

Aspects biochimiques de la croissance : acides nucléiques et enzymes digestives chez *Palaemon serratus* (Crustacea Natantia)

Croissance
Palaemon serratus
Acides nucléiques
Protéines
Enzymes digestives
Growth
Palaemon serratus
Nucleic acids
Proteins
Digestive enzymes

A. Van Wormhoudt^{a, b}, D. Sellos^b.

^a École Pratique des Hautes Études, Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille, France.

^b Laboratoire de Biologie Marine du Collège de France, 29110 Concarneau, France.

Reçu le 7/5/79, révisé le 13/9/79, accepté le 25/9/79.

RÉSUMÉ

Chez *Palaemon serratus*, l'augmentation de la prise de poids des individus se ralentit au cours de la croissance. La représentation du poids sec en fonction de la longueur des animaux met en évidence deux disharmonies principales à la fin des stades zoés et à l'apparition des caractères sexuels secondaires. Ces disharmonies se retrouvent si l'on exprime les quantités d'acides nucléiques et de protéines totales en fonction du poids sec des animaux. Au cours du développement, la concentration des acides nucléiques diminue plus fortement pour le DNA que pour le RNA. Le rapport RNA/DNA, qui est un indice de l'activité cellulaire, est voisin de 0,7 chez les larves et devient supérieur à l'unité pour des crevettes ayant atteint la phase juvénile; il est maximum et égal à 2,8 chez les adultes. L'augmentation de poids des crevettes durant les phases larvaire et juvénile est attribuable principalement à l'hyperplasie, 92 et 64 % respectivement, alors que l'hypertrophie cellulaire assure 70 % de cette augmentation chez les adultes en phase prépubérale. Les activités totales amylasiques et protéasiques exprimées en fonction du poids sec, montrent, en coordonnées logarithmiques, les mêmes disharmonies que pour les acides nucléiques. L'augmentation du rapport amylases/protéases chez les adultes met en évidence la mise en place d'un régime plus herbivore. Les activités spécifiques augmentent fortement chez les premiers stades puis moins fortement par la suite. Chez les adultes, la baisse des activités enzymatiques spécifiques confirme des changements métaboliques sans doute liés aux phénomènes hormonaux qui se produisent à l'apparition des caractères sexuels secondaires.

Oceanol. Acta, 1980, 3, 1, 97-105.

ABSTRACT

Biochemical aspects of growth:
nucleic acids and digestive enzymes
in *Palaemon serratus* (Crustacea Natantia)

The shrimp *Palaemon serratus* is characterized by a decrease in growth rate during development. The study of wet and dry weight variations related to shrimp length reveals two main discontinuities, which occur at the end of the zoea stages and with the appearance of the secondary sex characters. Growth of the *Palaemon serratus* shrimp has been investigated by following changes in the nucleic acids, and the same discontinuities were shown when total nucleic acid and protein values were related to dry weight. DNA and RNA concentrations both decrease, the former to a more pronounced extent. The RNA/DNA ratio, which is an indicator of cell activity, increased from 0.7 at the larval stage to 2.8 at the adult stage, becoming greater than 1.1 at the juvenile stage. The weight gain of shrimp during the larval and juvenile stages was mainly attributable to hyperplasia (92 and 64% respectively) while hypertrophy accounted for 70% of the weight increment for larger shrimps. Comparison of total amylase and protease activity with dry weight revealed the same discontinuities as the study of total nucleic acid and protein

values. The amylase/protease ratio did not increase regularly from the larval to the adult stage. High for the zoea₁-zoea₃ stages, it did not vary significantly from the zoea₄ to the post larval stage, but increased again between the juvenile and adult stage. These variations reflected changes in the alimentary regime. Specific activities increased during the larval and juvenile stages and then decreased. This phenomena was probably related to hormonal changes occurring with the appearance of secondary sex characteristics.

Oceanol. Acta, 1980, 3, 1, 97-105.

INTRODUCTION

La croissance chez les crustacés est régie par des lois de discontinuités distinctes (Tessier, 1937; Mayrat, 1964). Elle se traduit par une augmentation de taille et de poids d'un animal due à une augmentation du nombre des cellules (hyperplasie) et (ou) à une augmentation de la taille de ces cellules (hypertrophie). D'un point de vue biochimique, chez la crevette *Palaemon serratus*, une estimation de l'hypertrophie et de l'hyperplasie cellulaire peut être faite globalement par une analyse de la composition corporelle : protéines et acides ribonucléiques, dans le cas de l'activité cellulaire; acides désoxyribonucléiques, pour l'augmentation du nombre de cellules selon la méthode de Durand *et al.* (1965), utilisée par Regnault (1977), chez *Crangon crangon*.

Notre premier objectif a été de suivre les changements globaux de la teneur en acides nucléiques chez *Palaemon serratus* au cours de la croissance, en dehors de la période de reproduction, afin de mettre en évidence les principaux changements de phase intervenant au cours de la croissance. Dans le cas de *C. crangon* ces changements se produisent au passage de la phase juvénile à la phase adulte d'une part, et, d'autre part à l'apparition de la maturation sexuelle.

Une bonne croissance étant le résultat d'une alimentation bien équilibrée, nous avons utilisé la mesure des activités enzymatiques digestives de l'hépatopancréas comme indice de l'état trophique de la crevette. Des travaux précédents ont montré en effet que la quantité d'enzymes varie avec la quantité de nourriture disponible (Van Wormhoudt *et al.*, 1979).

De plus, les variations du rapport amylases/protéases nous ont permis de rechercher les changements de régime qui se produisent chez cette espèce. Une étude similaire a déjà été faite chez *Penaeus japonicus* (Laubier-Bonichon *et al.*, 1977).

L'hépatopancréas étant à la fois organe digestif et organe de réserve, la teneur en protéines solubles peut être suivie également comme indice de l'état physiologique de l'animal. Au cours du jeûne, les réserves de l'hépatopancréas sont utilisées et le taux de protéines diminue fortement. De plus, Regnault (1977) a montré qu'une mauvaise alimentation provoquait une baisse de la teneur en DNA et un arrêt de la multiplication cellulaire chez *Crangon crangon*.

Cette étude constitue une approche afin d'essayer de relier nutrition et croissance chez les crustacés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les larves de *Palaemon serratus* sont élevées au laboratoire à une température de 20°C et avec un éclairage de 16 heures en lumière naturelle. Elles sont nourries deux fois par jour avec des larves d'*Artemia salina* écloses depuis 48 heures. Dans ces conditions, la durée du développement larvaire est d'environ 3 semaines (Wickins, 1972).

