

L'ORGANE Y DE *PALAEMON SERRATUS* (PENNANT) (DÉCAPODE, NATANTIA) : LOCALISATION ET ASPECTS HISTOLOGIQUES

par

Auguste Le Roux

Université de Rennes, Station Biologique de Bailleron (1).

Résumé

L'organe Y de *Palaemon serratus* se différencie à partir d'une étroite bande épidermique située légèrement au-dessous du pli du branchiostégite. Il s'étend vers l'avant et vers l'arrière à partir d'une ébauche larvaire qui semble appartenir au métamère maxillaire.

Le rapport nucléoplasmique est maximal en C et minimal en D (surtout D2). Le volume de l'organe suit une évolution inverse.

Les variations observées pour les volumes nucléaires ne sont pas significatives.

Les mitoses ont été notées en période C et D. Leur fréquence maximale se situerait en D_{2,3,4}.

La zone de contact de l'organe avec la cuticule présente souvent un relief dû à une perturbation du fonctionnement « épidermique » des cellules glandulaires.

L'organe pair que Gabe (1953) a décrit chez 58 espèces de Malacostracés et appelé organe Y a été signalé auparavant, ou simultanément, chez divers Péracarides, par d'autres auteurs qui n'ont pas établi la généralité de son existence ni apparemment soupçonné l'importance du rôle qu'il était susceptible de jouer dans la physiologie de ce groupe de Crustacés.

En se basant sur les aspects histologiques et histochimiques de cet organe, Gabe formule l'hypothèse qu'il agit de façon analogue à celle des glandes de mue des Insectes avec lesquelles il présente de grandes ressemblances. Cette hypothèse, vérifiée par Echaïer (1959) sur *Carcinus maenas* (Linné), permet de faire un grand pas dans la physiologie des Malacostracés.

Les travaux consacrés à cet organe, que l'on peut désigner également sous le nom de glande de mue, concernent surtout sa fonction (voir revue dans Vernet, 1976). Force est de constater que

(1) Séné, 56000 Vannes.

l'iconographie dont nous disposons à son sujet chez les Eucarides et, en particulier, sur son anatomie est encore extrêmement pauvre.

Echalier (1959) le figure chez *Carcinus maenas* et Burghause (1975) en donne une description détaillée chez *Orconectes limosas* Rafinesque.

Cet état de choses est en partie responsable de la confusion qui s'est établie entre l'organe Y et l'organe mandibulaire chez les Macroures. En nous basant principalement sur l'anatomie des larves, nous avons (Le Roux, 1968 ; 1974) établi la distinction entre ces deux organes et fourni quelques éléments anatomiques et histologiques facilitant leur identification.

La position de l'organe Y nous est apparue comme très constante, en particulier dans ses rapports avec le repli du branchiostégite. Cependant, d'une espèce à l'autre, en fonction surtout des modifications dans l'étendue des métamères dues à la céphalisation, la situation de l'organe par rapport aux appendices est susceptible de varier, ce qui justifie des observations détaillées au moins au niveau des différentes sections des Décapodes. De plus, l'étude du rôle de l'organe dans la physiologie exige que l'on procède à des ablations et des prélèvements, ce qui nécessite pour chaque espèce une connaissance précise de la position, de la forme et de l'extension de la glande ainsi que de ses relations avec les autres systèmes.

En ce qui concerne les Natantia, les informations anatomiques sur l'organe Y peuvent se résumer ainsi : Dall (1965) signale cet organe en arrière de la mandibule de *Metapenaeus*. Hoffman (1966) le décrit chez *Pandalus danae* comme une formation impaire trilobée dorsale qui est en réalité l'organe hématopoïétique (Hoffman, 1967). Gabe (1971) publie une microphotographie d'une coupe transversale de l'organe de *Palaemon serratus* et confirme sa position dans le métamère maxillaire. La description la plus précise, quoique assez brève, est celle de Aoto, Kamiguchi et Hisano (1974) chez *Palaemon paucidens*. Ce travail comporte un schéma de position et une illustration sur l'histologie et la cytologie de la glande.

Le présent travail, entrepris pour servir de base à des recherches physiologiques chez *Palaemon serratus*, fournit des données anatomiques et histologiques sur l'organe Y ainsi que des éléments sur son cycle d'activité au cours de l'intermue.

Matériel et technique

Initialement, la recherche de l'organe s'est faite sur des coupes transversales du céphalothorax entier. Par la suite, seule la zone abritant la glande a été prélevée.

L'étude a porté principalement sur des femelles adultes de 80 mm de longueur totale environ ; quelques mâles ont également été examinés. Les pièces ont été fixées au liquide de Duboscq-Brasil, incluses à la paraffine, coupées à 5 μ m et colorées à l'azan de Heidenhain ou, plus généralement, selon la technique de Huber (réaction

nucléale de Feulgen associée au bleu de Heidenhain). La détermination des étapes d'intermue a été effectuée par l'observation de la région latérale sub-apicale de l'endopodite de l'uropode, selon la méthode de Drach et Tchernigovtzeff (1967).

RÉSULTATS

a) Anatomie.

La ligne selon laquelle le branchiostégite se raccorde latéralement au corps de l'animal décrit une courbe irrégulière, marquée principalement, au tiers antérieur du céphalothorax, par une forte

