

Remarques sur la mue des Crustacés

Par LOUIS FAGE

En étudiant la phase pélagique périodique de certains Crustacés normalement benthiques et ses rapports avec la crise génitale, j'ai été amené à me demander si la mue, qui est également un phénomène périodique, ne venait pas troubler de quelque manière la régularité de l'ascension de ces organismes dans le plancton, ajoutant une difficulté nouvelle à la recherche du déterminisme de leurs migrations verticales. J'avais observé, en effet, que, pour les Cumacés, la grande majorité des femelles rencontrées dans le plancton montraient une carapace translucide et molle, indiquant une mue toute récente. Je me rappelais qu'au moment de muer le *Carcinus maenas* se cache à l'abri de la lumière, sous les rochers ; que l'Écrevisse s'isole de ses congénères, ne mange plus, reste immobile ; que le *Nephrops*, les *Aristeomorpha*, les *Aristeus* désertent les fonds de pêche et se retirent dans les endroits inaccessibles aux engins habituels. Au surplus, quand on songe qu'un Homard changeant de carapace abandonne près de 60 p. 100 de son poids et qu'il reconstitue cette masse rapidement, on ne peut douter qu'il s'agisse d'un travail considérable, nécessitant une dépense énorme d'énergie, susceptible d'entraîner un bouleversement total et périodique du métabolisme et du comportement. C'est pourquoi il m'est apparu que le phénomène de la mue domine, par ses incidences, toute la biologie des Crustacés et qu'il importe de s'appliquer à en avoir une exacte compréhension.

Le but de ces quelques lignes est précisément d'attirer l'attention sur l'importance d'un tel problème et aussi sur les difficultés qu'il y a à le résoudre, difficultés dues à la complexité du sujet et aux connaissances variées qu'il nécessite pour être abordé avec fruit. Et, bien que nous attendions des biochimistes les données indispensables à sa solution complète, il n'est peut-être pas mauvais qu'il soit posé par des zoologistes. C'est à ce titre que je me permets d'exposer ici les réflexions suivantes, en manière d'introduction à l'étude de la mue.

Les remarques que je désire faire portent principalement sur les Crustacés, et seulement sur les autres Arthropodes dans la mesure où les faits observés pourront servir à éclairer ce cas particulier.

Différentes sortes de mues.

En première approximation, et pour la commodité de la discussion, on peut distinguer les mues de croissance ou mues larvaires et les mues saisonnières ou reproductrices. Cette distinction serait tout à fait arbitraire — car les mues saisonnières sont généralement accompagnées de croissance — si l'on ne savait qu'il existe des mues qui ne sont suivies d'aucune augmentation de taille, ni de poids des individus. M.-L. LEROUX (1933, p. 22) a même pu arrêter expérimentalement la croissance de certains Amphipodes, sans que les mues soient supprimées. Chez les Crevettes (*Crangon*, *Leander*), L. NOUVEL (1933, p. 73) ne constate aucune augmentation de taille au cours de mues de reproduction. Chez le Homard, R. ELMHIRST (1930, p. 83) cite des cas où, malgré un long intervalle séparant deux mues consécutives, le poids du sujet reste invariable. Cette distinction se justifie donc. Elle est de plus destinée à mettre en évidence ce fait capital que *la mue n'est pas seulement un phénomène lié à la croissance*. C'est pour n'avoir pas tenu un compte suffisant de cette déduction et pour s'être contenté de cette vue simple que la mue n'était autre que le résultat de l'accroissement des tissus entraînant le rejet d'une enveloppe extérieure rigide devenue trop étroite, que l'importance de ce phénomène semble avoir échappé à l'attention des naturalistes.

MUES DE CROISSANCE. — Nous appellerons donc mues de croissance celles que subit l'animal avant d'atteindre sa forme définitive et d'arriver à l'état adulte. Ce sont elles qui ont été le mieux étudiées, — au point de vue morphologique s'entend, — précisément parce qu'elles fournissent des points de repère excellents pour le tracé des courbes de croissance si largement utilisées ces derniers temps. De l'examen de celles-ci, on a même déduit une loi, dont le caractère de généralité reste à préciser, et qui fixe l'augmentation de la taille d'après les termes d'une progression géométrique dont la raison peut varier avec l'espèce et le sexe. La régularité des courbes obtenues, la succession rapide des mues qu'influencent, d'une façon nette, l'alimentation et la température, montrent qu'à ce moment la mue n'est véritablement qu'une des manifestations de tout un organisme en croissance.

Même, dans les cas où elle est applicable, cette loi ne saurait l'être que pendant les stades jeunes du développement, alors que rien ne vient troubler une croissance régulière et que les mues se succèdent rapidement sans apporter de grandes modifications dans l'aspect extérieur de l'individu. Mais il arrive un moment où cette harmonie est rompue et où se produit une mue singulière d'où l'animal sort plus ou moins transformé, souvent comme s'il avait subi une métamorphose. Cette mue peut intervenir très tôt, dès l'achèvement des stades larvaires, telle, chez les *Palinuridæ* ou les *Scyllaridæ*, la dernière mue du Phyllosome qui donne brusquement un Puerulus, un Nysto, ou encore celle qui, chez les Pagures, libère le Glaucothoë. Puerulus et Glaucothoë ne sont pas encore adultes; leurs glandes sexuelles sont à peine ébauchées; mais, par leur forme, ils se rapprochent franchement de la Langouste et du Pagure, et leur manière de vivre, qui s'est profondément modifiée à la suite de ce remaniement complet des organes, rappelle maintenant celle

de l'adulte. Je réserverais volontiers pour des mues de cette sorte le nom de *mues imaginales*, si ce terme n'avait été déjà employé par TEISSIER (1933) pour caractériser précisément la *mue de puberté*.

