

Ecophysiologie

**ADAPTATIONS ECOPHYSIOLOGIQUES DE CERTAINS
CRUSTACÉS, MOLLUSQUES ET POLYCHÊTES AUX
VARIATIONS DE SALINITÉ DU MILIEU INTERTIDAL**

par

Charles JEUNIAUX

De nombreuses espèces d'invertébrés sont adaptées à supporter les conditions écologiques variables de la zone intertidale. C'est notamment vis-à-vis des variations de la salinité que ces adaptations sont le plus évidentes.

A côté d'adaptations purement mécaniques (fermeture des coquilles ou des tubes) ou comportementales (enfouissement), dont l'importance ne doit pas être négligée, c'est au niveau de la physiologie de l'osmorégulation des milieux intérieur et intracellulaire que se situent les adaptations les plus efficaces.

La régulation de la pression osmotique des milieux intérieurs (sang, hémolymphe, liquide cœlomique) est une adaptation relativement peu répandue, qui est le plus souvent de faible amplitude (sauf dans quelques cas bien connus comme celui d'*Eriocheir sinensis* ou de *Carcinus maenas*). Par contre, la régulation du volume et de la pression osmotique intracellulaires est un mécanisme adaptatif beaucoup plus répandu. Il met en jeu non seulement des variations de concentration des ions inorganiques, mais aussi et surtout le contrôle de la concentration d'effecteurs osmolaires de nature organique, notamment des acides aminés libres. La régulation de la concentration intracellulaire en acides aminés libres est due essentiellement à la modification de l'activité des enzymes responsables de la synthèse et de la dégradation de ces acides aminés, sous l'influence directe ou indirecte des ions inorganiques.

Ces mécanismes découverts d'abord chez les Crustacés Décapodes euryhalins sont également observés chez diverses espèces de Mollusques Gastéropodes et Bivalves ainsi que chez des Polychètes, et rendent compte de l'aptitude de ces espèces euryhalines à coloniser des milieux de salinité variable.

**Ecophysiological adaptations of some Crustaceans, Mollusks
and Polychaetes towards salinity variations in intertidal zone**

A lot of invertebrate species are adapted to live in medium of fluctuating salinity. Besides purely compartmental and mechanical adaptations, such as shell closure or burrowing, the importance of which must not be neglected, the most efficacious adaptative mechanisms are to be found at the level of osmotic regulation of intracellular and/or extracellular fluids.

Osmotic regulation of extracellular fluids is relatively scarce or of limited extent (with some spectacular exceptions such as *Eriocheir sinensis* and *Carcinus maenas*). On the contrary, intracellular regulation of volume and ionic concentration is a more widespread adaptative mechanism, thanks to the regulation of both inorganic and organic ions, mainly free amino-acids in the latter case.

The present paper is a review of the distribution of these osmoregulatory mechanisms in Decapod Crustaceans, Polychaetes and Mollusks living in intertidal zone.

Adaptations écophysiologicals aux variations de salinité

Introduction

S'il est un fertile sujet d'étude et de réflexion pour les zoologistes et les écologistes, c'est bien celui de l'adaptation des animaux aux conditions de vie du milieu intertidal. Et c'est un sujet d'autant plus intéressant qu'il est d'un accès facile à l'observation et à l'expérimentation par de jeunes chercheurs. En un mot, c'est à la fois un thème de recherche aux perspectives étendues sur le plan fondamental, et un champ de prédilection pour l'initiation des jeunes zoologistes à l'autécologie et à l'écophysologie. A ce titre, on ne dira jamais assez le rôle déterminant que les stations de Biologie marine ont joué et doivent encore jouer dans la formation de l'esprit scientifique des jeunes générations de biologistes et combien il est important que ces stations puissent maintenir leur politique d'accueil et d'hébergement de stages d'étudiants.

Parmi les contraintes écologiques imposées par le milieu intertidal, c'est la variation de la salinité et ses répercussions écophysiologicals qui ont probablement été le mieux étudiées. Cela ne tient pas nécessairement à l'importance prépondérante de ce facteur par rapport aux autres, mais au fait que les variations de salinité et de pression osmotique sont, depuis longtemps, accessibles à la mesure, à l'analyse et à l'expérimentation, tant sur le terrain qu'au laboratoire. De plus, les réactions physiologiques aux variations de pression osmotique concernent directement le problème du contrôle du volume cellulaire et des propriétés des membranes cellulaires. Il n'est donc pas surprenant que des médecins physiologistes aient été parmi les premiers à essayer de comprendre les mécanismes de l'adaptation des organismes aux variations de salinité du milieu extérieur.

En effet, parmi les Maîtres qu'on peut considérer comme des précurseurs dans ce domaine, nous trouvons Léon FREDERICQ et Marcel FLORKIN, respectivement professeurs de physiologie et de biochimie à la Faculté de Médecine de l'Université de Liège, mais l'un et l'autre excellents naturalistes avant tout autre chose.

C'est à Léon FREDERICQ que l'on doit, dès 1904, la première vue globale des relations entre le milieu intérieur des animaux et le milieu extérieur dans lequel ils vivent. L. FREDERICQ observa, en utilisant d'abord le simple appareillage de son sens gustatif, que le sang des Invertébrés marins avait la même saveur salée que l'eau de mer, alors que le sang de l'Ecrevisse n'avait qu'une saveur légèrement salée, mais plus salée que l'eau douce. Il remarqua aussi que les Poissons, quel que soit leur milieu d'origine, avaient un sang dont le degré de salinité était identique, voisin de 9 g/litre. Il constata également que sang et tissus possèdent toujours la même pression osmotique, même si, dans certains cas, celle-ci est due en partie à des molécules organiques.

