

LE MÉTABOLISME DU MAGNÉSIUM CHEZ *CANCER IRRORATUS* (SAY, 1817) (CRUSTACÉ DÉCAPODE) *

PAR

JEAN-LOUIS M. MARTIN **

MOTS-CLÉS : Magnésium.
Cancer irroratus.
Crabe.
Cycle d'intermue.

KEY WORDS : Magnesium.
Cancer irroratus.
Crab.
Intermolt cycle.

Résumé

—Le magnésium est présent chez *Cancer irroratus* dans tous les tissus analysés dans le cadre de notre étude. Ce métal est peu concentré par l'organisme. En effet, seul l'exosquelette possède, tout au long du cycle d'intermue, un facteur de concentration, calculé par rapport à l'eau de mer, supérieur à 1.

Excepté pour l'exosquelette, les concentrations maximales sont observées au cours des stades post-exuviaux, c'est-à-dire les stades A et B. Ces fortes concentrations sont dues à une absorption d'eau de mer par l'animal, au cours de la mue et immédiatement après celle-ci.

D'un point de vue quantitatif, dans l'organisme du crabe, le magnésium de constitution est prépondérant au magnésium lié aux phénomènes d'osmorégulation et aux processus enzymatiques.

Dans le muscle, les concentrations du magnésium sont, tout au long du cycle d'intermue, basses et constantes. Ce tissu présente un système de régulation d'absorption du métal contenu dans l'hémolymphe. Les processus de régulation osmotique, dans le tissu musculaire, semblent réalisés plus par l'intermédiaire de molécules organiques que par l'intermédiaire de métaux à fonction osmorégulatrice, tels que le magnésium.

L'absorption du magnésium par voie digestive est prépondérante à toute autre au cours de la mue et de la période post-exuviale. —

Abstract

Metabolism of magnesium in *Cancer irroratus* (Say, 1817) (Crustacea, decapoda).

— Magnesium is, in *Cancer irroratus*, present in all tissues and organs analysed in our study. This metal is slightly concentrated by the organism. Only the exoskeleton possesses, during the whole intermolt cycle a concentration factor, with regard to sea water, higher than 1.

For all tissues and organs, except the exoskeleton, the highest rates are observed during the stages A and B. These high concentrations are the consequence of the strong absorption of sea water by the crab which occurs during the molt and during the stages following the molt.

In the whole crab, magnesium of constitution is quantitatively preponderant with regard to magnesium intervening in the osmoregulatory and enzymatic process.

In the muscles, the rates of magnesium are low and constant during the whole intermolt cycle. This tissue shows a regulatory system for the absorption of the metal being in the hemolymph. The osmotic regulation in muscle seems to be carried out more by organic molecules than by metals with osmoregulatory function as magnesium.

During the molt and during the stages A and B fol-

* Contribution n° 532 du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

** Centre Océanologique de Bretagne (C.O.B.), B.P. 337, F 29273 Brest Cedex.

Le schéma classique du métabolisme du calcium et du strontium, en relation avec l'édification du squelette tégumentaire chez les crustacés décapodes, n'a pu être établi dans le cas du magnésium. Ce métal n'est pas accumulé et remétabolisé dans l'hépatopancréas au cours des étapes qui précèdent la mue, comme c'est le cas du strontium et du calcium, dans le but de constituer une réserve qui, après la mue et transport par l'hémolymphe, sera utilisée pour l'édification du squelette tégumentaire.

lowing the molt, the absorption of magnesium by the digestive tract takes a leading part in the accumulation of this metal by the organism. —

The classical pathway for calcium and strontium metabolism in relation with the synthesis of the exoskeleton in decapod crustaceans has not been established in the case of magnesium. This metal is not accumulated then remetabolised in the hepatopancreas during the stages preceding the molt like calcium and strontium, which constitute a reserve which will be used, after the molt and transport by the hemolymph from the hepatopancreas, for the synthesis of the new exoskeleton.

INTRODUCTION

Le magnésium est un élément indispensable à tous les organismes vivants (BOWEN, 1966). Son étude a été particulièrement développée dans le règne végétal, car c'est un métal constitutif des chlorophylles. En outre, il agit comme activateur de nombreuses enzymes et en particulier la majeure partie des phosphotransférases intervenant dans tous les processus bioénergétiques (DIXON et WEBB, 1965). Il possède de plus des fonctions électrochimiques, catalytiques et structurales.

Chez les organismes marins, et en particulier chez les animaux à carapace ou coquille calcifiée, crustacés décapodes et mollusques bivalves, la fonction essentielle du magnésium est de nature structurale. Toutefois, ce métal ne constitue pas le composant essentiel des carapaces et coquilles (CLARKE et WHEELER, 1922). Les coquilles de mollusques sont essentiellement composées d'aragonite, alors que dans la carapace des crustacés décapodes, la calcite domine (DODD, 1967). Dans l'un et l'autre cas, le métal quantitativement dominant est le calcium. Il faut très certainement chercher dans ce fait l'explication du très grand nombre de travaux qui ont été consacrés au calcium chez les invertébrés marins, et plus particulièrement chez les mollusques (ORTON, 1925; DUGOL, 1939; BEVELANDER et BENZER, 1948; RAO et GOLDBERG, 1954; WILBUR, 1960), chez les échinodermes (HSIAO, 1959; BEVE-

LANDER et NAKAHARA, 1960) et chez les crustacés décapodes (ROBERTSON, 1937; KLEINHOZ, 1941; GIFFORD et JOHNSON, 1962; DALL, 1965; CHAISEMARTIN, 1967; DIGBY, 1967; GREENAWAY, 1972). Par contre, l'étude du magnésium n'a fait l'objet que d'un nombre relativement restreint de travaux parmi lesquels nous pouvons citer entre autres ceux de VINOGRADOV (1953), CHAVE (1954), HARRIS (1965), DODD (1967), GRABYAN (1973). Ces études ont été effectuées sur des mollusques. Chez les crustacés décapodes, le magnésium a fait l'objet de travaux traitant essentiellement du rôle osmorégulateur de ce métal. En effet, LOCKWOOD (1962) considère le magnésium comme un des éléments majeurs de la régulation osmotique chez les crustacés. La plupart des travaux effectués à ce jour ont donc été essentiellement consacrés au métabolisme du magnésium dans l'hémolymphe, l'urine et les muscles des décapodes (PROSSER *et al.*, 1955; RIEGEL et LOCKWOOD, 1961; GROSS, 1964; ENGELHARDT et DEHNEL, 1973). Les connaissances sur le métabolisme du magnésium chez ces animaux sont de ce fait fragmentaires. Aussi était-il intéressant de déterminer, d'un point de vue quantitatif, l'aspect général du métabolisme du magnésium chez un crustacé décapode, et ce, plus particulièrement, en relation avec le phénomène de la mue. En effet, il a été montré (DRACH, 1939; RENAUD, 1949) que la plupart des transformations biochimiques, physiologiques et structurales s'effectuaient chez les crustacés décapodes en étroite relation avec les cycles d'intermue se succédant au cours de l'existence de l'animal.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Notre étude a été effectuée sur *Cancer irroratus* (SAY, 1817). Les animaux ont été pêchés dans la Baie de Térance (Nouvelle-Ecosse, Canada). Après prélèvement et pesée précise, les différents tissus et organes sont desséchés en étuve à 105 °C jusqu'à

l'obtention du poids constant, puis minéralisés à 550 °C. Les cendres sont recueillies dans de l'acide chlorhydrique concentré et pur qui est ensuite dilué. La normalité de la solution obtenue est 0,36 N.

