

LE SYSTÈME NEUROSECRETEUR DU CRUSTACÉ ISOPODE *ASELLUS AQUATICUS* (LINNÉ)

PAR

CHRISTIANE DEMASSIEUX

Laboratoire de Biologie Animale II, Université de Nancy I, 54037, Nancy, France

Les systèmes neurosécréteurs céphaliques des Péracarides ont fait l'objet des travaux résumés dans le tableau I. Seules deux publications (Matsumoto, 1959 et Messner, 1966) ont également pour objet l'identification des cellules neurosécrétrices de la chaîne nerveuse. Par ailleurs, ces études, mise à part celle de Baid & Dabbagh (1972), sont consacrées à des espèces marines ou terrestres. Le présent travail comprend une étude comparative des cellules neurosécrétrices et une description des organes neurohémaux de l'asellote dulçaquicole *Asellus aquaticus* (L.).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

38 mâles et 65 femelles fixés par le liquide de Helly à des stades précis du cycle sexuel et des cycles d'intermue ont été étudiés par des coupes sériées à 5 μm effectuées dans différents plans. L'anatomie générale, établie après coloration par l'azan de Heidenhain et par le trichrome de Mallory a précédé l'identification et la localisation des péricaryons neurosécréteurs réalisées grâce aux colorations signalétiques suivantes, utilisées après oxydation permanganique: hématoxyline chromique — phloxine de Gomori, fuchsine paralaldéhyde de Gabe, méthode de Mann Dominici selon Gabe (1968), bleu alcian — phloxine selon Herlant (1958), fuchsine cronalaldéhyde selon Brinkmann & Bock (1970). La détection du glycogène a été faite par application de la réaction à l'APS suivie d'une coloration par le bleu de toluidine.

MORPHOLOGIE DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

L'étude morphologique des ganglions cérébraux a été réalisée par Gräber (1933); toutefois, nous avons modifié la terminologie proposée par cet auteur afin de localiser les différents îlots de neurones en fonction de leur appartenance au protocérébron, au deutocérébron et au tritocérébron.

La chaîne nerveuse est reliée au cerveau par un collier péri-oesophagien épais constitué par le tritocérébron auquel fait suite un connectif fibreux. Les amas cellulaires occupent une position essentiellement ventrale. La masse sous-oesophagienne est formée selon Horridge (1965) par la condensation de quatre paires de ganglions mal individualisés; cependant, les nerfs qui s'en détachent et qui atteignent les pièces buccales permettent de définir quatre parties correspondant aux mandibules, maxillules, maxilles et maxillipèdes. On distingue donc les ganglions Md, Mx_1 , Mx_2 et Mxp . L'origine paire de chacun des sept ganglions péréioniques est

apparente sans toutefois que les commissures transversales soient distinctes. D'un segment à l'autre, ces ganglions sont réunis par deux connectifs épais et un mince tractus médian. Le ganglion du pléotelson fait corps avec le septième ganglion péréionique; on y retrouve l'indication d'une division en six ganglions d'autant plus réduits qu'ils sont plus postérieurs.

LE SYSTÈME NEUROSECRETEUR

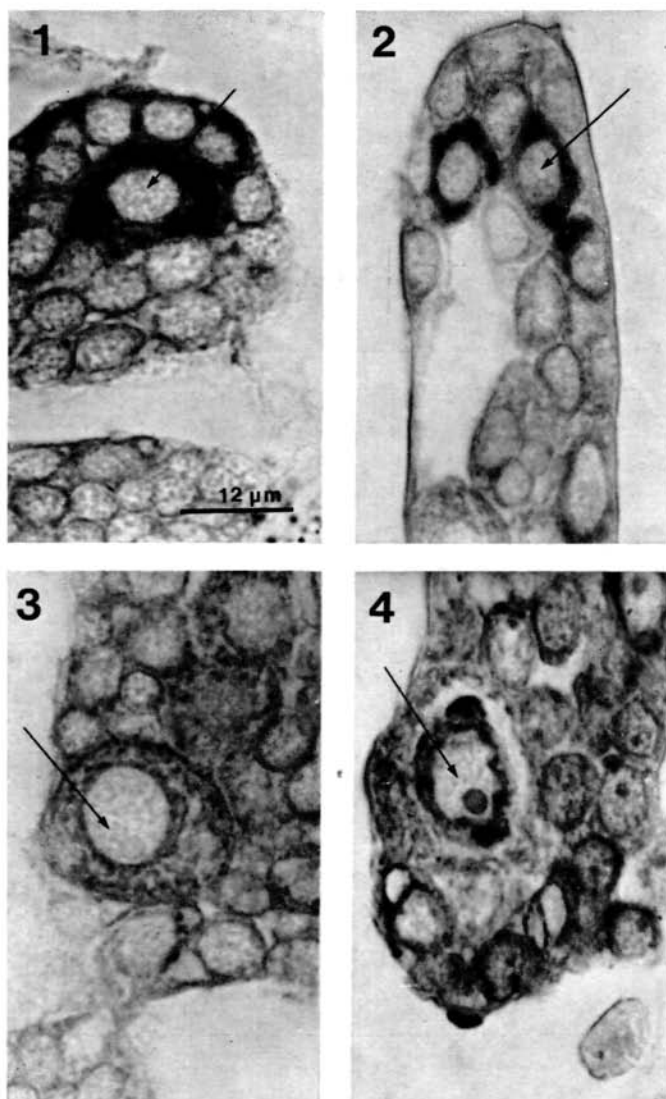
1. Les cellules à caractère neurosécréteur

