

**LES EXPANSIONS CUTICULAIRES BORDANTES,  
FORMATION NOUVELLE DES DÉCAPODES NATANTIA.  
DONNÉES MORPHOLOGIQUES ET BIOCHIMIQUES  
CHEZ PALAEMON SERRATUS (PENNANT, 1877),**

PAR

P. DRACH (1), F. JACQUES (1), Ch. JEUNIAUX (2), M. F. VOSS-FOUCART (2)  
et J. C. BUSSERS (2).

Chez les Décapodes Natantia, deux lames cuticulaires transparentes, accolées, prolongent vers l'arrière la cuticule dorsale des tergites et celle des lames procurrentes, ainsi que les cuticules des feuilletts externe et interne des pleurites ; elles forment un dièdre aigu dont l'arête est souvent prolongée par une rangée de denticulations. Les techniques biochimiques les plus spécifiques démontrent l'existence de chitine dans ces formations, qui sont d'autre part parcourues par de fins canaux disposés en rangées linéaires : ce sont les canalicules des cellules épithéliales en dièdre aigu qui les ont secrétées. Ces expansions réalisent un balayage de la surface antérieure des tergites suivants, recouverts lors des mouvements d'extension ; il en est de même, latéralement, pour celles du bord postérieur des pleurites, recouvrantes lors des mouvements de flexion.

**Extending cuticular laminae, a new formation in decapoda natantia. Morphological and biochemical data in *Palaemon serratus* (Pennant, 1877).**

In the Decapoda Natantia, transparent cuticular lamellae extend backwards from the tergite and the procurrent lamina ; similar lamellae extend around external and internal cuticles of pleurites ; they make an acute dihedral ridge on the ridge of which there is often a row of denticles. The most specific biochemical reactions demonstrate the presence of chitin in these formations. Linear series of thin canals are visible ; these are the pore canals of the dihedral shaped epithelial cells located between the tergite and the procurrent lamina. These expansions sweep the anterior part of the tergite covered during the extension movement ; this also true for the expansions situated on the posterior border of pleurites during the flexion movements.

**I. Introduction.**

Dans une publication récente (DRACH et JACQUES, 1982), l'analyse de la jonction entre deux tergites du pléon a montré le rôle d'une formation nouvelle, la lame procurrente, qui se présente comme un



3°) Pour la mise en évidence spécifique de la nature chitineuse du résidu persistant après traitement par NaOH 0.5 N à 100°C, le matériel résiduel a été lavé à l'eau distillée, suspendu dans un tampon  $\text{Na}_2\text{HP O}_4$  0.1 M-acide citrique 0.2 M de pH 5.2, et incubé à 37°C en présence d'une solution de chitinases purifiées (préparation Koch-Light, concentration finale : 0.65 mg/ml de solution), pendant des durées croissantes (JEUNIAUX, 1963, 1965).

### III. Description des expansions cuticulaires bordantes chez *Palaemon serratus*.

#### 1. TERGITES.

Le tergite III est pris comme exemple pour la description générale des structures ; les autres sont examinés dans un tableau comparatif d'ensemble (Tableau 1). L'ensemble des structures décrites est figurée sur le bloc-diagramme (Figure 1).

En examen *in vivo*, le bord postérieur d'un tergite et son expansion bordante présentent des zones parallèles successives A, B, C, D, de l'avant vers l'arrière (Figure 1) ; elles se reconnaissent facilement en microscopie optique. Les préparations sont faites en découpant des bandelettes longitudinales, parallèles au plan médian, de manière à réduire les effets de la courbure transversale.