Ces premières observations trouvèrent plus tard une large confirmation, notamment dans les travaux de BALDWIN, dont on peut résumer les conclusions principales de la manière suivante.

Comparés aux animaux marins, les animaux d'eau douce sont constamment obligés de maintenir une pression osmotique du milieu intérieur constante contre le gradient de concentration. On dit qu'ils sont homéosmotiques.

Bulletin de la Société Zoologique de France 113 (3)

Au contraire, la grande majorité des Invertébrés marins se contentent d'adopter la pression osmotique du milieu extérieur. Si celui-ci se dilue, la pression osmotique du milieu intérieur subit la même dilution. Ces animaux sont dits pœcilosmotiques. Pour la plupart des animaux marins, ce changement de pression osmotique est fatal, et ils ne survivent pas en milieu dilué. Ils sont sténohalins.

Or, on sait que les milieux à salinité variable (estuaires ou milieu intertidal) sont habités par des espèces qui arrivent à supporter des variations de salinité de très grande amplitude. Ces espèces sont donc euryhalines. C'est à Marcel FLORKIN et à ses collaborateurs et disciples, parmi lesquels je citerai surtout Mme DUCHATEAU-BOSSON, E. SCHOFFENIELS et R. GILLES, que l'on doit d'avoir largement éclairci le mécanisme physiologique et biochimique de l'euryhalinité chez les Invertébrés dont je vais tenter de présenter une synthèse dans cet exposé.

1.- Variations de salinité du milieu médiolittoral

Quand on parle de milieux à salinité variable, on pense en priorité aux estuaires et aux prés salés. La zone intertidale de l'estran est également soumise à des variations de salinité, mais celles-ci sont beaucoup plus ponctuelles, plus variables localement, que dans le cas des estuaires, où les variations sont de forte amplitude, mais parfaitement régulières, cycliques et prévisibles.

Les variations de salinité sur l'estran dépendent du relief du terrain, des accidents de terrain (comme les cuvettes), de la nature perméable ou imperméable du sous-sol, qui entraîne la formation de suintements ou de nappes d'eau douce. Elles dépendent aussi énormément des conditions météorologiques, qui peuvent faire passer un microhabitat de la condition d'une mare à peine saumâtre à celle d'une eau saturée en sel, en l'espace de 12 heures. La zone intertidale de l'estran est donc un milieu à salinité variable par excellence.

2.- Adaptations mécaniques et comportementales

En réalité, ces fluctuations extrêmes ne sont supportées que pendant un temps relativement court (12 h au plus), sauf dans la zone supralittorale, et seulement par des espèces directement exposées au milieu liquide dilué ou concentré. Ces espèces sont l'exception : quelques espèces de poissons, de Crustacés et d'Echinodermes vagiles, comme le Crabe vert *Carcinus maenas* ou l'étoile de mer *Asterias rubens*, ou encore les Anthozoaires sessiles sans protection exosquelettique, telles les Anémones de mer.

Les autres espèces appartenant aux biocénoses intertidales possèdent divers comportements ou systèmes mécaniques qui leur permettent de se maintenir temporairement à l'abri des fluctuations les plus extrêmes de la salinité ambiante. Ces adaptations mécaniques et comportementales sont bien connues, mais on a parfois le tort d'en minimiser l'importance. Passons-les rapidement en revue.

Beaucoup d'espèces ont un comportement fouisseur, et habitent un tube transitoire ou permanent creusé plus ou moins profondément dans le sédiment. C'est le cas des Lamellibranches Adapédontes, des Annélides Polychètes limicoles, des Siponculiens, de nombreuses espèces de Crustacés Amphipodes comme les *Corophium volutator* des estuaires, des Balanoglosses. Retirés au fond de leurs galeries, ces animaux subissent très peu les effets des variations de

Adaptations écophysiological aux variations de salinité

salinité de la pellicule d'eau qui recouvre le sédiment. En effet, l'eau interstitielle garde généralement la salinité de l'eau de mer, étant donnée sa densité.

Pour d'autres espèces, la protection est assurée par une enveloppe élaborée par l'ectoderme, dans laquelle l'animal peut se rétracter totalement, et qu'il peut obturer plus ou moins hermétiquement. Ces protections externes sont les ectocystes des Bryozoaires, les tubes chitinoprotéiques des Phoronidiens et les tubes calcifiés ou mucoprotéiques des Polychètes tubicoles Sabellidae et Serpulidae (ces derniers possédant un opercule capable de clore efficacement l'ouverture du tube). Chez beaucoup de Gastéropodes Prosobranches, la coquille, oblitérée par l'opercule corné du pied, offre un abri dont nous verrons plus loin le degré d'efficacité. Enfin, les Patelles et d'autres Prosobranches patelliformes sont dépourvus d'opercule, mais adhèrent fermement au substrat par le pied quand les conditions l'exigent. On sait que les Patelles ont un comportement très élaboré qui leur permet de retrouver avec précision leur emplacement sur le rocher et d'en épouser les aspérités par le bord de la coquille. Les Balanes peuvent se rétracter entièrement dans leur muraille et en obturer l'ouverture en rapprochant hermétiquement les valves operculaires.

Ces dispositifs ne permettent toutefois qu'un abri temporaire, d'autant plus qu'ils empêchent les animaux ainsi abrités de se nourrir, de se déplacer, et parfois de respirer.

Les mécanismes permettant une adaptation durable aux fluctuations de la salinité, compatibles avec la poursuite de l'activité nutritive et respiratoire, se situent au niveau physiologique.

