



CENTRE NATIONAL POUR L'EXPLOITATION DES OCEANS - C N E X O

CENTRE OCEANOLOGIQUE DU PACIFIQUE - C O P

DETERMINATION des STADES d'INTERMUE

chez *Macrobrachium rosenbergii* (caridae) et

Penaeus meguiensis (peneidae).

Bourgeois, B. and Cuzon, G.

Centre Océanologique du Pacifique, Vairao, Tahiti

Polynésie française.

Centre océanologique du Pacifique
Vairao - Ile de Tahiti
Polynésie Française

Determination des stades d'intermue chez *Macrobrachium rosenbergii* (caridae) et *Penaeus merguensis* (peneidae)

AQUACOP, Bourgeois, B. and G.Cuzon

CNE XO/COP, BP 7004 Taravao, Tahiti, Polynésie française

INTRODUCTION

Ce travail représente une contribution à l'étude de la biologie et de la croissance de la crevette d'eau douce Macrobrachium rosenbergii (de Man) et de la crevette de mer Penaeus merguensis (de Man).

Les étapes successives de la période d'intermue ont été déterminées sur des juvéniles afin de pouvoir par la suite approfondir les connaissances de quelques paramètres physiologiques relatifs à la croissance de ces deux espèces.

Les notions fondamentales sur le cycle d'intermue des crustacés apportées par Drach (1939) pour les Brachyours adultes, sont valables avec de légères modifications pour tous les Décapodes qui présentent un exosquelette bien calcifié. Le schéma a été légèrement modifié par le même auteur (1944-1967) pour les Natantia dont l'exosquelette est peu calcifié.

D'autres études portent sur ces mêmes Décapodes (Hiatt 1948 ; Travis 1955, 1957 ; Tchernigovtzeff 1965 ; Stevenson 1968) ainsi que sur les Amphipodes (Charniaux-Legrand 1952) et les Isopodes (Tchernigovtzeff et Ragage Willigens 1968)... pour n'en citer que quelques uns.

La méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux crustacés ont été discutées par Drach et Tchernigovtzeff (1967).

Comme il n'existe aucune étude de détail sur les Penaeidae, il a paru intéressant d'examiner les stades d'intermue de P. merguensis et de les comparer à ceux de M. rosenbergii, Caridae voisine de Palaemon serratus (Pennant) étudiée par Drach (1944).

MATERIEL ET METHODES

Les animaux étudiés proviennent d'élevages larvaires effectués par l'équipe d'aquaculture du Centre Océanologique du Pacifique (CNE XO) à VAIRAO - Ile de TAHITI.

Ce sont des juvéniles âgés d'environ un mois depuis le premier stade post-larvaire. Les poids varient entre 50 et 150 mg, pour des tailles moyennes de 2 cm.

Ces individus peuvent être observés directement "in vivo" au microscope inversé, en les plaçant dans une petite cuve parallélépipédique en verre ; des cloisons mobiles en rhodoïd permettent de réduire leurs mouvements.

Le suivi du déroulement des stades d'intermue nécessite que les animaux soient isolés. Aussi, ils ont été maintenus dans des bacs de 100 cl avec double fond constitué par du sable coralligène ; la circulation d'eau étant assurée par un système "air-lift".

- M. rosenbergii

- eau de salinité 0 à 3 o/oo
- alimentation constituée de nauplii d'Artemia distribués deux fois par jour
- température moyenne : 26°C

- P. merguensis

- eau de salinité 34 o/oo
- alimentation sur granulés à base de tourteaux de coprah et de farine de poisson (40 % de protéines)

Les nauplii d'Artemia ont été supprimés afin d'éviter une forte pigmentation des extrémités des uropodes, ce qui masque l'évolution des téguments.

Les observations sont faites, matin et soir, sur chaque individu, à l'aide de la loupe binoculaire (grossissement 100) et du microscope inversé. La détermination fine des différentes phases ainsi que les photos se faisant à l'aide d'un microscope à contraste de phase, utilisant les grossissements 100, 200, 400 et 1 000.

Les prélèvements effectués sur les uropodes externes et les écailles antennaires sont placés dans un milieu isotonique (eau douce ou eau de mer) pour éviter un retrait du matériel cellulaire par dessèchement de la préparation et lyse des cellules. Les observations doivent être faites le plus vite possible après le prélèvement.

La détermination des stades d'intermue a été faite en suivant la méthode générale de Drach et Tchernigovtzeff (1967).

RESULTATS

MACROBRACHIUM ROSENBERGII (Natantia Caridae)

La période d'intermue se divise en deux grandes étapes : la période pré-exuviale et la période post-exuviale, séparées par le phénomène de l'exuviation (Drach 1939).

.../...

La période pré-exuviale

Stade D₀

Ce stade délimite le début de la période pré-exuviale. Il se définit par un décollement du matériel cellulaire à l'intérieur de la partie proximale de la soie, sans qu'il y ait pour autant décollement ou rétraction par rapport à la cloison (photo 1).

Cette phase est aussitôt suivie d'un décollement de l'épiderme au niveau des boucles cuticulaires (photos 2 - 3).

La rétraction de l'épiderme s'accroît pour atteindre une amplitude à la fin du stade D₀. L'épiderme entre les futures soies reste rectiligne (photo 4).

Stade D₁

Ce stade est caractérisé par une fissuration annulaire dans la matrice des soies, donnant un aspect ondulé à l'épiderme.

On peut le subdiviser en trois :

- D₁^I se caractérise par le début du phénomène d'invagination (photos 5 - 6 - 6'), l'épiderme est encore peu visible.
- D₁^{II} se caractérise par l'invagination maximale des nouvelles soies qui atteignent une profondeur d'environ 1/3 de la longueur de l'ancienne soie correspondante ; l'extrémité de la nouvelle soie se trouvant à mi-distance entre la cloison et la base de l'ancienne soie (photos 7 - 7'). La zone de maximum d'invagination (photos 7 - 8 - 9 - 9') donnera le "niveau r" après l'exuviation (Tchernigovtzeff, 1967) - (photo 10). Au stade D₁^{II} l'épiderme est devenu plus réfringent et l'on commence à voir une amorce des futures boucles cuticulaires (photo 11). Dans l'espace exuvial des gouttelettes réfringentes sont visibles (photo 11). Elles semblent le résultat de la dégradation de l'ancienne cuticule.
- D₁^{III} se caractérise par la formation des boucles cuticulaires (photo 12). L'épiderme est nettement plus réfringent et plus épais. L'ornementation des futures soies est maintenant très nette (photo 12'). L'extrémité des nouvelles soies se situe aux environs des 2/5 de la partie située entre la cloison et la base de l'ancienne soie (photo 12).

Stade D₂

Ce stade ne se différencie pas en apparence du stade D₁^{III} si ce n'est par la réduction des gouttelettes réfringentes de l'espace exuvial. Il est mis en évidence par une apparence plissée de l'ancienne cuticule en changeant la mise au point du microscope. On ne peut pas mettre en évidence, au microscope, l'apparition nette de la cuticule sur l'épiderme, même en cassant l'extrémité d'une patte, Macrobrachium rosenbergii étant une espèce peu calcifiée.

Les stades D₃ et D₄ ne sont pas observables et doivent se télescoper immédiatement avant la mue, comme l'avait souligné Drach (1967).

Il est à noter l'existence d'un gradient dans l'évolution des téguments surtout dans les stades de la période pré-exuviale. La partie la plus évoluée se trouve à l'extrémité des appendices et gagne progressivement toute la rame. De plus, les uropodes sont plus avancés que les écailles antennaires.

Exuviation :

Elle se déroule dans l'obscurité, après une nette cessation d'activité. L'animal dans la plupart des cas se couche sur le côté. Après quelques sursauts, battements des périopodes, et une nage saccadée, il rejette son exosquelette. Le phénomène est très court (10 à 30 secondes).

La période post-exuviale :

La détermination et la subdivision de la période post-exuviale est difficile à délimiter chez Macrobrachium rosenbergii, cette espèce étant faiblement calcifiée.

Stade A

Immédiatement après la mue les soies se dévaginent. L'animal cesse toute activité.

- A₁ les soies sont remplies de matériel cellulaire jusqu'à leur extrémité (photo 13). Ce matériel paraît diffus et hétérogène (photo 13'). Sous les boucles cuticulaires on peut apercevoir le reste des anciennes travées (photo 14). Au toucher l'animal est mou.
- A₂ une rétraction du matériel cellulaire s'observe à partir des extrémités des soies. Cette rétraction se fait assez rapidement. Les gouttelettes réfringentes semblent s'agglutiner (photo 15). Les restes d'anciennes travées sont toujours présents.

A la fin du stade A, l'animal possède un toucher parcheminé.

Stade B

Le contenu des soies s'est retiré au-dessous du "niveau r", à environ 4 fois le diamètre de la soie. Là commence l'élaboration de la cloison qui va s'épaississant tout au long du stade B (photo 16) qui est celui de la sécrétion post-exuviale. Il n'y a pas de critère précis de distinction entre les stades B₁ et B₂ : une appréciation est possible seulement après un long travail d'observation. L'animal devient plus dur au toucher mais pas de façon uniforme.

Stade C

Les cloisons sont bien formées. Les téguments ont atteint leur épaisseur maximale. Le matériel cellulaire paraît plus compact, plus turgescent. L'animal entre dans une période de stabilité.

Au cours de la période post-exuviale, on assiste à la formation d'une obturation des soies appelée cloison qui morphologiquement est très différente du "cône" de Palaemon serratus, mais qui est son homologue (Fig. 1)

PENAEUS MERGUIENSIS (Natantia Penaeidae)

Au cours de la période post-exuviale, on observe chez Penaeus merguiensis la formation d'une cloison ayant des critères morphologiques différents du "cône" de Palaemon serratus ou de la cloison de Macrobrachium rosenbergii elle est cependant leur homologue (Figure 1). D'après Drach (1967), des obturations similaires qui interviennent chez la plupart des crevettes Carididae n'existent pas chez les Penaeidae. En effet, cette cloison se forme très bas dans la partie proximale de la soie. Elle est assez aplatie et présente souvent en son centre une pointe dirigée vers la partie distale (photo 17).

Il existe aussi un gradient dans l'évolution du tégument, mais qui est différent de celui observé chez Macrobrachium rosenbergii. La région la plus évoluée se trouve cette fois à la partie basale interne de l'uropode ($\approx 2/3$) et se propage de part et d'autre de la rame (voir Figure 1').

La période pré-exuviale :

Stade D₀

Il représente le seuil de la période pré-exuviale. Un décollement de l'épiderme se produit au niveau des boucles cuticulaires ; il se fait de deux manières, selon qu'il s'agit de la région apicale ou du bord de l'uropode :

- Dans la région apicale le décollement débute à la base des boucles cuticulaires et va s'accroître pour donner l'ébauche de la pointe de la nouvelle soie. Les soies sont à peu près perpendiculaires à la surface de l'épiderme (photo 18 + figure 2).
- Sur les bords de l'uropode le décollement a lieu d'abord au niveau de la zone 1 (photos 19 - 19' + figure 2) et les soies forment un angle d'environ 60° avec l'épiderme.

La rétraction s'accroît et l'espace entre deux nouvelles soies est plat. Une série de replis (de 8 à 10) se forme dont la taille va en décroissant (photo 20 + figure 2).

On peut donc diviser ce stade D₀ en deux parties :

- D₀' début du phénomène de décollement
- D₀" caractérisé par la formation des replis de l'épiderme

Stade D₁

Il est caractérisé par la fissuration annulaire autour des matrices des soies.

- D₁ⁱ c'est le début de l'invagination
 - dans la région apicale : elle se fait simultanément de part et d'autre de la nouvelle soie
 - sur les bords de l'uropode : c'est le repli situé contre la soie dans la partie de l'angle aigu (angle formé par la soie et l'épiderme) qui s'invagine le premier jusqu'à atteindre le plan orthogonal à l'axe de la soie. A ce moment le premier repli situé dans l'angle obtus s'invagine à son tour. Les deux matrices s'enfoncent alors simultanément dans le matériel cellulaire (photos 21, 22, 23 + figure 3).

Ce stade D₁ⁱ peut être subdivisé en trois parties :

- D₁ⁱ_a début de l'invagination
 - D₁ⁱ_b l'invagination n'a pas atteint la moitié de la longueur définitive (photo 24)
 - D₁ⁱ_c l'invagination est presque maximale
- D₁ⁱⁱ est caractérisé par l'invagination maximum des nouvelles soies qui atteint une profondeur d'environ la moitié de la longueur de l'ancienne soie correspondante.

Des gouttelettes réfringentes sont observées dans l'espace exuvial. L'épiderme devient lui aussi réfringent et l'amorce de la nouvelle boucle cuticulaire est visible.

- D₁ⁱⁱⁱ caractérisé par la formation des boucles cuticulaires. L'ornementation est bien visible. La région de la nouvelle soie correspondant à la partie interne de l'invagination est plus épaisse que celle de la partie externe (photos 24 - 25).

Stade D₂ : sécrétion cuticulaire sur toute la surface : épithélium basal et soie

Ce stade n'est pas très différencié de D₁ⁱⁱⁱ si ce n'est par une réfringence plus accentuée. L'extrémité des soies est au niveau du mamelon des boucles cuticulaires (photos 26 - 27).

Les stades D₃ et D₄ ne sont pas observables. Cette remarque semble s'appliquer à toutes les espèces peu calcifiées.

.../...

La période post-exuviale :

La difficulté rencontrée pour la détermination de cette période est tout aussi importante que pour Macrobrachium rosenbergii car la calcification est faible.

Stade A

- A₁ les soies sont remplies de matériel cellulaire jusqu'à leur extrémité. On voit le reste des travées.
- A₂ est caractérisé par le retrait du matériel cellulaire jusqu'au niveau de la formation de la future cloison.

Stade B

Il se caractérise par la formation progressive de la cloison (figure 1)

- B₁ à un niveau situé à environ 1/20 de la longueur totale de la soie, s'observe un épaissement (photo 29)
- B₂ cet épaissement va croissant jusqu'à la formation d'une cloison complète (photo 30).

Il est à noter que du matériel cellulaire reste toujours au-dessus de la cloison.

L'épaississement de la cuticule dans la moitié inférieure de la soie augmente jusqu'à devenir aussi importante que dans la moitié supérieure.

Stade C

La cloison a atteint sa plus grande épaisseur, la cuticule est bien nette, le matériel cellulaire est plus turgescant. C'est la période de croissance maximum (photo 31).

DISCUSSION

TABLEAU COMPARATIF DES CRITERES DE DETERMINATION DES STADES D'INTERMUE
CHEZ MACROBRACHIUM ROSENBERGII ET PENAEUS MERGUIENSIS

		<u>MACROBRACHIUM ROSENBERGII</u>	<u>PENAEUS MERGUIENSIS</u>
A	A ₁	Les soies sont remplies de matériel cellulaire	A ₁ Les soies sont remplies de matériel cellulaire
	A ₂	Rétraction du matériel cellulaire à partir des extrémités	A ₂ Rétraction du matériel cellulaire à partir des extrémités
B	B ₁	Début d'élaboration de la cloison	B ₁ Début d'élaboration de la cloison
	B ₂	Epaississement de la cloison	B ₂ Epaississement de la cloison
C	C	Epaisseur maximum	C Epaisseur maximum
D ₀	D ₀	Décollement au niveau des soies et des boucles cuticulaires	D ₀ ^I Début du décollement
			D ₀ ^{II} Formation des replis de l'épiderme
D ₁	D ₁ ^I	Début de l'invagination annulaire	D ₁ ^{I,a} Début invagination
			D ₁ ^{I,b} Invagination à la moitié de la longueur définitive
			D ₁ ^{I,c} L'invagination est presque maximale
D ₁	D ₁ ^{II}	Invagination maximale	D ₁ ^{II} Invagination maximale
	D ₁ ^{III}	Formation des boucles épithéliales	D ₁ ^{III} Formation des boucles épithéliales
D ₂	D ₂	Apparition de la cuticule	D ₂ Réfringence plus accentuée Epaisseur plus grande

L'étude de Macrobrachium rosenbergii et de Penaeus merguensis permet d'établir certaines différences dans les critères de détermination des étapes du cycle d'intermue :

- la cloison se forme beaucoup plus bas dans la soie chez Penaeus merguensis,
- de ce fait, l'invagination maximum est plus importante chez Penaeus merguensis (la moitié de l'ancienne soie correspondante au lieu du tiers). En effet chez Macrobrachium rosenbergii une partie de la soie se trouve dans l'embase de l'ancienne soie.
- du matériel cellulaire reste au-dessus de la cloison chez Penaeus merguensis,
- il existe dans le gradient de l'évolution des téguments, une différence quant à la localisation des zones les plus évoluées (fig. 1').