Les analyses ont été effectuées à l'aide d'un spectro-

photomètre d'absorption atomique de marque Perkin-Elmer (modèle 303). Les conditions d'analyse sont celles décrites par SLAVIN (1968) et par Perkin-Elmer Co. (1971).

Les différentes étapes du cycle d'intermue ont été déterminées selon les critères proposés par DRACH

(1939) et DRACH et TCHERNIGOVITZEFF (1967).

Pour chacun des tissus et organes, le nombre d'échantillons analysés à chacune des étapes du cycle d'intermue est le suivant : A1-A2 : 6; B1-B2 : 7; C1-C2 : 6; C3 : 7; C4 : 7; D1-D2 : 9; D3-D4 : 8.

II. — RÉSULTATS

A. — Variations des concentrations du magnésium dans différents tissus et organes.

Au stade A1-A2, exprimées en fonction du poids frais du tissu, les concentrations du magnésium dans l'exosquelette sont faibles, environ 1 700 ppm (*fig. 1*). Toutefois, une augmentation rapide de ces concentrations se produit jusqu'au stade C1-C2. Par la suite, et bien que moins importante que lors des stades A1-A2 à C1-C2, l'accumulation se poursuit jusqu'au stade C4 au cours duquel les concentrations sont maximales et stables. La concentration moyenne du magnésium dans l'exosquelette est au cours de ce stade de 12 480 ppm. Il est à noter que si la croissance observée de C1-C2 à C3 est significative, ($0,01 < P < 0,05$), par contre celle se produisant de C3 à C4 ne l'est pas ($P > 0,1$). Du stade C4 au stade D3-D4, nous observons une diminution des concentrations. Toutefois, celle-ci n'est pas significative ($P > 0,1$).

La courbe représentative des variations des concentrations, exprimées en fonction du poids sec de l'exosquelette (*fig. 2*), est sensiblement identique à celle décrite précédemment. Les concentrations les plus faibles sont observées au stade A1-A2, c'est-à-dire immédiatement après la mue. Les concentrations moyennes sont, au cours de ce stade, égales à 5 064 ppm. Immédiatement après la mue, l'exosquelette concentre fortement le magnésium, jusqu'au stade C4. La croissance des taux de C3 à C4, comme pour les concentrations exprimées en fonction du poids frais du tissu, n'est pas significative ($P > 0,1$). Au stade C4, la concentration moyenne est de 16 190 ppm. Du stade C4 à D3-D4, une baisse non significative ($P > 0,1$) est observée.

Pour l'hépatopancréas, lorsque les concentrations

sont exprimées en fonction du poids frais de l'organe (*fig. 1*), la courbe représentant les variations du magnésium au cours du cycle d'intermue a un aspect inverse de celui décrit dans le cas de l'exosquelette. En effet, la concentration moyenne maximale est dans le cas de cet organe observée au cours des stades A1-A2, c'est-à-dire immédiatement après la mue. Une décroissance rapide et significative des taux de magnésium se produit, de A1-A2 à C1-C2, stade au cours duquel la concentration moyenne est de 800 ppm. Toutefois, la concentration moyenne minimale au cours du cycle d'intermue est observée au stade C3, où elle est de 710 ppm. De C3 à D1-D2, les concentrations sont relativement stables. A partir du stade D1-D2, une légère augmentation des concentrations de magnésium est observée dans cet organe. Lorsque les concentrations sont exprimées en fonction du poids sec (*fig. 2*), dans l'hépatopancréas, une diminution continue des taux de magnésium est observée, de A1-A2 à D1-D2, passant respectivement de 13 030 ppm à 2 410 ppm. Nous remarquons toutefois que cette décroissance est plus rapide de A1-A2 à C3, que de C3 à D1-D2. Comme pour les concentrations exprimées en fonction du poids frais de l'organe, une croissance des taux de magnésium est observée de D1-D2 à D3-D4. Il est à remarquer que les écarts-type caractérisant les moyennes, et plus particulièrement celles exprimées en fonction du poids frais de l'organe, sont relativement restreints, témoignant d'une grande homogénéité des concentrations de magnésium chez des animaux considérés au même stade du cycle d'intermue. Ceci est particulièrement remarquable pour les étapes C1-C2, C4 et D3-D4.

Les concentrations de magnésium dans l'hypoderme (*fig. 1*) présentent un maximum au cours du stade suivant immédiatement l'exuviation, c'est-à-dire en A1-A2. La concentration moyenne est au cours de ce stade de 746 ppm. De A1-A2 à C1-C2, une baisse

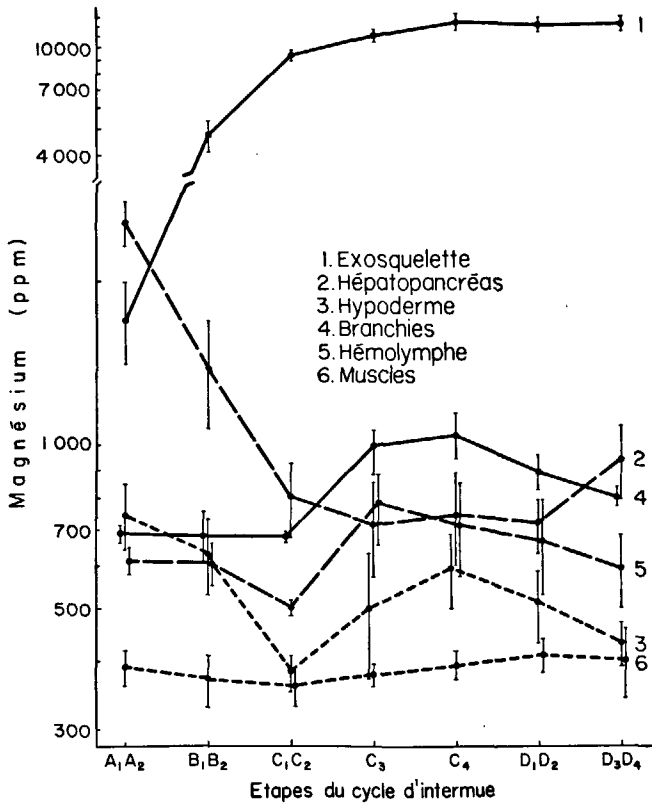


FIG. 1. — Variations des concentrations du magnésium, exprimées en fonction du poids frais, dans différents tissus et organes de *Cancer irroratus*, au cours du cycle d'intermue (moyenne \pm 1 écart-type).