3.- Adaptations physiologiques chez les Crustacés

A. Régulation isomotique et anisomotique

Par comparaison avec les poissons, qui sont homéosmotiques, on a d'abord pensé que l'adaptation physiologique des Invertébrés euryhalins devait être recherchée au niveau du contrôle de la salinité du milieu intérieur, c'est-à-dire dans le maintien d'un milieu intérieur de concentration saline constante, contre la variation de salinité du milieu extérieur (ce que FLORKIN a défini comme un mécanisme de contrôle anisosmotique du milieu intérieur). L'étude d'un Crabe très euryhalin, le Crabe chinois *Eriocheir sinensis*, contribua à accréditer cette idée pendant un certain temps. En fait, le Crabe chinois est un «pœcilosmotique hyperrégulateur», qui arrive à maintenir une pression osmotique du sang supérieure à celle des milieux extérieurs dilués, mais néanmoins plus basse que celle de l'eau de mer dont il vient (tableau 1). Cette régulation anisosmotique extracellulaire joue donc ici un rôle tampon, en amortissant le choc de la dilution du milieu extérieur au niveau cellulaire.

Comme le degré d'hydratation des cellules se modifie fort peu (une cellule animale supporte fort mal les variations de volume et de teneur en eau), il est donc évident que les cellules ajustent leur concentration intracellulaire en substances osmotiquement actives à un niveau permettant de rétablir l'équilibre osmotique avec le milieu intérieur.

C'est cette modification **active** de la pression osmotique intracellulaire que nous appelons «régulation isosmotique intracellulaire» (DUCHATEAU et FLORKIN, 1956 ; JEUNIAUX *et al.*, 1961).

Bulletin de la Société Zoologique de France 113 (3)

On le voit, ces deux mécanismes coexistent chez le Crabe chinois, mais c'est loin d'être la généralité chez les Crustacés euryhalins.

Tableau I:

Variation de la pression osmotique, exprimée en degrés centigrades d'abaissement cryoscopique ou calculée en mosmoles par litre, dans l'hémolymphe et le milieu intracellulaire du Crabe chinois *Eriocheir sinensis* adapté à l'eau de mer ou à l'eau douce (d'après Briceux-Grégoire *et al.*, 1962).

Pression osmotique mesurée (°C)		ou calculée (mosmoles/litres)
milieu extérieur	milieu intérieur = hémolymphe	milieu intracellulaire
Eau de mer - 2,09°C - 1 117 mosm/L	- 2,09°C -	- 1 094 mosm/L
Eau douce - 0,02°C	- 1,10°C -	- 520 mosm/L

B. Régulation anisosmotique extracellulaire

La figure 1 schématise les différents types de situation que l'on peut rencontrer, lorsqu'on soumet à des milieux de concentration variable un animal euryhalin.

Les espèces homéosmotiques maintiennent l'osmolarité du milieu intérieur à un niveau plus ou moins constant, indépendamment de l'osmolarité du milieu extérieur. Ce sont donc des «hyper-hypo-osmorégulateurs», dont le milieu intérieur reste hypertonique dans les eaux douces, et hypotonique en eau de mer. C'est typiquement le cas de certains poissons Téléostéens comme l'anguille.

Les autres espèces sont pœcilosmotiques, mais à des degrés divers.

On appelle «pœcilosmotiques hyper-hypo-régulateurs» les espèces dont les mécanismes d'osmorégulation du milieu intérieur sont moins efficaces : la pression osmotique varie, mais reste néanmoins hypertonique en milieu dilué et hypotonique en milieu concentré.

Les «pœcilosmotiques hyper-régulateurs» sont des espèces dont la pression osmotique du milieu intérieur suit les variations de celle du milieu extérieur, mais seulement dans les milieux les plus concentrés ; elles se maintiennent à un niveau hyperosmotique plus ou moins constant dans les milieux plus dilués.

Enfin, les espèces euryhalines incapables de contrôler la pression osmotique de leur milieu intérieur par rapport au milieu extérieur sont dites «osmoconformes». Elles n'ont aucun pouvoir de régulation osmotique du sang.

Rappelons que, chez tous les Invertébrés marins, ce sont les ions inorganiques (Na et Cl principalement) qui jouent le rôle essentiel, sinon exclusif, dans l'établissement de la pression osmotique du sang. Le maintien d'un milieu intérieur hyperosmotique est assuré par un transport actif d'ions à partir du milieu extérieur,