Les critères mis en évidence sur des juvéniles sont parfaitement transposables pour des adultes.

RESUME

Ce travail représente une contribution à l'étude de la biologie et de la croissance de la crevette d'eau douce Macrobrachium rosenbergii (de Man) et de la crevette de mer Penaeus merguensis (de Man). La détermination des stades d'intermue est faite selon la méthode de Drach (1967). Celle-ci s'applique, à quelques modifications près, aux deux espèces considérées P. merguensis et M. rosenbergii.

Toutefois, des caractères originaux sont mis en évidence avec l'espèce appartenant aux Penaeidae, en particulier la formation de la cloison et la subdivision des stades D_0 et D_1' . L'autre espèce décrite (M. rosenbergii) présente les critères généraux de détermination définis par Drach (1967).

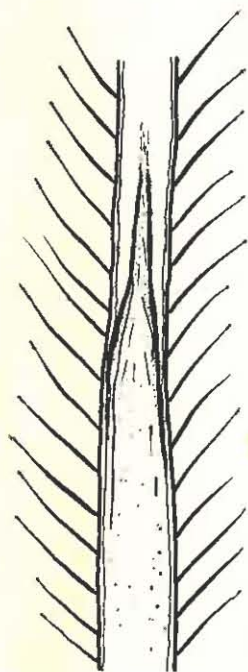
SUMMARY

This work represents a contribution to the study of the biology and growth of the fresh water shrimp M. rosenbergii (de Man) and the sea water shrimp P. merguensis (de Man). The determination of intermolt stages is carried out according to Drach's method (1967). This method applies, with few modifications to the two considered species : P. merguensis and M. rosenbergii.

However original characters are revealed in the species belonging to P. merguensis, and particularly the appearance of the partition and the subdivision of the stages D_0 and D_1' . The other species (M. rosenbergii) which has been described reveals the general characteristics of determination as defined by Drach (1967).

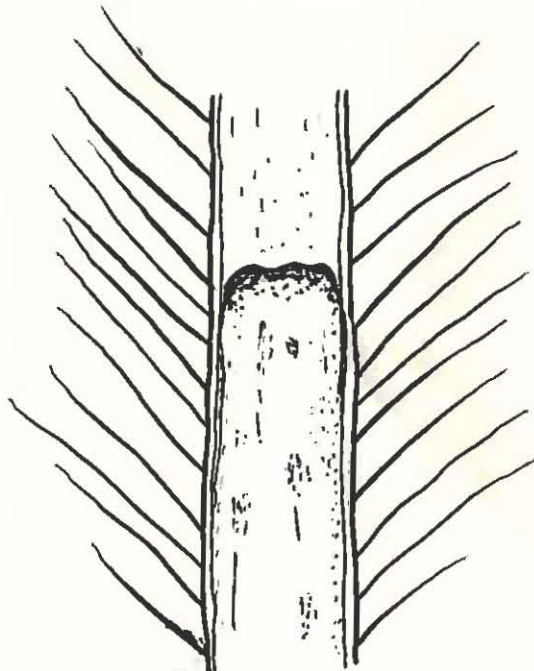
B I B L I O G R A P H I E

- CHARNIAUX-LEGRAND, H., 1951. Le cycle d'intermue des amphipodes et ses particularités chez les formes terrestres (Talitridae). Arch. Zool. exp. gén., 88 : 178-204.
- DRACH, P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes. Ann. Inst. Océanogr., Paris, 19 (3) : 103-391.
- DRACH, P., 1944. Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez Leander serratus (Pennant). Bull. Biol. France Belgique, 78 : 40-62
- DRACH, P. et TCHERNIGOVITZEFF, C., 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux crustacés. "Vie et Milieu". Biologie marine, 8 (3) : 595-610.
- HIATT, R.W., 1948. The biology of lined crab, Pachygrapsus crassipes Randall. Pacific Sc., 2 (3) : 135-213.
- STEVENSON, J.R., 1968. Mectecdysial molt staging and changes in the cuticle in the crayfish Orconectes sanborni (Faxon). Crustaceana, 14 : 169-177.
- TRAVIS, D.F., 1955. The molting cycle of the spiny lobster, Panulirus argus Latreille. II. Pre-ecdysial histological and histochemical changes in the hepatopancreas and integumental tissues. Biol. Bull., Woods Hole, 108 : 88-112.
- TRAVIS, D.F., 1957. The molting cycle of the spiny lobster, Panulirus argus Latreille. IV. Post-ecdysial histological and histochemical changes in the hepatopancreas and integumental tissues. Biol. Bull., Woods Hole, 113 : 451-479.
- TCHERNIGOVITZEFF, C., 1965. Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des crustacés décapodes. Arch. Zool. exp. gén., 106 (3) : 377-497.
- TCHERNIGOVITZEFF, C. et RAGAGE-WILLIGENS, J., 1968. Détermination des stades d'intermue chez Sphaeroma serratum (isopode flabellifère). Arch. Zool. exp., 109 (2) : 305-318.



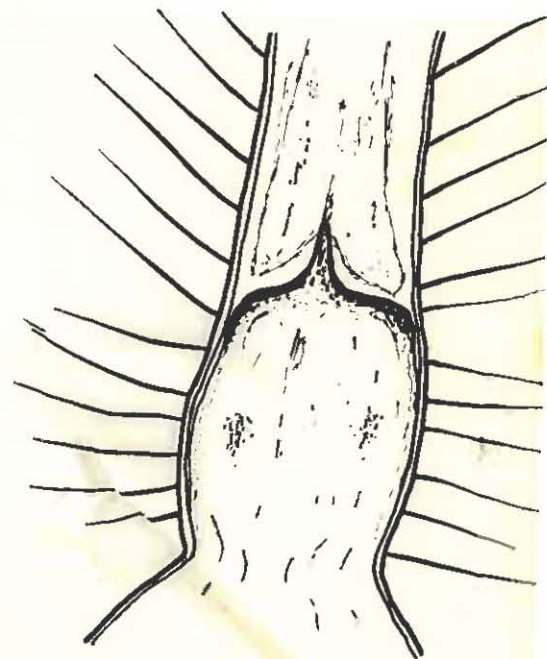
(1)

Palaemon serratus



(2)

Macrobrachium rosenbergii

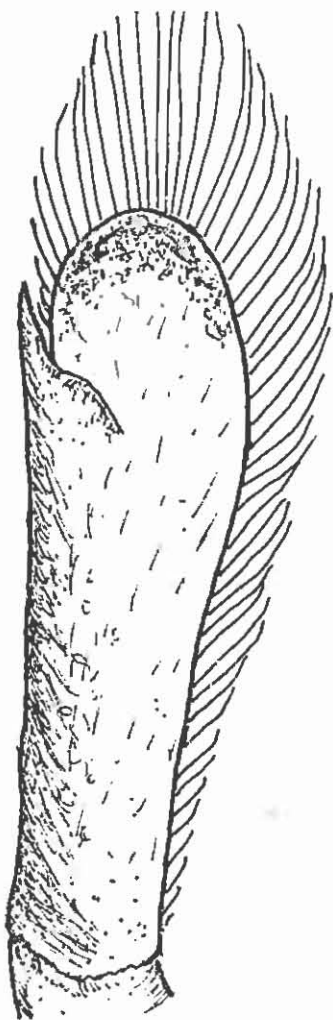


(3)

Penaeus merguensis

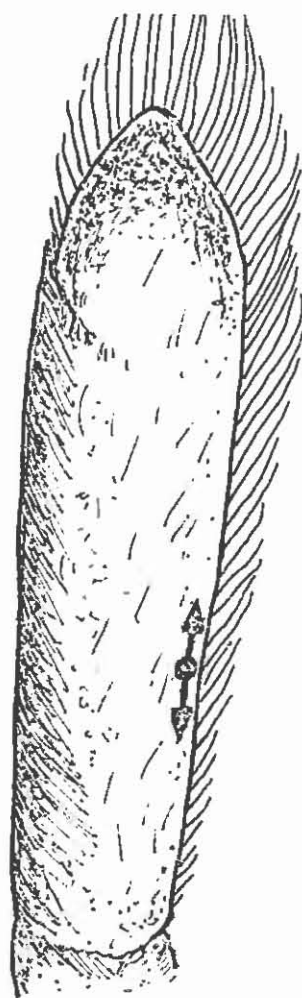
FIGURE 1 Différences morphologiques des obturations des soies chez trois espèces de crevettes

(1) et (2) l'obturation est située à peu près à la moitié de la soie
(3) l'obturation est basale



(1)

Macrobrachium rosenbergii



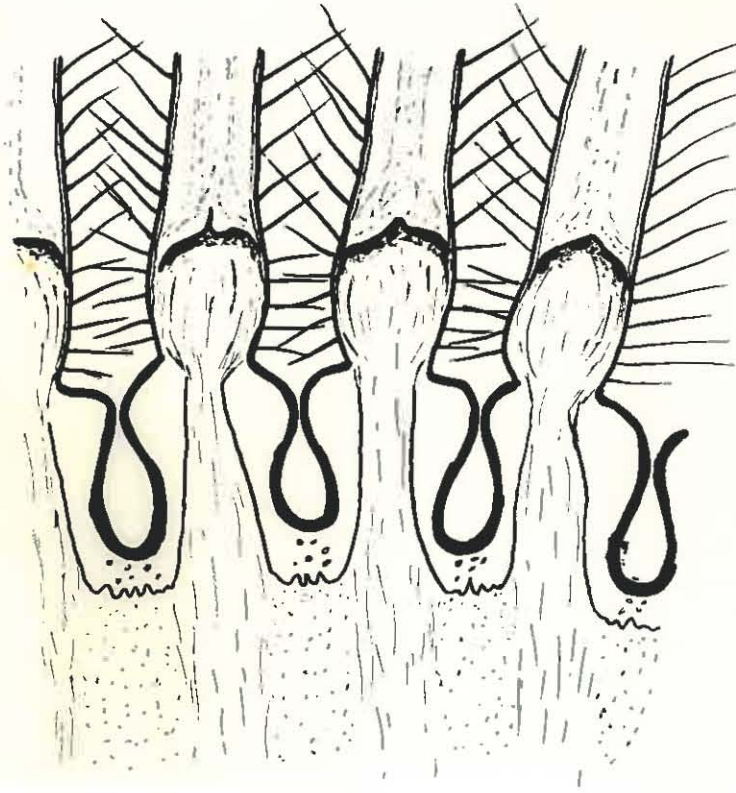
(2)

Penaeus merguensis

FIGURE 1' Gradient de l'évolution des téguments sur les uropodes

- (1) La partie la plus évoluée se trouve dans la zone apicale.
- (2) La zone d'évolution maximale est située sur le bord interne de l'uropode.

- I -



- II -

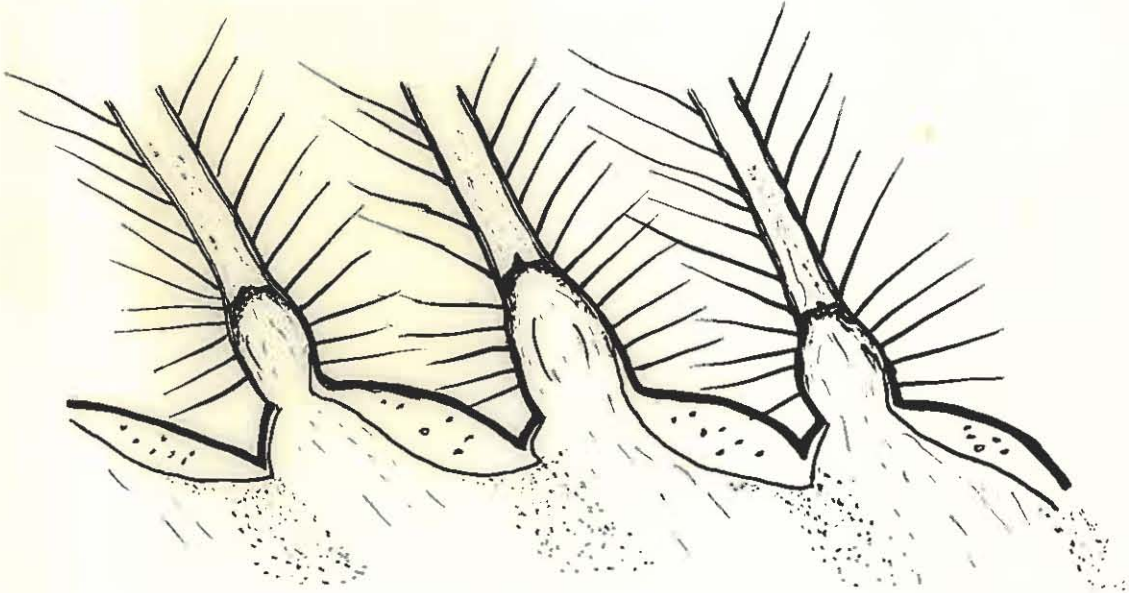
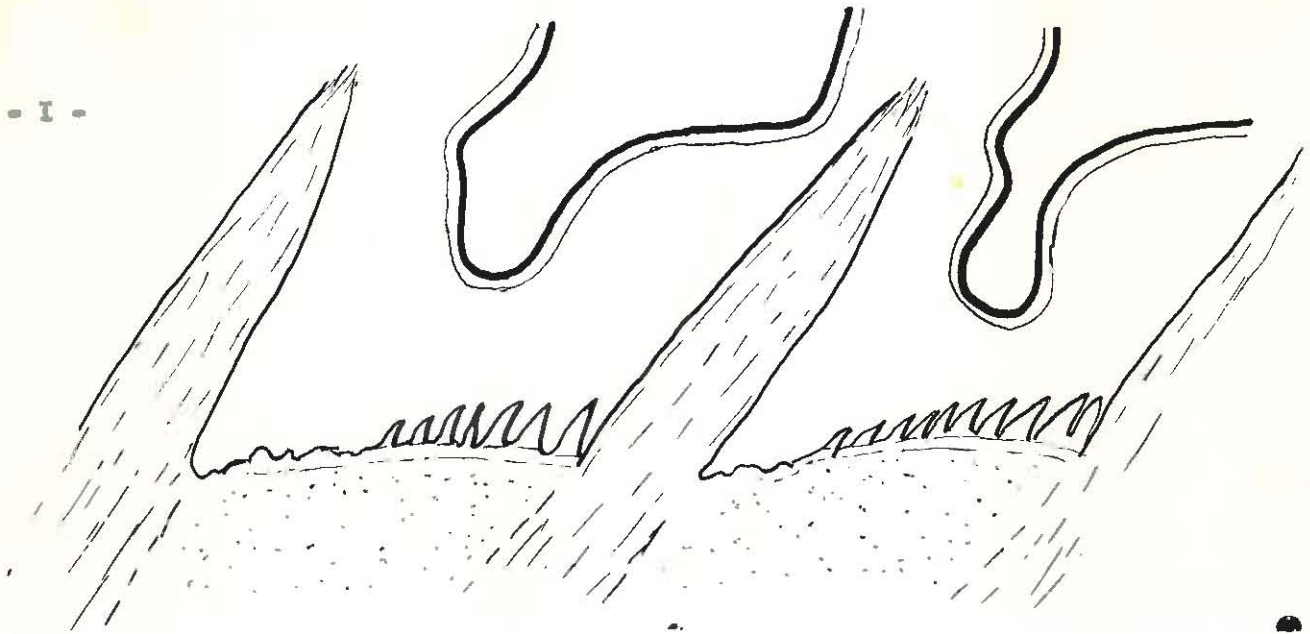


FIGURE 2 Décollement de l'épiderme au stade D₀

- I - Dans la région apicale : le décollement a lieu au niveau des boucles cuticulaires et s'accroît de part et d'autre du faisceau fibrillaire avec la même intensité.
- II - Sur les bords de l'uropode : le décollement débute dans la zone 1 où il est plus intense.

