

Revue trimestrielle ISSN 0778-7103 (ex-0770-3767)

Distribution : 4^e trimestre 2000

Année 1999

Volume 19, fascicule 3-4

Cahiers d'Ethologie

fondamentale et appliquée, animale et humaine

Collection « Enquêtes et Dossiers » n° 25



Perception et communication en milieu marin

Quatre leçons de physiologie animale

par

Claire DAEMERS-LAMBERT

Édités par le service d'Ethologie et de Psychologie animale

Musée de Zoologie — Aquarium

Institut de Zoologie de l'Université de Liège

Quai Van Beneden, 22

B-4020 Liège

BELGIQUE

Publiés avec l'aide financière du Ministère de l'Éducation, de la Recherche et de la Formation de la Communauté française de Belgique, avec l'aide financière de la Fondation Universitaire, et avec l'appui de la Région wallonne

LES CAHIERS D'ETHOLOGIE

Sous le patronage d'un

COMITE INTERNATIONAL

G.W. BARLOW (Berkeley, USA), J. BOVET (Québec, Canada), Mme M.C. BUSNEL (Paris, France), R. CAMPAN (Toulouse, France), R. CHAUVIN (Sainte Croix aux Mines, France), B. CONDE (Nancy, France), J.Ch. GUYOMARC'H (Rennes, France), D. GRIFFIN (Harvard, USA), T. HIDAKA (Kyoto, Japon), B. KRAFFT (Nancy, France), H. KUMMER (Zürich, Suisse), J. de LANNOY (Genève, Suisse), T. LOVEL (Andover, UK), D. MAINARDI (Parme, Italie), MANKOTO ma MBAELELE (Unesco, Paris), H. MONTAGNER (Montpellier, France), F. MOUTOU (Maisons-Alfort, France), J.P. SIGNORET (Nouzilly-Monnaie, France), R. WARNER (Santa Barbara, USA), P.R. WIEPKEMA (Wageningen, Pays-Bas).

Et dans le souvenir de

F. BOURLIÈRE (France), K. IMMELMANN (Allemagne), D. KABALA MATUKA (Zaïre-Unesco), G.P. BAERENDS (Pays-Bas), J.Y. GAUTIER (France)

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION

J.CI. RUWET

Chaire d'Ethologie et de Psychologie animale
Aquarium-Musée de Zoologie, Liège

Les Cahiers sont indexés et répertoriés dans :

Cambridge Animal Behaviour Abstracts, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Ecological Abstracts (USA), Centre National de la Recherche Scientifique, Centre National de Recherches Zootechniques, Institut National de Recherches Agronomiques (France), Institut d'Information scientifique de l'Académie des Sciences de la République de Russie, Swiss Wildlife Information Service, Zoological Record (Grande Bretagne) et réseau Biosis (USA).

Droit de copie et de reproduction

1. Les auteurs, et eux seuls, sont autorisés à faire sans autorisation préalable des copies de leur article, pour autant qu'elles soient distribuées gratuitement ; elles ne peuvent être vendues.
2. Tout lecteur est autorisé à faire une copie de l'un ou l'autre article paru dans les Cahiers, pour autant que ce soit pour son usage personnel d'étude ou de recherche.
3. La réalisation de plusieurs copies d'un article donné requiert une autorisation écrite de l'éditeur ; elle ne sera accordée que dans les cas où a) elle est sollicitée par les membres d'une Institution d'éducation ou de recherche, b) elle est réalisée à partir d'un exemplaire original de la revue, c) elle est distribuée sans profit aux étudiants de l'Institution.
4. Pour tout autre usage, la reproduction — copie, encodage de tout ou partie de cette publication, par tout moyen électronique, mécanique, photographique ou autre —, implique l'autorisation écrite de l'éditeur, qui s'assurera de l'accord de l'auteur, et qui en fixera les conditions.

Photo de couverture : D. Bay
Impression : Vervinckt

Le Service d'Éthologie et de Psychologie animale de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège a commencé l'édition, en 1981, d'une revue trimestrielle consacrée à l'étude, à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion et au contrôle des ressources et des productions animales. Dans sa version initiale, elle s'intitulait :

Cahiers d'Éthologie appliquée

Les Cahiers se définissaient comme un outil à l'usage de tous ceux — zoologues, psychologues, sociologues, zootechniciens, vétérinaires, gestionnaires de parcs nationaux et réserves, éleveurs et pisciculteurs — susceptibles d'utiliser l'éthologie dans la pratique professionnelle. Ils se voulaient un lien entre chercheurs, praticiens et amateurs, un lieu de rencontre ouvert à toutes les sensibilités vis-à-vis de l'animal sauvage ou domestique, libre ou captif, protégé ou contrôlé, menacé ou produit, un creuset où s'affrontent et se fécondent opinions et travaux au carrefour de l'écologie et de l'éthologie, de la zoologie et de la zootechnie, de la protection et de la production, des sciences naturelles, économiques et humaines, des sciences pures, fondamentales et appliquées.

Le premier numéro présentait ainsi un éventail d'articles illustrant ces différents thèmes : une recherche appliquée sur les dortoirs urbains des étourneaux sansonnets, un bilan de recherche sur la gestion des populations piscicoles d'une grosse rivière de la zone à barbeau, un plan de gestion des zones sensibles du parc national de l'Akagera, une synthèse des vues nouvelles sur l'éthique de nos rapports avec les animaux.

Pour aborder leur deuxième lustre, les Cahiers s'étaient dotés en 1986 d'un Comité de Patronage international et d'un Comité de Lecture, élargissant ainsi et leur assise et leur audience. Au moment d'aborder une nouvelle décennie en 1991, la revue a changé de nom : elle s'appelle depuis lors, tout simplement :

CAHIERS D'ETHOLOGIE

appellation consacrée par l'usage, et qui correspond mieux au fond.

Trop souvent en effet, le terme « appliquée » a été ressenti comme un repli utilitariste, alors que nous voulons être à l'articulation de la recherche fondamentale et de ses utilisateurs, en ce compris la réflexion.

Après que l'éthologie se soit révélée être une approche qui a revitalisé l'écologie et la conservation, ce à quoi nous avons accordé la priorité pendant notre première décennie, il devint évident qu'un domaine où elle connaît un succès « étonnant » est celui des sciences humaines : psychiatres, psychologues, pédagogues, philosophes, sociologues s'y réfèrent, s'en inspirent et lui réclament des modèles... ou la rejettent ! L'animal n'est donc plus seulement un objet d'étude, d'utilisation ou de conservation, mais aussi un sujet de réflexion, sur sa nature, et sur la nôtre. Cela doit conduire à une réflexion sur l'éthologie elle-même.

***Les « Cahiers » se veulent donc une revue d'éthologie
fondamentale et appliquée, animale et humaine.***

En ces matières, il convient en effet d'être spécialement vigilant, à un moment où se multiplient de nouveau, de la part de personnes se situant en dehors du circuit professionnel et échappant de ce fait au devoir de réserve et à la critique par les pairs, des interprétations douteuses et des argumentations fallacieuses sur les enseignements de l'écologie et de l'éthologie. Plus que jamais, une information juste sur les faits et critique sur les extrapolations doit circuler des spécialistes vers les utilisateurs. C'est là un nouveau défi pour les *Cahiers d'Éthologie*.

Le programme de parution qui a commencé avec le Volume 11, 1991, tient compte de ce souci. Aux fascicules traditionnels à caractère naturaliste, aux bilans de recherche, s'ajoutent des textes de conférences, des essais, cherchant à montrer ce que l'éthologie, comme outil méthodologique et de réflexion, peut apporter à la compréhension de l'origine, du développement, du fonctionnement de l'animal humain.

La langue des *Cahiers d'Éthologie* est le français. Titres, légendes et résumés en anglais sont également de mise.

Les **Cahiers d'Ethologie** paraissent en **4 livraisons annuellement** : en principe, deux fascicules d'**articles et chroniques** et deux fascicules d'une **collection « Enquêtes et Dossiers »** traitant un sujet d'une manière approfondie, numérotés de 1 à 4.

Toute correspondance relative aux Cahiers (Administration, Abonnements, Echanges, Recensions d'ouvrages, etc.) doit être adressée à :

Cahiers d'Ethologie - Service d'Ethologie - Institut de Zoologie de l'Université - Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique.

ABONNEMENTS :

Belgique

Institutions, Associations, Laboratoires 2.500 BEF

Particuliers 1.000 BEF

Union européenne*

Institutions, Associations, Laboratoires 3.000 BEF (74,36 EUR)

Particuliers 1.500 BEF (37,18 EUR)

Reste du monde*

Institutions, Associations, Laboratoires 3.150 BEF (78,08 EUR)

Particuliers 1.640 BEF (40,90 EUR)

* Ajustement des prix en fonction de l'augmentation des tarifs postaux

PRIX DE VENTE AU NUMÉRO :

Belgique 600 BEF

Etranger 700 BEF (17,35 EUR)

Numéros spéciaux : prix variable suivant les coûts de production.

MODE DE PAIEMENT :

Belgique : Par chèque, ou par virement postal ou bancaire au **compte n° 340-000044-82** du Patrimoine de l'Université de Liège, avec la mention : « **Cpte 6114003/n° du volume (n° du fascicule*)** ».

* uniquement en cas de commande d'un seul numéro.

Etranger : Paiement, préférentiellement par mandat postal international ; sinon, majorer le prix de 250 BEF (6,19 EUR). Prière de mentionner lisiblement noms et adresse, ainsi que l'année d'abonnement.

APPEL AU MECENAT : Abonnement annuel de soutien : 5.000 BEF (123,94 EUR).

Directeur de la publication - Editeur responsable :

Prof. J.-Cl. RUWET

Chaire d'Ethologie et de Psychologie animale

Université de Liège - Institut de Zoologie

Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique

Secrétariat-Administration : Mme M. KEIRSSCHIETER-RENNOTTE

Les fascicules des Cahiers sont réalisés par une équipe du personnel du service Ethologie - Aquarium - Musée de Zoologie de l'Université de Liège et du Projet PRIME n° 30691 (Projets régionaux wallons d'insertion dans le marché de l'emploi) près l'Association Faune Education Ressources Naturelles FERN, et comprenant :

Michel BOCKIAU (photographe FERN), Dominique CASEAU (mise en pages - graphisme ULg), Pascal DUMONT (traitement de textes et de fichiers FERN), Maggy KEIRSSCHIETER-RENNOTTE (secrétariat ULg), Véronique MAES-HUSTINX (graphiste ULg) et Anne-Marie MASSIN (dessinatrice FERN).