Adaptations écophysiological aux variations de salinité

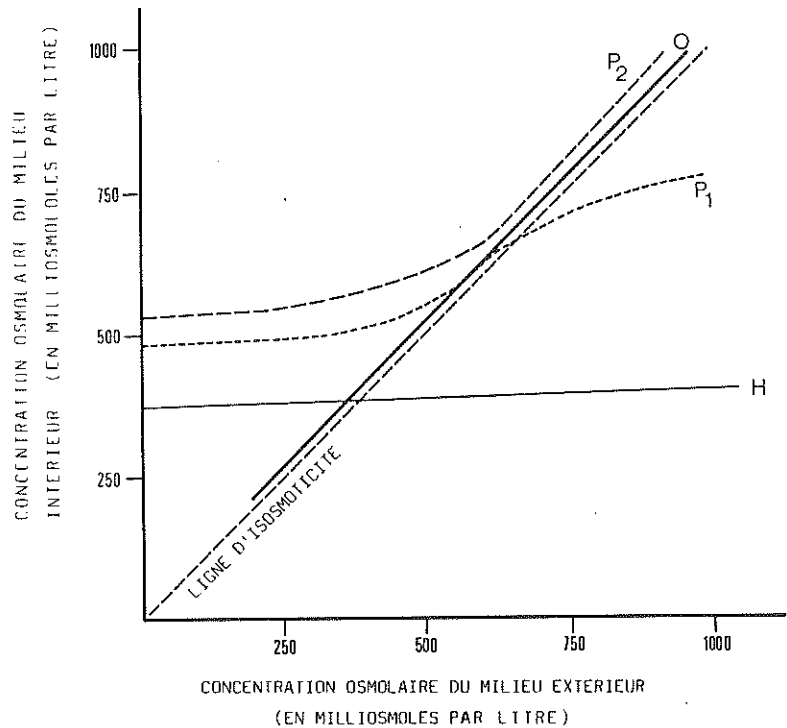


Figure 1

Représentation schématique des divers types de réactions du milieu intérieur aux variations de salinité du milieu extérieur, exprimées en milliosmoles par litre
 H = homéosmotiques ; P1 = pœcilosmotiques hyper-hypo-régulateurs ;
 P2 : pœcilosmotiques hyperrégulateurs ; O = osmoconformes
 (d'après GILLES et JEUNIAUX, 1979).

au niveau des cellules du revêtement ectodermique, et plus spécialement au niveau des branchies, quand il y en a.

Chez les Crustacés, les espèces euryhalines appartiennent surtout au groupe des pœcilosmotiques hyper-osmorégulateurs, et ce sont elles qui colonisent le milieu médiolittoral.

Même des Crustacés capables de vivre ou de survivre dans des milieux de salinité extrême comme le Branchiopode *Artemia salina*, les crevettes *Cragon cragon* et *Palaemonetes varians* ne sont pas de vrais homéosmotiques, mais des pœcilosmotiques hyper-hyporégulateurs doués d'un pouvoir de régulation particulièrement efficace et étendu (MANTEL et FARMER, 1983). Seul, le Crabe *Uca inversa* semble être un véritable homéosmotique (SPAARGAREN, 1977).

Bulletin de la Société Zoologique de France 113 (3)

Quelques autres espèces sont des hyper-hyporégulateurs un peu plus limités dans leur aptitudes osmorégulatrices : citons par exemple la plupart des espèces du genre *Uca*, les Crevettes *Palaemon serratus* et *P. macrodactylus*, de nombreux Penaeïdes (MAC FARLAND et LEE, 1963) et Mysidacés.

Beaucoup de Crustacés euryhalins sont plutôt des pœcilosmotiques hyperosmorégulateurs : *Carcinus mænas*, *Pachygrapsus crassipes*, *Hemigrapsus nudus*, *Callinectes sapidus*, *Eriocheir sinensis*, diverses espèces de Sphaeromes et de Gammarïens, etc. On trouvera une liste exhaustive des aptitudes osmorégulatrices des Crustacés dans la récente revue de MANTEL et FARMER (1983).

On voit donc que, malgré l'existence de mécanismes de contrôle de la pression osmotique du milieu intérieur, qui maintient celui-ci à un niveau supérieur à celui des milieux trop dilués, les crustacés euryhalins osmorégulateurs doivent quand même faire face à des problèmes de régulation intracellulaire. Il en va de même, *a fortiori*, des Crustacés euryhalins pœcilosmotiques osmoconformes, comme les jeunes *Cancer pagurus* ou les Copépodes euryhalins comme *Centropages hamatus* (BAYLY, 1969).

C. Régulation isosmotique intracellulaire

Chez une espèce euryhaline hyper-osmorégulatrice comme le Crabe chinois, le passage de l'eau de mer à l'eau douce entraîne une chute de l'osmolarité du sang de 1.170 mosmoles/L à 550 mosm/L environ (tableau I). Si l'osmolarité du liquide intracellulaire ne variait pas concomitamment, c'est-à-dire si elle se maintenait au niveau qu'elle possédait en eau de mer, les cellules subiraient une pression hydrostatique de 12 atm. (GILLES, 1974), qui entraînerait leur gonflement et leur éclatement.

En fait, c'est ce qui se passe au cours des premières heures qui suivent le passage de l'eau de mer à l'eau douce, si le transfert est brutal (fig.2). Mais, chez le Crabe chinois, dont les facultés osmorégulatrices intracellulaires sont très efficaces, l'équilibre entre le milieu intracellulaire et le milieu intérieur se rétablit rapidement : c'est la «régulation isosmotique intracellulaire».

La durée de la phase de régulation varie avec les conditions de l'expérience (elle est plus rapide de l'eau de mer à l'eau douce qu'en sens inverse), et avec les aptitudes euryhalines des espèces. Elle dure moins de 24 h chez *Eriocheir sinensis*, mais elle dure 70 h chez *Carcinus mænas*. Dans un nerf isolé de *Homarus vulgaris* (qui est fort peu euryhalin), aucune régulation de volume et de pression osmotique n'a pu être observée par GILLES (1974), 5 jours après le choc hyposmotique.

L'ajustement de la pression osmotique du milieu intracellulaire résulte évidemment d'une diminution de la concentration des substances osmotiquement actives présentes dans la cellule. Contrairement à ce qui se passe au niveau du sang, les ions inorganiques n'interviennent que pour moitié dans la régulation de la pression osmotique intracellulaire (BRICTEUX-GRÉGOIRE *et al.*, 1962) et seulement pour 30% de l'osmolarité tissulaire totale chez *Callinectes sapidus* (GÉRARD et GILLES, 1972). Les autres effecteurs osmolaires sont surtout des acides aminés libres. L'oxyde de triméthylamine et d'autres substances azotées (dont la bêtaïne) participent à un degré moindre à la pression osmotique intracellulaire.