FIG. 1. — Variations of the concentrations of magnesium, with regard to wet weight, in different tissues and organs of *Cancer irroratus*, during the intermolt cycle (mean \pm 1 standard deviation).

significative ($P < 0,01$) est observée. La concentration moyenne minimale au cours du cycle d'intermue se situe au stade C1-C2, et est de 380 ppm. De C1-C2 à C4, les taux de magnésium subissent une augmentation significative ($0,01 < P < 0,05$) pour atteindre 592 ppm. De C4 à D3-D4, une diminution régulière est observée. En D3-D4, la concentration moyenne de magnésium est de 430 ppm. Lorsque les concentrations sont exprimées en fonction du poids sec du tissu (fig. 2), des variations non significatives ($P > 0,1$) sont observées pour l'hypoderme de A1-A2 à C3. Il est à remarquer toutefois que c'est au cours de ces stades que la concentration en magnésium de ce tissu est la plus élevée, le taux maximal moyen étant situé au cours du stade B1-B2 (3 870 ppm). De C3 à D3-D4, les concentrations sont l'objet d'une décroissance significative ($P < 0,01$) rapide. En D3-D4, stades au cours desquels la concentration

moyenne minimale est observée, celle-ci est de 1 393 ppm.

Lorsque les concentrations de magnésium sont exprimées en fonction du poids frais de l'organe (fig. 1), deux phases distinctes de variation peuvent être observées dans le cas des branchies : une phase de stabilité au cours des stades suivant la mue, de A1-A2 à C1-C2, pendant laquelle les taux moyens sont minimaux et varient de 676 ppm à 688 ppm. Cette

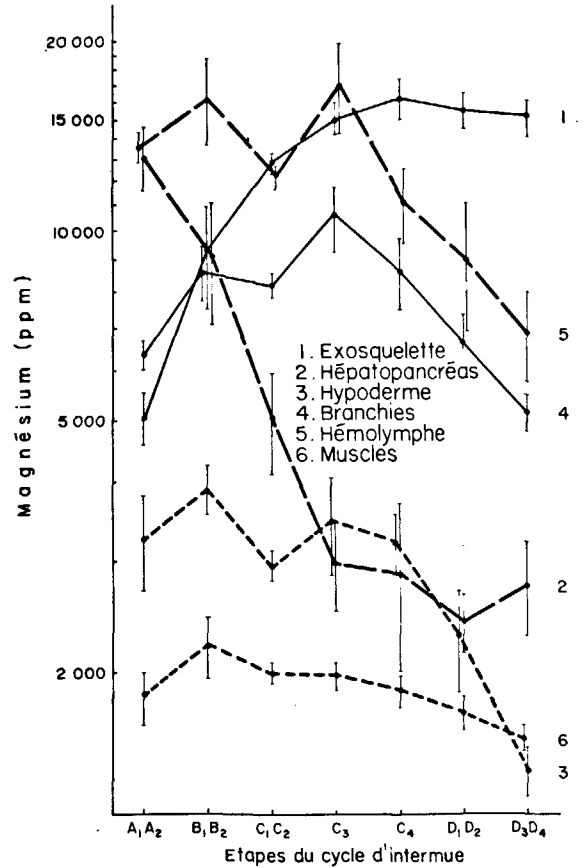


FIG. 2. — Variations des concentrations du magnésium, exprimées en fonction du poids sec, dans différents tissus et organes de *Cancer irroratus*, au cours du cycle d'intermue (moyenne \pm 1 écart-type).

FIG. 2. — Variations of the concentrations of magnesium, with regard to dry weight, in different tissues and organs of *Cancer irroratus*, during the intermolt cycle (mean \pm 1 standard deviation).

relative stabilité de concentration est suivie d'une phase de variation à partir du stade C1-C2. En effet, une augmentation significative ($P < 0,01$) est observée de C1-C2 à C4. En C4, et jusqu'à la mue, les taux de magnésium sont l'objet d'une décroissance significative ($0,01 < P < 0,05$) pour être, en D3-D4, de 803 ppm. Les concentrations exprimées en fonction

MÉTABOLISME DU MAGNÉSIUM CHEZ *CANCER IRRORATUS*

du poids sec de l'organe (fig. 2) sont, dans les branchies, l'objet d'une augmentation de A1-A2 à C3. Au cours de ce stade, la concentration moyenne est de 10 180 ppm. Après C4, et jusqu'à D3-D4, les concentrations diminuent régulièrement de façon significative ($P < 0,01$). En D3-D4, la concentration est de 5 137 ppm.

Selon que les concentrations sont exprimées par rapport au poids frais ou par rapport au poids sec du tissu, les deux courbes traduisant les variations de concentration dans l'hémolymphe au cours du cycle d'intermue sont différentes. Dans le cas du tissu frais (fig. 1), trois phases peuvent être distinguées : de A1-A2 à C1-C2, les concentrations décroissent pour atteindre 500 ppm. De C1-C2 à C3, une augmentation des taux de magnésium, qui sont au cours de ce dernier stade de 770 ppm, est suivie d'une décroissance de C3 à D3-D4. Cette dernière n'est toutefois pas significative ($P > 0,1$). Il est à remarquer que durant cette dernière phase, les écarts-type caractérisant les moyennes déterminées à chacune des étapes du cycle d'intermue, c'est-à-dire C3, C4, D1-D2 et D3-D4, sont relativement importants et témoignent de ce fait du manque d'homogénéité des concentrations du magnésium dans l'hémolymphe de *Cancer irroratus* au cours des étapes considérées. Lorsqu'elles sont exprimées par rapport au poids sec de l'hémolymphe (fig. 2), nous constatons que les concentrations de magnésium sont élevées et relativement stables de A1-A2 à C3. En effet, les variations observées au cours de cette période ne sont que peu ($0,05 < P < 0,1$) ou pas ($P > 0,1$) significatives. En C3, les concentrations moyennes sont de 17 000 ppm. De C3 à D3-D4, les taux de magnésium diminuent de façon rapide, continue et significative ($P < 0,01$) pour atteindre 6 860 ppm au cours du stade D3-D4. Il est à noter que l'hémolymphe est, chez *Cancer irroratus*, le tissu analysé présentant les plus fortes concentrations en magnésium, lorsque celles-ci sont exprimées en fonction du poids sec.

Le tissu musculaire est celui qui présente la plus grande stabilité de concentration de magnésium. En effet, lorsqu'elles sont exprimées en fonction du poids frais, aucune des variations observées au cours du cycle d'intermue n'est significative ($P > 0,01$). D'autre part, à chacune des étapes du cycle, les concentrations sont relativement faibles. Le tissu musculaire est de tous les tissus étudiés celui qui possède les taux de magnésium les plus bas. Les concentrations moyennes minimales et maximales mesurées

au cours du cycle d'intermue sont respectivement de 360 ppm en C1-C2 et de 410 ppm en D1-D2. Lorsque les valeurs sont exprimées en fonction du poids sec du tissu (fig. 2), une augmentation est observée de A1-A2 à B1-B2. Toutefois, celle-ci n'est pas significative. De B1-B2 à D3-D4, les taux de magnésium sont l'objet d'une décroissance qui, bien que faible, est cependant significative ($0,01 < P < 0,05$), et passent respectivement de 2 210 ppm à 1 580 ppm.

Lorsque les concentrations sont exprimées aussi bien en fonction du poids frais que du poids sec du tissu musculaire, les écarts-type caractérisant les moyennes des concentrations déterminées à chacune des étapes du cycle d'intermue sont relativement restreints. Ces écarts-type restreints témoignent de la remarquable constance des concentrations en magnésium du tissu musculaire d'une étape à l'autre, mais également, au sein d'une même étape, d'un individu à l'autre.