Dépôt légal : D/2000/0480/48

Cahiers d'Ethologie

fondamentale et appliquée, animale et humaine

Collection « Enquêtes et Dossiers » n° 25

Perception et communication en milieu marin

Quatre leçons de physiologie animale

par

Claire DAEMERS-LAMBERT

SOMMAIRE

Préface	265
L'auteur	266
Introduction	267
1. La sensibilité chimique	269
2. L'environnement physique : gravité, vibrations, signaux électriques et magnétiques	305
3. La vision sous-marine	361
4. La perception du temps et les réponses neuroendocriniennes	421
Bibliographie	477
Remerciements	483
Index	484
Table des matières	489

Cahiers d'Ethologie

a quarterly devoted to fundamental and applied animal and human ethology
(in French, with summaries and legends in English)

Collection « Enquêtes et Dossiers » n° 25

Perception and Communication in the Sea

Four lessons in animal physiology

by

Claire DAEMERS-LAMBERT

CONTENTS

Foreword	265
The author	266
Introduction	267
1. Chemical Senses	269
2. Physical Environment : Gravity, Vibrations, Electrical and Magnetic Signals	305
3. Undersea Vision	361
4. Time Perception and Neuroendocrine Responses	421
Bibliography	477
Acknowledgements	483
Index	484
Table of contents	489

Préface

Lorsque Claire Daemers m'a fait l'amitié de me soumettre pour avis critique le manuscrit de son ouvrage sur la *Perception et la communication en milieu marin*, j'en ai été très vivement honoré. Pour avoir été collègues — assistants puis chefs de travaux — au sein du département de biologie mis en place dans les années 60 par le professeur Marcel Dubuisson, directeur de l'Institut zoologique Edouard van Beneden et recteur de l'université de Liège, je connaissais en effet ses qualités de rigueur et la finesse de ses recherches expérimentales.

En plongeant dans son manuscrit, je l'ai d'emblée voulu pour les *Cahiers d'éthologie*, tant son plan de travail et son exposé correspondent à ma conception intégrative de la biologie. Sous-titré *Quatre leçons de physiologie animale*, l'ouvrage se fonde sur les enseignements qu'elle a conçus et dispensés aux étudiants du *diplôme approfondi en océanologie* organisé par notre université. Ces étudiants, notons-le, sont déjà porteurs d'un diplôme de licencié en sciences ou d'ingénieur mais proviennent d'horizons différents : biologistes, chimistes, physiciens, géologues, géographes,...

Il ne s'agit donc pas d'édifier ici une encyclopédie, mais de choisir des thèmes permettant de montrer comment se développe la recherche de l'explication en biologie marine. Il s'agit de comprendre comment un organisme vit, survit et se reproduit dans l'océan. Cela exige que l'on fasse appel à toutes les techniques d'investigation ; c'est d'autant plus nécessaire que le milieu marin nous est physiquement étranger, et que nos moyens personnels de perception et de communication y sont très limités.

Vivre, survivre, se reproduire, cela signifie s'alimenter, détecter les prédateurs et leur échapper, trouver enfin un partenaire pour se reproduire. Dans tous les cas, cela implique l'adéquation des organes de perception et de communication aux caractéristiques physiques du milieu. Il faut donc analyser conjointement les structures et les fonctions, s'interroger sur leur évolution et sur les adaptations au milieu. Dès lors, en choisissant ses exemples pour leur valeur explicative, Claire Daemers nous promène du niveau des propriétés des molécules et des réactions biochimiques, des adaptations des organes des sens et de communication, aux comportements alimentaires, anti-prédateur, social et reproducteur d'un éventail d'organismes marins considérés dans leur niche écologique. L'animal, objet de la zoologie, se retrouve ainsi idéalement replacé comme sujet dans son milieu naturel.

Je savais Claire Daemers excellente physiologiste. Je la découvre ici zoologiste, et biologiste dans toute l'acception du terme. Sa démarche, de la molécule à l'écosystème, est exemplaire. Je suis heureux que les *Cahiers d'éthologie* puissent vous présenter cette excellente synthèse.

J.C. Ruwet

L'auteur*

Fille du docteur Joseph Lambert, médecin cardiologue réputé, et épouse du docteur Guy Daemers, médecin pédiatre, Claire Daemers-Lambert s'est intéressée très tôt à la biologie, en particulier à la physiologie animale. Son mémoire de licence en sciences zoologiques, réalisé à l'Université de Liège en 1961 dans le service de Physiologie cellulaire du professeur Marcel Dubuisson et sous la direction du docteur Gabriel Hamoir, portait sur le métabolisme de l'ATP dans les muscles lisses. Dans la foulée, elle a entrepris dans le même laboratoire un doctorat en sciences qu'elle a brillamment soutenu en 1967.

Pendant l'année académique 1969-70, Claire Daemers a effectué une mission scientifique de spécialisation dans le service du professeur Coraboeuf à la faculté des sciences d'Orsay (Université de Paris Sud). Elle s'est alors investie dans l'étude électrophysiologique des canaux ioniques des membranes cellulaires, et a rejoint le laboratoire de physiologie animale du professeur Albert Distèche à l'université de Liège. Celui-ci était spécialisé dans la mesure du pH à la surface des fibres musculaires. Il avait été conduit par la suite à étudier les valeurs du pH en fonction des concentrations en CO₂ et des pressions hydrostatiques, à l'occasion de descentes en bathyscaphe.

Lorsque Albert Distèche inaugura une chaire d'*océanologie physique, chimique et biologique* en 1971, Claire Daemers intégra ce nouveau service et, lors de l'admission de son patron à l'éméritat en 1987, elle y demeura lorsque le professeur Jean-Marie Bouqueneau en prit la direction. Dès lors, elle s'intéresse elle-même davantage à l'océanologie et se penche sur l'effet des métaux lourds sur les organismes marins. Elle effectue des missions océanographiques à bord du *Belgica* en mer du Nord, dans le golfe de Gascogne ainsi qu'au large des côtes atlantiques de la péninsule Ibérique.

En 1992, elle a été invitée à faire un cours de physiologie et biochimie des animaux marins aux étudiants de la licence spéciale et à la maîtrise en océanologie (actuellement DEC2 et DEA). C'est le fruit de cette expérience de plusieurs années qu'elle nous fait partager dans cet ouvrage.

JCR

* Laboratoire d'Océanologie, Université de Liège (Bât. B6), B-4000 Sart Tilman, Belgique.
e-mail : Claire.Daemers@ulg.ac.be <http://www.ulg.ac.be/oceanbio/co2>

Perception et communication en milieu marin

Quatre leçons de physiologie animale

par

Claire DAEMERS-LAMBERT

Introduction

Plus il s'enfonce dans les profondeurs océanes, plus le plongeur sous-marin est frappé par l'inadéquation de ses organes des sens. Il y rencontre pourtant une multitude d'organismes, qui évoluent avec aisance dans cet environnement physique, qui lui paraît hostile à bien des égards.

Les animaux marins, pour s'orienter, chercher leur nourriture, trouver leur partenaire sexuel, exploitent tous les types de stimuli chimiques et physiques que leur offre le milieu aquatique.

Le sens chimique joue un rôle de premier plan. La survie des premiers organismes qui sont nés dans l'océan primitif était intimement liée à la perception de sa composition chimique. Il s'agissait au départ de découvrir les substances nutritives et de s'écarter des substances nocives. Cette capacité des membranes cellulaires, apparue vraisemblablement aux premiers balbutiements de l'évolution, de reconnaître la présence d'une particule chimique, est devenue la base de toute l'organisation biologique, à tous les niveaux de complexité. Médiateurs nerveux et hormones assurent la cohésion de l'individu. Bien plus, toxines, venins, phéromones apparaissent aujourd'hui comme des facteurs importants de régulation des écosystèmes marins.

L'orientation spatiale de l'animal fait appel à la perception de déformations mécaniques des membranes cellulaires, qui constitue aussi une modalité sensorielle très primitive. La sensibilité aux vibrations qui parcourent en permanence les masses d'eau océanique est un atout vital vis-à-vis des prédateurs et trouve sa pleine expression chez les vertébrés. La spécialisation à l'extrême des mécanorécepteurs conduit à la formation d'organes sensoriels inconnus chez l'homme, qui permettent de capter des ultrasons, les courants électriques et les champs magnétiques, informations précieuses pour s'orienter dans un milieu où

les possibilités visuelles sont limitées. Les dauphins pratiquent l'écholocalisation et certains poissons l'électrolocalisation. Mais, mieux encore, l'émission d'ondes sonores de haute fréquence ou de décharges électriques alternatives par des organes spécialisés devient un moyen de communication intraspécifique.

L'appauvrissement rapide de l'environnement lumineux au fur et à mesure de la descente dans les profondeurs sous-marines et la distribution particulière de la lumière solaire ont conduit à une multitude d'adaptations des organes visuels, tant sur le plan de l'optique que de leur physiologie et de leur biochimie. La bioluminescence compense, dans une certaine mesure, l'absence de photons et représente aussi un mode de communication ou de camouflage.

La périodicité de certaines informations sensorielles collectées dans l'environnement donne une perception du temps qui passe et module, chez beaucoup d'espèces animales, l'activité d'un système interne de communication chimique, le système neuroendocrinien. Les activités migratoires des poissons, les mues chez les crustacés et la reproduction chez les mollusques sont des exemples, bien étudiés aujourd'hui, de régulations neuroendocriniennes.

CHAPITRE 1

La sensibilité chimique

Introduction

D'un point de vue darwinien, il paraît fort à propos de commencer l'étude des perceptions sensorielles en milieu marin par la sensibilité chimique. En effet, les premiers organismes qui ont pris naissance dans l'océan primitif peuvent être définis comme tels, dans la mesure où ils étaient capables de soutenir leur métabolisme, ce qui requérait déjà la capacité de reconnaître les constituants nutritifs appropriés de l'environnement. La perception des substances chimiques présentes dans le milieu était, dès l'origine, un élément essentiel d'orientation et de survie. Que la sensibilité chimique soit considérée comme la plus primitive des perceptions animales n'a donc rien d'étonnant.