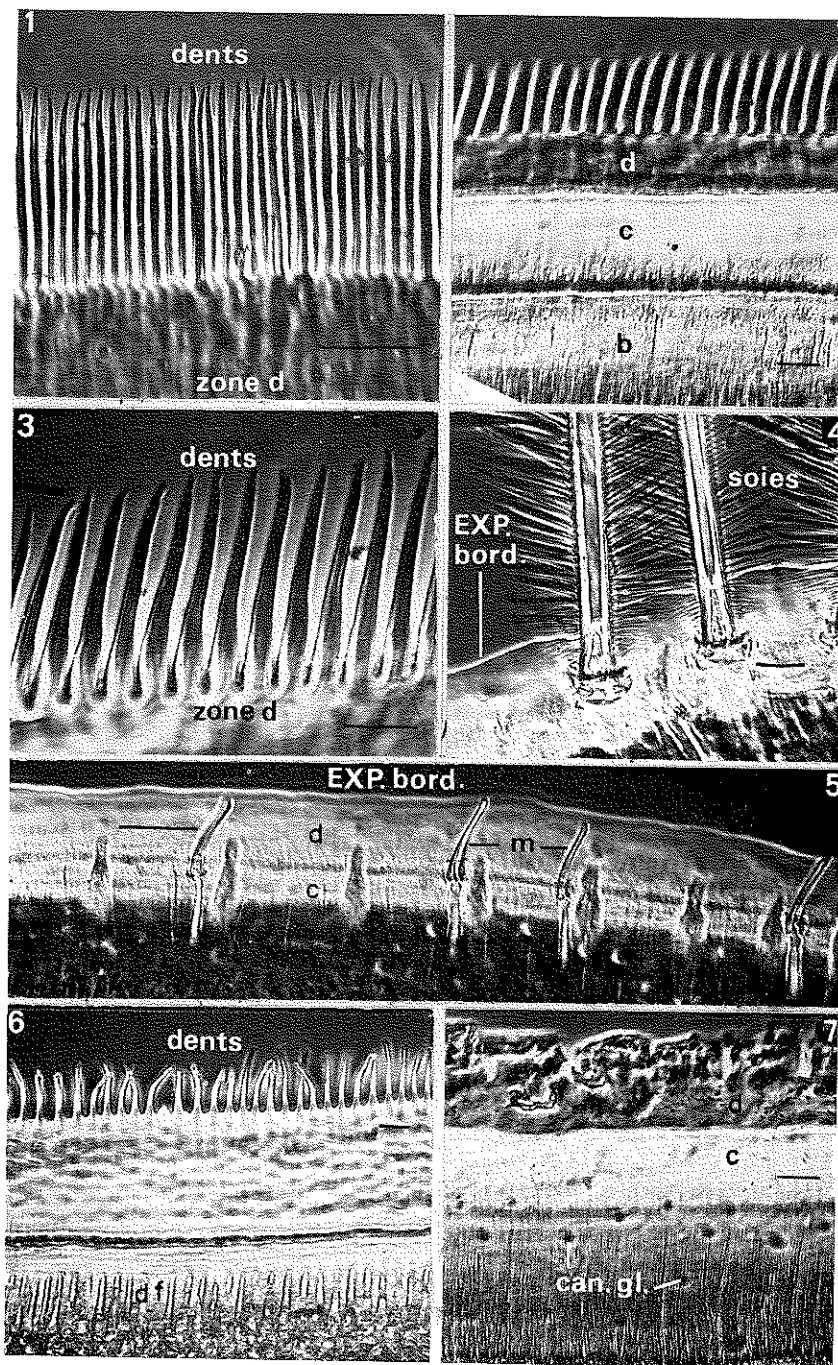
**Zone A** : une mise au point sur la surface cuticulaire externe montre le champ hexagonal correspondant à la surface apicale des cellules épithéliales ; dans chaque hexagone cuticulaire, s'observent quelques dizaines de points réfringents : ce sont les extrémités superficielles des canalicules (« pore canals » des auteurs anglo-saxons). Le changement de mise au point montre un trajet hélicoïdal dont