B. — Relations entre la teneur en eau et les concentrations de magnésium.

Les droites de régression établies entre la teneur en eau et les concentrations de magnésium, exprimées en fonction du poids sec, dans les différents tissus et organes, sont représentées sur la figure 3. Lorsque les concentrations sont exprimées en fonction du poids frais, seul l'exosquelette présente une forte corrélation négative entre la teneur en eau et les concentrations en magnésium, pour laquelle $r = -0,8432$.

Lorsque les concentrations sont exprimées en fonction du poids sec du tissu, une corrélation négative est observée pour l'exosquelette, alors que pour tous les autres tissus ou organes, une corrélation positive existe entre la teneur en eau et les concentrations en magnésium (fig. 3).

C. — Relations entre les concentrations de magnésium dans l'hémolymphe et dans les autres tissus et organes.

Il a été montré (MARTIN, 1975) que chez *Cancer irroratus*, les variations de la teneur en eau de certains tissus étaient étroitement corrélées avec les variations de la teneur en eau dans l'hémolymphe. Or ce dernier tissu est celui qui présente les plus fortes

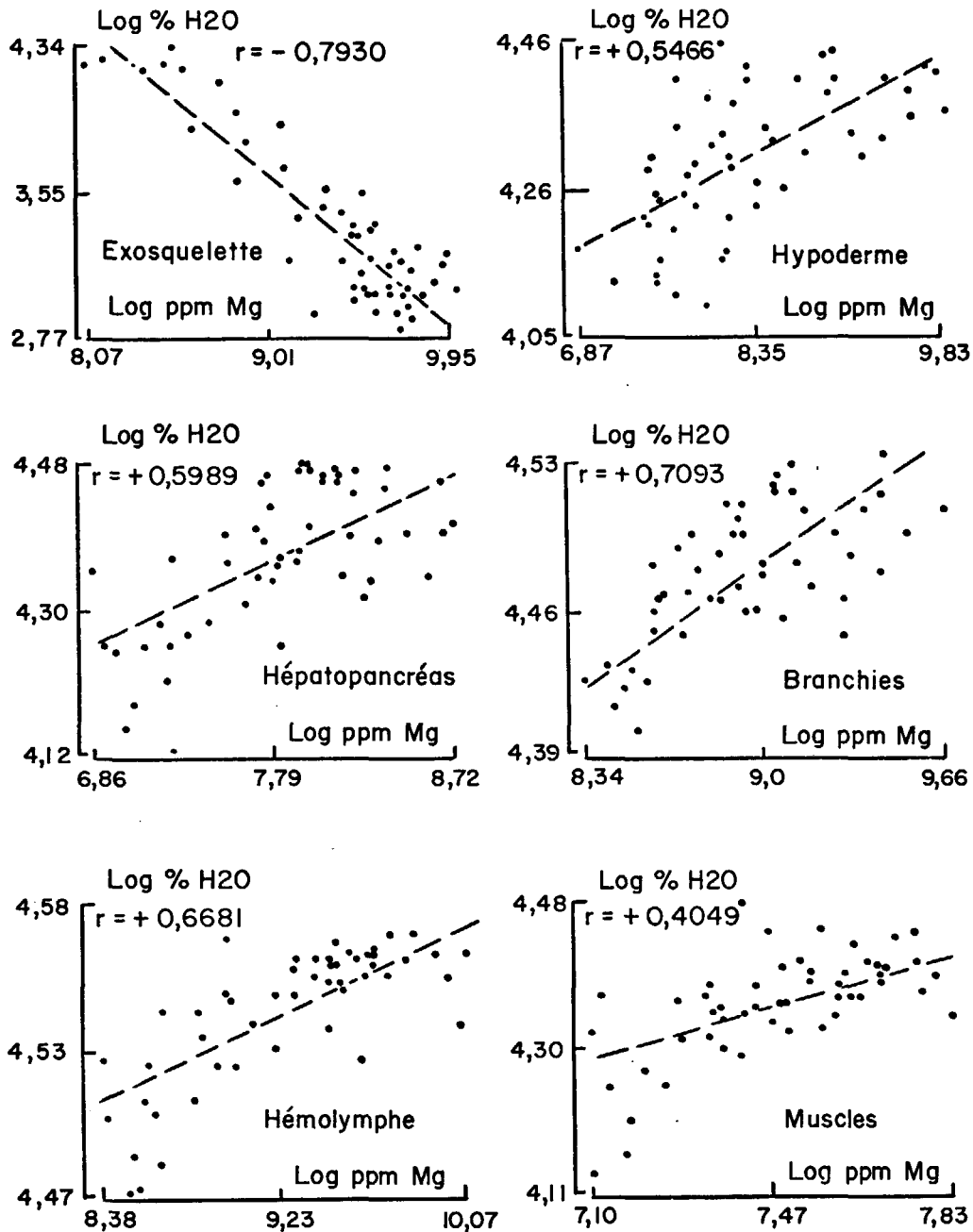


FIG. 3. — Variations comparées des concentrations du magnésium, exprimées en fonction du poids sec, et de la teneur en eau des différents tissus et organes chez *Cancer irroratus*.

FIG. 3. — Relationship between the concentrations of magnesium, with regard to dry weight, and water content in different tissues and organs of *Cancer irroratus*.

concentrations en magnésium lorsque celles-ci sont exprimées par rapport au poids sec.

Lorsque les concentrations de magnésium sont exprimées en fonction du poids frais, une corrélation positive est mise en évidence entre les concentrations dans l'hémolymphe et dans l'hypoderme et les branchies, respectivement $r = +0,4416$ pour la régression

hémolymphe-hypoderme et $r = +0,5446$ pour la régression hémolymphe-branchies. Pour les valeurs exprimées en fonction du poids sec, des corrélations positives existent entre les concentrations de Mg dans l'hémolymphe d'une part, et dans l'hypoderme, l'hépatopancréas et les branchies d'autre part (fig. 4). Il est à remarquer que les coefficients de

