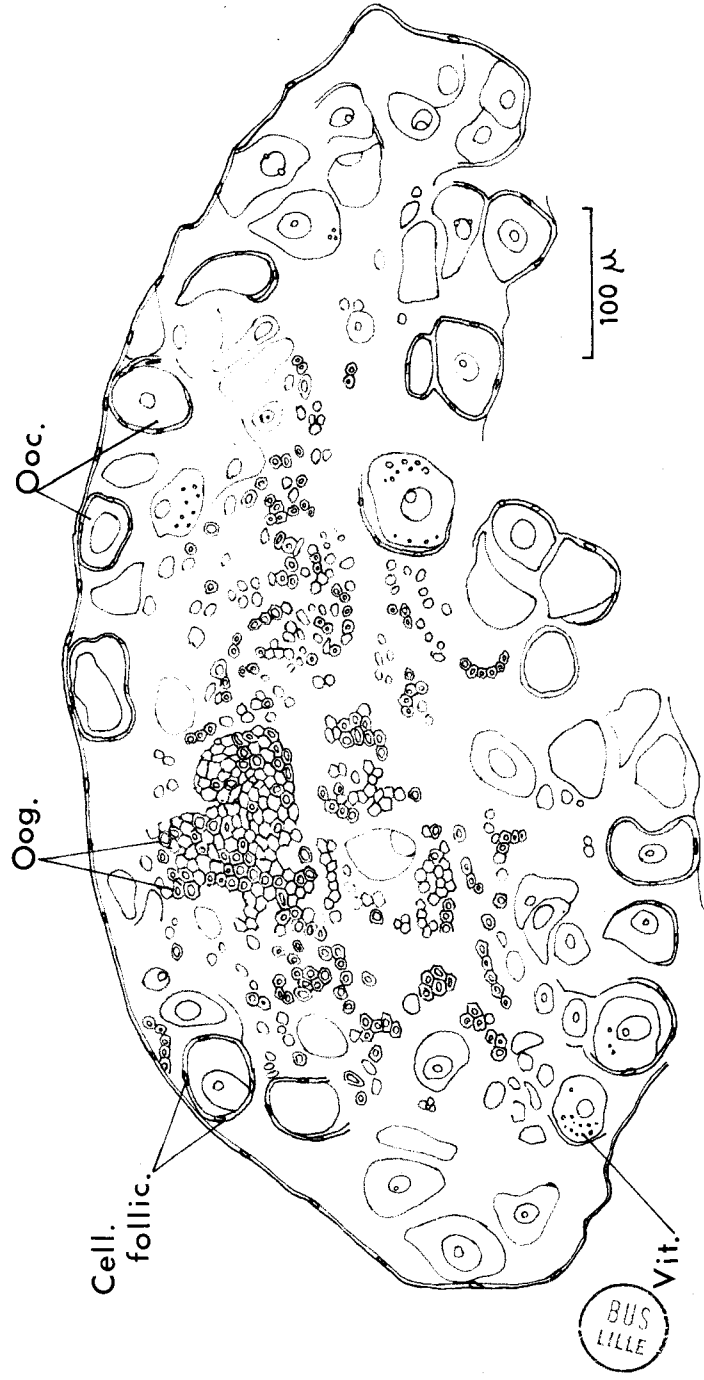


Figure 26. - Coupe transversale d'ovaire chez un crabe juvénile épédonculé maintenu en eau douce.



Figure 27. - Coupe transversale d'ovaire chez un crabe juvénile témoin maintenu en eau de mer.

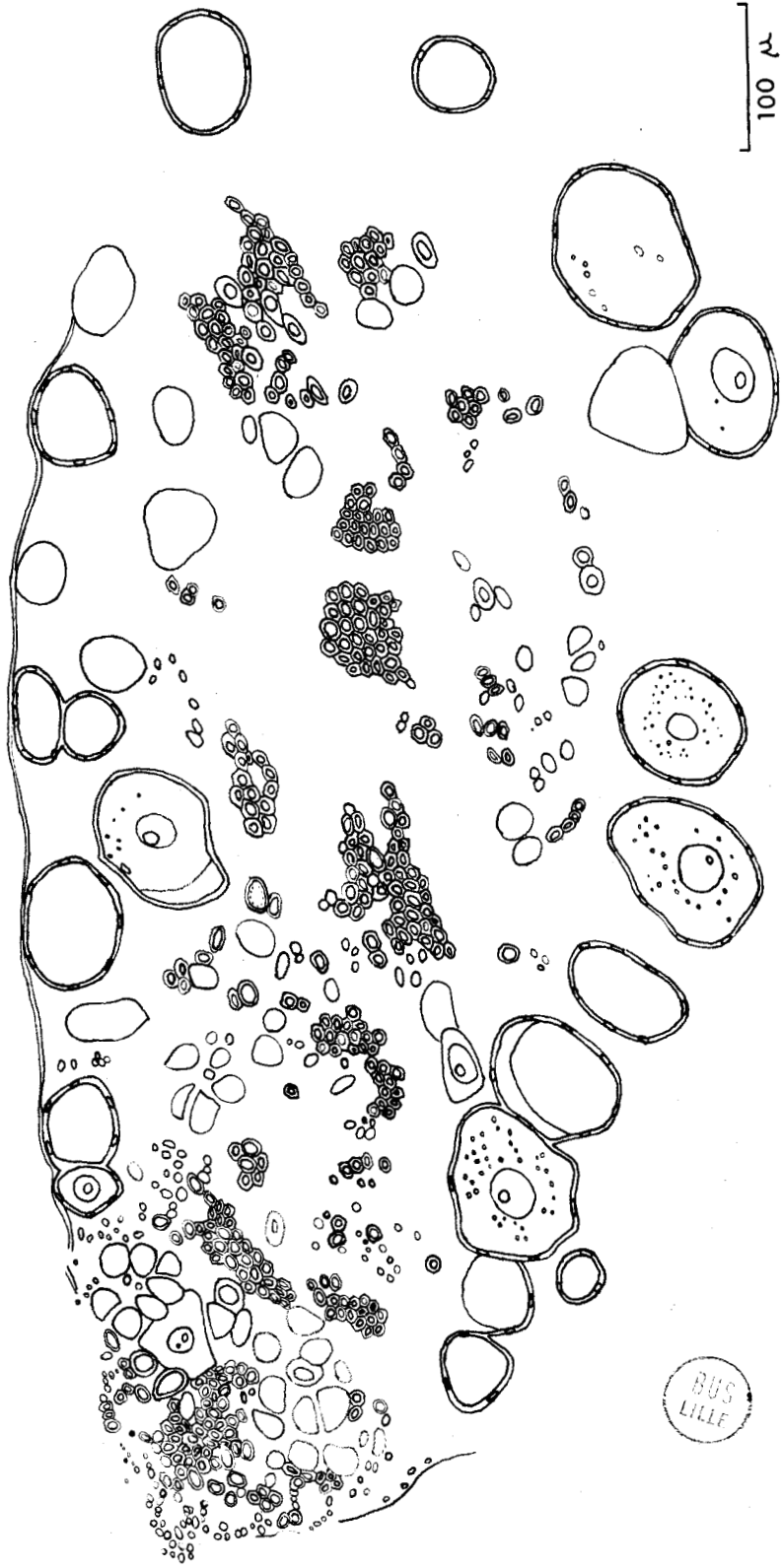


Figure 28. - Coupe transversale d'ovaire chez un crabe juvénile épédonculé maintenu en eau de mer.