Adaptations écophysiological aux variations de salinité

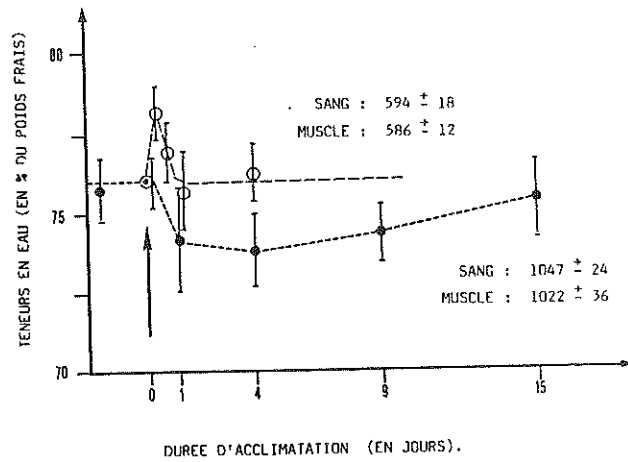


Figure 2

Modification de la teneur en eau des muscles d'*Eriocheir sinensis* pendant l'acclimation de l'eau douce à l'eau de mer (o - o) ou de l'eau de mer à l'eau douce (o - o). La flèche indique le moment du début du transfert. La concentration osmolaire du sang et du milieu intracellulaire en fin d'acclimation est donnée en milliosmoles par litre ou kilo de tissus frais. (d'après GILLES, 1964).

Les autres Crustacés euryhalins sont également doués de la faculté de réaliser une régulation non seulement des ions inorganiques, mais des acides aminés libres. Cette observation générale est valable aussi bien pour les Crustacés hyper-hypoosmorégulateurs (comme *Palaemon serratus* et *P. squilla* : JEUNIAUX *et al.*, 1961), que pour les Crustacés hyper-osmorégulateurs comme *Carcinus maenas* (DUCHATEAU-BOSSON *et al.*, 1959).

Remarquons que les acides aminés libres qui interviennent en tant qu'effecteurs osmolaires intracellulaires dans la régulation isosmotique sont de nature diverse, suivant les espèces de Crustacés concernées. Il s'agit principalement de l'alanine, de la glycine, de la proline, des acides aspartique et glutamique et parfois de la sérine, alors que les acides aminés dits essentiels (leucine, isoleucine, etc.) ne jouent qu'un rôle mineur. Notons aussi que la taurine ne participe que pour une part négligeable à l'ajustement de l'osmolarité du liquide intracellulaire (sauf dans le cas de *Callinectes sapidus* : GÉRARD et GILLES, 1972).

L'origine métabolique, le rôle osmotique et les autres fonctions de ces acides aminés libres intracellulaires ont fait l'objet récemment d'importantes revues de synthèse (CLARCK, 1985, GILLES et GILLES-BAILLIEN, 1985).

Cette régulation isosmotique intracellulaire est évidemment le seul mécanisme physiologique qui permette le comportement euryhalin des Crustacés osmoconformes comme les stades jeunes de *Cancer pagurus*.

Bulletin de la Société Zoologique de France 113 (3)

On peut donc conclure, pour les Crustacés euryhalins, que c'est le mécanisme de la régulation isosmotique intracellulaire, notamment par le jeu du contrôle de la concentration en acides aminés libres, qui est le plus général et probablement le plus primitif. Dans un nombre limité de cas, certaines espèces complètent ce mécanisme et amplifient sa portée écologique par la mise en jeu de divers procédés de régulation anisotique du milieu intérieur, d'amplitude plus ou moins étendue.

4.- Adaptations physiologiques des Annélides Polychètes du milieu médiolittoral

Les Annélides Polychètes sont nombreuses et diversifiées dans la zone des marées comme dans les estuaires. Cependant, leurs adaptations physiologiques sont généralement relativement limitées. Deux espèces possèdent des mécanismes d'osmorégulation anisosmotique : *Marphysa graveyillii*, un homéosmotique d'eau saumâtre (KRISHNAMOORTI *et al.*, 1966), et *Nereis diversicolor*, qui possède un mécanisme d'osmorégulation du milieu intérieur permettant de le considérer comme un pœcilosmotique hyper-osmorégulateur. Au contraire, les autres Polychètes euryhalines étudiées jusqu'ici sont simplement des pœcilosmotiques osmoconformes; Leur euryhalinité dépend donc uniquement de la régulation isosmotique intracellulaire, en plus des comportements limicoles ou tubicoles qui les mettent temporairement à l'abri.

Si nous prenons le cas de *Perinereis cultrifera*, par exemple, espèce modérément euryhaline, nous voyons que le transfert dans une eau de mer diluée deux fois entraîne d'abord un ajustement osmotique du milieu intérieur, et un déséquilibre osmotique au niveau tissulaire, provoquant un gonflement des tissus (JEUNIAUX *et al.*, 1961b). Après quelques heures ou quelques jours, l'équilibre se rétablit, grâce à une diminution de la concentration osmolaire du milieu intracellulaire due principalement à la diminution de concentration des acides aminés libres, surtout glycine, alanine, proline.

La situation est tout à fait semblable chez *Arenicola marina* (DUCHATEAU-BOSSON *et al.*, 1961). Le rôle de la glycine dans le contrôle de la pression osmotique du liquide coelomique a été bien démontré chez les Annélides polychètes *Sabella pavonina* (KOECHLIN, 1981) et *Nephtys hombergi* (CLARCK, 1964). Les néphridies jouent un rôle important à cet égard, en assurant la réabsorption de cet acide aminé (KOECHLIN, 1982).

5.- Adaptations physiologiques et mécaniques des Mollusques Bivalves et Gastéropodes Prosobranches

Les Mollusques Bivalves et Gastéropodes sont des groupes particulièrement bien représentés dans le milieu médiolittoral.

