

L'endocrinologie des invertébrés

Par P. JOLY *

L'endocrinologie des Invertébrés est une branche relativement jeune de la Biologie, en effet, si on excepte quelques précurseurs sporadiques on peut dire que le début du développement de cette discipline commence avec le mémoire de 1934 dans lequel WIGGLESWORTH¹ jette les bases de l'endocrinologie des Insectes.

Depuis, les études ont progressé extrêmement rapidement bien qu'elles n'aient jamais occupé des effectifs très considérables de chercheurs. Cela tient sans doute au fait que si la petitesse des Invertébrés entraîne quelques difficultés opératoires pour les expériences physiologiques et des difficultés encore beaucoup plus grandes pour l'isolement biochimique et la caractérisation des substances actives, elle permet par contre des élevages extrêmement nombreux: un seul opérateur travaillant sur *Bombyx mori* ou *Locusta migratoria* opère couramment une centaine d'animaux par jour, plus s'il le faut, cela pendant de longues périodes de temps sans avoir besoin d'une installation couvrant plus de quelques dizaines de mètres carrés ni d'autre assistance technique que celle d'un garçon de laboratoire.

Il en résulte que ce domaine est maintenant très vaste et que toute revue des résultats acquis est immédiatement dépassée. Je ne chercherai donc pas dans ces quelques pages à faire une étude exhaustive de cette question mais seulement à mettre en évidence les faits les plus essentiels et à montrer par quelques exemples jusqu'où on en est actuellement parvenu dans ce domaine.

Nos connaissances en matière d'endocrinologie d'invertébrés sont du reste très inégalement réparties dans la classification zoologique et se localisent pratiquement dans 4 groupes:

- 1° les Annélides;
- 2° les Mollusques;
- 3° les Crustacés;
- 4° les Insectes.

En dehors de ces 4 groupes il n'existe que quelques travaux épars, parfois d'un grand intérêt, mais encore isolés.

1. Les Annélides

Nos connaissances actuelles portent sur deux phénomènes: 1° La maturation sexuelle. 2° La régénération, qui ont été étudiées chez les Polychètes et chez les Oligochètes.

1° *Maturation sexuelle chez les Polychètes.* La maturation sexuelle des Polychètes se traduit au niveau des gonades par la méiose dans la lignée mâle, et par l'achèvement de la vitellogénèse et la préparation de la mitose hétérotypique dans la lignée femelle.

A ces phénomènes germinaux s'ajoutent fréquemment des transformations somatiques importantes: épitoquie, ou transformation en hétéronérés (Figure 1),

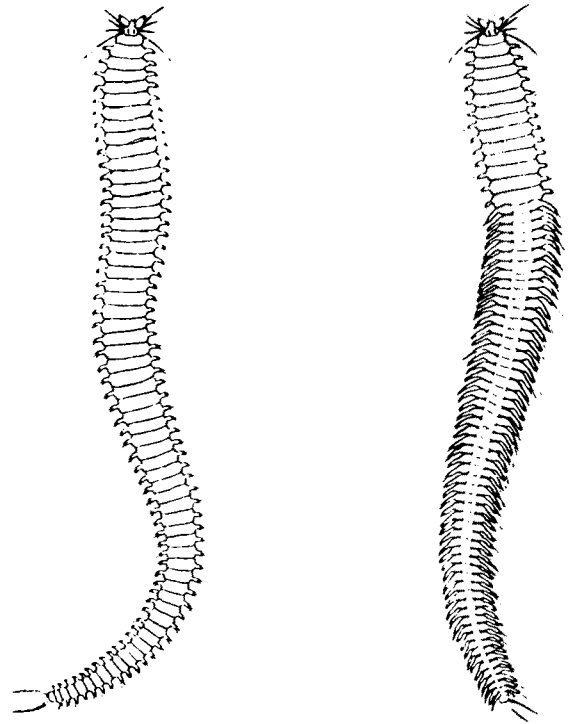


Fig. 1. L'épitoquie chez les Néréis. A gauche Néréis atoque, à droite la même épitoque. D'après DURENOX.

* Laboratoire de Biologie Générale, Université de Strasbourg (France).

¹ V. WIGGLESWORTH, Quart. J. micr. Sci. 76, 269 (1934).

éventuellement stolonisation. Diverses recherches expérimentales, notamment celles de DURCHON², et celles de HAUENSCHILD³ ont montré que l'ablation des segments antérieurs, celle du *Prostomium* ou même la destruction élective du cerveau pratiquée sur des individus immatures de diverses espèces appartenant aux genres *Néréis*, *Périnéris*, *Platynéris*, *Leptonéris* provoquent une maturation anticipée, au moins dans le sexe mâle, éventuellement accompagnée d'épigamie chez les espèces qui en présentent une. Cette épitoquie se produit même si les animaux décérébrés ont été préalablement castrés aux rayons X, elle n'est donc pas une conséquence de l'activation de la gonade. Ces phénomènes de maturation accélérée sont empêchés si l'on implante dans le coelome de l'animal décérébré quelques cerveaux prélevés sur des individus immatures. Il a même été possible d'empêcher par cette technique la maturation naturelle (Figure 2).

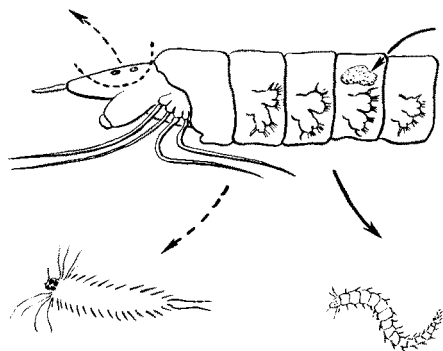


Fig. 2. Schéma montrant le contrôle de l'épitoquie par le Prostomium. A gauche, l'ablation du Prostomium chez une *Néréis* entraîne sa transformation en *Hétéronéris*. A droite, l'implantation d'un cerveau prélevé sur un individu plus jeune empêche le receveur de se transformer en *Hétéronéris*.

On peut donc considérer comme démontré que le cerveau des *Néréidiens* produit une substance diffusible inhibant pendant la période juvénile la maturation génitale et somatique. La maturation des gonades et la stolonisation des *Syllidiens* obéissent à un déterminisme identique à cela près que la substance inhibitrice est produite par le proventricule et non par le cerveau.

2° *Cas des Oligochètes*. Les *Oligochètes* étudiés notamment par AVEL⁴ et par HERLANT-MEEWIS⁵ ont fourni des résultats un peu moins clairs et en tout cas peu différents de ceux fournis par les *Polychètes*.

Dans ce cas la maturation sexuelle et la ponte s'accompagnent de diverses modifications somatiques en rapport avec le fonctionnement génital (Figure 3), notamment la formation d'un clitellum. Des expériences très précises de AVEL sur *Allobophora* montrent clairement que les caractères sexuels somatiques ne sont pas sous la dépendance de la maturité gonadique. Par contre les observations de HERLANT-MEEWIS⁵ semblent montrer que les uns et l'autre seraient sous

la dépendance de la neuro-sécrétion du collier péri-œsophagien, la résection de la partie antérieure du système nerveux entraînant l'arrêt temporaire de la ponte et la régression des caractères sexuels somatiques jusqu'à régénération complète du système nerveux.

3° *Régénération des segments postérieurs*. Les *Polychètes* comme les *Oligochètes* présentent un pouvoir de régénération considérable: dans des conditions normales la partie postérieure du corps, si on l'ampute, régénère en quelques jours. Les mêmes auteurs que

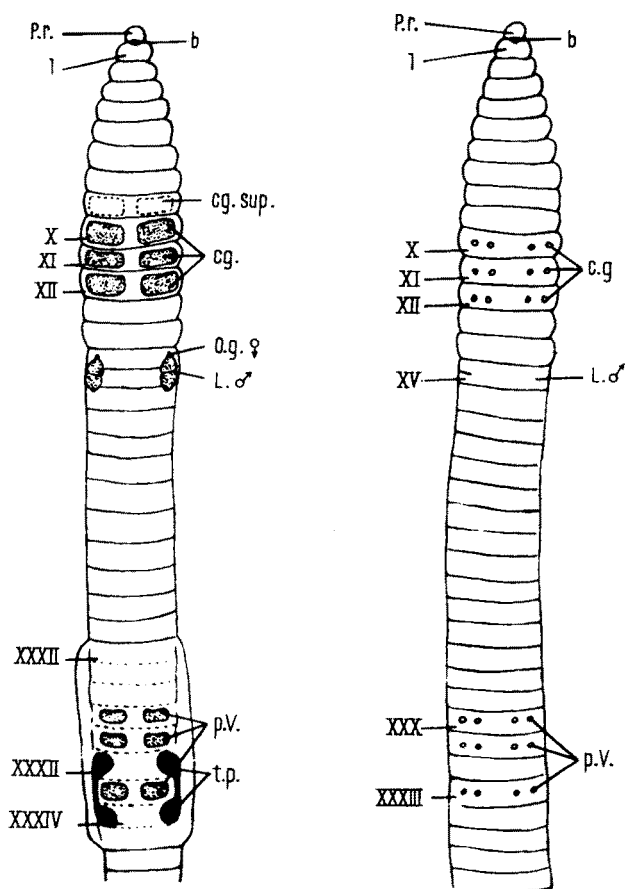


Fig. 3. *Oligochète*, à gauche forme mûre, à droite forme immature. D'après DURCHON².

précédemment et quelques autres, ont montré que l'ablation du *Prostomium* ou la destruction du cerveau ralentissent considérablement ces processus de régénération ou même les suppriment complètement. Une implantation intracoelomique de *Prostomium* permet notamment chez les *Néréidiens* décérébrés de rétablir le pouvoir de régénération qui semble donc bien lié à une neuro-sécrétion.

² M. DURCHON, Bull. Soc. zool. France 86, 547 (1961).

³ C. HAUENSCHILD, Z. Naturforsch. 15, 52 (1960).

⁴ M. AVEL, Bull. biol. France-Belgique 63, 149 (1929).

⁵ H. HERLANT-MEEWIS, Ann. Soc. Roy. Belgique 89, 281 (1960).

De nombreuses études histologiques faites notamment sur les Oligochètes permettent de localiser la production des substances contrôlant la régénération dans divers types de cellules de la région postérieure du cerveau. Le ganglion sous-œsophagien et la partie antérieure de la chaîne nerveuse pourraient aussi être impliqués dans ce processus.

II. Les Mollusques

Il a été fait un assez grand nombre de travaux sur les Mollusques et spécialement sur les Céphalopodes dont la grande taille et les organes bien définis anatomiquement offrent aux physiologistes des possibilités expérimentales très analogues à celles qu'ils sont habitués à trouver chez les Vertébrés. Jusqu'ici, ces travaux sont fort disparates, certains sont anciens et n'ont pas été repris de sorte qu'il est difficile de se faire à l'heure actuelle une idée claire des corrélations endocrines existant dans ce groupe.