Les juvéniles (de taille comprises entre 1,5 et 2,5 cm) sont pêchées au haveneau en juillet, en dehors de la période de reproduction, dans la région de Concarneau, dans la zone des Fucus à marée basse. Les crevettes adultes sont pêchées au casier au cours de la même période.

La longueur des animaux est mesurée de l'écaille orbitaire à l'extrémité du telson. Les analyses sont effectuées dans les 24 heures qui suivent la capture, pour éviter les changements métaboliques pouvant intervenir en captivité, chez des animaux placés à jeûne au laboratoire.

Les animaux sont lyophilisés, pesés et broyés dans de l'eau distillée. Un même volume d'acide trichloracétique à 10 % est ajouté. Après centrifugation du précipité durant 15 minutes à 30 000 g, le culot est lavé par l'alcool à 95°, puis par un mélange d'éthanol-éther (3 V/1 V) pour éliminer les lipides et les pigments. Ensuite, un broyage par l'acide perchlorique (PCA) 0,2 N est effectué pour éliminer les nucléotides. L'extraction des acides nucléiques est effectuée par l'acide perchlorique 0,5 N durant 20 minutes à 80°C sous agitation. L'extraction des protéines est effectuée sur le culot par la soude 0,3 N durant 20 minutes à 70°C.

La détermination de la quantité de RNA est effectuée par la méthode à l'orcinol de Schneider (1957), l'étalon utilisé est du RNA de pancréas de bœuf (Fluka). La quantité de DNA est déterminée par la méthode de Burton (1968), modification de la réaction à la diphénylamine. L'étalon utilisé est du DNA de thymus de veau (Sigma). Le dosage de protéine est effectué par la méthode de Folin (Lowry *et al.*, 1951), en utilisant l'albumine bovine (Merck) comme étalon. Le poids sec mesuré est un poids sec lyophilisé.

Des contrôles sont effectués pour évaluer la part respective du DNA dans la réaction à l'orcinol (Laubier-Bonichon *et al.*, 1977). Des travaux publiés par ailleurs montrent que 90 à 95 % des acides nucléiques sont extraits par le PCA 0,5 N. Ainsi, l'extraction sélective des acides nucléiques provenant des différents organites cellulaires

permet d'obtenir des résultats comparables au niveau de l'hétopancréas (Sellos, Van Wormhoudt, 1979).

La méthode de Durand *et al.* (1965), appliquée chez *Crangon crangon* par Regnault (1977) à des individus entiers, permet de calculer l'importance relative de l'hyperplasie et de l'hypertrophie dans la croissance tissulaire compte tenu de certaines réserves faites par cet auteur. Nous avons appliqué cette méthode à la crevette *Palaemon serratus*.

L'hyperplasie est donnée par la formule

$$\frac{\Delta \text{DNA}}{\text{DNA}} \times \frac{P}{\Delta P} \times 100.$$

De même l'hypertrophie est égale à

$$\frac{\Delta p}{p} \times \frac{P}{\Delta P} \times 100,$$

où P=poids frais moyen; p=poids frais/DNA, Δp =variation du rapport poids frais/DNA entre t_1 et t_2 , DNA=teneur moyenne en DNA entre t_1 et t_2 , ΔDNA =variation du DNA total entre t_1 et t_2 .

Le choix des repères tient compte des discontinuités mises en évidence au cours de l'étude de l'évolution du poids frais en fonction de la taille (voir résultats).

L'extraction des enzymes digestives est effectuée sur des larves entières et sur le tube digestif à partir des stades post-larvaires et chez l'adulte. Les extraits sont broyés à l'aide d'un broyeur rotatif (ultraturrax) dans du tampon phosphate de sodium 10^{-2} M à pH=7. On utilise environ 50 individus par millilitre de tampon

au stade zoé I; 10 individus au stade zoé 6, 5 individus au stade post-larvaire et 1 tube digestif par millilitre de tampon pour les adultes afin d'ajuster la concentration finale en protéine du surnageant de 1 à 5 mg de protéines par millilitre. Les dosages sont réalisés à partir de pools de 5 hétopancréas chez l'adulte. Le surnageant est obtenu par centrifugation à 30 000 g pendant 10 minutes de l'extrait enzymatique. Les enzymes digestives sont mesurées dans le surnageant. Le dosage des protéases s'effectue immédiatement en présence de caséine-yellow 0,5 % (Sigma) comme substrat, selon Charney et Tomarelli (1947). Le dosage de l' α -amylase est effectué en présence de glycogène 0,66 % (Merck), de manganèse 10^{-3} M et de NaCl 10^{-2} M en concentration finale, selon Bernfeld (1955), dans les conditions optimales d'essai définies par ailleurs (Van Wormhoudt, 1974).

Les protéases sont exprimées en milligrammes de caséine hydrolysée par heure à 37°C (UP). Les amylases sont exprimées en milligrammes de maltose libéré par 10 minutes à 37°C (UA). Les activités sont rapportées au milligramme de protéines solubles, soit de l'animal entier pour les larves, soit uniquement au milligramme de protéines solubles de l'hétopancréas pour les adultes.

RÉSULTATS

Croissance

L'évolution du poids frais, du poids sec et de la quantité de protéine totale fractionnée en fonction de la taille des animaux, en coordonnées semi-logarithmiques, permet de mettre en évidence trois ruptures de pente pour des tailles respectives de 8, 22 et 40 mm (fig. 1).

Les pentes des droites correspondantes en représentation logarithmique sont significativement différentes en ce qui concerne les larves, les stades post-larvaires et juvéniles et les stades adultes pris dans leur ensemble. Par contre, ces pentes ne sont pas significativement différentes si l'on considère des adultes entre 2 et 4 cm et entre 4 et 8 cm (tableau 1).