Cette dernière marque la fin des mues larvaires et post-larvaires. Elle se produit au moment où les glandes génitales arrivent à maturité et permet la première fécondation des femelles ; c'est une sorte de mue pré-nuptiale. Sur les graphiques, elle est parfois indiquée par une discontinuité de la courbe de croissance (P. DRACH, 1933 et 1934) ; morphologiquement, elle se traduit par l'acquisition des attributs sexuels de l'adulte.

MUES REPRODUCTRICES. — A partir de ce moment, les mues, jusque-là très fréquentes, s'espacent et, au moins chez les femelles, paraissent rigoureusement liées à la reproduction. Quelques chiffres apporteront les précisions nécessaires.

Le Homard, durant sa première période de croissance, n'accomplit pas moins de sept mues (W. C. SMITH, 1933), dont certaines se font à cinq jours d'intervalle ; dans sa seconde année, il mue encore cinq fois, et deux fois dans chacune des troisième et quatrième années. Il n'a plus, ensuite, au maximum, qu'une mue annuelle qui, le plus souvent, se produit en août ou juillet. La première ponte intervient vers la septième année, à une taille voisine de 24 centimètres, supérieure à la taille moyenne des mâles de même âge qui dépasse à peine 21 centimètres. Mais les tailles s'égalisent dans la onzième année, puis les mâles prennent l'avantage. C'est qu'en effet, tandis que chez les mâles adultes la mue continue à se produire régulièrement chaque année, elle n'a lieu chez la femelle qu'au moment de la ponte, aucune mue ne se produisant durant la longue période de maturation ovulaire (EHRENBAUM, 1907).

Le même phénomène se constate chez l'Écrevisse. Aux six à sept mues qui caractérisent la première année de croissance, succède une deuxième année marquée de trois à quatre mues. Après quoi les femelles se contentent de muer une fois par an, à chaque ponte, tandis que les mâles, dans le même temps, changent deux fois de carapace, au printemps et à l'automne (CHANTRAN, 1871).

Le Tourteau, dont la première maturité sexuelle se produit dans la cinquième année, a déjà subi quatorze mues pour atteindre une taille de 12^{cm},5 en moyenne chez la femelle et seulement 10^{cm},3 chez le mâle (WRIGHT, 1930). Mais, par la suite, le mâle mue plus souvent que la femelle. Celle-ci est fécondée dans les eaux littorales immédiatement après la mue, habituellement en automne et alors qu'elle est encore complètement molle. La ponte a lieu dans les eaux profondes, soit dans l'hiver qui suit, soit un an après, et les larves restent attachées jusqu'à l'été suivant à la mère, qui les ramène dans les eaux littorales. Il s'ensuit que la mue des femelles peut ne se produire qu'une fois tous les deux ou trois ans.

Pour les Amphipodes, M.-L. LEROUX (1933, p. 19), confirmant les indications fournies par E. W. SEXTON (1924) et B. W. KUNKEL (1928) sur divers Gammariens, montre que, chez le *Gammarus Duebeni*, après la maturité génitale, qui est acquise dans les quatre-vingt-dix jours, au bout de treize mues, la vitesse de croissance se ralentit dans les deux sexes ; mais celle du mâle est supérieure à celle de la femelle. La femelle mûre est chevauchée par le mâle. A cet appariage succèdent, tout de même que chez le *Carcinus maenas*, la mue de la

femelle, l'émission du sperme et la ponte. Les oviductes sont ensuite obturés par un bouchon de mucus. Chaque ponte, donc chaque mue, est séparée par un intervalle de vingt jours. La ponte et la mue sont en effet étroitement liées : « Chaque ponte étant toujours précédée d'une mue, et, à partir de la puberté, chaque mue s'accompagnant normalement d'une ponte. » Et c'est, précisément, parce qu'il n'y a pas de mues intermédiaires aux mues reproductrices que les oostégites ne peuvent pas, contrairement à ce qui a lieu chez les Isopodes, entrer en régression. Pour les mâles, M.-L. LEROUX (*in litt.*) n'a observé aucun rapport entre la mue, l'appariage et la fécondation.

Chez les Isopodes, chaque ponte se trouve intercalée entre deux mues : la première, qui se produit avant la ponte, libère les oostégites ; à la faveur de la seconde, qui a lieu après la sortie des jeunes de la cavité incubatrice, les oostégites disparaissent complètement, ou, comme chez l'*Asellus aquaticus*, ceux qui se forment alors sont très réduits (HÆMMERLI-BOVERI, 1926).

On peut rapprocher de ce cas celui de certains Diplopodes, le *Polydesmus illyricus* par exemple, dont les mâles perdent leurs gonopodes au cours de la mue qui suit la fécondation ; avant une nouvelle fécondation, une mue supplémentaire est nécessaire qui rétablit les appendices copulateurs (VERHOEFF, 1923).

