



HAL
open science

**ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES CHROMATIQUES
CHEZ LYSMATA SETICAUDATA RISSO
(CRUSTACÉ, DÉCAPODE) ÉTUDE
EXPÉRIMENTALE DU CONTROLE ENDOCRINIEN
DE LA PHYSIOLOGIE CHROMATIQUE -Expériences
d'injections d'extraits et d'implantations de glandes du
sinus chez des animaux privés de pédoncules oculaires**

Yvonne Couturier-Bhaud

► **To cite this version:**

Yvonne Couturier-Bhaud. ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES CHROMATIQUES CHEZ LYSMATA SETICAUDATA RISSO (CRUSTACÉ, DÉCAPODE) ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU CONTROLE ENDOCRINIEN DE LA PHYSIOLOGIE CHROMATIQUE -Expériences d'injections d'extraits et d'implantations de glandes du sinus chez des animaux privés de pédoncules oculaires. Vie et Milieu , 1971, XXII, pp.189 - 212. hal-02966499

HAL Id: hal-02966499

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02966499v1>

Submitted on 14 Oct 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES CHROMATIQUES
CHEZ *LYSMATA SETICAUDATA* RISSO
(CRUSTACÉ, DÉCAPODE)**

**ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU CONTRÔLE ENDOCRINIEN
DE LA PHYSIOLOGIE CHROMATIQUE**

— Expériences d'injections d'extraits et d'implantations de glandes du sinus chez des animaux privés de pédoncules oculaires.

par Yvonne COUTURIER-BHAUD

Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

Lysmata seticaudata présente un cycle nycthémeral caractérisé par la succession de deux livrées chromatiques distinctes, l'une diurne, l'autre nocturne. Le changement de livrée s'opère par des mouvements pigmentaires inverses et synchrones de deux types de chromatophores rouges (types I et II, CHASSARD-BOUCHAUD et COUTURIER, 1968*a* et *b*). Après ablation des pédoncules oculaires, on observe deux effets opposés : persistance et accentuation progressive du rythme dans les chromatophores de type I, suppression totale et définitive du rythme dans les chromatophores de type II (CHASSARD-BOUCHAUD et COUTURIER, 1969).

Les injections d'extraits de glandes du sinus et l'implantation de ces mêmes glandes chez des animaux épédonculés nous renseignent sur le mécanisme du contrôle hormonal des chromatophores de type II, quant aux cellules de type I leur fonctionnement reste à déterminer.

A. — EFFETS DE L'INJECTION
D'EXTRAITS DE GLANDES DU SINUS
CHEZ DES *LYSMATA SETICAUDATA*
PRIVÉES DE PÉDONCULES OCULAIRES

L'ablation des pédoncules oculaires entraîne la perte définitive des migrations pigmentaires au niveau des chromatophores de type II. Après une altération passagère de leur comportement, les monochromes de type I, réacquièrent progressivement un rythme caractérisé par une fréquence normale et des variations nycthémerales amplifiées (CHASSARD-BOUCHAUD et COUTURIER 1969). L'amputation d'un organe aussi complexe que le pédoncule oculaire provoque nécessairement des perturbations dont les causes sont difficiles à déterminer. Dans le cas précis de la physiologie chromatique, nous avons mis en évidence le rôle important joué par la lumière dans l'accomplissement des manifestations pigmentaires (COUTURIER-BHAUD 1970). Nous pouvons logiquement penser que les troubles observés dans le comportement chromatique sont dus autant à la suppression de l'œil, organe photorécepteur, qu'à l'ablation de la voie neurosécrétrice protocéphalique.

La dissociation de ces deux fonctions a été réalisée chez plusieurs Crustacés par ablation sélective de la glande du sinus (*Leander serratus*, PANOUSE 1946, HUMBERT 1965). Chez *Lysmata*, l'épithélium ectodermique des pédoncules oculaires, riche en pigment rouge empêche de localiser par transparence les structures internes; de ce fait, le prélèvement de la glande du sinus sur le pédoncule en place est pratiquement impossible par des techniques opératoires rapides, non traumatisantes pour l'animal.

Afin de définir le rôle propre à la glande du sinus nous observerons les effets de l'injection d'extraits aqueux de cet organe à des animaux épédonculés.

I. — TECHNIQUES D'ÉTUDE.

1) *Prélèvement des organes.*

Chez *L. seticaudata* les expériences préliminaires d'injection d'extraits de pédoncules oculaires entiers et de glandes du sinus ont donné les mêmes résultats.

BROWN (1939, 1940) montre que cette glande renferme 80 % de l'activité chromatique du pédoncule oculaire entier chez *Uca* et 100 % chez *Palaemonetes*. PANOUSE (1946) constate que les phénomènes pigmentaires consécutifs à l'injection d'extraits de glandes du sinus et de pédoncules oculaires entiers sont à peu près identiques à dose égale (deux glandes ou deux pédoncules par cc pour *Leander serratus*).

Le nombre de *Lysmata* récoltées au cours de l'été 1969 n'ayant pas permis de conduire simultanément les deux séries d'expériences, seuls les effets relatifs aux injections d'extraits de glandes du sinus seront étudiés en détail.

Les pédoncules oculaires d'animaux venant d'être capturés sont sectionnés avec des ciseaux de Wecker et leur dissection est réalisée à l'aide de pinces fines sous la loupe binoculaire. Le contenu glandulaire et nerveux est expulsé par une légère pression exercée à la limite des ommatidies et du pédoncule. La glande du sinus, petit disque bleuté, opalescent, est alors visible à la surface de la medulla externa. La glande, isolée par dilacération du tissu nerveux environnant, est pipetée dans un capillaire muni d'un catheter. Le diamètre du capillaire est légèrement supérieur à celui de la glande afin d'éviter que celle-ci n'adhère aux parois.

Ces prélèvements sont effectués de jour et de nuit sur des animaux en phase mâle et en phase femelle. Les Crevettes utilisées sont sélectionnées d'après la taille qui doit être identique à celle des animaux préparés pour recevoir les extraits (28 à 30 mm pour les ♂, 48 à 50 mm pour les ♀).

2) Préparation des extraits.

Deux glandes du sinus ainsi prélevées sont broyées dans un peu d'eau de mer à l'intérieur d'un microbroyeur en verre rôdé d'une contenance de 1 cc; l'utilisation de sable de Fontainebleau facilite le broyage de ces organes de faibles dimensions. L'extrait obtenu est centrifugé pendant 30 minutes à 6 500 tours/mn. Après centrifugation, le liquide surnageant est prélevé à l'aide d'une seringue et mis dans une ampoule de 2 cc. On ramène le volume de l'extrait à 1 cc par addition d'eau de mer filtrée. L'ampoule est placée pendant 10 mn dans un bécber d'eau de mer portée à ébullition. PANOUSE note en effet (1946) que les extraits bouillis sont plus actifs et moins nocifs. Chez *Lysmata seticaudata*, les injections d'extraits bouillis et non bouillis n'ont pas permis de noter de différences d'activité hormonale. Par contre, l'ébullition provoque la précipitation d'un grand nombre de grosses protéines que l'on élimine facilement par une nouvelle centrifugation. On constate que les animaux supportent mieux les extraits débarrassés de ce matériel protéique.

Les solutions ainsi réalisées sont utilisées de suite ou dans les 12 heures suivant leur préparation. Lorsque l'utilisation n'est pas immédiate, leur conservation est assurée au congélateur à -25°C .