(1) zone 1 ; (2) zone 2 ; (3) faisceau fibrillaire

- I -



- II -

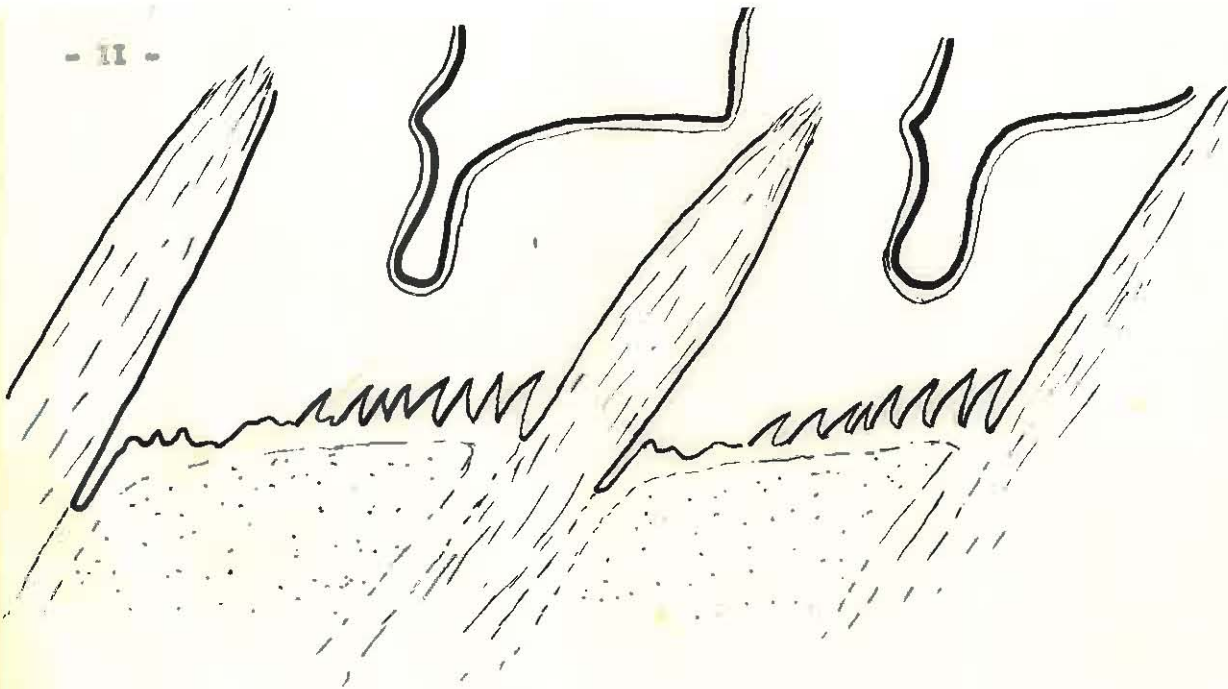


FIGURE 3 Invagination annulaire - Stade D_1 - Penaeus merguensis

I - D_0 Remarquer les replis dont la taille va décroissant

II - $D_{1,a}$ Début d'invagination dans la partie de l'angle aigu jusqu'à rattraper le plan orthogonal à l'axe de la soie ; puis l'invagination se fera de façon synchrone de part et d'autre du faisceau fibrillaire

(1) angle aigu formé par le faisceau fibrillaire et l'épiderme

(2) début d'invagination

PHOTO 1

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 0 - grossissement 400

Extrémité uropode externe. Décollement du matériel cellulaire à l'intérieur d'une soie. Il n'y a pas décollement par rapport à la cloison.

PHOTO 2

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 0 - grossissement 400

Début du décollement sous les boucles cuticulaires sur le bord latéral de l'uropode externe.

PHOTO 3

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 0 plus avancé - grossissement 400

Rétraction de l'épiderme (e) par rapport aux boucles cuticulaires (bc).

PHOTO 4

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 0 très avancé - grossissement 200

Noter l'amplitude de rétraction de l'épiderme (e).

PHOTO 5

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 1' - grossissement 200

Début d'invagination

PHOTO 6

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 1' - grossissement 100 

Extrémité uropode externe. Décollement de l'extrémité du faisceau fibrillaire (ff) par rapport à la cloison (c).

PHOTO 6'

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 1' - grossissement 400 

Détail du décollement. La pointe de la nouvelle soie est bien décollée de la cloison.

PHOTO 7

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 1" - grossissement 100

L'extrémité du faisceau fibrillaire (ff) est à mi-distance entre la cloison (c) et la base (b) de l'ancienne soie. L'invagination maximum atteint un tiers de la longueur de l'ancienne soie correspondante.

PHOTO 7'

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 1" - grossissement 400

Détail de l'extrémité du faisceau fibrillaire.

PHOTO 8

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 1" - grossissement 200

Ensemble de l'invagination maximum sur le bord latéral de l'uropode

PHOTO 9

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 1" - grossissement 1 000

Détail du niveau de l'invagination maximum (i.m) sur un plan diamétral

PHOTO 9'

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 1" - grossissement 1 000

Détail du niveau de l'invagination maximum (i.m) sur un plan tangentiel

PHOTO 10

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 1" - grossissement 400

Détail de la "zone r" (r) sur un exosquelette

PHOTO 11

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 1" - grossissement 400

A noter les gouttelettes réfringentes (g) dans l'espace exuvial ainsi que l'amorce des futures boucles cuticulaires (bc). La partie interne (p.i) du tube correspondant au faisceau fibrillaire est nettement plus épaisse que la partie externe (p.e).

PHOTO 12

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 1^{'''} - grossissement 200

Position de l'extrémité de la nouvelle soie aux 2/5 entre la cloison et la base de l'ancienne soie.

Les boucles cuticulaires (bc) sont bien formées.

PHOTO 12'

Macrobrachium rosenbergii

Stade D 1^{'''} - grossissement 400

Les boucles cuticulaires sont très nettes. L'ornementation est bien visible.

PHOTO 13

Macrobrachium rosenbergii

Stade A 1 - grossissement 100 .

Les soies sont remplies de matériel cellulaire jusqu'à leur extrémité.

PHOTO 13'

Macrobrachium rosenbergii

Stade A 1 - grossissement 400 

Le matériel cellulaire remplit toute la soie. Il a un aspect hétérogène.

PHOTO 14

Macrobrachium rosenbergii

Stade A 1 - grossissement 400

Reste des travées.

PHOTO 15

Macrobrachium rosenbergii

Stade A 2 - grossissement 200

Rétraction du matériel cellulaire à l'extrémité de l'uropode.

PHOTO 16

Macrobrachium rosenbergii

Stade B - grossissement 1 000

Détail de la position de la cloison (c) par rapport à la "zone r" (r).

PHOTO 17

Macrobrachium rosenbergii

Stade C - grossissement 200

Les cloisons (c) sont bien formées.

PHOTO 18

Penaeus merguensis

Stade D 0 - grossissement 200

Décollement au niveau des boucles cuticulaires dans la région apicale.

PHOTO 19

Penaeus merguensis

Stade D 0 (début) - grossissement 400

Décollement sur la partie latérale de l'uropode. La rétraction commence dans la zone 1 (Z 1).

PHOTO 19'

Penaeus merguensis

Stade D 0 (début) - grossissement 1 000

Détail du décollement dans la zone 1

PHOTO 20

Penaeus merguensis

Stade D 0 avancé - grossissement 400

Noter l'apparition de replis (r).

PHOTO 21

Penaeus merguensis

Stade D 1' (début) - grossissement 400

Le repli situé dans l'angle aigu (a) s'invagine (i) le premier jusqu'à atteindre le plan orthogonal à l'axe de la soie passant par le premier repli de l'angle obtus (o).

PHOTO 22

Penaeus merguensis

Stade D 1'a - grossissement 400

Remarquer les encoches de part et d'autre de chaque faisceau fibrillaire (ff) - (ébauche de l'invagination annulaire - i).

e = épiderme rétracté

PHOTO 23

Penaeus merguensis

Stade D 1'b - grossissement 400

Détail de l'invagination (i) à un stade un peu plus avancé.

PHOTO 24

Penaeus merguensis

Stade D 1''' - grossissement 400

Les boucles cuticulaires sont formées ; l'ornementation est bien visible.

PHOTO 25

Penaeus merguensis

Stade D 1''' - grossissement 400

La partie interne de l'invagination (i), qui formera la partie distale de la future soie, est plus épaisse que la partie externe (e) qui donnera la partie proximale.

PHOTO 26

Penaeus merguensis

Stade D 2 - grossissement 400

L'épiderme est plus réfringent. L'extrémité des faisceaux fibrillaires est au niveau des boucles cuticulaires.

PHOTO 27

Penaeus merguensis

Stade D 2 avancé - grossissement 400

Noter le décollement important de l'épiderme.

PHOTO 28

Penaeus merguensis

Stade A 1 - grossissement 200

Soies bien remplies.

Reste des travées.

PHOTO 29

Penaeus merguensis

Stade B 1 - grossissement 200

Début de formation des cloisons (c).

PHOTO 30

Penaeus merguensis

Stade B 2 - grossissement 200

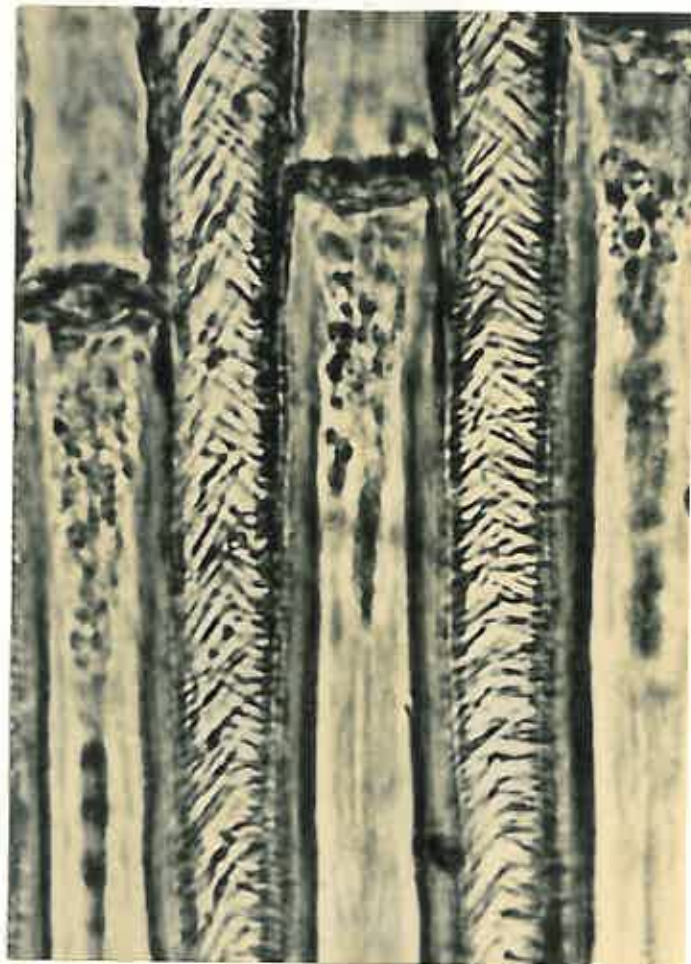
Les cloisons (c) s'épaississent, s'individualisent.

PHOTO 31

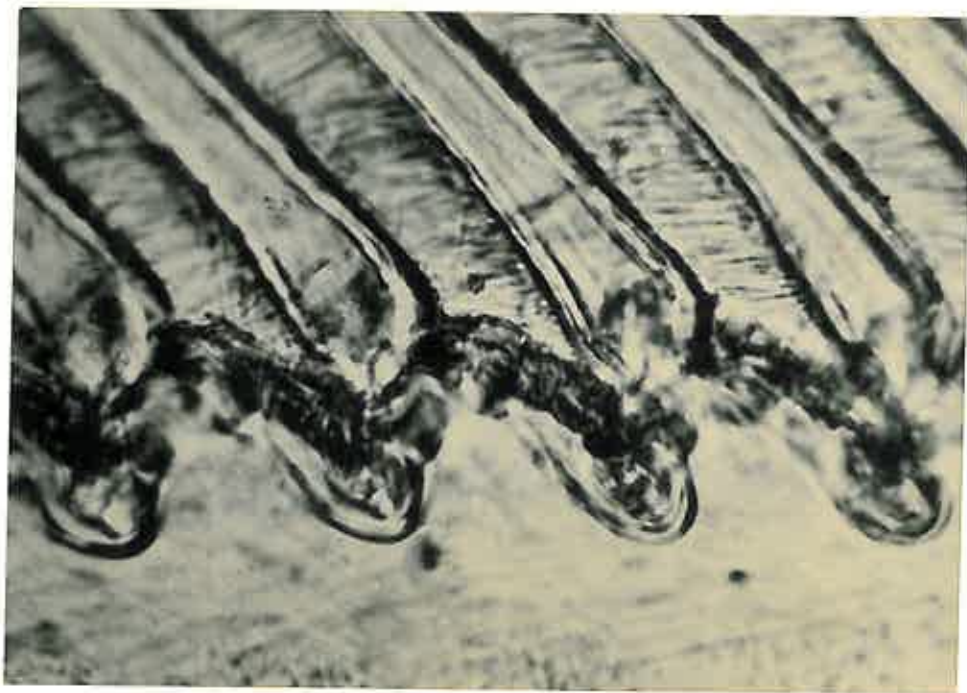
Penaeus merguensis

Stade C - grossissement 200

Cloisons (c) bien formées, épaississement maximum.