Ces quelques exemples tendent à montrer que, pour les femelles adultes, la mue n'est plus seulement un phénomène de croissance, mais qu'elle est intimement liée à la reproduction. L'interdépendance de ces deux phénomènes apparaît si étroite qu'ils semblent conditionnés l'un par l'autre. Cette vue n'est-elle pas, au surplus, fortifiée par l'inhibition des mues considérée comme une des conséquences les plus ordinaires de la castration parasitaire ? En réalité, PÉREZ (1923) a justement insisté sur le fait que, pour les hôtes des Épicarides, cette inhibition est loin de constituer une règle absolue : des *Portunus* parasités par des *Portunion*, des *Porcellana* parasités par des *Pleurocrypta*, des *Pilumnus* parasités par des *Cancricepon*, des *Eupagurus* porteurs d'*Athelges* continuent de muer, et les femelles des *Xantho floridus* infectées par de gros *Cancricepon pilula* sont récondées, évidemment à la faveur d'une mue. En vain invoquerait-on que, dans ces cas particuliers, l'action du parasite n'a pas entraîné une castration complète de l'hôte ; celle-ci est de règle chez les Décapodes nageurs, et précisément L. NOUVEL (1933) cite le cas du *Leander serratus* continuant de muer, bien que parasité par le *Bopyrus Fougerouxii*.

Nous possédons d'ailleurs, sur ce point, les expériences décisives de HÆMMERLI-BOVERI (1926) sur les Isopodes et de M.-L. LEROUX (1933) sur les Amphipodes : les *Asellus aquaticus* et les *Gammarus Duebeni* dont les ovaires ont été détruits par irradiation au bromure de radium continuent de muer normalement. Il en est de même des femelles des *Gammarus pulex*, dont la castration permanente est déterminée par la présence des larves d'un Acanthocéphale : le *Polymorphus minutus*.

Donc, nous devons conclure qu'en dépit des apparences la vitellogenèse et la ponte n'ont aucune influence *directe* sur la mue. Et il est très vraisemblable que, dans les cas authentiques où la présence de parasites entraîne du même coup l'inhibition des ovaires et celle de la mue, ces deux phénomènes ont pour cause unique le trouble profond apporté dans le métabolisme de l'hôte.

Il est également significatif que les mâles et les femelles se comportent d'une façon différente en regard de la mue. Dans les pages précédentes, j'ai insisté avec intention sur le fait qu'aucune concordance ne peut être relevée entre la spermatogenèse et la mue, tandis que celle-ci subit un arrêt pendant la maturation des œufs : ce qui explique, en particulier, que les mâles, dont les mues sont plus fréquentes, arrivent à une taille sensiblement supérieure à celle des femelles. D'autre part, alors que le fonctionnement de l'ovaire est discontinu et se fait par poussées successives, dont chacune aboutit à une ponte séparée de la suivante par un temps de repos, depuis la maturité génitale, les vésicules séminales des mâles sont, au contraire, constamment pourvues de spermatozoïdes mûrs. Ainsi, mâles et femelles, dont on sait que le système d'échanges est si différent, se comportent différemment vis-à-vis de la mue. Nous voyons là une raison de plus de considérer celle-ci comme un phénomène en liaison directe avec les modifications du métabolisme, comme une crise périodique et profonde de tout l'organisme, dont le changement de carapace marque simplement à nos yeux la conclusion. C'est pourquoi nous allons l'envisager maintenant à ce point de vue (1).

Mécanisme interne de la mue.

Pour les Arthropodes, qui, comme la plupart des Crustacés, ont leurs téguments constitués à la fois par une cuticule, de la chitine et des sels de chaux, le changement de carapace nécessite une triple opération.

REMPACEMENT DE LA CUTICULE. — Il y a fort peu de temps, — non sans doute avant les travaux de C. M. YONGE (1932), — que nous savons différencier la cuticule de la chitine. Ces deux couches n'ont ni les mêmes propriétés, ni la même origine. La cuticule est sécrétée par les glandes tégumentaires dont les conduits traversent toute l'épaisseur de la chitine. Elle se reconstitue donc après cette dernière. Le produit de sécrétion des glandes tégumentaires contient du glycogène et des phospholipides adsorbés provenant surtout, au moins chez *Carcinus*, de l'hépatopancréas.

Il est possible que ces glandes tégumentaires aient un autre rôle. YONGE a remarqué qu'avant et pendant la mue les couches inférieures de l'ancienne chitine sont dissociées, et peut-être dissoutes, par l'action de cellules qui émigrent des tissus sous-jacents. Or, de récentes observations de WIGGLESWORTH (1933) sur la mue d'un Hémiptère hématophage, le *Rhodnius prolixus*, tout en confirmant le rôle des glandes tégumentaires dans la formation de la nouvelle cuticule, leur attribuent, en outre, la sécrétion d'une sorte de liquide qui « digérerait » l'ancienne cuticule ; celle-ci serait ainsi résorbée à travers la nouvelle cuticule, dont l'imperméabilité ne serait acquise qu'après la mue.

REMPACEMENT DE LA CHITINE. — La chitine se présente ici sous l'aspect d'une couche d'épaisseur variable formée de très petites lamelles horizontalement superposées.