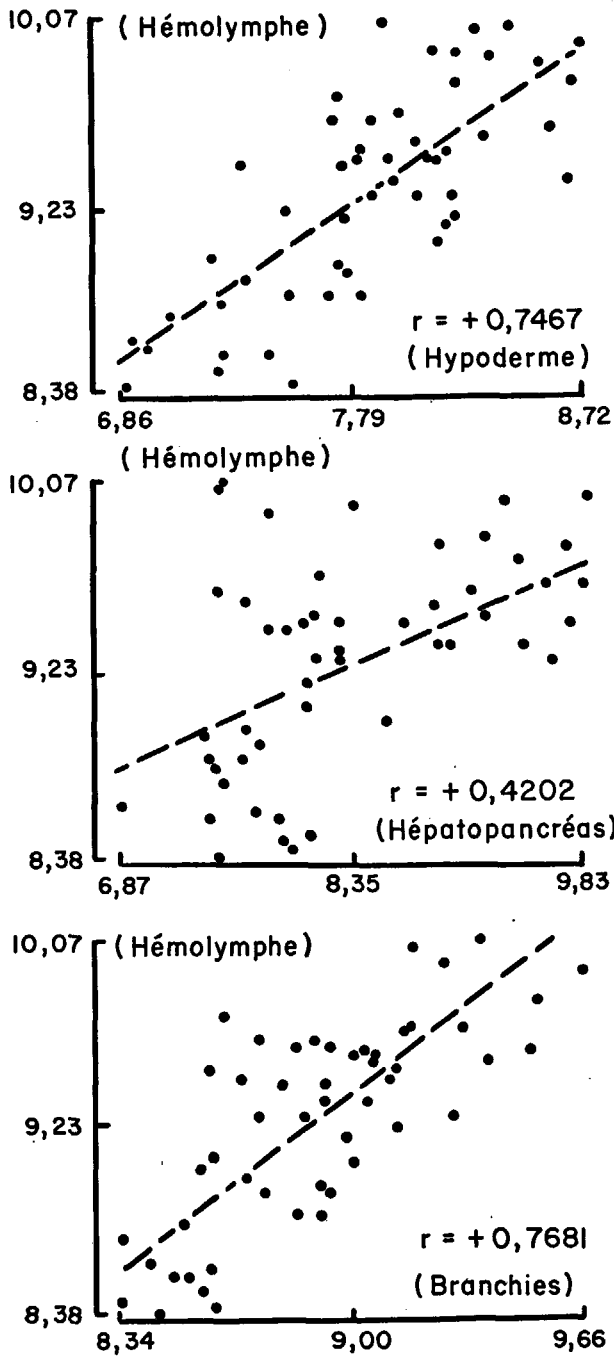


FIG. 4. — Variations comparées des concentrations du magnésium dans l'hémolymphe et dans différents tissus et organes de *Cancer irroratus*. Les concentrations sont exprimées en Log ppm du poids sec.

FIG. 4. — Relationship between the concentration of magnesium in the hemolymph and in different tissues and organs of *Cancer irroratus*. Concentrations are expressed in Log ppm dry weight.

corrélations exprimés par rapport au poids sec sont dans tous les cas supérieurs à ceux exprimés par rapport au poids frais.

D. — Variations du facteur de concentration (Fc) dans les différents tissus et organes au cours du cycle d'intermue.

Pour cette étude, deux compartiments extérieurs ont été considérés. D'une part, l'eau de mer qui correspond au compartiment extérieur de l'animal, mais avec lequel certains tissus sont en contact direct, c'est le cas de l'exosquelette et des branchies, et d'autre part l'hémolymphe. En effet, le système circulatoire des crabes, du type semi-lacunaire, fait que l'hémolymphe constitue le véritable compartiment extérieur de la plupart des tissus de l'animal. Le facteur de concentration déterminé par rapport à l'eau de mer a été calculé en utilisant comme concentration de Mg la valeur moyenne de 1 350 ppm déterminée par GOLDBERG (1963). Lorsque Fc est calculé par rapport à l'eau de mer (tableau I), nous remarquons que pour l'exosquelette celui-ci est, pour toutes les étapes du cycle d'intermue, supérieur à 1. Faible en A1-A2, Fc croît régulièrement jusqu'en C4 où il atteint la valeur de 9,2, puis se stabilise jusqu'à la mue. Inversement, dans l'hépatopancréas, Fc est élevé et supérieur à 1 au cours des étapes suivant immédiatement la mue. A partir de C1-C2, Fc est jusqu'à la mue inférieur à 1. Pour l'hypoderme, les branchies, l'hémolymphe et les muscles, le facteur de concentration est à tous moments, au cours du cycle d'intermue, inférieur à 1. Le muscle est le tissu pour lequel le facteur de concentration du magnésium est le moins élevé. Il est à remarquer qu'au stade C4, seul le facteur de concentration de Mg dans l'exosquelette est supérieur à 1.

Lorsque le facteur de concentration est calculé par rapport à l'hémolymphe (tableau I), Fc déterminé pour l'exosquelette est tout au long du cycle d'intermue supérieur à 1. Pour l'hépatopancréas, les valeurs de Fc, élevées après la mue, décroissent jusqu'en C3. Au cours des étapes C3, C4 et D1-D2, le facteur de concentration est sensiblement égal à 1. Pour l'hypoderme, comme pour l'hépatopancréas, le facteur de concentration décroît immédiatement après la mue. En C1-C2, et jusqu'à la mue, Fc est inférieur à 1. Le facteur de concentration calculé pour les branchies est, à toutes les étapes du cycle d'intermue, toujours supérieur à 1. Il est à noter que dans le cas de cet organe, Fc varie peu. En effet, la valeur minimale

TABLEAU I. — Evolution du facteur de concentration du magnésium, calculé par rapport à l'eau de mer (partie supérieure) et par rapport à l'hémolymphe (partie inférieure) dans différents tissus et organes de *Cancer irroratus*, au cours du cycle d'intermue.

Etape	Exos- squelette	Hépto- pancréas	Hypoderme	Branchies	Hémo- lymphe	Muscles
A1-A2	1,23	1,90	0,55	0,51	0,46	0,29
B1-B2	3,49	1,10	0,47	0,51	0,45	0,27
C1-C2	6,99	0,59	0,28	0,50	0,37	0,27
C3	8,23	0,53	0,37	0,73	0,57	0,28
C4	9,24	0,54	0,44	0,77	0,53	0,29
D1-D2	8,96	0,53	0,38	0,66	0,49	0,30
D3-D4	9,12	0,70	0,32	0,60	0,44	0,30
A1-A2	2,76	4,17	1,21	1,12	1	0,64
B1-B2	7,78	2,45	1,04	1,13	1	0,61
C1-C2	18,85	1,6	0,76	1,35	1	0,72
C3	14,48	0,93	0,65	1,29	1	0,49
C4	17,57	0,04	0,83	1,46	1	0,55
D1-D2	18,3	1,08	0,77	1,34	1	0,62
D3-D4	20,86	1,59	0,73	1,36	1	0,68

moyenne calculée pour l'étape A1-A2 est de 1,12, alors que la valeur maximale moyenne située en C4 est de 1,46. Les valeurs de Fc calculées pour le muscle sont

également relativement stables au cours du cycle d'intermue, de 0,55 en C4 à 0,72 en C1-C2 et toujours inférieures à 1.

III. — DISCUSSION

Lorsque l'on considère les concentrations du magnésium exprimées par rapport au poids sec, dans chacun des tissus, excepté l'exosquelette, celles-ci sont au début du cycle d'intermue, c'est-à-dire en A1-A2, supérieures à celles observées en fin de cycle, en D3-D4. Outre le rejet du squelette tégumentaire, le phénomène essentiel se produisant lors de l'exuviation est un accroissement de la teneur en eau de tous les tissus. Cette eau provient du milieu environnant l'animal au moment où il mue. Or, l'eau de mer contient des quantités relativement importantes de magnésium entrant pour une large part dans les taux de magnésium mesurés au cours des stades suivant la mue : A1-A2 et B1-B2.