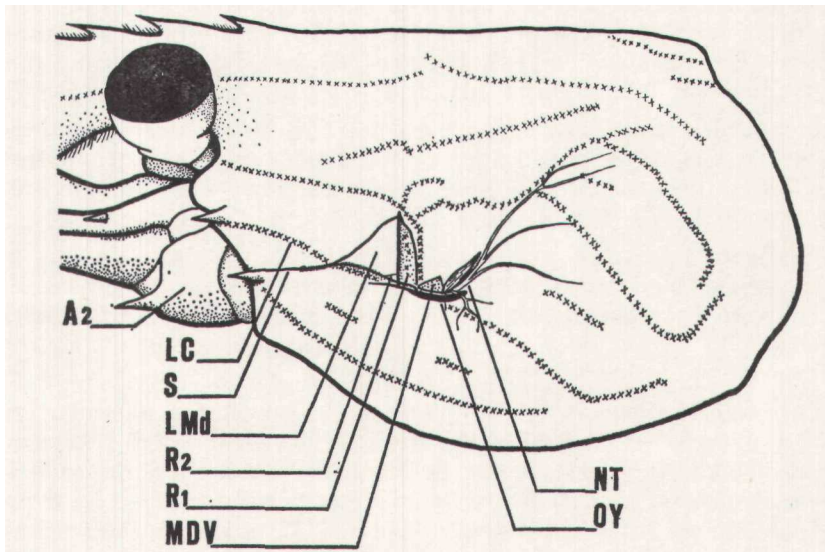


FIG. 1

Vue latérale du céphalothorax de *Palaemon serratus*. A2 : basis de l'antenne ; LC : ligne de chromatophores ; LMd : logement de la mandibule ; MDV : insertion du muscle dorso-ventral ; NT : nerf tégumentaire ; OY : organe Y ; R1 et R2 : replis cuticulaires ; S : sillon cuticulaire.

indentation triangulaire où se loge la mandibule (Fig. 1, LMd). Cette indentation, partie de la chambre prébranchiale, est limitée, vers l'avant, par la base de l'antenne et, vers l'arrière, par un repli cuticulaire (Fig. 1, R1), assez fortement sclérifié, disposé perpendiculairement à l'axe longitudinal de l'animal. D'autre part, cet espace comporte, près de son ouverture, un second repli (Fig. 1, R2) situé à la face interne du branchiostégite, perpendiculairement au repli R1 dont il prolonge en fait la base. Ce repli R2, longitudinal, va en s'affaiblissant vers l'avant ; il n'est pratiquement pas visible à travers la carapace.

En arrière de R1, la ligne d'insertion du branchiostégite marque un court plateau (séparation entre la chambre prébranchiale et la chambre branchiale) au niveau duquel viennent se fixer plusieurs muscles dont un muscle tenseur du tendon post-œsophagien, dit muscle dorso-ventral. Ce muscle, malgré sa dénomination, est en réalité disposé transversalement et horizontalement dans le céphalothorax. Aoto et coll. (1974) considèrent qu'il s'agit du muscle dorso-ventral postérieur (1).

Derrière ce plateau, la ligne d'insertion de la carapace remonte vers la face dorsale de l'animal, délimitant ainsi une vaste cavité branchiale.

L'organe Y est disposé en croissant au-dessous de l'insertion du muscle dorso-ventral, soit, en coupe transversale, dans l'espace grossièrement triangulaire délimité par le muscle et les deux parois du branchiostégite (Planche 1c). Plus en avant, derrière le repli R1, le tissu glandulaire s'enfonce assez profondément (de 0,5 à 1 mm chez les grands individus) dans le corps de l'animal ; il se présente alors sous forme d'une équerre (Planche 1b). Enfin, toujours vers l'avant, l'organe s'insinue dans le repli R2, sur une longueur de 0,5 à 1 mm au-delà du repli R1 (Planche 1d).

L'ensemble de l'organe présente donc une forme assez complexe. Pour les sujets de grande taille, sa longueur totale atteint environ 2,5 à 3 mm (Planche 1d) et, sous le muscle dorso-ventral, on note des largeurs de 3 à 400 μm pour 150 à 300 μm d'épaisseur.

Plusieurs artérioles, issues d'une ramification latérale de l'artère antennaire (artère latérale céphalique), pénètrent dans l'organe mais les échanges du tissu glandulaire se font évidemment surtout avec l'hémolymph lacunaire dans laquelle il baigne largement et qui s'insinue dans de nombreux espaces entre les lobules.

En ce qui concerne les rapports avec le système nerveux, un nerf, homologue du nerf n2 d'Echalier (1959) et du nerf tégumentaire de Maynard (1961), longe la bordure postérieure du muscle dorso-ventral et se ramifie à proximité de la paroi du corps. Le tronc principal innerve le branchiostégite (Fig. 1, NT) et plusieurs rameaux passent au contact de la partie postérieure de l'organe Y, sans qu'il ait été possible de s'assurer par les techniques utilisées si des fibres nerveuses s'y arrêtent ou non.

Ce nerf tégumentaire naît sur le ganglion ventral, juste au-dessus des nerfs maxillaires. Il se dirige d'abord vers l'avant, plus ou moins étroitement accolé à l'un des nerfs maxillaires puis revient vers l'arrière et part latéralement vers la région antérieure de la chambre branchiale.

La glande n'est pas visible sur le vivant ; son repérage ne présente cependant pas de difficulté. La base du repli R1 et, dans une moindre mesure, l'insertion du muscle dorso-ventral sont géné-

(1) Il semble que ce muscle soit bien l'homologue du muscle dorso-ventral décrit par Paterson (1961) chez *Jasus lalandii*. Par contre, il ne nous paraît pas être l'homologue du muscle désigné sous ce nom par Maynard (1961) chez des Brachyours. En effet, contrairement au muscle qui nous intéresse, le muscle dorso-ventral postérieur de Maynard est situé en arrière du nerf tégumentaire et ne s'insère pas sur la paroi extérieure du branchiostégite.

ralement bien visibles. D'autre part, le niveau où se trouve l'organe est marqué par l'extrémité d'un sillon cuticulaire et le passage d'une ligne de chromatophores (Fig. 1, S et LC).

L'organe est présent dès l'éclosion. Chez les larves de stade I (Planche 2a) il est nettement plus massif et mieux circonscrit que chez les adultes ; sa longueur atteint 70 μm environ. Il est situé entièrement en avant du muscle dorso-ventral, sous l'extrémité d'un tube transversal de la glande digestive, position caractéristique que nous avons observée chez les larves de plusieurs espèces de Décapodes.

b) Aspects histologiques.