3) *Injections.*

Les réactions pigmentaires aux injections d'extraits ont été étudiées sur des animaux privés de pédoncules oculaires : les effets dus à l'apport de ce matériel hormonal sont observés sur dix *Lysmata* de chaque sexe au cours des trois périodes consécutives à l'ablation des pédoncules oculaires, périodes dont les caractéristiques données en 1969 par CHASSARD-BOUCHAUD et COUTURIER sont brièvement rappelées ici (il faut noter que ces périodes ne concernent que les chromatophores de type I, les cellules de type II perdant définitivement leur rythme après l'opération) :

a) *La première période* débute immédiatement après l'ablation des pédoncules oculaires et se prolonge pendant trois jours. Les chromatophores conservant une activité rythmique sont peu nombreux : ils sont localisés dans la partie tout à fait antérieure du tergite céphalothoracique et des tergites 2, 3, 4, 5 et 6, ainsi que sur les bords latéraux antérieurs des pleurites correspondants.

b) *La deuxième période* commence le quatrième jour après l'opération et dure 14 jours. Le nombre de chromatophores affectés par le rythme augmente progressivement sur les segments précités, selon deux gradients : l'un longitudinal antéro-postérieur et l'autre transversal latéro-médian ; simultanément la concentration du pigment à l'intérieur de ces chromatophores s'accroît.

c) *La troisième période* débute à partir du 18^e jour suivant l'ablation des pédoncules oculaires : tous les chromatophores ont retrouvé leur capacité maximale de concentration en phase nocturne. Le cycle nyctéméral est alors rétabli au niveau des chromatophores rouges de type I avec un étalement maximal en phase diurne et une rétraction maximale en phase nocturne.

Le liquide est injecté au moyen d'une seringue à chromatographie de $50\ \mu\text{l}$. Le volume d'extrait utilisé pour une injection dépend de la taille des animaux « receveurs » : il est de $50\ \mu\text{l}$ pour les δ et de $100\ \mu\text{l}$ pour les φ . L'aiguille de la microseringue, enfoncée dans la membrane articulaire entre les troisième et quatrième segments abdominaux, est glissée sous l'épithélium ectodermique du troisième segment. Les effets de ces injections sont observés à intervalles réguliers pendant six heures (5', 10', 14', 20', 30', 60', 90', 120', 180', 240', 300' et 360'). Pour chaque série d'expériences, des injections d'eau de mer pure sont faites à des animaux témoins, épédonculés et de taille comparable à celle des animaux mis en expérience, afin d'observer la réaction chromatique causée par la piqûre seule.

II. — RÉSULTATS.

1) *Extrait de glandes du sinus prélevées de jour.*a) *Effets sur les chromatophores de type I (tableau et figure 1).*

Les injections réalisées chez les mâles et les femelles au cours des trois périodes suivant l'ablation des pédoncules oculaires provoquent une rétraction du pigment rouge. L'examen du tableau et de

TABLEAU 1

Lysmata seticaudata, animaux pédonculectomisés.

Comportement des chromatophores de type I après injection d'eau de mer + extrait de glandes du sinus d'une part (G.S.), d'eau de mer pure chez les témoins d'autre part (T), au cours des trois périodes consécutives à l'ablation des pédoncules oculaires.

conditions expériment.		temps en mn	avant injection	Injection	1'	5'	10'	15'	20'	30'	60'	90'	120'	180'	240'	300'	360'	
1 ^{ère} période	G.S.	♀	5	4,35	4,1	4,35	4,05	4,6	4,75	5								
		♂	5	3,95	3,75	3,75	4	4,1	4,5	⑤								
	T	♀	5	5	5	5	5											
		♂	5	4,8	4,8	5	5	5										
2 ^{ème} période	G.S.	♀	5	4	3,75	3,50	3,50	4,25	4,6	4,7	-	4,85	5					
		♂	5	3,55	3,45	3,7	3,9	4,1	4,3	4,65	4,8	⑤						
	T	♀	5	4,6	5	5	5											
		♂	5	4,8	4,9	5	5											
3 ^{ème} période	G.S.	♀	5	3,5	3,4	3,5	3	3,15	3,15	4,1	4,75	-	5					
		♂	5	3,7	3,05	3,1	3,1	3,1	3,7	4,25	4,65	4,8	⑤					
	T	♀	5	4,6	4,8	5	5											
		♂	5	4,3	4,8	5	5	5										

la figure 1 montre que cette rétraction est d'autant plus grande que l'injection est faite à une date éloignée de celle de la pédonculectomie : l'indice d'étalement atteint sa valeur minimale et les effets de l'injection d'extrait de glandes du sinus sont les plus longs au

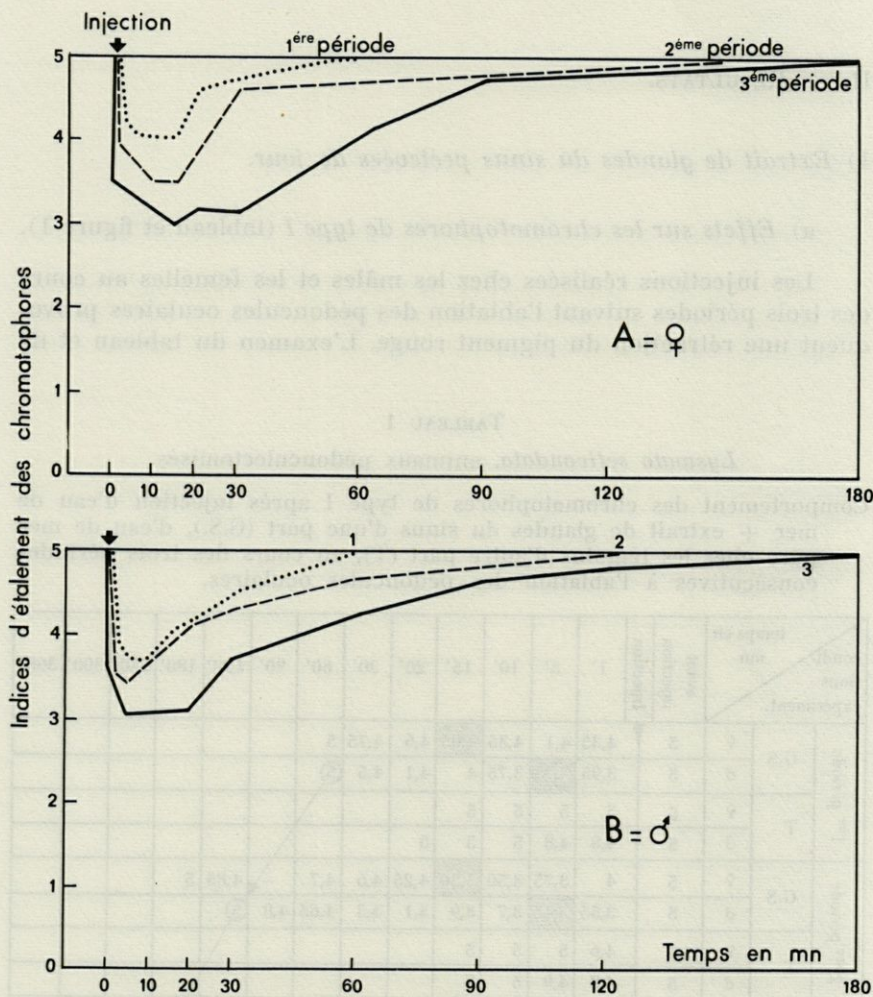


FIG. 1. — *Lysmata seticaudata*, animaux pédonculectomisés.
Comportement des chromatophores de type I après injection d'extrait de glandes du sinus (glandes prélevées de jour), au cours des trois périodes consécutives à l'ablation des pédoncules oculaires.

cours de la troisième période. C'est au moment où le rythme pleinement rétabli semble indépendant des conditions externes que son déroulement peut être modifié de la façon la plus intense et la plus durable par un apport hormonal.

b) *Effets sur les chromatophores de type II* (tableau et figure 2).

Rappelons que ces chromatophores, normalement rétractés de jour et étalés de nuit, perdent totalement leur rythme lors de l'ablation des pédoncules oculaires. L'effet de l'injection d'extrait de glandes du sinus est donc particulièrement intéressant à leur niveau.