Sept types différents de péricaryons neurosécréteurs ont été signalés chez *Asellus aquaticus* (L.) (Demassieux & Balesdent, 1977). Le tableau I résume les affinités tinctoriales et les dimensions de ces différentes cellules comparées aux cellules neurosécrétrices des autres Pécaricides étudiés jusqu'alors; leur répartition est figurée sur un diagramme (figs. 1-3). Rappelons que certains de ces péricaryons peuvent être assimilés à des cellules neurosécrétrices décrites antérieurement chez d'autres Isopodes: ce sont les cellules de type β et γ . D'autres cellules, en raison de leurs caractéristiques particulières, nécessitent une nomenclature originale: en effet, les cellules neurosécrétrices basophiles qui sont représentées par les cellules B chez les Oniscoïdes, se différencient dans le cas de l'Aselle aquatique, en cellules de type 1 et 1'; d'autres cellules à caractère neurosécréteur présentent une sécrétion acidophile comparable à celle des cellules A des Oniscoïdes mais se différencient en cellules de type 2 et 2'. Aucune homologie précise ne peut être établie entre les cellules 1 et 1' et les cellules B d'une part, ou entre les cellules 2 et 2' et les cellules A d'autre part puisque, chez l'Aselle aquatique, les cellules basophiles sont de dimensions supérieures à celles des cellules acidophiles alors que chez les Oniscoïdes, à l'inverse, les cellules acidophiles A sont plus grandes que les cellules basophiles B.

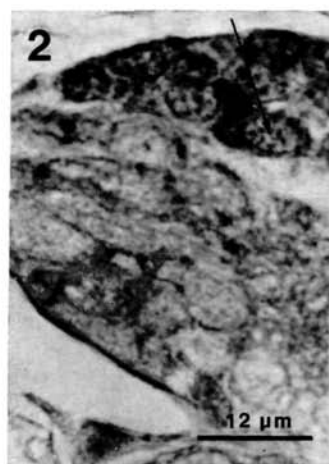
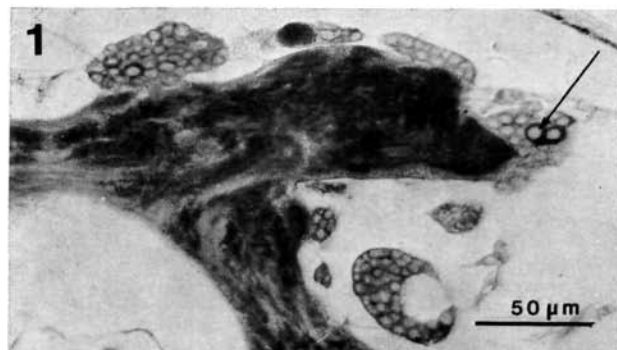
Les cellules β (pl. 1 fig. 1), telles qu'elles ont été définies chez les Décapodes par Enami (1951), sont caractérisées par leur localisation en un seul point du protocérébron, à proximité de la medulla terminalis. On observe, chez *Asellus aquaticus* (L.), parmi les cellules protocérébrales latérales, un groupe de trois à cinq cellules polygonales ou piriformes. Le cône d'émergence de l'axone est colorable et le trajet axonal du produit neurosécrété est, dans certains cas, visible au travers du cortex ganglionnaire. Il faut souligner que, jusqu'alors, chez les Pécaricides, la migration axonale des produits élaborés par les cellules β n'a pu être observée histologiquement que par Messner (1966).

Rappelons enfin que la sécrétion des cellules β présente des variations cycliques en relation avec la physiologie sexuelle femelle de l'Aselle aquatique (Demassieux & Balesdent, 1977).