Une première série de recherches, la plus nombreuse, a porté sur le fonctionnement du système nerveux. Je ne parlerai pas ici des travaux uniquement histologiques très nombreux ayant mis en évidence l'existence de cellules neuro-sécrétrices dans les centres nerveux des Mollusques mais seulement des travaux expérimentaux. Par ailleurs divers travaux ont mis en évidence, dans le fonctionnement nerveux des Mollusques, l'existence de médiateurs chimiques, mais c'est là un dispositif banal que l'on ne peut considérer comme endocrine. Toutefois, dans ce domaine, SÉRÉNI⁶ a montré qu'en dehors du système nerveux, la glande salivaire postérieure sécrète une substance, la thyramine, qui exerce une action importante sur la tonicité du système nerveux et par là sur la tonicité musculaire et le fonctionnement des chromatophores. Il s'agit bien ici d'un véritable mécanisme endocrine: un animal privé de ses glandes salivaires postérieures est flasque, pâle et peu actif; il succombe au bout d'une dizaine de jours. Des injections d'extraits de glandes salivaires ou de produits type thyramine sont capables de compenser l'ablation de ces organes. Plus récemment, BACQ et GHIRETTI se fondant sur leurs propres expériences comparent cette glande salivaire à la surrénale des Vertébrés. Enfin JOUNG constate que l'ablation bi-latérale des glandes épistellaires provoque elle aussi une chute du tonus général de l'animal qu'il attribue à un mécanisme endocrine.

On peut rassembler dans un second groupe des travaux ayant mis en évidence une régulation endocrine des processus physiologiques de la vie végétative tels que la circulation et le métabolisme.

Dans le domaine circulatoire, MITOLO montre que la glande branchiale des Céphalopodes contrôle à la fois le rythme et la puissance des contractions cardiaques et de ce fait la pression artérielle. Par ailleurs WELSH montre que chez *Cyprina* et chez *Buccinum*,

le système nerveux est susceptible de produire deux substances ayant des actions antagonistes sur le fonctionnement cardiaque: un cardio-stimulant et un cardio-inhibiteur.

Dès 1937, LEDRUT et UNGAR ont montré que le coecum spiral du Poulpe produit à la suite des repas une sécrétine déclenchant l'activité de l'hépatopancréas. Utilisant une technique de circulation croisée entre deux individus, déjà réalisée antérieurement par SÉRÉNI, ils purent en effet montrer que le sang d'un animal qui vient de faire un repas déclenche l'activité de l'hépatopancréas d'un animal à jeûne. Cette expérience, on le voit, est strictement calquée sur les méthodes employées en physiologie de Mammifère. D'autre part ils constatent que l'on peut extraire du coecum spiral une substance qui, injectée dans la circulation provoque cette activité hépatopancréatique qui suit donc bien un mécanisme de structure tout à fait analogue à celui de la sécrétine des Vertébrés, mais le fait le plus remarquable est que cette sécrétine est active sur le Mammifère, et que réciproquement, le Poulpe est sensible à la sécrétine de Mammifères. C'est peut-être le seul exemple certain d'une hormone commune aux Vertébrés et à un Invertébré. Toutefois, dans ce domaine on peut signaler qu'un travail de AUBRY incite à penser que la thyroxine exerce une action sur le niveau du métabolisme des Gastéropodes pulmonés, sans montrer toutefois qu'il s'agit là d'autre chose que d'une simple action pharmacodynamique.

HEKSTRA et LEVER montrent que l'extirpation bi-latérale des ganglions pleuraux chez la Limnée entraîne un gonflement du corps de l'animal, ces ganglions exercent donc un contrôle sur le métabolisme de l'eau. Enfin KESTNER montre que les glandes péricardiales produisent une substance nécessaire à la vie de l'animal: l'ablation de ces glandes entraînant la mort rapide de l'individu, mais des injections d'extraits de glandes péricardiales sont capables de prolonger la survie des opérés.

On peut grouper dans un troisième ensemble les travaux mettant en évidence l'existence de mécanismes endocrines contrôlant l'activité sexuelle chez les Mollusques. De tels mécanismes sont maintenant connus chez les Céphalopodes et chez les Gastéropodes. Chez les Céphalopodes, WELLS a montré que l'activité ovarienne est contrôlée par une hormone sécrétée par les glandes optiques, elles-mêmes placées sous le contrôle du système nerveux qui semble agir en les inhibant, car la section des nerfs optiques ou l'ablation des ganglions sus-œsophagiens entraîne un accroissement important de l'ovaire. Des faits analogues ont été récemment signalés chez les Gastéropodes par LANE.

⁶ E. SÉRÉNI, Ann. J. Physiol. 90, 512 (1929).

Mais dans ce dernier groupe nous possédons surtout l'ensemble des travaux faits par FILHOL, ABELOOS⁷ et surtout LAVIOLETTE⁸ démontrant que chez les Gastéropodes pulmonés la gonade contrôle par voie endocrine le développement et l'activité du tractus génital. L'implantation de gonade mûre de *Mesarion subfuscus* à *Arion rufus* immature, mais non infantile, entraîne en un à deux mois le développement de la glande de l'albumine et de l'ovispermiducte. Inversement la castration totale pratiquée sur *Limax maximus* provoque l'involution de cette même glande de l'albumine et de l'ovispermiducte (Figure 4). D'autre part, une implantation de gonade en position anormale compense totalement les effets de la castration (et empêche la régénération de la gonade elle-même, qui normalement se produirait si le castrat est assez jeune), enfin

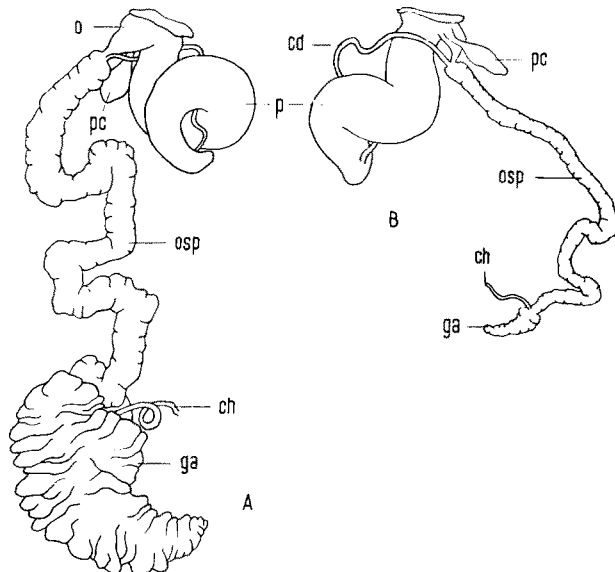


Fig. 4. Tractus génital de *Limax maximus* d'après LAVIOLETTE, A: sujet témoin, B: sujet castré. cd: canal déférent; ch: canal hermaphrodite; ga: glande de l'albumine; osp: ovispermiducte; p: pénis; pc: poche copulatrice.

des fragments de glande de l'albumine et d'ovispermiducte juvéniles implantés à des animaux adultes acquièrent leur maturité en quelques semaines. Cet ensemble expérimental particulièrement complet démontre sans aucun doute possible la fonction endocrine de la gonade, sans toutefois que les auteurs aient pu indiquer avec certitude quel est dans la gonade le tissu producteur de cette hormone dont la nature chimique reste totalement inconnue. Ces études mettent enfin en évidence la notion d'une puberté avant laquelle le tractus est incapable de réagir à l'action humorale de la gonade. Dans le même domaine, on pourrait enfin mentionner les recherches poursuivies notamment par LUBET sur les facteurs déterminant l'émission des produits sexuels chez les Lamellibranches marins. Mais il semble que dans ce phénomène le rôle le plus important soit tenu par des

substances du type gamone qui ne sont pas à proprement parler des hormones.

III. Les crustacés

Nos connaissances sur l'endocrinologie des crustacés sont considérablement plus étendues que celles que nous possédons sur les groupes précédents. On peut les rassembler autour de trois fonctions principales:

- 1° Les mécanismes de l'adaptation chromatique;
- 2° Les mécanismes de la mue et de l'activité génitale;
- 3° Les mécanismes de la différenciation sexuelle.

Il faut toutefois mentionner dès l'abord qu'un même mécanisme humoral peut agir simultanément sur deux fonctions, par exemple l'adaptation chromatique et la mue.

Ces divers mécanismes sont assurés par un système endocrine complexe comprenant tout d'abord un nombre important de cellules neuro-sécrétrices réparties en plusieurs amas dans le système nerveux central: il existe de tels amas dans le cerveau, dans le collier péri-œsophagien, notamment les organes post-commissuraux, la chaîne nerveuse ventrale mais surtout les pédoncules oculaires (Figure 5) qui contiennent les organes ayant fait l'objet des plus nombreux travaux.

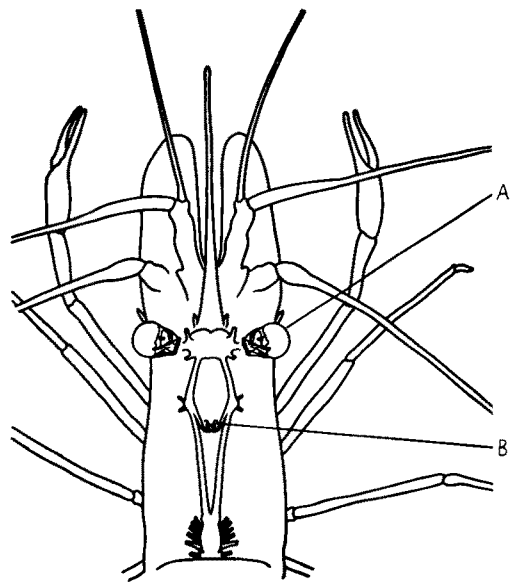


Fig. 5. Organe neuro-sécréteur de *Leander serratus* d'après KNOWLES. A, pédoncule oculaire; B, organe post-commissural.

Le pédoncule oculaire contient les formations ganglionnaires, les medulla terminalis, interna et externa. Les cellules sécrétrices de ces medulla (il y en a en réalité deux amas ayant des fonctions physio-

⁷ M. ABELOOS, C. R. Acad. Sci. Paris 216, 90 (1943).

⁸ P. LAVIOLETTE, Bull. biol. 88, 310 (1954).

logiques différentes) ont reçu le nom d'organes X. Au voisinage de ces formations on trouve un petit organe dit glande du sinus essentiellement formé de prolongements cellulaires des cellules neurocrines et qui semble un organe d'accumulation.

En dehors de ce système, il existe deux autres organes endocrines: l'organe Y et la glande androgène (Figures 6 et 7). L'organe Y est constitué par un petit massif cellulaire situé chez les crabes dans la région latéro-ventrale de la carapace immédiatement en avant des chambres branchiales. La glande androgène est un petit amas de tissu endocrine généralement situé sur le canal déférent du testicule au voisinage de son extrémité inférieure. Cet organe n'existe que dans le sexe mâle.