La structure générale de l'organe apparaît nettement sur une coupe transversale (Planche 2c). Partant de la cuticule, on peut y distinguer :

1) une zone d'insertion (ZI), large de 5 à 30 μm , environ et continue sur toute la longueur de l'organe ;

2) de part et d'autre de cette zone (parfois d'un seul côté), un groupe de noyaux allongés, souvent très rapprochés, à chromatine plus dense que les noyaux des cellules épidermiques banales (Planche 2d, ZG) ;

3) la masse glandulaire à proprement parler, à l'intérieur de laquelle apparaissent plus ou moins nettement deux parties : la première, qui s'étend à partir de la zone d'insertion dans un rayon d'une soixantaine de microns environ, est riche en noyaux de grande taille (longueur dépassant 10 μm , volume voisin de 300 μm^3). La seconde, composée du reste de la glande, est plus pauvre en gros noyaux.

La zone d'insertion est souvent dépourvue de noyaux ; elle est constituée des membranes et d'une étroite bande cytoplasmique appartenant à des cellules glandulaires qui conservent un contact avec la cuticule. Ces cellules contiennent, à environ 1 μm de la cuticule, un petit granule dont la juxtaposition forme une ligne pointillée disposée en arceau ouvert vers l'extérieur. La cuticule est souvent amincie à ce niveau et sa face interne hérissée de petites lamelles chitineuses perpendiculaires à sa surface. Parfois elle présente un relief sous forme d'un sillon (Planche 1a ; Planche 2c,d) ou d'une crête très marquée, plus ou moins continue, pénétrant à l'intérieur de la glande.

Le tissu glandulaire est une masse spongieuse, composée de lobules limités par une basale, contenant 2 ou 3 rangs de cellules ou plus et laissant entre eux des espaces généralement de plus en plus vastes au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la zone d'insertion.

Les noyaux, très serrés, paraissent souvent jointifs sur les coupes. Généralement, ils sont ovoïdes, parfois très étirés, surtout au voisinage de la ligne d'insertion, parfois également irréguliers. Leurs dimensions sont de l'ordre de 6 et de 9 μm pour le petit et le grand diamètres. Ces dimensions peuvent atteindre 9 et 15 μm pour les gros noyaux. La chromatine y est abondante, concentrée en

blocs épais et souvent anguleux au contact de l'enveloppe nucléaire. Le nucléole (unique ?) est gros. La densité de la chromatine et la proximité des noyaux font que l'organe est très colorable et qu'il contraste nettement avec les tissus voisins.

Le cytoplasme est relativement peu abondant. Il est parcouru par un réseau de fibres entre lesquelles il apparaît granuleux. Lorsque les noyaux ne sont pas trop rapprochés, les limites cellulaires sont nettes.

Des lobules à contenu lysé et des noyaux pycnotiques s'observent fréquemment, surtout dans la partie antérieure de la glande, sous le repli R1 où il semble que les pressions exercées lors de la dissection soient en partie à l'origine de cet état de choses. Certaines cellules ou groupes de cellules contiennent, en particulier à l'étape D₂ (Planche 2d) de grandes inclusions (20-30 μm), partiellement dissoutes et colorées (naturellement ?) en jaune. Leur solubilité suggère qu'elles pourraient être, au moins en partie, de nature lipidique.

c) Modifications cycliques.

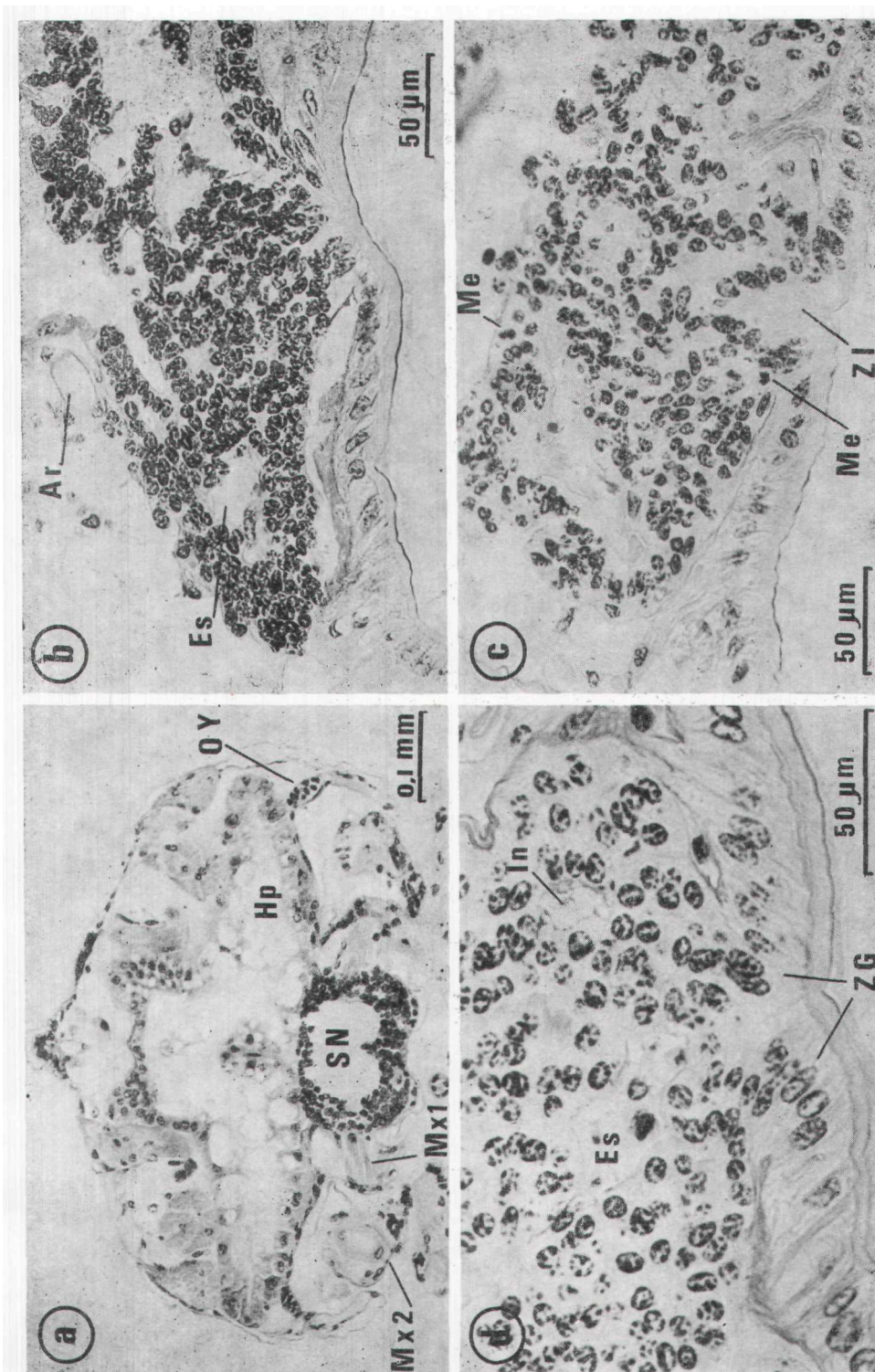
L'organe présente au cours du cycle d'intermue des modifications perceptibles même avec les techniques topographiques auxquelles nous avons eu recours.