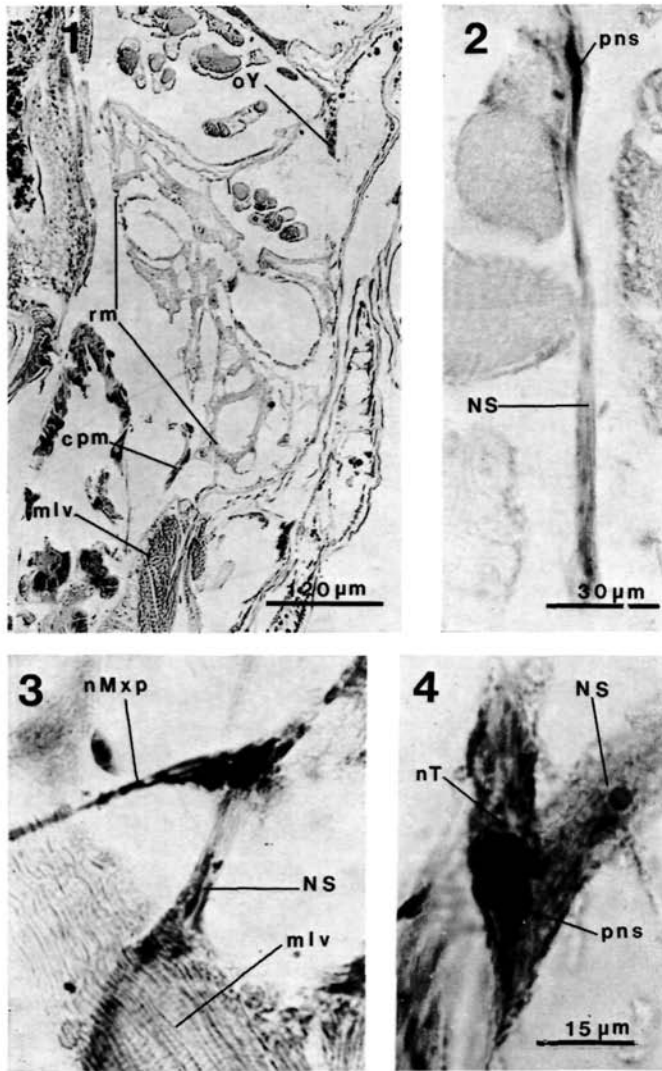
Les cellules γ (pl. 2 fig. 2) sont définies selon Enami (1951) par leur très petite taille et leur localisation sur le pédoncule oculaire. Nous avons observé, à proximité de la medulla externa, quelques rares cellules dont le cytoplasme, peu abondant, d'aspect souvent fragmenté, se colore intensément par la fuchsine. Cependant, il ne nous a pas été possible de déceler ce type de cellules avec les autres techniques de



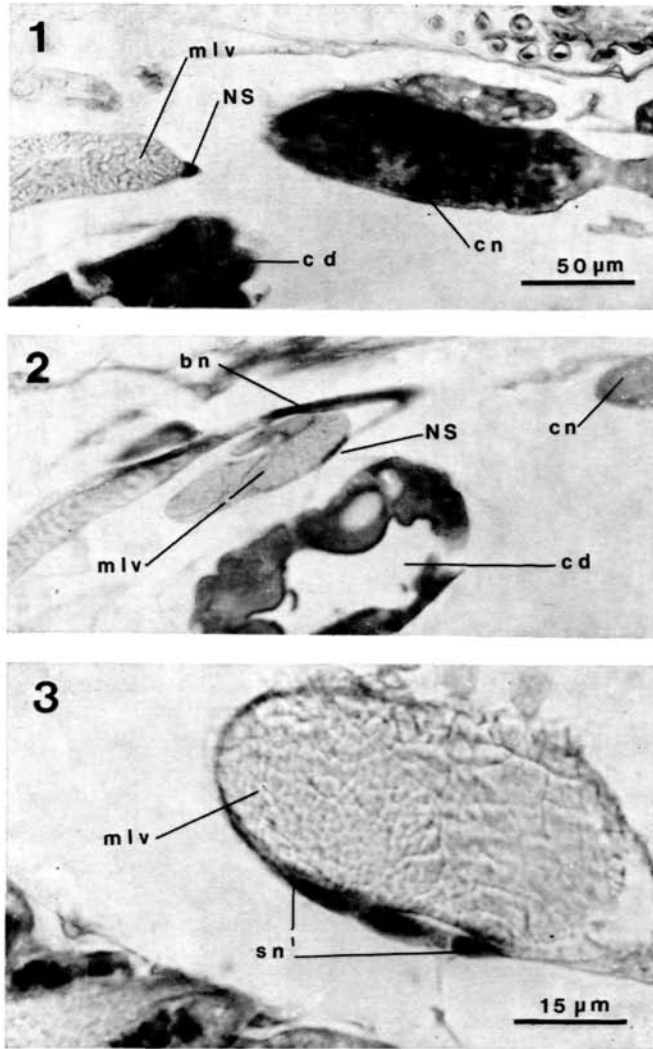
Système neurosécréteur de *Asellus aquaticus* (L.). 1, Cellule neurosécrétrice de type β . 2, Cellule neurosécrétrice basophile 1. 3 et 4, Cellule neurosécrétrice basophile 1'. Figs. 2, 3 et 4, même échelle que fig. 1; figs. 1 et 2, coloration à la fuchsine cronaldéhyde; fig. 3, coloration à la fuchsine paraldéhyde; fig. 4, coloration par la méthode de Gomori.