TABLEAU 2

Lysmata seticaudata, animaux pédonculectomisés.

Comportement des chromatophores de type II après injection d'eau de mer + extrait de glandes du sinus d'une part (G.S.), d'eau de mer pure chez les témoins d'autre part (T), au cours des trois périodes consécutives à l'ablation des pédoncules oculaires.

conditions expériment.		temps en mn														
		avant injection	Injection	1'	5'	10'	15'	20'	30'	60'	90'	120'	180'	240'	300'	360'
1 ^{ère} période	G.S.	♀	5	3,45	2,8	2,3	2,3	2,3	2,7	3,1	3,15	—	—	3,9	—	5
		♂	5	3,2	2,5	2,2	2,25	2,6	2,65	3,05	3,45	3,5	—	4,1	—	5
	T	♀	5	5	5	5										
		♂	5	3,5	4,8	5	5	5								
2 ^{ème} période	G.S.	♀	5	3,15	2,65	2,3	2,25	2,1	2,5	3	—	3,65	4,05	5		
		♂	5	2,85	2,15	1,8	1,85	2	2,2	2,45	2,85	3,55	—	5		
	T	♀	5	4,1	5	5	5									
		♂	5	3,66	—	4,5	5	5	5							
3 ^{ème} période	G.S.	♀	5	2,7	2,35	2	1,85	1,85	1,95	2,8	3,65	5				
		♂	5	2,6	2,05	1,75	1,7	1,75	2,65	3,6	4,55	5				
	T	♀	5	4,6	5	5	5									
		♂	5	4	4	5	5	5								

Après injection d'extrait de glandes du sinus, le pigment rouge de ces cellules se rétracte à nouveau. Comme pour les chromatophores de type I, la concentration maximale est obtenue chez les animaux opérés depuis plus de trois semaines, mais ici la durée d'action des extraits hormonaux sur les effecteurs pigmentaires est plus longue au cours des trois premiers jours suivant l'ablation des pédoncules oculaires.

2) *Extrait de glandes du sinus prélevées de nuit.*

La comparaison des courbes relatives aux effets de l'injection d'extrait de glandes du sinus prélevées de nuit, d'une part et d'eau

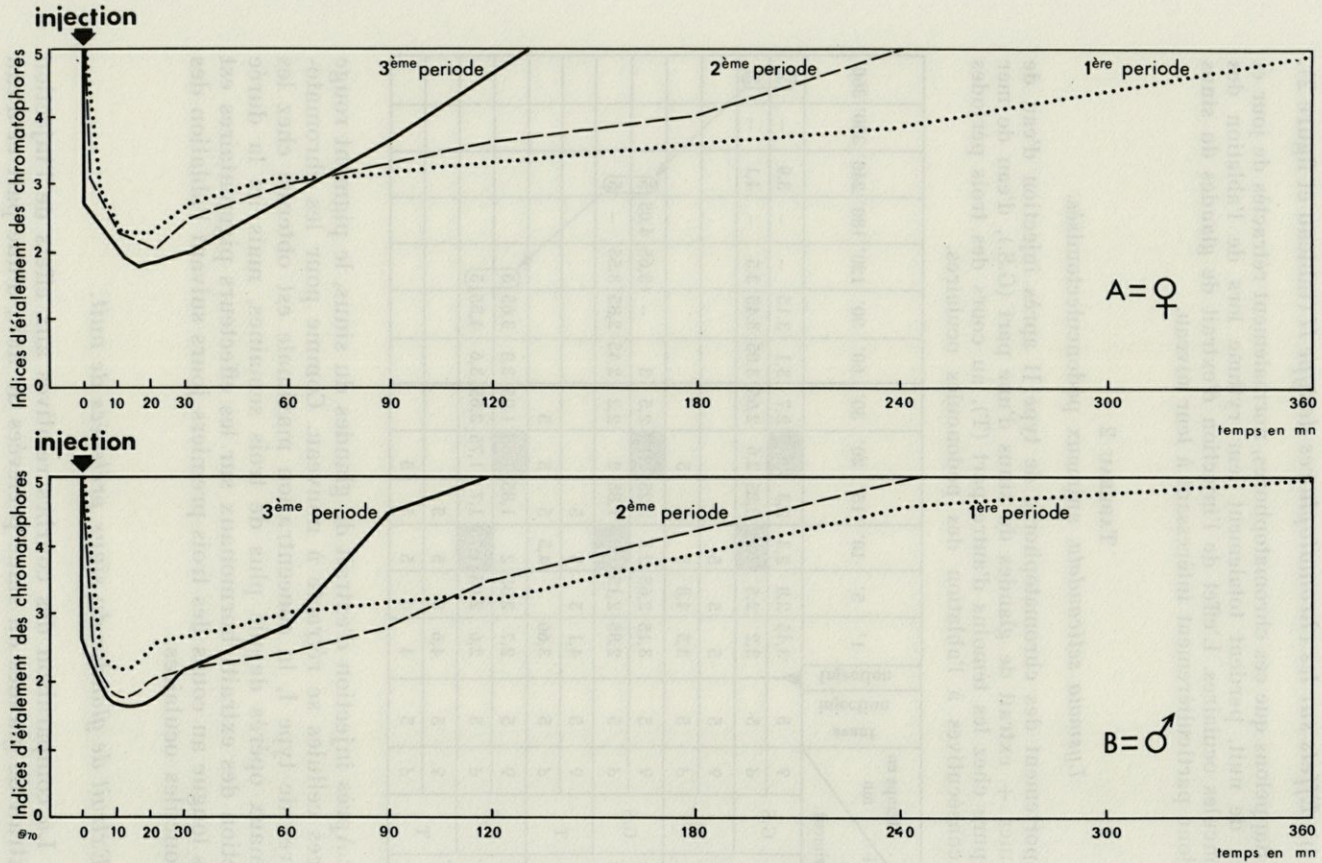


FIG. 2. — *Lysmata seticaudata*, animaux pédonculectomisés.

Comportement des chromatophores de type II après injection d'extrait de glandes du sinus (glandes prélevées de jour), au cours des trois périodes consécutives à l'ablation des pédoncules oculaires.