Le cytoplasme, surtout visible en bordure des lobules, est généralement peu abondant en post-mue (période A - Planche 1a,c et période B) mais il est particulièrement réduit au cours de la période C où, à la limite, les lobules apparaissent comme des cordons bourrés de noyaux (Planche 2b). On peut même observer dans le repli R2 une réduction telle que l'organe prend l'aspect de quelques lobules très étroits, pratiquement libres dans la lacune. La zone d'insertion (reconnaissable à la présence d'une crête cuticulaire) subsiste alors sous forme d'un épiderme très voisin de l'épiderme banal, hormis que les noyaux, légèrement plus serrés, ont tendance à se chevaucher. On assiste donc à une sorte de dédifférenciation de la zone d'insertion mais ce phénomène, plus apparent que réel, ne se manifeste pas sur toute la longueur de la glande.

En prémue, période D, le cytoplasme redevient abondant, avec une densité variable et l'organe présente généralement un aspect turgescent surtout en D₂ (Planche 1b). Les espaces interlobulaires, très développés en C, sont nettement plus réduits en D.

Les variations corrélatives du volume de la glande sont très difficiles à évaluer, compte tenu de sa forme, des irrégularités, de la présence des espaces lacunaires, mais il semble qu'une estimation de 1/3, voire 1/4 pour la valeur du rapport entre le volume en période C et en période D soit raisonnable.

Le volume des noyaux, assimilés à un ellipsoïde de révolution, a été calculé aux différentes étapes de l'intermue (tableau 1). Ces données font apparaître des variations de l'ordre de 20 p. 100 par rapport à C en D₁, et D₂. Cependant, ces variations, correspondant à



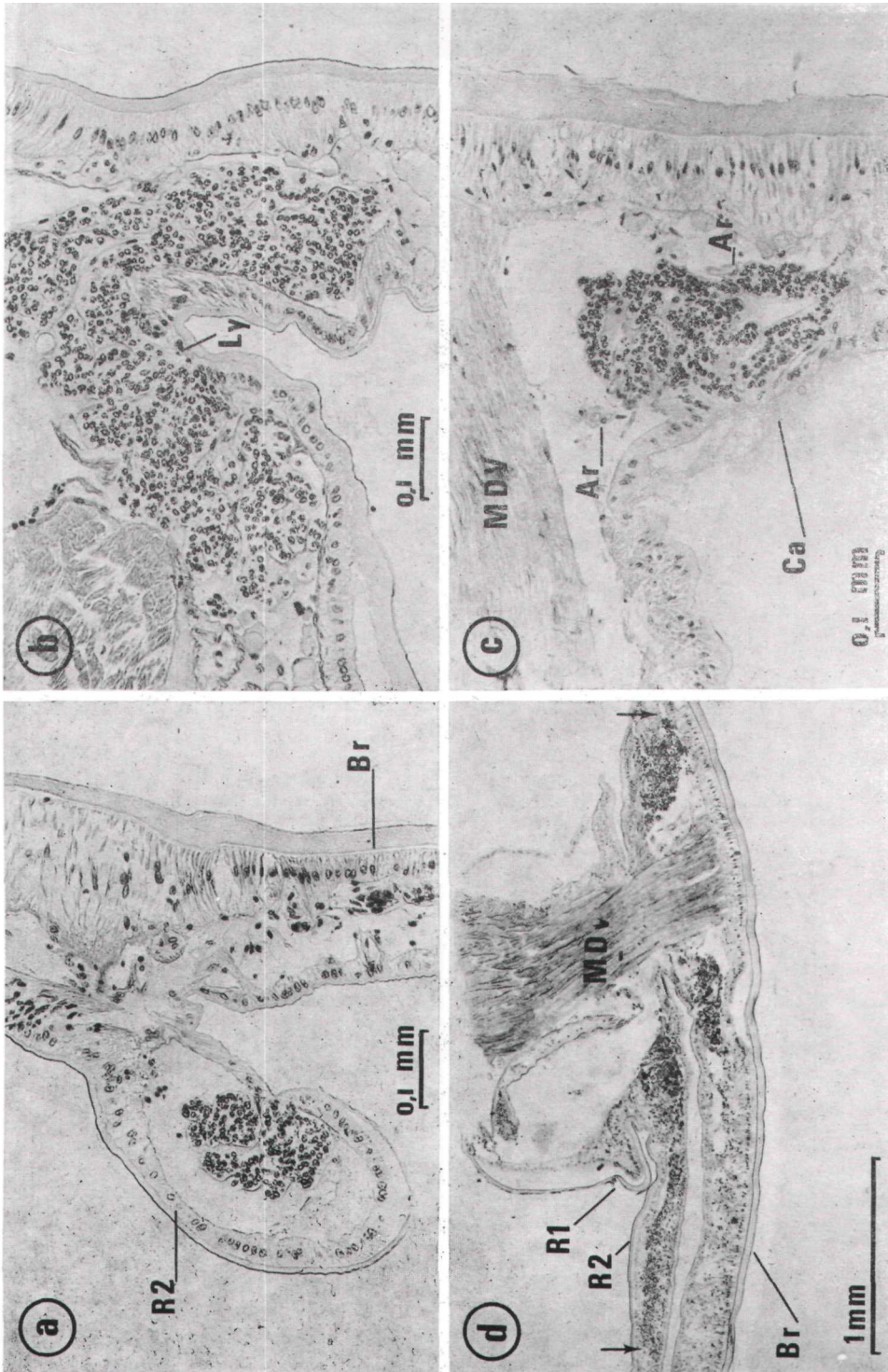
AUGUSTE LE ROUX

PLANCHE 2

Organe Y de *Palaemon serratus*. a, c, d : coloration de Huber ; b, Azan de Heidenhain.

a : coupe transversale dans le céphalothorax de la zoé I ; b : coupe sous le muscle dorso-ventral. Cytoplasme très peu abondant. Période C ; c : coupe sous le muscle dorso-ventral. Gros noyaux près de la zone d'insertion et figures de mitose. Etape D₂ ; d : coupe sous le muscle dorso-ventral. Grosse inclusion partiellement dissoute. Gros noyaux dans la zone génératrice. Cytoplasme abondant. Etape D₂.