Les Bivalves euryhalins sont des pœcilosmotiques osmoconformes, qui dépendent donc exclusivement de la régulation isosmotique du milieu intracellulaire pour s'adapter aux variations de salinité du milieu extérieur. Moules et Huitres ont été bien étudiées à ce point de vue. Chez *Mytilus edulis*, comme chez *Ostrea edulis* et *Gryphaea angulata*, la pression osmotique du sang varie parallèlement à celle du milieu extérieur, et, jusque dans l'eau de mer diluée deux

Adaptations écophysiological aux variations de salinité

fois environ, ces bivalves s'adaptent aux nouvelles conditions osmotiques par le jeu de la régulation isosmotique intracellulaire, portant sur les constituants inorganiques d'une part, sur des acides aminés libres, la bétaine et la taurine d'autre part (BRICTEUX-GRÉGOIRE *et al.*, 1964a, b, c).

Dès que le milieu extérieur devient trop dilué, soit à partir de 40% d'eau de mer par exemple, le mécanisme de régulation intracellulaire est débordé. L'animal ferme hermétiquement les valves de la coquille et, si on l'en empêche, les tissus gonflent sous l'effet de la pénétration d'eau et l'animal meurt rapidement.

Les Gastéropodes Prosobranches de la zone des marées sont parfois doués d'une extraordinaire résistance, tant à la dessiccation qu'à la variation de salinité du milieu. La possibilité de se retirer dans une coquille fermée par un opercule, et de garder entre le corps et la coquille un film de liquide périviscéral faisant obstacle au contact avec le milieu extérieur, constitue un des éléments d'explication de cette remarquable faculté d'adaptation aux variations de salinité.

Le problème a été étudié expérimentalement chez trois espèces bien connues de Gastéropodes de la zone intertidale : *Littorina littorea*, *Nucella lapillus* et *Patella vulgata* (HOYAUX *et al.*, 1976). La situation est différente, selon que le changement de salinité du milieu extérieur se manifeste de manière progressive ou de manière instantanée, et selon la présence ou non d'un opercule.

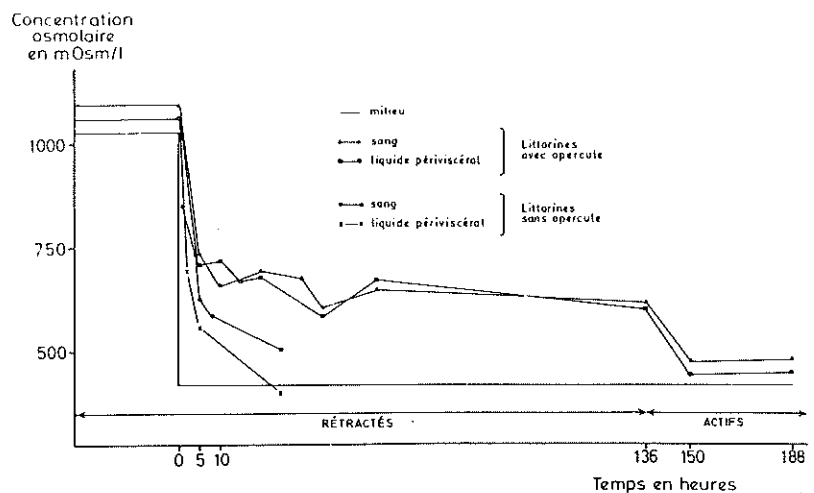


Fig. 3

Variation de la concentration osmolaire de l'hémolymphe (sang) et du liquide périviscéral de *Littorina littorea* soumises à un choc osmotique rapide (transfert instantané de l'eau de mer à l'eau diluée 2,5 fois), suivant la présence ou non de l'opercule. (d'après HOYAUX *et al.*, 1976).

Lorsque le passage de l'eau de mer à des milieux dilués se fait de manière lente et progressive, les *Littorina littorea* peuvent survivre dans des milieux contenant seulement 30% d'eau de mer, et elles y restent actives. Le sang reste

Bulletin de la Société Zoologique de France 113 (3)

légèrement hyperosmotique, mais sa variation de salinité est du type osmoconforme. Le liquide périsvical garde une concentration intermédiaire entre celle du milieu et celle du sang (fig.3). La situation est la même si les animaux sont privés de leur opercule expérimentalement.

On obtient les mêmes résultats avec les Pourpres (*Nucella lapillus*) qui supportent cependant moins bien les milieux dilués, et avec les Patelles (*Patella vulgata*).

Il est donc évident que ces mollusques sont des pœcilosmotiques osmoconformes, et que leurs aptitudes osmorégulatrices dépendent exclusivement de la régulation anisosmotique intracellulaire.

Toutefois, si on mesure la teneur en eau des tissus, on constate que ces mollusques supportent une augmentation non négligeable du taux d'hydratation, qui peut passer de 70 à 80% d'eau par rapport au poids sec tissulaire. Cette pénétration d'eau est freinée par la diminution de concentration intracellulaire des substances osmotiquement actives, comme les acides aminés libres.

Soulignons, dans le cas de ces Mollusques, l'importance considérable que prend la taurine comme effecteur osmotique intracellulaire, et comme facteur de variation isosmotique.

Nous pouvons donc résumer la situation en disant que, lorsque les variations de salinité sont lentes et progressives, ces trois espèces sont osmoconformes, et leur régulation isosmotique intracellulaire est le seul mécanisme d'adaptation physiologique. Les acides aminés intracellulaires, surtout la taurine, expliquent 10 à 20% de cette régulation.