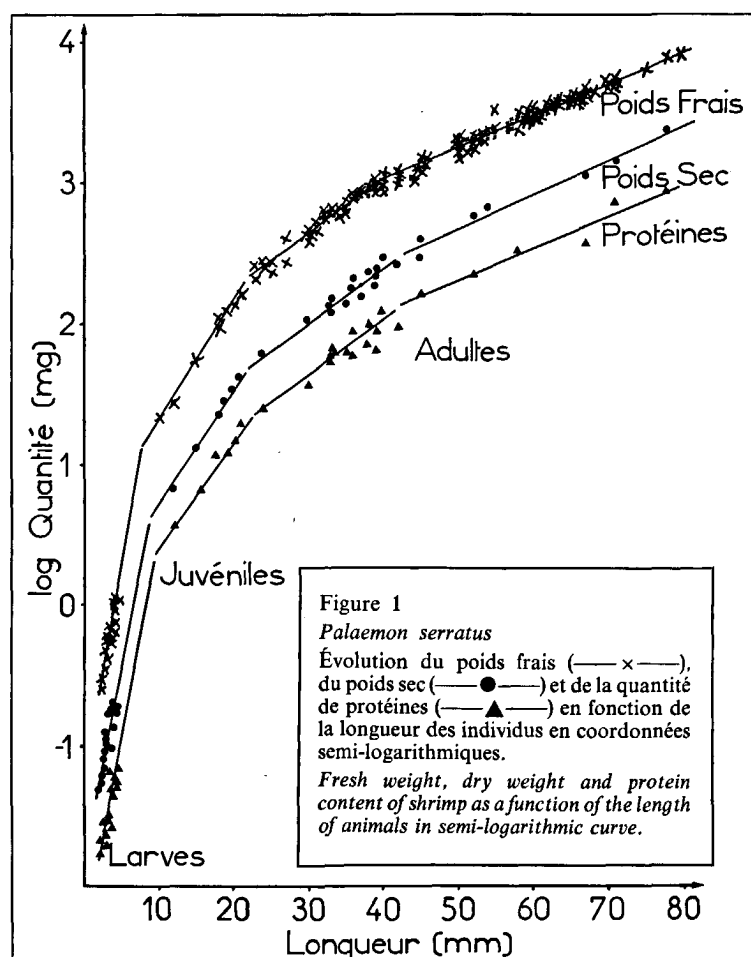
Tableau 1

Caractéristiques des droites de régression correspondant aux variations du logarithme du poids frais, du poids sec et de la quantité de protéines totales en fonction du logarithme de la longueur standard des crevettes.

Properties of the regression curves corresponding to variations in fresh weight, dry weight and protein content of the whole body, as a function of the standard length of the shrimp.

	n	b	a	r ²	Sb	Sa	
log P. F. f (log L)	L	16	2,36	-1,43	0,92	0,195	0,098
	J	18	3,68	-2,66	0,98	0,142	0,182
	A	165	2,83	-1,55	0,98	0,036	0,061
log P. S. f (log L)	L	27	2,13	-2,01	0,86	0,166	0,082
	J	11	3,84	-3,46	0,94	0,31	0,369
	A	22	3,29	-2,88	0,98	0,118	0,192
log Pt f (log L)	L	25	2,53	0,44	0,46	0,57	0,29
	J	10	3,61	-0,52	0,92	0,36	0,41
	A	23	3,09	-0,17	0,82	0,186	0,30

P. F.=poids frais (mg); P. S.=poids sec (mg); L=longueur (mm); Pt=protéines totales; n=nombre de points; b=pente de la droite; a=ordonnée à l'origine; r²=coefficient de régression; Sb=écart sur la pente; Sa=écart sur l'ordonnée à l'origine.

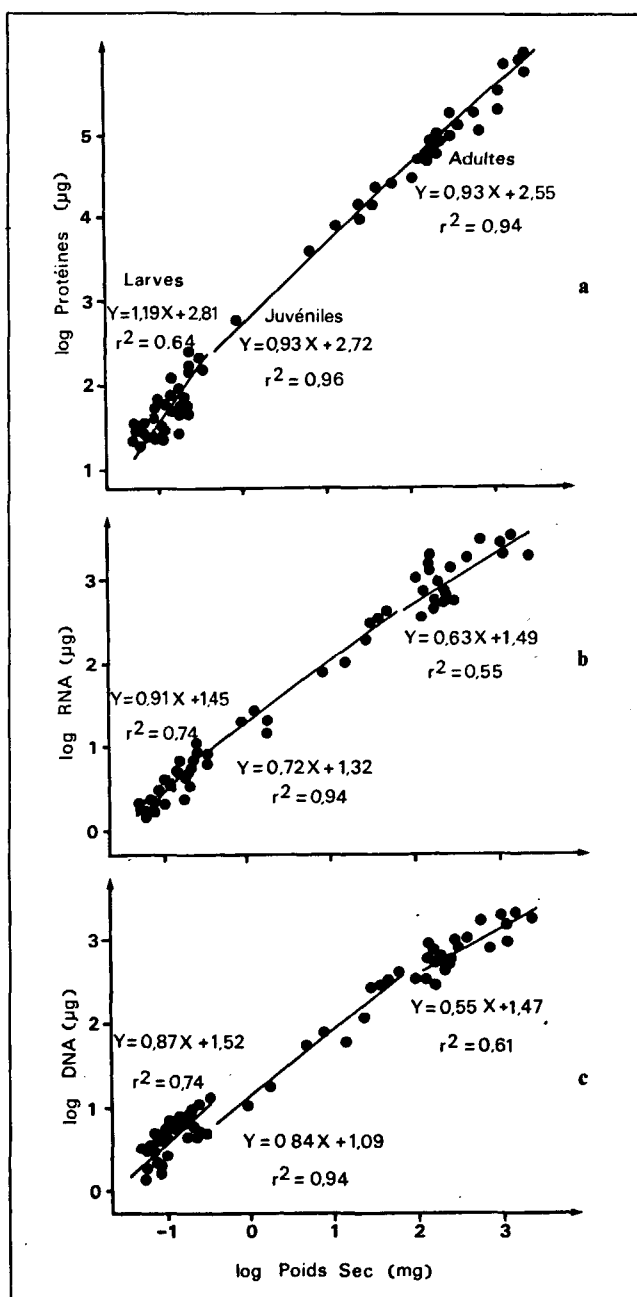


Évolution de la teneur en protéine et en acides nucléiques

La figure 2 met en évidence deux ruptures de pente aussi bien dans l'évolution de la teneur en protéines totales fractionnées que dans l'évolution de la teneur en acides nucléiques, en fonction du poids sec, en coordonnées logarithmiques.

L'ensemble des points correspondant aux stades zoés peut être aligné sur une droite, de même l'ensemble des points correspondant aux postlarves et aux juvéniles jusqu'à un poids sec de 40 mg (correspondant environ à une taille de 2 cm) peuvent être placés sur une droite. L'ensemble des points correspondant aux adultes, en

Figure 2
Palaemon serratus
Variation de la quantité de protéines (a), de RNA (b) et de DNA (c) en fonction du poids sec des individus en représentation logarithmique.
Variation of protein, RNA and DNA contents as a function of the dry weight of the animals in logarithmic curve.