Me : métaphase ; ZI : zone d'insertion ; ZG : zone génératrice. Autres abréviations, comme Planche 1 et Fig. 1.



AUGUSTE LE ROUX

PLANCHE 1

Organe Y de *Palaemon serratus*. Coloration de Huber. a, b, c, coupes transversales. a : coupe au niveau de R2. Présence de noyaux dans la partie centrale de la zone d'insertion. Cytoplasme relativement abondant. Etape A₁ ; b : coupe à la base de R1. Cytoplasme abondant. Lyse et noyaux pycnotiques dans la zone d'insertion. Etape Da ; c : coupe sous le muscle dorso-ventral. Cytoplasme peu abondant. Espaces interlobulaires grands. Etape A₂ ; d : coupe longitudinale horizontale montrant la situation et l'extension (flèches) de l'organe Y.

Ar : artériole ; Br : branchiostégite ; Ca : fragment de caillot ; Ly : lyse ; MDV : muscle dorso-ventral. Autres abréviations comme Fig. 1.

un glissement de 7 p. 100 dans le même sens pour les dimensions, ne sont pas significatives (t = 1,9 pour 7 d. 1. entre C et D₂).

TABLEAU 1
Dimensions et volume des noyaux de l'organe Y de *Palaemon serratus* aux différentes étapes de l'intermue.
n : nombre de mesures ; l et L : petit et grand diamètre ; σl et σL : écart-type sur l et L. V et Vm : volume et volume moyen pour une étape donnée. L'animal noté « opéré » avait subi une destruction partielle des glandes de mue au cours de l'intermue précédente.

Etape	n	l	σl	L	σL	V	Vm
A1	103	6,0	0,84	8,8	1,50	168	
A1	104	5,4	0,96	7,7	1,23	117	160
A1	98	6,0	0,91	8,6	1,61	164	$\sigma = 31$
A2	104	6,4	0,82	8,7	1,45	190	
B	125	6,3	0,84	8,7	1,21	184	184
C	98	5,7	0,85	7,9	1,19	132	
C	111	5,8	0,85	7,7	1,40	134	150
C	92	6,1	1,00	8,7	1,90	170	$\sigma = 20$
C	100	5,9	0,85	8,9	1,70	163	
D0	101	5,8	0,75	8,3	1,70	146	
D0	84	5,8	0,86	8,7	1,75	154	143
D0	104	6,0	0,87	8,5	1,39	160	$\sigma = 23$
D0	141	5,3	0,78	7,6	1,24	111	
D0	100	6,1	1,00	8,7	1,44	170	
D1'	105	6,0	1,07	8,8	1,46	167	Opéré
D1''	86	6,2	0,72	8,8	1,23	176	
D1''	97	6,4	0,59	8,9	1,78	191	
D1''	67	6,3	0,95	9,1	1,51	189	185
D1'''	130	6,0	0,83	8,3	1,49	153	$\sigma = 8$
D1'''	132	5,7	1,00	8,5	1,62	147	
D1'''	90	5,4	1,13	8,4	1,38	129	
D1'''	107	6,3	1,02	9,3	1,58	191	155
D2	111	6,3	0,84	8,5	1,08	178	$\sigma = 26$
D2	108	5,7	0,99	8,7	1,67	148	181
D2	89	6,0	0,73	8,8	1,45	164	$\sigma = 27$
D2	83	6,6	0,96	9,4	1,76	212	
D2	95	6,6	0,88	9,0	1,26	205	

Au cours des périodes A et B, nous n'avons pas observé de mitoses. Quelques-unes ont été rencontrées en C mais c'est au cours de la période D que ces figures sont les plus fréquentes. Leur abondance maximale a été notée en D₁... ; elles concernent alors environ 1 p. 100 des noyaux, soit une ou deux par coupe (Planche 2c). Les cellules en cours de division peuvent s'observer dans toutes les parties de la glande.

La zone d'insertion de l'organe sur la cuticule mérite une attention particulière en ce qui concerne la mue : les cellules doivent en effet posséder à ce niveau une double compétence épidermique et glandulaire.

Du fait de l'étroitesse de la bande de contact et du grand nombre

de cellules qui atteignent la cuticule, la surface à sécréter par chacune est extrêmement faible (largeur inférieure à 1 μm). Cette sécrétion s'accomplit en général normalement mais elle pose souvent des problèmes. En étape D₂, la zone d'insertion est fréquemment lysée localement ou sur une longueur plus ou moins grande. Ils se forme alors, en arrière de la cuticule, une poche contenant des globules et, éventuellement, des noyaux pycnotiques (Planche 1b). Des couches de cuticule préexuviale peuvent être sécrétées avant que la lyse ne se produise mais tel ne semble pas être toujours le cas. Il en résulte que la cuticule doit être sécrétée par les cellules situées en arrière de la partie lysée ou par des cellules épidermiques latérales qui proliféreraient pour combler l'espace vide. Cela explique l'existence fréquente d'un relief cuticulaire à ce niveau.