De plus, le développement de la communication chimique est à la base de toute l'organisation biologique. Les cellules reçoivent en effet des messages chimiques qui contrôlent leur activité, et elles envoient des informations chimiques aux autres cellules. Les molécules réceptrices de ces messages spécifiques sont des protéines liées aux membranes cellulaires. Chaque molécule réceptrice possède une forme hautement spécialisée correspondant à celle d'une substance chimique donnée dont la liaison avec le récepteur entraîne une modification de l'activité cellulaire.

Un modèle clé de la communication chimique a été fourni par l'étude de la jonction neuromusculaire de vertébrés, qui explique comment une cellule nerveuse commande l'activité d'une cellule musculaire, au niveau de la plaque motrice (**fig. 1**). Lorsqu'elle est dépolarisée, la terminaison nerveuse libère dans l'espace synaptique des molécules d'un neuromédiateur, l'acétylcholine (ACh), qui se lie à des récepteurs encastrés dans la membrane postsynaptique musculaire.

Ces récepteurs sont des protéines du type canal, dont la structure tridimensionnelle présente un arrangement circulaire ménageant en son centre un pore ou canal (**fig. 2**).

Il s'agit d'un tunnel conique qui traverse toute l'épaisseur de la double couche lipidique de la membrane. Au repos, le diamètre du canal et la distribution des charges électriques qui le tapissent sont tels que peu d'ions peuvent le traverser. La liaison de l'ACh avec le récepteur provoque un changement allostérique de la structure secondaire de la protéine avec un léger élargissement du diamètre et un déplacement des charges électriques bordant la paroi de telle façon que des ions chargés positivement peuvent la traverser.

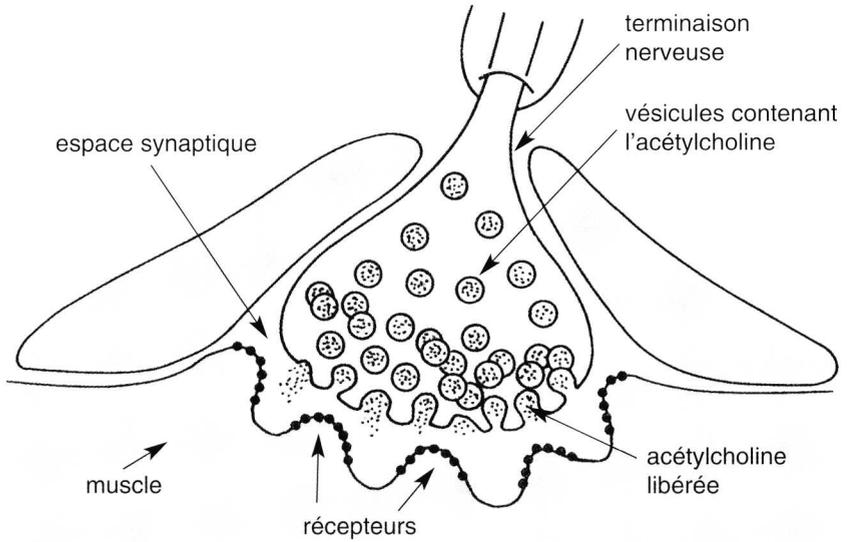


Fig. 1. La jonction neuromusculaire des vertébrés. La terminaison nerveuse présynaptique excitée déverse le neurotransmetteur dans l'espace synaptique ; l'acétylcholine se lie aux récepteurs encastés dans la membrane postsynaptique de la fibre musculaire (d'après MILLER, 1983, in SHEPHERD, 1988).

The vertebrate neuromuscular junction. Acetylcholine is released in the synaptic cleft by the presynaptic nerve terminal and reaches receptor molecules in the postsynaptic area of the muscle membrane.

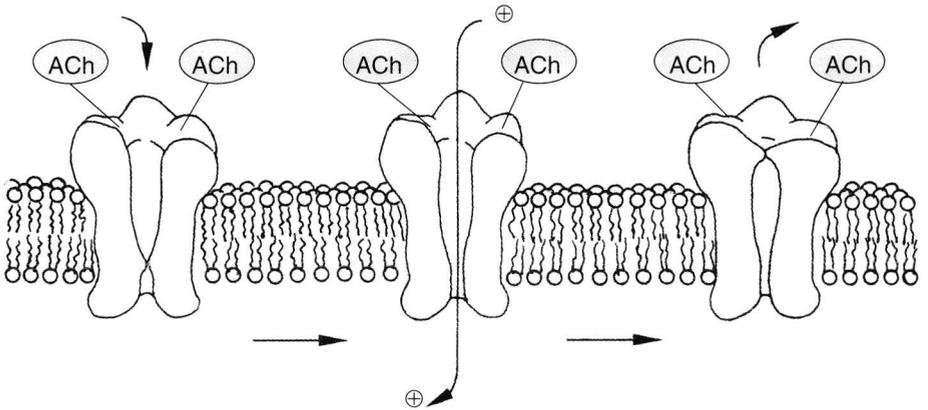


Fig. 2. Le récepteur de l'acétylcholine (ACh) est une protéine canal insérée dans la membrane postsynaptique. Lorsque deux molécules de ce neuromédiateur se fixent sur le récepteur, le pore central s'ouvre, permettant l'entrée de cations dans la cellule (simplifié d'après MONTAL *et al.*, 1986, in WITHERS, 1992).

Postsynaptic acetylcholine receptors are transmembrane proteins which have an ionic channel. Acetylcholine (ACh) binding to the receptor opens the channel allowing cation flux.

Les principaux ions capables de se mouvoir au travers du récepteur cholinergique sont le sodium, de l'extérieur de la cellule vers l'intérieur, et le potassium, de l'intérieur vers l'extérieur, en fonction de leur gradient de concentration respectif. Ce mouvement d'ions modifie la charge électrique au travers de la membrane, et génère une réponse électrique appelée potentiel synaptique, qui dépolarise la membrane musculaire.

Si son amplitude est suffisante, une réponse électrique autorégénérative se propage sur toute la surface de la fibre musculaire. Ce potentiel d'action déclenche les différents événements qui vont conduire à la contraction musculaire.

On retrouve dans ce modèle tous les éléments de base de la communication chimique : sécrétion par une cellule d'une substance médiatrice dans un espace intercellulaire, liaison de cette substance à la surface d'une autre cellule sur des récepteurs protéiques spécifiques, modification de l'activité de la cellule réceptrice en réponse au stimulus chimique.

L'espace synaptique où diffuse le médiateur est dans ce cas très petit (60 nm). Dans le système nerveux, des substances neuroactives modulent, de façon discrète, l'activité d'autres neurones en diffusant dans des espaces extracellulaires beaucoup plus grands.

A l'échelle de l'animal, les cellules de deux organes différents peuvent interagir les unes avec les autres sur de longues distances. Cela arrive lorsque les cellules du premier sécrètent une **hormone** transportée par le courant sanguin qui va provoquer une réponse spécifique du second. Les hormones sont produites par des cellules glandulaires mais aussi par des neurones spécialisés, les cellules neuroendocriniennes.

La plus grande distance qui peut exister entre deux cellules est évidemment celle qui sépare deux individus différents. Les interactions spécifiques de ce type s'établissent lorsqu'une substance est sécrétée dans l'air ou dans l'eau par un des membres d'une espèce, et est détectée par un autre membre de la même espèce chez qui elle déclenche une réponse appropriée. Une telle substance est appelée **phéromone** et représente un facteur important qui intervient dans le comportement de nombreuses espèces.

Les **toxines** et les **venins** introduisent un aspect que l'on pourrait qualifier de pervers, dans l'interaction chimique qui peut exister entre les organismes.

La sensibilité à des composants chimiques particuliers est donc apparue chez les organismes les plus primitifs, et une réponse orientée par rapport à la présence d'une substance chimique, appelée **chimiotactisme**, a été décrite chez de nombreux unicellulaires : bactéries, protozoaires, leucocytes, spermatozoïdes.

Par la suite, la sensibilité chimique assure un rôle de commande dans tous les processus physiologiques et devient un système sensoriel spécialisé qui domine chez les animaux les plus évolués par le développement du **goût** et de l'**odorat**.

Beaucoup d'invertébrés aquatiques possèdent une sensibilité chimique diffuse des téguments exposés, qui leur permettent de détecter la présence de substances nutritives ou toxiques. Les mollusques possèdent des organes chémorécepteurs spécialisés, les **osphradies** situés dans la cavité palléale, et qui contrôlent la composition de l'eau qui baigne le manteau. Parmi les invertébrés, ce sont les arthropodes et particulièrement les insectes qui possèdent les organes chémorécepteurs les plus élaborés sur les antennes ou sur les pattes.

Chez les vertébrés et en particulier chez l'homme, les divers aspects de la sensibilité chimique sont répartis en quatre catégories : la sensibilité chimique commune, la chimioréception interne, le goût et l'odorat.

Le sens chimique commun comprend toutes les cellules qui sont sensibles à des molécules spécifiques ou à des substances chimiques irritantes et qui répondent de façon que cette information soit communiquée sous forme de signaux au système nerveux central. Ces cellules chimioréceptrices sont réparties sur de grandes surfaces tégumentaires, chez de nombreux animaux.

Les chimiorécepteurs internes sont spécialisés dans le contrôle de la composition chimique du milieu intérieur, dont la constance est vitale pour l'individu. Des cellules réceptrices spécialisées ou de simples terminaisons nerveuses répondent à la teneur en glucose et en oxygène dissous, aux variations de pH et de pression osmotique. Leur perception est à l'origine de réflexes centraux qui maintiennent ces différents paramètres à un niveau particulièrement adéquat.

Le goût et l'odorat sont les aspects de la sensibilité chimique qui nous sont les plus familiers. L'expérience humaine distingue de façon tranchée ces deux types de perception. Le goût est un sens chimique de contact lié à la nourriture, alors que les récepteurs de l'odorat perçoivent les substances aériennes provenant de sources plus distantes. Ces deux types de perception évoquent chez l'homme des sensations conscientes.