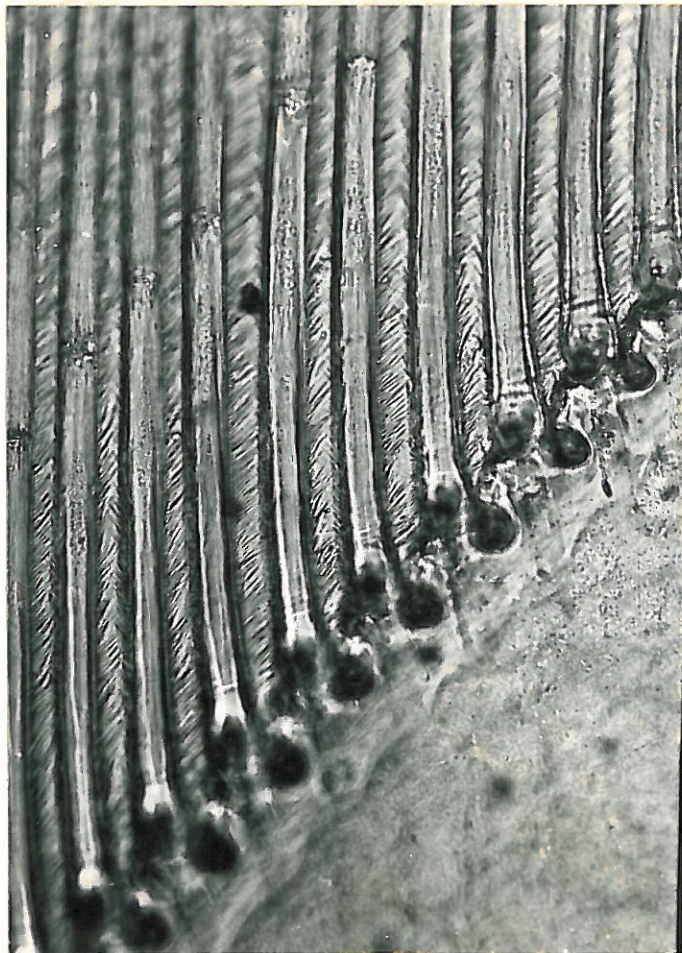
A



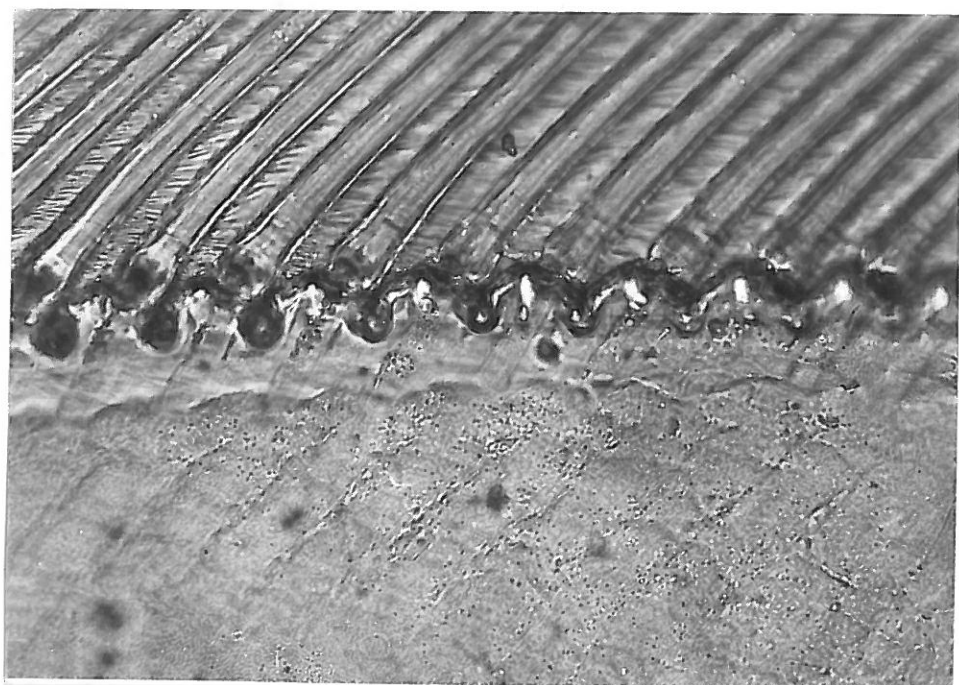
B



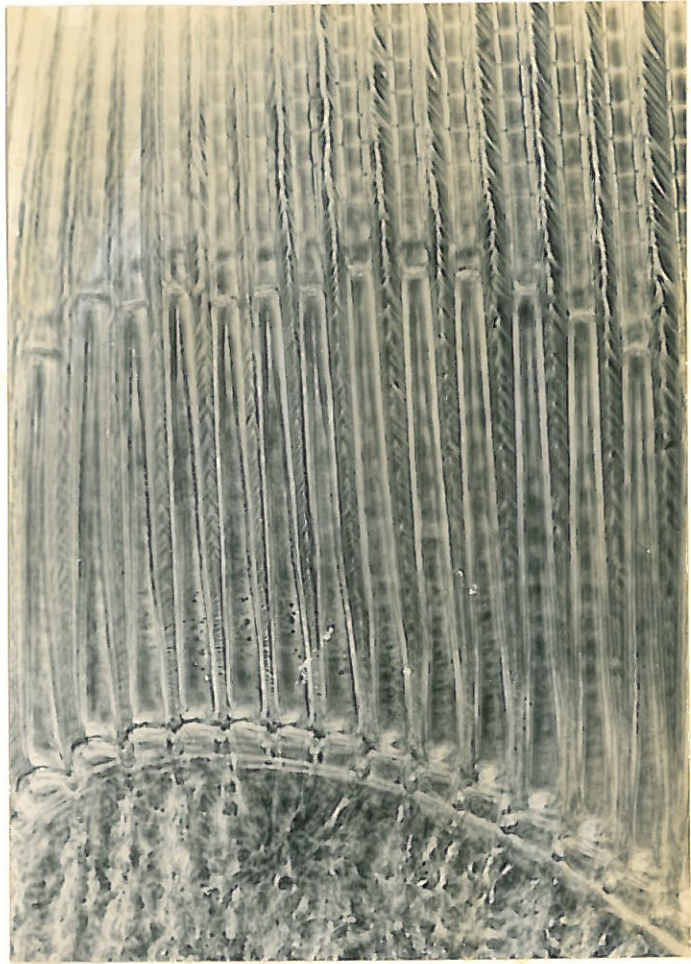
3



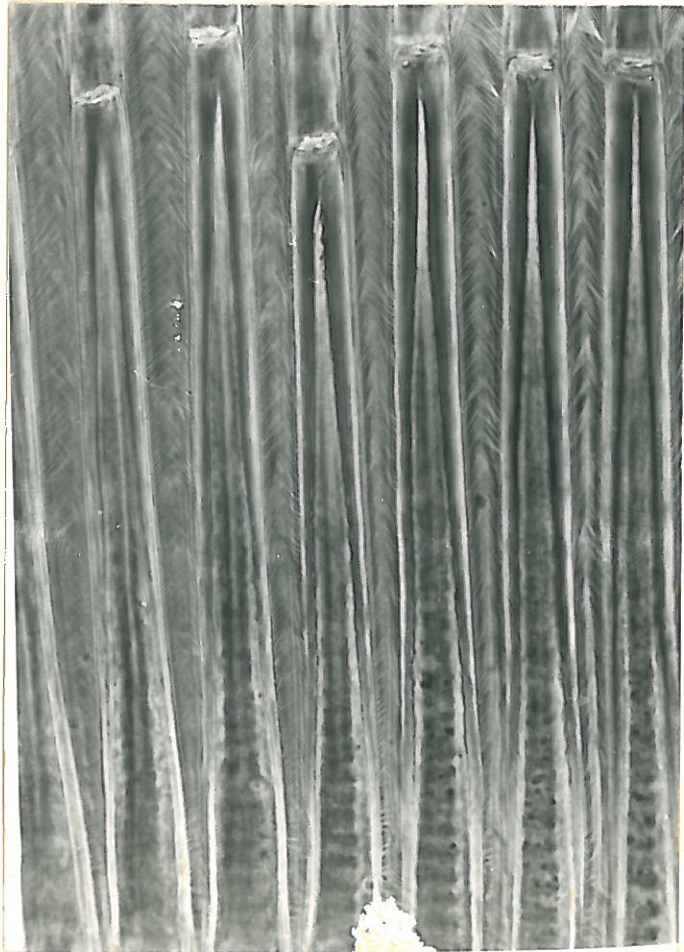
4



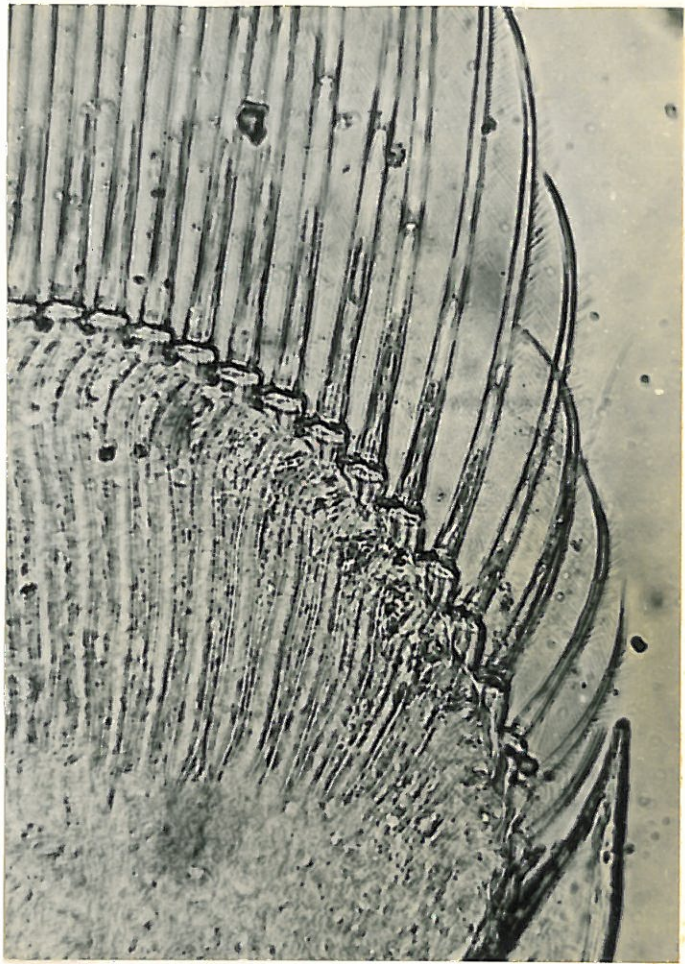
15



6



6'