Que se passe-t-il à présent lors d'une variation brusque de la salinité du milieu extérieur ? Si les Littorines possèdent leur opercule, elles se rétractent dans leur coquille, et maintiennent une pression hyperosmotique tant au niveau du sang qu'au niveau du liquide périsvical. Cette situation peut se maintenir pendant 136 heures, après quoi les animaux finissent par ouvrir leur opercule, reprennent leur activité, tandis que le sang devient isotonique, avec le milieu extérieur, ou légèrement hypertonique (fig. 3).

Privées d'opercules, les littorines rétractées ne peuvent maintenir l'hypertonie du sang, et meurent en quelques heures, les tissus hypertrophiés par imbibition et plasmolyse (fig.3). Les mêmes observations peuvent être faites avec des Pourpres sans opercules, ou avec des Patelles détachées de leur substrat.

L'opercule pour les uns, le «homing» pour les autres, sont des adaptations mécaniques et comportementales qui peuvent suppléer temporairement aux mécanismes physiologiques de la régulation intracellulaire.

6.- Conclusions

En conclusion, les espèces qui ont conquis la zone médiolittorale se sont adaptées de façons diverses aux problèmes posés par les variations (tantôt régulières et progressives, tantôt imprévues et soudaines) de la salinité du milieu. Le processus adaptatif le plus ancien, qu'on trouve déjà chez des Protozoaires, est un mécanisme physiologique et biochimique de régulation intracellulaire, toujours plus ou moins dépendant de la composante en acides aminés libres.

L'intervention prépondérante de petites molécules organiques, et notamment d'acides aminés, dans l'osmorégulation intracellulaire est un phénomène dont

Adaptations écophysiologicals aux variations de salinité

l'intérêt s'étend bien au delà de l'explication des propriétés écophysiologicals des animaux de la zone des marées ! C'est un mécanisme de portée générale, qui intervient dans le maintien du volume cellulaire de divers types d'organes soumis à des stress osmotiques (GILLES, 1987a, b), comme, tout spécialement, les reins des Vertébrés. Le rein des Mammifères fait d'ailleurs l'objet, de la part des physiologistes, de travaux de plus en plus poussés sur le rôle d'osmolytes intracellulaires joué non seulement par des acides aminés libres, mais aussi par d'autres substances organiques comme le glycérol, le saccharose, le tréhalose ou le sorbitol (BOROWITZKA, 1985 ; BAGNASCO *et al.*, 1987 ; BURG, 1988). Il apparaît d'ailleurs de plus en plus clairement que ces osmolytes organiques intracellulaires n'ont pas été sélectionnés «au hasard», mais au contraire en vertu de leurs effets «stabilisants» sur les structures protéiques intracellulaires (LOW, 1985 ; GILLES, 1987a, b).

Quand aux mécanismes anisosmotiques de la régulation extracellulaire, qui assurent une certaine homéostasie du milieu intérieur, ils manquent chez les Invertébrés primitifs et chez les Mollusques, sont rares chez les Annélides euryhalines, et sont la règle chez les Crustacés euryhalins : il s'agit donc très vraisemblablement d'une adaptation récente, étendant sensiblement les aptitudes euryhalines d'animaux qui, comme le sont beaucoup de Crustacés, sont amenés à vivre dans des milieux à salinité variable. Le succès écologique des Crustacés et leur impressionnante radiation adaptative sont probablement une des conséquences de l'acquisition de ces mécanismes.

Institut Ed. Van Beneden
Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie Animales
Quai Van Beneden, 22. B- 4020 Liège

RÉFÉRENCES

- BAGNASCO, S.M., UCHIDA, S., BALABAN, R.S., KADOR, P.F., BURG, M.B. (1987).- Induction of aldose reductase and sorbitol in renal inner medullary cells by elevated extracellular NaCl. *Proc. Natl. Acad. Sci USA*, **84**, 1718-1720.
- BAYLY, I.A.E. (1969).- The body fluids of some Centropagid Copepods : total concentration and amounts of sodium and magnesium. *Comp. Biochem. Physiol.*, **28**, 1403-1409.
- BOROWITZKA, L.J. (1985).- Glycerol and other carbohydrate osmotic effectors. in «Transport processes, iono- and osmoregulation», GILLES, R. and GILLES-BAILLIEN edit., Springer Verlag, Berlin, 437-453.
- BRICTEUX-GRÉGOIRE, S., DUCHATEAU-BOSSON, Gh., JEUNIAUX, Ch. & FLORKIN, M. (1962).- Constituants osmotiquement actifs des muscles du Crabe chinois *Eriocheir sinensis*, adapté à l'eau douce ou à l'eau de mer. *Arch. intern. Physiol. Biochim.*, **70**, 273-286.
- BRICTEUX-GRÉGOIRE, S., DUCHATEAU-BOSSON, Gh., JEUNIAUX, Ch. & FLORKIN, M. (1964a).- Constituants osmotiquement actifs des muscles adducteurs de *Mytilus edulis* adaptée à l'eau de mer ou à l'eau saumâtre. *Arch. intern. Physiol. Biochim.*, **72**, 116-123.
- BRICTEUX-GRÉGOIRE, S., DUCHATEAU-BOSSON, Gh., JEUNIAUX, Ch. & FLORKIN, M. (1964b).- Constituants osmotiquement actifs des muscles adducteurs d'*Ostrea edulis*, adaptée à l'eau de mer ou à l'eau saumâtre. *Arch. intern. Physiol. Biochim.*, **72**, 267-275.
- BRICTEUX-GRÉGOIRE, S., DUCHATEAU-BOSSON, Gh., JEUNIAUX, Ch. & FLORKIN, M. (1964c).- Constituants osmotiquement actifs des muscles adducteurs de *Gryphaea angulata*, adaptée à l'eau de mer ou à l'eau saumâtre. *Arch. intern. Physiol. Biochim.*, **72**, 835-842.
- BURG, M.B. (1988).- Role of aldose reductase and sorbitol in maintaining the medullary intracellular milieu. *Kidney Int.*, **33**, 635-641.