Il est difficile d'appliquer ces définitions aux organismes aquatiques et particulièrement aux invertébrés.

1.1. Les récepteurs membranaires

Chimiotactisme chez les bactéries

Les bactéries actuelles sont des procaryotes semblables à beaucoup d'égards aux espèces primitives qui existaient aux temps précambriens. Beaucoup d'entre elles sont capables de chimiotactisme, c'est-à-dire de mouvements orientés dans un gradient de concentration chimique.

Elles possèdent des flagelles avec lesquels elles se déplacent, nageant vers un environnement favorable qui contient des nutriments tels que des sucres ou des acides aminés nécessaires à leur métabolisme. Elles s'éloignent des emplacements défavorables par un procédé connu sous le nom de **culbute**. Un environnement défavorable est caractérisé par l'absence de nutriments ou la présence de substances toxiques ou dangereuses. Le comportement moteur de la bactérie est contrôlé par les chimiorécepteurs localisés au niveau de sa membrane cellulaire (**fig. 3**).

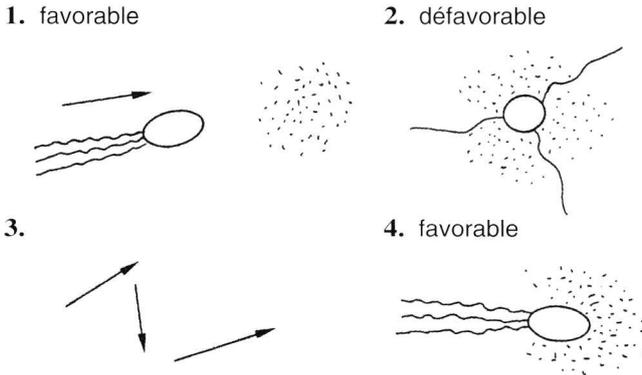


Fig. 3. Chimiotactisme chez les bactéries. Les bactéries nagent avec leurs flagelles maintenus en parallèle, vers un gradient chimique favorable (1), culburent lorsqu'elles perçoivent un environnement défavorable (2), se déplacent au hasard (3) jusqu'à ce qu'elles rencontrent à nouveau un milieu favorable (4) vers lequel elles se dirigent (d'après KOSHLAND, 1980, in SHEPHERD, 1988).

Chemotaxis in bacteria. They have flagella by which they swim in a favourable nutrient gradient (1) and « tumble » when sensing an unfavourable one (2). They move randomly (3) until they sense a favourable gradient (4).

Les **flagelles** bactériens sont constitués d'un simple filament construit à partir d'une seule protéine, la flagelline (**fig. 4**).

Celui-ci est relié par un crochet flexible à un bâtonnet central membranaire. Le bâtonnet se termine par un anneau basal appelé anneau M et l'ensemble tourne librement dans la membrane plasmique bactérienne. Une série de protéines appelées Mot-protéines sont agencées autour de l'anneau M et sont attachées de façon rigide à une structure fixe, l'anneau S. L'anneau S servant de guide et les Mot-protéines associées forment un cercle de canaux transmembranaires. Il existe un gradient de protons dirigé de l'extérieur vers l'intérieur de la cellule qui provoque, par un mécanisme mal défini, la rotation de l'anneau M et donc du flagelle. Les disques P et L, dans la paroi cellulaire multicouche de la bactérie, guident le bâtonnet et facilitent sa rotation.

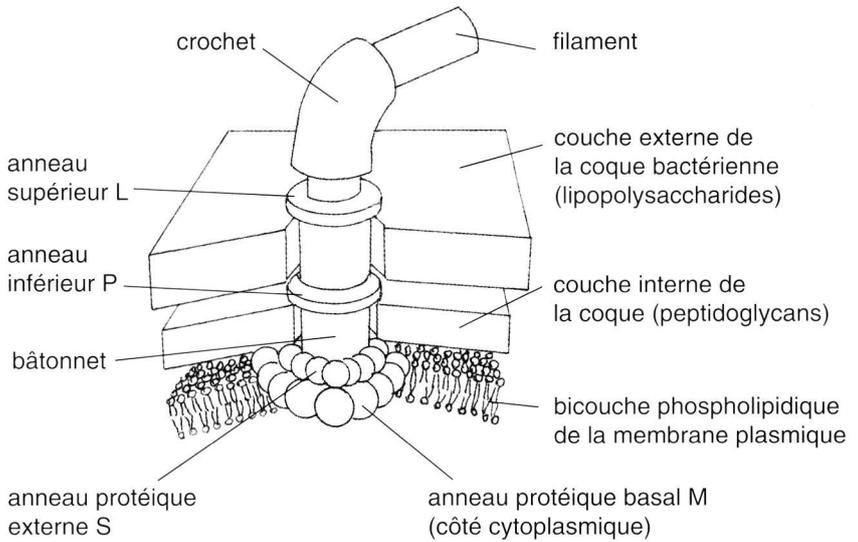


Fig. 4. Schéma de la base du flagelle bactérien qui est un moteur rotatif alimenté par un gradient de protons (simplifié d'après VILLEE *et al.*, 1991, in WITHERS, 1992). *Model of the rotating base of the bacterial flagellum.*

Le moteur flagellaire est un moteur rotatif constitué d'un cercle de canaux entourant un anneau basal fixé au bâtonnet supportant le flagelle, et alimenté par un **gradient électrochimique de protons**.

Le mouvement en ligne droite des bactéries provient d'une rotation synchrone des flagelles dans le sens inverse des aiguilles d'une montre, et est stimulé par les substances attractives. Les culbutes résultent du changement de sens de rotation d'au moins un des flagelles, et le nombre de flagelles touchés est augmenté par les substances répulsives.

Le mouvement de rotation dans le sens contraire des aiguilles d'une montre est le mouvement naturel et spontané du flagelle. Il persiste chez des enveloppes bactériennes vidées de leur contenu protéique, qui ne se déplacent qu'en ligne droite.

Il existe donc des mécanismes de **transduction** intracellulaires qui contrôlent les changements de sens de rotation des flagelles lors des culbutes.

La réponse chimiotactique commence par la reconnaissance des substances attractives ou répulsives par les chimiorécepteurs qui sont des protéines transmembranaires. Parmi celles-ci, les protéines chimiotactiques acceptrices de méthyle (MCP) comportent un domaine récepteur dirigé vers l'extérieur de la cellule et un domaine de signalisation situé à l'intérieur, le domaine cytoplasmique (**fig. 5**).

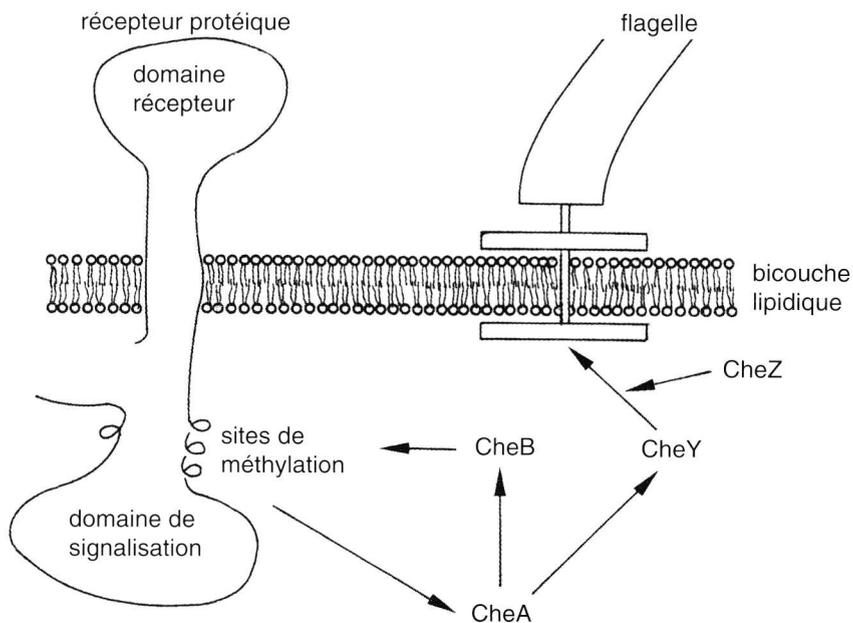


Fig. 5. Transmission du signal chimiotactique au moteur flagellaire bactérien : le chimiorécepteur est une protéine transmembranaire possédant un domaine récepteur, des sites de méthylation et un domaine de signalisation ; la transduction du message chimique vers le moteur flagellaire s'effectue par l'intermédiaire de protéines chimiotaxiques, une protéine kinase CheA, le générateur de culbute CheY, une phosphatase CheZ (d'après AMES *et al.*, 1988, in WITHERS, 1992).

Chemoreceptive transduction in bacteria. The membrane-bound protein has a receptor domain, methylation sites and a signaling domain. Chemotransduction involves chemotaxis proteins. A protein kinase CheA modifies the rate of phosphorylation of CheY that controls the flagellum rotation with the phosphatase CheZ. A methyltransferase (CheB) regulates the receptor sensitivity.

Le domaine cytoplasmique produit un signal qui modifie la vitesse de phosphorylation d'une protéine chimiotaxique CheA. Dans son état actif, cette protéine kinase phosphoryle le générateur de culbute CheY qui réagit avec une protéine basale du moteur flagellaire provoquant une inversion du sens de rotation. D'autres protéines interviennent dans la régulation du système. CheZ est une phosphatase qui déphosphoryle CheY, restituant au flagelle son mouvement naturel. Quant au chimiorécepteur, il retrouve sa conformation initiale par l'intervention d'une méthylestérase CheB.

Les bactéries adaptent leur réponse chimiotactique aux variations de concentration en substance attirante ou répulsive. Pour les chimiorécepteurs MCP, la succession des réactions biochimiques impliquées dans la transduction du message chimique est bien définie.

- a) Dans l'état non stimulé, c'est-à-dire en l'absence de substance active, le site récepteur n'est pas occupé et les résidus de glutamate (O⁻) du domaine interne sont continuellement méthylés et déméthylés.