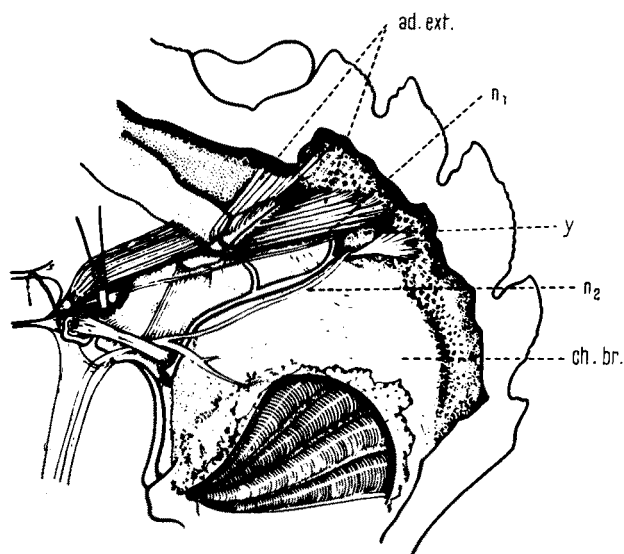


Fig. 6. Organe Y chez *Carcinus maenas* d'après ECHALIER³. ad. ext.: muscle adducteur externe de la mandibule; n1, n2: filets nerveux se rendant à la région de l'organe Y; Y: organe Y; ch. br.: chambre branchiale.

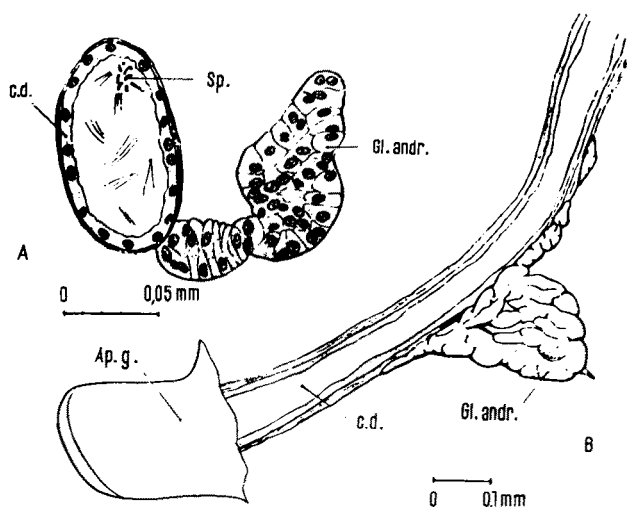


Fig. 7. Glande androgène d'*Orchestia gamarella* selon CHARNIAUX¹⁶. Gl. andr.: glande androgène; c.d.: canal déférent; Sp.: spermatozoïde; Ap. g.: apophyse génitale.

1° *Adaptation chromatique*. Les crustacés possèdent un système pigmentaire complexe où il faut distinguer: les chromatophores tégumentaires, le pigment diffus et les cellules pigmentaires des ommatidies.

Les chromatophores tégumentaires appartiennent à plusieurs catégories; par exemple chez *Leander serratus* il y a de grands chromatophores dessinant des lignes pigmentaires sur le corps de l'animal (Figure 8) et de petits chromatophores constituant le fond de la pigmentation. De plus il y a des chromatophores à pigment rouge seul, à pigment rouge et à pigment jaune et enfin à pigment rouge et à pigment blanc. D'autre part il existe un pigment bleu qui diffuse des chromatophores pendant la rétraction du pigment

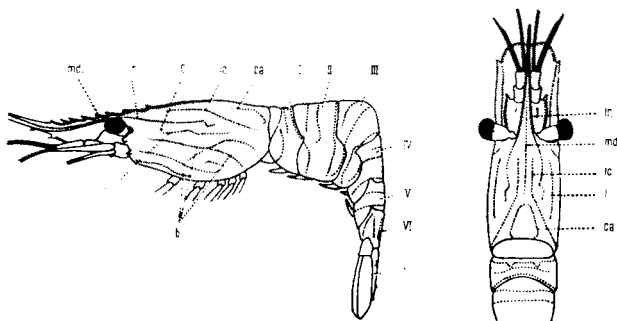


Fig. 8. Disposition des bandes de chromatophores chez *Leander serratus* d'après PANOUSE¹¹. md.: bande médio-dorsale; c: cervicale; lr: latéro-rostrale; lc: latéro-cardiaque; ca: cardiaque; l: latérale; b: branchiales; I-VI: segments abdominaux; T: telson.

rouge. Le système pigmentaire varie beaucoup d'un crustacé à l'autre (nombre et nature des catégories de chromatophores et des types de pigments), mais dans tous les cas les chromatophores ont le pouvoir d'étaler ou de rassembler leurs granulations pigmentaires ce qui permet, au moins aux formes à tégument transparent, de modifier leur coloration (adaptation chromatique).

L'étude du déterminisme de ces migrations pigmentaires, entreprise dès 1937 par HANSTRÖM⁹ montre qu'elles sont sous le contrôle d'un mécanisme humoral. Le détail de ces mécanismes varie d'une espèce à l'autre et même éventuellement d'une catégorie de chromatophores à l'autre, mais les grandes lignes restent généralement les suivantes: un stimulus oculaire (éclairage incident et pouvoir réfléchissant du fond) agit sur le système nerveux central, lequel provoque la décharge d'une substance diffusible produite par un organe endocrine ou neurocrine, substance qui à son tour provoque l'étalement ou la contraction du pigment d'une catégorie de chromatophores. Il n'est pas possible dans les limites de cet article de passer en revue tous les cas qui ont été étudiés, je me bornerai à donner comme exemple

⁹ B. HANSTRÖM, K. svenska Vetensk Akad. Handl. 16, 1 (1937).

l'étude de FINGERMAN¹⁰ sur les chromatophores de *Cambarellus shufeldti*.

Chez cette espèce les chromatophores rouges s'étalent lorsque l'animal est placé sur un fond noir et se contractent lorsqu'il est placé sur un fond blanc. FINGERMAN a pu montrer que les pédoncules oculaires et à un moindre degré diverses parties du système nerveux sécrètent une substance extractible qui injectée à un individu placé sur fond blanc provoque l'étalement de ses chromatophores rouges. Inversement le collier péri-œsophagien et à un moindre degré d'autres parties du système nerveux central produisent une substance extractible qui, injectée à un animal placé sur un fond noir, provoque la contraction de ses chromatophores rouges. A ces phénomènes instantanés d'adaptation chromatique se superposent des phénomènes à plus longue échéance, par exemple le cycle d'étalement et de contraction des chromatophores de *Leander serratus* étudié par PANOUSE¹¹. Cet auteur constate que des *Leander* placés dans l'obscurité continue présentent pendant plusieurs semaines un cycle nycthéral d'étalement et de contraction de leurs chromatophores (Figure 9). Dans le cas de *Cambarellus* on a pu constater que l'animal placé longtemps dans des conditions constantes perd plus ou moins sa capacité d'adaptation chromatique: par exemple un animal placé deux semaines sur un fond noir (ce qui provoque l'étalement de ses chromatophores) produit d'avantage de substance dilatatrice que les témoins mais plus du tout de substance contractante, de sorte que remis sur fond blanc il est incapable de réagir.

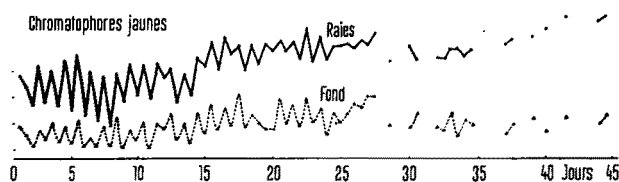


Fig. 9. Rythme diurne des chromatophores jaunes chez *Leander serratus* adapté à un fond blanc puis conservé à l'obscurité totale. En abscisse le temps est exprimé en jours; en ordonnée l'étalement des chromatophores. D'après PANOUSE¹¹.

L'étude biochimique de ces substances chromatotropes a été entreprise par divers auteurs notamment par KNOWLES. On constate que les extraits totaux d'organes contiennent en général plusieurs substances actives séparables par électrophorèse: par exemple dans le cas du pédoncule oculaire de *Cambarellus* on trouve à pH 7,5 une substance électropositive ayant une action dispersante sur les chromatophores rouges et une substance électronégative ayant une action contractante. Il semble que, en général, les substances chromactives des crustacés soient de nature polypeptidique.

Indépendamment de leurs chromatophores tégumentaires tous les crustacés possèdent des cellules pigmentaires associées à leurs ommatidies. Il y a le plus souvent trois catégories de pigments: le pigment distal, le pigment proximal et le pigment réfléchissant basal. Les migrations de ces divers pigments permettent l'adaptation de l'œil à des intensités lumineuses variées.

Comme dans le cas des chromatophores tégumentaires il existe des différences d'une espèce à l'autre et d'une catégorie pigmentaire à l'autre. Le pigment qui a été le plus étudié est le pigment distal qui tend à s'enfoncer en profondeur aux forts éclaircissements et qui reflue vers la surface de l'œil aux faibles intensités lumineuses. Dans le cas de *Palaemonetes* on a pu montrer que le pédoncule oculaire produit deux substances antagonistes extractibles et séparables par électrophorèse à pH 9,0. L'une produisant l'adaptation de l'œil aux intensités lumineuses fortes et l'autre aux intensités lumineuses faibles. De plus, comme dans le cas des chromatophores tégumentaires, à l'adaptation instantanée se superpose un phénomène d'accoutumance mais tout à fait différent. Le ganglion supra-œsophagien d'un animal conservé longtemps à l'obscurité contient au moins 4 fois plus de substance d'adaptation aux intensités fortes que celui des témoins et de ce fait le pigment oculaire d'un tel animal migre beaucoup plus vite que celui des témoins lorsqu'on le remet à la lumière. Par ailleurs il a pu être démontré que l'hormone agissant sur le pigment oculaire est une substance différente de celle agissant sur les chromatophores du tégument.

2° Contrôle du cycle des mues et de l'activité génitale.

La plupart des crustacés muent pendant toute leur vie. Dans chaque cycle on doit distinguer une période préparatoire à la mue pendant laquelle s'élabore une partie de la nouvelle cuticule et se résorbe une partie de l'ancienne. Ce sont les stades D de la nomenclature de DRACH¹². Puis vient l'exuviation qui débarrasse l'animal de son exuvie. Après l'exuviation on distingue une période post-exuviale pendant laquelle se termine l'édification du nouveau tégument, ce sont les stades A, B et C₁ à C₃. Enfin il existe généralement une période de repos (stade C₄ de la nomenclature de DRACH) entre la fin d'une phase post-exuviale et le début de la phase préparatoire de la mue suivante.

Par ailleurs le cycle ovarien est en général étroitement associé à celui des mues: par exemple chez *Leander serratus*, l'ovaire atteint sa pleine maturité juste avant une mue qui coïncide avec la ponte et la fécondation. Puis l'ovaire entre en repos tandis que les œufs sont incubés à l'extérieur du corps maternel

¹⁰ M. FINGERMAN and T. AOTO, Gen. comp. Endocr., Suppl. 1, 81 (1962).

¹¹ J. B. PANOUSE, Ann. Inst. Océanogr. Monaco 23, 65 (1946).

¹² P. DRACH, Ann. Inst. Océanogr. Monaco 19, 103 (1939).

accrochés à ses pléopodes. Les larves éclosent juste avant la mue suivante qui libère la mère des coques vides des œufs après quoi un nouveau cycle peut recommencer.

Le déclenchement d'un cycle de mue c'est à dire la rupture de la période C_4 est contrôlé par l'organe Y. ECHALLIER¹³ a en effet montré sur *Carcinus maenas* que s'il prive l'animal de ses deux organes Y, celui-ci poursuit éventuellement son cycle de mue s'il se trouvait en A B D lors de l'intervention, mais parvenu en C il s'y fixe indéfiniment. Pour l'en faire ressortir il est nécessaire de lui réimplanter des organes Y. Il a été ainsi possible de garder de jeunes crabes pendant plus d'une année sans qu'ils muent, et évidemment sans qu'ils grandissent tandis que les témoins muaient quatre fois pendant ce délai (Figure 10).