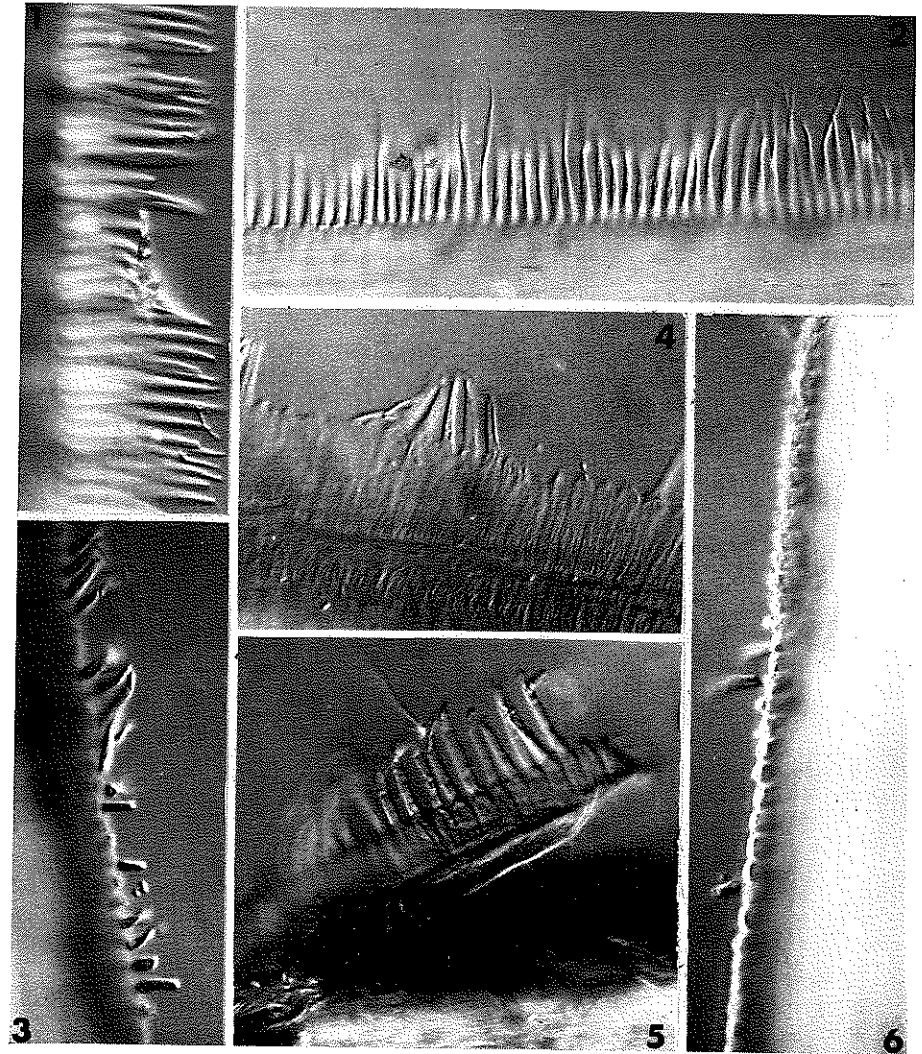
#### PLANCHE I.

*Palaemon serratus* (Pennant). — Microphotos, en contraste de phase, des expansions cuticulaires bordantes.

1. Bord postérieur de la carapace. Denticulations longues et serrées. Mise au point sur les canalicules des dents.
2. Bord postérieur du tergite II. Série des zones et denticulations. Mise au point sur les zones b et c.
3. Tergite III : bord postérieur. Quelques canalicules sont visibles dans les denticulations.
4. Bord postéro-ventral du pleurite II. Soies de type 7b. La zone d'implantation des soies est à la limite des zones b et c.
5. Pleurite II : région courbe située entre le bord ventral et le bord postérieur. L'insertion des microsètes (m) est à la limite des zones b et c.
6. Tergite II : stade D1". La partie inférieure du cliché montre les dents de l'intermue suivante en formation (df).
7. Tergite II : bord postérieur. Zone c et d. Remarquer les salissures accumulées par les denticulations entièrement recouvertes de la zone d. can. gl. = ouverture des canaux glandulaires, sécrétant une substance lubrifiante mucopolysaccharidique.

Echelle : 20  $\mu$  pour chaque trait horizontal des différentes photos (cas d'un spécimen de 80 mm de longueur totale, mesurée de la pointe du rostre à la pointe du telson).





*Palaemon serratus* (Pennant). — Microphotos des expansions cuticulaires bordantes, après divers traitements chimiques.