- b) La fixation d'une substance attractive déclenche un changement de conformation de la partie interne de la protéine. Ce changement provoque une inactivation de CheW. La phosphorylation de la protéine kinase CheA et du générateur de culbute CheY n'est plus assurée et la bactérie nage en ligne droite vers la source de substance attractive.
- c) Le changement de conformation du récepteur a pour effet d'exposer les résidus d'acides glutamiques qui se trouvaient enfouis dans la molécule. La méthyltransférase CheR commence à les méthyle, ce qui contrebalance l'effet induit par la fixation de la substance attractive.
- d) Le relargage de la molécule attractive altère la conformation du chimiorécepteur qui adopte alors une troisième configuration. CheW réactivée déclenche la phosphorylation de CheA qui provoque celle de CheY. Le générateur de culbute, ainsi activé, déclenche la rotation du flagelle dans le sens des aiguilles d'une montre et donc la culbute de la cellule. Parallèlement la méthylestérase CheB déméthyle tous les résidus de glutamate exposés, ce qui finalement rend au domaine transmetteur du signal son état initial et remet à zéro le système, qui est alors prêt à recevoir un nouveau signal. Le changement de conformation qui résulte du relargage de la molécule d'attractant peut aussi être directement induit par la fixation d'une substance répulsive.

A côté de ce système chimiotactique, il existe un système de transport transmembranaire des sucres dont la bactérie se nourrit. L'enzyme qui introduit un sucre donné dans la cellule est une phosphotransférase spécifique. Elle assure la phosphorylation de ce dernier par l'intermédiaire d'une phosphokinase, et est à l'origine du signal chimiotactique.

Ce sont les deux systèmes dont les aspects moléculaires sont les mieux connus. Il en existe d'autres. Ainsi les bactéries réagissent aussi à l'oxygène, à une série d'accepteurs d'électrons, à des variations de la concentration extracellulaire et intracellulaire en protons, à des variations de température et à des sels d'acides organiques faibles, tels que le formiate, l'acétate, le benzoate et le salicylate, qui agissent comme de puissants répulsifs. Il apparaît donc qu'une série de systèmes de chimioréception qui s'appuient sur une variété de cascades biochimiques a été développée très tôt au cours de l'évolution. Ces mécanismes permettent à la bactérie de se nourrir, de respirer, de réagir aux conditions et aux perturbations du milieu.

Mécanismes membranaires chez les animaux

Les animaux possèdent des cellules sensorielles spécialisées dans la réception de signaux chimiques provenant du milieu extérieur et dans leur transmission au système nerveux. De même, le contrôle de la teneur en oxygène, en gaz carbonique et en protons du milieu intérieur est assuré par des cellules spécialisées souvent associées au système circulatoire.

Dans tous les cas, ce sont des récepteurs protéiques membranaires qui contrôlent l'ouverture de canaux ioniques dans la membrane de la cellule chi-

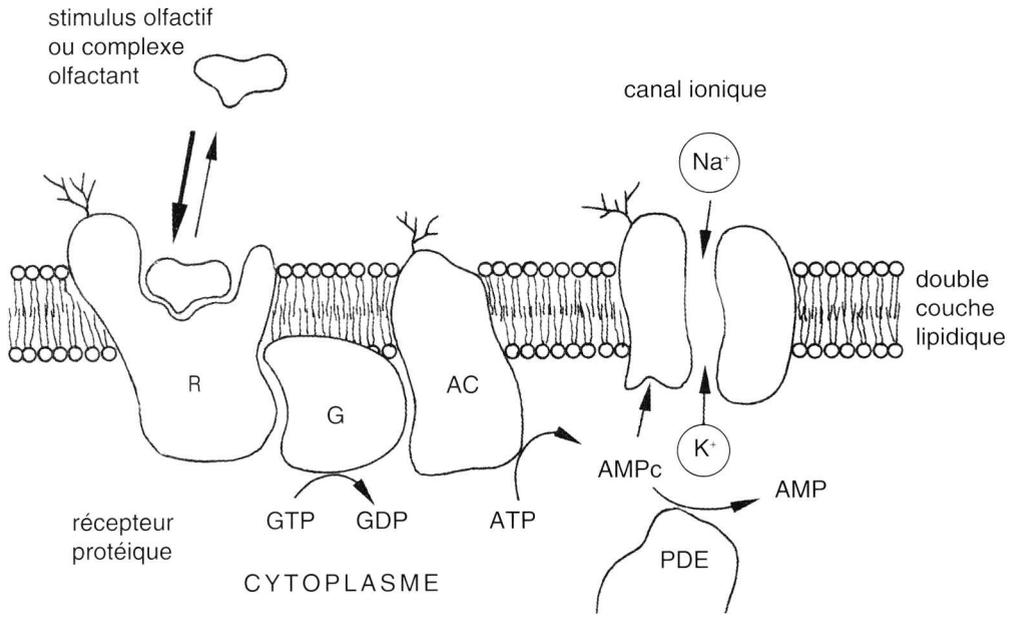


Fig. 6. Transduction du stimulus olfactif en un changement de perméabilité de la cellule sensorielle : la stimulation des récepteurs encastrés dans la membrane génère une cascade de réactions biochimiques faisant intervenir la protéine G et l'adényl-cyclase (AC) : l'AMP-cyclique formé se lie aux canaux ioniques (d'après LANCET *et al.*, 1988, in WITHERS, 1992).

Transduction of the olfactory stimulus into a permeability change of the sensory receptor cell. Binding of an odour molecule to the specific receptor activates a G protein, which in turn activates adenylyl cyclase (AC) to synthesize cAMP. The cAMP may act directly on membrane ionic channels to change their permeability.

mioréceptrice. Les modifications de perméabilité qui en résultent sont à la base des variations de potentiel électrique qui code l'information sensorielle.

La transduction du message chimique en un changement de perméabilité membranaire passe par la production d'un **second messenger** intracellulaire et l'activation de phosphorylations (**fig. 6**).

Par exemple, dans le cas de l'**olfaction**, ce mécanisme de base est assuré par les récepteurs olfactifs. La molécule olfactante, ou premier messenger, est dissoute dans le mucus couvrant l'épithélium olfactif. Elle diffuse passivement ou est transportée par une protéine de liaison spécifique vers le récepteur membranaire. La liaison entre l'olfactant et le récepteur active une protéine adjacente fixant le GTP¹. Cette dernière, appelée protéine G, active à son tour l'adényl cyclase AC qui forme de l'AMP-cyclique², le second messenger. Celui-ci peut se lier directement aux canaux protéiques pour changer leur perméabilité et produire un potentiel récepteur.

¹ GTP : guanosine triphosphate.

² AMP : adénosine monophosphate.

La durée de vie de l'AMPc est très brève. Il est hydrolysé en AMP inactif par la phosphodiesterase (PDE).

De façon plus précise, la fixation de la substance chimique sur le récepteur membranaire provoque un changement allostérique de la protéine G qui fixe préférentiellement le GTP plutôt que le GDP. Lorsque cela se produit, la protéine G glisse latéralement dans la membrane et s'associe avec une molécule d'adényl cyclase, ce qui a deux effets. D'une part l'adényl cyclase est activée et synthétise de l'AMPc en clivant le pyrophosphate de l'ATP, et d'autre part l'activité GTPasique de la protéine G hydrolyse le GTP en GDP. Le récepteur membranaire reprend sa configuration de base et est prêt pour un nouveau cycle.

On peut se demander pourquoi différentes étapes sont interposées dans la liaison entre le premier messenger et l'effet final du second messenger. Une première raison est la multiplication des points de contrôle. Une autre est l'amplification que le système permet. Un simple récepteur protéique active non pas une, mais de nombreuses protéines G, et chaque molécule d'adényl cyclase synthétise beaucoup d'AMPc. La multiplication se poursuit dans les étapes ultérieures. Cette cascade enzymatique produit donc des effets qui sont spécifiques, puissants et sous un contrôle délicat.

Les **récepteurs gustatifs** font intervenir une étape supplémentaire impliquant une phosphokinase et la phosphorylation du canal ionique. L'AMPc produit alors ses effets de second messenger en se liant à l'unité régulatrice d'une protéine kinase AMPc-dépendante, libérant l'unité catalytique de cette enzyme. Celle-ci peut alors phosphoryler le canal ionique en assurant le transfert d'un phosphate terminal de l'ATP sur un groupement hydroxyle du canal ionique.

Il s'agit là d'une séquence biochimique largement répandue chez les organismes vivants et d'une importance capitale dans la transmission de l'information chimique.

L'AMPc intervient dans la phosphorylation d'autres types de protéines membranaires que les canaux ioniques, comme les protéines régulatrices (protéines G), les protéines associées aux vésicules synaptiques (synapsine I), les récepteurs de neurotransmetteurs et participe aussi à la phosphorylation de protéines intracellulaires, comme les protéines du cytosquelette associées aux microtubules ou aux neurofilaments, les enzymes synthétisant des neurotransmetteurs et différents enzymes appartenant à des processus métaboliques (contrôle de la glycogénolyse par l'adrénaline et l'insuline).

Les protéines G agissent aussi sur d'autres molécules que l'adényl cyclase. Elles peuvent se coupler directement aux canaux ioniques membranaires comme dans le cas des récepteurs muscariniques des cellules cardiaques, dont l'activation par l'ACh entraîne l'ouverture de canaux potassiques.

Elles interviennent également dans la mise en jeu d'un autre système de seconds messagers résultant de l'hydrolyse d'un phospholipide membranaire, le phosphatidylinositol présent dans la partie interne de la membrane (**fig. 7**).