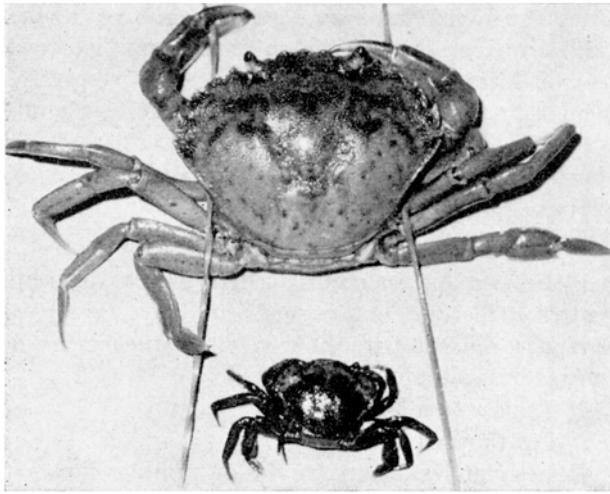


Fig. 10. Ces deux crabes sont exactement du même âge et ont été élevés ensemble mais celui du bas a été privé de ses organes Y depuis une année. D'après ECHALLIER¹³. On voit l'amplitude de la croissance du témoin pendant ce temps.

L'implantation d'organes Y rétablit la faculté de muer permettant à l'animal de passer de C_4 en D et d'entamer un nouveau cycle, il s'agit donc bien d'une hormone de mue. Mais l'organe Y n'est pas le seul organe agissant sur le cycle des mues. Un grand nombre de travaux tels que ceux d'ABRAMOWITZ¹⁴ effectués sur les Décapodes les plus divers a montré que la résection des pédoncules oculaires accélère le cycle des mues en supprimant le stade C_4 . Les mues se succèdent alors les unes aux autres sans interposition d'aucun stade de repos, sans que le déroulement même des mues en soit modifié. PASSANO¹⁵ a pu montrer que pour rétablir le stade C_4 il est nécessaire de réimplanter à l'animal un organe X et sa glande du sinus en connection anatomique normale l'un avec l'autre. Cet ensemble endocrine produit donc une hormone inhibant le déclenchement de la mue. Il semble bien

que ce mécanisme n'agisse pas directement sur la mue, mais en inhibant l'activité de l'organe Y. C'est donc finalement l'ensemble endocrine des pédoncules oculaires qui contrôle le rythme naturel des mues, mais en imposant ce rythme à l'organe Y, agent immédiat de la mue.

Enfin, d'autres travaux ont montré que le système nerveux central, notamment le cerveau et la *Medulla terminalis* produisent une substance accélérant le déroulement des processus préparatoires de la mue, c'est-à-dire raccourcissant la durée du stade D. De ce fait cette substance est capable d'accélérer notablement le rythme des mues.

Ce contrôle de la mue par l'organe Y et par les organes endocrines du pédoncule oculaire a pour conséquence de placer l'activité génitale et diverses fonctions métaboliques sous la dépendance de ces mêmes organes endocrines. On constate en effet que l'ovaire de jeunes *Carcinus* dont les mues ont été suspendues par l'ablation de l'organe Y cesse rapidement de s'accroître et n'atteint jamais la maturité. Inversement, PANOUSE¹¹ a constaté sur *Leander serratus* que l'ablation des organes endocrines du pédoncule oculaire produit une maturation accélérée de l'ovaire dont le fonctionnement reste ainsi plus ou moins synchronisé avec le cycle des mues.

D'autre part, on a pu montrer que le cycle du glycogène, celui de la chitine, des lipides, des caroténoïdes, des protéines, de l'eau et des sels minéraux sont sous la dépendance étroite des organes endocrines du pédoncule oculaire et que leur métabolisme est profondément perturbé par l'ablation de ceux-ci. Les substances énumérées étant justement les métabolites qui se trouvent le plus directement impliqués dans les processus du renouvellement tégumentaire il n'est pas surprenant que les organes régulateurs de la mue aient une action manifeste sur eux.

3° *La différenciation sexuelle.* Comme chez presque tous les animaux, la différenciation sexuelle primaire des crustacés semble de nature génétique, mais les travaux récents ont montré que la différenciation définitive des sexes met en œuvre des mécanismes endocrines assez complexes.

Le facteur le plus important de la différenciation sexuelle des crustacés est la glande androgène découverte chez le mâle d'*Orchestia* par CHARNIAUX-COTTON¹⁶. Si l'on prive un mâle de ses deux glandes androgènes et si l'on ampute quelques appendices présentant un dimorphisme sexuel comme par exemple les gnathopodes, ceux-ci régénèrent sous la forme femelle, de même un ovaire implanté chez un tel

¹³ G. ECHALLIER, Thèse Faculté des Sciences de Paris (1958).

¹⁴ R. K. ABRAMOWITZ et A. A. ABRAMOWITZ, Biol. Bull. Woods Hole 78, 179 (1940).

¹⁵ L. M. PASSANO, Physiol. comp. 3, 155 (1953).

¹⁶ H. CHARNIAUX-COTTON, Ann. Sci. nat. zool. 11^e série (1957).

animal survit et reste normal. Si au contraire on implante des glandes androgènes à une femelle, on constate tout d'abord, que au cours des cinq ou six mues suivantes ses appendices évoluent dans le sens mâle, jusqu'à être typiquement mâles à quelques détails près (Figure 11). Mais mieux encore, les ovaires après ponte des œufs qui mûrissaient au moment de l'intervention se transforment progressivement en testicules dont les canaux déférents se développent plus ou moins complètement et ces individus acquièrent un comportement de mâle. On voit aussi que l'inversion sexuelle est complète, il a même été possible de féconder les œufs d'une femelle avec les spermatozoïdes d'un autre individu génétiquement femelle. On voit aussi que les caractères sexuels gonadiques sont



Fig. 11. Deuxième gnathopode d'*Orchestia gamarella*, au centre mâle, à droite femelle, à gauche une femelle génétiquement masculinisée. D'après CHARNIAUX-COTTON¹⁶.

ici secondaires exactement au même titre que les caractères sexuels des gnathopodes, les seuls caractères sexuels primaires étant la présence ou l'absence d'une glande androgène fonctionnelle.

Toutefois à côté de ce mécanisme, il existe chez les femelles un second mécanisme endocrine: chez un grand nombre de formes de crustacés l'ovaire pendant la phase de vittellogénèse induit la formation des caractères sexuels somatiques cycliques. Il existe en effet chez la femelle des caractères sexuels tels que les soies ovigères des *Orchestia*, le marsupium des *Armadillidium* qui sont déterminés par la présence d'un ovaire mûr: l'ablation de l'ovaire empêche l'apparition de ces caractères ou les fait disparaître, sa réimplantation les restaure.

On connaît même un cas où un caractère sexuel permanent, les oostégites des femelles d'*Orchestia*, est induit par la présence d'un ovaire même immature. En effet un mâle privé de glandes androgènes ne développe d'oostégites que si on lui implante un ovaire.

On voit ainsi la complexité du déterminisme des caractères sexuels d'un crustacé tel qu'*Orchestia*:

Caractères sexuels d' <i>Orchestia</i>		
Primaires (à déterminisme génétique direct)	Secondaires	Tertiaires
Présence d'une glande androgène	{ Testicules Gnathopodes ♂	
Absence de glande androgène	{ Oaires Gnathopodes ♀	
		{ Oostégites Soies ovigères

On voit donc que chez les crustacés la notion de caractères sexuels primaires et secondaires ne se superpose pas du tout à ces mêmes notions chez les Vertébrés.

IV. Les Insectes

Le groupe des Insectes a fait également l'objet de recherches très approfondies. De 1934 à 1936 WIGGLESWORTH¹, travaillant sur *Rhodnius prolixus* fondait l'endocrinologie des Insectes en démontrant l'existence de trois mécanismes endocrines contrôlant respectivement la mue, la métamorphose et l'activité génitale. A l'heure actuelle ces notions restent à la base de nos connaissances et serviront encore de cadre à cet exposé.

Les organes endocrines des Insectes sont (Figure 12):

- 1° Le système nerveux central avec plusieurs centres endocrines, notamment ceux de la *Pars intercerebralis*, ceux du tritocérébron et éventuellement des centres post-œsophagiens.
- 2° Les *Corpora cardiaca*.
- 3° Les *Corpora allata*.
- 4° Les glandes dites ventrales ou prothoraciques.

Cette description ne s'applique pas aux larves des Diptères supérieurs qui n'ont ni glandes ventrales, ni *Corpora allata*, ni *Corpora cardiaca*, mais un anneau

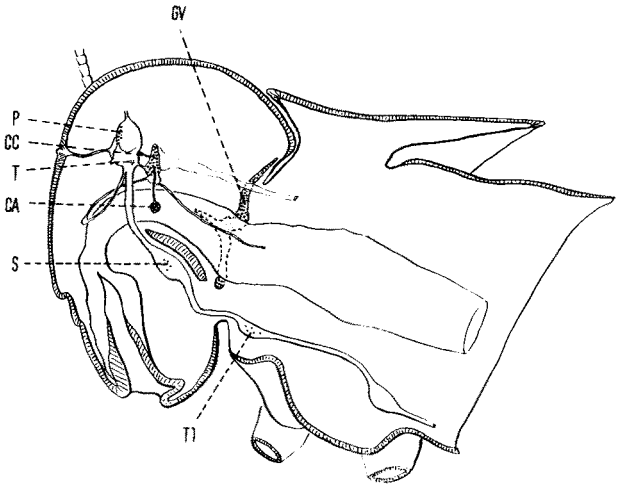


Fig. 12. Organes endocrines de *Locusta migratoria* L.; P: *Pars intercerebralis*; T: tritocérébron; CC: *Corpora cardiaca*; CA: *Corpora allata*; GV: glande ventrale; S: ganglion sous-œsophagien; T1: premier ganglion thoracique.

de Weismann. Mais les travaux aussi bien anatomiques qu'expérimentaux de POSSOMPÈS¹⁷ ont montré que l'anneau de Weismann est bien homologue des trois organes précédents et qu'il en a toutes les fonctions physiologiques. Les principaux mécanismes contrôlés sont: la mue, la métamorphose, l'activité génitale, l'adaptation chromatique, la diapause, divers éléments du métabolisme, certains caractères de phase ou de caste chez les Insectes polymorphes.

1° *Contrôle de la mue.* Le renouvellement cuticulaire des Insectes est contrôlé par un mécanisme à deux échelons:

(a) Lorsque l'état physiologique de l'animal nécessite une mue les cellules neurocrines de la *Pars intercerebralis* sécrètent une «hormone excitatrice» qui, vraisemblablement, transite par les nerfs cérébro-cardiaques (Figure 13), les *Corpora cardiaca* et peut-être ensuite par les cellules sanguines.