Nous avons précédemment démontré (MARTIN, 1975) l'influence de l'hémolymphe sur les variations de la teneur en eau des différents tissus et organes autres que le tissu tégumentaire. Les différentes courbes de régression que nous avons établies, entre la concentration en magnésium et la teneur en eau des différents tissus, ainsi qu'entre la concentration en magnésium de l'hémolymphe d'une part, et dans les

autres tissus et organes d'autre part, montrent que dans l'hépatopancréas, l'hypoderme et les branchies, les variations des teneurs en magnésium au cours du cycle d'intermue sont, outre l'imbibition de ces tissus à partir du milieu extérieur au moment de la mue, sous la dépendance de deux facteurs : la teneur en eau du tissu considéré d'une part, et la teneur en magnésium de l'hémolymphe d'autre part. Lorsque les concentrations sont exprimées en fonction du poids frais et du poids sec du tissu, nous constatons que les branchies contiennent, au stade C4 du cycle d'intermue, de grandes concentrations de magnésium. De plus, ces concentrations sont corrélées étroitement à celles mesurées dans l'hémolymphe. Les branchies des crabes forment un organe très finement irrigué. En outre, celui-ci possède un rôle primordial dans les phénomènes de régulation osmotique chez les crustacés décapodes (ROBERTSON, 1960). Si l'on considère les concentrations relatives du magnésium dans les trois compartiments : eau de mer, branchies et hémolymphe, nous constatons que ces concentrations décroissent du milieu extérieur vers le milieu

MÉTABOLISME DU MAGNÉSIUM CHEZ *CANCER IRRORATUS*

intérieur : la concentration de Mg dans l'eau de mer étant supérieure à la concentration de ce métal dans les branchies, elle-même étant supérieure au taux de magnésium dans l'hémolymphe. L'étude du facteur de concentration de Mg dans la branchie montre que celui-ci est inférieur à 1 lorsqu'il est calculé par rapport à l'eau de mer, et supérieur à 1 lorsqu'il est calculé par rapport à l'hémolymphe. Il semblerait que le magnésium contenu dans les branchies soit pour sa plus grande part d'origine externe, donc provenant de l'eau de mer environnant l'animal. Le magnésium est absorbé chez les crustacés décapodes, par des phénomènes de simple diffusion (WEBB, 1940). Les concentrations de ce métal dans l'hémolymphe, inférieures à celles mesurées dans l'eau de mer, semblent de ce fait être plus la conséquence d'une excrétion active de ce métal, que d'une barrière qu'opposerait la branchie à sa pénétration dans l'organisme. Il est très difficile cependant de déterminer le rôle exact des branchies dans la régulation du magnésium. D'une part, il est connu (ROBERTSON, 1960) que ce métal est excrété essentiellement par la glande antennaire. D'autre part, en ce qui concerne l'absorption de Mg au niveau branchial, celle-ci est difficile à évaluer, en raison de la difficulté dans laquelle nous nous trouvons de contrôler l'absorption de l'eau de mer par l'intermédiaire du système digestif. Il nous est cependant permis d'affirmer que l'absorption par voie digestive est prépondérante au cours de la période post-exuviale, c'est-à-dire en A1-A2 et B1-B2. En effet, dans l'hépatopancréas, le facteur de concentration est supérieur à 1 au cours des étapes suivant la mue. Par la suite, au cours des étapes C3, C4 et D1-D2, c'est-à-dire considéré en temps durant la plus grande partie du cycle d'intermue, Fc se stabilise aux environs de 1. Les valeurs supérieures à 1, mises en évidence au cours des étapes A1-A2, B1-B2 et C1-C2, sont dues à l'eau ingérée par l'animal au moment de la mue.

Au stade C4 du cycle d'intermue, la concentration de magnésium dans l'hémolymphe représente 53 % de la concentration de ce métal dans l'eau de mer. Ce chiffre est en concordance avec les résultats obtenus par WEBB (1940) et par ROBERTSON (1949, 1953) qui montrent que la concentration en magnésium dans l'hémolymphe, exprimée en pourcentage de la concentration du métal dans l'eau de mer, est chez toutes les espèces de crustacés décapodes étudiées inférieure à 100 %.

Il est généralement admis (ROBERTSON, 1960; LOCK-

WOOD, 1962; Mc FARLAND et LEE, 1963) que le rapport :

$$\frac{\text{concentration de Mg dans l'hémolymphe}}{\text{concentration de Mg dans l'eau de mer}} \times 100$$

est inversement proportionnel à l'activité physique du crustacé. Chez *Dromia vulgaris* et *Maia squinado*, animaux dont l'activité physique est faible, ce rapport est respectivement égal à 99 et 81 %. Chez des animaux « vifs », tels que *Homarus gammarus* et *Palinurus elephas*, ce rapport est égal à 14 et 29 % respectivement (ROBERTSON, 1960). Bien que cette classification soit subjective, *Cancer irroratus* obéit à cette loi. En effet, du point de vue activité physique, et du point de vue pourcentage des concentrations du magnésium dans l'hémolymphe calculées par rapport à celles dans l'eau de mer, ce crabe peut être situé entre *D. vulgaris* et *M. squinado* d'une part, et *H. gammarus* et *P. elephas* d'autre part. Il est à noter que chez *Cancer magister* dont le comportement et l'activité physique sont comparables à ceux de *Cancer irroratus*, le rapport des concentrations de magnésium précédemment défini est sensiblement égal à 50 % (ENGELHARDT et DEHNEL, 1973), c'est-à-dire très proche de celui déterminé chez *Cancer irroratus*.

Il a été montré au cours d'un travail consacré à l'étude des métaux dans l'organisme de *Cancer irroratus* (MARTIN, 1974) que les concentrations de magnésium dans l'organisme *in toto* étaient supérieures à celles de l'eau de mer. Lorsque les concentrations sont exprimées en fonction du poids frais, au stade C4, seul l'exosquelette contient plus de magnésium que l'eau de mer. Tous les autres tissus présentent un facteur de concentration inférieur à 1. ENGELHARDT et DEHNEL (1973) montrent chez *Cancer magister* que seul le magnésium, parmi les ions étudiés, Mg, Ca, K, Na et Cl, est régulé hypotoniquement par rapport à l'eau de mer. Or, nous avons montré (MARTIN, 1974) que le facteur de concentration dans l'organisme *in toto* de *Cancer irroratus* était supérieur à 1. Le métabolisme du magnésium est donc chez cet animal principalement axé sur la constitution de l'exosquelette. D'un point de vue quantitatif, le magnésium de constitution est prépondérant au magnésium lié aux processus enzymatiques et aux phénomènes d'osmorégulation.

Le tissu musculaire est celui qui présente les concentrations de magnésium les moins élevées. Celles-ci sont en outre remarquablement stables tout au long du cycle d'intermue. En effet, les concentrations

exprimées en fonction du poids frais du tissu ne sont l'objet d'aucune variation significative au cours de ce cycle. De plus, à tout moment, les teneurs en magnésium du muscle sont inférieures à celles mesurées dans l'hémolymphe. Le tissu musculaire possède donc un système qui régule la pénétration du magnésium contenu dans son milieu extérieur, c'est-à-dire l'hémolymphe. Ce système joue un rôle de barrière vis-à-vis du magnésium, et maintient les concentrations de Mg du tissu musculaire sensiblement constantes tout au long du cycle d'intermue.