1. Bord postérieur de la carapace, après traitement par le chloroforme à l'ébullition pendant deux heures.
2. Aspect de la zone d (lame et denticulations), après traitement par le chloroforme suivi d'un traitement par NaOH à 0,5 N à 100°C pendant trois heures. Les denticulations sont peu altérées.
3. Zone d'après incubation dans la chitinase à 37°C, pendant 90 minutes. Denticulations altérées ; quelques-unes disparues.
4. Zone d après incubation dans la chitinase à 30°C pendant 5 heures. Nombreuses denticulations disparues.
5. Aspect de la lame transparente déchirée, après incubation dans la chitinase pendant 5 heures 30.
6. Denticulations pratiquement disparues par endroit, après incubation dans la chitinase pendant 5 heures 30.

l'axe est perpendiculaire à la surface de la cuticule. Cette zone correspond à la structure de l'ensemble du tergite : c'est la zone cuticulaire normale.

TABLEAU I.

*Données morphologiques et dimensionnelles sur les expansions bordantes des tergites d'un Palaemon serratus*  
(L : 71 mm ; l : 33 mm) (1).

Région cuticulaire	Largeur zone c	Largeur zone d	Denticulations (2)		
			forme générale	longueur	largeur
Carapace	57 $\mu$	95 $\mu$	dents longues étroites et serrées	38-46 $\mu$	7,5 $\mu$
Tergite I	85 $\mu$	75 $\mu$	dents longues et serrées	38-42 $\mu$	7,0 $\mu$
Tergite II	95 $\mu$	85 $\mu$	dents longues et serrées	45-48 $\mu$	9,0 $\mu$
Tergite III	38 $\mu$	112 $\mu$	dents les plus longues dans la séquence des tergites	58-64 $\mu$	5-6 $\mu$
Tergite IV	18 $\mu$	38 $\mu$	dents obtuses et courtes marquant une discontinuité avec T III	9-12 $\mu$	10-11 $\mu$
Tergite V	14 $\mu$	24 $\mu$	dents remplacées par des festons aplatis	3- 4 $\mu$	10-12 $\mu$
Tergite VI	38 $\mu$	33 $\mu$	plus de dents Bord irrégulier		

(1) Les mesures sont faites sur la région médio-dorsale des expansions.

(2) La largeur des dents est mesurée entre les creux des encoches séparant les dents voisines. Les variations entre spécimens de même taille sont de l'ordre de  $\pm 8\%$  pour la longueur, de 0,5 à 1  $\mu$  pour leur largeur.

(L = longueur totale, de la pointe du rostre à la pointe du telson, de l'animal en extension ; l : longueur de la carapace, de la pointe du rostre au bord postérieur médian de la carapace).

*Zone B* : dans cette zone, le réseau montre des hexagones allongés transversalement, correspondant à l'obliquité plus ou moins forte des prismes cuticulaires de chaque cellule ; celles-ci sont en effet inclinées par rapport à la surface cuticulaire, plongeant vers l'avant en profondeur. Dans la partie postérieure de cette zone, le réseau hexagonal est peu visible ou disparaît. Les canalicules, plus

ou moins ondulés, sont très nettement obliques par rapport à la surface externe (Figure 1). Il y a augmentation progressive de cette inclinaison vers le bord postérieur du tergite.

*Zone C* (Pl. I, Photos 2 et 7) : les deux zones suivantes correspondent à la plicature de continuité entre la lame procurrente et le bord postérieur du tergite (DRACH et JACQUES, 1982). La zone C, de coloration ambrée, présente une série de stries horizontales longitudinales, parallèles, légèrement ondulées : ce sont les canalicules des cellules épithéliales situées dans l'angle aigu du dièdre formé par la surface dorsale du tergite et la lame procurrente ; l'axe apico-basal de ces cellules est horizontal. Il est parfois difficile de préciser s'il y a une ou plusieurs épaisseurs de canalicules.