Bulletin de la Société Zoologique de France 113 (3)

- CLARK, M.E. (1964).- Biochemical studies on the coelomic fluid of *Nephtys hombergi* (Polychaeta : Nephthyidae), with observations on changes during different physiological states. *Biol. Bull.*, **127**, 63-84.
- CLARCK, M.E. (1985).- The osmotic role of amino acids : discovery and function, in «Transport Processes, Iono- and osmoregulation», GILLES, R. and GILLES-BAILLIEN, M. edit., Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 412-423.
- DUCHATEAU, Gh. & FLORKIN, M. (1956).- Systèmes intracellulaires d'acides aminés libres et osmorégulation des Crustacés *J. Physiol.*, **48**, 520.
- DUCHATEAU-BOSSON, Gh., FLORKIN, M. & JEUNIAUX, Ch. (1959).- Composante amino-acide des tissus chez les Crustacés. I. Composante amino-acide des muscles de *Carcinus maenas* L. lors du passage de l'eau de mer à l'eau saumâtre et au cours de la mue. *Arch. intern. Physiol. Biochim.*, **67**, 489-500.
- DUCHATEAU-BOSSON, Gh., JEUNIAUX, Ch. & FLORKIN, M. (1961).- Rôle de la variation de la composante amino-acide intracellulaire dans l'euryhalinité d'*Arenicola marina* L. *Arch. intern. Physiol. Biochim.*, **69**, 30-35.
- GERARD, J.F. & GILLES, R. (1972).- The free amino-acid pool in *Callinectes sapidus* (Ratburn) tissues and its role in the osmotic intracellular regulation. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **10**, 125-136.
- GILLES, R. (1974).- Métabolisme des acides aminés et contrôle du volume cellulaire. *Arch. intern. Physiol. Biochim.*, **82**, 423-589.
- GILLES, R. (1987a).- Volume regulation in cells of euryhaline Invertebrates. *Current Topics in membranes and transport*, Academic press, **30**, 205-247.
- GILLES, R. (1987b).- Volume control and adaptation to changes in ions concentrations in cells of terrestrial and aquatic species : clues to cell survival in anisotonic media. In «Comparative physiology : Life in Water and Land », P. DEJOURS, L. BOLIS, C.R. TAYLOR, E.R. WEIBEL (eds.), Fidia Research Series, IX, Liviana Press, Padova, 485-502.
- GILLES, R. & GILLES-BAILLIEN, M. (1985).- «Transport processes, iono- and osmoregulation». Springer-Verlag, Berlin, 483 p.
- HOYAUX, J., GILLES, R. & JEUNIAUX, Ch. (1976).- Osmoregulation in molluscs of the intertidal zone. *Comp. Biochem. Physiol.*, **53A**, 361-365.
- JEUNIAUX, Ch., BRICTEUX-GRÉGOIRE, S. & FLORKIN, M. (1961a).- Contribution des acides aminés libres à la régulation osmotique intracellulaire chez deux Crustacés euryhalins *Leander serratus* F. et *Leander squilla* L. *Cah. Biol. Mar.*, **2**, 373-380.
- JEUNIAUX, Ch., BRICTEUX-GRÉGOIRE, S. & FLORKIN, M. (1962).- Régulation osmotique intracellulaire chez *Asterias rubens*. Rôle du glycocolle et de la taurine. *Cah. Biol. Mar.*, **3**, 107-113.
- JEUNIAUX, Ch., DUCHATEAU-BOSSON, GH. & FLORKIN, M. (1961b).- Variation de la composante amino-acide des tissus et euryhalinité chez *Perinereis cultrifera* Gr. et *Nereis diversicolor* (O.F.Müller) *J. Biochem.*, **49**, 527-531.
- KOECHLIN, N. (1981).- Reabsorption and accumulation of α amino-iso-butyric acid in the nephridia of *Sabella pavonina* Savigny (Annelida : Polychaeta). *Comp. Biochem. Physiol.*, **63A**, 663-667.
- KOECHLIN, N. (1982).- Reabsorption and accumulation of glycine in the nephridia of *Sabella pavonina* Savigny (Annelida, Polychaeta). *Comp. Biochem. Physiol.*, **73**, 311-313.
- KRISHNAMOORTI, B. & KRISHNASWAMI, S. (1966).- Physiological studies on *Marphysa graveyalli* Southern. III. Regulation of body fluid concentration. *Zool. Jb. Physiol.*, **72**, 316-336.
- LOW, P.S. (1985).- Molecular basis of the biological compatibility of Nature's Osmolytes. in «Transport processes, iono- and osmoregulation», R. GILLES and GILLES-BAILLIEN, M. eds., Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 469-477.
- MC FARLAND, W.N. & LEE, B.D. (1963).- Osmotic and ionic concentrations of shrimps of the Texas coast. *Bull. Mar. Sci.*, **13**, 391-416.
- MANTEL, L.H. & FARMER, L.L. (1983).- Osmotic and ionic regulation in D.E. Bliss, edit., «The Biology of Crustacea», **5**, Academic Press, 53-161.
- SPAARGAREN, D.H. (1977).- On the water and salt economy of some decapod crustaceans from the Gulf of Agaba (Red Sea). *Neth. J. Sea Res.*, **11**, 99-106.