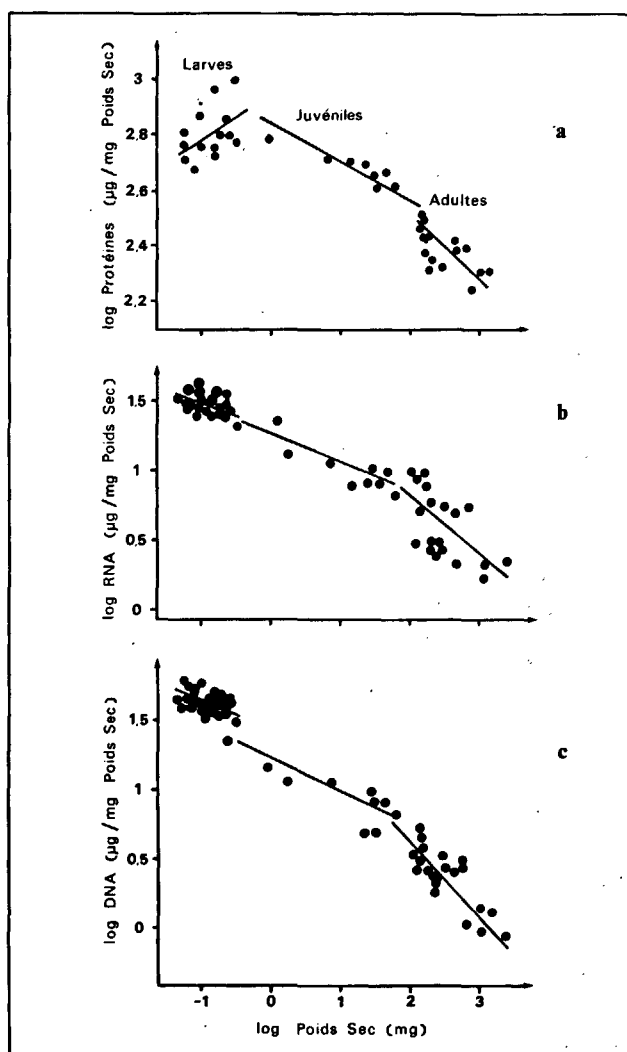


dehors de la reproduction, s'aligne également sur une droite. L'augmentation des protéines est plus importante que celle du poids sec chez les larves. Elle diminue chez les juvéniles et chez les adultes où les pentes des droites ne sont pas significativement différentes. L'accroissement des quantités de RNA et surtout de DNA diminue fortement chez l'adulte.

Évolution de la concentration en protéines et en acides nucléiques

Au cours des stades larvaires, la concentration en protéines est maximale et s'accroît avec l'augmentation du poids sec (fig. 3 a). Cette tendance s'inverse au cours des stades juvéniles et adultes. Les concentrations en acides nucléiques, maximales en début de stade larvaire, diminuent par la suite de façon parallèle au cours de la croissance (fig. 3 b et c).

Figure 3
Palaemon serratus
Évolution de la concentration en protéines, en RNA et en DNA en fonction du poids sec en coordonnées logarithmiques.
(a), µg protéines/mg de poids sec; (b), µg RNA/mg de poids sec; (c) µg DNA/mg de poids sec.
Changes in protein, RNA and DNA concentration as a function of the dry weight in logarithmic curve.



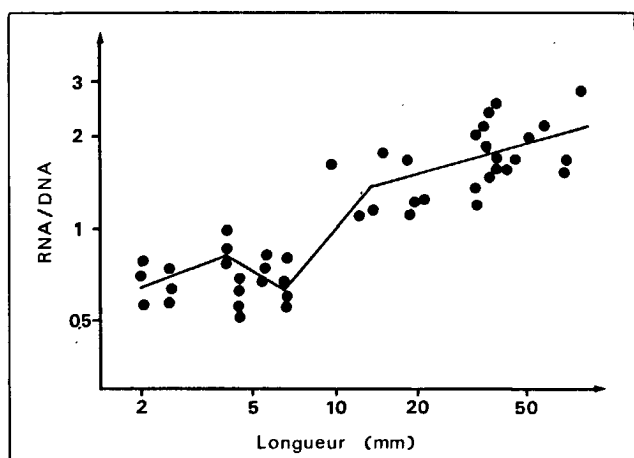


Figure 4

Palaemon serratus

Relation entre le rapport RNA/DNA et la longueur des crevettes en coordonnées semi-logarithmiques.

Relationship between the RNA/DNA ratio and the length of animals in semi-logarithmic curve.

La concentration en DNA diminue plus rapidement que la concentration en RNA. Chez les adultes, la concentration de RNA tombe de 10 à 2 µg/g de poids sec, soit une diminution d'environ 80 %, alors que la quantité de DNA chute de 9 à 0,8 µg/g de poids sec, soit une diminution de 125 %.

Évolution du rapport RNA/DNA

Ce rapport croît de façon irrégulière au cours de la croissance (fig. 4). L'augmentation est particulièrement forte pendant la phase juvénile. A partir d'un poids sec de 40 mg, correspondant à des animaux d'une taille de 2 cm, le rapport RNA/DNA devient supérieur à l'unité.

Importance relative de la multiplication et du grandissement cellulaire

Les calculs effectués par la méthode de Durant *et al.* (1965) permettent de mettre en évidence une augmentation de la taille des cellules, principalement chez les juvéniles et les adultes. Cette augmentation est maximale chez les animaux de 2 à 4 cm. Parallèlement, on mesure une diminution de la multiplication cellulaire. Celle-ci représente 92 % de l'accroissement de poids chez les larves et seulement 30 % chez les adultes durant la phase prépubérale (tableau 2).

Évolution des activités des enzymes digestives (amylases et protéases totales)

L'activité des enzymes digestives augmente très rapidement au cours des stades zoés, puis moins fortement chez les stades post-larvaires, juvéniles et adultes.

Tableau 2

Caractéristiques morphologiques et biochimiques des crevettes pour les différentes classes de taille. Calcul des taux respectifs d'hyperplasie et d'hypertrophie au cours de la croissance.

Z₁-Z₄ : stades larvaires zoé 1 à zoé 4;

Z₅-juvéniles : stade mysis à juvéniles.

Biochemical and morphological characteristics of shrimp for different size groups. Evaluation of relative cellular hyperplasia and hypertrophy during growth.