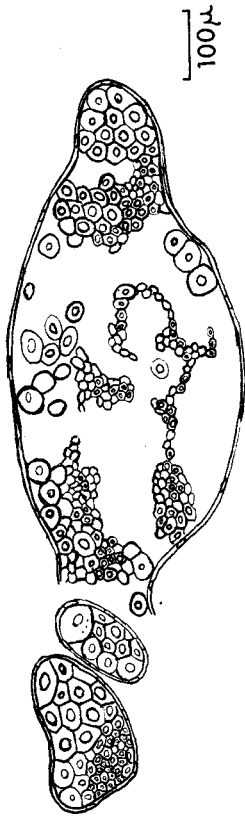


Figure 29. - Coupe transversale d'ovaire chez un crabe prépubère témoin maintenu en eau douce.

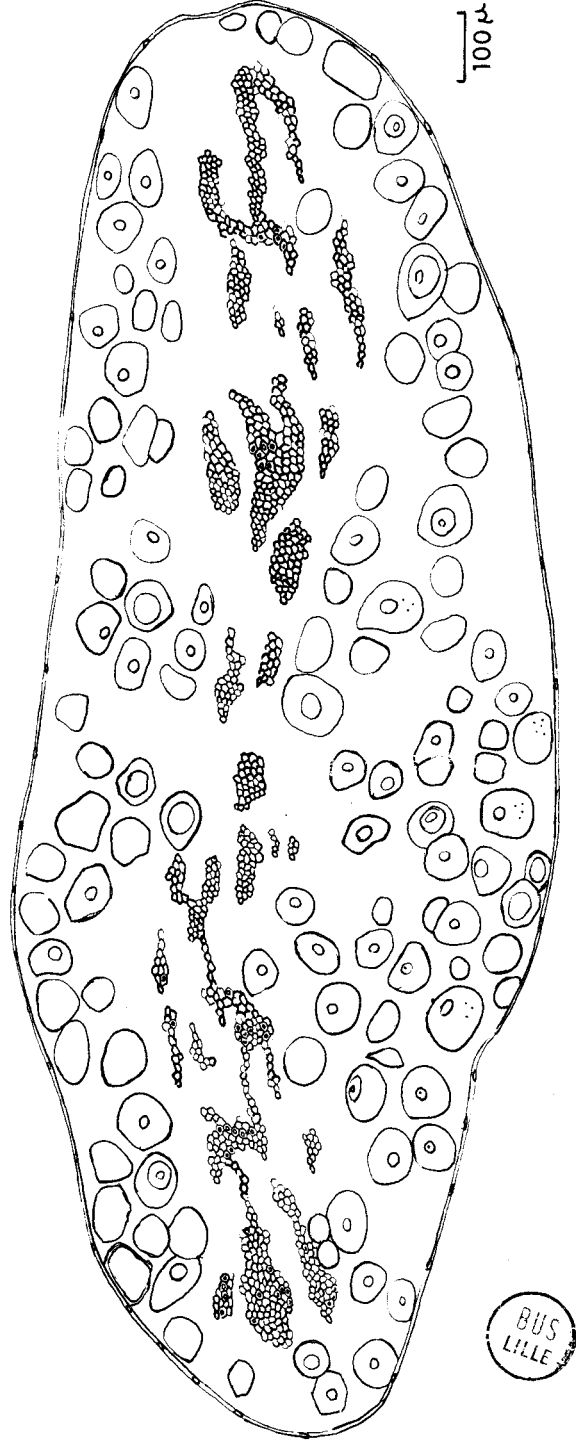


Figure 30. - Coupe transversale d'ovaire chez un crabe prépubère épédonculé maintenu en eau douce.

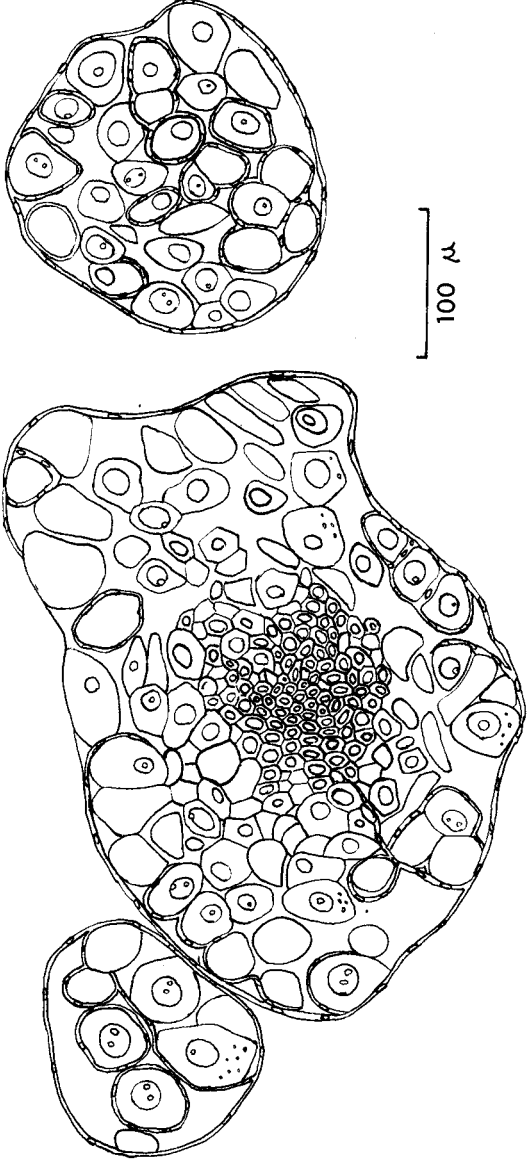


Figure 31. - Coupe transversale d'ovaire chez un crabe prépubère témoin maintenu en eau de mer.