Système neurosécréteur de *Asellus aquaticus* (L.). 1, Cellules acidophiles de type 2; section transversale des ganglions cérébraux. 2, Cellule de type γ . 3, Cellule acidophile de type 2' dans le ganglion mandibulaire. 4, Cellule du carrefour neurohémal postmaxillaire. Figs. 3 et 4, même échelle que fig. 2; figs. 1 et 3, coloration par la fuchsine cronaldéhyde; fig. 2, coloration par la fuchsine paraldéhyde; fig. 4, coloration par la méthode de Gomori.



Système neurosécréteur de *Asellus aquaticus* (L.). 1, Section horizontale du rein maxillaire: localisation du carrefour neurohémal postmaxillaire. 2, Section longitudinale du nerf sinusaire. 3, Carrefour neurohémal postmaxillaire. 4, Carrefour neurohémal tritocérébral. Fig. 3, même échelle que fig. 2; fig. 1, coloration par la méthode de Mann Dominici; figs. 2 et 3, coloration par la fuchsine paral-déhyde; fig. 4, coloration par la méthode de Gomori. cpm, carrefour postmaxillaire; mlv, muscle latéro-ventral; nMxp, nerf issu du ganglion du maxillipède; nT, nerf issu du tritocérébron; NS, nerf sinusaire; oY, organe Y; pns, produit neurosécrété; rm, rein maxillaire.



Système neurosécréteur de *Asellus aquaticus* (L.). 1, Section transversale du péréion: localisation du nerf sinusaire. 2, Section transversale du péréion: jonction entre le nerf sinusaire et une branche nerveuse issue du nerf péréionique interganglionnaire. 3, Section transversale du péréion: site neurohémal métamérique. Fig. 2, même échelle que fig. 1; fig. 1, 2 et 3, coloration par la fuchsine cronaldéhyde. bn, branche nerveuse issu du nerf péréionique interganglionnaire; cd, caecum digestif; cn, chaîne nerveuse; mlv, muscle latéro-ventral; NS, nerf sinusaire; sn, site neurohémal.

coloration; sans doute leur utilisation se traduit-elle par des teintes peu accusées et, de ce fait, les cellules γ , dispersées et de dimensions réduites, ne se distinguent-elles par alors des neurones avoisinants.

Les cellules basophiles 1 et 1' se caractérisent par des affinités tinctoriales comparables et une large répartition dans tout le système nerveux central. Toutefois, alors que les cellules 1 restent de dimensions modérées (8 à 12 μm), les cellules 1' sont de grande taille (15 à 25 μm); par ailleurs, les cellules 1' présentent des vacuoles qui n'existent jamais dans les péricaryons 1.

Les cellules 1 (pl. 1 fig. 2), de forme polygonale, présentent des granules de sécrétion qui peuvent être distincts les uns des autres ou occuper complètement le péricaryon. Chez certains individus, les cellules 1 sont difficilement identifiables, ce qui indiquerait un stade de décharge du produit synthétisé. L'élaboration de la sécrétion des cellules 1 paraît donc rythmique mais les variations quantitatives de cette sécrétion ne peuvent, actuellement, être mises en relation avec aucun état physiologique particulier.

Les cellules 1' (pl. 1 fig. 3, 4), nombreuses, sont localisées à proximité des cellules 1. Elles sont ovales, arrondies ou plus irrégulières. Les contours nucléaires sont circulaires ou présentent des incisures qui confèrent au noyau un aspect lobé. Dans un même amas ganglionnaire et, à fortiori, dans un même individu, le fonctionnement des différents péricaryons 1' n'est pas synchrone puisque l'on peut trouver, à proximité les unes des autres, des cellules 1' à différents stades de charge. Pendant la période de décharge, le cytoplasme présente des vacuoles qui peuvent contenir des grains de sécrétion. D'abord de petite taille, ces vacuoles s'accroissent puis confluent et le noyau semble alors isolé dans une cellule vide. Le cône d'émergence de l'axone est dirigé vers la région centrale des ganglions sans qu'il soit possible d'y déceler de produit neurosécrété. Nos observations nous conduisent à envisager l'extrusion directe, dans l'hémolymphe, d'une partie au moins des produits synthétisés par les cellules 1'. On trouve, en effet, en plus ou moins grande abondance, dans le milieu intérieur de certains Aselles, des granules basophiles isolés ou formant des agrégats; leurs affinités tinctoriales sont celles des grains de sécrétion des cellules 1' et ils adhèrent parfois au neurilemme des centres nerveux. Ils sont comparables aux granules bleu-sombre dont la présence dans l'hémolymphe de *Rivulogammarus syriacus* (Chevreux) indiquerait selon Baid & Dabagh (1972) la décharge périphérique d'une partie des produits de sécrétion de certains péricaryons.

Parmi les cellules acidophiles, peu nombreuses, il faut distinguer d'une part les cellules 2 (9 à 15 μm), localisées sur le lobe optique et présentant, après oxydation permanganique, une affinité modérée pour les colorants acides et d'autre part, les cellules 2' (10 à 12 μm) qui, situées dans la chaîne nerveuse, sont plus colorables.