*Zone D* (Pl. I, Photos 1, 2 et 3) : elle est incolore, transparente et a été observée pour la première fois en contraste de phase : elle s'observe également en microscopie interférentielle et même en microscopie ordinaire avec un fort diaphragme. Chez *Palaemon serratus*, cette zone comporte deux régions distinctes : 1) une bande transparente en continuité avec la zone C ; 2) une rangée de dents qui en marque la limite postérieure (Pl. I, Photos 1, 2 et 3). La bande transparente montre sous un fort diaphragme ou en contraste de phase des stries beaucoup plus espacées que celles de la zone C. La longueur des dents diminue entre la région dorsale et les régions latérales des tergites, suivant un gradient continu ; leurs dimensions relatives varient également d'un tergite à l'autre. Dans l'axe des dents, on observe une prolongation des stries de la bande transparente à raison d'une, deux ou trois par dent.

Les bords postérieurs des trois premiers tergites sont très semblables, aux variations dimensionnelles près. Une discontinuité structurale apparaît à partir du 4<sup>e</sup> tergite ; en effet, les 4<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> tergites présentent au-dessous de l'expansion bordante des soies à pointe orientée en arrière, disposées en rangées transversales irrégulières, insérées sur la région moyenne de la lame procurrente. Il s'agit de soies en goupillon du type 7b de notre système de classification (DRACH et JACQUES, 1977). Ces soies balayent la surface du tergite postérieur recouvert lors des mouvements de flexion et d'extension du pléon. De ce fait, les expansions bordantes, situées à une distance de 5 à 15  $\mu$  au dessus du tergite recouvert (selon la taille des animaux), ne sauraient jouer le rôle de balayage protecteur qu'elles ont sur les tergites I, II et III ; tout au plus, pourrait-on leur attribuer pour rôle le maintien des soies au contact du tergite recouvert.

Pour le sixième tergite, faiblement recouvrant sur le bord antérieur du telson, l'expansion bordante est réduite à un étroit liseré à bord irrégulièrement ondulé, recouvrant également des soies insérées sur la lame procurrente.

Cette discontinuité entre le 3<sup>e</sup> et le 4<sup>e</sup> tergites, est liée à la morphologie générale de l'abdomen ; elle implique une perte de la fonction principale des expansions bordantes. Elle s'explique par les deux faits suivants : 1) les rayons de courbure intervenant dans

les mouvements relatifs des métamères successifs sont environ deux fois plus faibles pour les tergites IV et V que pour les trois premiers. La réduction de ces rayons — égaux à la distance, mesurée sur un plan sagittal, entre l'axe intercondyloire et le bord médio-dorsal postérieur des tergites — est liée à la hauteur plus faible des derniers segments et à la position plus dorsale de leurs condyles. 2) Le profil dorsal des derniers segments, plus ou moins carénés, ne présente pas la courbure de ceux qui les précèdent ; lors des rotations autour des axes condyloires, il ne peut y avoir de juxtaposition étroite entre le bord dorsal postérieur de l'un et le bord antérieur du suivant, comme pour les trois premiers. Un prochain mémoire montrera le caractère très général de ces différences mécaniques dans les déplacements relatifs des segments antérieurs et postérieurs de l'abdomen des Natantia.

## 2. PLEURITES.

La situation des expansions bordantes est moins simple que pour les tergites ; elle est différente sur les bords antérieurs, ventraux et postérieurs, en relation avec les différences de recouvrement par rapport aux pleurites voisins. Le pleurite I recouvre le bord postérieur de la carapace ; il est recouvert par le bord antérieur du pleurite II ; celui-ci est recouvrant par rapport aux deux pleurites voisins I et III ; les pleurites III, IV et V sont recouverts par ceux qui les précèdent et recouvrent par rapport à ceux qui les suivent. Nous prendrons le pleurite III comme base de description. Son bord ventral montre une rangée de grandes soies plumeuses (Planche I ; Figure 4) dont la base est doublée extérieurement par une expansion bordante fortement ambrée dans la région basale, incolore et transparente distalement. Ce bord ventral présente de larges ondulations dont la période correspond à celle des soies. L'articulation de celles-ci se situe au niveau du bord distal de la zone C (section optique du dièdre aigu formé par les cuticules interne et externe du pleurite).