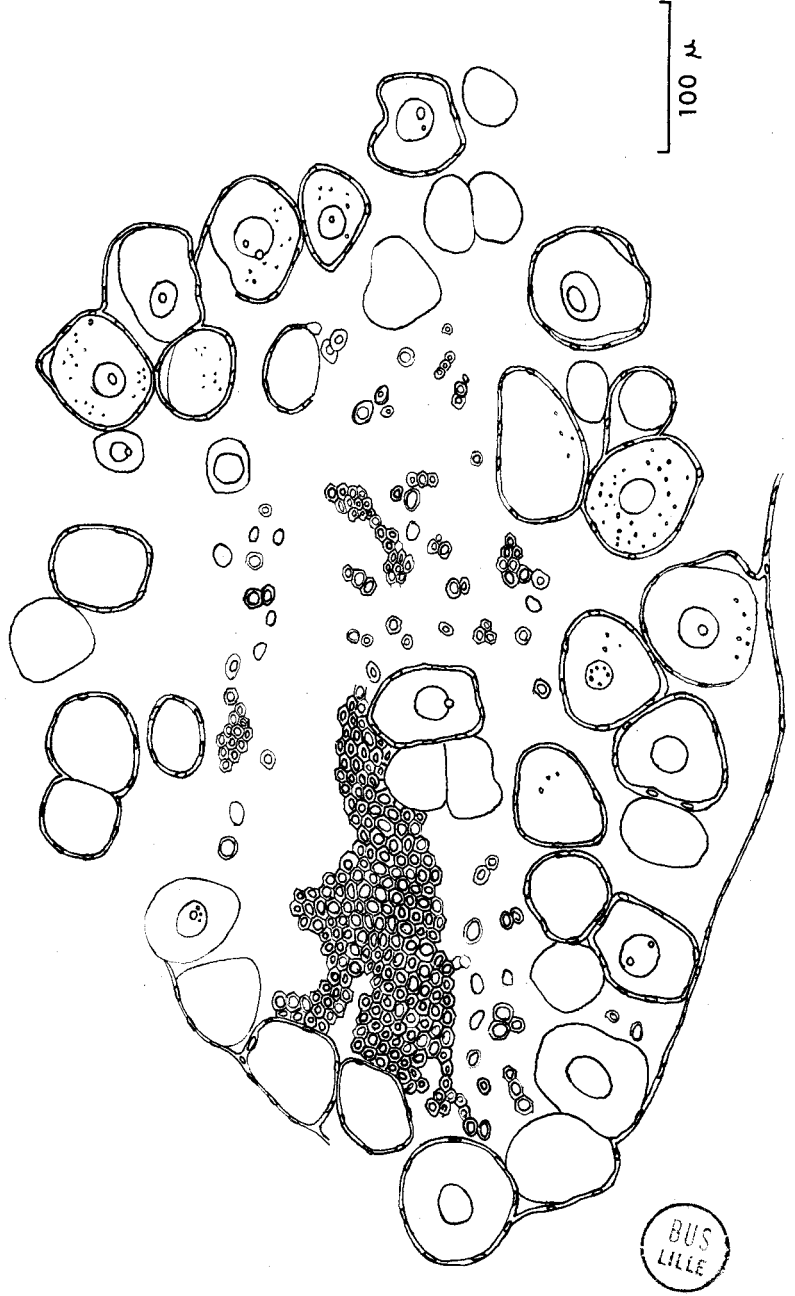


Figure 32. - Coupe transversale d'ovaire chez un crabe prépubère épédonculé maintenu en eau de mer.

1 - Action de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires sur la ponte

- Crabes maintenus en eau douce

Sur 26 crabes : 13 crabes normaux et 13 crabes épédonculés gardés à Lille en eau douce courante et soumis à une alimentation active, on n'observe aucune ponte au cours d'une période d'observation d'un mois. Après dissection, les ovaires des crabes normaux et épédonculés montrent souvent des plages avec des oocytes décolorés, le pigment violet qui entourait ces oocytes se dissout dans l'hémolymphe car celle-ci présente parfois une teinte rouge violacée, l'examen histologique des ovaires montre dans les deux lots d'animaux de gros oocytes chargés de vitellus. Nos observations confirment donc que la ponte de l'Eriocheir est impossible en eau douce, même après ablation des pédoncules oculaires, celle-ci agit seulement sur le cycle d'intermue, les crabes entrent en période de prémue : stade  $D_1$  ", environ un mois après cette ablation.

- Crabes maintenus en eau de mer

Sur 38 crabes gardés à Wimereux en eau de mer courante dans les mêmes conditions, on observe 14 pontes sur une période d'un mois ; un peu plus du tiers des animaux ont donc pondu au cours de cette période. On enlève alors les pédoncules oculaires sur 19 crabes n'ayant pas encore pondu ; à la suite de cette opération, on obtient deux pontes chez deux crabes épédonculés en stade d'intermue  $C_4$ , les autres crabes épédonculés ne pondent pas mais entrent dans la période préparatoire à la mue. D'après ces résultats, la ponte de l'Eriocheir paraît s'effectuer normalement en eau de mer ; l'ablation des pédoncules oculaires ne paraît pas avoir d'action sur la ponte mais induit les phénomènes qui précèdent la mue comme chez les crabes maintenus en eau douce.

2 - Comparaison entre les taux d'azote total des ovaires chez des crabes maintenus en eau douce et en eau de mer

23 crabes capturés en eau douce, en Septembre 1965, dans la Neue Hunte et le lac Zwischenahner Meer dans la région d'Oldenburg sont répartis en deux lots : un lot de 12 crabes est placé à Lille, en eau douce courante, à la température de 20° C, un lot de 11 crabes est placé à Wimereux, en eau de mer courante, à la température de 20° C ; tous les crabes reçoivent une alimentation abondante constituée principalement par des moules pendant une période de trois semaines. Au bout de cette période, les animaux sont sacrifiés. Les ovaires sont disséqués et desséchés à la température de 100° C jusqu'à poids constant; le dosage d'azote total est effectué sur chaque ovaire desséché par la méthode de Kjeldahl. Le taux d'azote total s'élève en moyenne à 11,23 % du poids sec de l'ovaire chez les crabes maintenus en eau douce (l'erreur-standard de la moyenne étant de 0,289), il s'élève en moyenne à 11,36 % du poids sec de l'ovaire chez les crabes maintenus en eau de mer avec une erreur -standard de la moyenne égale à 0,358. La teneur en azote total des ovaires apparaît donc identique dans les deux lots d'animaux, il semble par conséquent que la vitellogénèse chez l'Eriocheir ne soit pas influencée par la salinité, notamment en ce qui concerne la mobilisation des acides aminés à l'intérieur des ovaires.

D - Conclusion

Il n'apparaît pas de différences dans le développement des ovaires chez les crabes juvéniles maintenus en eau douce et en eau de mer pendant une période de 10 mois, ni chez les crabes sacrifiés au voisinage de la mue de prépuberté au cours de la deuxième intermue qui suit leur transfert en eau douce et en eau de mer. Le taux d'azote total

des ovaires est, d'autre part, identique chez des crabes adultes sacrifiés au cours de la période de vitellogénèse après un séjour de trois semaines en eau douce et en eau de mer. La salinité ne paraît donc pas influencer le développement des ovaires du moins pendant l'intervalle de temps limité de nos expériences. Elle exerce toutefois une action sur la ponte : sur une période d'un mois, nous n'avons observé aucune ponte chez des crabes adultes capturés en eau saumâtre lors de la migration de descente et replacés en eau douce, le pourcentage des pontes atteignant  $1/3$  chez les crabes replacés en eau de mer dans les mêmes conditions.

L'ablation des pédoncules oculaires est suivie d'un développement important des ovaires chez les crabes juvéniles : la taille de ces ovaires augmente, ils perdent leur transparence et deviennent blanchâtres, leur aspect extérieur est alors comparable à celui présenté par les ovaires des crabes prépubères. Ce développement des ovaires chez les crabes épédonculés apparaît lié à l'augmentation du nombre des oogonies et à l'accroissement des oocytes qui entrent en début de vitellogénèse. Chez les crabes qui ont subi l'ablation des pédoncules oculaires au voisinage de la mue de prépuberté, on observe également un développement plus important des ovaires par rapport aux crabes normaux, les différences sont toutefois moins nettes que dans le cas des crabes juvéniles car on trouve des oocytes en début de vitellogénèse à la fois chez les crabes normaux et chez les crabes épédonculés.