(1) Je note, en passant, que, d'après les travaux d'A.-H. MORGAN (1932), les larves d'un Éphéméride, *Hexagenia recurvata*, amputées de leurs branchies et accusant une réduction de moitié de la consommation d'oxygène et de l'élimination d'oxyde de carbone, ne muent jamais.

Celles-ci proviennent de l'épaississement de la partie distale des cellules de l'épithélium chitinogène ; chacun des épaississements successifs correspond à une lamelle de chitine.

On sait le rôle prépondérant du glycogène dans l'élaboration de cette substance. C'est CLAUDE BERNARD (1879) qui, le premier, a signalé pendant la mue la présence du glycogène dans les cellules du tissu sous-jacent à l'épithélium chitinogène. VERNE (1924) précise qu'à ce moment il s'accumule dans le liquide qui imbibe la substance fondamentale du tissu conjonctif œdématié. Ce glycogène tégumentaire est très rapidement utilisé et disparaît avec l'édification de la nouvelle enveloppe. Mais le glycogène existe à l'état normal dans les muscles (HOET et KERRIDGE, 1926) et surtout dans l'hépatopancréas (VITZOU, 1882), où il est contenu dans les cellules propres de l'organe. Avant la mue, on note une augmentation de cette substance qui est alors charriée par le sang dans les téguments. Cet échange de matière se produit tant que la nouvelle chitine n'est pas entièrement constituée ; puis l'hépatopancréas et les muscles recommencent à accumuler, plus ou moins rapidement, du glycogène qui sera utilisé à la mue suivante.

La constitution même de la chitine (1) et l'existence de ce cycle que les travaux de VERNE (1932), de DAMBROVICEANU (1932) ont, entre autres, contribué à élucider, semblent faire de la présence du glycogène une condition nécessaire à sa formation. Cependant, MILLOT (1926), auquel on doit des études pénétrantes sur la mue des Araignées, constate, dans l'organisme de ces derniers, une absence totale de glycogène « au moins sous une forme histologiquement décelable ». Celui-ci existerait-il sous une forme masquée ? Il rappelle, à ce propos, les observations de COUVREUR (1895) sur la formation du glycogène au début de la chrysalidation du Ver à soie, alors que la quantité de graisse diminue corrélativement et se demande s'il n'y aurait pas un balancement de cet ordre chez les Araignées, dont le métabolisme est à base de corps gras. Cette suggestion est intéressante et la question mérite certainement d'être reprise, car je vois que, dans l'hépatopancréas du Crabe (*Carcinus*) et du Homard, PAUL et SHARPE (1916) ont trouvé, lorsque la mue approche, de 20 à 50 p. 100 de graisses qui disparaissent après solidification de la nouvelle carapace.

CALCIFICATION DE LA NOUVELLE CARAPACE. — Les sels de chaux qui entrent dans la composition de la carapace sont des carbonates et des phosphates. Chez l'Écrevisse, on a affaire presque uniquement à du carbonate, de même chez le Crabe (*Cancer*), où l'on trouve 80 p. 100 de CaCO_3 ; mais, chez le Homard, il y a une grande proportion de phosphate. Où l'animal puise-t-il les réserves calcaires considérables qui lui sont nécessaires pour l'édification de la nouvelle carapace ?

1° On observe d'abord, dans quelques cas, une dissolution de la vieille carapace. HERRICK (1896) a noté, en effet, qu'un peu avant la mue celle-ci se décalcifie, principalement au niveau de la ligne médiane dorsale. ELMHIRST (1930) a calculé que le poids de la carapace enlevée en dehors de la période de mue est supérieure de 30 p. 100 au poids d'une exuvie de même taille. Un phénomène analogue se produit, dans de plus faibles proportions, chez le Crabe.

(1) La chitine donne, par hydrolyse, des glucosamines résultant de la substitution d'un groupement NH_2 à un groupement OH dans une molécule de glucose.

En dehors de cette source de calcaire qui, on le voit, n'est pas négligeable, il faut rappeler que les exuvies sont très généralement dévorées par les individus qui viennent de muer. PAUL et SHARPE (1916) font la remarque que, si l'on enlève à un Homard qui vient de muer son ancienne carapace, il lui faut trois mois pour que la nouvelle atteigne 60 p. 100 de l'épaisseur de celle-ci ; si on lui laisse sa carapace, il la mange et durcit en dix jours. On sait que, même chez les Amphipodes, les exuvies sont très régulièrement absorbées.

2° Souvent l'hépatopancréas tient aussi lieu de réserve calcaire. C'est là en particulier que le *Cancer* — lequel, par exception, ne mange jamais son exuvie, — puise une partie du calcium nécessaire : immédiatement avant la mue, on en trouve 20 p. 100 ; ce pourcentage diminue progressivement jusqu'à 0 au cours du durcissement de la carapace. Les dosages ont donné des résultats analogues chez le *Lithodes maia*.

3° On connaît, enfin, le rôle des gastrolithes de l'Écrevisse. Ils apparaissent sur les parois latérales de la portion cardiaque de l'estomac, entre la couche de chitine et l'épithélium chitinogène, une dizaine de jours avant l'exuviation. A la faveur de celle-ci, ils tombent dans l'estomac, où ils se dissolvent, et disparaissent au fur et à mesure que la calcification s'opère. Chez le Homard, il existe, à la même place, des bâtonnets de calcaires, pouvant atteindre 2 centimètres de diamètre et une épaisseur de 5 millimètres, qui évoluent de même façon. Les pièces de l'estomac des Pagures s'imprègnent également de calcaire et prennent, alors, un aspect nacré caractéristique.