Les cellules 2 (pl. 2 fig. 1) forment un groupe de trois ou quatre cellules parmi les amas de neurones couvrant la région proximale de chaque lobe optique; le cytoplasme de ces cellules se colore de façon uniforme et constante par les colorants acides. Selon l'hypothèse de Gabe (1966), il pourrait y avoir équilibre entre l'éla-

boration et la décharge du neurosécrétat et, par conséquent, le taux de produit neurosécrété resterait constant dans le péricaryon. Les cellules 2 sont comparables aux cellules acidophiles, proches de la medulla interna, décrites par Reidenbach (1971) chez *Idotea balthica* (Pallas).

Les cellules 2' (pl. 2 fig. 3) se situent dans la masse sous-oesophagienne, parmi les neurones du ganglion mandibulaire. On trouve de plus, chez certains Aselles, les neurones du ganglion mandibulaire. On trouve de plus, chez certains Aselles,

TABLEAU I

Résumé des affinités tinctoriales et des dimensions des cellules neurosécrétrices d'*Asellus aquaticus* (L.) comparées aux résultats obtenus chez les autres Péracarides

Groupes	Années	Auteurs	Espèces	Types cellulaires	ODMORI			M D			HERLANT			F C APS	Dimensions en µm			
					H C	P H	F P	B T	E	B A	P H	F C						
I s o p o d e s	Valvifères	1958	Miyawaki	<i>Idotea japonica</i>	1										+	30-40		
		1970	Reidenbach	<i>Idotea balthica</i> (Pallas)	2											-	10	
					I = 8	-	-	-			±						25	
					II	-	+	±				+					10-12	
	γ	-	+	+											7-10			
	Fideiifères	1951	Amar	<i>Rosinela amerilii</i> (Lucas)	cns de grande taille													
		1960	Oguro	<i>Tecticeps japonicus</i> Iwasa	1	-												petite 20-30 15-20 20-30 12-25 variable
					2	-												
					3	+												
					4 = 8	+												
	1965	Juchault & Legrand	<i>Amicroa physodes</i> (L.)	A			+											
	β																	
	1967	Daguerre de Hureaux	<i>Sphaeroma serratum</i> (F.)	cns de la medulla terminalis														
	A s e l l e s	1976	Demassieux & Balesdent	<i>Asellus aquaticus</i> (L.)	β		variable	+++	variable	++	-	+++	+				15-12	
					γ		±	++	±	+	-	++	+				8-5	
1							++										12-8	
1'					+	-	+	+	-	+	+	±					25-15	
2					-	+	+	-	+	+	+						15-9	
2'					-	++	+	-	++	+	+	+					12-10	
c cnh					+	-	+	+	-	+	+	-					30-9	
O n i s c o r d e s		1959	Matsumoto	<i>Armadillidium vulgare</i> (Latreille)	A												30-42	
		1964	Besse & Legrand	<i>Porcellio dilatatus</i> Brandt	B													15-20
					β	+											34-40	
	γ					+											7-11	
	A						+										20	
	B				+												18-10	
1966	Messner	<i>Oniscus asellus</i> L. et <i>Porcellio scaber</i> Latreille	A												20-30			
B	+													16-22				
β		±		+										17-28				
γ			+	+										10-13				
1972	Martin	<i>Porcellio dilatatus</i> Brandt	A	-	+++	+									30			
B		±	+												20-10			
β		+	+												28-14			
γ		++	-	+++				+++							13			
1975	Juchault & Kouigan	<i>Ligia oceanica</i> (L.)	β		lilas	+									32-20			
B		bleu-noir	+												20-13			
γ			+												13-8			
A			+															
A m p h i p o d e s	1972	Baid & Dabbagh	<i>Rivulogammarus syriacus</i> (Chevreux)	A	+												15-20	
				B		-											15	
				B'	-	+												20-25
				C	-	+												6-10
				D	-	+												
E	+	-													8-10			
1973	Shyamasundari	<i>Talorchestia martensii</i> (Weber)	A													46-24		
			B														24-18	
			C														6	
			D														42-26	
			α														24-15	
			β														4	
<i>Orocheestia platensis</i> Krøyer	D																	

(cns: cellules neurosécrétrices; c cnh: cellule du carrefour neurohémal)

une ou deux cellules 2' dans le cortex ventral des ganglions péréioniques un à cinq. La présence, chez quelques individus, d'un produit acidophile dans le nerf issu du ganglion Mxp semble indiquer une évacuation par voie axonale du produit élaboré par les cellules 2'.

Un neurone fusiforme (pl. 2 fig. 4) à affinités tinctoriales particulières est localisé sur le trajet de chaque nerf sinusaire, au niveau du carrefour post-maxillaire que nous décrivons dans la deuxième partie de ce texte.