D'autre part, à la suite des irrégularités dans la sécrétion de la cuticule, consécutives ou non à la lyse, la zone d'insertion constitue une ligne de moindre résistance susceptible de se déchirer lors de la mue : un animal en étape A₂ a été trouvé porteur d'un caillot important sous le branchiostégite (Planche 1e) ; l'hémorragie s'était apparemment produite au niveau de la ligne d'insertion. Des sujets présentant une cicatrice brune à cet endroit ont également été observés.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'organe Y de *Palaemon serratus* se différencie à partir de l'épiderme de la paroi interne du branchiostégite, juste au-dessous du pli de cette formation, position caractéristique chez les Eucarides (Le Roux, 1974), certains Mysidacés (Vogt, 1934), les Stomatopodes (Jacques, 1970) et probablement tous les Malacostracés à carapace développée. La croissance et le renouvellement de l'organe se font probablement pour l'essentiel à partir des deux bandes de cellules épidermiques pourvues de noyaux à chromatine dense (zone génératrice, Planche 2d, ZG) et situées de part et d'autre de la zone d'insertion. Un troisième centre de croissance se trouve souvent en position médiane, dans la ligne d'insertion même ou immédiatement en arrière de celle-ci. La région riche en gros noyaux constitue selon nous la partie jeune de la glande. Mais les cellules glandulaires différenciées ne perdent pas leur pouvoir de multiplication et des mitoses se produisent, même dans les parties périphériques.

Comme chez les Macroures (*Homarus americanus*, Le Roux, 1974 ; *Orconectes limosus*, Burghause, 1975 et obs. pers.), l'organe Y de *Palaemon serratus* possède une zone d'insertion très longue ; il se développe, en outre, de façon massive au-dessus de cette partie primitive et la plupart de ses cellules perdent toute connexion avec la cuticule. Il en résulte qu'en coupe transversale, sa structure rappelle celle de *Carcinus maenas*.

La disposition anatomique est semblable à celle décrite par Aoto et coll. (1974) chez *Palaemon paucidens* et, dans ces deux

espèces, l'organe Y atteint une taille remarquablement grande par rapport à celle du corps.

Les territoires métamériques correspondant aux pièces buccales des adultes sont difficiles à délimiter du fait du rapprochement des bases des appendices. A cause de ce phénomène et de la longueur considérable de la glande, celle-ci se trouve à un niveau qui va de la mandibule à la base des troisièmes maxillipèdes. Chez la zoé I, la situation est un peu plus claire mais l'extension latérale de la maxillule est encore faible (Planche 2a) et les limites du territoire correspondant sont difficiles à préciser, la maxille occupant une position plus externe.

On doit cependant remarquer que l'organe Y apparaît en arrière de la mandibule et que sa masse principale, chez la larve, se trouve au niveau de la maxillule. Son appartenance au métamère maxillu-

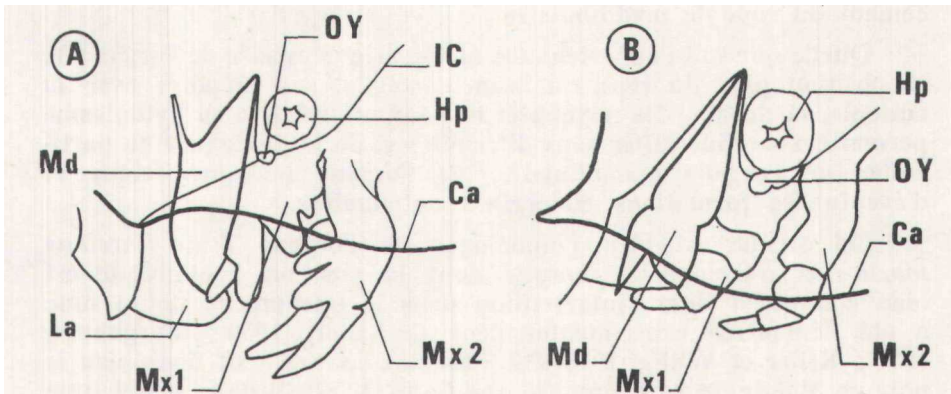


FIG. 2

Position de l'organe Y chez la zoé II de *Pisidia longicornis* (A) et une larve furcilia de *Nyctiphanes couchii* (B).

Ca : carapace ; Hp : hépatopancréas ; IC : ligne d'insertion de la carapace sur le corps ; La : labre ; Md : mandibule ; Mx1 : maxillule ; Mx2 : maxille ; OY : organe Y.

laire semble probable et cela apparaît plus nettement chez certaines larves de Décapodes et chez les Euphausiacés (Le Roux, 1974) où la séquence et le développement des appendices selon l'axe antéro-postérieur des animaux sont bien respectés (Fig. 2 A et B).

Les rapports de l'organe Y avec les nerfs n'apportent pas d'éléments décisifs en ce qui concerne sa position métamérique. Echalié (1959) doute de l'innervation chez *Carcinus maenas* ; Burghause (1975) conclut à une absence d'innervation chez *Orconectes* ; Aoto et coll. (1974) n'observent pas de nerfs chez *Palaemon paucidens*. Chez *Palaemon serratus*, le nerf tégumentaire est largement en contact avec la partie postérieure de l'organe mais il s'agit là d'une situation secondaire propre à l'adulte. Le nerf tégumentaire appartient au métamère maxillaire et, à l'origine, l'organe Y lui est nettement antérieur ; cela ne suffit cependant pas pour le placer en position maxillulaire de façon certaine.

L'extension de l'organe à partir de son emplacement larvaire et son mode de différenciation à partir de l'épiderme posent le

problème de la compétence de l'ensemble de ce dernier tissu. Cette différenciation semble être induite par la glande selon une direction grossièrement longitudinale et, sauf en de rares occasions, nous n'avons pas relevé de solutions de continuité dans la ligne d'insertion. L'étroitesse de cette ligne d'insertion et son orientation bien déterminée donnent à penser que la glande de mue se développerait à partir d'une région de contact entre deux territoires épidermiques accolés. Cette hypothèse paraît vraisemblable pour l'arrière de la mandibule : la zone frontière serait à l'origine le pli de la cuticule, soit la limite même du branchiostégite (cette situation s'observe chez les Euphausiacés et on peut supposer que la ligne d'insertion se serait légèrement déplacée vers la face ventrale de l'animal chez les Décapodes). Au niveau de la mandibule, il faudrait admettre que le repli R2, non visible chez les larves, représente encore cette frontière qui n'aurait pas été déplacée lors de l'enfoncement du condyle mandibulaire.