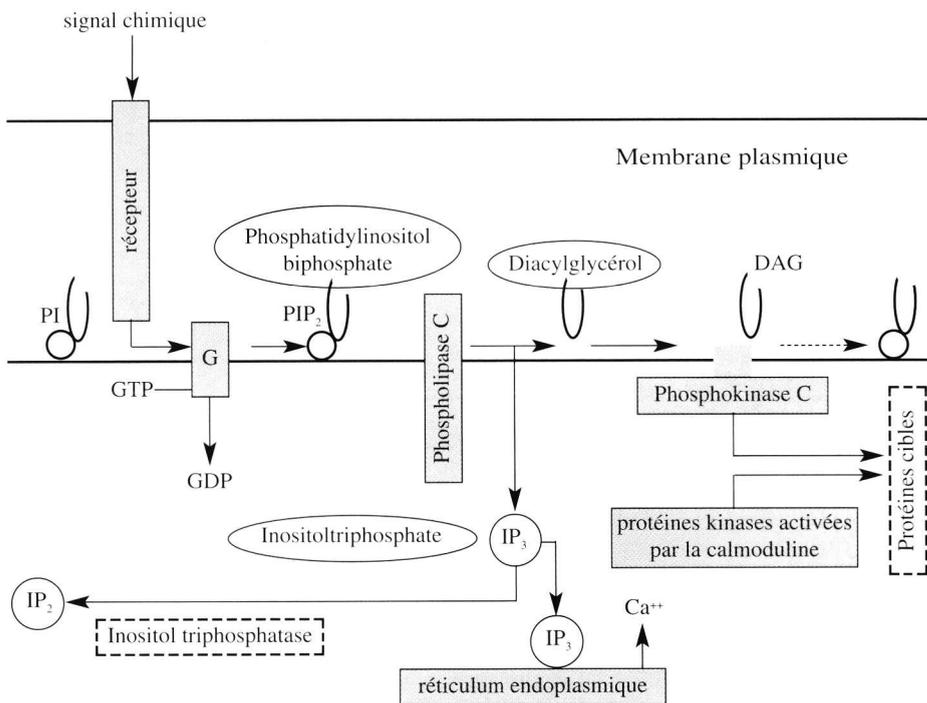


Fig. 7. Formation de seconds messagers à partir du phosphatidylinositol (PI). Certaines protéines G sont capables de phosphoryler ce composé en phosphatidylinositol biphosphate (PIP₂), qui est alors scindé par la phospholipase C, en inositol triphosphate (IP₃) et en diacylglycérol (DAG), qui agissent comme des seconds messagers intracellulaires (simplifié d'après BERRIDGE, 1985, in SHEPHERD, 1988). *Second messengers production from phosphatidylinositol (PI). G proteins phosphorylate this membrane lipid in phosphatidylinositol-4-5-bis-phosphate (PIP₂) which is hydrolyzed into inositoltriphosphate (IP₃) and diacylglycerol (DAG) by phospholipase C. Both of these act as second messengers.*

Dans une première étape, le phosphatidylinositol est phosphorylé en phosphatidylinositol-4-5-biphosphate (PIP₂) qui est le substrat d'une phosphodiesterase, la phospholipase C. Celle-ci est activée par un système membranaire récepteur-protéine G. Elle scinde les chaînes lipidiques produisant de l'IP₃, inositol triphosphate, et du diacylglycérol DAG. Tous les deux sont des seconds messagers.

L'IP₃ est soluble dans l'eau et diffuse dans le cytoplasme. Là, il agit sur des récepteurs du réticulum endoplasmique, dont l'activation a pour effet d'augmenter la libération du calcium par le réticulum. Le calcium libéré agit alors comme un troisième messager sur les protéines kinases calmoduline-dépendantes. La calmoduline est une protéine liant le calcium qui présente une grande affinité pour ce cation.

Le deuxième composé produit par la phospholipase C, le DAG, est constitué de glycérol et de deux acides gras, les acides arachidonique et stéarique. Le DAG apparaît seulement brièvement dans les membranes, étant réincorporé dans le phosphatidylinositol ou dégradé. Dans ce cas l'acide arachidonique peut contribuer à la synthèse de prostaglandines.

Associée à l'apparition du DAG, est l'activation d'une protéine kinase C qui va phosphoryler différentes protéines-cibles et qui agit en synergie avec le calcium mobilisé par l' IP_3 mais aussi avec l'AMPc et la protéine kinase calmoduline-dépendante.

Parmi les molécules activant dans certains tissus ce système de seconds messagers, on citera l'ACh, la sérotonine, différentes hormones (vasopressine, thyrotrophine) et des antigènes.

1.2. Cellules chimioréceptrices et organes chémorécepteurs

Les cellules chimioréceptrices présentent une grande variété de structures, due au fait qu'elles ont évolué, à plusieurs reprises et un grand nombre de fois, à partir de neurones ou de cellules épithéliales, ciliées ou non ciliées.

Dans le premier cas, les cellules chimioréceptrices dérivent de petits **neurones sensoriels** qui possèdent des axones s'étendant jusqu'au système nerveux central. Ce sont des **cellules sensorielles primaires** qui font partie du système nerveux périphérique. Ainsi, les cellules du sens olfactif des mammifères sont des neurones bipolaires pourvus de **cils sensoriels** (le nombre dépend de l'espèce) qui s'étalent dans la couche superficielle de mucus. L'épithélium olfactif diffère de la muqueuse respiratoire avoisinante par le fait que ses cils ne présentent pas de battements rythmiques (**fig. 8**).

Les cils contiennent des microtubules arrangés suivant une disposition caractéristique. Deux microtubules axiaux sont entourés de neuf paires de tubules placés en cercle. Cette structure assure normalement le battement des cils et se retrouve dans de nombreux autres types de cellules ciliées. Elle s'est maintenue identique au cours de l'évolution. Comme on le verra par la suite, les cellules ciliées se sont spécialisées en une variété de types de récepteurs sensoriels incluant les chimiorécepteurs, les photorécepteurs et les mécanorécepteurs.

Chez les invertébrés, les cellules qui sont préférentiellement sensibles aux molécules des substances alimentaires appartiennent au **sens gustatif**. Elles peuvent être réparties sur toute la surface du corps, par exemple sur les antennes des gastropodes, les tentacules des octopodes, les pattes des arthropodes. Une localisation habituelle est près de la bouche où elles peuvent contrôler la qualité de la nourriture et entraîner son acceptation ou son rejet, si celle-ci contient des substances désagréables ou toxiques. Une organisation anatomique assez fréquente consiste en un groupe de neurones, chacun avec un long processus cilié qui atteint l'ouverture d'un pore situé dans une dépression de la paroi du corps. Les substances pénètrent la surface du pore et stimulent la région apicale des cils. C'est le cas des **amphides** des vers nématodes chez qui on trouve une paire de ces organes au niveau de la bouche et une autre sur l'extrémité caudale.

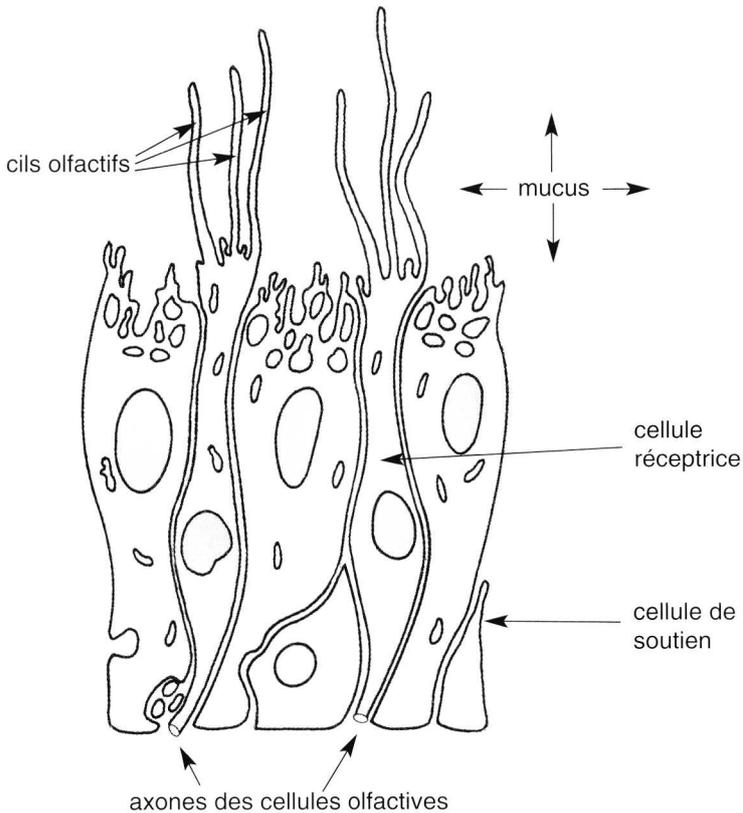


Fig. 8. Les cellules ciliées de l'épithélium olfactif des vertébrés sont des neurones bipolaires spécialisés (simplifié, d'après KEVERNE, 1989).
Cellular organization of the vertebrate olfactory epithelium. Ciliary cells are sensory bipolar neurons.

Cette disposition doit avoir quelque chose d'assez efficace, car elle se retrouve chez les arthropodes quoique de façon plus spécialisée (**fig. 9**). La structure caractéristique hébergeant les cellules réceptrices est appelée une **sen-sille** et consiste en une modification de la cuticule présentant la forme d'une alvéole, d'une plaque ou d'un poil. Ces petits organes chémorécepteurs peuvent être répartis sur toute la surface du corps, et plus particulièrement sur les antennes, les antennes et les différentes pièces buccales. Les corps cellulaires des neurones sont situés à la base de l'organe, et les processus distaux pénètrent dans la cuticule. Ces processus sont considérés comme des dendrites, bien qu'ils soient de véritables cils, contenant la disposition 9+2 des microtubules. A la pointe se trouve l'ouverture du pore, recouverte d'un fluide visqueux contenant des mucopolysaccharides.