7



7 1

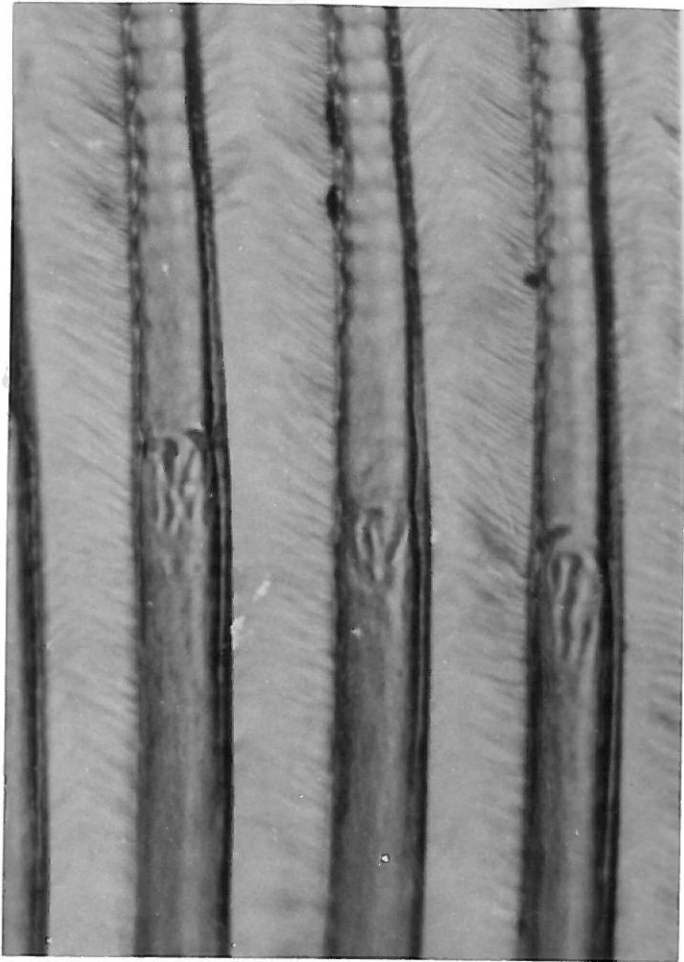




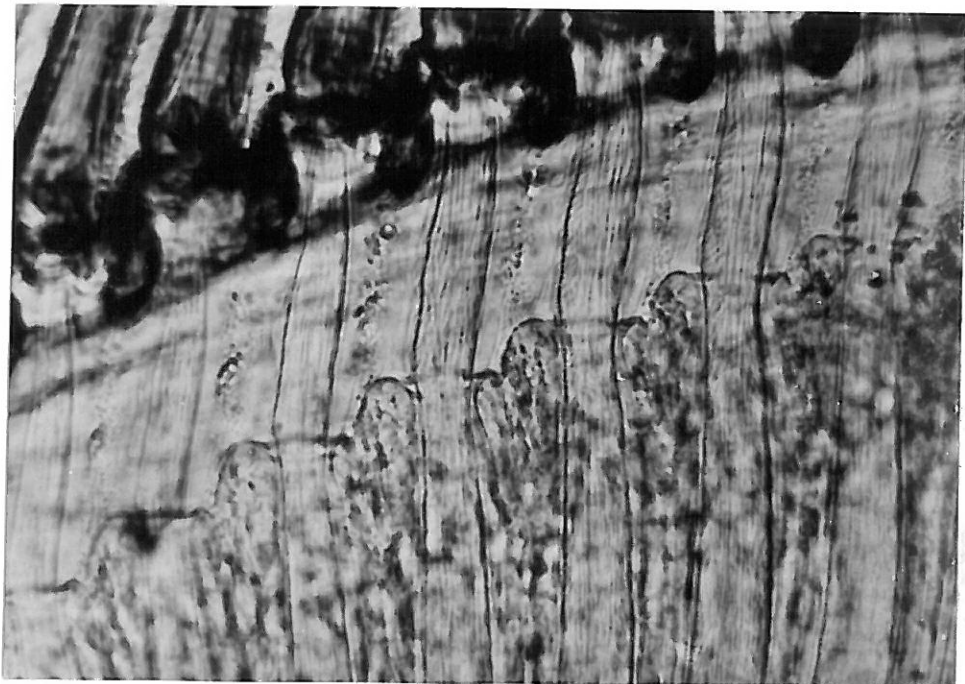
9



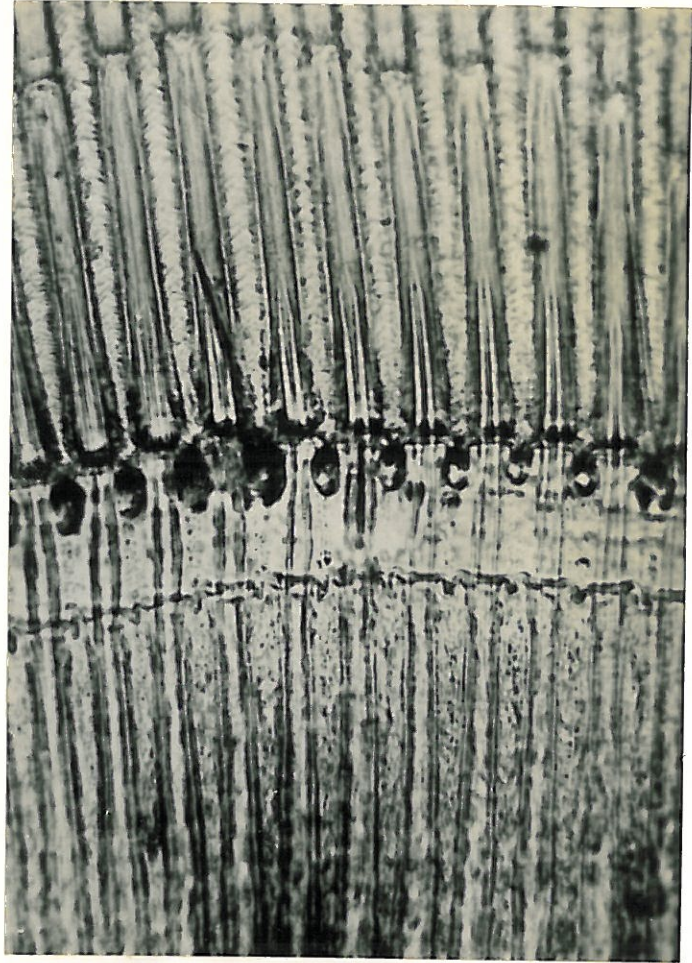
10



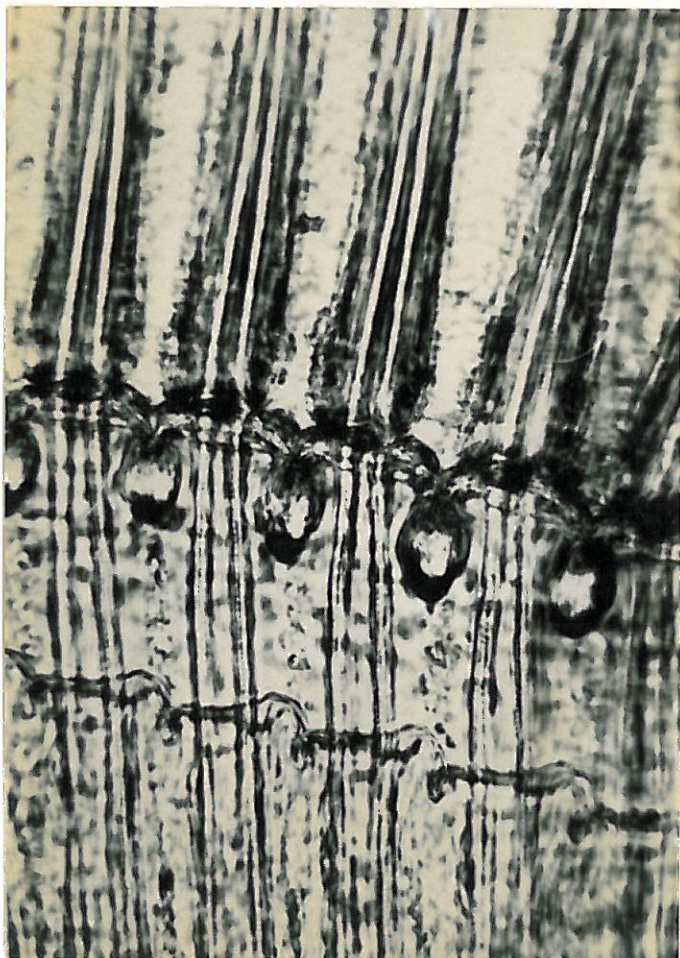
10



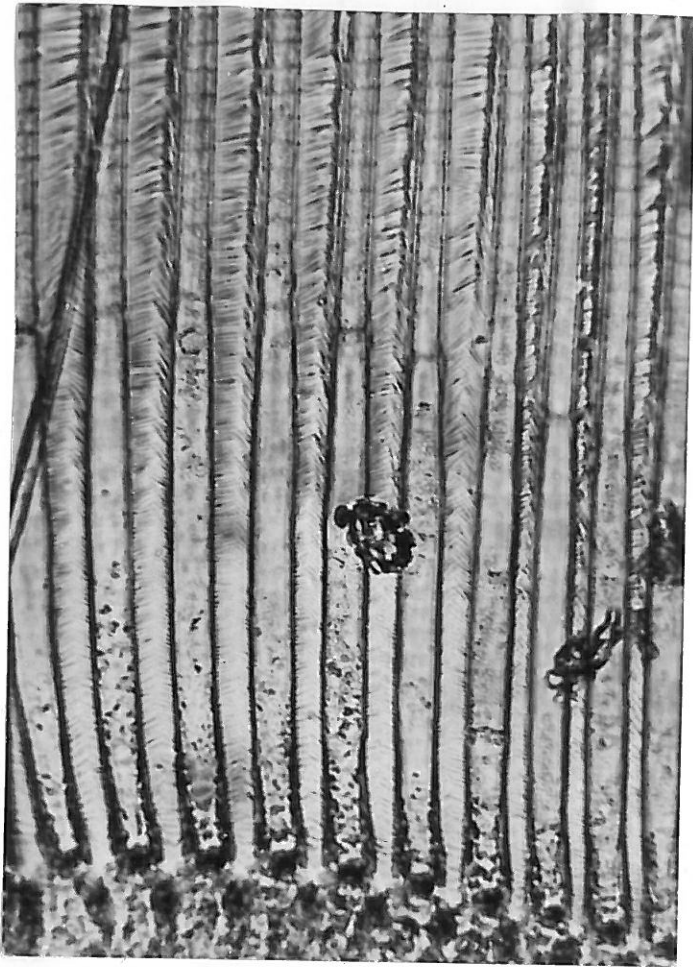
11



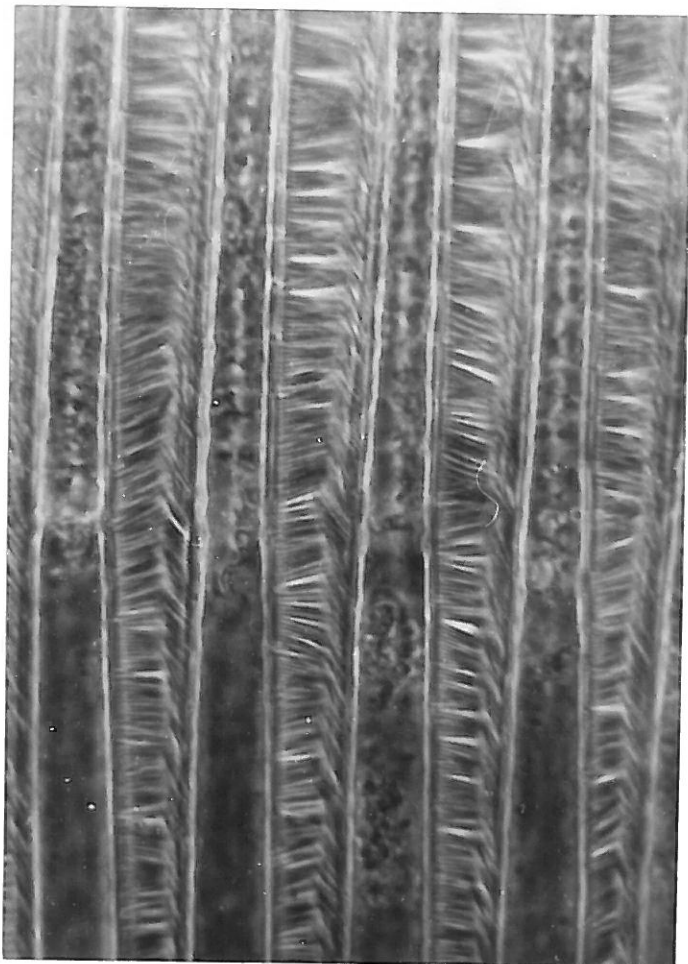
12



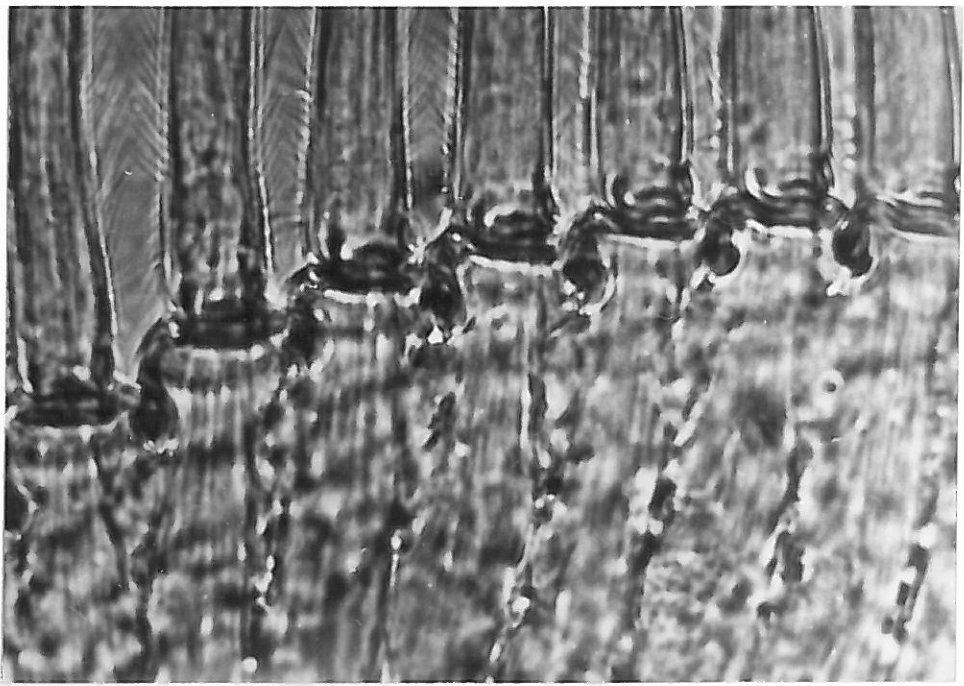
12'



13



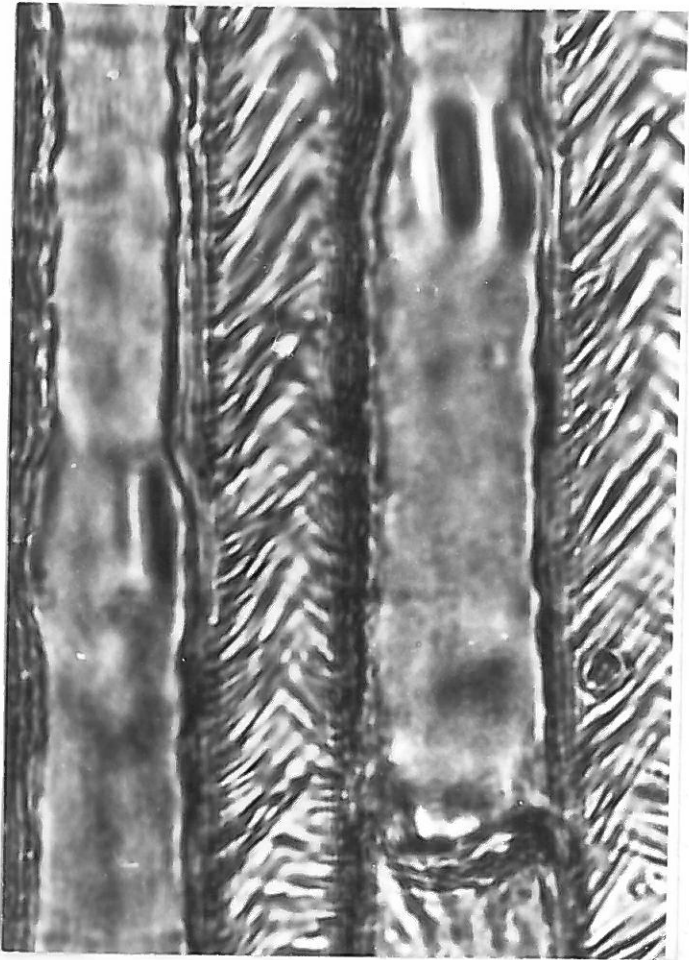
13¹



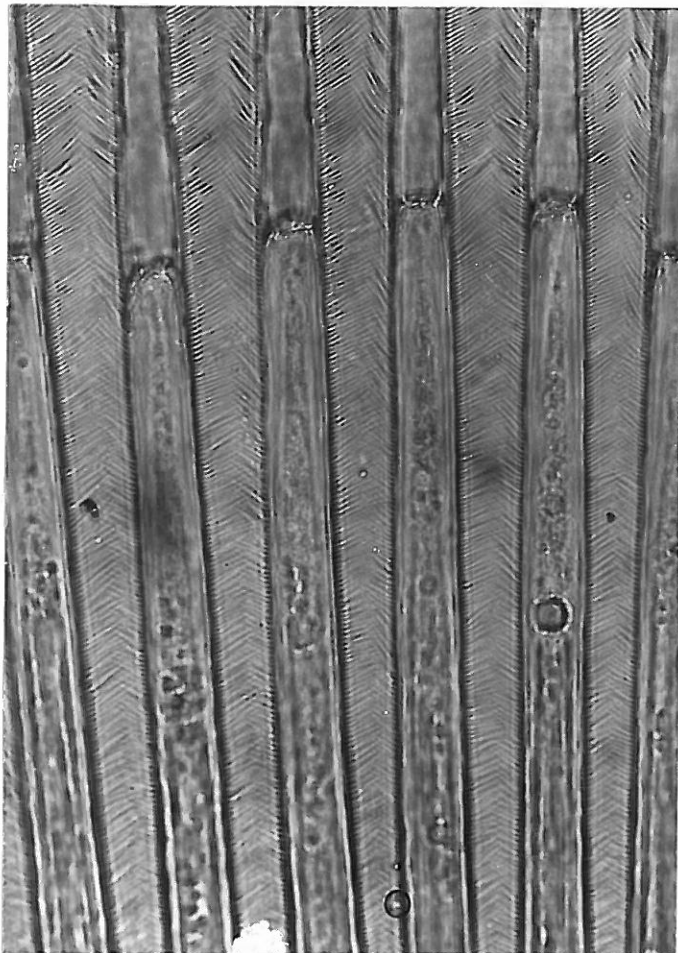
14



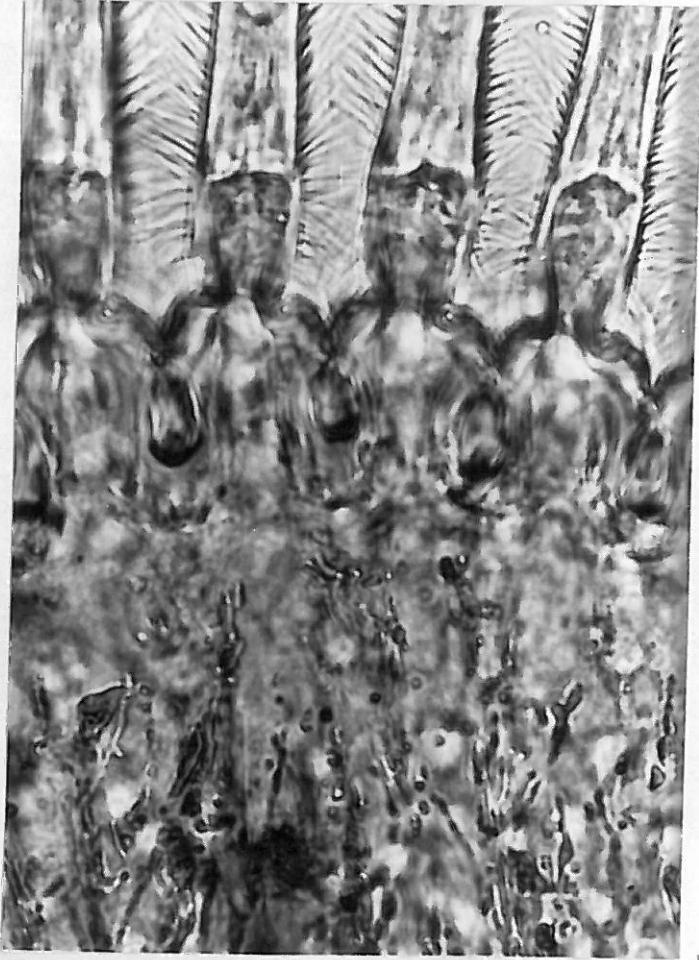
15

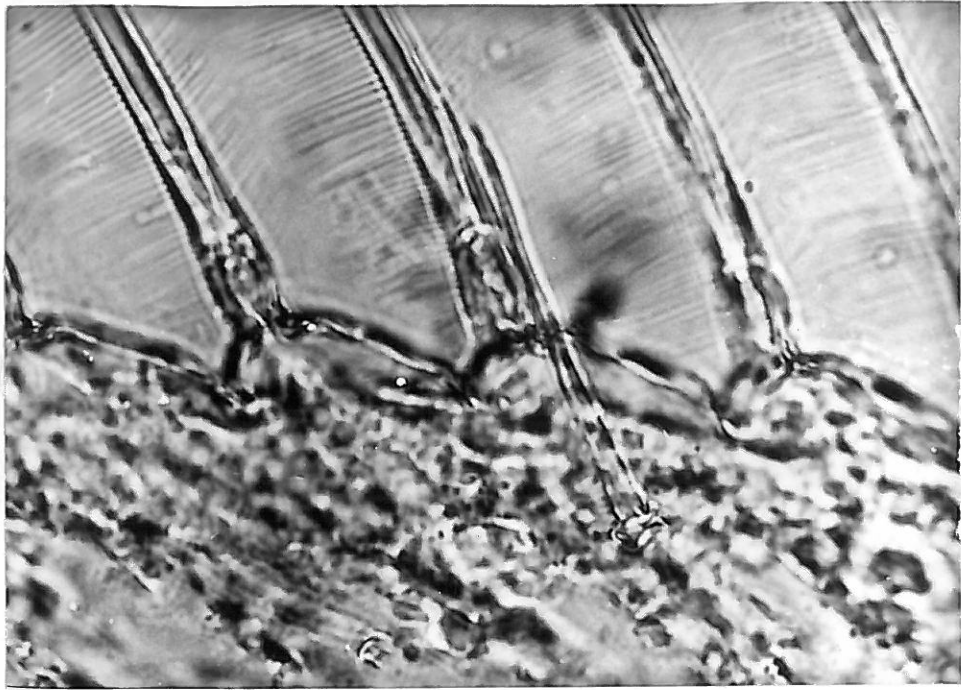


16



17

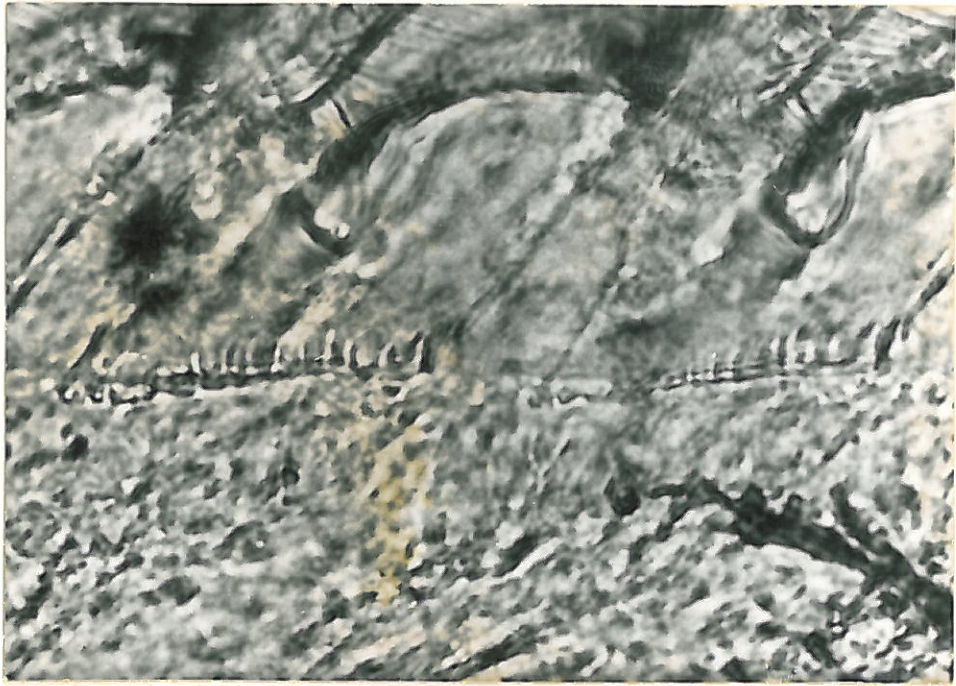




19



19'