Donc, quelque temps avant la mue, on voit l'animal se saturer de calcaire qui précipite et constitue des réserves. Après l'exuviation, ces réserves sont dissoutes et employées, concurremment avec celles que procure l'absorption de l'exuvie, à la solidification de la nouvelle carapace. Toutes ces substances sont charriées par le sang, de même que le glyco-gène, et diffusent dans des canalicules intracuticulaires, et les sels calcaires pénètrent ainsi dans l'épaisseur de la cuticule.

MODIFICATION DU LIQUIDE CAVITAIRE. — Le liquide cavitaire, par l'étude de ses modifications successives, doit révéler la trace du grand rôle de vecteur qu'il assume à ce moment. Malheureusement, à part le récent travail d'A. DAMBROVICEANU (1932), auquel nous empruntons la plupart des chiffres qui suivent, nous ne possédons que des données fragmentaires sur cette phase capitale de la mue.

En temps normal, c'est-à-dire dans l'intervalle de deux mues, le sang de l'Écrevisse est incolore ; son pH varie de 7,77 à 7,83 ; sa réserve alcaline oscille entre 36^{cc},4 et 37^{cc},2 de CO_2 pour 100 centimètres cubes de sang ; la teneur en calcium est de 40 à 43 milligrammes pour 100 centimètres cubes de sang.

Dix à douze jours avant le rejet de la carapace, alors que les premières réserves calcaires apparaissent dans le sac cardiaque, le sang se colore peu à peu en rose ; son indice réfractométrique s'élève ; le taux des protéines coagulables par la chaleur augmente jusqu'à atteindre 8 à 9 grammes pour 100 centimètres cubes de sang, tandis que la réserve alcaline, au moment de l'exuvation, a presque doublé et se chiffre par 64,9 à 67,2.

Pendant la consolidation de la nouvelle carapace, le sang coagule si vite qu'il bouche la pipette et rend la saignée très difficile ; son pH augmente dans de grandes proportions.

il passe de 7,8 à 8,3 ; la réserve alcaline, tout en restant supérieure à ce qu'elle est à l'état normal, commence à faiblir ; on la chiffre entre 48,1 et 44,3 ; la teneur en calcium oscille entre 30 et 40, comme si la précipitation se faisait par à-coups. En réalité, la quantité totale de calcium est en très grosse augmentation, car, au moins chez le Homard, PAUL et SHARPE (1916) ont constaté qu'immédiatement après la mue le volume du sang s'est considérablement accru : il peut avoir décuplé : KOLLMANN (1908) avait déjà noté que, quelques jours après le rejet du tégument, la glande lymphoïde entre dans une période d'active prolifération.

Ajoutons à ce tableau que, d'après A. DRILHON (1933), chez le *Maia squinado* en train de muer, la teneur du sang en glucose s'élève, l'animal trouvant alors dans la consommation de ce dernier une puissante source d'énergie. Le même auteur signale que le sang des femelles contient deux fois plus de phosphore total que celui des mâles et que le phosphore minéral diminue nettement après la mue, au profit du phosphore organique.

En somme, les faits dominants sont une augmentation considérable de la réserve alcaline qui peut passer de 36^{cc},4 de CO² pour 100 centimètres cubes de sang à 67,2 suivie d'une modification importante du pH, qui, de 7,7, passe à 8,3, et d'une forte augmentation dans le sang du calcium total.

On saisit tout de suite l'importance de ces changements : dans ce milieu riche en CO², les tissus se chargent de sels de chaux, qui, à la moindre perte de gaz carbonique enregistrée par les modifications du pH, deviennent partiellement insolubles et précipitent.

La réalité d'un tel processus est en conformité avec l'opinion d'HOFMEISTER (1910), opinion corroborée, dans une large mesure, par les observations de RAPKINE et PRENANT (1925) sur la formation des spicules des larves d'Oursins. Ces auteurs ont, de plus, montré que, dans ce cas particulier, l'élévation du pH va jusqu'à 8 et même 8,5, et que l'alcalinisation du milieu provoquant la précipitation du calcaire est due à l'absorption du gaz carbonique par les cellules du mésenchyme.

D'autre part, après ce que nous avons vu de l'augmentation du phosphore dans le sang, il n'est pas sans intérêt de rappeler que ROBISON (1924) a constaté que la précipitation du phosphore organique se produit dans des conditions spécialement favorables à un pH 8,5.

Le pouvoir précipitant du sang de l'Écrevisse a été prouvé *in vitro* par DAMBOVICEANU (1930) : alors que le sang normal ne trouble jamais une solution de chlorure de calcium à 1 p. 100, même quand il y est ajouté en excès, une seule goutte de sang pris au moment de la consolidation de la carapace est parfois suffisante pour troubler la solution de CaCl². Il ne paraît pas indispensable de faire intervenir dans ces réactions, que le jeu des équilibres ioniques suffit à expliquer, l'action hypothétique d'un ferment, ainsi que le font ROBISON, d'une part, CANTACUZÈNE et DAMBOVICEANU (1932), de l'autre.