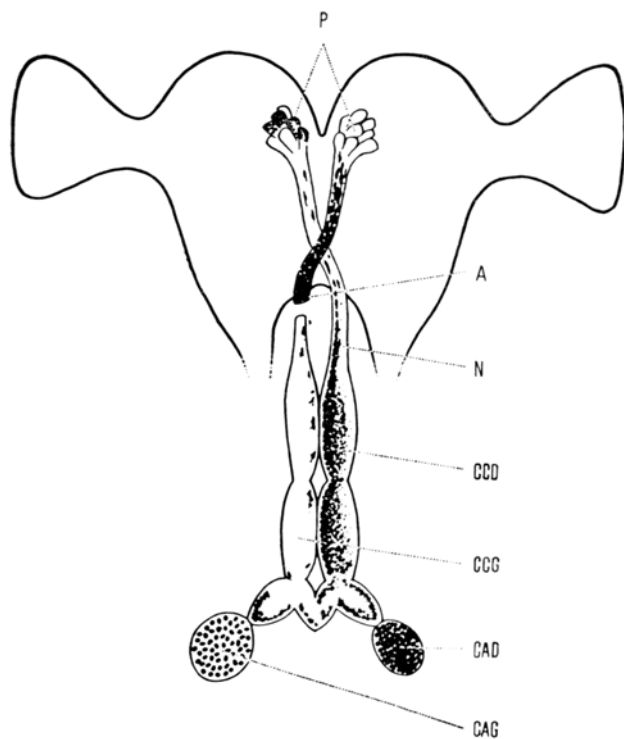


Fig. 13. Expériences montrant le transit de la neuro-sécrétion de la *Pars* vers les *Corpora cardiaca*. Le nerf cérébro-cardiaque gauche a été préalablement sectionné; on voit que le neuro-sécrétat s'est accumulé en amont de la section tandis qu'en aval le *Corpus cardiacum* s'est vidé de celui qu'il contenait et le *Corpus allatum* a réagi en s'hyper-trophiant. D'après SCHARRE³¹.

(b) Sous l'action de l'hormone excitatrice, la glande ventrale sécrète une hormone de mue qui provoque et coordonne les processus de la mue.

Ces mécanismes ont été établis par diverses méthodes: ligatures (Figure 14) (FUKUDA travaillant sur le ver à soie) permettant d'isoler le cerveau ou le cerveau et la glande prothoracique, mais aussi par des

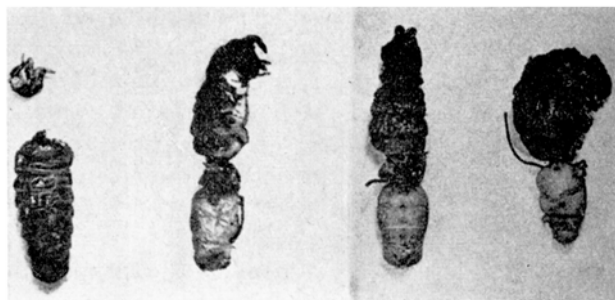


Fig. 14. Types d'expériences de ligatures sur chenilles de Lépidoptère. Demies nymphes obtenues par ligatures post-thoraciques de chenilles âgées de *Bombyx mori*, seule la partie antérieure s'est nymphosée. D'après BOUSNIOT²¹.

méthodes d'ablation élective de la glande ventrale (HALBWACHS travaillant sur *Locusta*, SCHALLER sur *Aeschna*) ou implantation élective (ces dernières ont été pratiquées sur de nombreux Insectes par divers auteurs notamment par WIGGLESWORTH sur *Rhodnius*). On a pu également réaliser des irradiations de la *Pars intercerebralis* (GIRARDIE travaillant sur *Locusta*) et des implantations de cerveau.

Les très nombreux résultats obtenus montrent qu'au moins à la fin de la vie larvaire, ce mécanisme est un simple mécanisme d'exuviation n'ayant aucune répercussion ni sur la croissance ni sur la différenciation imaginale: si l'on déplace une mue en agissant sur la glande ventrale soit en retardant cette mue soit en la hâtant, elle vient seulement recouper le phénomène continu de la croissance en un point différent du point normal (Figure 15).

Il n'est pas certain qu'il en soit de même pour les stades plus jeunes chez qui une surcharge en glande

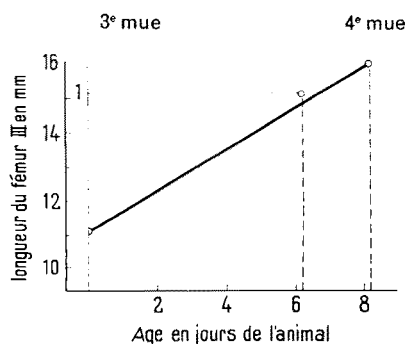


Fig. 15. Les points extrêmes du graphique indiquent la longueur moyenne du fémur III au stade IV et au stade V. Le point intermédiaire indique la longueur du fémur III d'individus du stade V dont la quatrième mue a été avancée de deux jours par une implantation de glande ventrale et s'est produite le sixième au lieu du huitième jour du stade IV. On voit que ce point tombe pratiquement sur la droite rejoignant les points extrêmes, ce qui montre que la croissance du fémur III pendant le stade IV est proportionnelle à la durée de ce stade. D'après HALBWACHS.

¹⁷ B. POSSOMPÈS, Arch. Zool. exp. 89, 203 (1953).

ventrale semble pouvoir anticiper la différenciation imaginale (STAAL¹⁸ travaillant sur *Locusta* (Figure 16).

2° *Contrôle de la diapause*. On dit qu'un Insecte possède une diapause lorsqu'il présente au cours de son cycle biologique un état de vie ralentie qui n'est pas contrôlé de manière immédiate par des conditions extérieures défavorables: un imago de *Carabus* engourdi par le froid n'est pas en diapause, par contre une nymphe de *Cecropia* dont le développement

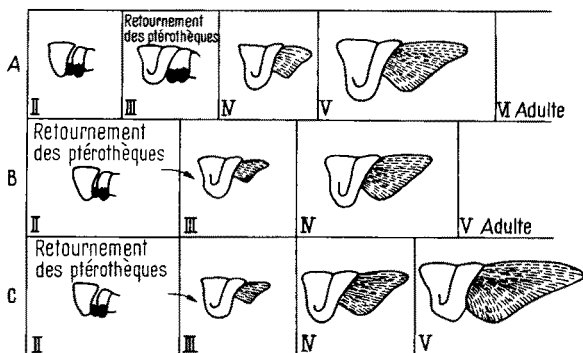


Fig. 16. Effets d'implantations précoces de glandes ventrales chez *Locusta migratoria* selon STAAL et DE WILDE. A, développement normal des ailes. B, développement des ailes chez des animaux ayant reçu une implantation précoce de glandes ventrales. C, développement des ailes chez des animaux ayant reçu simultanément une implantation de glandes ventrales et de *Corpora allata*.

s'arrête et le métabolisme chute, même si on la place dans des conditions optima de température est bien en diapause.

Deux mécanismes humoraux distincts sont impliqués dans le phénomène de la diapause: l'un contrôlant l'entrée en diapause, l'autre la fin de la diapause.

Les remarquables recherches de WILLIAMS¹⁹ sur *Cecropia* dont les principales conclusions ont pu être retrouvées sur divers matériels (*Aeschna*, *Leptinotarsa*) montrent que la rupture de la diapause est assurée par le mécanisme endocrine de la mue: une puppe dormante de *Cecropia* privée de cerveau ou de glande prothoracique reste indéfiniment en diapause, par contre l'implantation à une telle puppe du cerveau d'une nymphe ayant terminé sa diapause active celle-ci, à condition que ses glandes prothoraciques soient intactes. Au contraire, sur une puppe privée des glandes prothoraciques il est nécessaire d'implanter soit des glandes prothoraciques préalablement activées, soit des glandes prothoraciques plus un cerveau actif (Figure 17).

Dans tous les cas on observe une remontée du métabolisme (par remise en activité du système cytochrome – cytochromeoxydase qui ne fonctionnait plus chez la puppe dormante) suivie d'une reprise du développement histologique conduisant à la mue imaginale.

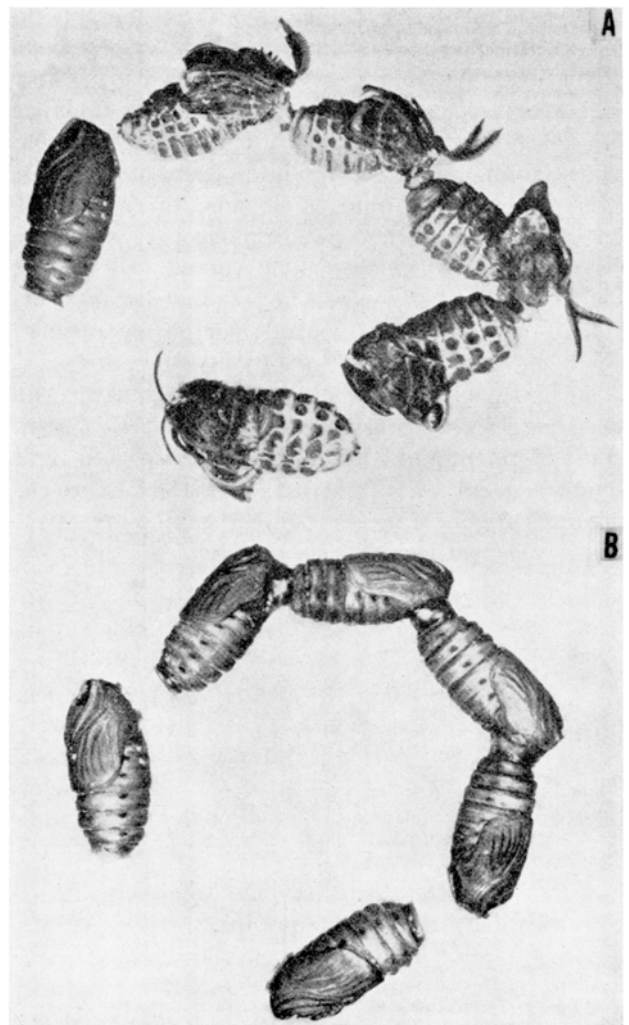


Fig. 17. Expérience montrant le rôle indirect du cerveau dans la rupture de la diapause: six nymphes dormantes décérébrées sont mises en parabiose, dans la première on implante un cerveau actif. Dès que la seconde commence à rompre sa diapause, on sépare la première nymphe (qui contient l'unique cerveau de la préparation) et la dernière. La photo du bas montre que toutes sauf la dernière sont sorties de leur diapause. C'est donc bien le second individu qui pourtant n'a pas de cerveau qui a, postérieurement à l'élimination de l'individu 1 porteur du cerveau implanté, rompu la diapause de ceux qui le suivent. Il existe donc dans l'individu 2 un organe relai, en fait la glande prothoracique (ou ventrale) qui, une fois activée par le cerveau implanté dans l'individu 1 a provoqué la rupture de la diapause de toute la préparation. D'après WILLIAMS¹⁹.

Le mécanisme de l'entrée en diapause a été étudié plus récemment par FUKUDA²⁰ sur *Bombyx mori*. Dans cette espèce la diapause intervient au stade embryonnaire, la mère pouvant toutefois selon les circonstances et selon les races pondre soit des œufs à développement direct, soit des œufs présentant une diapause embryonnaire. FUKUDA constate que l'abla-

¹⁸ G. STAAL, *Studies on the Physiology of Phase Induction in Locusta migratoria migratoroides* (R. et F. Publicatie 40 LEB, Wageningen 1961).