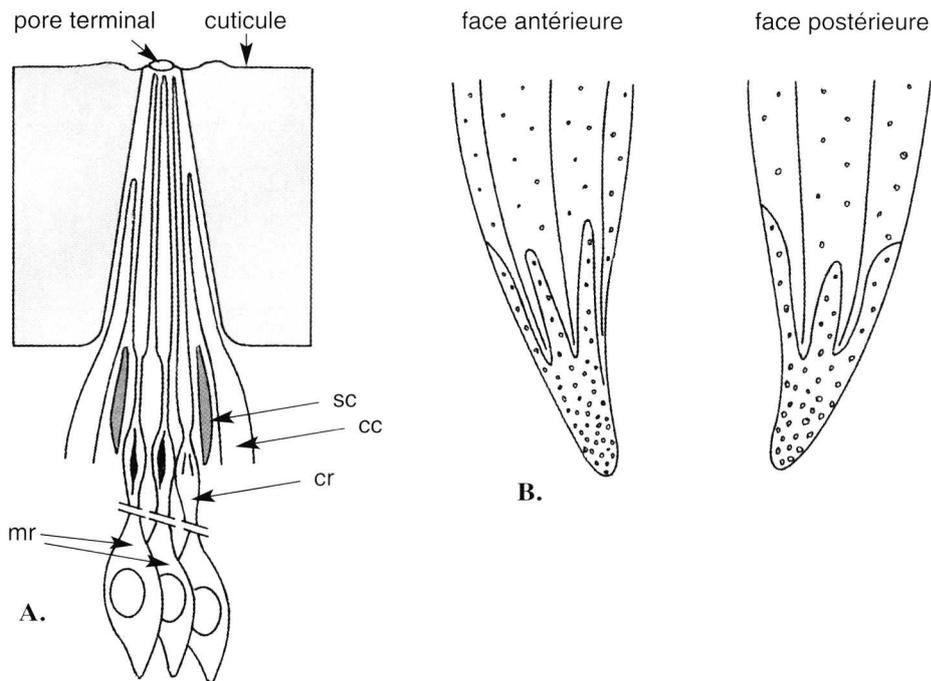


Fig. 9. Les organes en entonnoir chez le crabe *Carcinus maenas*. **A.** Schéma montrant un neurone chémorécepteur (cr) et deux neurones mécanorécepteurs (mr) avec leurs prolongements dendritiques respectifs en contact avec le pore terminal et entourés par une cellule scolopale (sc) et une cellule en canal (cc).

B. Répartition des organes en entonnoir (petits cercles) sur l'extrémité d'un dactylopodite en vue antérieure et postérieure (simplifié, d'après SCHMIDT *et al.*, 1984, et GNATZY *et al.*, 1984, in GRASSÉ, 1994).

Funnel-canals organs of the crab Carcinus maenas. A. The diagram shows three neurons grouped at the base of the sensillum, one chemoreceptor (cr) and two mechanoreceptors (mr) with their dendrites extending to the opening of the terminal pore and surrounded by a scolopale cell (sc) and an attachment cell (cc). B. Distribution of the chemoreceptor organs on both sides of a dactylopodite tip.

La sensille présente encore des cellules de recouvrement, des cellules trichogènes qui élaborent la scolopale, fine cuticule entourant les dendrites, des cellules tormogènes qui sécrètent le liquide contenu dans la cavité du récepteur et enfin des cellules mécanoréceptrices sensibles aux déformations subies par la structure. Les sensilles olfactives des insectes ont été bien étudiées.

Les cellules chimiosensibles sont arrangées, chez beaucoup d'animaux, de façon individuelle ou en groupements de cellules peu nombreuses, mais des unités sensorielles peuvent être présentes en grand nombre, serrées les unes contre les autres, et convoyant l'information en parallèle vers le système nerveux central. Il s'agit alors d'un véritable organe chémorécepteur, comme les narines des vertébrés. La nature des récepteurs et des relais neurosensoriels impliqués dans la perception des signaux odorants a peu varié depuis leur acquisition chez les poissons.

Chez ces derniers, l'eau est amenée au travers des narines dans les cavités nasales abritant l'**épithélium olfactif**. L'information captée est transmise au bulbe olfactif par les axones des cellules réceptrices qui forment le nerf olfactif, et ensuite au cortex olfactif par le tractus olfactif.

La majorité des poissons possèdent deux paires de narines situées entre les yeux et la bouche. Les narines antérieures assurent l'entrée d'eau dans les cavités nasales et les narines postérieures, son évacuation. L'absence de communication anatomique entre les cavités nasales et l'appareil respiratoire pose le problème de la circulation de l'eau à la surface de l'épithélium olfactif. Chez les espèces **cyclosmates** appartenant aux familles des percidés, des labridés, des cichlidés et des scorpenidés, l'eau est amenée dans les cavités nasales par l'activité des muscles des opercules, en même temps qu'elle irrigue les branchies. Chez les **isosmates**, comme les salmonidés, les cyprinidés, les siluridés, les gadidés et les anguillidés, les battements des cils situés à la surface de l'épithélium olfactif favorisent la circulation de l'eau dans les cavités nasales (**fig. 10**).

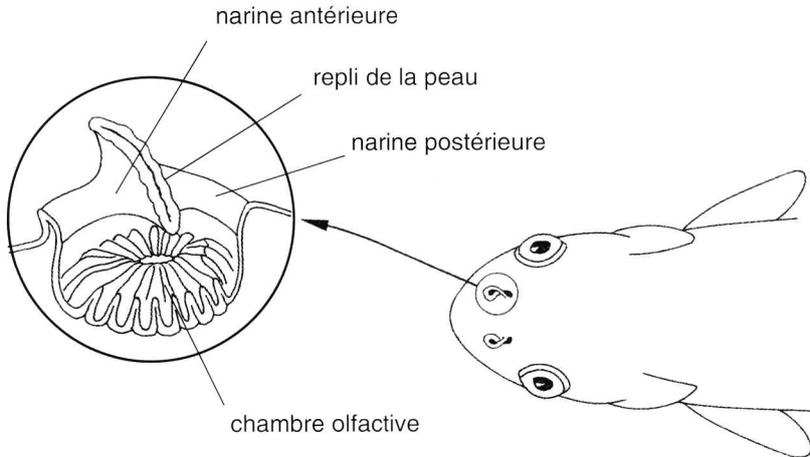


Fig. 10. Schéma de la rosette olfactive de la narine du vairon *Phoxinus phoxinus* (d'après AGOSTA, 1992).

Scheme of the nasal pit of the European minnow with the olfactory chamber.

L'épithélium olfactif ou rosette olfactive tapissant le fond de la cavité présente des replis ou lamelles. Celles-ci contribuent à la fois au drainage et à l'accroissement de la surface réceptrice. Leur nombre augmente avec l'âge en même temps que la diversité des substances perçues par le poisson au cours de son développement. Les espèces chez lesquelles l'olfaction joue un rôle prépondérant, poissons benthiques ou nocturnes, présentent en général une rosette très plissée.

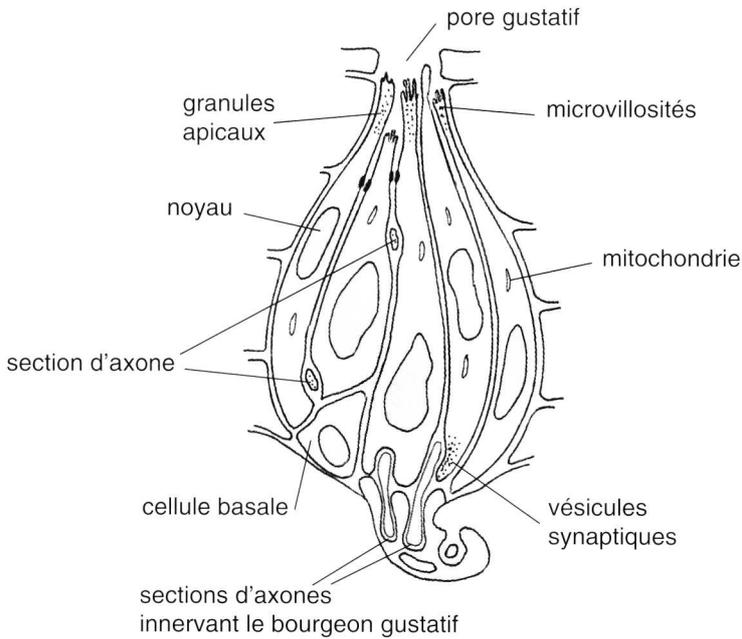


Fig. 11. Les bourgeons gustatifs des vertébrés sont composés de cellules sensorielles d'origine épithéliale, qui se sont spécialisées dans la communication du message chimique aux neurones (simplifié, d'après MURRAY, 1973, *in* BARLOW *et al.*, 1989). *In vertebrates, taste receptors are epithelial cells grouped in taste buds. Information is transmitted from them through synapses onto sensory nerve fibres.*

Le **récepteur gustatif** des mammifères est une **cellule sensorielle secondaire** qui n'est pas d'origine nerveuse, mais qui s'est spécialisée dans la communication de l'information sensorielle au neurone. La membrane apicale possède un ensemble de digitations grossières qui ne sont pas de véritables cils mais plutôt des microvillosités qui se projettent dans le pore gustatif. Les microvillosités, comme les cils, sont des structures préadaptées à supporter une fonction sensorielle en raison de leur grande surface. Les cellules sensorielles sont typiquement regroupées en bourgeons gustatifs, situés dans des papilles réparties principalement sur la langue. Ces cellules sensorielles n'ont évidemment pas d'axones. L'information est transmise au travers de synapses, aux terminaisons nerveuses afférentes qui innervent le bourgeon gustatif (**fig. 11**).

Chez les poissons, les récepteurs gustatifs peuvent recouvrir tout le corps, par exemple chez les poissons-chats, et en fonction de leur emplacement, recevoir une innervation des nerfs faciaux VII, glossopharyngien IX ou vague X. Le corps d'un poisson-chat, *Ictalurus natalis*, comporte plusieurs milliers de bourgeons du goût dont seulement 14 % au niveau de la cavité buccale, le reste étant réparti sur la totalité du corps.

Les bourgeons gustatifs sont souvent situés sur des barbillons ou des rayons de nageoires libres, hautement mobilisables et qui servent à sonder le substrat à la recherche de nourriture.

Les substances actives sur le comportement alimentaire des poissons présentent un intérêt évident pour l'aquaculture. L'anguille est attirée par un mélange d'acides aminés. On retrouve aussi des acides aminés dans les **attractants nutritionnels** de la truite, de la plie, de la limande. Le turbot est attiré par l'inosine et l'inosine monophosphate alors que les acides aminés sont sans effet. La sole détecte la nourriture à distance par la présence de glycylobétaïne. La connaissance des attractants alimentaires spécifiques permet de favoriser la consommation d'aliments composés peu appétants pour le poisson, mais efficacement sur le plan nutritionnel. Notons que la perception chimique peut être gravement perturbée par la présence de **micropolluants** qui, même à faible dose, provoquent des altérations olfactives, gustatives et comportementales importantes. La nécrose des récepteurs particulièrement exposés et les troubles de l'orientation sociale ou alimentaire en sont les signes visibles.