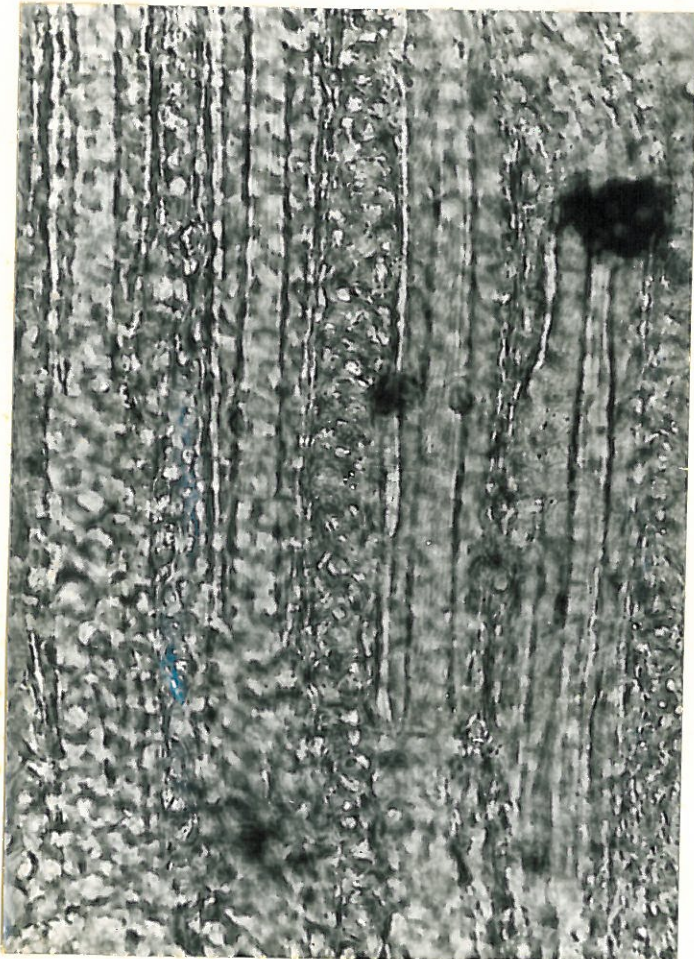
20



21



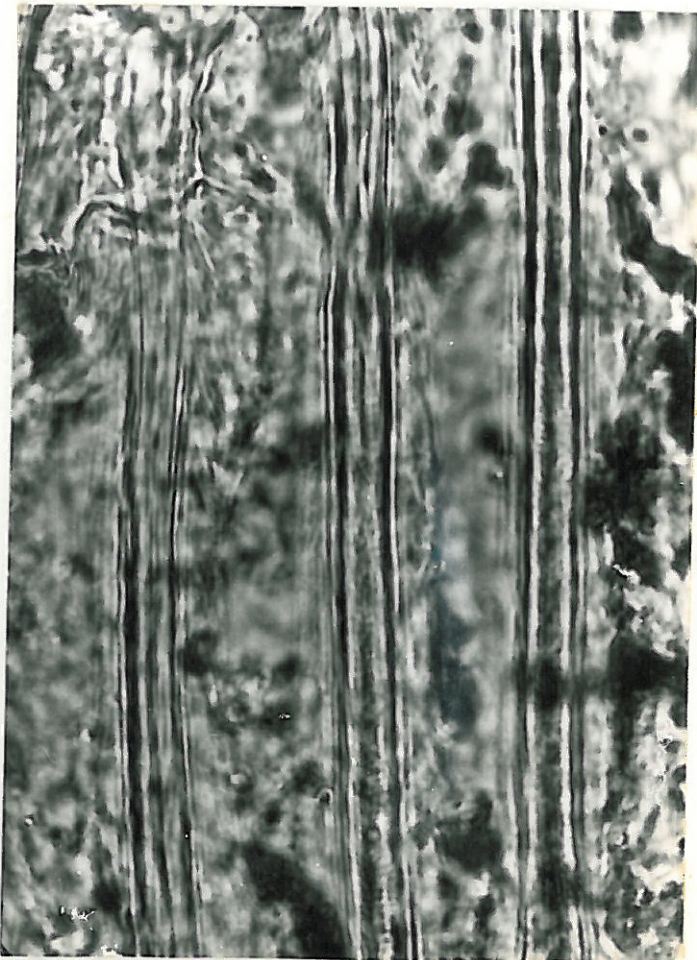
22



23



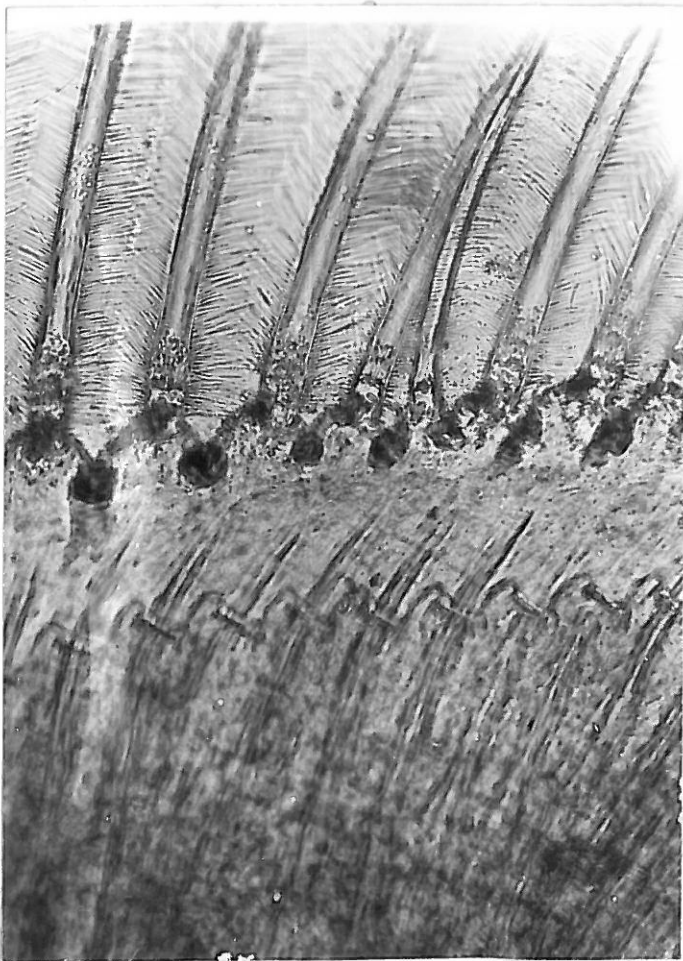
24



25

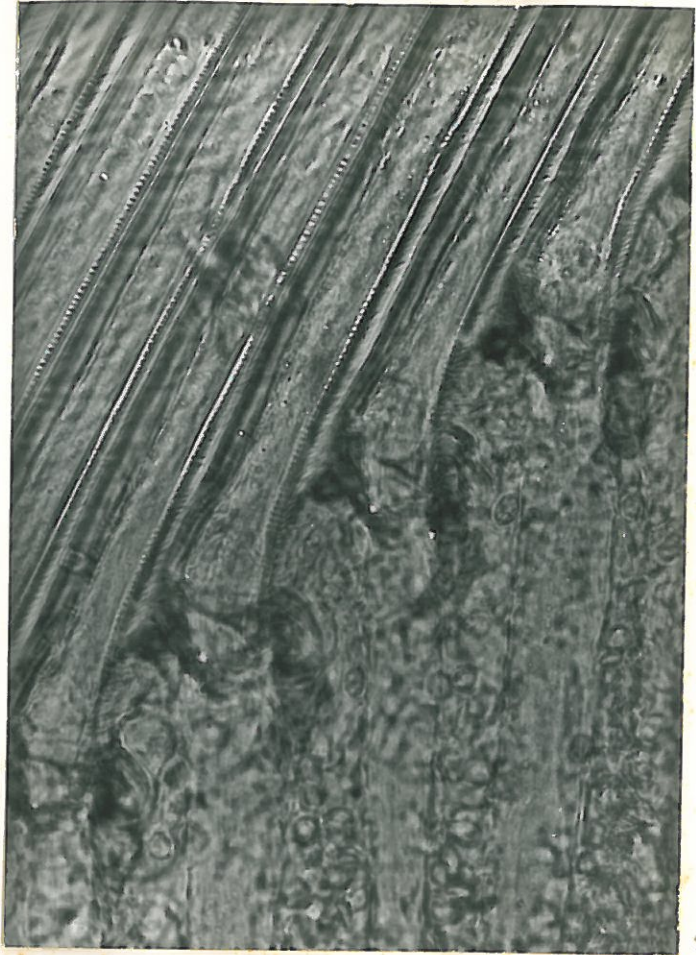


26

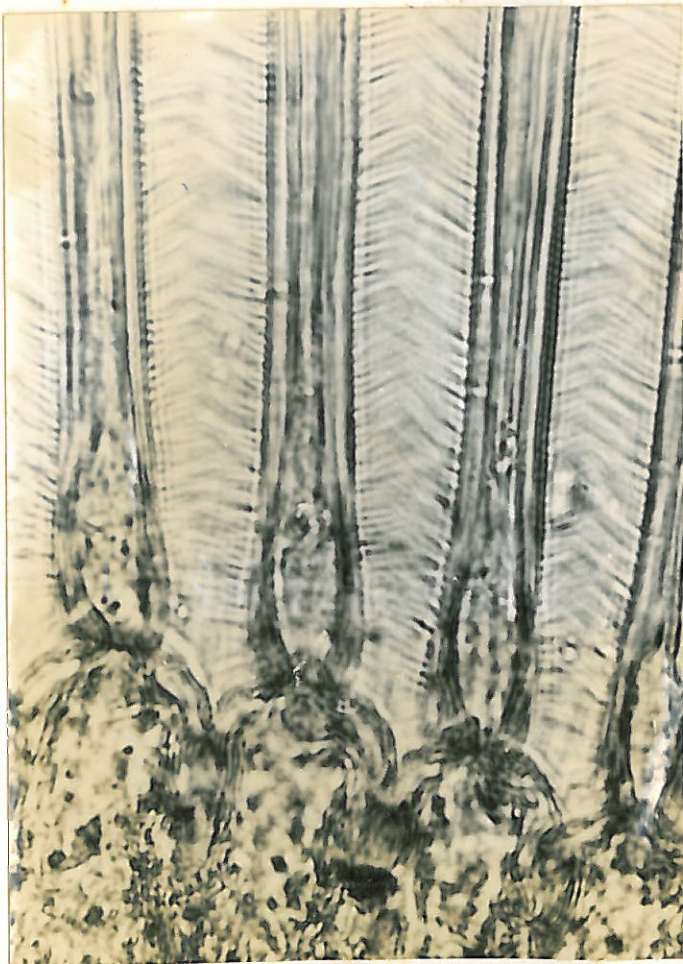


D_2 avancé

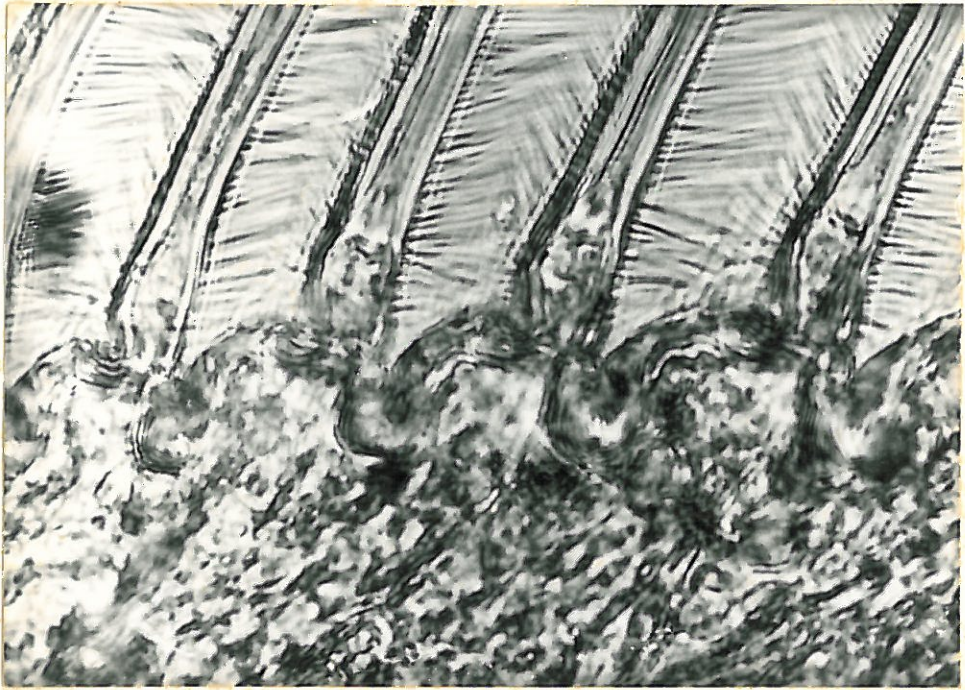
27



28



29



30



31

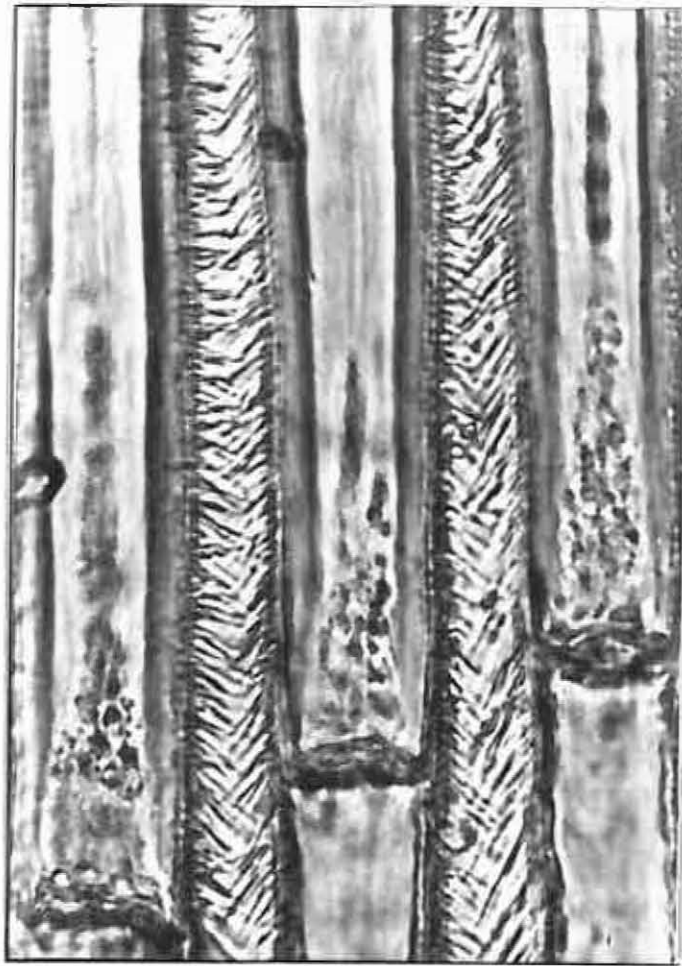


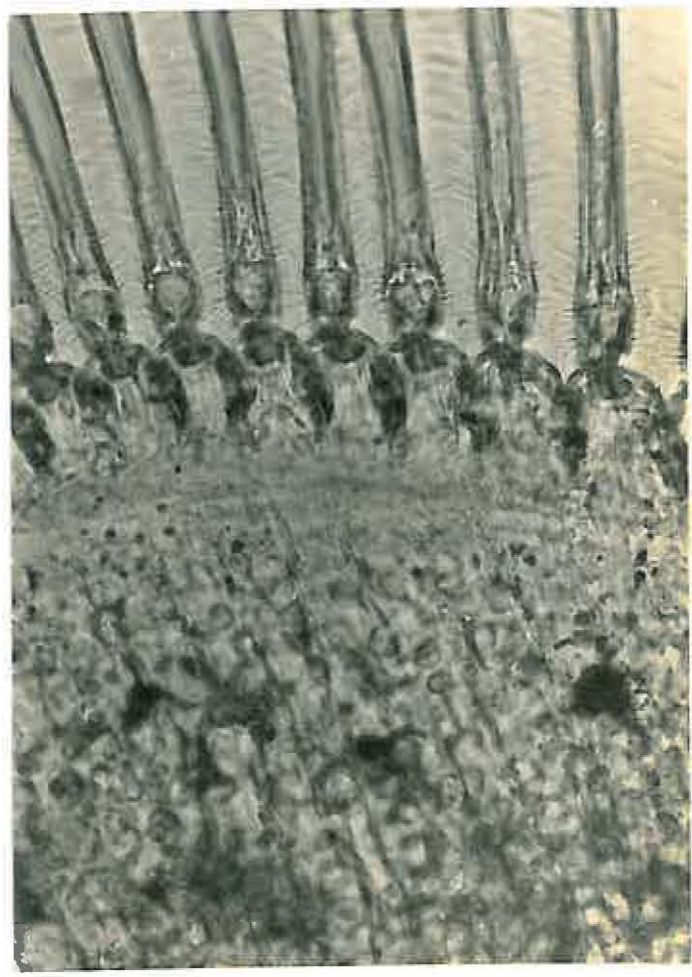
Photo. Corolla
 Planche I/Fond A
 Negatif 59
 Ex 2052 1189