En regard de ce tableau qui concerne les Arthropodes à carapace calcaire, et pour mieux comprendre ce qui les caractérise en propre, il convient d'examiner rapidement les principales modifications qui surviennent dans les tissus au moment de la mue chez ceux qui, comme les Araignées, sont uniquement revêtus de chitine. La question a été parfaitement traitée par MILLOT (1926), auquel nous renvoyons pour plus de détails. Le fait

le plus remarquable est le déclenchement brusque, une huitaine de jours avant l'exuviation, d'une crise de mitose intéressant tous les tissus, et en particulier les globules du sang. Une des conséquences de cette karyokinèse intense est un épaissement considérable du sang, à tel point que, sur les coupes, la lumière des lacunes est occupée par un véritable « tissu globulaire formé d'éléments adhérents les uns aux autres et déformés par pression réciproque ». Dissous dans le plasma, ou fixés sur les leucocytes granuleux apparaissent des corps à fonction phénolique (mono et diphénols) (MILLOT et JONNART, 1933). Après l'exuvation, tout rentre dans l'ordre, les mitoses cessent ; il se produit une destruction globulaire partielle, les cellules vacuolaires se vident et le plasma redevient fluide ; il n'y a plus trace de phénols. La crise a duré une quinzaine de jours.

Comme chez les Crustacés, et plus encore que chez ces derniers, le sang devient extrêmement épais ; mais le pH n'a pas varié : il reste aux environs de 8,3, c'est-à-dire très alcalin.

Cette dernière constatation est extrêmement intéressante ; elle tend à expliquer l'absence d'imprégnation calcaire de quelque importance des téguments des Araignées et montre que le remplacement de l'enveloppe chitineuse se fait sans aucun trouble de l'alcalinité des tissus.

C'est, au contraire, parce que les Crustacés ont la faculté de dissoudre en abondance, d'absorber et de précipiter les sels de chaux, que se constitue et se renouvelle la carapace calcaire dont ils sont revêtus. Or, il est remarquable que cette faculté n'est point transitoire et apparaît comme une des caractéristiques de leur métabolisme normal. En effet, il y a déjà longtemps, BOHN (1898) avait été frappé du fait que des Décapodes placés en vase clos, au lieu d'augmenter la teneur en gaz carbonique du milieu, absorbent du CO_2 et fabriquent des carbonates. Sans doute, les moyens d'investigation que l'on possédait alors pour établir le quotient respiratoire des Invertébrés marins peuvent prêter à critique, mais voici que T. et W. PARSONS (1923) semblent confirmer les vues de BOHN en montrant que les Crustacés peuvent absorber des quantités de CO_2 proportionnellement deux ou trois fois plus grandes que l'eau de mer. On voit tout l'intérêt que présenteraient de nouvelles recherches sur ce point, et en particulier sur les conditions qui influent sur la teneur en CO_2 du sang, laquelle règle à son tour la teneur en calcium de celui-ci. Après ce que nous savons, pour d'autres organismes, de l'accumulation temporaire de CO_2 consécutive à la maturation des œufs et de la concordance que nous avons constamment relevée entre la ponte et la mue des Crustacés, ne serait-il pas particulièrement indiqué de rechercher dans cette voie la raison de cette concordance ? Mais nous touchons là à la question du déterminisme de la mue, qui mérite un paragraphe spécial.

Déterminisme de la mue.

Tous les auteurs sont d'accord pour constater qu'une bonne alimentation des sujets maintenus en élevage à une température convenable favorise les mues, peut les rendre plus fréquentes. Pour le Homard, par exemple, SMITH (1933) a calculé que, dans la première période de croissance, la fréquence des mues atteint son maximum vers le milieu

du mois d'août, puis diminue jusqu'en novembre ; quand la température tombe à 10°, les mues cessent pour reprendre en avril avec une nouvelle élévation de la température. J'ai rappelé qu'on avait pu arrêter complètement les mues en mettant les organismes dans des conditions défavorables.

Mais, si ces observations et ces expériences montrent que la mue est, au même titre que les autres fonctions de l'organisme, sensible aux variations des conditions générales de l'existence, elles ne nous renseignent nullement sur son déterminisme. Nous avons vu que la mue est un bouleversement général et périodique de l'organisme, à la faveur duquel l'animal augmente souvent de taille et de poids et, par un mécanisme complexe, change de carapace. Ce phénomène prend donc les allures d'une crise, d'une crise rapide et profonde, et son déterminisme ne nous sera connu que si nous arrivons à connaître les facteurs qui, le moment venu, déclenchent cette crise.

Nous sommes loin d'en être là et, pour ma part, je ne connais, concernant les Crustacés, aucune expérience précise sur ce point. Mais on sait qu'une théorie hormonique de la mue s'est fait jour chez les Insectes. VON BUDDENBROCK (1931), en particulier, a montré non seulement que la mue des chenilles est liée à la sécrétion de la glande de Verson, mais il a pu provoquer l'exuvation précoce de chenilles de Sphingides ayant récemment mué en leur injectant du sang d'individus annonçant une mue prochaine.