Enfin, les méthodes de Gomori et de Mann Dominici révèlent la présence, sur la face antérieure des ganglions cérébraux, de deux globules acidophiles d'aspect colloïdal, ne réagissant pas à l'APS. Ces globules ont un diamètre de 20 μm et sont situés très symétriquement de part et d'autre du sillon médian.

2. Les formations neurohémales

Gräber (1933) décrit sous le nom d'organe pseudofrontal la glande du sinus des Oniscoïdes et il observe, chez *Asellus aquaticus* deux „nerfs pseudofrontaux” quittant le protocérébron symétriquement, dans la région médio-ventrale des lobes optiques. Ces nerfs, selon cet auteur, suivent un trajet très compliqué pour se terminer sous l'hypoderme, en arrière de la tête. Notre étude confirme une partie des conclusions de Gräber: nous n'avons pas trouvé, en effet, chez l'Aselle aquatique, d'organe „pseudofrontal” bien délimité, comparable à la glande du sinus des Oniscoïdes. La fonction d'évacuation et de mise en réserve des produits neuro-sécrétés est assurée par les „nerfs pseudofrontaux”. Mais ces nerfs, selon nos observations, ne se terminent pas à la limite de la tête; ils se poursuivent jusqu'à la hauteur du ganglion du pléotelson. Nous abandonnons donc le terme de „nerf pseudofrontal” pour lui préférer celui de „nerf sinusaire” en raison de l'analogie de sa fonction avec celle de la glande du sinus. Sur le trajet de ces nerfs sinusaires (NS) se situent des zones d'accumulation des produits de neurosécrétion qui sont autant de formations neurohémales (fig. 4).

Le NS a un diamètre de 6 à 8 μm lorsqu'il émerge du lobe optique, à proximité des cellules β ; il est déjà, dans certains cas, chargé de produit de sécrétion (pl. 3 fig. 2) et suit une direction latéroventrale. Le carrefour tritocérébral (pl. 3 fig. 4) qui atteint 25 μm est constitué par la jonction entre le NS et le nerf tritocérébral. Ce dernier, avant de rejoindre le NS entre en relation avec un nerf issu d'un ganglion sous-hypodermique situé à la base de l'antenne. Puis le NS s'accôle à un muscle allongé antéropostérieurement pour gagner une région proche de l'organe Y situé latéralement, dans le même plan vertical que le ganglion maxillaire; le NS présente alors un ou deux diverticules qui constituent l'aire neurohémale de l'organe Y. Le NS entre ensuite en contact avec le rein maxillaire et rejoint un nerf issu du ganglion Mx₂. La présence de produits neurosécrétés permet alors de suivre le trajet du NS au travers du réseau rénal complexe. Le NS qui pénètre dans le rein maxillaire dorsalement traverse celui-ci et le quitte ventralement. Nous observons alors sa jonction avec un nerf issu du ganglion Mxp; l'accumulation de produit neurosécrété dans ce carrefour post-maxillaire (pl. 3 fig. 1, 3) est toujours

importante. A cet endroit, se trouve le neurone fusiforme neurosécréteur décrit précédemment. Le NS qui s'accôle ensuite aux muscles latéro-ventraux va s'amenuisant pour n'avoir plus que 5 μ m de diamètre lorsqu'il se termine à la hauteur du ganglion du pléotelson. Il comporte alors peu de produits colorables. Toutefois, à proximité de chacun des septa qui séparent les muscles d'un segment à l'autre, le NS rejoint une branche nerveuse issue du nerf péréionique interganglionnaire.