Photo I





Photo. no
 de la planche
 A
 N. gal. n° 69
 Ex 1552
 65



← 2-1-1
 1-1-1

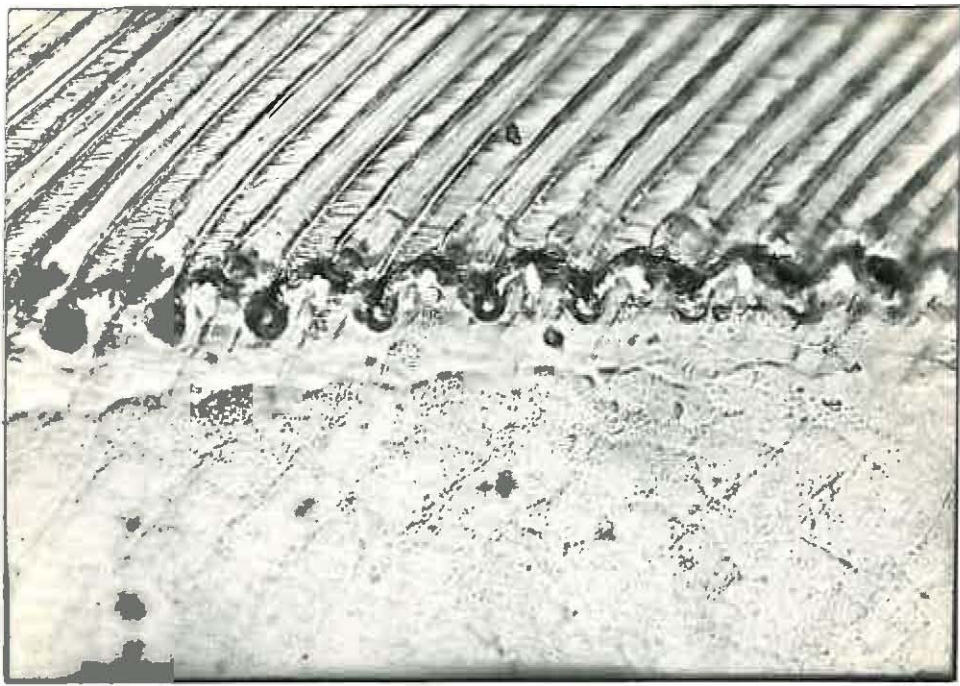


Photo carr
 à Platyche
 III A
 Negatif N° 57

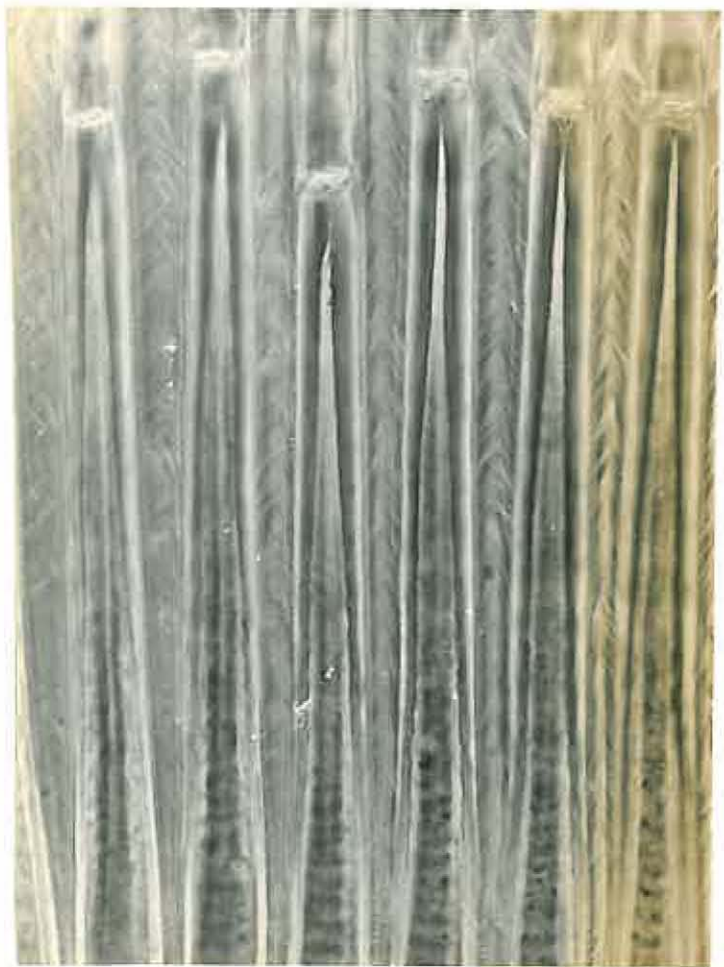
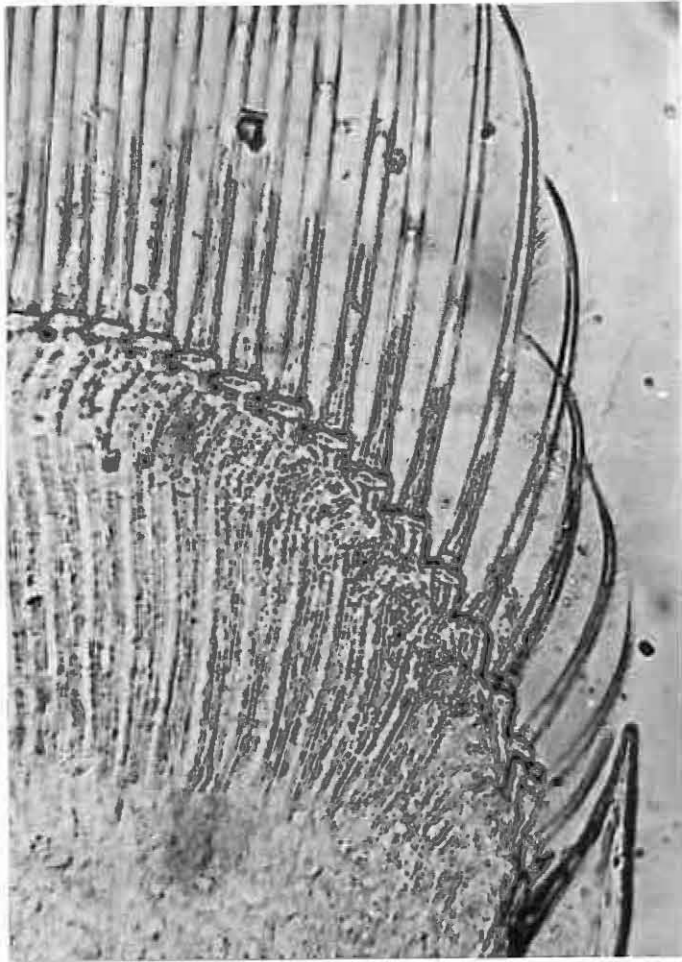


Photo carr
 à Platyche
 200 à 200
 Negatif N° 44

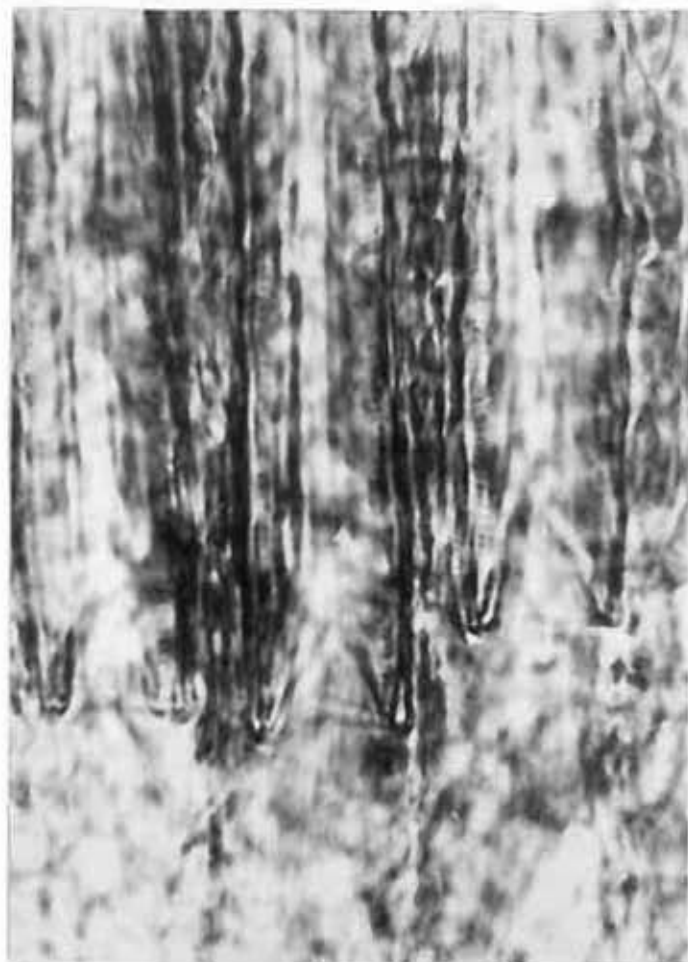


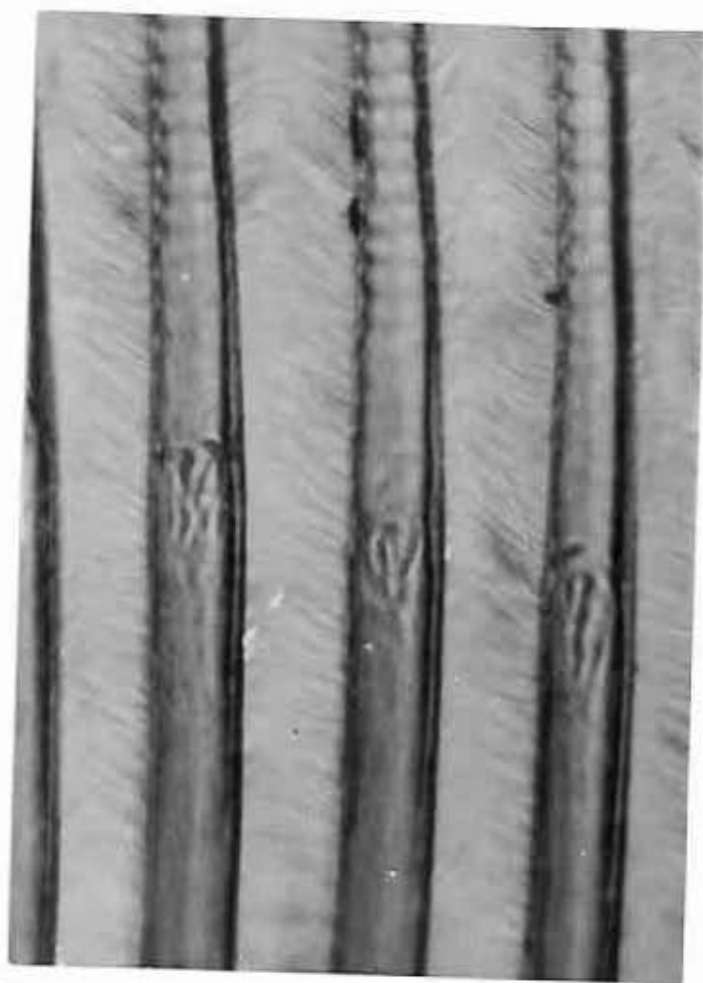
7

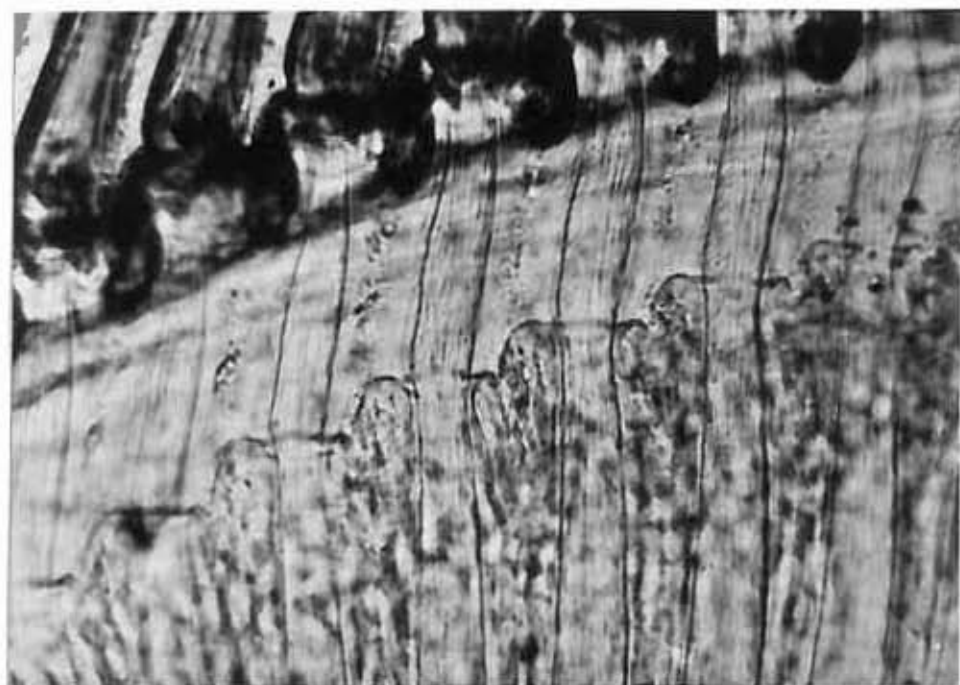


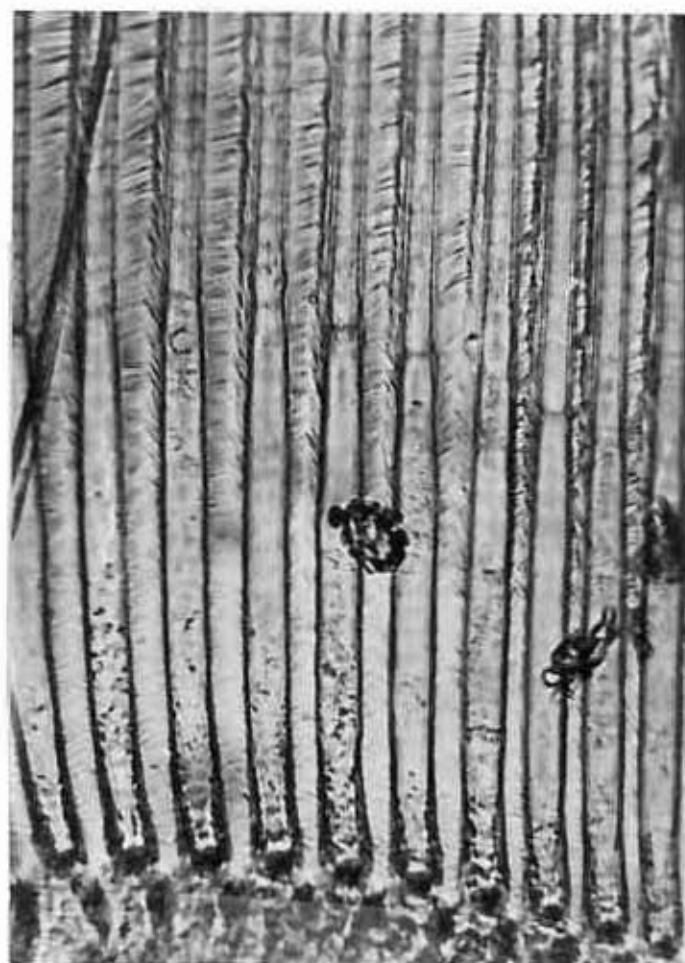
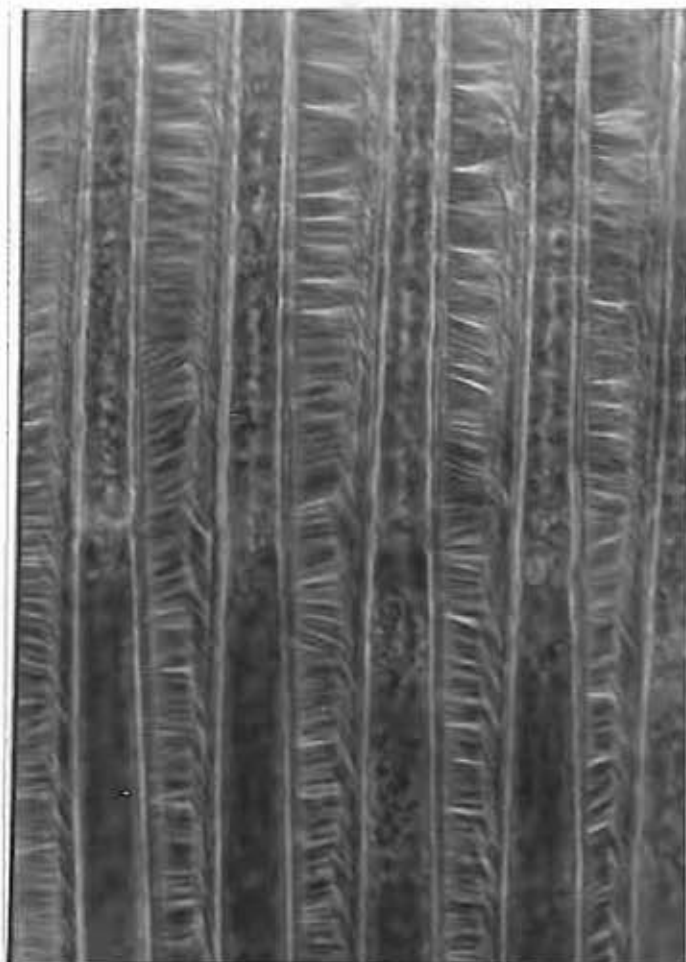
7'