ROBERTSON (1961) montre, d'une part, que l'hémolymphe des crustacés décapodes est isosmotique à l'eau de mer environnant l'animal, et d'autre part, que le tissu musculaire est isosmotique à l'hémolymphe. Au cours du cycle d'intermue, les concentrations de magnésium dans l'hémolymphe sont l'objet de variations significatives. Les teneurs en magnésium du tissu musculaire sont pour leur part remarquablement stables. Le maintien de l'équilibre osmotique entre ces deux tissus, hémolymphe et muscle, ne pourra donc être réalisé qu'en faisant intervenir essentiellement des éléments à pouvoir osmorégulateur, autres que le magnésium. SHAW (1958) montre une déficience très marquée, par rapport à l'hémolymphe, des ions inorganiques dans le tissu musculaire des crustacés décapodes. Cette déficience ne pourra être compensée que par une très forte concentration d'ions organiques. Les taux d'acides aminés et d'azote soluble sont très importants dans le muscle des crustacés (SILBER, 1941; RICHARD et CECALDI, 1974). D'autre part, dans ce tissu, les taux d'acides aminés libres augmentent très fortement, dans un rapport de 9, au cours des stades d'intermue C3 et C4 (TORRES, 1973). Cette augmentation s'effectue, alors que les taux de magnésium croissent dans l'hémolymphe. Il y a donc tout lieu de penser que chez *Cancer irroratus*, l'équilibre osmotique du tissu musculaire avec l'hémolymphe est essentiellement contrôlé par des molécules organiques, telles que les acides aminés libres, plutôt que par des ions inorganiques tels que le magnésium.

Le métabolisme du calcium chez les crustacés à exosquelette de nature calcaire, qui est axé essentiellement sur la constitution de ce tégument, peut être schématisé de la façon suivante : avant la mue, d'importantes quantités de ce métal sont mises en réserve dans l'hépatopancréas. Cette réserve est constituée de calcium provenant de deux origines : d'une part la réutilisation des ions Ca libérés par la résorption de la couche interne de l'exosquelette qui

précède la mue (TRAVIS, 1955); d'autre part, cette mise en réserve est la conséquence d'une accumulation de calcium d'origine nutritionnelle. ROBERTSON (1937) montre, chez *Carcinus maenas*, que la plus grande partie du calcium contenu dans l'exosquelette de l'animal provient de l'hépatopancréas dans lequel ce métal avait préalablement été mis en réserve.

Après la mue, les ions calcium sont transportés jusqu'au squelette tégumentaire par l'hémolymphe. Immédiatement après la mue, les concentrations de Ca dans ce tissu sont très élevées (DONAHUE, 1963; GLYNN, 1968; BURSEY et LANE, 1971). Un schéma sensiblement identique a été mis en évidence pour le strontium chez *Carcinus maenas* (MARTIN, 1972).

Il semble que ce schéma ne soit pas applicable au métabolisme du magnésium. D'une part, les concentrations de ce métal dans l'hémolymphe, exprimées en fonction du poids frais, sont relativement basses au début du cycle d'intermue. En effet, les concentrations les plus élevées sont observées au cours des stades C3 et C4, alors que l'exosquelette est achevé. D'autre part, les concentrations dans l'hépatopancréas au début du cycle d'intermue sont supérieures à celles mesurées à la fin du cycle. L'augmentation observée dans cet organe de D1-D2 à D3-D4 n'est pas significative. Il n'y a donc pas de mise en réserve de magnésium dans l'hépatopancréas avant la mue. Les concentrations élevées de magnésium dans cet organe au cours de l'étape A1-A2 sont dues à l'eau d'imbibition provenant du milieu extérieur. Cependant, les concentrations de magnésium dans l'hépatopancréas décroissent de A1-A2 à C3. Cette période correspond à la phase de formation de l'exosquelette. Le magnésium utilisé dans la constitution de ce tissu pourrait en partie provenir du métal accumulé dans l'hépatopancréas au cours de la mue, en même temps que l'eau d'imbibition. Les concentrations de magnésium dans cet organe diminuent dès la mue. Ce métal ne ferait que transiter dans celui-ci, de même que dans l'hémolymphe. En effet, dans ce tissu les variations observées ne montrent pas d'augmentation des concentrations au cours des stades suivant la mue.

L'accumulation du magnésium dans l'exosquelette pourrait par ailleurs être le fait de phénomènes chimiques et physiques plutôt que physiologiques et biochimiques. La carapace des crustacés décapodes est formée de calcite (DODD, 1967). PESRET (1972) montre que dans le métabolisme de ce minéral, 67 % des ions carbonates sont complexés par des ions magnésium. La liaison carbonates-magnésium est de nature purement physico-chimique. Le magnésium

MÉTABOLISME DU MAGNÉSIUM CHEZ *CANCER IRRORATUS*

entrant dans la composition de la carapace des crustacés décapodes pourrait donc être prélevé directement dans le milieu environnant l'animal au fur et à mesure de la formation des cristaux de calcite par dépôt d'ions calcium d'origine interne à l'animal.

Dans un travail consacré à la concentration des métaux dans l'organisme entier de l'animal, nous avons remarqué (MARTIN, 1974) que les corrélations entre les concentrations du magnésium d'une part, et celles