	Z ₁ -Z ₄	Z ₅ juvéniles	Adultes phase prépubérale	Adultes phase postpubérale
L (mm)	2,5 -5	5-21	21-39	39-78
PF (mg)	0,25-0,956	1,08-164	164-991	991-7 990
DNA (µg)	2-7,11	7,91-340	340-560	560-1 930
$\frac{\Delta DNA}{DNA}$	1,17	1,97	0,48	1,1
PF moyen	0,794	0,50	0,69	0,90
$\frac{\Delta p}{p}$	0,107	1,12	1,14	0,79
Hyperplasie $\left(\frac{\Delta DNA}{DNA} \times \frac{PF}{\Delta PF} \right)$	93	99	33,5	99,9
Hypertrophie $\left(\frac{\Delta p}{p} \times \frac{P}{\Delta P} \right)$	7,2	56	78	72
Hyperplasie (%)	92	64	30	58
Hypertrophie (%)	7	36	70	42

ΔDNA = variation DNA entre t_1 et t_2 ; DNA = DNA moyen entre t_1 et t_2 ; PF = poids frais moyen entre t_1 et t_2 ; ΔPF = variation poids frais entre t_1 et t_2 :

$$\Delta p = \left(\frac{PF_2}{DNA_2} - \frac{PF_1}{DNA_1} \right), \quad p = \left(\frac{PF_1}{DNA_1} + \frac{PF_2}{DNA_2} \right).$$

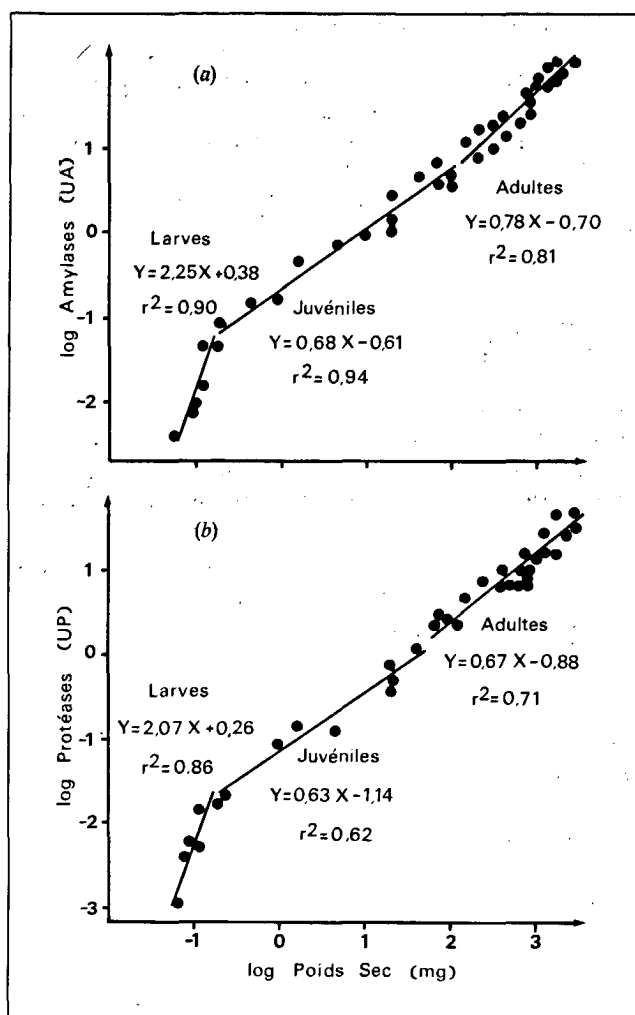


Figure 5
Palaemon serratus

Variation de l'activité totale des amylases et des protéases en fonction du poids sec des animaux au cours de la croissance en coordonnées logarithmiques.

(a), amylases; (b) protéases.

Changes in total amylolytic and proteolytic activities as a function of dry weight (in logarithmic curve).

L'augmentation de l'activité des amylases est plus forte que celle des protéases (fig. 5). Les pentes des droites de régression ne sont pas significativement différentes en ce qui concerne les protéases chez les juvéniles et chez les adultes. L'évolution des protéines solubles et surtout du poids frais de l'hépatopancréas, chez l'adulte, est proche de l'isométrie par rapport au poids frais de la crevette (fig. 6).

Évolution de l'activité spécifique des enzymes digestives

L'activité spécifique des amylases et des protéases baisse à partir des animaux ayant atteint un poids sec moyen de 40 mg (fig. 7). Ceci s'explique par une augmentation plus faible des enzymes digestives par rapport à la quantité de protéines solubles de l'hépatopancréas chez l'adulte.

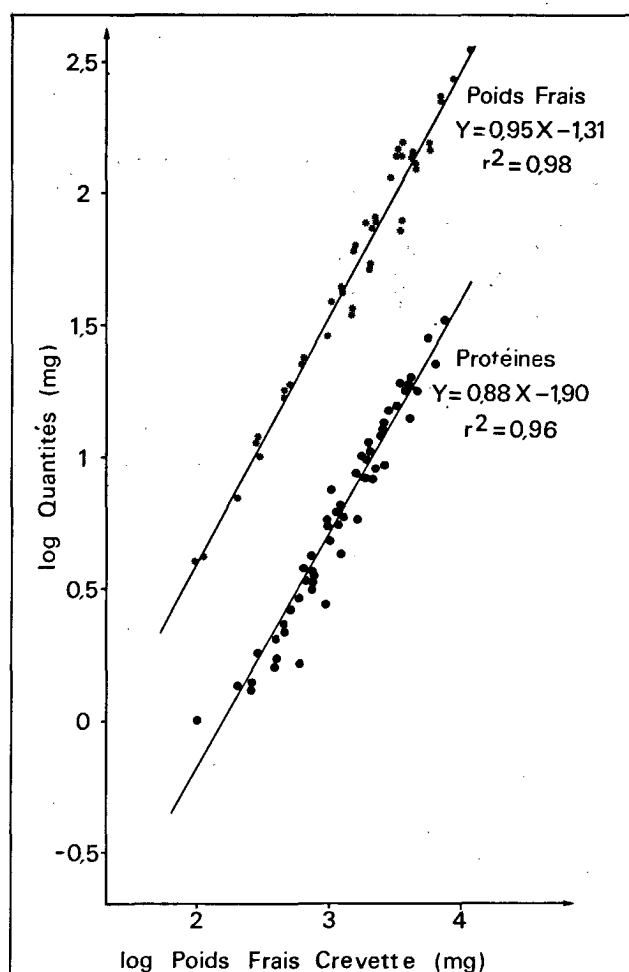


Figure 6
Palaemon serratus

Variation du poids frais de l'hépatopancréas et de la teneur en protéines en fonction du poids frais des animaux en coordonnées logarithmiques. Les protéines étudiées sont obtenues après centrifugation à 15 000 g durant 10 minutes du broyat d'hépatopancréas.