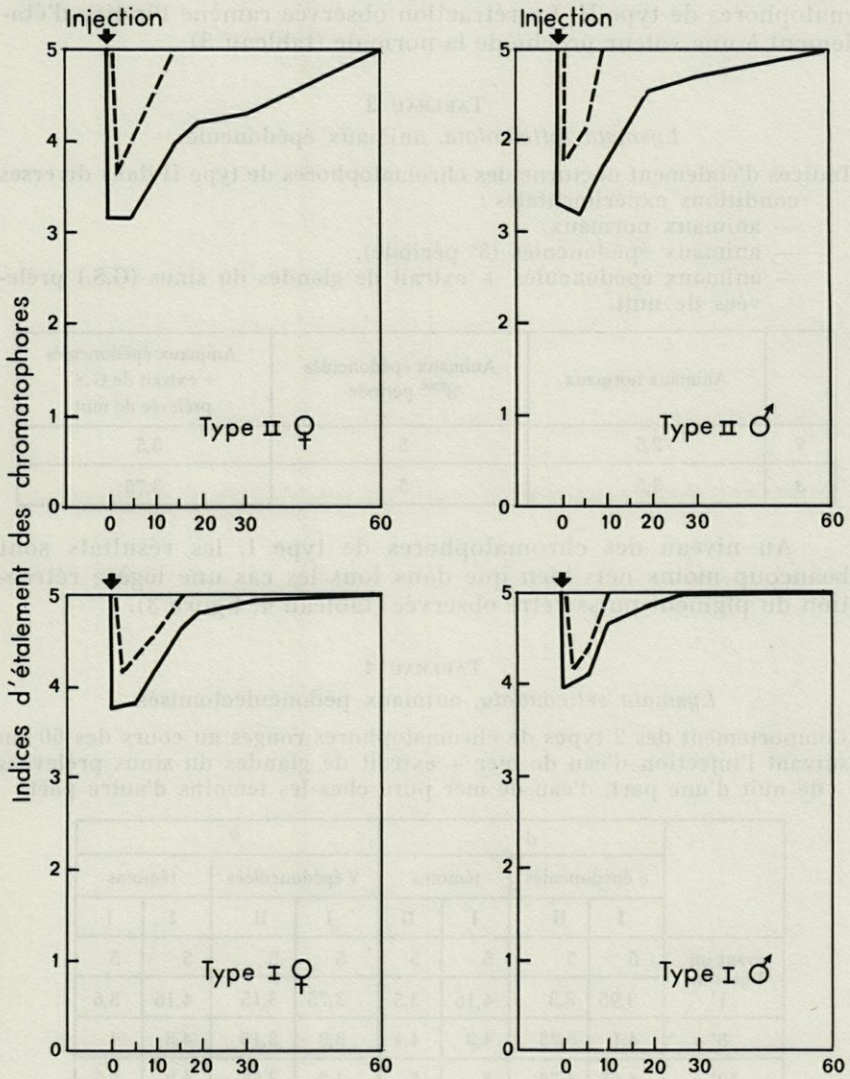


FIG. 3. — *Lysmata seticaudata*, animaux épédonculés.

Comportement des chromatophores de type I après injection d'eau de mer + extrait de glandes du sinus, prélevées de nuit, d'une part (figuré continu) et d'eau de mer pure d'autre part (figuré discontinu).

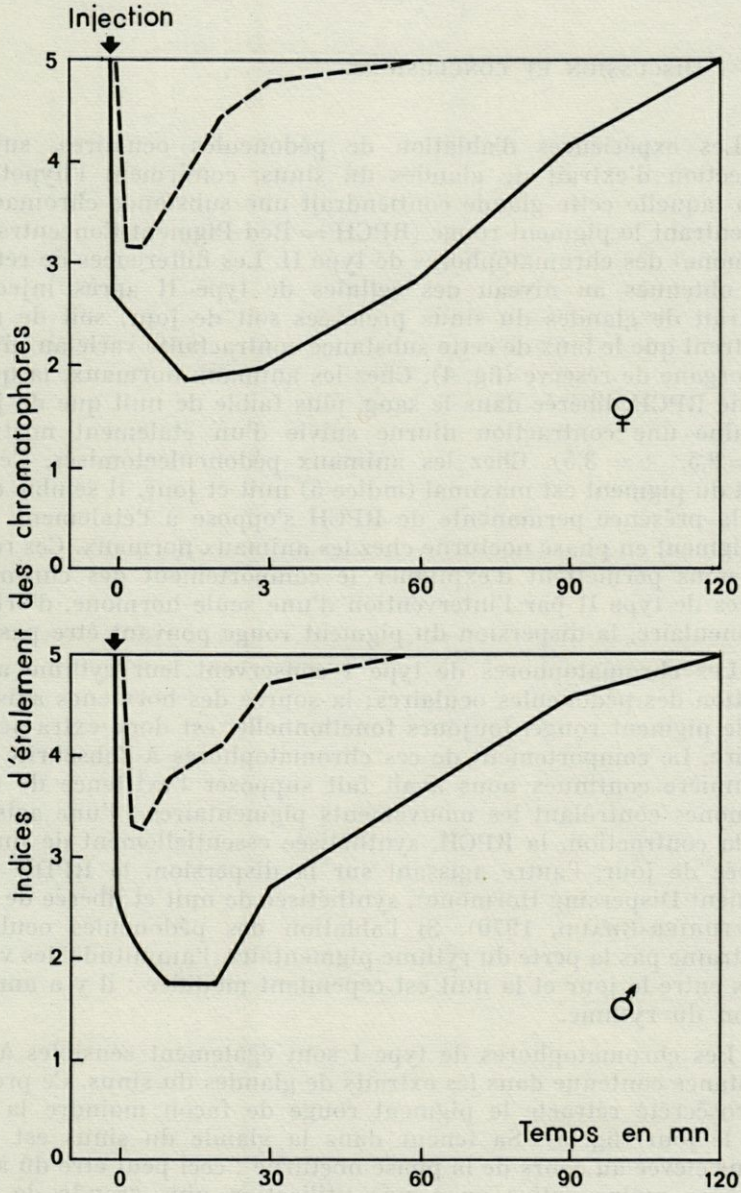


FIG. 4. — *Lysmata seticaudata*, animaux épédonculés.

Comportement des chromatophores de type II après injection d'eau de mer + extrait de glandes du sinus prélevées de jour d'une part (figuré continu) et d'eau de mer + extrait de glandes du sinus prélevées de nuit d'autre part (figuré discontinu).

III. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

Les expériences d'ablation de pédoncules oculaires, suivies d'injection d'extrait de glandes du sinus, confirment l'hypothèse selon laquelle cette glande contiendrait une substance chromactive concentrant le pigment rouge (RPCH = Red Pigment Concentrating Hormone) des chromatophores de type II. Les différences de rétraction obtenues au niveau des cellules de type II après injection d'extrait de glandes du sinus prélevées soit de jour, soit de nuit, montrent que le taux de cette substance contractante varie au niveau de l'organe de réserve (fig. 4). Chez les animaux normaux, la quantité de RPCH, libérée dans le sang, plus faible de nuit que de jour, entraîne une contraction diurne suivie d'un étalement nocturne ($\varphi = 2,5$, $\delta = 3,5$). Chez les animaux pédonculectomisés, l'étalement du pigment est maximal (indice 5) nuit et jour. Il semble donc que la présence permanente de RPCH s'oppose à l'étalement total du pigment en phase nocturne chez les animaux normaux. Ces résultats nous permettent d'expliquer le comportement des chromatophores de type II par l'intervention d'une seule hormone, d'origine pédonculaire, la dispersion du pigment rouge pouvant être passive.

Les chromatophores de type I conservent leur rythme après ablation des pédoncules oculaires; la source des hormones agissant sur le pigment rouge, toujours fonctionnelle, est donc extra-pédonculaire. Le comportement de ces chromatophores à l'obscurité et à la lumière continues nous avait fait supposer l'existence de deux hormones contrôlant les mouvements pigmentaires : l'une agissant sur la contraction, la RPCH, synthétisée essentiellement de nuit et libérée de jour, l'autre agissant sur la dispersion, la RPDH (Red Pigment Dispersing Hormone), synthétisée de nuit et libérée de jour (COUTURIER-BHAUD, 1970). Si l'ablation des pédoncules oculaires n'entraîne pas la perte du rythme pigmentaire, l'amplitude des variations entre le jour et la nuit est cependant modifiée : il y a amplification du rythme.