Cette structure passe progressivement à celle des bords antérieur et postérieur du pleurite le long des courbes qui les raccordent. Sur le bord antérieur, les soies disparaissent ; l'expansion bordante se réduit progressivement puis disparaît vers la région dorsale où l'on ne reconnaît que la zone C. Sur le bord postérieur, les soies se réduisent et disparaissent mais l'expansion bordante persiste et présente une série de dents de longueur progressivement croissante vers la région dorsale ; elles sont courbes et inclinées vers le côté ventral. Les microsètes sont insérées sur la zone de passage entre bord ventral et bord postérieur (Pl. I, fig. 5).

Pour le pleurite I, l'expansion postérieure, bien que recouverte, montre également un passage à une région denticulée comme les pleurites suivants ; son rôle est moins évident que pour ceux-ci.



#### IV. Genèse des expansions bordantes.

L'observation du développement progressif des expansions avant la mue est faite par transparence sur les régions denticulées des tergites et des pleurites, avec un faible grossissement (de 300 à 600).

L'examen d'une séquence de stades a permis de préciser le moment de la première apparition de ces formations dans le cycle d'intermue : c'est au cours du stade D1'', c'est-à-dire celui où la matrice des soies est en voie de fissuration longitudinale (séparant la portion distale et la portion proximale qui sera retournée à la mue). Au cours de cette étape et de la suivante, les denticulations du bord postérieur du tergite sont sécrétées par des expansions de la surface apicale des cellules épithéliales atteignant progressivement leur longueur finale (Pl. I, Fig. 6). *In vivo*, il est difficile de préciser la correspondance numérique entre cellules épithéliales et denticulations ; selon leur largeur, il faut en compter 1, 2 ou 3 par cellule.

Quand les denticulations sont achevées, les digitations cellulaires apicales qui les ont formées se rétractent ; l'ensemble de la surface apicale des cellules épithéliales forme alors un dièdre aigu dont les deux faces opposées sécrètent les deux surfaces cuticulaires transparentes de la zone D. Dans cette zone, les surfaces sont, à la fin de leur formation, juxtaposées par leurs parties internes ne laissant entre elles que des canalicules occupés, comme chez tous les Arthropodes, par de fins filaments cytoplasmiques (pore canals). Dans une phase ultérieure, ces mêmes cellules épithéliales sécrètent les deux assises opposées de la zone C, continuant les deux faces du dièdre. Cette zone à striations denses, le plus souvent colorée en jaune, est en continuité par sa face dorsale avec la cuticule dorsale du tergite, par sa face ventrale avec celle de la lame procurrente. Elle est donc formée de deux lames cuticulaires accolées par leur surface interne et traversées par des canalicules ; il est clair que les deux surfaces apicales de la cellule épithéliale se retirent à mesure que la sécrétion cuticulaire progresse. Ainsi, les cellules épithéliales sécrétrices de l'expansion bordante ont une modalité de fonctionnement exceptionnelle, sinon unique, chez les Crustacés Décapodes.

L'évolution temporelle de l'expansion bordante des tergites de *Palaemon serratus* est marquée par les étapes suivantes :

- D1' : aucune indication de dents.
- D1'' : dents en cours de formation (entre 1/5 et 1/2 de leur longueur définitive).
- D1''' : dents en voie d'achèvement.
- D2' : dents achevées ; apparition de la fraction distale d de la lame transparente.

#### V. Nature chimique des expansions bordantes.

Les techniques chimiques employées pour déterminer la nature des expansions bordantes de *Palaemon serratus*, commencent par un

traitement au chloroforme à l'ébullition pendant deux heures ; la lame transparente prolongeant le bord postérieur de la carapace et des tergites, et les denticulations qui la bordent, persistent. Toutefois, on peut observer des groupes de dents repliées sur elles-mêmes à mi-hauteur ; quelques-unes semblent s'être rompues au même niveau (Pl. II, photo 1).