du calcium et du strontium d'autre part, exprimées en fonction du poids sec, n'étaient pas significatives ($p > 0,1$), alors que les corrélations Ca-Sr l'étaient dans tous les cas ($P < 0,01$). Ces résultats confirment les différences de métabolisme existant entre Mg d'une part, et Ca et Sr d'autre part, en liaison avec la mue, et plus particulièrement avec l'édification du squelette tégumentaire après l'exuviation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BEVELANDER, G., BENZER, P., 1948. — Calcification in marine molluscs. *Biol. Bull.*, **94** : 176-183.
- BEVELANDER, G., NAKAHARA, H., 1960. — Development of the skeleton of the sand dollars (*Echinarachnius parma*). In : Calcification in biological systems. *Amer. Ass. adv. Sci.*, **64** : 41-56.
- BOWEN, H. J. M., 1966. — Trace elements in biochemistry. *Academic Press*, London, 241 p.
- BURSEY, C. R., LANE, C. E., 1971. — Osmoregulation in the pink shrimps, *Panaeus duorarum* Burkenroad. *Comp. Biochem. Physiol.*, **39 A** : 483-493.
- CHAISEMARTIN, C., 1967. — Contribution à l'étude de l'économie calcique chez les Astacidae. Influence du milieu de vie. Thèse de Doctorat ès Sciences, Poitiers.
- CHAVE, K. E., 1954. — Aspects of biochemistry of magnesium. I. Calcareous marine organisms. *J. Geol.*, **62** : 266-283.
- CLARKE, F. W., WHEELER, W. C., 1922. — Inorganic constituents of marine invertebrates. *U. S. Geol. Surv. Profess. Papers*, **124** : 1-62.
- DALL, W., 1965. — Studies on the physiology of a shrimp, *Metapenaeus* sp. (crustacea : decapoda : penaeidae). V. Calcium metabolism. *Austr. J. mar. Freshwat. Res.*, **16** : 181-203.
- DIGBY, P. S. B., 1967. — Calcification and its mechanism in the shore crab *Carcinus maenas* (L.). *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **178** : 129-146.
- DIXON, M., WEBB, E. C., 1965. — Enzymes. *Longmans, Green and Co*, London, 950 p.
- DODD, J. R., 1967. — Magnesium and strontium in calcareous skeletons : a review. *J. Paleont.*, **41** : 1313-1329.
- DONAHUE, J. K., 1963. — Studies on ecdysis in the american lobster (*Homarus americanus*). II. Serum calcium levels under various normal conditions. *Fish. Res. Bull.*, **13** : 3-11.
- DRACH, P., 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, **19** : 103-391.
- DRACH, P., TCHERNIGOVITZEFF C., 1967. — Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux crustacés. *Vie Milieu*, **17** : 595-609.
- DUGOL, L. P., 1939. — Calcium of shell as buffer in clams. *J. Cell. comp. Physiol.*, **13** : 235-251.
- ENGELHARDT, F. R., DEHNEL, P. A., 1973. — Ionic regulation in the Pacific edible crab, *Cancer magister* (Dana). *Canad. J. Zool.*, **51** : 735-743.
- GIFFORD, C. A., JOHNSON, R. F., 1962. — Distribution of calcium in the land crab, *Cardisoma guanhumi*, during shell wound recalcification. *Comp. Biochem. Physiol.*, **7** : 227-231.
- GLYNN, J. P., 1968. — Studies on the ionic protein and phosphate changes associated with the moult cycle of *Homarus vulgaris*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **26** : 937-946.
- GOLDBERG, E. D., 1963. — The oceans as a chemical system. In : The sea, vol. 2. *Intersciences Publishers*, New-York, 554 p.
- GRABYAN, R. J., 1973. — Variations in the concentrations of magnesium and strontium in recent shells of *Tivela stultorum*. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, **72** : 42-48.
- GREENAWAY, P., 1972. — Calcium regulation in the freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet). I. Calcium balance in the intermolt animal. *J. exp. Biol.*, **57** : 471-487.
- GROSS, W. J., 1964. — Trends in water and salt regulation among aquatic and amphibious crabs. *Biol. Bull.*, **127** : 447-466.
- HARRIS, R. C., 1965. — Trace elements distribution in molluscan skeletal material. I. Magnesium, iron, manganese and strontium. *Bull. mar. Sci. Gulf Carrib.*, **15** : 265-273.
- HSIAO, S. C., 1959. — The source and process of uptake of calcium in the early formation of sea urchin skeleton. *Anat. Rec.*, **134** : 582-583.
- KLEINHOLZ, L. H., 1941. — Molting and calcium deposition in decapod crustaceans. *J. Cell. comp. Physiol.*, **18** : 101-107.
- LOCKWOOD, A. P. M., 1962. — The osmoregulation of crustacea. *Biol. Rev.*, **37** : 256-305.
- MARTIN, J. L. M., 1972. — Etude de l'absorption, de la concentration et du métabolisme de strontium 85 chez le crustacé décapode *Carcinus maenas*. *Mar. Biol.*, **12** : 154-158.
- MARTIN, J. L. M., 1974. — Metals in *Cancer irroratus* (crustacea decapoda) : concentrations, concentration factors, discrimination factors, correlations. *Mar. Biol.*, **28** : 245-251.

- MARTIN, J. L. M., 1975. — Recherches sur le métabolisme des métaux chez les crustacés décapodes marins; leurs rapports avec la mue et la reproduction. *Thèse de Doctorat ès Sciences*, Marseille.
- McFARLAND, W. N., LEE, B. D., 1963. — Osmotic and ionic concentration of panacidean shrimps of Texas coast. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.*, **13** : 391-417.
- PERKIN-ELMER Co., 1971. — Analytical methods for atomic absorption spectrophotometry. *Norwalk, Connecticut*.
- PESRET, F., 1972. — Kinetics of carbonate-sea water interactions. *M. S. Thesis*, University of Hawai.
- ORTON, J. H., 1925. — The conditions of calcareous metabolism in oysters and other marine animals. *Nature, Lond.*, **116** : 13.
- PROSSER, C. L., GREEN, S. W., CHOW, T. S., 1955. — Ionic and osmotic concentrations in the blood and urine of *Pachygrapsus crassipes* acclimated to different salinities. *Biol. Bull.*, **109** : 99-107.
- RAO, K. P., GOLDBERG, E. D., 1954. — Utilisation of dissolved calcium by a pelecypod. *J. Cell. comp. Physiol.*, **43** : 283-292.
- RENAUD, L., 1949. — Le cycle des réserves organiques chez les crustacés décapodes. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, **24** : 259-357.
- RICHARD, P., CECCALDI, H. J., 1974. — Variations des acides aminés libres du muscle et de l'hépatopancréas de *Penaeus kerathurus* en fonction de la dessalure. *9th Europ. Mar. Biol. Symp. Abstr. Paper* : 54-55.
- RIEGEL, J. A., LOCKWOOD, A. P. M., 1961. — The role of the antennal gland in the osmotic and ionic regulation of *Carcinus maenas*. *J. exp. Biol.*, **38** : 491-499.
- ROBERTSON, J. D., 1937. — Some features of the calcium metabolism of the shore crab (*Carcinus maenas* Pennant). *Proc. Roy. Soc. Lond.*, **124** : 162-182.
- ROBERTSON, J. D., 1949. — Ionic regulation in some marine invertebrates. *J. exp. Biol.*, **26** : 182-200.
- ROBERTSON, J. D., 1953. — Further studies on ionic regulation in marine invertebrates. *J. exp. Biol.*, **39** : 277-296.
- ROBERTSON, J. D., 1960. — Osmotic and ionic regulation. *In* : Physiology of crustacea, vol. 1. T. H. WATERMAN, Ed., *Academic Press*, New-York, 670 p.
- ROBERTSON, J. D., 1961. — Studies on the chemical composition of muscle tissues. II. The abdominal flexor muscles of the lobster. *Nephrops norvegicus* (L.). *J. Cell. Biol.*, **38** : 707-728.
- SHAW, J., 1958. — Osmoregulation in the muscle fibres of *Carcinus maenas*. *J. exp. Biol.*, **35** : 920-929.
- SILBER, R. H., 1941. — The free amino-acids of lobster nerves. *J. cell. comp. Physiol.*, **18** : 21-30.
- SLAVIN, W., 1968. — Atomic absorption spectroscopy. *Intersciences Publishers*, New-York.
- TORRÈS, C., 1973. — Variations du pool des acides aminés libres du muscle abdominal de *Penaeus kerathurus* au cours du cycle d'intermue, et au cours du jeûne. *Comp. Biochem. Physiol.*, **45 B** : 1-12.
- TRAVIS, D. F., 1955. — The molting cycle of the spiny lobster *Palinurus argus*, Latreille. II. Pre-ecdysial histochemical changes in the hepatopancreas and integumental tissues. *Biol. Bull.*, **108** : 88-112.
- VINOGRADOV, A. P., 1953. — The elementary chemical composition of marine organisms. *Mem. Sears Fdn mar. Res.*, **2**, Yale University Press, New-Haven, 647 p.
- WEBB, D. A., 1940. — Ionic regulation in *Carcinus maenas*. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, **129** : 107-136.
- WILBUR, K. M., 1960. — Shell structure and mineralisation in molluscs. *In* : Calcification in biological systems. *Amer. Ass. adv. Sci. Publ.*, **64** : 15-40.