Les chromatophores de type I sont également sensibles à une substance contenue dans les extraits de glandes du sinus. Ce produit neurosécrété rétracte le pigment rouge de façon moindre la nuit que le jour (fig. 5). Sa teneur dans la glande du sinus est donc moins élevée au cours de la phase nocturne : ceci peut être dû à une synthèse moins active ou à une utilisation plus grande de cette substance. Sa disparition expliquerait que chez les animaux pédonculectomisés l'étalement diurne atteigne sa valeur maximale, mais si son effet s'ajoute à celui de la RPCH extrapédonculaire il paraît contradictoire d'observer, chez les δ , dans les conditions normales,

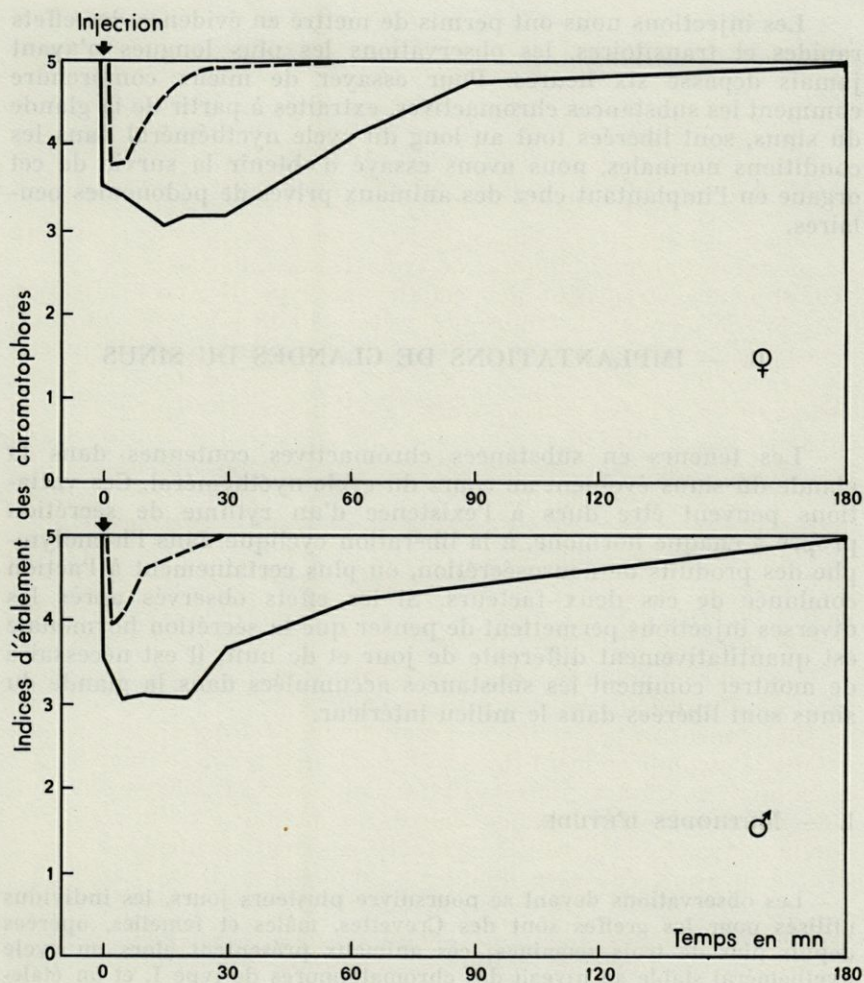


FIG. 5. — *Lysmata seticaudata*, animaux épédonculés.

Comportement des chromatophores de type I après injection d'eau de mer + extrait de glandes du sinus prélevées de jour d'une part (figuré continu) et d'eau de mer + extrait de glandes du sinus prélevées de nuit d'autre part (figuré discontinu).

une rétraction nocturne du pigment rouge plus faible qu'après pédonculectomie. La RPCH rétractant le pigment rouge des chromatophores de type I agit sur l'indice d'étalement mais son effet n'est pas déterminant. Le contrôle principal serait exercé par des substances chromactives extra-pédonculaires dont la ou les sources ne sont pas encore localisées.

Les injections nous ont permis de mettre en évidence des effets rapides et transitoires, les observations les plus longues n'ayant jamais dépassé six heures. Pour essayer de mieux comprendre comment les substances chromactives, extraites à partir de la glande du sinus, sont libérées tout au long du cycle nycthéral dans les conditions normales, nous avons essayé d'obtenir la survie de cet organe en l'implantant chez des animaux privés de pédoncules oculaires.

B. — IMPLANTATIONS DE GLANDES DU SINUS

Les teneurs en substances chromactives contenues dans la glande du sinus évoluent au cours du cycle nycthéral. Ces variations peuvent être dues à l'existence d'un rythme de sécrétion propre à chaque hormone, à la libération cyclique dans l'hémolymphe des produits de neurosécrétion, ou plus certainement à l'action combinée de ces deux facteurs. Si les effets observés après les diverses injections permettent de penser que la sécrétion hormonale est quantitativement différente de jour et de nuit, il est nécessaire de montrer comment les substances accumulées dans la glande du sinus sont libérées dans le milieu intérieur.

I. — MÉTHODES D'ÉTUDE.

Les observations devant se poursuivre plusieurs jours, les individus utilisés pour les greffes sont des Crevettes, mâles et femelles, opérées depuis plus de trois semaines; ces animaux présentent alors un cycle nycthéral stable au niveau des chromatophores de type I, et un étalement maximal et permanent du pigment des chromatophores de type II.

La technique de prélèvement des glandes du sinus sur des Crevettes venant d'être capturées, a été décrite précédemment. Le capillaire muni d'un catheter utilisé pour le prélèvement de la glande isolée sert également à son implantation dans l'abdomen d'un animal pédonculectomisé. Le capillaire est introduit à la base de l'uropode, face ventrale, en direction du sixième segment abdominal. A ce niveau la membrane articulaire très souple permet une pénétration facile. La glande du sinus est expulsée du capillaire à l'aide du catheter. Chaque animal mis en expérience reçoit ainsi deux glandes du sinus.

II. — RÉSULTATS.

1) *Chromatophores de type II.*

Les effets observés au niveau de ces cellules pigmentaires sont très importants bien que de courte durée. Le rythme nyctéméral, aboli depuis la pédonculectomie, réapparaît au cours des 24 heures suivant l'implantation des glandes du sinus. Pendant la première journée, la rétraction diurne est voisine de celle notée chez les animaux normaux.

	Animaux normaux	animaux épédon. 3 ^{ème} période	Animaux épédon. + 2 gl. du sinus
♂	1,5	5	2
♀	1	5	1,75

L'indice d'étalement, non maximal la première nuit, se stabilise dès la seconde à l'indice 5. La concentration diurne du pigment rouge diminue le deuxième jour et s'arrête définitivement au bout de trois jours chez les femelles et de quatre jours chez les mâles (tableau 5 et figure 6).

TABLEAU 5

Lysmata seticaudata, animaux pédonculectomisés.

Comportement des chromatophores de type II après implantation de glandes du sinus (2 par individu). Moyennes des indices d'étalement effectuées à partir de 10 animaux de chaque phase sexuelle.

Nbre de jours après l'implantat. heure d'observation	2		7		8		10		12		17		20		22	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
	1	4,3	4,3	4,3	4,3	4,2	4,2	2,2	2,2	1,7	1,95	2,2	2,1	4,6	4,7	4,75
2	5	5	5	5	4,9	4,8	4,3	3,95	4,2	3,8	4,4	4,1	4,9	4,95	5	5
3	5	5	5	5	5	4,9	5	4,8	5	4,7	5	4,85	5	4,95	5	5
4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5

2) *Chromatophores de type I.*

Après pédonculectomie, le cycle nyctéméral du pigment persiste mais l'amplitude des variations entre le jour et la nuit augmente