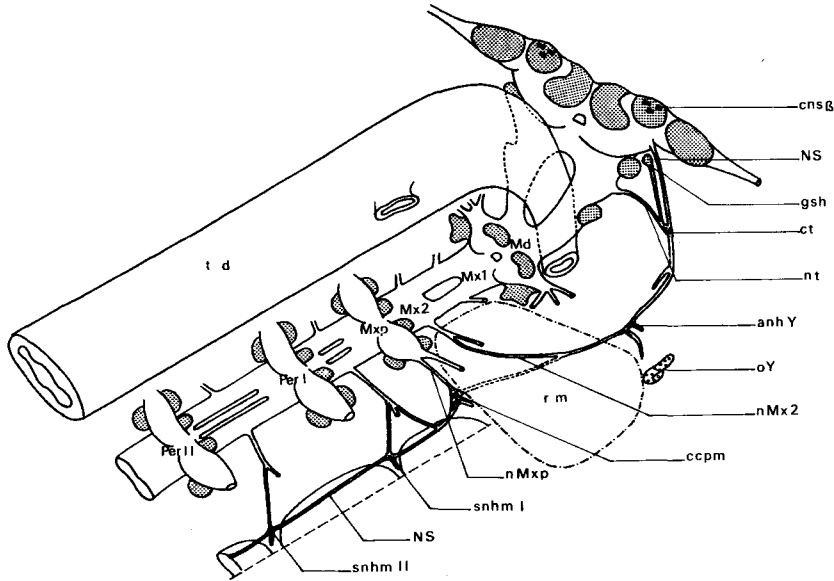


Fig. 4. Nerf sinuaire et formations neurohémales de *Asellus aquaticus* (L.). anh Y, aire neurohémale de l'organe Y; ccpm, cellule du carrefour postmaxillaire; cns β , cellule neurosécrétrice de type β ; ct, carrefour tritocérébral; gsh, ganglion sous-hypodermique; Md, ganglion correspondant aux mandibules; Mx1, ganglion correspondant aux maxillules; Mx2, ganglion correspondant aux maxilles; Mxp, ganglion correspondant aux maxillipèdes; nMx2, nerf issu du ganglion Mx2; nMxp, nerf issu du ganglion Mxp; NS, nerf sinuaire; nt, nerf tritocérébral; oY, organe Y; Per I et II, premier et deuxième ganglion du péréion; rm, rein maxillaire; snhm I et II, sites neurohémaux métamériques I et II; td, tube digestif.

Le NS s'élargit alors et présente une importante accumulation de produits neurosécrétés dans chacun de ces sites neurohémaux métamériques (pl. 4 fig. 1, 2, 3) qui semblent assurer la mise en réserve et l'évacuation dans l'hémolymphe des produits synthétisés par les cellules neurosécrétrices de la chaîne nerveuse.

Les produits neurosécrétés sont plus ou moins abondants dans les différentes formations neurohémales mais, compte-tenu de l'étendue et de la complexité de ce système, nous ne sommes pas en mesure de conclure à une variation cyclique précise.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'appareil neurosécréteur de nombreux Crustacés est caractérisé par l'existence, dans les ganglions cérébraux, de l'organe de Hanström élaborant des produits de sécrétion qui s'accumulent dans la glande du sinus. Chez *Asellus aquaticus*, les

cellules β répondent à la définition de l'organe de Hanström selon Gabe (1966) par leur localisation et l'accumulation dans les nerfs sinusaires des produits qu'elles synthétisent. Toutefois, d'autres cellules participent sans doute aussi à l'élaboration des sécrétions drainées par les nerfs sinusaires (cellules γ et cellules 2). Il est donc difficile de conclure à l'existence d'un „organe” de Hanström chez *Asellus aquaticus* dans la mesure où les éléments qui le constitueraient semblent dispersés.

Par ailleurs, les nerfs sinusaires, jusqu'au carrefour post-maxillaire inclus, apparaissent comme l'équivalent simplifié et très étiré de la glande du sinus et du plexus latéral, du Flabellifère *Sphaeroma serratum* (F.), étudié par Chaigneau (1966), des Oniscoïdes *Helleria brevicornis* Ebner, décrit par Delaleu & Giry (1967) d'une part et *Ligia oceanica* (L.), étudié par Juchault & Kouigan (1975) d'autre part. Toutefois, chez *Asellus aquaticus*, les formations neurohémales au voisinage de l'organe Y sont peu développées et n'entrent jamais en contact direct avec cet organe. De plus, les nerfs sinusaires s'étendent sur toute la longueur du corps de l'animal et aucune formation neurohémale comparable aux sites neurohémaux métamériques que nous avons observés n'a été mentionnée jusqu'alors chez les Péracarides, étudiés essentiellement pour leur système neurohémal céphalique.

L'activité neurosécrétoire de l'Isopode *Asellus aquaticus* est donc assurée par de nombreuses cellules neurosécrétoires, très diversifiées et réparties dans l'ensemble du système nerveux central; ces cellules sont en relation avec des formations neurohémales dispersées le long des nerfs sinusaires qui assurent la mise en réserve des produits élaborés tant par les péricaryons des ganglions cérébraux que par ceux de la chaîne nerveuse.

SUMMARY

Owing to the study of various stained preparations, the histological features of the neurosecretory cells and the distribution of these elements in the nerve centres of *Asellus aquaticus* (L.) have led to distinguish seven types of neurosecretory pericaryons. β and γ cells are located in the protocerebrum whereas basophil 1 and 1' cells are widely distributed in the whole central nervous system. The acidophil 2 neurosecretory pericaryons are found among the optic lobe neurons and the acidophil 2' neurosecretory cells are located in the ventral cortex of the mandibular ganglion. An isolated fusiform neurosecretory cell is inclosed in a neurohaemal formation. Two sinus nerves drain the secretory product, the migration of which along the axons greatly facilitates study of their complex course from the protocerebrum to the pleotelson ganglion. The sinus nerves pathway presents connections with the nerve centres and includes several neurohaemal structures in which the neurosecretory product accumulates. The existence of metameric neurohaemal formations connected to the nervous cord is described for the first time in Peracarida.