¹⁹ C. WILLIAMS, *Biol. Bull.* 93, 89 (1947).

²⁰ S. FUKUDA, *Gen. comp. Endocr.*, Suppl. 1, 337 (1962).

tion du ganglion sous-œsophagien pratiquée sur des nymphes qui auraient normalement produit des œufs à diapause, les amène après la métamorphose à pondre des œufs sans diapause. Par contre, l'implantation à des nymphes normalement destinées à produire des œufs sans diapause, de ganglions sous-œsophagiens ne fait produire au papillon qui en résulte qu'un mélange d'œufs à diapause et sans diapause. Pour obtenir dans ces conditions uniquement des œufs à diapause il est nécessaire d'implanter simultanément le ganglion sous-œsophagien et un cerveau en connection anatomique l'un avec l'autre (Figure 18). L'auteur conclut de cette expérience (et de beaucoup d'autres) que le cerveau contrôle par voie nerveuse la production par le ganglion sous-œsophagien d'une hormone déterminant le voltinisme des œufs.

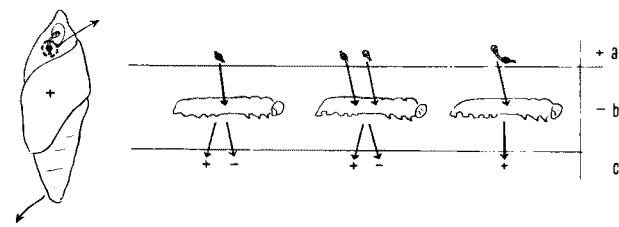


Fig. 18. A gauche, schéma d'une expérience d'ablation du ganglion sous-œsophagien chez une nymphe de *Bombyx mori* d'une race produisant normalement des œufs à diapause (+). Le papillon résultant d'une telle nymphe déposera des œufs à développement direct (—). A droite, schéma d'une expérience d'implantation de ganglions sous-œsophagiens, de ganglions sous-œsophagiens et de cerveaux séparés, de ganglions sous-œsophagiens et de cerveaux en connection à des chenilles d'une race sans diapause. Dans les deux premiers cas le papillon, résultant d'une telle chenille pond un mélange d'œufs avec et sans diapause (+, —), dans le troisième tous les œufs sont à diapause.

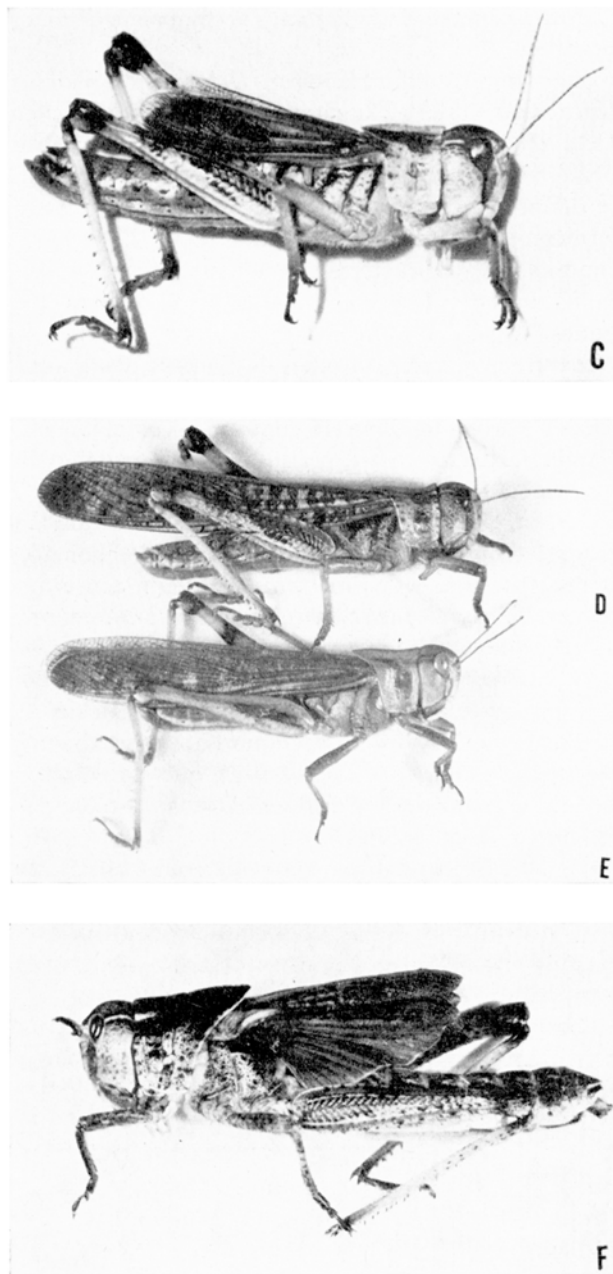
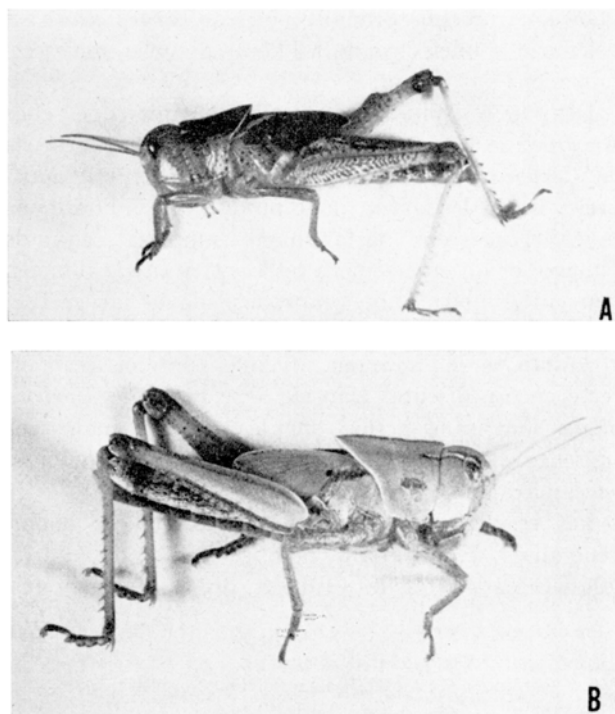


Fig. 19. A, Stade V normal de *Locusta migratoria* (grégaire); B, forme verte obtenue par implantation de *Corpora allata* stade IV. C, Stade V ayant subi une métamorphose anticipée à la suite d'une ablation de *Corpora allata* au début du stade IV. D, Imago normal (stade VI); E, Imago vert obtenu par implantation de *Corpora allata* au stade V. F, Stade VI adulte dont la métamorphose a été empêchée par une implantation de *Corpora allata* pratiquée à la fin du stade IV. D'après JOLY.

3° *Contrôle de la métamorphose.* Ce mécanisme est actuellement le mieux connu, et a été retrouvé dans la majorité des ordres d'Insectes tant Holo- que Hétéro-métaboles. L'organe contrôlant la métamorphose est le *Corpus allatum*. Si un Insecte dont les *Corpora allata* sont actifs subit une mue, cette mue est de style larvaire, si au contraire les *Corpora allata* sont

inactifs à ce moment-là la mue s'accompagne de métamorphose.

Chez les Hétérométaboles (*Dixippus*, *Rhodnius*, *Leucophaea*, *Locusta*), la suppression des *Corpora allata* a été effectuée à presque tous les stades larvaires, même très précoces. Si cette suppression est faite tout au début d'un stade larvaire, la mue suivante est la dernière et s'accompagne de métamorphose (Figure 19C). Toutefois les caractères imaginaires obtenus sont moins parfaits lorsqu'on opère sur les larves très jeunes.

Inversement l'implantation de *Corpora allata* actifs au moment de la métamorphose permet d'interrompre celle-ci à volonté. Pour la supprimer complètement, l'implantation doit être pratiquée tout au début du dernier stade larvaire ou mieux encore à la fin du précédent (Figure 19F). Après cette date des implantations de plus en plus tardives sont de moins en moins efficaces et permettent d'obtenir toute une gamme d'intermédiaires entre une larve surnuméraire géante et un imago normal. – Mais de toute manière pour agir sur la métamorphose l'implantation doit être pratiquée au plus tard pendant le début du dernier stade larvaire, la métamorphose des tissus se déterminant plusieurs jours avant que ne commencent à apparaître les différenciations histologiques imaginaires (Figure 20).

Chez les Holométaboles (*Bombyx* étudié par BOUNHIOL²¹, *Galleria* étudié par PIEPHO²² etc.) on a pu à volonté produire des nymphes anticipées aboutissant à la production d'imagos nains, ou retardées aboutissant à la production d'imagos géants (Figure 21).

Ces faits, très clairement établis, démontrent que la métamorphose est normalement provoquée par un

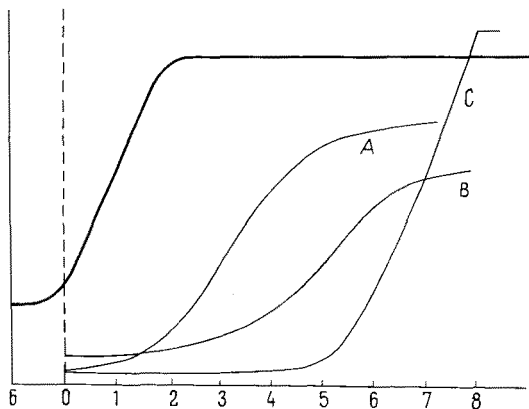


Fig. 20. La courbe en trait épais représente la longueur de l'aile imaginaire d'animaux parvenus au stade VI après avoir reçu une implantation de *Corpora allata* au cours de leur vie larvaire, en fonction de la date de cette implantation comptée en jours à partir de la quatrième mue. Cette courbe représente donc la «détermination» des caractères imaginaires en fonction du temps. La courbe A représente en fonction de la même échelle des temps le nombre de cellules de l'aile au cours du développement normal; la courbe B représente le volume de l'aile et la courbe C sa surface. On voit que la réalisation histologique normale de l'aile représentée par les courbes A, B, et C représente un retard de trois à six jours sur sa «détermination». D'après JOLY.

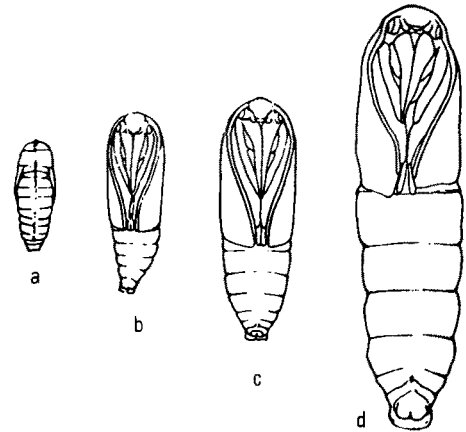


Fig. 21. Chez *Galleria mellonella*; a) nymphe anticipée ayant sauté deux stades larvaires; b) nymphe ayant sauté un stade larvaire; c) nymphe normale; d) nymphe ayant accompli un stade larvaire surnuméraire. Selon PIEPHO²².

arrêt du fonctionnement des *Corpora allata*, qui cessent à la fin de la vie larvaire de produire «l'hormone juvénile». Toutefois, ces organes recommencent chez l'imago à produire de l'hormone juvénile. On s'est donc longtemps demandé par quel mécanisme, à la fin de la vie larvaire, les *Corpora allata* cessaient à point nommé de produire l'hormone juvénile et permettent ainsi la métamorphose. Des travaux récents de GIRARDIE (sur *Locusta*) ont montré que l'activité des *Corpora allata* est en fait contrôlée par le cerveau, une irradiation aux rayons X de la *Pars intercerebralis* permettant de reproduire tous les effets d'une implantation de *Corpora allata*.