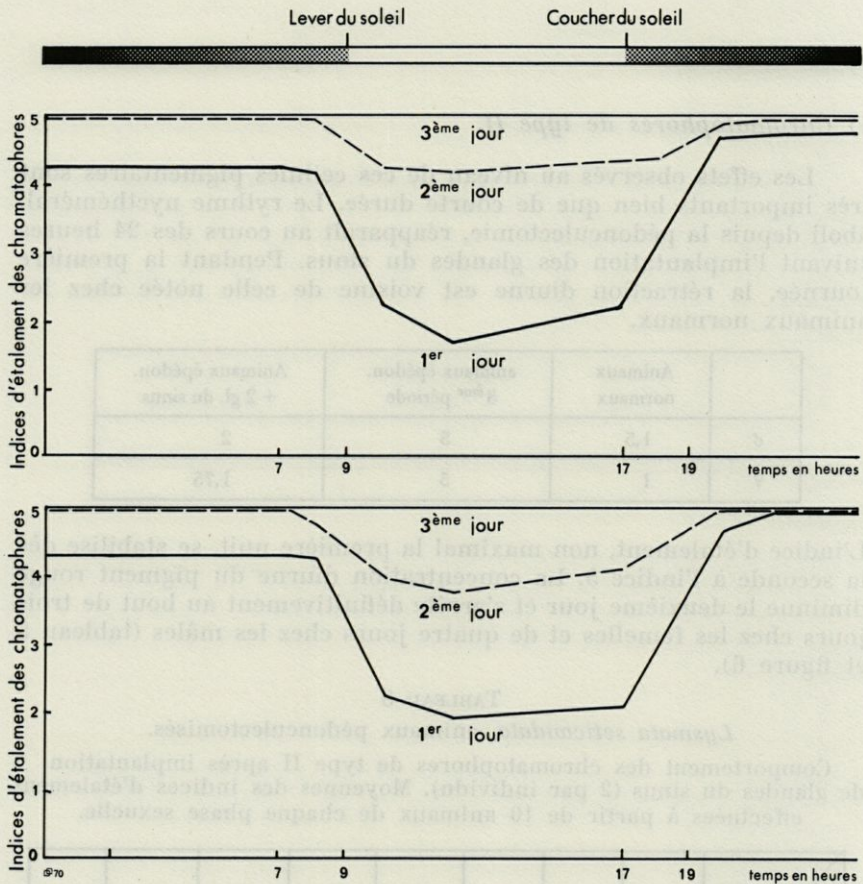


FIG. 6. — *Lysmata seticaudata*, animaux pédonculectomisés.

Comportement des chromatophores de type II après implantation de glandes du sinus (deux par individu), au cours de la troisième période consécutive à l'ablation des pédoncules oculaires.

pour devenir maximale au cours de la troisième période suivant l'ablation des pédoncules oculaires. L'implantation des glandes du sinus provoque une diminution des mouvements pigmentaires pendant plus d'une semaine (tableau 6 et figure 7 A et B). Au cours de la première journée suivant l'implantation, les valeurs de l'étalement diurne et de la rétraction nocturne sont comparables à celles observées chez les animaux normaux. Les indices réacquièrent leur valeur initiale le 9^e jour chez les femelles et le onzième chez les

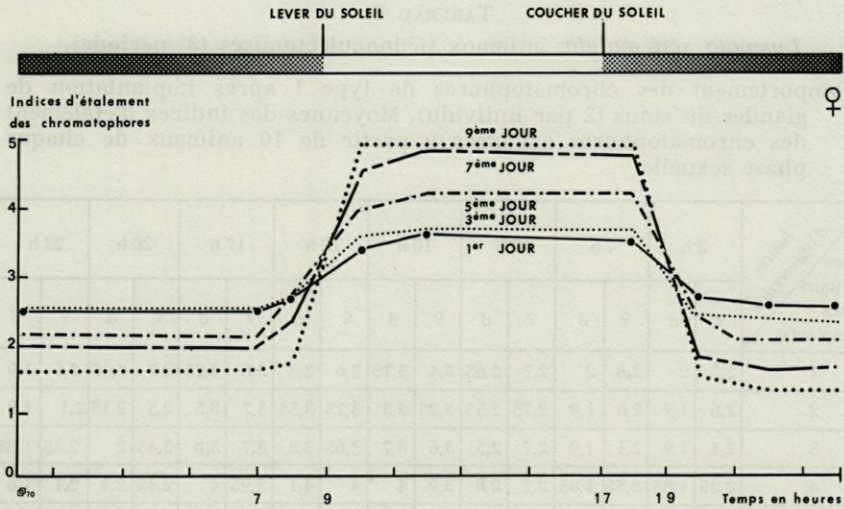


FIG. 7 A. — *Lysmata seticaudata*, femelles pédonculectomisées.
Comportement des chromatophores de type I après implantation de glandes du sinus (deux par individu), au cours de la troisième période consécutive à l'ablation des pédoncules oculaires.

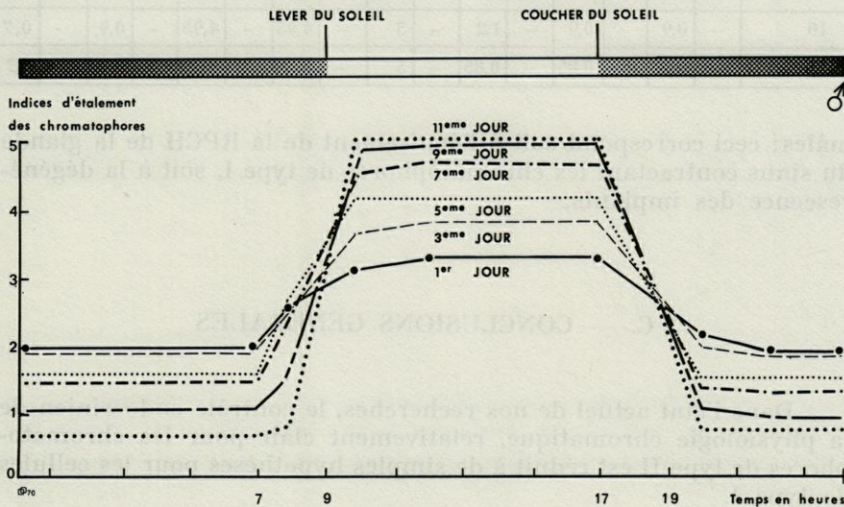


FIG. 7 B. — *Lysmata seticaudata*, mâles pédonculectomisés.
Comportement des chromatophores de type I après implantation de glandes du sinus (deux par individu) au cours de la troisième période consécutive à l'ablation des pédoncules oculaires.

TABLEAU 6

Lysmata seticaudata, animaux pédonculectomisés (3^e période).

Comportement des chromatophores de type I après implantation de glandes du sinus (2 par individu). Moyennes des indices d'étalement des chromatophores calculées à partir de 10 animaux de chaque phase sexuelle.

Nbre de jours après l'implantat.	2 h		7 h		8 h		10 h		12 h		17 h		20 h		22 h	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
1	2,5	2	2,5	2	2,7	2,65	3,4	3,15	3,6	3,3	3,6	3,25	2,7	2,15	2,6	1,9
2	2,6	1,9	2,6	1,9	2,75	2,55	3,25	3,3	3,75	3,55	3,7	3,5	2,5	2,15	2,1	1,9
3	2,1	1,9	2,1	1,9	2,7	2,5	3,6	3,7	3,65	3,8	3,7	3,8	2,45	2	2,35	1,85
4	2,35	1,85	2,35	1,85	2,7	2,8	3,9	4	4	4,1	3,95	4	2,35	2,4	2,1	1,6
5	2,1	1,6	2,1	1,6	2,75	2,8	4	4,2	4,25	4,2	4,25	4,2	2,4	1,5	2,1	1,5
6	2,1	1,5	2,1	1,2	2,6	2,35	4,25	4,5	4,3	4,55	4,3	4,5	2	1,5	2	1,4
7	2	1,5	2	1,4	2,4	2,25	4,6	4,5	4,85	4,7	4,8	4,65	1,85	1,4	1,65	1,3
8	1,65	1,3	1,65	1,3	2,1	2,1	4,8	4,95	4,95	4,95	4,95	4,95	1,75	1,45	1,65	1,1
9	1,65	1,1	1,65	1,1	1,75	1,6	5	4,9	5	4,95	5	4,95	1,55	1,45	1,4	1,1
10	—	0,9	—	0,9	—	1,2	—	5	—	4,95	—	4,95	—	0,9	—	0,7
11	—	0,7	—	0,85	—	0,85	—	5	—	5	—	5	—	0,7	—	0,7

mâles; ceci correspond soit à l'épuisement de la RPCH de la glande du sinus contractant les chromatophores de type I, soit à la dégénérescence des implants.

C. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans l'état actuel de nos recherches, le contrôle endocrinien de la physiologie chromatique, relativement clair pour les chromatophores de type II est réduit à de simples hypothèses pour les cellules de type I.

Le rythme nyctéméral observé au niveau des chromatophores de type II s'exprime par un étalement nocturne et une rétraction diurne. Toute perturbation entraînant l'arrêt de ce cycle conduit à un état de dispersion permanente du pigment rouge (COUTURIER-

BHAUD, 1970), ce qui semblerait indiquer que l'expansion est un mécanisme passif ne nécessitant pas l'intervention d'un contrôle hormonal. La rétraction, active, est inhibée par l'ablation des pédoncules oculaires. Ceci peut être dû soit à la suppression de l'œil, organe photorécepteur, soit à la disparition de la voie neurosécrétrice protocéphalique. Un apport hormonal, sous forme d'extraits de glandes du sinus, provoque la rétraction immédiate du pigment rouge de ces chromatophores chez les animaux épédonculés. Cette glande contient donc une hormone dont la présence dans l'hémolymphe détermine la concentration du pigment rouge (Red Pigment Concentrating Hormone); cette RPCH synthétisée vraisemblablement par l'organe de Hanström est stockée dans la glande du sinus. Le déroulement normal du cycle laisse supposer que cette RPCH est déversée dans le milieu intérieur tout au long de la phase éclairée de la photopériode solaire.

Le cycle nyctéméral des chromatophores de type I se traduit par un étalement diurne suivi d'une rétraction nocturne. Le comportement de ces cellules pigmentaires est beaucoup plus complexe. Nous avons vu précédemment que la condition indispensable au maintien d'un rythme nyctéméral normal, est l'alternance régulière des jours et des nuits (COUTURIER-BHAUD, 1970). Dès que la photopériode solaire est perturbée, le rythme se modifie puis disparaît; c'est ce que nous avons obtenu en élevant les animaux à l'obscurité ou en illumination continue.

L'ablation des pédoncules oculaires ne supprime pas les mouvements pigmentaires (CHASSARD-BOUCHAUD et COUTURIER, 1969); la voie neuro-sécrétrice protocéphalique n'est donc pas nécessaire à l'accomplissement du rythme observé.

Les hormones déterminant la rétraction (RPCH) et la dispersion (RPDH) du pigment rouge des chromatophores de type I sont, de toute évidence, extra-pédonculaires. De plus, la persistance du cycle nyctéméral chez les animaux épédonculés prouve que l'organe effecteur, stimulé par l'action de la lumière n'est pas l'œil composé. Dans ce cas, conformément à la définition de NICOL (1960)*, les manifestations pigmentaires à l'intérieur des chromatophores de type I sont des réponses primaires. AOTO (1963, 1965) montre que chez *Palaemon paucidens*, l'œil nauplien serait un organe photorécepteur dont la stimulation entraînerait des migrations du pigment blanc.

* La stimulation externe peut exciter des organes récepteurs provoquant ainsi le déclenchement d'une série de réactions qui s'achèvent par des mouvements pigmentaires. Cette excitation indirecte se fait généralement par l'intermédiaire de l'œil, d'autres organes photorécepteurs pouvant cependant exister. Si la stimulation s'exerce sur des régions extraoculaires, la réponse pigmentaire qui s'en suit est dite « primaire »; au contraire toute réponse à une excitation agissant par l'intermédiaire de l'œil est une réponse « secondaire » (NICOL, 1960).

Chez *Lysmata* la mise en évidence d'un éventuel organe photosensible autre que l'œil composé sera entreprise par observation des effets consécutifs au vernissage de régions déterminées de la carapace (céphalothorax et abdomen). D'autre part, la localisation des lieux de synthèse et de libération de ces substances neurosécrétées sera abordée prochainement par l'étude des formations nerveuses et glandulaires de la région tritocérébrale (commissure tritocérébrale, corps post-commissuraux) et diverses parties du système nerveux.

L'ensemble des expériences réalisées jusqu'à présent permet de faire quelques remarques relatives au contrôle endocrinien des chromatophores de type I. Lorsque les conditions expérimentales permettent le maintien du rythme nyctéméral, la dispersion est maximale après pédonculectomie et sur fond noir (COUTURIER-BHAUD, 1970). Les résultats obtenus en illumination et à l'obscurité constantes nous ont conduit à émettre l'hypothèse d'une élaboration nocturne de RPDH, la libération se faisant à la lumière; inversement, la RPDH synthétisée de jour serait libérée de nuit (COUTURIER-BHAUD, 1970). A côté de ces substances neurosécrétées dont le rôle semble déterminant dans le contrôle des mouvements pigmentaires des chromatophores de type I, les effets relatifs à l'injection d'extraits de glandes du sinus et d'implantation de ces mêmes organes ont montré l'existence d'une RPCH pédonculaire. Cette substance n'est pas indispensable à l'activité rythmique du pigment rouge, mais sa présence modifie quantitativement l'amplitude des migrations observées; ainsi son élimination par ablation des pédoncules oculaires permet un étalement diurne maximal.

La libération des hormones chromactives contenues dans la glande du sinus est cyclique. Dans les conditions normales, le rythme d'activité est étroitement lié à l'alternance du jour et de la nuit. Nous pourrions supposer que la lumière agit sur la glande du sinus par l'intermédiaire de l'œil composé. Les implantations de glandes du sinus dans l'abdomen d'animaux épédonculés, mettent en évidence la persistance de l'activité rythmique de la glande pendant une période relativement longue (11 jours chez les ♂) correspondant sans doute à sa survie dans l'organisme hôte. Le rythme observé peut être propre à l'organe greffé ou lui être imposé par le receveur. Dans le premier cas, la correspondance exacte entre la période de ce rythme et la photopériode solaire semblerait écarter l'hypothèse d'un rythme endogène sans corrélations externes; d'autre part si la lumière intervient dans le fonctionnement de la glande du sinus, son mode d'action resterait à déterminer. Si le rythme était imposé par l'animal receveur épédonculé, la stimulation lumineuse devrait être perçue par des organes photorécepteurs non identifiés.

La suite de l'étude des phénomènes chromatiques concernera essentiellement l'analyse du contrôle endocrinien des chromato-

phores de type I encore pratiquement ignoré. Parallèlement à ce travail, l'évolution de la livrée chromatique depuis le premier stade larvaire jusqu'à l'adulte, et l'apparition des phénomènes pigmentaires rythmiques seront étudiées en fonction du développement du système nerveux et des formations glandulaires qui en dépendent.

RÉSUMÉ

Dans le présent travail, l'auteur se propose de mettre en évidence le contrôle hormonal de la physiologie chromatique (chromatophores rouges de type I et II) chez *Lyismata seticaudata* (Risso).

1) Les expériences d'ablation des pédoncules oculaires suivies d'injections d'extraits de glandes du sinus montrent la présence d'une RPCH (Red Pigment Concentrating Hormone) concentrant le pigment rouge des chromatophores de type II.

2) Les rétractions obtenues au niveau des cellules de type II après injections d'extraits de glandes du sinus prélevées de jour et de nuit permettent de mettre en évidence l'existence d'un cycle de libération de la substance chromactive contractante au niveau de l'organe de réserve.

3) Les chromatophores de type I ne sont pas définitivement affectés par la pédonculectomie. La source des hormones agissant sur le pigment rouge est donc extrapédonculaire. Cependant, la variation d'amplitude des migrations pigmentaires, observée après pédonculectomie prouve que la glande du sinus contient une RPCH rétractant le pigment rouge des chromatophores de type I mais que son effet n'est pas déterminant.