10



35
Photo. coll. à la
Planché Kobak 328
Négatif N° 77

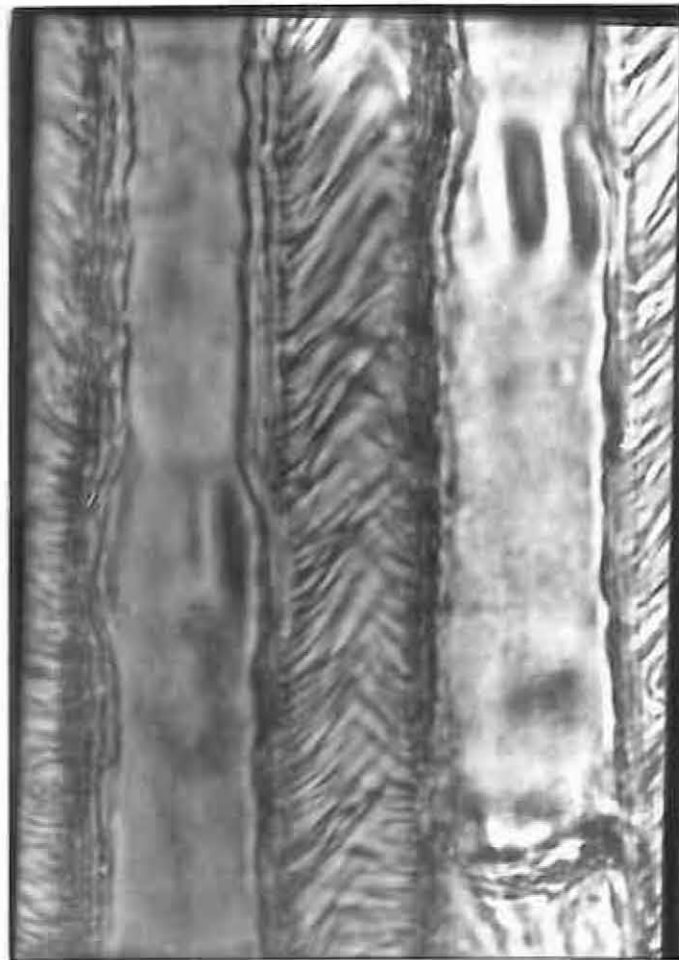


Photo. coll. à la
Planché Kobak 328
Négatif N° 73

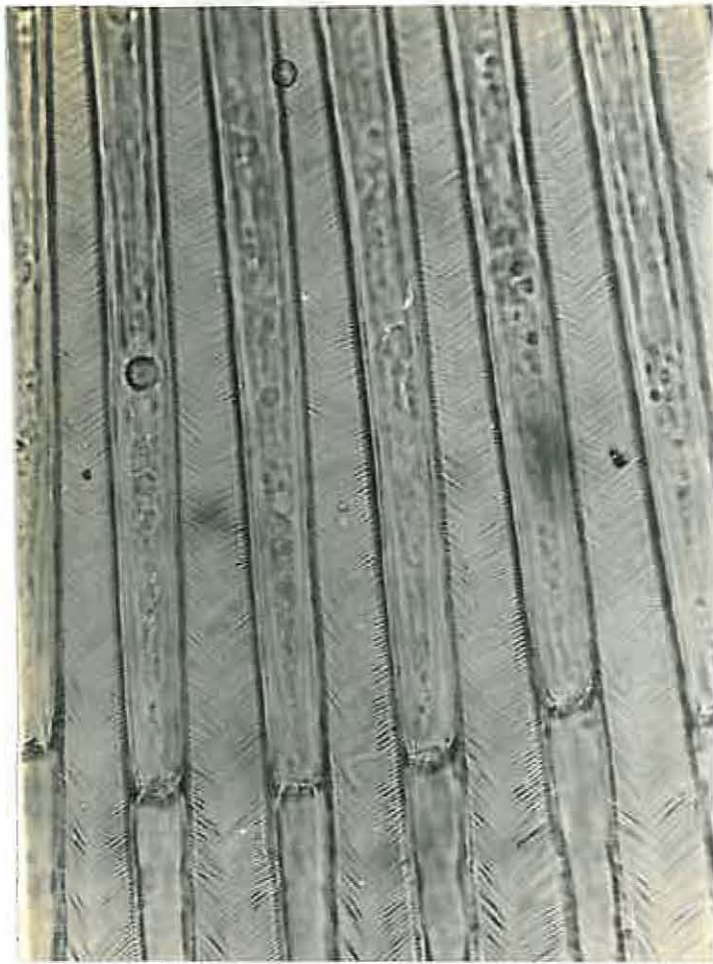
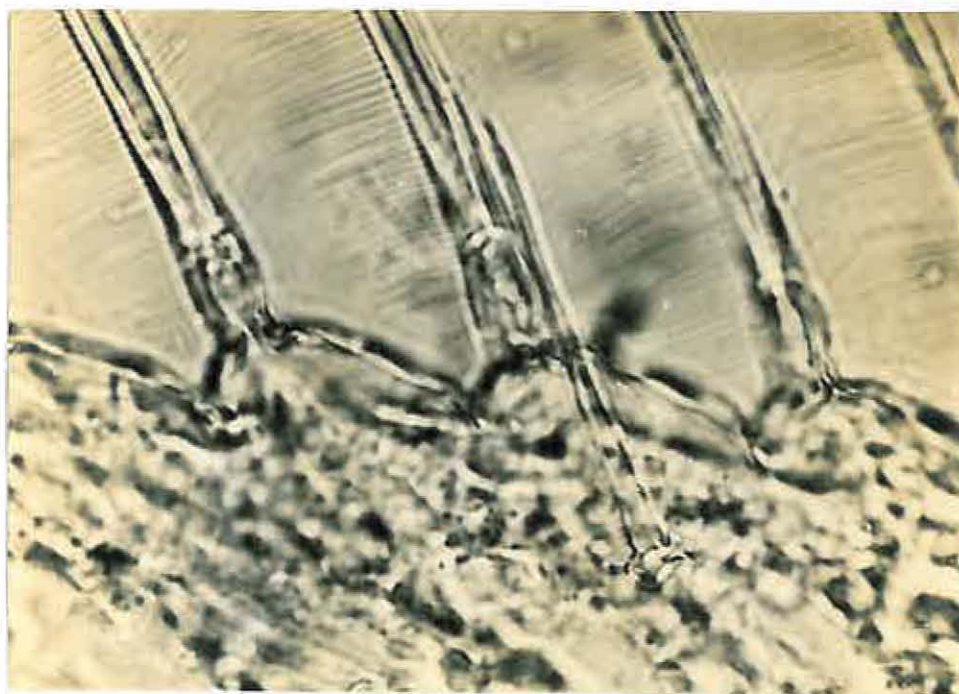


Photo carr 72
Plancher Kodak
de 32 " à 8 c
Négatif FN' 13



Photo carr 73
Négatif FN' 14
de Plancher
de 32 " à 8 c



Correspond. of
Negatif 80 18.2.74
N° 23.



Correspond. of
Negatif 80 18.2.74
N° 28.



Photo - 2
8/20/59
11/20/59



Photo - 3
in the plain
8/20/59
11/20/59



Photo 22
Lycopodium S. PL 80
18-2-79 - Neg N° 22

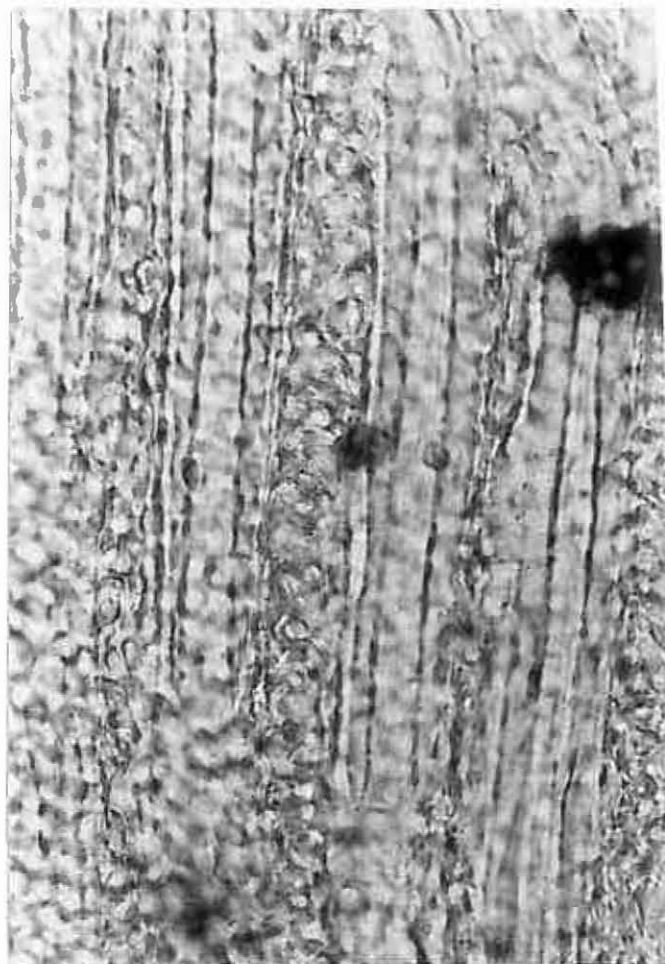


Photo Carr
à la Planchette
20-2-79
Négatif N° 11

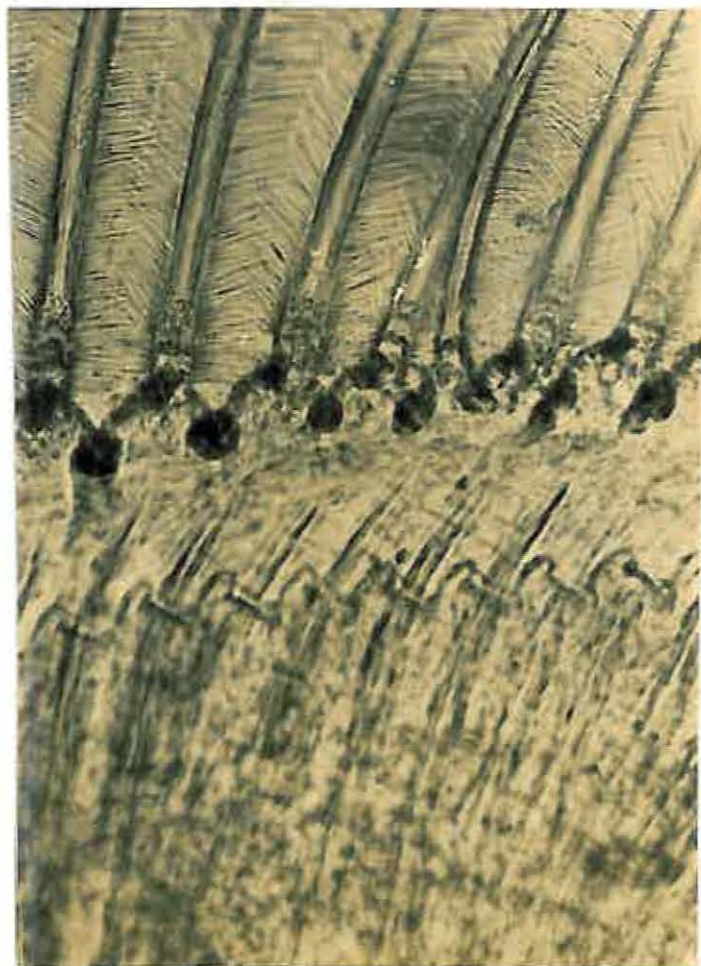
274



correspond Negative
Plumier BB. 50
19.2 74 N. 18.



Carr ou Negatif
de la Planché BB
du 19.2.79 N° 9



Carr ou Negatif
de la Planché BB
du 19.2.79. N° 8



20

G. myosin

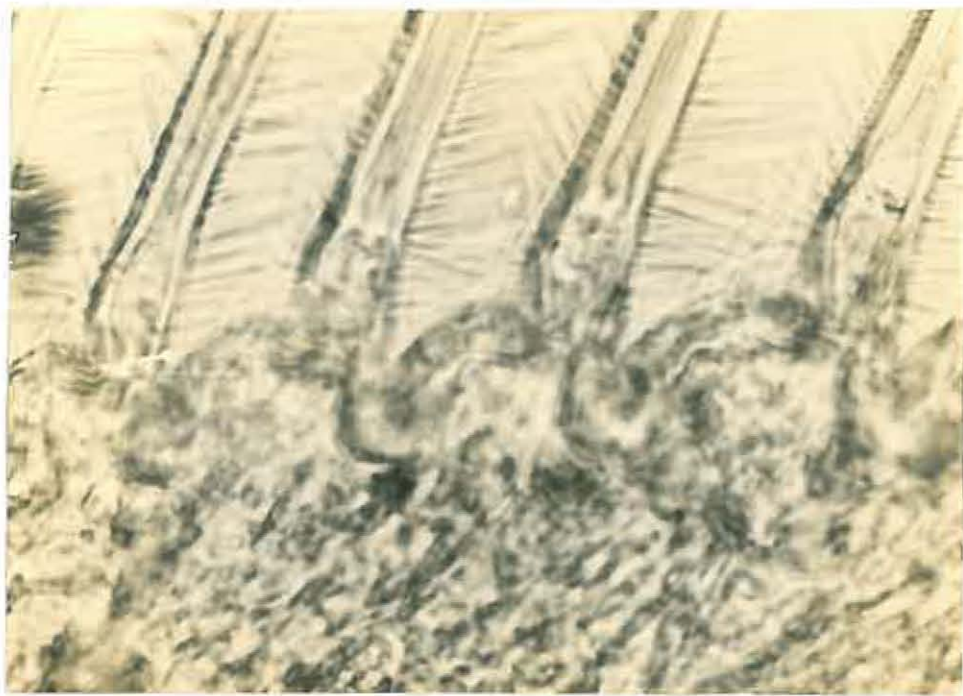


3.0



51

U. 100 - 100 - 100



Corr. ov. Negative
 N° 15 du 19.2.74
 B. B.



00
 du 20.2.74