Changes in the fresh weight and protein content of the hepatopancreas as a function of the fresh weight of the whole body in logarithmic curve. Proteins were obtained after centrifugation of hepatopancreas homogenate (15 000 g × 10 mn).

Évolution du rapport amylases/protéases

Ce rapport augmente irrégulièrement au cours de la croissance (fig. 8) et traduit une augmentation plus rapide de la teneur en amylases que de la teneur en protéases. Les droites de régression n'ont pu être calculées étant donné l'écart important des valeurs.

DISCUSSION

Les données concernant la croissance de *Palaemon serratus* dans la nature, sont peu nombreuses (Forster, 1951; 1970; Cole, 1958). Nos analyses ont été effectuées du printemps à la fin de l'été sur des animaux de tailles différentes (répartition gaussienne, pouvant ne pas être

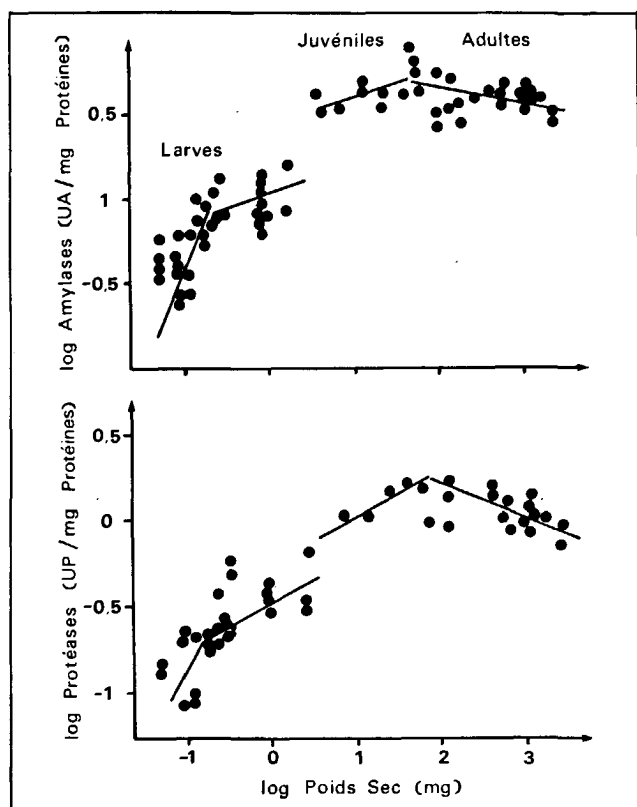


Figure 7

Palaemon serratus

Évolution de l'activité spécifique des amylases et des protéases en fonction du poids sec des individus. L'activité des enzymes est mesurée dans le surnageant (15 000 g × 10 mn) du broyat de tube digestif et est ramenée au milligramme de protéines. Le décalage des valeurs s'explique par la méthode de calcul utilisée pour exprimer l'activité spécifique : par rapport aux protéines totales chez les larves, les stades postlarvaires et les juvéniles; par rapport aux protéines de l'hépatopancréas chez les animaux de plus de 1 cm. (a), amylases; (b), protéases.

Changes in the specific amylase and protease activities as a function of the dry weight of animals in logarithmic curve. Enzymatic activities were measured in the supernatant (15 000 g × 10 min.), and expressed as a function of protein concentration. The shift of the data corresponding to animals of 1 cm may be explained by the different means of expression of the specific activity, i. e. — as a function of total proteins in the case of larvae, postlarvae and small juveniles, and as a function of hepatopancreas proteins in the case of animals 1 cm and more.

unique, qui correspond à des pontes séquentielles ou à des animaux attardés), si bien qu'il est difficile de donner avec précision l'âge des animaux.

Les crevettes sont prélevées en période de croissance (juin, juillet et août) et en phase d'intermue, pour éviter les interférences de la reproduction et de la mue sur la teneur en acides nucléiques (Regnault, 1977). Ces facteurs modifient en effet la concentration en DNA des cellules.

Chez la plupart des crustacés, le rapport RNA/DNA est beaucoup plus faible que chez les mammifères. Chez *Palaemon serratus*, ce rapport est compris entre 0,7 et 2,8 pour les crevettes entières, ce qui est très proche de celui trouvé chez *Crangon crangon* (Regnault et Luquet, 1974 et Regnault, 1977) par des méthodes de dosages et d'extractions différentes, basées sur la mesure de l'absorption ultraviolette des bases. De même,

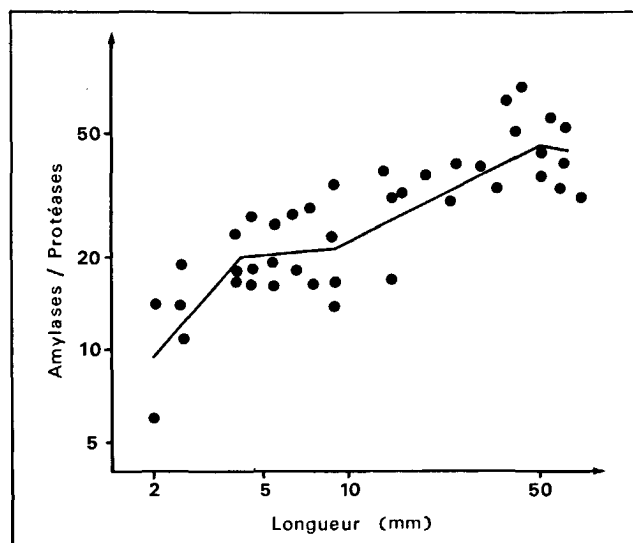


Figure 8

Palaemon serratus

Variation du rapport de l'activité des amylases sur l'activité des protéases en fonction de la longueur des individus (en coordonnées semi-logarithmiques).

Variation of the amylase/protease ratio as a function of shrimp length (in semi-logarithmic curve).

chez les larves de *Palaemon serratus*, Campillo *et al.* (1975) avaient trouvé un rapport RNA/DNA compris entre 0,7 et 0,9, donc très voisin de celui obtenu par nos mesures.