Si, après ce traitement, on immerge les pièces dans la potasse saturée à l'ébullition, pendant une demi-heure (ceci constitue l'étape préparatoire à l'application du test du chitosane), la lame et ses denticulations persistent ; cependant, les dents sont partiellement altérées ; elles paraissent plus courtes et plus épaisses que sur les échantillons simplement traités par le chloroforme. D'autre part, les denticulations ont été arrachées par endroits (effet mécanique) (cet aspect n'est pas présenté sur la Planche II).

Par contre, si le traitement au chloroforme est suivi d'une immersion des pièces dans la soude à 0,5 N à 100°C, pendant trois heures, les denticulations et la lame transparente sont très peu altérées (Pl. II, photo 2). On n'observe aucune zone d'arrachement ; les denticulations assez longues et effilées à l'extrémité, présentent à leur base un canalicule provenant de la lame transparente et pénétrant dans la denticulation. A la base de certaines denticulations, on constate la présence d'une étroite zone transversale épaissie ; quand le traitement par la soude est suivi d'une incubation dans la chitinase à 37°C pendant 30 minutes, les denticulations et la lame sont amincies et rabattues dans les directions les plus diverses. Certaines d'entre elles présentent à leur base une zone plus ou moins étranglée où l'attaque enzymatique a été plus intense. Après 90 minutes d'incubation, la lame et les dents ont disparu en de nombreux endroits (Pl. II, photo 3) ; après 5 heures d'incubation, les denticulations qui restent sont raccourcies et rétrécies (Pl. II, photo 4). Quelques-unes sont arrachées et se retrouvent à proximité de la lame. La lame transparente témoigne également d'une altération : après 5 heures 30 d'incubation, elle semble avoir disparu en certains endroits ; par ailleurs, elle est déchirée ou elle apparaît pratiquement dépourvue de denticulations. Mais il subsiste des fragments sur lesquels on observe encore un certain nombre de dents (Pl. II, photos 5 et 6).

Puisque, après l'action de la chitinase, nous avons observé quelques denticulations détachées de la lame transparente et restant à son voisinage, nous avons voulu vérifier si l'action de la chitinase avait pour seul effet de détacher les dents de la lame sans les hydrolyser. La recherche de dents non hydrolysées dans le culot de centrifugation de la solution enzymatique (après prélèvement des fragments de carapace résiduels) s'est révélée négative, ce qui conduit donc à ne pas retenir cette hypothèse.

En conclusion, lame transparente et denticulations se révèlent sensibles à l'action de la chitinase après traitement préalable par le chloroforme et les alcalis à chaud. Ces structures sont donc bien

formées de procuticule. L'épicuticule qui les recouvre ne peut être caractérisée biochimiquement.

Ces manipulations font apparaître une cavité allongée dans le sens du grand axe, au centre de chaque articulation. Cette cavité constitue apparemment le prolongement d'un « pore canal » cuticulaire ; ces cavités peuvent également être observées sur matériel frais. Le traitement par la soude en facilite l'observation.

#### VI. Interprétation fonctionnelle de ces structures.

Il convient d'envisager successivement : 1) les expansions bordantes du bord postérieur de la carapace et des trois premiers tergites ; 2) celles des trois derniers tergites ; 3) celles des bords postérieurs des pleurites ; 4) celles de leurs bords ventraux.

Les expansions bordantes du bord postérieur de la carapace et des trois premiers tergites sont en contact étroit avec les parties recouvertes des tergites I, II, III et IV. Un film muqueux assure la lubrification entre parties recouvertes et recouvrantes.

Au cours des mouvements d'extension, les expansions et leurs denticulations balayent d'avant en arrière la partie antérieure des tergites recouverts ; ce balayage évite l'entrée accidentelle de particules étrangères dans l'espace rempli d'eau limité par la lame procurrenente, la membrane articulaire et la surface antérieure du tergite recouvert.

L'examen *in vivo* de bandelettes découpées dorsalement montre au niveau des dents des portions du film muqueux plissé sur lequel sont collées de nombreuses particules étrangères : Bactéries, petites Diatomées, débris organiques, etc... (Pl. I, fig. 7).