4° *Activité génitale*. L'activité génitale des Insectes est soumise à un contrôle humoral complexe dont l'hormone juvénile produite par les *Corpora allata* est l'élément le mieux connu à l'heure actuelle, mais certainement pas le seul.

Dès 1936 WIGGLESWORTH¹ montrait que chez *Rhodnius* la femelle ne mûrit ses œufs qu'en présence de *Corpora allata* actifs, et que des *Corpora allata* prélevés sur des larves (donc produisant de l'hormone juvénile) peuvent parfaitement suppléer ceux de l'imago, et qu'inversement les *Corpora allata* d'imago peuvent inhiber la métamorphose de la larve. Il y aurait donc probablement identité entre l'hormone gonadotrope et l'hormone juvénile, toutefois ce point reste encore discuté. Dans le sexe mâle, les *Corpora allata* sont sans action sur le testicule mais leur présence est indispensable à l'activité des glandes accessoires de l'appareil génital.

Les résultats de WIGGLESWORTH ont été depuis généralisés à un grand nombre d'Insectes, parmi lesquels les Blattes, les Criquets, divers Hétéroptères,

²¹ J. J. BOUNHIOL, Bull. biol. France-Belgique Suppl. 24 (1938).

²² H. PIEPHO, Z. Lepidopt. 2, 105 (1952).

Coléoptères etc. toutefois le contrôle de l'ovaire par les *Corpora allata* ne semble pas exister chez les Phasmes ni chez les Papillons, il est discuté dans le cas de *Calliphora*. Le cas de *Bombyx mori* étudié par BOUNHIOL²¹ est particulièrement clair: cet auteur privant des larves de leurs *Corpora allata* obtient des nymphes naines, puis des imagos nains (ce qui démontre l'efficacité de l'intervention pratiquée) qui pondirent néanmoins leurs œufs. Le mécanisme en question, tout en étant très général, n'est donc pas universel.

D'autres études ont montré que l'ovaire ne devient sensible à l'hormone produite par les *Corpora allata* qu'après la métamorphose de l'animal. JOLY²³ a constaté sur *Locusta* qu'une implantation de *Corpora allata* faite le deuxième jour du dernier stade larvaire, c'est-à-dire juste trop tard pour entraver la métamorphose, hâte la maturation génitale de l'imago issu de cette larve. Au contraire une implantation faite trois jours plus tôt (le dernier jour de l'avant-dernier stade larvaire), qui inhibe complètement la métamorphose, bloque du même coup le développement de l'ovaire qui ne mûrira qu'à la fin du stade larvaire surnuméraire lorsque la métamorphose se produira (Figure 22). La nécessité de la métamorphose

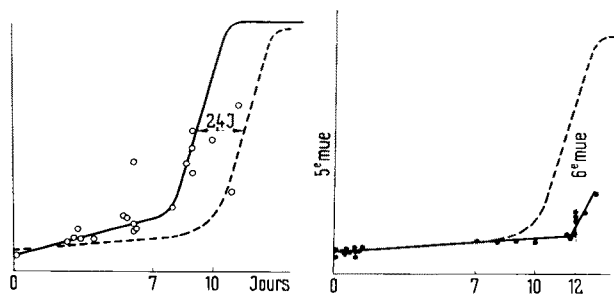


Fig. 22. A gauche, croissance ovarienne chez des individus de *Locusta migratoria* ayant reçu une implantation de *Corpora allata* deux jours après la quatrième mue. A droite, même courbe chez des animaux ayant reçu leur implantation de *Corpora allata* trois jours plus tôt (un jour avant la quatrième mue). En pointillé la croissance ovarienne des témoins. Les temps sont exprimés en jours à partir de la cinquième mue. D'après JOLY.

pour sensibiliser l'ovaire peut également se montrer par ablation de la glande ventrale au début du dernier stade larvaire. Cette opération supprimant la dernière mue, empêche l'animal de se métamorphoser et il peut ainsi survivre extrêmement longtemps à l'état de «larve permanente». Une telle larve permanente ne mûrit jamais ses ovaires bien qu'ayant très largement dépassé l'âge auquel cette maturité se produit normalement.

Enfin, ENGELMANN²⁴, travaillant sur une Blatte, a montré un phénomène d'action en retour: la présence de gros œufs dans les ovaires et les oviductes ou celle d'une oothèque en incubation inhibe l'activité gonadotrope des *Corpora allata*. Cette inhibition semble

s'exercer par voie nerveuse, car la déconnection des *Corpora allata* la lève. Il en résulte que l'ovaire ne développera une nouvelle génération d'ovocytes que lorsqu'il sera débarrassé de la précédente. Chez d'autres Insectes ce mécanisme doit exister (sans qu'on n'en ait aussi clairement démontré l'existence), la castration provoquant fréquemment l'hypertrophie des *Corpora allata* (Figure 23).

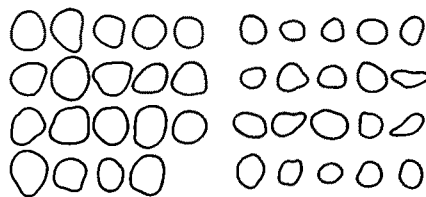


Fig. 23. Dessin de la silhouette des *Corpora allata* de *Calliphora*, tous exécutés à la même échelle. A gauche, femelle castrée, à droite, témoin. Selon THOMSEN²⁵.

Un point discuté est celui du mode d'action des *Corpora allata* sur l'ovaire. Beaucoup d'auteurs, ayant cru remarquer que le développement ovarien pouvait se poursuivre en l'absence des *Corpora allata* jusqu'au stade de début de dépôt du vitellus, concluent que l'hormone des *Corpora allata* agit à ce stade seulement ou même sert à contrôler la vitellogénèse. Mes propres recherches sur le Dytique, et les travaux plus récents de GIRARDIE sur *Periplaneta*, viennent formellement à l'encontre de cette conception et il semble bien que si des conditions expérimentales convenables sont réalisées, le blocage du développement ovarien peut être obtenu à n'importe quel moment de la croissance ovocytaire (Figure 24 et 25).

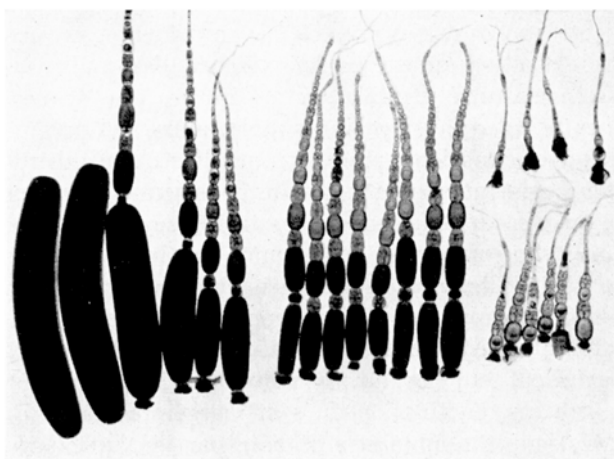


Fig. 24. Au centre, ovarioles prélevés sur une femelle normale de *Dytiscus marginalis* pendant l'hiver. A gauche, ovarioles d'une autre femelle sacrifiée en même temps mais ayant préalablement subi une implantation de *Corpora allata* surnuméraires. A droite, ovarioles de deux femelles sacrifiées en même temps que les précédentes, mais ayant subi quelques mois auparavant l'ablation de leurs *Corpora allata*. D'après JOLY.

²³ P. JOLY, *Gén. comp. Endocr.*, Suppl. 1, 94 (1962).

²⁴ F. ENGELMANN, *J. Ins. Physiol.* 1, 257 (1957).



Fig. 25. Ovarioles de Dytique un an après l'ablation de *Corpora allata*. Tous les ovocytes ont disparu et les ovarioles se trouvent réduits à leur chambre germinative. Selon JOLY.

A côté de ce système gonadotrope fondé sur l'action des *Corpora allata*, il en existe un ou plusieurs autres moins connus. THOMSEN²⁵ a montré que chez *Calliphora* le cerveau exerce une action gonadotrope, totalement indépendante de celle des *Corpora allata* et indispensable au développement de l'ovaire. Une ablation de la *Pars intercerebralis* sur un très jeune imago bloquant l'ovaire sans qu'aucune implantation de *Corpora allata* puisse pallier à cette déficience.

Chez les Acridiens migrateurs en phase grégaire d'autres mécanismes ont été mis en évidence, notamment l'action qu'exerce la présence des mâles en pleine maturité génitale sur les adultes plus jeunes. Chez *Schistocerca gregaria* les mâles mûrs, qui présentent une coloration jaune citron, produisent une phéromone agissant sur les individus plus jeunes pour en hâter considérablement la maturité sexuelle. Chez *Locusta migratoria*, les mâles mûrs ont le même effet sur les adultes plus jeunes bien qu'ils ne produisent pas de phéromone. Leur action s'exerce semble-t-il par l'intermédiaire des excitations sensorielles qu'ils produisent sur les autres individus. Dans l'un et l'autre cas, l'activation du système génital des individus jeunes semble être réalisée par l'intermédiaire d'une neuro-sécrétion d'origine cérébrale.

5° *L'adaptation chromatique.* Beaucoup d'Insectes sont susceptibles de modifier la couleur de leur tégument et fréquemment cette plasticité chromatique assure une harmonisation de la couleur de l'animal avec celle de son biotope. Il faut toutefois distinguer deux types d'adaptation chromatique: le type physiologique permettant à l'animal de modifier à tout instant sa coloration par des migrations de granu-

lations pigmentaires dans des chromatophores ou dans les cellules hypodermiques, et le type morphologique où l'animal est seulement capable, au moment de chaque mue, d'élaborer un nouveau type de pigmentation selon les circonstances ambiantes, cette coloration se conservant au moins jusqu'à la mue suivante.

L'adaptation physiologique a surtout été étudiée chez un Phasme, *Dixippus morosus*, notamment par RAABE²⁶. Il ressort de ces études que les migrations du pigment brun du Phasme sont contrôlées par deux substances A et C, différentes tant par leurs propriétés physico-chimiques que par leur activité physiologique, et dont l'injection provoque l'étalement du pigment brun. La substance A, abondante dans les *Corpora cardiaca*, semble identique à l'une des substances chromactives du pédoncule oculaire des Décapodes, la substance C, beaucoup plus active est présente en grande quantité dans le tritocérébron, d'où elle semble diffuser dans le ganglion sous-œsophagien et la chaîne ventrale et de là dans le milieu intérieur.