RÉFÉRENCES

- AMAR, R., 1950. Formations endocrines cérébrales des isopodes marins et comportement chromatique d'Idotea. Thèse Sc., Paris, (A 2418) 3290.
- BAID, I. C. & S. A. DABBAGH, 1972. On the neurosecretory system of Rivulogammarus syriacus Chevreux. Biol. Bull. Woods Hole, 142 (3): 370-384.
- BESSE, G. & J. J. LEGRAND, 1964. Contribution à l'étude d'un organe neurohémal en relation avec l'organe Y chez l'oniscoïde Porcellio dilatatus Brandt. C.R. Acad. Sci. Paris, 259: 3858-3861.
- BRINKMANN, H. & R. BOCK, 1970. Quantitative Veränderungen „Gomori-positiver” Substanzen in Infundibulum und Hypophysenhinterlappen der Ratte nach Adrenaektomie und Kochsalz oder Durstbelastung. Journ. Neurovisc. Rel., 32: 48-64.
- CHAIGNEAU, J., 1966. L'organe neurohémal latéral et le système stomatogastrique de Sphaeroma serratum (Fabricius) (Crustacé Isopode Flabellifère). C.R. Acad. Sci. Paris, 262: 175-177.

- DAGUERRE DE HUREAUX, N., 1967. Les formations endocrines cérébrales de *Sphaeroma serratum*; étude morphologique et histologique. Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc, **47**: 1-31.
- DELALEU, J. C. & G. GIRY, 1967. Les organes neurohémaux céphaliques et leurs corrélations avec l'organe Y, le système stomatogastrique et le tronc cardiaque chez l'oniscoïde *Helleria brevicornis* (Ebner). C.R. Acad. Sci. Paris, **264**: 641-642.
- DEMASSIEUX, C. & M. L. BALESDENT, 1977. Les cellules à caractère neurosecréteur des ganglions cérébraux et de la chaîne nerveuse chez le crustacé isopode *Asellus aquaticus* Linné. Variations cycliques des cellules de type β en fonction de la reproduction. C.R. Acad. Sci. Paris, **284**: 207-210.
- ENAMI, M., 1951. The sources and activities of two chromatophorotropic hormones in crabs of the genus *Sesarma*. Biol. Bull., Woods Hole, **101**: 241-258.
- GABE, M., 1966. Neurosecretion: 1-873 (Pergamon Press, New York).
- , 1968. Techniques histologiques: 1-113 (Masson, Paris).
- GRÄBER, H., 1933. Ueber die Gehirne der Amphipoden und Isopoden. Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere, **26**: 334-371.
- HERLANT, M., 1958. L'hypophyse et le système hypothalamo-hypophysaire du Pangolin (*Manis tricuspis* Ral. et *Manis tetradactyla* L.). Arch. Anat. Micr. Morph. exp., **47**: 1-23.
- HORRIDGE, G. A., 1965. Arthropoda: general anatomy. In: T. H. BULLOCK & G. A. HORRIDGE, Structure and function in the nervous systems of invertebrates, **2** (16): 848-852. (Freeman, San Francisco, London).
- JUCHAULT, P. & S. KOUIGAN, 1975. Contribution à l'étude des systèmes de neurosécrétion céphalique chez l'oniscoïde *Ligia oceanica* L. (Crustacé isopode): les centres neurosecréteurs protocérébraux et le plexus nerveux latéral. Bull. Soc. Zool. France, **100** (4): 457-467.
- JUCHAULT, P. & J. J. LEGRAND, 1965. Contribution à l'étude des systèmes de neurosécrétion d'*Anilocra physodes* L. (Crustacé isopode, Cymothoidae). C.R. Acad. Sci. Paris, **260**: 1491-1494.
- MARTIN, G., 1972. Analyse ultrastructurale des cellules neurosecrétrices du protocérébron de *Porcellio dilatatus* (Brandt) (Crustacé isopode oniscoïde). C.R. Acad. Sci. Paris, **274**: 243-246.
- MATSUMOTO, K., 1959. Neurosecretory cells of an isopod *Armadillidium vulgare* (Latr.). Biol. Journ. Okayama Univ., **5**: 43-50.
- MESSNER, B., 1966. Histologische Untersuchungen zum Hormonsystem terrestrischer Isopoden (*Porcellio scaber* Latr. und *Oniscus asellus* L.) in Beziehung zur Häutung. Crustaceana, **10**: 225-240.
- MIYAWAKI, M., 1958. On the neurosecretory system of the Isopod, *Idotea japonica*. Annot. Zool. Jap., **31**: 216-221.
- OGURO, C., 1960. On the neurosecretory system in the cephalic region of the isopod, *Tecticeps japonicus*. Endocrinol. Jap., **7**: 137-145.
- REDENBACH, J. M., 1971. Les mécanismes endocriniens dans le contrôle de la différenciation du sexe, la physiologie sexuelle et la mue chez le crustacé isopode marin *Idotea balthica* (Pallas). Thèse d'Etat, Université de Nancy I, France: 1-334.
- SHYAMASUNDARI, K., 1973. A preliminary study of neurosecretory cells in *Talorchestia martensii* (Weber) and *Orchestia platensis* Krøyer (Amphipoda, Talitridae). Crustaceana, **25**: 1-5.