Au niveau des tergites IV, V et VI, le rôle fonctionnel des formations bordantes n'est plus le même puisqu'elles sont séparées de la surface antérieure du tergite recouvert par une épaisseur de soies en goupillon issues de la lame procurrenente : selon la taille des spécimens, cet intervalle varie entre 10 et 30  $\mu$ . Le balayage des soies, insérées en rangées irrégulières sur la lame procurrenente, réalise une protection beaucoup moins efficace pour l'espace compris entre cette lame, la membrane articulaire et la partie antérieure du tergite suivant. Mais ce volume est plus réduit que celui compris entre les segments antérieurs, en raison de la diminution de longueur de la lame procurrenente et de la membrane articulaire ; si la présence de soies l'empêche d'être hermétiquement clos, par contre, de petites particules qui auraient pénétré entre les soies peuvent en ressortir lors des mouvements de flexion.

Pour les pleurites, il n'y a pas lieu d'envisager le rôle des expansions de leur bord antérieur, progressivement réduites ou même absentes vers la région dorsale. Sur le bord ventral, il n'y a aucune fonction de balayage mais seulement protection de la zone d'insertion des grandes soies et des microsètes. Par contre, le bord postérieur des pleurites (à l'exception du premier) balaye une fraction

des pleurites suivants dans les mouvements de flexion, évitant ainsi l'introduction de particules étrangères entre parties recouvertes et recouvrantes.

#### VII. Conclusion.

Les expansions cuticulaires bordantes existent sur le bord postérieur de la carapace, le bord postérieur des tergites ainsi que sur les bords ventraux et postérieurs des pleurites. Ces formations ont toutes la même genèse ; elles sont édifiées par une rangée de cellules épithéliales situées dans le dièdre aigu de deux lames cuticulaires appartenant l'une au bord postérieur du tergite, l'autre au bord postérieur de la lame procurrenente ; pour les pleurites, il s'agit de leurs assises cuticulaires externe et interne.

Sur le bord postérieur de la carapace et des trois premiers tergites, ces formations, étroitement appliquées sur la surface antérieure des tergites suivants, en balayent la surface lors des mouvements d'extension.

Sur le bord postérieur des tergites IV, V, VI, les mêmes formations, plus étroites, se terminent par des dents courtes ou des festons aplatis. Elles ne sont pas au contact immédiat des tergites recouverts, dont les séparent des soies insérées sur la lame procurrenente.

Sur les pleurites, une expansion bordante ventrale protège l'implantation de soies et de microsètes ; elle se prolonge par une région postérieure denticulée, balayant la surface antérieure du pleurite suivant.

Les techniques chimiques les plus spécifiques démontrent la présence de chitine dans les expansions bordantes, ainsi que celle de filaments cytoplasmiques situés dans des canalicules.

- (1) *Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.*  
 (2) *Service de Morphologie, Systématique et Ecologie animales, Institut Van Beneden, Liège.*

#### BIBLIOGRAPHIE.

- DRACH, P. (1939). — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. océanogr., Monaco*, 19, 103-391, pl. 2-7.  
 DRACH, P. et JACQUES, F. (1977). — Système sétifère des Crustacés Décapodes. Principes d'une classification générale. *C. R. Acad. Sci., Paris, D*, 284, 1995-1998, pl. 1.  
 DRACH, P. et JACQUES, F. (1982). — Dispositifs tégumentaires dorsaux liés aux mouvements de l'abdomen chez les Crustacés Décapodes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 107, 127-135, pl. 1.  
 DRACH, P. et TCHERNIGOVITZEFF, C. (1967). — Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie et Milieu, A*, 18, 595-609.  
 JEUNIAUX, Ch. (1963). — Chitine et chitinolyse, un chapitre de la biologie moléculaire. Paris, Masson et Cie, Éd., 181 pp.  
 JEUNIAUX, Ch. (1965). — Chitine et phylogénie : application d'une méthode enzymatique de dosage de la chitine. *Bull. Soc. Chim. biol.*, 47, 2267-2278.