Quelle que soit l'appartenance métamérique précise de l'organe Y, sa position près du repli du branchiostégite, ses rapports avec la cuticule, la densité des noyaux et la pauvreté relative en cytoplasme permettent de l'identifier sans difficultés et de le distinguer en particulier de l'organe mandibulaire, de l'organe hématopoïétique et d'éventuelles formations endocrines antennaires.

Cet organe est bien l'homologue de l'organe Y de *Carcinus maenas* et d'*Orconectes limosas* dont la position anatomique est bien connue et dont l'intervention dans le phénomène de la mue a été démontrée expérimentalement (Echalier, 1959 ; Burghause, 1975 ; Keller et Willig, 1976) (1). Ces glandes méritent donc bien le nom de glande de mue proposé par Gabe (1956). Il nous semble que cette dernière dénomination devrait leur être réservée. La désignation de l'organe mandibulaire sous le nom de glande de mue (« ecdysial gland ») basée sur la seule présence de structures liées à la sécrétion de stéroïdes dans ses cellules (Hinsh et Al Hajj, 1975) est à notre avis injustifiée et source de confusion.

En ce qui concerne le cycle d'activité, nos observations confirment celles de Aoto et coll. sur *Palaemon paucidens* pour ce qui est des variations du volume cytoplasmique (minimal en période C). Le même phénomène a été observé par Matsumoto (1962) sur *Hemigrapsus*, par Burghause (1975) sur *Orconectes* et par Simione et Hoffman (1975) sur *Cancer irroratus*. Ces derniers auteurs ont montré que l'augmentation du volume cellulaire s'accompagne d'une accélération du rythme de synthèse des R.N.A. chez les sujets épédonculés.

Les variations du volume nucléaire sont nettement moins importantes que celles rencontrées par Maissiat (1975) chez l'Isopode *Ligia oceanica* mais elles sont du même ordre de grandeur que celles que l'on peut déduire des données de Burghause chez *Orconectes* (environ 30 p. 100). Chez *Palaemon serratus*, les écarts entre individus pour chaque stade sont tels que les écarts entre moyennes ne peuvent être tenus pour significatifs.

(1) L'organe Y de Miyawaki est en réalité l'organe mandibulaire (Miyawaki et coll., 1973).

Le renouvellement et la croissance de l'organe se font à partir de l'épiderme adjacent à la zone d'insertion ainsi que par la masse de la glande elle-même. La présence pratiquement constante de gros noyaux en retrait de la zone d'insertion laisse à penser que ce renouvellement est continu mais plus ou moins rapide selon les périodes de l'intermue et les conditions externes. L'abondance des mitoses en début de prémue (étape D₀ et surtout D₁) est probablement l'indice d'un renouvellement accéléré. Mais les figures de caryocinèse ne constituent pas un indicateur caractéristique du stade lui-même car leur nombre varie certainement selon la durée de ce dernier. Il est vraisemblable que lorsque la température est élevée et l'intermue courte, l'abondance apparente des mitoses est plus grande que lorsque la température est basse et la durée de l'intermue considérablement allongée. D'autres facteurs qui conditionnent la durée de l'intermue, comme l'alimentation (Pasteur, 1959) et des rythmes nycthéméraux ou autres, peuvent également intervenir dans l'accélération ou le ralentissement des divisions cellulaires. L'activité mitotique, tout comme l'activité sécrétoire de l'organe, ne peuvent être strictement comparables pour une étape donnée de l'intermue que dans la mesure où les animaux sont placés dans des conditions telles qu'ils parcourent cette étape en un temps bien déterminé.

Van Wormhoudt et coll. (en prép.) ont testé l'activité de la glande de mue en tant qu'accélérateur de l'incorporation de leucine tritiée dans les protéines solubles de l'hépatopancréas de *Palaemon serratus*. Cette étude fait apparaître un minimum d'activité en période C et deux pics, en D₀ et aux étapes D₂-A (au voisinage de la mue). Le minimum en C s'accorde bien avec les faits histologiques. Pour ce qui est de la période D, il se pourrait que les mitoses nombreuses en D₁ indiquent une restauration de la glande entre deux phases d'activité sécrétoire.

Les mitoses, observées ici en grand nombre pour la première fois dans des conditions normales, n'ont été signalées jusqu'à présent que sur des animaux privés de pédoncules oculaires (Simione et Hoffman, 1975 ; Bressac, 1976). Elles sont, avec l'augmentation du volume cytoplasmique, indicatrices d'une levée de l'inhibition pédonculaire.

Les parties âgées de la glande disparaissent par lyse du contenu cellulaire ou lobulaire ; il n'y a pas de pic net pour ce phénomène. Simione et Hoffman (1975) observent des figures de dégénérescence cellulaire accompagnées de pycnoses chez *Cancer irroratus* et pensent que l'organe Y fonctionnerait sur le mode holocrine. Cela est possible, mais il paraît également très probable que l'hormone (ou les hormones) soit libérée dans l'hémolymphe par diffusion, sans qu'il y ait mort cellulaire.

La glande sécrète une étroite bande de cuticule. Cette sécrétion n'est généralement pas aussi régulière que celle des cellules épidermiques banales et n'est pas toujours parfaitement coordonnée avec elle. Cela se traduit par l'existence fréquente d'un relief au niveau de la zone d'insertion. Dans certains cas au moins, une partie lysée de la glande et, éventuellement, de l'hémolymphe s'échappent dans le milieu extérieur au moment de la mue. On peut se demander si

ce phénomène est dépourvu de signification et s'il ne servirait pas, par exemple, de signal pour les autres individus de la population.

Burghause (1975) décrit d'intéressants phénomènes au niveau de la cuticule associée à l'organe Y d'*Orconectes*, en particulier, une sécrétion précoce de cuticule en fin de période C et probablement aussi de pycnoses et une lyse cellulaire. Si l'organe Y est réellement l'initiateur de la mue, il est normal que son activité démarre avant l'étape D₀. Ce fait n'a pas été observé chez *Palaemon serratus*, l'étude chronologique de la période C n'ayant pas été faite.