Chez *Palaemon serratus*, l'accroissement des acides nucléiques et des protéines totales se ralentit d'une part au passage de la forme zoé à la mysis et à la post-larve, d'autre part à la sexualisation. Les droites de régression calculées en fonction du poids sec sont significativement différentes pour ces trois périodes. Chez *Penaeus japonicus* (Laubier-Bonichon *et al.*, 1977), deux disharmonies sont mises en évidence : au passage du stade nauplius au stade zoé et à la métamorphose, bien que les derniers stades mysis soient plus comparables à des post-larves. C'est également le cas chez *Palaemon serratus* où la métamorphose est peu marquée; c'est au cours des derniers stades larvaires que le contrôle hormonal des pédoncules oculaires se met en place (Bellon-Humbert *et al.*, 1978). Un deuxième contrôle semble également intervenir à l'apparition des caractères sexuels secondaires (Campillo, Luquet, 1975).

A partir de ce moment (60^e jour d'élevage à 20°C), un net ralentissement de la croissance est signalé chez *Palaemon serratus* (Campillo *et al.*, 1975). Le taux d'accroissement journalier du poids diminue au cours de la croissance; celui-ci est d'environ 15 % au cours des stades zoés, 9 % au cours des stades post-larvaires, 6 % chez les stades juvéniles de 2 cm de longueur et 2 % pour des adultes de 4 cm. Chez *P. serratus*, cette diminution peut être reliée à une baisse des concentrations en RNA et DNA au cours de la croissance. Ceci se retrouve chez d'autres espèces : *Orchestia platensis*, *Artémia salina* et *Nassarius obsoletus* (Sutcliffe, 1965 et 1969); *Euchaeta elongata* et *Artemia salina* (Dagg, Littlepage,

1972); *Euchaeta norvegica* (Båmstedt, Skjoldal, 1976); *Meganyctiphanes norvegica* (Skjoldal, Båmstedt, 1976) et chez *Rhithropanopeus harrisi* (Sulkin *et al.*, 1975).

Par ailleurs, les résultats concernant la multiplication et le grandissement cellulaire recourent ceux de Regnault (1977) obtenus chez *C. crangon*. C'est seulement pendant la phase prépubérale que l'hypertrophie est supérieure à l'hyperplasie. Pendant le reste du temps et surtout chez les larves, l'hyperplasie est dominante. Chez les adultes, l'hyperplasie augmente à nouveau mais il s'agit sans doute d'un phénomène lié à l'apparition de la maturité sexuelle.

En ce qui concerne les enzymes digestives, la représentation graphique choisie amortit les variations ponctuelles survenues au cours du développement larvaire, mais permet de définir l'allure globale du phénomène. Ainsi les variations liées au cycle de mue des stades larvaires (Frank *et al.*, 1975), ne sont pas étudiées ici. Des travaux effectués par ailleurs (Van Wormhoudt, 1972) mettent en évidence une bonne corrélation entre l'augmentation de l'activité des enzymes digestives et l'évolution de la structure morphologique de l'hépatopancréas, en particulier l'augmentation du nombre de cœcums durant la phase larvaire (Richard, 1974).

L'activité enzymatique spécifique continue à augmenter, de façon moindre que chez les larves zoés, de la mysis aux stades juvéniles, où elle atteint son maximum. Par la suite, on mesure une baisse des activités enzymatiques spécifiques. La diminution plus forte des protéases par rapport aux amylases pourrait traduire un régime à tendance moins carnivore.

Des travaux effectués précédemment vont dans ce sens. Ainsi, chez les post-larves, le taux optimal de protéines du régime alimentaire est voisin de 60 % (Campillo, Luquet, 1975); et il serait de 30 à 40 % chez les juvéniles (Forster, Beard, 1973; Van Wormhoudt *et al.*, 1979) et de 20 % chez les adultes (Cuzon, 1970). Cependant, ces taux sont à corriger du fait qu'ils ne correspondent pas à la même source de protéines, donc à des mêmes digestibilités (Regnault, 1977) et que le pourcentage d'ingestion n'est pas connu dans ces expériences. De la même façon, seul un dosage quantitatif de l'enzyme (par immunoprécipitation par exemple) et une étude de la vitesse de sécrétion pourraient permettre de démontrer la relation existant entre l'activité enzymatique et l'état nutritionnel.

L'ensemble de ces résultats confirme donc l'existence de deux changements de phase importants chez *Palaemon serratus* : d'une part, au passage de la zoé à la phase mysis (déjà signalé par Campillo *et al.*, 1975), d'autre part, à l'apparition des caractères sexuels secondaires, où le rapport RNA/DNA devient supérieur à l'unité, et, où le taux d'amylases augmente plus fortement que le taux de protéases. Ces résultats se retrouvent chez *Crangon crangon* (Regnault, 1977).

Remerciements

Ces travaux ont été réalisés en partie dans le cadre d'un contrat avec le Centre National pour l'Exploitation des Océans, et ont fait l'objet d'un poster présenté au