#### IV - Résumé et conclusions de la troisième partie

L'influence de la salinité sur la mue et sur le développement ovarien a été étudiée en relation avec l'ablation des pédoncules oculaires sur trois catégories d'Eriocheir : crabes juvéniles, crabes prépubères, crabes adultes. La mue de l'Eriocheir peut s'effectuer indifféremment dans les deux milieux : eau douce et eau de mer du moins en ce

qui concerne les crabes juvéniles, les mues apparaissent plus difficiles en eau de mer chez les crabes de plus grande taille. La fréquence des mues est plus grande chez les crabes juvéniles maintenus en eau douce que chez ceux maintenus en eau de mer, les différences entre les durées des intermues étant presque supprimées après l'ablation des pédoncules oculaires. La migration de remontée des jeunes crabes vers l'eau douce peut donc être liée aux impératifs de la croissance qui est freinée en eau de mer. La migration de remontée des adultes vers les eaux saumâtres correspond peut-être également aux exigences de la mue; nous avons constaté, en effet, que la mue de puberté pouvait être suivie d'une autre mue chez les crabes adultes maintenus en eau douce. En dehors de son action sur la ponte, la salinité ne paraît pas avoir d'influence sur le développement ovarien des Eriocheir maintenus en eau douce et en eau de mer à différents stades de la croissance; nos expériences n'ayant toutefois pas dépassé une période de dix mois, il est possible que ce temps n'ait pas été suffisant pour que des différences se manifestent dans l'état des ovaires en fonction de la salinité du milieu extérieur.

Chez les crabes juvéniles, l'ablation des pédoncules oculaires exerce une action nette sur la mue et sur l'oogénèse : les phénomènes préparatoires à la mue sont déclenchés, il y a augmentation du nombre des oogonies, accroissement des oocytes qui apparaissent en début de vitellogénèse. Chez les crabes prépubères, l'ablation des pédoncules oculaires agit également sur les processus de la mue et sur l'oogénèse, son action sur l'oogénèse apparaît toutefois moins importante que dans le cas des crabes juvéniles. Enfin, chez les crabes adultes, l'ablation des pédoncules oculaires reste effective sur la mue mais n'a généralement pas d'action sur la ponte. Les résultats obtenus chez l'Eriocheir se rapprochent de ceux de VERNET-CORNUBERT (1964) chez Pachygrapsus marmoratus ; on observe dans les deux cas une accélération de la mue et de l'oogénèse après ablation des pédoncules oculaires. Plusieurs



auteurs (CARLISLE, 1953; PASSANO, 1960<sup>b</sup> ; DEMEUSY, 1962 ; VERNET-CORNUBERT, 1964) ont admis l'existence de deux hormones inhibitrices à l'intérieur du pédoncule oculaire : une hormone inhibitrice de la mue et une hormone inhibitrice de l'oogénèse ; nos résultats sont en accord avec cette hypothèse. On peut, en effet, concevoir qu'il y ait 2 hormones inhibitrices à l'intérieur du pédoncule oculaire de l'Eriocheir : une hormone inhibitrice de la mue qui serait sécrétée surtout en fin de croissance ainsi que l'indique le ralentissement des mues chez les crabes de grande taille (BAUCHAU, 1948), une hormone inhibitrice de l'oogénèse qui limiterait la multiplication oogoniale et l'accroissement des oocytes chez les crabes juvéniles et dont la sécrétion serait ralentie au cours de la croissance, notamment au moment de la mue de prépuberté. Des recherches ultérieures seront nécessaires pour indiquer le mode d'action de cette hormone et pour préciser son rôle par rapport aux autres facteurs qui interviennent pour contrôler le développement des gonades.

## CONCLUSIONS GENERALES

L'étude du milieu intérieur d'Eriocheir sinensis, dans les conditions naturelles, met en évidence des variations de ce milieu intérieur en fonction des facteurs externes et internes. Les facteurs externes les plus importants sont la salinité et la température ; la concentration totale en sels et en substances organiques osmotiquement actives du sérum mesurée par l'abaissement cryoscopique ou  $\Delta$  varie suivant le milieu et l'époque des captures en fonction de ces deux facteurs : le  $\Delta$  du sérum s'élève, en valeur absolue, avec la salinité du milieu extérieur, il diminue au contraire, en valeur absolue, lorsque la température s'élève. Parmi les facteurs internes, le stade d'intermue et le sexe influent sur la composition du milieu intérieur. Le  $\Delta$  et les teneurs ioniques du sérum s'élèvent au cours du cycle d'intermue à la fois chez les crabes prépubères et chez les crabes adultes. La protidémie, les teneurs en ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  du sérum ont des valeurs plus élevées chez les femelles adultes que chez les mâles, ces valeurs élevées semblent en relation avec l'importance de la vitellogénèse. Il n'apparaît pas de variations du milieu intérieur avec le comportement migratoire des animaux ni en fonction du caractère catadrome ou anadrome de la migration.

L'étude du milieu intérieur et de l'urine d'Eriocheir sinensis, dans les conditions expérimentales, apporte des données supplémentaires sur la régulation osmotique et ionique de cette espèce notamment en ce qui concerne la régulation hypoosmotique, celle-ci est caractérisée par une excrétion abondante de magnésium et par une rétention importante de sodium dans l'urine, les deux phénomènes étant

liés. Les variations du  $\Delta$  et de la teneur en chlore de l'hémolymphe suivies au cours de plusieurs intermues chez des crabes de différentes tailles, maintenus en eau douce à 20° C, se répètent d'une manière identique d'un cycle d'intermue à l'autre : le comportement migratoire de l'espèce n'est donc pas lié à une modification de l'équilibre hydrominéral de l'organisme, à l'approche de la maturité sexuelle, ainsi que l'ont indiqués les résultats obtenus dans la nature. Une diminution très légère du  $\Delta$  et de la teneur en chlore de l'hémolymphe a toutefois été constatée avec l'augmentation de taille des animaux, cette diminution paraît s'établir graduellement tout au long de la croissance des crabes. L'ablation des pédoncules oculaires entraîne des mortalités chez les crabes transférés de l'eau douce à l'eau de mer, agit sur le flux urinaire mais ne modifie pas sensiblement les teneurs ioniques du sérum et de l'urine.

L'étude de la mue et du développement ovarien d'Eriocheir sinensis en fonction de la salinité et de l'ablation des pédoncules oculaires met en relief l'importance de ces facteurs sur le cycle biologique de l'espèce. La salinité exerce une action de freinage sur le rythme des mues chez les crabes juvéniles, elle ne montre pas d'effet sur le développement des ovaires et sur la vitellogénèse, la ponte des crabes ne paraît toutefois pas possible en eau douce. L'ablation des pédoncules oculaires déclenche les processus qui précèdent la mue à tous les stades de la croissance chez les crabes maintenus dans les deux milieux, eau douce et eau de mer. Elle accélère également le développement de l'ovaire chez les crabes juvéniles et prépubères maintenus en eau douce et en eau de mer. Le développement de l'ovaire après l'ablation des pédoncules oculaires apparaît lié à la multiplication du nombre des oogonies et au déclenchement de la période de grand accroissement des oocytes qui entrent en vitellogénèse.