Plus curieuses encore sont les expériences toutes récentes de WIGGLESWORTH (1934) sur une Punaise hématophage, *Rhodnius prolixus*. Chez cette espèce, la mue se produit à intervalle fixe après le repas ; l'animal devient adulte à la cinquième mue, qui survient en moyenne vingt-huit jours après la prise de nourriture. Si la tête est sectionnée aussitôt après le repas, la mue ne se produit pas, bien que des animaux ainsi décapités aient vécu plus de onze mois. Mais il existe une période critique, qui comprend environ les sept jours qui suivent la prise de sang, et au delà de laquelle la mue n'est pas influencée par la décapitation. Bien plus, si le sang d'un individu décapité après cette période est amené à circuler dans un individu décapité pendant la période critique, celui-ci fait normalement sa mue. L'auteur conclut à l'existence d'une « moulting hormone », sécrétée évidemment dans la partie céphalique et probablement par le *corpus alatum*, dont les modifications cellulaires se montrent en concordance avec les possibilités d'exuviation.

MILLOT (1926), pour les Araignées, pense que les facteurs internes jouent un rôle primordial dans la détermination de la mue et considère comme possible l'action d'une hormone spéciale sécrétée par le tissu interstitiel. Mais, à la suite de sa découverte, faite en collaboration avec R. JONNART (1933), de la présence constante de corps phénoliques dans le sang des individus sur le point de muer, il se demande « si l'apparition dans le sang de ces substances généralement toxiques ne serait pas une des causes du phénomène si complexe qu'est la mue chez les Arthropodes ».

Nous n'avons aucune raison de nier *a priori* l'existence d'une hormone contrôlant la mue des Crustacés ; seule, l'expérimentation peut nous éclairer sur ce point. Mais, en attendant, et pour nous en tenir aux faits acquis, nous constatons qu'il arrive périodiquement, dans le cycle vital des Crustacés, et par la nature même des échanges qui s'établissent, un moment où l'équilibre de ces échanges est rompu : le glycogène se forme en excès et n'est

plus entièrement consommé ; les graisses, le calcaire, absorbés en abondance et que le sang doit charrier, encombre les tissus.

On ne peut se défendre de l'impression que l'organisme arrive ainsi peu à peu à un taux de saturation de toutes ces substances qu'il lui est impossible de dépasser et qui le conduit fatalement à une crise d'épuration massive d'où renaîtra l'équilibre normal.

C'est en suivant pas à pas le processus de cette mise en charge, son retentissement progressif sur tous les organes et toutes les fonctions, en particulier sur les fonctions excrétrices dont on devine le rôle important à ce moment, que l'on arrivera, j'en suis persuadé, à saisir le mécanisme intime de la mue, son déterminisme, ses conséquences. Alors, mais alors seulement, nous pourrons essayer de comprendre la biologie des Crustacés et la diversité de leur comportement. La morphologie est intéressée, au même titre, à la solution de ces questions. Il n'est pas douteux, par exemple, que le jour où nous saurons les raisons qui font les Pagures des organismes à calcification incomplète, à abdomen mou, nous serons bien près de comprendre l'origine et l'évolution de ce groupe tout entier.

Puisse cette rapide étude tomber sous les yeux de quelque jeune biologiste suffisamment armé pour scruter les différentes faces du problème et le guider, peut-être, dans l'accomplissement d'une tâche où les difficultés abondent.

OUVRAGES CITÉS

1898. BOHN (G.), De l'absorption de l'anhydride carbonique par les Crustacés décapodes (*C. R. Soc. Biol.*, séance du 5 novembre).
1931. BUDDENBROCK (W. VON), Untersuchungen über die Häutungshormone der Schmetterlingsraupe, II. (*Zeitschr. f. vergl. Phys.*, XIV, p. 415).
1932. CANTACUZÈNE (J.) et DAMBROVICEANU (A.), Modifications cytologiques qui se produisent dans le tégument de l'*Astacus fluviatilis* au moment de la mue (*C. R. Soc. Biol.*, CIX, p. 998).
1871. CHANTRAN, Observations sur l'histoire naturelle des Écrevisses (*C. R. Acad. Sc.*, LXXI, p. 43).
1879. CLAUDE-BERNARD, Leçons sur les phénomènes de la vie, p. 113.
1895. COUVREUR, Sur la transformation de la graisse en glycogène chez le Ver à soie pendant la métamorphose (*C. R. Soc. Biol.*, 1895).
1930. DAMBROVICEANU (A.), Métabolisme du calcium chez *Astacus fluviatilis* pendant la mue (*C. R. Soc. Biol.*, CV, p. 913).
1932. DAMBROVICEANU (A.), Composition chimique et physico-chimique du liquide cavitairé chez les Crustacés Décapodes. Physiologie de la calcification (*Arch. roumaines*, V, n° 2. Thèse de la Faculté de Strasbourg).
1933. DRILHON (A.), Le glucose et la mue des Crustacés (*C. R. Acad. Sc.*, CXCVI, p. 506) — Le phosphore et la mue des Crustacés (*Id.*, p. 725).
1933. DRACH (P.), Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyours. Cas du *Portunus puber* (*Id.*, CXCVII, p. 93).
1934. DRACH (P.), Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyours ; discontinuités chez *Carcinus maenas* Pen. (*C. R. Soc. Biol.*, CXVI, p. 138).
1907. EHRENBAUM (E.), Künstliche Zucht und Wachstum des Hummers (*Mitt. deutsch. Seefischerei-Vereins*, n° 6, p. 1-18).
1930. ELMHIRST (R.), Notes on the Growth of Lobsters (*Rep. on Crabs of the interdepartmental Committee*, London, p. 82).
1933. FAGE (L.), Pêches planctoniques à la lumière, effectuées à Banyuls-sur-Mer et à Concarneau, III, Crustacés (*Arch. de Zool. exp. et gén.*, LXXVI, p. 105).
1926. HÄMMERLI-BOVERI (V.), Ueber die Determination des sekundären Geschlechtsmerkmale der weiblichen Wasserrassel durch das Ovar (*Zeitschr. vergleich. Physiol.*, IV, p. 668).
1896. HERRICK (F. H.), The American lobster : a study of its habits and development (*Bull. U. S. Fish. Comm.*, XV).
1926. HOET (J.-P.) and KERRIDGE (P. M. T.), Observations on the muscles of normal and moulting Crustacea (*Proc. Roy. Soc. London*, DCCII, p. 116).
1910. HOFMEISTER, Ueber Ablagerungen und Resorption von Kalksalzen in den Geweben (*Erg. Phys.*, X, p. 429).
1908. KOLLMANN (M.), Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, 9^e série, VIII, p. 1 à 240).
1928. KUNKEL (B. W.) and ROBERTSON (J. A.), Contributions to Study of relative Growth in *Gammarus chevreuxi* (*Journ. Mar. Biol. Assoc.*, XV, p. 655).
1933. LE ROUX (M.-L.), Recherches sur la sexualité des Gammariniens (*Bull. Biol. France et Belgique*, Suppl. XVI) (Thèse de Paris).