4) L'implantation des glandes du sinus dans l'abdomen d'animaux épédonculés rétablit le rythme nyctéméral de migrations pigmentaires dans les chromatophores de type II.

5) La libération dans l'hémolymphe de la RPCH agissant au niveau des cellules de type II est cyclique : abondante de jour, elle provoque la rétraction du pigment, faible de nuit elle ne s'oppose pas à sa dispersion.

6) La pédonculectomie inhibe l'élaboration des substances chromactives mises en réserve au niveau de la glande du sinus, alors que la libération de ces hormones se poursuit, jusqu'à épuisement, indépendamment de la présence des yeux composés.

SUMMARY

In this paper, the author shows the hormonal control of the chromatic physiology (red chromatophores type I and II) in *Lysmata seticaudata* (Risso).

1) The removal of the ocular peduncle followed by injections of extracts of the sinus glands shows the presence of a RPCH (Red Pigment Concentrating Hormone) concentrating the red pigment of the chromatophores of type II.

2) The retractions obtained at the level of type II cells after injections of sinus gland extracts in day and night time show the existence of a cycle of liberation of the chromactivated contracting substance at the level of the spare organ.

3) The chromatophores of type I are not definitely affected by the pedunclectomy. The origin of the hormones acting on the red pigment is then extrapeduncular. However, the variation in amplitude of the pigmentary migrations, observed after pedunclectomy proves that the sinus gland contains a RPCH retracting the red pigment of the type I chromatophores but its effect is not determining.

4) The grafting of sinus glands in the abdomen of pedunculated animals sets up the nycthemeral cycle of pigmentary migrations in the chromatophores of type II.

5) The releasing of the RPCH in the hemolymph acting at the level of type II cells is cyclic: abundant in day time, it induces the retracting of the pigment, weak at night it does not oppose to its dispersion.

6) The pedunclectomy inhibits the elaboration of the chromactive substances in reserve at the level of the sinus gland, while liberation of these hormones goes on, up to exhausting, independently of the presence of the compound eyes.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor behandelt die hormonale Kontrolle des Farbwechsels (rote Chromatophoren der Typen I und II) bei *Lysmata seticaudata* (Risso).

1) Ausschaltversuche an Augenstielen mit anschliessenden Sinusdrüsenextrakt-Injektionen weisen auf die Anwesenheit von RPCH (Red Pigment Concentrating Hormone) hin, welches für die Konzentration des roten Pigments des Chromatophorentypus II verantwortlich ist.

2) Die an Zellen des Typus II nach Injektion von Extrakt aus tagsüber und nachts entnommenen Sinusdrüsen beobachteten Kontraktionen beweisen das Vorliegen eines Ausschüttungszyklus der pigmentkontrahierenden Substanz im Reserveorgan.

3) Chromatophoren vom Typ I werden durch diese Pedunkulektomie nicht endgültig beeinflusst. Die auf das rote Pigment wirkende Hormonquelle ist demnach extrapedunkulär. Dagegen beweist die Amplitudenschwankung der Pigmentausbreitung, welche nach der Pedunkulektomie beobachtet wurde, dass die Sinusdrüse ein RPCH enthält, welches das rote Pigment des Chromatophorentyps I kontrahiert, dessen Wirkung aber nicht dominant ist.

4) Die Einpflanzung von Sinusdrüsen ins Abdomen von Tieren mit Augenstielen retabliert den Tag/Nachtrythmus der Pigmentausbreitung im Chromatophorentyp II.

5) Die Freisetzung von RPCH, die auf den Zelltypus II wirkt, ist zyklisch : am Tag reichlich, bewirkt sie Pigmentkontraktion; in schwacher Konzentration nachts, wirkt sie nicht gegen dessen Ausbreitung.

6) Die Pedunkulektomie hemmt die Bildung chromaktiver Substanzen, welche in den Sinusdrüsen gespeichert werden, während die restlose Freisetzung dieser Hormone auch in Abwesenheit der Komplexaugen abläuft.

BIBLIOGRAPHIE

- AOTO, T., 1963. The primary response of white chromatophores and the nauplius-eye in the prawn, *Palaemon paucidens*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, 15 (2) : 177-189.
- AOTO, T., 1965. On the possible participation of the nauplius-eye in chromatophoral regulation in the adult prawn, *Palaemon paucidens*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, 15 (4) : 652-661.
- BROWN, F.A. Jr., 1939. The source of chromatophoretropic hormones in crustacean eyestalks. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods' Hole*, 77 : 329.
- BROWN, F.A. Jr., 1940. The crustacean sinus-gland extract of *Palaemonetes vulgaris*. *Anat. Rec.*, 75 : 129 (suppl.).
- CHASSARD-BOUCHAUD, C. et Y. COUTURIER, 1968a. Etude des phénomènes chromatiques de *Lysemata seticaudata* Risso (Crustacé Décapode). I. Livrée chromatique et cycle nyctéméral. *Cah. Biol. mar.*, 9 : 201-210.

- CHASSARD-BOUCHAUD, C. et Y. COUTURIER, 1968b. Données relatives à la physiologie chromatique de *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacé Décapode). *C. r. hebd. séanc. Acad. Sci. Paris*, 266 : 914-916.
- CHASSARD-BOUCHAUD, C. et Y. COUTURIER, 1969. Etude des phénomènes chromatiques de *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacé Décapode). II. Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le cycle nycthéral. *Cah. Biol. mar.*, 10 : 173-180.
- COUTURIER-BHAUD, Y., 1970. Etude des phénomènes chromatiques chez *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacé Décapode). Influence des variations lumineuses sur le cycle nycthéral de migrations pigmentaires. *Vie Milieu*, 21 (2A) : 467-494.
- HUMBERT, C., 1965. Etude expérimentale du rôle de l'organe X (*pars distalis*) dans les changements de couleur et la mue de la crevette *Palaemon serratus*. *Trav. Inst. scient. chérif.*, Ser. Zool., 32 : 1-83.
- NICOL, J.A.C., 1960. "Pigments and colours" : 469-504; "Colours changes" : 505-535 in *The biology of marine animals*. Edit. Sir Isaac Pitman & Sons Ltd London.
- PANOUSE, J.B., 1946. Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. Adaptation chromatique et croissance ovarienne chez *Leander serratus*. *Annls Inst. océanogr.*, Monaco, 23 : 65-147.

Reçu le 13 novembre 1970.

BIBLIOGRAPHIE

- CHASSARD-BOUCHAUD, C. et Y. COUTURIER, 1968b. Données relatives à la physiologie chromatique de *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacé Décapode). *C. r. hebd. séanc. Acad. Sci. Paris*, 266 : 914-916.
- CHASSARD-BOUCHAUD, C. et Y. COUTURIER, 1969. Etude des phénomènes chromatiques de *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacé Décapode). II. Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le cycle nycthéral. *Cah. Biol. mar.*, 10 : 173-180.
- COUTURIER-BHAUD, Y., 1970. Etude des phénomènes chromatiques chez *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacé Décapode). Influence des variations lumineuses sur le cycle nycthéral de migrations pigmentaires. *Vie Milieu*, 21 (2A) : 467-494.
- HUMBERT, C., 1965. Etude expérimentale du rôle de l'organe X (*pars distalis*) dans les changements de couleur et la mue de la crevette *Palaemon serratus*. *Trav. Inst. scient. chérif.*, Ser. Zool., 32 : 1-83.
- NICOL, J.A.C., 1960. "Pigments and colours" : 469-504; "Colours changes" : 505-535 in *The biology of marine animals*. Edit. Sir Isaac Pitman & Sons Ltd London.
- PANOUSE, J.B., 1946. Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. Adaptation chromatique et croissance ovarienne chez *Leander serratus*. *Annls Inst. océanogr.*, Monaco, 23 : 65-147.