13th European Symposium on Marine Biology du 27 septembre au 4 octobre 1978 à l'Île de Man. Nous remercions M. le Professeur H. J. Ceccaldi pour les corrections apportées lors de la rédaction du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Båmstedt U., Skjoldal H. R., 1976. Adenosine phosphates and nucleic acids in *Euchaeta norvegica* (Copepoda) in relation to its life cycle, *Sarsia*, **60**, 63-80.
- Bellon-Humbert C., Thyssen M. J. P., Van Herp F., 1978. Development, location and relocation of sensory and neurosecretory sites in the eyestalks during the larval and post-larval life in *Palaemon serratus* (Pennant), *J. Mar. Biol. Ass.*, **58**, 851-868.
- Bernfeld P., 1955. Sur une méthode de dosage des amylases, in: *Methods in Enzymology*, edited by S. P. Colowick and N. O. Kaplan, Academic Press, New York, **1**, 149-154.
- Burton K., 1968. Determination of DNA concentration with Diphenylamine in: *Methods in Enzymology*, edited by S. P. Colowick and N. O. Kaplan, Academic Press, New York, **12 B**, 163-168.
- Campillo A., Regnault M., Luquet P., 1975. Évolution des acides nucléiques au cours du développement larvaire de la crevette rose *Palaemon serratus* (Pennant), *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **39**, 3, 333-342.
- Campillo A., Luquet P., 1975. Influence du taux de protéines sur la croissance pondérale de *Palaemon serratus* élevée au laboratoire, *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **39**, 4, 381-393.
- Charney J., Tomarelli R. M., 1947. A colorimetric method for the determination of the proteolytic activity of duodenal juice, *J. Biol. Chem.*, **171**, 501-505.
- Cole H. A., 1958. Notes on the biology of the common prawn *Palaemon serratus* (Pennant), *Fish. Invest. Minist. Agri. Fish. Food G. B. Ser. II Salmon Freshwater Fish.*, **22**, 5, 22 p.
- Cuzon G., 1970. Élevage et alimentation artificielle de *Crangon crangon*, *Palaemon serratus* et *Penaeus kerathurus*, thèse 3^e cycle, Océanogr. Biol., Univ. Aix-Marseille, 107 p.
- Dagg M. J., Littlepage J. L., 1972. Relationship between growth rate and RNA, DNA, protein and dry weight in *Artemia salina* and *Euchaeta elongata*, *Mar. Biol.*, **17**, 162-170.
- Durand G., Fauconneau G., Penot E., 1965. Étude biochimique de la croissance de l'intestin grêle, du foie et de la carcasse du rat, rôle respectif de la multiplication et du grandissement cellulaire, *Ann. Biol. Anim. Biochem. Biophys.*, **5**, 163-187.
- Forster J. R. M., 1951. The biology of the common prawn *Leander serratus* (Pennant), *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **38**, 621-627.
- Forster J. R. M., 1970. Further studies on the culture of the prawn *Palaemon serratus* (Pennant) with emphasis on the post larval stages, *Fish. Investig.*, ser. II, **6**, 26, 40 p.
- Forster J. R. M., Beard T. W., 1973. Growth experiments with the prawn *Palaemon serratus* Pennant fed with fresh and compounded foods, *Fish. Invest. Minist. Agri. Fish. Food G. B. Ser. II Salmon Freshwater Fish.*, **27**, 7, 1-16.
- Frank J. R., Sulkin S. D., Morgan R. P., 1975. Biochemical changes during larval development of the xanthid crab *Rhithropanopeus harrisi*. 1). Protein, total lipid, alkaline phosphatase and glutamic oxaloacetic-transaminase, *Mar. Biol.*, **32**, 105-111.
- Laubier-Bonichon A., Van Wormhoudt A., Sellos D., 1977. Croissance larvaire contrôlée de *Penaeus japonicus* Bate. Enzymes digestives et changements de régimes alimentaires, *Actes Colloq. CNEXO*, **4**, 131-145.
- Lowry O. M., Rosebrough M. J., Farr A. L., Randall R. J., 1951. Protein measurement with Folin phenol reagent, *J. Biol. Chem.*, **193**, 267-275.
- Mayrat A., 1964. Croissance et développement chez les crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les insectes). Mémoire II, IFAN n° 77. Réunion des spécialistes CSA sur les crustacés (Zanzibar).
- Regnault M., Luquet P., 1974. Study by evolution of nucleic acid content of prepuberal growth in the shrimp *Crangon vulgaris*, *Mar. Biol.*, **25**, 291-298.
- Regnault M., 1977. Étude de la croissance chez la crevette *Crangon crangon* d'après les variations quantitatives de ses acides nucléiques. Influence de l'alimentation, thèse Doct. État, Univ. Pierre-et-Marie-Curie, Paris-VI, 183 p.

Richard P., 1974. Contribution à l'étude du développement larvaire et de l'organogénèse chez *Palaemon serratus* et du métabolisme des acides aminés libres chez cette espèce et chez *Penaeus kerathurus*, thèse 3^e cycle, Océanogr. Biol., Aix-Marseille, 140 p.

Schneider W. C., 1957. Determination of nucleic acids in tissues by pentose analysis, In *Methods in Enzymology*, edited by S. P. Colowick and N. O. Kaplan, Academic Press., New York, 3, 680-681.

Sellos D., Van Wormhoudt A., 1979. Caractérisation des histones et de la chromatine de l'hépatopancréas chez *Palaemon serratus*, *Biochimie*, 61, 3, 393-404.

Skjoldal H. R., Båmstedt U., 1976. Adenosine phosphates and nucleic acids in *Meganyctiphanes norvegica* in relation to the life cycle, *Sarsia*, 61, 1-14.

Sulkin S. D., Morgan R. P., Minasian J., 1975. Biochemical changes during larval development of the Xanthid crab *Rhithropanopeus harrisi*. (2) Nucleic acids, *Mar. Biol.*, 32, 113-117.

Sutcliffe W. H. T., 1965. Growth estimates from ribonucleic acid content in some small organisms, *Limnol. Oceanogr.*, 10 (Suppl.) 253-258.

Sutcliffe W. H. T., 1969. Relationship between growth rate and ribonucleic acid concentration in some invertebrates, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 27, 606-609.

Teissier G., 1937. *Les lois quantitatives de la croissance. Exposé de biométrie et de statistiques biologiques*, Hermann, Paris, 47 p.

Van Wormhoudt A., 1973. Variation des protéases, des amylases et des protéines solubles au cours du développement larvaire chez *Palaemon serratus*, *Mar. Biol.*, 19, 245-249.

Van Wormhoudt A., 1974. Étude des enzymes digestives chez *Palaemon serratus* et *Penaeus japonicus* dans les conditions physiologiques normales et en élevage, thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille, 197 p.

Van Wormhoudt A., Ceccaldi H. J., Martin B., 1979. Adaptation de la teneur en enzymes digestives en fonction de la composition des régimes, dans l'hépatopancréas de *Palaemon serratus* (Crustacea Natantia), *Aquaculture* (sous presse).

Wickins J. F., 1972. Developments in the laboratory culture of the common prawn *Palaemon serratus* (Pennant), *Fish. Invest. Minist. Agri. Fish. Food G. B. Ser. II Salmon Freshwater Fish.*, 27, 4, 23 p.

Phytoplankton course for experienced participants

Offered by: Department of Marine Biology and Limnology, Section of Marine Botany, University of Oslo.

Place: Biological Station, Drøbak, Oslofjord.

Duration: 3 weeks (21 July-9 August, 1980).

Participants: Candidates with a Ph.D., M.Sc. or B.Sc. degree or equivalent, and with experience from phytoplankton work (species identification, cell enumeration by microscopy).

Number of participants: 12.

Programme: Training in identification of marine planktonic algae with emphasis on use of identification literature and light microscopy.

Course leaders: Grethe Rytter Hasle, Jahn Thronsen.

Further information and an application form may be obtained by writing to:

Professor G. R. Hasle,
Department of Marine Biology and Limnology,
Section of Marine Botany,
University of Oslo,
P.O. Box 1069 Blindern,
Oslo 3, Norway.

Applications should be submitted by 15 February, 1980.