## BIBLIOGRAPHIE

- ABRAMOWITZ (R. K.) et ABRAMOWITZ (A. A.), 1939. - Moulting and viability after removal of the eyestalks in Uca pugilator. Biol. Bull., 77, 326-327.
- ABRAMOWITZ (R. K.) et ABRAMOWITZ (A. A.), 1940. - Moulting, growth, and survival after eyestalk removal in Uca pugilator. Biol. Bull., 78, 179-188.
- AOTO (T.) et NISHIDA (H.), 1956. - Effect of removal of the eyestalks on the growth and maturation of the oocytes in a hermaphroditic prawn, Pandalus kessleri. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI (Zoology), 12, 3, 412-424.
- ARVY (L.), ECHALIER (G.) et GABE (M.), 1954. - Modifications de la gonade de Carcinides (Carcinus) maenas L., (Crustacé décapode), après ablation bilatérale de l'organe Y. C. R. Acad. Sci., Paris, 239, 1853-1855.
- BADINAND (A.) et WINICKI (B.), 1957. - Dosage direct du calcium et du magnésium dans les milieux biologiques. Bull. Trav. Soc. Pharm. Lyon, 1, 1, 45-54.
- BAUCHAU (A. G.), 1948. - Phénomènes de croissance et glande sinusaire chez Eriocheir sinensis H. M. Edw. Ann. Soc. roy. Zool. Belgique, 79, 125-131.
- BAUCHAU (A. G.), 1960. - Contrôle endocrinien de la régénération chez le crabe chinois Eriocheir sinensis H. M. Edw. Naturwiss., 6, 142-143.
- BAUCHAU (A. G.), 1961. - Régénération des péréiopodes et croissance chez les Crustacés Décapodes Brachyours I. - Conditions normales et rôle des pédoncules oculaires. Ann. Soc. roy. Zool. Belgique, 91, 1, 57-84.
- BERGER (E.), 1931. - Über die Anpassung eines Süßwasser - und eines Brackwasserkrebses an Medien von verschiedenem Salzgehalt. Pflüg. Arch. ges. Physiol., 228, 790-807.
- BETHE (A.) et BERGER (E.), 1931. - Variationen im Mineralbestand verschiedener Blutarten. Pflüg. Arch. ges. Physiol., 227, 571-584.
- BLISS (D. E.) et BOYER (J. R.), 1964. - Environmental regulation of growth in the Decapod Crustacean Gecarcinus lateralis. Gen. Comp. Endocrinol., 4, 1, 15-41.

- BLISS (D. E.), DURAND (J. B.) et WELSH (J. H.), 1954. - Neurosecretory systems in decapod Crustacea. Z. Zellforsch., 39, 520-536.
- BLISS (D. E.) et WELSH (J. H.), 1952. - The neurosecretory system of Brachyuran Crustacea. Biol. Bull., 103, 157-169.
- BOOKHOOT (C. G.), 1964. - Salinity effects on the larval development of Pagurus bernhardus (L.) reared in the laboratory. Ophelia, 1, 2, 275-294.
- BROEKHUYSEN (G. J.), 1937. - On development, growth and distribution of Carcinides maenas (L.) Arch. néerl. zool., 2, 257-399.
- BROWN (F. A., Jr.) et CUNNINGHAM (O.), 1939. - Influence of the sinusgland of crustaceans on normal viability and ecdysis. Biol. Bull., 77, 104-114.
- BROWN (F. A., Jr.) et JONES (G. M.), 1947. - Hormonal inhibition of ovarian growth in the crayfish Gambarus. Anat. Rec., 99, 657.
- BROWN (F. A., Jr.) et JONES (G. M.), 1949. - Ovarian inhibition by a sinus - gland principle in the fiddler crab. Biol. Bull., 96, 228-232.
- CARLISLE (D. B.), 1953. - Studies on Lysmata seticaudata Risso (Crustacea Decapoda) V. - The ovarian inhibiting hormone and the hormonal inhibition of sex reversal. Pubbl. Staz. zool. Napoli, 24, 355-372.
- CARLISLE (D. B.), 1955. - On the hormonal control of water balance in Carcinus. Pubbl. Staz. zool. Napoli, 27, 227-231.
- CARLISLE (D. B.) et KNOWLES (F.), 1959. - Endocrine control in crustaceans. Cambridge Univ. Press, London et New York, 1-120.
- CARLISLE (D. B.) et PASSANO (L. M.), 1953. - The X-organ of Crustacea. Nature, Lond., 171, 4363, 1070-1071.
- CONKLIN (R. E.) et KROGH (A.), 1939. - A note on the osmotic behaviour of Eriocheir in concentrated and Mytilus in dilute sea water. Z. vergl. Physiol., 26, 239-241.
- CORNUBERT (G.), 1954. - Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur la ponte des femelles du Crabe Pachygrapsus marmoratus Fabricius. C. R. Acad. Sci., Paris, 238, 8, 952-953.
- COSTLOW (J. D.) 1962. - The effect of environmental factors on crab development. 3e séminaire sur les problèmes biologiques de la pollution de l'eau, Cincinnati, 1 page.
- CROGHAN (P. C.), 1958. - The osmotic and ionic regulation of Artemia salina (L.). J. Exp. Biol., 35, 1, 219-233.

- DE LEERSNYDER (M.), 1962. - Sur le dosage du calcium dans des liquides biologiques riches en magnésium. Mém. Soc. Nat. Sc. Nat. et Math., Cherbourg, 9, 63-66.
- DE LEERSNYDER (M.), DESROUSSEAU (J.) et HOESTLANDT (H.), 1961. - Appareil pour l'étude du point de congélation de très petites quantités de liquides biologiques. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 33, 1, 128-131.
- DE LEERSNYDER (M.) et HOESTLANDT (H.), 1963. - Premières données sur la régulation osmotique et la régulation ionique du crabe terrestre, Cardisoma armatum Herklots. Cah. Biol. Mar., 4, 211-218.
- DE LEERSNYDER (M.) et HOESTLANDT (H.), 1963-1964. - Variations du sérum et de l'urine en fonction de la salinité chez le crabe terrestre Cardisoma armatum Herklots. Mém. Soc. Nat. Sc. Nat. et Math., Cherbourg, sous presse.
- DEMEUSY (N.), 1953. - Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement de l'appareil génital mâle de Carcinus maenas Pennant. C. R. Acad. Sci., Paris, 236, 974-975.
- DEMEUSY (N.), 1958. - Recherches sur la mue de puberté du Décapode Brachyoure Carcinus maenas Linné. Arch. de Zool. Exp. et Gén., 95, 3, 253-491.
- DEMEUSY (N.), 1959. - Pédoncules oculaires, glande de mue et appareil génital chez Carcinus maenas L. C. R. Acad. Sci., Paris, 248, 2652-2654.
- DEMEUSY (N.), 1960. - Différentiation des voies génitales mâles du crabe Carcinus maenas Linné Rôle des pédoncules oculaires. Cah. Biol. Mar., 1, 259-278.
- DEMEUSY (N.), 1962. - Rôle de la glande de mue dans l'évolution ovarienne du crabe Carcinus maenas Linné. Cah. Biol. Mar., 3, 1, 37-56.
- DEMEUSY (N.), 1963<sup>a</sup>. - Etude d'une population de Carcinus maenas L. des côtes de la Manche : cycle génital ovarien. C. R. Acad. Sci., Paris, 256, 4095-4097.
- DEMEUSY (N.), 1963<sup>b</sup>. - Rapports entre mue et vitellogénèse chez le crabe Carcinus maenas L. Proceedings of the XVI international congress of Zoology, Washington, 2, 118.
- DEMEUSY (N.), 1964. - Influence de divers facteurs sur la croissance somatique et la vitellogénèse du crabe Carcinus maenas L. C. R. Acad. Sci., Paris, 258, 5992-5994.