L'adaptation chromatique morphologique a été étudiée dans divers cas et l'on a déjà mis en évidence trois mécanismes humoraux. Dans le cas des Acridiens grégarisables (*Locusta*, *Schistocerca*), ainsi que dans celui des espèces pouvant présenter une livrée verte ou testacée selon la couleur de l'habitat (*Acrida turrita*), nous avons montré que la coloration verte du tégument est déterminée par une activité élevée des *Corpora allata* au moment de la mue (ainsi que pendant les heures qui précèdent et qui suivent celle-ci) et qu'il est très facile de faire prendre la pigmentation verte à l'un de ces Acridiens en lui implantant des *Corpora allata* surnuméraires actifs (Figure 19 A B D E). Chez *Cerura vinula* (Lépidoptère) la larve présente deux bandes latérales vertes qui brunissent huit jours avant la pupaison. BÜCKMANN a montré que ce changement de couleur est contrôlé par l'hormone de mue ou ecdysone à une concentration bien déterminée: sans ecdysone le changement de couleur et la pupaison ne se produisent pas, et un excès d'ecdysone entraîne la pupaison sans changement de couleur. Chez un autre Lépidoptère, *Papilio xuthus*, HIDAKA a montré que la coloration verte ou brune de la nymphe est contrôlée par une neurohormone. Toute section du système nerveux ou ablation antérieure au ganglion mésothoracique empêche l'apparition de la coloration brune. Seule l'implantation d'un ganglion prothoracique actif permet de rétablir cette fonction. Enfin chez *Dixippus* il semble qu'une adaptation morphologique très complexe, où les *Corpora allata* et sans doute d'autres organes endocrines se trouvent impliqués viennent se superposer à l'adaptation chromatique physiologique.

²⁵ E. THOMSEN, J. exp. Biol. 29, 137 (1952).

²⁶ M. RAABE, Arch. Zool. exp. 94, 61 (1957).

6° *Fonctions diverses*. Un grand nombre de fonctions physiologiques très diverses semblent sous un contrôle plus ou moins strict exercé par des substances endocrines, mais ces mécanismes encore peu connus sont souvent complexes.

Par exemple l'ablation des *Corpora allata* chez un Insecte adulte change sa teneur en eau, en graisses, modifie la nature de ces dernières, et souvent abaisse sa consommation d'oxygène. Mais on sait que le changement de consommation d'oxygène est dû essentiellement à l'effet gonadotrope des *Corpora allata*, car il ne se manifeste plus chez un animal castré. Dans beaucoup de cas on ignore si l'action d'un organe endocrine est directe ou si elle s'exerce par l'intermédiaire d'une de ses fonctions principales.

Ainsi THOMSEN a pu montrer que la *Pars intercerebralis* contrôle entre autres choses la croissance ovarienne et l'activité protéolytique de la muqueuse intestinale. Or il semble bien que cette dernière ait une action importante sur le développement ovarien.

Nous-mêmes avons montré que les *Corpora allata* ont chez les Acridiens grégaires une action très importante sur certains caractères réputés distinctifs des phases. Nous avons vu que la pigmentation verte est contrôlée par les *Corpora allata*, or cette pigmentation est caractéristique de la phase solitaire. De même une implantation tardive de *Corpora allata* peut abaisser la valeur du rapport E/F de la longueur de l'élytre à celle du fémur, ou une valeur basse de ce rapport est aussi un caractère de la phase solitaire. Finalement on constate qu'une implantation tardive de *Corpora allata* pratiquée au moment opportun, permet d'obtenir à partir d'animaux élevés en population dense des individus ressemblant à des solitaires. STAAL et DE WILDE ont aussi montré que des interventions précoces sur la glande ventrale et les *Corpora allata* permettent d'agir sur d'autres caractères de phase des Acridiens. Il semble donc bien que le polymorphisme de phase des Acridiens soit en grande partie lié à un certain type de fonctionnement des organes endocrines et neurocrines.

De son côté LÜSCHER²⁷, travaillant sur les Termites, aboutit à des conclusions analogues pour le polymorphisme de ces animaux. Il a pu, par des implantations de *Corpora allata* faire évoluer certaines larves vers une caste autre que celle à laquelle elles étaient destinées. La réalisation des diverses castes chez les Termites impliquerait donc des activités inégales des différentes parties du système endocrine à des moments opportuns du développement.

Au cours de ces dernières années on a commencé à extraire et à purifier les diverses hormones des Insectes. BUTENANDT et KARLSON²⁸ séparèrent l'hormone de mue à partir des pupes de ver à soie. Les premiers ils parvinrent à obtenir un produit cristallisé qu'ils dénommèrent ecdysone et qui semble bien être le principe actif de la glande prothoracique, c'est-

à-dire l'hormone de mue. La formule brute est $C_{18}H_{30}O_4$, il semble que ce soit une cétone non saturée. La molécule semble dicyclique. Ce produit fut essayé sur un grand nombre d'Insectes: *Calliphora*, *Bombyx*, *Rhodnius*, Termites, etc. et a toujours provoqué soit la mue, soit la mue accompagnée de métamorphose selon les circonstances de l'emploi.

WILLIAMS¹⁹ de son côté extrayait de l'abdomen des mâles de *Cecropia* une huile ayant l'action de l'hormone juvénile, plus récemment divers auteurs extrayaient à partir de matériaux très divers, notamment de tissus de Mammifères, de cultures de micro-organismes, des substances ayant les mêmes propriétés. Et finalement, SCHMIALECK²⁹ et WIGGLESWORTH³⁰ identifiaient la substance active de leurs extraits à une substance organique connue, le farnésol. Toutefois ce corps possède des propriétés inattendues: administré en badigeonnages externes, éventuellement précédés d'une abrasion de la surface tégumentaire, il exerce sur *Rhodnius prolixus* et quelques autres Insectes une action mimétique de celle de l'hormone juvénile. Par contre l'effet de cette substance semble nulle en injection. Sur *Locusta migratoria* l'action de ce produit est nulle quel que soit le mode d'administration. Il est donc trop tôt pour conclure qu'il s'agit bien là de l'hormone juvénile.

Enfin divers neuro-sécrétats ont pu être extraits du cerveau, des *Corpora cardiaca*, on peut entre autres mentionner les substances chromatotropes A et C de *Dixippus morosus*.

L'hormone cérébrale excitatrice de la glande prothoracique serait, selon KOBAYASHI et KIRIMURA une substance lipidique, ou liée à un lipide, ce qui est assez surprenant pour une neurohormone. De même l'hormone de voltinisme du ver soie extraite du ganglion prothoracique passe dans la fraction liposoluble.

Cette brève revue permet de se rendre compte de l'extension prise actuellement par les études d'endocrinologie chez les Invertébrés; il n'est pas douteux que des progrès encore plus rapides vont être réalisés maintenant que les biochimistes ayant vaincu les difficultés ou les appréhensions inhérentes à la petitesse de ces animaux, ne sont mis à s'intéresser à leurs sécrétions humérales.

Il serait par ailleurs intéressant d'examiner les analogies et les différences que présentent les mécanismes endocrines dans les divers groupes zoologiques. Il est particulièrement frappant de remarquer que dans deux groupes aussi voisins que les Insectes et les Crustacés, la différenciation sexuelle se fait par des mécanismes radicalement différents: chez les

²⁷ M. LÜSCHER et A. SPRINGHETTI, J. Ins. Physiol. 5, 190 (1960).

²⁸ P. KARLSON, Gen. comp. Endocr., Suppl. 1, 1 (1962).

²⁹ P. SCHMIALECK, Z. Naturforsch. 16, 461 (1961).

³⁰ V. WIGGLESWORTH, Gen. comp. Endocr., Suppl. 1, 316 (1962).

Crustacés il s'agit d'une différenciation humorale d'un style rappelant de manière assez étonnante la différenciation sexuelle des Vertébrés, alors que chez les Insectes nous n'avons pas le moindre indice de l'implication d'aucune hormone dans ce processus.

Par contre, qu'il s'agisse des Annélides, de Crustacés ou d'Insectes partout nous trouvons une neurosécrétion cérébrale aboutissant à un organe plus ou moins comparable à une hypophyse et exerçant un contrôle sur les grandes étapes du développement de l'individu et notamment sur le déclenchement de son activité reproductrice. Certaines corrélations physiologiques ne semblent donc s'être réalisées que d'une seule manière chez tous les animaux et doivent correspondre par conséquent à une nécessité tandis que pour d'autres l'évolution a eu le choix entre des mécanismes variés.

Sur le plan chimique les substances humorales des Arthropodes sont assez homogènes, beaucoup étant communes aux Insectes et aux Crustacés mais elles semblent fort différentes de celles des Vertébrés. Jusqu'ici aucune hormone de Vertébrés ne s'est montrée vraiment efficace sur un Arthropode. Les Mollusques au contraire seraient biochimiquement moins éloignés des Vertébrés, mais nos connaissances à leur sujet sont encore trop fragmentaires pour que l'on puisse vraiment en juger³².

Summary. The invertebrates about which we have relatively important endocrine knowledge belong to the following groups: Annelids (polychaetae and oligochaetae), Molluscs (specially Cephalopoda), Crustaceans and Insects.

Among Annelids the most important functions assumed by endocrine organs are:

Genital activity (and in some cases epitoquy) controlled by the brain.

Regeneration controlled by the brain.

Among Molluscs (especially Cephalopoda) the most important functions assumed by endocrine organs are:

Neuromuscular tonicity controlled by the posterior salivary glands.

Blood pressure controlled by the branchial glands.

Hepato pancreatic secretion controlled by the spiral coecum.

Ovarian activity controlled by the optical glands.

Genital ducts development controlled by the gonads (among Gasteropoda).

Among Crustaceans (specially Decapoda) the most important functions controlled by endocrine organs are:

Chromatic adaption controlled by the eye-stalk organs and peri-oesophagian nervous centers.

Moult an ovarian periodicity controlled by the same organs.

Moulting controlled by the Y organ.

Sexual differentiation controlled by the androgene gland and ovary.

Among Insects, the most important functions controlled by endocrine organs are:

Moulting controlled by the ventral glands.

Diapause controlled by the ventral glands and by the sub-oesophagian ganglion.

Metamorphosis controlled by the Corpora allata.

Genital activity controlled by the Corpora allata and the brain.

Chromatic adaptation controlled by the Corpora allata and by the nervous centers.

Endocrine activity of Corpora allata and ventral glands is controlled by the brain.

³¹ B. SCHARRER, *Biol. Bull.* 102, 261 (1952).

³² Etant donné l'extension du sujet, il ne nous a été possible de donner qu'une faible partie des références sur lesquelles cet exposé est fondé. Mais les références que nous donnons comportent, pour la plupart, une importante bibliographie que l'on pourra compléter dans les articles suivants. – L. GILBERT et H. SCHNEIDERMAN, *Amer. Zoologist* 1, 11 (1961). – L. H. KLEINHOLZ, *The Physiology of Crustacea* (T. H. WATERMANN, Acad. Press, New York 1961), Vol. II, p. 133. – F. G. W. KNOWLES et D. B. CARLISLE, *Biol. Rev.* 31, 396 (1956). – V. NOVAK, *Insekten-Hormone* (Prague 1959). – O. PFLUGFELDER, *Biol. gen.* 1941, 15.