1926. MILLOT (J.), Contribution à l'histo-physiologie des Aranéides (*Bull. Biol. France et Belgique*, Suppl. VIII) (Thèse de Paris).
1933. MILLOT (J.) et JONNART (R.), Sur la présence de corps à fonction phénolique libres dans le sang des Araignées (*C. R. Acad. Sc.*, CXCVII, p. 1002).
1932. MORGAN (A.-H.) and GRIERSON (M. C.), The functions of the gills in burrowing May Flies (*Hexagenia recurvata*) (*Physiol. Zool.*, V, p. 230).
1933. NOUVEL (L.), Sur la croissance et la fréquence des mues chez les Crustacés décapodes *Natantia* (*Bull. Soc. Zool. France*, LVIII, p. 71). — Sur la mue des *Leander serratus* parasités par *Bopyrus Fougerouxii* (*C. R. Acad. Sc.*, p. 811).
1923. PARSONS (T. a. W.), Observations on the transport of Carbon Dioxide in the blood of some marine invertebrates (*Journ. gen. Physiol.*, VI, p. 154).
1916. PAUL (J.-H.) and SHARPE (J.-S.), Studies in calcium metabolism. I. The deposition of lime salts in the integument of Decapod Crustacea (*Journ. of Physiol.*, L, p. 183).
1923. PÉREZ (Ch.), Sur la mue des Crustacés décapodes parasités par des Épicarides (*C. R. Acad. Sc.*, CLXXVI, p. 1763).
1925. RAPKINE (L.) et PRENANT (M.), Réaction du liquide blastocœlien chez le pluteus d'Oursin dans la première phase du développement (*Id.*, CLXXXI, p. 1099).
1924. ROBISON (R.) and SOAMES (K. M.), The possible significance of hexose phosphoric esters in ossification (*Biochem. Journal*, XVIII, p. 740).
1924. SEXTON (E. W.), The moulting and growth-stages of *Gammarus* with descriptions of the normals Intersexes of *G. Chevreuxii* (*Journ. Mar. Biol. Assoc.*, XIII, p. 340).
1933. SMITH (W. C.), A Lobster-rearing experiments contributing some addition to knowledge of the early life-history of *Homarus vulgaris* (*Rep. for 1932 on the Lancashire Sea-Fisheries Laboratory*, Liverpool, p. 5-16).
1933. TEISSIER (G.), Étude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* L. (*Bull. Biol.*, LXVIII, p. 401).
1923. VERHOEFF (K. W.), Diplopoden Aufsatz (*Zool. Anz.*, p. 241).
1924. VERNE (J.), Note histochimique sur le métabolisme du glycogène pendant la mue, chez les Crustacés (*C. R. Soc. Biol.*, XC, p. 186).
1882. VITZOU (A.-N.), Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés décapodes (*Arch. Zool. exp. et gén.*, X, p. 451).
1933. WIGGLESWORTH (V. B.), The physiologie of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (*Quart. Journ. micr. Sc.*, p. 269).
1934. WIGGLESWORTH (V. B.), Factors controlling Moulting and Metamorphosis in an Insect. (*Nature*, 133, p. 725).
1930. WRIGHT (F. S.), Report on an investigation into the size, sex and condition of Crabs in England and Wales (*Rep. on Crabs of the interdepartmental Committee*, London, p. 13).
1932. YONGE (C.-M.), On the Nature and Permeability of Chitine. I. The Chitine Lining the Foregut of Decapod Crustacea and the Function of the Tegumental Glands (*Proc. Roy. Soc. London*, DCCLXXII, p. 298).
-