- DEMEUSY (N.), 1965<sup>a</sup>. - Nouveaux résultats concernant les relations entre la croissance somatique et la fonction de reproduction du Décapode Brachyoure Carcinus maenas L. Cas des femelles suivies pendant l'hiver. C. R. Acad. Sci., Paris, 260, 323-326.
- DEMEUSY (N.), 1965<sup>b</sup>. - Nouveaux résultats concernant les relations entre la croissance somatique et la fonction de reproduction du Décapode Brachyoure Carcinus maenas L. Cas des femelles de printemps. C. R. Acad. Sci., Paris, 260, 2925-2928.
- DEMEUSY (N.) et LENEL (R.), 1954. - Effet de l'ablation des pédoncules oculaires sur la fréquence de la ponte chez Carcinus maenas Pennant. C. R. Soc. Biol., Paris, 148, 156.
- DEMEUSY (N.) et VEILLET (A.), 1952. - Déclenchement de la ponte chez le crabe Carcinus maenas Pennant par ablation des pédoncules oculaires. C. R. Acad. Sci., Paris, 254, 1224-1226.
- DEMEUSY (N.) et VEILLET (A.), 1958. - Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la glande androgène de Carcinus maenas L. C. R. Acad. Sci., Paris, 246, 1104-1107.
- DRACH (P.), 1939. - Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. Ann. Inst. Océan., 19, 3, 103-391.
- DRACH (P.), 1944. - Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez Leander serratus (Pennant). Bull. biol., 78, 40-62.
- DRACH (P.), 1947. - Lumière, glande du sinus et vitesse de parcours des intermues chez Leander serratus (Pennant). C. R. Acad. Sci., Paris, 225, 1376-1378.
- DRACH (P.), 1955. - Système endocrinien pédonculaire, durée d'intermue et vitellogénèse chez Leander serratus (Pennant) Crustacé Décapode. C. R. Soc. Biol., Paris, 149, 23-24, 2079-2083.
- DRACH (P.) et TEISSIER (G.), 1939. - Mue et protidémie chez les crabes. C. R. Soc. Biol., Paris, 131, 15, 1199-1201.
- DRILHON (A.), 1935. - Etude biochimique de la mue chez les Crustacés Brachyours (Maia squinado). Ann. Physiol. Physicochim. biol., 9, 1, 301-326.
- DRILHON (A.) et PORTIER (J.), 1939. - Régulation minérale de l'hémolymphe d'un crabe euryhalin Eriocheir sinensis (Milne-Edwards). Bull. Inst. Océan., 769, 1-6.

- DUCHATEAU (Gh.) et FLORKIN (M.), 1955. - Concentration du milieu extérieur et état stationnaire du pool des acides aminés non protéiques des muscles d'Eriocheir sinensis, Milne Edwards. Arch. internat. Physiol. Bioch., 63, 2, 249-251.
- DUCHATEAU (Gh.) et FLORKIN (M.), 1956. - Systèmes intracellulaires d'acides aminés libres et osmorégulation des Crustacés. J. Physiologie, 48, 3, 520.
- ECHALIER (G.), 1959. - L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue chez Carcinus maenas (L.), Crustacé Décapode. Ann. des Sc. Nat., Zool., 12e série, 1, 1, 1-59.
- EDMONDS (E.), 1935. - The relations between the internal fluid of marine invertebrates and the water of the environment. Proc. Linn. Soc., N. S. W., 60, 233-247.
- FLEMISTER (L. J.) et FLEMISTER (S. C.) 1951. - Chloride ion regulation and oxygen consumption in the crab Ocypode albicans (Boscq). Biol. Bull., 101, 259-273.
- FLEMISTER (L. J.), 1958. - Salt and water anatomy, constancy and regulation in related crabs from marine and terrestrial habitats. Biol. Bull., 115, 180-200.
- FONTAINE (M.), 1930. - Recherches sur le milieu intérieur de la lamproie marine (Petromyzon marinus). Ses variations en fonction de celles du milieu extérieur. C. R. Acad. Sci., Paris, 191, 16, 680-682.
- FONTAINE (M.) et CALLAMAND (O.), 1948. - Nouvelles recherches sur le déterminisme physiologique de l'avalaison des poissons migrateurs amphibiotiques. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 2e série, 20, 3, 317-320.
- FONTAINE (M.) et KOCH (H.), 1950. - Les variations d'euryhalinité et d'osmorégulation chez les Poissons. Leur rapport possible avec le déterminisme des migrations. J. Physiologie, 42, 287-318.
- GABE (M.), 1953. - Sur l'existence, chez quelques Crustacés Malacostracés, d'un organe comparable à la glande de mue des Insectes. C. R. Acad. Sci., Paris, 237, 1111-1113.
- GIFFORD (C. A.), 1958. - Some aspects of osmotic and ionic regulation in the blue crab, Callinectes sapidus, and the ghost crab, Ocypode albicans. Dissert. Abstr., U. S. A., 18, 5, 1905.
- GILBERT (A. B.), 1959<sup>a</sup>. - The composition of the blood of the shore crab, Carcinus moenas Pennant, in relation to sex and body size I. Blood conductivity and freezing - point depressions. J. Exp. Biol., 36, 1, 113-119.



- GILBERT (A. B.), 1959<sup>b</sup>. - The composition of the blood of the shore crab, Carcinus moenas Pennant, in relation to sex and body size. II Blood chloride and sulphate. J. Exp. Biol., 36, 2, 356-362.
- GILBERT (A. B.), 1959<sup>c</sup>. - The composition of the blood of the shore crab, Carcinus moenas (Pennant), in relation to sex and body size III. Blood non-protein nitrogen. J. Exp. Biol., 36, 3, 495-500.
- GOMEZ (R.), 1965. - Acceleration of development of gonads by implantation of brain in the crab Paratelphusa hydrodromous. Naturwiss., 9, 216.
- GREEN (J. W.), HARSCH (M.), BARR (L.) et PROSSER (C. L.), 1959. - The regulation of water and salt by the fiddler crabs, Uca pugnax and Uca pugilator. Biol. Bull., 116, 1, 76-87.
- GROSS (W. J.), 1955. - Aspects of osmotic regulation in crabs showing the terrestrial habit. Amer. Nat., 89, 847, 205-222.
- GROSS (W. J.), 1957<sup>a</sup>. - An analysis of response to osmotic stress in selected Decapod Crustacea. Biol. Bull., 112, 1, 43-62.
- GROSS (W. J.), 1957<sup>b</sup>. - A behavioral mechanism for osmotic regulation in a semi-terrestrial crab. Biol. Bull., 113, 2, 268-274.
- GROSS (W. J.), 1959. - The effect of osmotic stress on the ionic exchange of a shore crab. Biol. Bull., 116, 2, 248-257.
- GROSS (W. J.), 1961. - Osmotic tolerance and regulation in crabs from a hypersaline lagoon. Biol. Bull., 121, 2, 290-301.
- GROSS (W. J.), 1963<sup>a</sup>. - Acclimatation to hypersaline water in a crab. Comp. Biochem. Physiol., 9, 181-188.
- GROSS (W. J.), 1963<sup>b</sup>. - Cation and water balance in crabs showing the terrestrial habit. Physiol. Zoöl., 36, 4, 312-324.
- GROSS (W. J.) et HOLLAND (P. V.), 1960. - Water and ionic regulation in a terrestrial hermit crab. Physiol. Zoöl., 33, 1, 21-28.
- GROSS (W. J.) et MARSHALL (L. A.), 1960. - The influence of salinity on the magnesium and water fluxes of a crab. Biol. Bull., 119, 3, 440-453.
- HANSTROM (B.), 1932-1933. - Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. II. Zool. Jb., 56, 387-520.
- HAVEL (V. J.) et KLEINHOLZ (L. H.), 1951. - Effect of seasonal variation, sinus gland removal, and eyestalk removal on concentration of blood calcium in Astacus. Anat. Rec., 111, 571-572.
- HERRMANN (F.), 1931. - Über den Wasserhaushalt des Flusskrebsses (Potamobius astacus Leach). Z. vergl. Physiol., 14, 479-524.