Les granules en arceau présents au voisinage de la ligne d'insertion sont peut-être homologues de ceux décrits par Burghause et pourraient être l'indice d'une sécrétion de cuticule par les cellules Y. De tels granules se trouvent également dans les cellules épidermiques banales, en particulier en D₂, période de sécrétion active de cuticule. Cependant, rien ne permet d'affirmer que les granules de l'épiderme et de l'organe Y soient de même nature et leur présence, apparemment permanente dans les cellules glandulaires, laisse à penser qu'ils ont une signification particulière. La microscopie électronique permettrait probablement de préciser leur nature et leur fonction.

Summary

The Y-organ of *Palaemon serratus* differentiates from a narrow strip of epidermis situated a little below the branchiostegite fold. It spreads forward and backward from the larval gland which seems to belong to the maxillary segment.

The nucleoplasmic ratio reaches its highest value during the C period and its lowest one in D (especially D₀). The organ volume varies in an opposite manner.

The noticed variations in nuclear volumes are not significant.

Mitosis occur during the C and D periods. Their maximal frequency has been observed in D_{1,2} stage.

At the contact zone with the gland, the cuticle often exhibits a more or less pronounced ridge which originates in a disturbance of the «epidermic» function of the glandular cells.

Ce travail a bénéficié de l'aide du C.N.R.S. ; A.T.P. internationale N° 2602
L'auteur remercie Mlle C. Scolan pour sa collaboration technique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AOTO, T., KAMIGUCHI, Y., HISANO, S., 1974. — Histological and ultrastructural studies on the Y organ and the mandibular organ of the freshwater prawn, *Palaemon paucidens*, with special reference to their relation with molting cycle. *J. Fac. Sc. Hokkaido Univ.*, 19, pp. 295-308.
- BRESSAC, C., 1976. — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur les organes Y du crabe *Pachygrapsus marmoratus*. *C. R. Acad. Sc., Paris, sér. D*, 282, pp. 1873-1875.
- BURGHAUSE, F., 1975. — Das Y Organ von *Orconectes limosus* (Malacostraca, Astacura). *Z. Morph. Tiere*, 80, pp. 41-57.
- DALL, W., 1965. — Studies on the physiology of a shrimp, *Metapenaeus* sp. (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). II. Endocrines and control of moulting. *Austral. J. Mar. Freshwat. Res.*, 16, pp. 1-12.

- DRAGH, p., TCHERNIGOVITZEFF, C., 1967. — Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie Milieu*, 18, pp. 595-609.
- ECHALIER, G., 1959. — L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue chez *Carcinus maenas*. Thèse doct. Sc. nat. Paris, 57 pp.
- GABE, T., 1953. — Sur l'existence chez quelques Crustacés Malacostracés, d'un organe comparable à la glande de mue des Insectes. *C. R. Acad. Sc., Paris*, sér. D, 237, pp. 1111-1113.
- GABE, M., 1956. — Histologie comparée de la glande de mue (organe Y) des Crustacés Malacostracés. *Ann. Se. Nat.*, 18, pp. 145-152.
- GABE, M., 1971. — Données histologiques sur le glomus coxal (massif préglomérulaire), glande de mue possible des scorpions. *Ann. Sc. Nat.*, 13, pp. 609-602.
- HINSCH, G.W., AL HAJI, H., 1975. — The ecdysial gland of the spider crab, *Libinia emarginata* (L). I. Ultrastructure of the gland in the male. *J. Morph.*, 145, pp. 179-188.
- HOFFMAN, D.L., 1966. — Notes on the Y-organ (ecdysial gland) of the caridean decapod, *Pandalus danae* Stimpson. *Canad. J. Zool.* 44, pp. 769-771.
- HOFFMAN, D.L., 1967. — The structure of the lymphogenous tissue of a caridean shrimp previously described as Y-organ (molting-gland). *Canad. J. Zool.*, 45, pp. 886-889.
- KELLER, R. WILLIG, A., 1976. — Experimental evidence of the molt controlling function of the Y-organ of a macruran decapod, *Orconectes limosus*. 108, pp. 271-278.
- LE ROUX, A., 1968. — Description d'organes mandibulaires nouveaux chez les Crustacés Décapodes. *C.B. Acad. Sc., Paris*, 266, pp. 1414-1417.
- LE ROUX, A., 1974. — Mise au point à propos de la distinction entre l'organe Y et l'organe mandibulaire chez les Crustacés eucarides. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 278, pp. 1261-1264.
- MAISSIAT, R., 1975. — Etude ultrastructurale d'une glande endocrine d'invertébré : la glande de mue du Crustacé Isopode *Ligia oceanica*. Modifications cytophysiologiques provoquées par différentes substances. Thèse doct. d'Etat en Pharmacie, Univ. de Poitiers.
- MATSUMOTO, K., 1962. — Experimental studies of the neurosecretory activities of a crab, *Hemigrapsus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 2, pp. 4-11.
- MAYNARD, D.M., 1961. — Thoracic neuro secretory structures in brachyura. I. Gross anatomy. *Biol. Bull.* 121, pp. 316-329.
- MIYAWAKI, M., TAKETOMI, Y., MAEDA, S., KUWAHARA, T., 1973. — Myelinated bodies found in the cells of Y gland and kidney of *Procambarus clarki*, and the thyroid gland of *Rana catesbeiana*. *Kumamoto J. Sc.*, 11, pp. 71-79.
- PASTEUR, C., 1959. — Influence de la sous-alimentation sur le déroulement normal des stades d'intermue chez *Leander* (= *Palaemon*) *serratus* (Pennant). *Bull. Soc. Sc. nat. Maroc*, 39, pp. 144-145.
- PATERSON, N.F., 1968. — The anatomy of the cape rock lobster, *Jasus lalandii* (H. Milne Edwards). *Annals South African Museum*, 51, 232 pp.
- SIMIONE, F.P., HOFFMAN, D.L., 1975. — Some effects of eyestalk removal on the Y-organs of *Cancer irroratus* Say. *Biol. Bull.*, 148, pp. 440-447.
- VERNET, G., 1976. — Données actuelles sur le déterminisme de la mue chez les Crustacés. *Ann. Biol.*, 15, pp. 155-188.