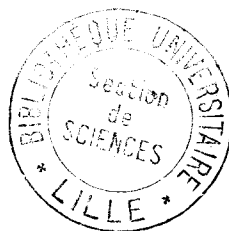
- HOESTLANDT (H.), 1948. - Recherches sur la biologie de l'Eriocheir sinensis H. Milne-Edwards (Crustacé Brachyoure). Ann. Inst. Océan., 24, 1, 1-116.
- HOESTLANDT (H.), 1959; - Répartition actuelle du crabe chinois (Eriocheir sinensis H. Milne Edwards) en France. Bull. Fr. Piscic., 194, 5-13.
- HUNTSMAN (A. G.) et HOAR (W. S.), 1939. - Résistance of atlantic salmon to sea water. J. Fish. Res. Bd. Can., 4, 409-411.
- INDER CHAND BAID, 1963. - The effect of salinity on growth and form of Artemia salina (L.). J. Exp. Biol., 153, 3, 279-283.
- JONES (L. L.), 1941. - Osmotic regulation in several crabs of the pacific coast of north America. J. Cell. and Comp. Physiol., 18, 1, 79-92.
- JYSSUM (S.) et PASSANO (L. M.), 1957. - Endocrine regulation of preliminary limb regeneration and molting in the crab Sesarma. Anat. Rec., 128, 571-572.
- KINNE (O.), 1953. - Zur Biologie und Physiologie von Gammarus duebeni Lillj., II. : Uber die Häutungsfrequenz, ihre Abhängigkeit von Temperatur and Salzgehalt, sowie über ihr Verhalten bei isoliert gehaltenen und amputierten Versuchstieren. Zool. Jb., 64, 183-206.
- KOCH (H. J.), 1949. - Quelques caractéristiques osmotiques de l'anguille femelle jaune et argentée. Arch. int. Physiol., 57, 2, 125-132.
- KOCH (H. J. A.), 1952. - Eye stalk hormones, post moult volume increase and nitrogenmetabolism in the crab Eriocheir sinensis (M. Edw.). Mededel. Vl. Acad. Wet., 14, 14, 3-11.
- KOCH (H. J.), EVANS (J.) et SCHICKS (E.), 1954. - The active absorption of ions by the isolated gills of the crab Eriocheir sinensis (M. Edw.). Mededel. Vl. Acad. Wet., 16, 5, 3-16.
- KOCH (H. J.) et HEUTS (M. J.), 1943. - Régulation osmotique, cycle sexuel et migration de reproduction chez les Epinoches. Arch. int. Physiol., 53, 3, 253-266.
- KOCH (H. J.) et HEUTS (M. J.), 1944. - Le cycle de la régulation osmotique et minérale du crabe chinois, Eriocheir sinensis (Milne Edw.) Note préliminaire. Ann. Soc. roy. Zool. Belgique, 75, 87-90.
- KROGH (A.), 1938. - The active absorption of ions in some freshwater animals. Z. vergl. Physiol., 25, 335-350.

- KURUP (N. G.), 1964. - The incretory organs of the eyestalk and brain of the porcelain crab, Petrolisthes cinctipes Randall (Reptantia - Anomura). Gen. Comp. Endocrinol., 4, 1, 99-112.
- LANCE (J.), 1964. - The salinity tolerances of some estuarine planktonic crustaceans. Biol. Bull., 127, 1, 108-118.
- MARCHAL (P.), 1892. - Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés Décapodes. Arch. de Zool. Exp. et Gén., 2e série, 10, 57-275.
- NAGEL (H.), 1934. - Die Aufgaben der Exkretionsorgane und der Kiemen bei der Osmoregulation von Carcinus maenas. Z. vergl. Physiol., 21, 468-491.
- NICOU (R.), 1960. - Influence du milieu extérieur sur la teneur en chlorures de l'hémolymphe d'Uca tangeri (Eyd.), Univ. Dakar, Ann. Fac. Sci., 5, 135-156.
- OTSU (T.), 1963. - Bihormonal control of sexual cycle in the freshwater crab Potamon dehaani. Embryologia, 8, 1, 1-20.
- OTTO (J. P.), 1937. - Uber den Einfluss der Temperatur auf den osmotischen Wert der Blutflüssigkeit bei der Wollhandkrabbe (Eriocheir sinensis H. Milne-Edwards). Zool. Anz., 119, 98-105.
- PADMANABHANAIDU (B.) et RAMAMURTHY (R.), 1961. - The influence of sex and size on the osmotic pressure, the chloride and the free amino acids of the blood of the freshwater field crab, Paratelphusa sp. and the freshwater mussel, Lamellidens marginalis. J. Exp. Biol., 38, 35-41.
- PANIKKAR (N. K.), 1939. - Osmotic behaviour of Palaemonetes varians (Leach). Nature, Lond., 144, 3 655, 866-867.
- PANIKKAR (N. K.), 1940. - Osmotic properties of the common prawn. Nature, Lond., 145, 108.
- PANOUSE (J.), 1943. - Influence de l'ablation du pédoncule oculaire sur la croissance de l'ovaire chez la crevette Leander serratus. C. R. Acad. Sci., Paris, 217, 553-555.
- PANOUSE (J. B.), 1946. - Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés ; l'adaptation chromatique et la croissance ovarienne chez la crevette Leander serratus. Ann. Inst. Océan, 23, 2, 65-147.
- PARRY (G.), 1955. - Urine production by the antennal glands of Palaemonetes varians (Leach). J. Exp. Biol., 32, 2, 408-422.

- PASSANO (L. M.), 1951<sup>a</sup>. - The X organ, a neurosecretory gland controlling molting in crabs. Anat. Rec., 111, 559.
- PASSANO (L. M.), 1951<sup>b</sup>. - The X organ - sinus gland neurosecretory system in crabs. Anat. Rec., 111, 502
- PASSANO (L. M.), 1953. - Neurosecretory control of molting in crabs by the X -organ sinus gland complex. Physiol. Comparata et Oecol., 3, 1, 155-189.
- PASSANO (L. M.), 1960<sup>a</sup>. - Low temperature blockage of molting in Uca pugnax. Biol. Bull., 118, 1, 129-136.
- PASSANO (L. M.), 1960<sup>b</sup>. - Molting and its control. The physiology of Crustacea, (édité par Talbot H. WATERMAN), Academic Press, New York and London, 1, 473-536.
- PATTON (J.) et REEDER (W.), 1956. - New indicator for titration of calcium with (ethylenedinitrilo) tetracetate. Anal. Chem., 28, 1026-1028.
- PROSSER (C. L.), GREEN (J. W.) et CHOW (T. J.), 1955. - Ionic and osmotic concentrations in blood and urine of Pachygrapsus crassipes acclimated to different salinities. Biol. Bull., 109, 1, 99-107.
- RAMSAY (J. A.) et BROWN (R. H. J.), 1955. - Simplified apparatus and procedure for freezing - point determinations upon small volumes of fluid. J. Sci. Instrum., 32, 372-375.
- RIEGEL (J. A.), 1959. - Some aspects of osmoregulation in two species of Sphaeromid Isopod Crustacea. Biol. Bull., 116, 2, 272-284.
- RIEGEL (J. A.) et LOCKWOOD (A. P. M.), 1961. - The role of the antennal gland in the osmotic and ionic regulation of Carcinus maenas. J. Exp. Biol., 38, 491-499.
- ROBERTSON (J. D.), 1960. - Ionic regulation in the crab Carcinus maenas (L.) in relation to the moulting cycle. Comp. Biochem. Physiol., 1, 183-212.
- ROBERTSON (J. D.) et WEBB (D. A.), 1939. - The micro - estimation of sodium, potassium, calcium, magnesium, chloride, and sulphate in sea water and the body fluids of marine animals. J. Exp. Biol., 16, 155-177.
- ROUQUETTE (M.) et VERNET-CORNUBERT (G.), 1964. - Influence de la température sur la mue et la régénération chez le crabe Pachygrapsus marmoratus Fabricius. Arch. de Zool. Exp. et Gén., 104, 2, 104-126.

- SANDERSON (P. H.), 1952. - Potentiometric determination of chloride in biological fluids. Biochem. J., 52, 502-505.
- SCHLIEPER (C.), 1929<sup>a</sup>. - Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen. Z. vergl. Physiol., 9, 478-514.
- SCHLIEPER (C.), 1929<sup>b</sup>. - Die Osmoregulation der Süßwasserkrebse. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 214-218.
- SCHLIEPER (C.), 1930. - Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev., 5, 309-356.
- SCHOLLES (W.), 1933. - Über die Mineralregulation wasserlebender Evertebraten. Z. vergl. Physiol., 19, 522-554.
- SCHWABE (E.), 1933. - Über die Osmoregulation verschiedener Krebse (Malacostracen). Z. vergl. Physiol., 19, 183-236.
- SHAW (J.), 1959<sup>a</sup>. - The absorption of sodium ions by the crayfish, Astacus pallipes Lereboullet I The effect of external and internal sodium concentrations. J. Exp. Biol., 36, 1, 126-144.
- SHAW (J.), 1959<sup>b</sup>. - Salt and water balance in the east african freshwater crab, Potamon niloticus (M. Edw.). J. Exp. Biol., 36, 1, 157-176.
- SHAW (J.), 1961. - Sodium balance in Eriocheir sinensis (M. Edw.). The adaptation of the crustacea to fresh water. J. Exp. Biol., 38, 153-162.
- SHAW (J.) et SUTCLIFFE (D. W.), 1961. - Studies on sodium balance in Gammarus duebeni Lilljeborg and G. pulex pulex (L.). J. Exp. Biol., 38, 1-15.
- SMITH (R. I.), 1940. - Studies on the effects of eyestalk removal upon young crayfish (Cambarus clarkii Girard). Biol. Bull., 79, 145-152.
- STEPHENS (G. C.), 1951. - A molt - inhibiting factor in the central nervous system of the crayfish, Cambarus sp. Anat. Rec., 111, 572-573.
- STEPHENS (G. C.), 1955. - Induction of molting in the crayfish, Cambarus, by modification of daily photoperiod. Biol. Bull., 108, 235-241.
- TRAVIS (D. F.), 1951. - Physiological changes which occur in the blood and urine of Panulirus argus Latreille during the molting cycle. Anat. Rec., 111, 1, 573.
- TRAVIS (D. F.), 1954. - The molting cycle of the spiny lobster, Panulirus argus Latreille. I. Molting and growth in laboratory - maintained individuals. Biol. Bull., 107, 433-450.

- TRAVIS (D. F.), 1955. - The molting cycle of the spiny lobster, Panulirus argus Latreille. III. Physiological changes which occur in the blood and urine during the normal molting cycle. Biol. Bull., 109, 484-503.
- TRONCHET (J.), 1958. - La détermination complexométrique du calcium sérique. Proposition d'une technique de dosage direct. Ann. Biol. Clin., 7 - 9, 459-470.
- VALENCIA (R.), 1956. - Spectrophotométrie de flamme et dosages des ions Na, K, Ca et Mg dans le plasma et les tissus. Bull. Soc. Chim. Biol., 38, 5-6, 1071-1081.
- VERNET-CORNUBERT (G.), 1958. - Recherches sur la sexualité du crabe Pachygrapsus marmoratus (Fabricius). Arch. de Zool. Exp. et Gén., 96, 3, 101-276.
- VERNET-CORNUBERT (G.), 1959. - Note préliminaire sur l'influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue de l'Oxyrhynque Pisa tetraodon (Pennant). C. R. Acad. Sci., Paris, 248, 2649-2651.
- VERNET-CORNUBERT (G.), 1960. - Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue, la ponte et les caractères sexuels externes de Pisa tetraodon Pennant. Bull. Inst. Océan., 1186, 1-24.
- VERNET-CORNUBERT (G.), 1964. - Comparaison des effets exercés par l'ablation des pédoncules oculaires et par la régénération intensive sur la ponte et les caractères sexuels externes de Pachygrapsus marmoratus (Fabricius). Bull. Soc. Zool. France, 89, 2-3, 243-253.
- WIDMANN (E.), 1936. - Osmoregulation bei einheimischen Wasser- und Feuchtluft - Crustaceen. Z. wiss. Zool., 147, 132-169.
- WILLIAMS (A. B.), 1960. - The influence of temperature on osmotic regulation in two species of estuarine shrimps (Penaeus). Biol. Bull., 119, 3, 560-571.
- ZUCKERKANDL (E.), 1960. - Y a t-il plus d'un "espace extracellulaire" chez les Crustacés Décapodes ? Cah. Biol. Mar., 1, 1, 25-35.



SECONDE THESE

---

Propositions données par la Faculté

---

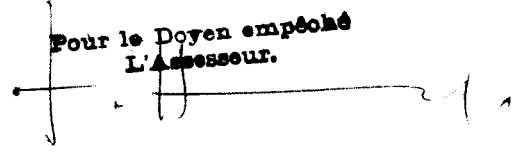
Action de l'ecdysone au niveau cellulaire

Vu et approuvé

Lille, le 7 Octobre 1966

Le Doyen de la Faculté des Sciences de Lille

Pour le Doyen empêché  
L'Assesseur.



J. H E U B E L

Vu et permis d'imprimer ,

Lille, le 11 OCT. 1966

Le Recteur de l'Académie de Lille,



G. D E B E Y R E