La sensibilité chimique est aussi importante pour les invertébrés pour la localisation de la nourriture, aussi bien par contact qu'à distance. La réponse alimentaire de l'hydre a fourni beaucoup d'indications concernant le mécanisme de la chimioréception. Des extraits de proie provoquent une ouverture de la cavité gastrovasculaire. Le principe actif est le glutathion réduit, c'est-à-dire un tripeptide composé de glutamate, de cystéine et de glycine. La glutamyl-alanyl-glycine remplit également cette fonction. Le glutathion est aussi un attractant alimentaire de la physalie, mais d'autres cœlentérés répondent à la proline, la glutamine, la valine ou la leucine.

Chez les arthropodes, on a montré que le crabe *Cancer pagurus* répond à des traces d'acides aminés et surtout à deux substances présentes dans les tissus animaux : l'oxyde de triméthylamine et la bêtaïne. La partie active de ces molécules est le groupement $(\text{CH}_3)_3\text{N}^+$. Les récepteurs sont situés sur les segments distaux des pattes.

Ces différents exemples laissent prévoir qu'en milieu marin, au réseau des chaînes trophiques, se superpose le réseau des interactions chimiques, qui en constitue un élément de régulation essentiel. Mais les connaissances restent fragmentaires à ce sujet.

1.3. La communication chimique

Le milieu aquatique est particulièrement favorable à la transmission des messages chimiques. On y distingue plusieurs classes de substances chimiques, selon le rôle qu'elles jouent dans la régulation de l'écosystème.

Une première division sépare les substances qui interviennent dans la communication intraspécifique, ou **phéromones**, de celles qui régulent la communication interspécifique, ou **substances allélochimiques**. Parmi ces dernières, on distinguera celles qui donnent un avantage sélectif à l'organisme émetteur, ou **allomones**, de celles qui sont favorables au récepteur, ou **kairomones**.

Celles-ci sont impliquées dans le comportement alimentaire et comprennent les relations des animaux entre eux ou avec des végétaux, des bactéries entre elles ou avec le plancton. En deux mots, il s'agit aussi bien de reconnaître sa proie que son prédateur.

Les allomones comprennent les substances défensives, protectrices ou toxiques, mais aussi les substances qui permettent la localisation de leur hôte par les animaux commensaux, symbiotiques ou parasites. Par exemple, le polychète *Arctonoe* est attiré chimiquement par son hôte, l'étoile de mer *Evasterias*. Il en va de même de l'association entre les poissons-clowns *Amphiprion* et les anémones de mer *Stoichactis*.

De nombreuses substances organiques sont isolées dans l'eau de mer, sans que leur rôle écologique soit défini. Par contre, les substances d'action défensive ou protectrice, et les toxines, ont été largement étudiées.

Les phéromones des poissons

Les phéromones sont des substances chimiques qui interviennent dans différentes formes de communication intraspécifique, incluant la recherche d'un partenaire sexuel. Elles fournissent un langage chimique dont l'étude est encore très parcellaire actuellement. On trouve des exemples à la fois chez les poissons et chez divers invertébrés.

Chez les poissons, la perception essentiellement olfactive de phéromones peut exercer des effets déterminants sur les relations sexuelles, l'orientation migratoire, la reconnaissance entre jeunes et parents, les interactions au sein du banc et la hiérarchie sociale.

Induction et synchronisation des activités reproductrices

Les phéromones intervenant dans le comportement sexuel ont une activité cyclique, limitée à la période de reproduction. Elles peuvent être produites par la femelle, le mâle ou par les deux sexes et induire des **effets de type incitateur** (*releaser pheromones*), ou **modificateur** (*primer pheromones*), chez le poisson qui les capte. L'écoulement d'eau d'un aquarium contenant une femelle en train d'ovuler induit, dans les secondes qui suivent, le comportement de cour d'un mâle. Cet effet a été démontré chez une quarantaine d'espèces de poissons, très différentes du point de vue de la classification comme du comportement.

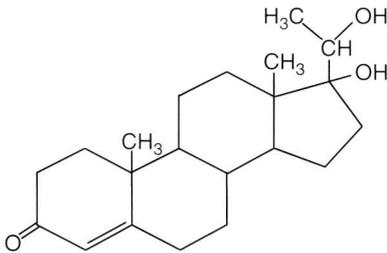
La perception chimique d'une femelle par un mâle peut également provoquer chez celui-ci des effets neurohumoraux modifiant sa physiologie sexuelle. Par exemple, chez un salmonidé, le corégone, ou chez les cyprinidés, la perception de la phéromone femelle induit une activation de la spermatogénèse, qui se traduit par une augmentation de la laitance produite.

Dans la majorité des cas, l'**ovaire** est le principal site de production de la phéromone sexuelle de la femelle. Cette substance est émise dans le fluide ovarien lors de l'ovulation chez les espèces ovipares et lors de la naissance des jeunes pour les espèces ovovivipares. Chez les mâles, les phéromones sont produites en général par les **testicules** et les **vésicules séminales**.

Chez quelques espèces de poissons, l'émission de phéromones sexuelles est effectuée par un organe spécialisé. Les mâles de **blenniidés** à maturité développent, au niveau de la nageoire anale et de la queue, des formations glandulaires dont la seule fonction semble être la production de ces composés.

Les phéromones sexuelles des poissons étudiés actuellement (**cyprinidés**, **cichlidés**) se répartissent en deux classes de composés qui par ailleurs, ont un rôle hormonal : les stéroïdes et les prostaglandines (**fig. 12 a et b**).

A.



B.

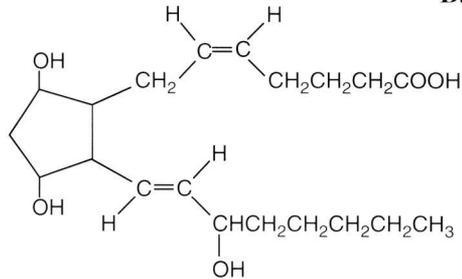


Fig. 12. Structure de deux phéromones de reproduction chez les poissons.

A. 17,20-Progestérone ; B. Prostaglandine $F_{2\alpha}$.

Structure of two reproductive pheromones in fish.

Chez le carassin, la femelle mature élimine de la **progestérone**, un stéroïde ovarien, qui prépare le mâle à la reproduction en déclenchant et en accroissant la formation du sperme. Le mâle est ensuite attiré par un deuxième composé éliminé par la femelle qui est sur le point de pondre. Il s'agit d'une **prostaglandine** qui va avoir pour effet de coordonner les activités reproductrices des deux partenaires (**fig. 13**).

Chez certains poissons des grands fonds (**cératioïdés et gonostomiatoïdés**) les mâles présentent des voies olfactives beaucoup plus développées que celles des femelles. Ils peuvent ainsi repérer celles-ci plus aisément étant donné l'absence de luminosité et la faible densité de population.

Rôle dans les migrations des salmonidés

Les phéromones paraissent jouer un rôle décisif dans l'orientation des géniteurs jusqu'aux sites de frai, point d'aboutissement de migrations pouvant atteindre plusieurs milliers de kilomètres. C'est le cas chez les salmonidés migrateurs.

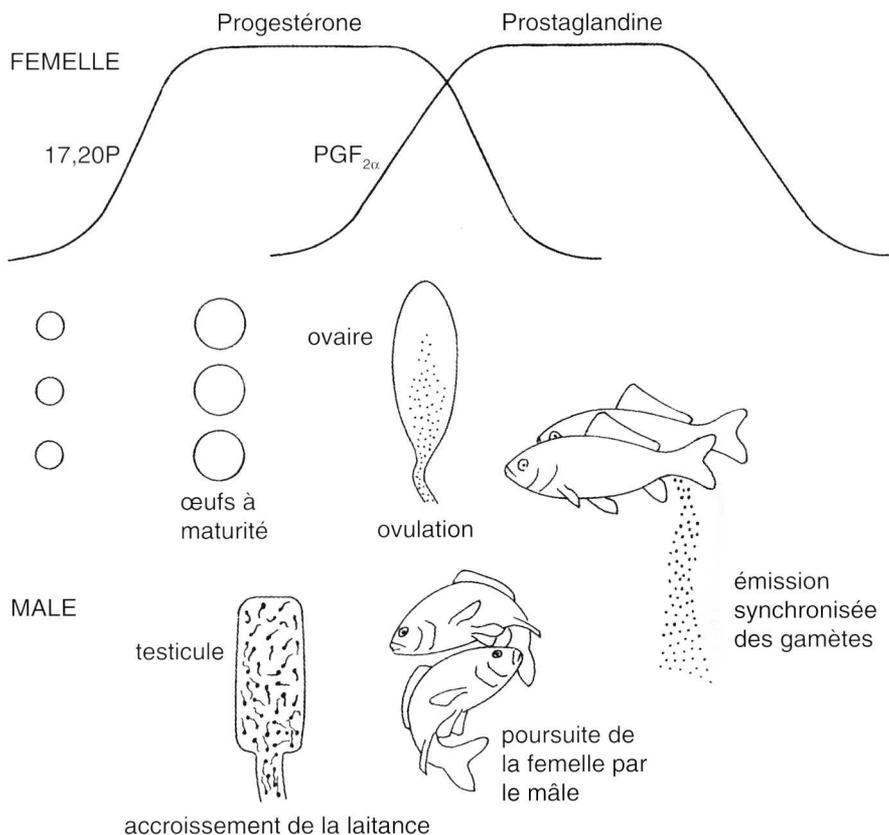


Fig. 13. Coordination des événements reproducteurs par émission de phéromones chez le carassin *Carassius auratus*. La quantité de progestérone 17,20P et celle de prostaglandine PGF_{2α} émises augmentent et diminuent successivement dans le temps, stimulant le développement des œufs, puis la ponte, et provoquant simultanément une séquence de réponses chez le mâle (d'après AGOSTA, 1992).
Control of the mating events by pheromones in the goldfish Carassius auratus. Amounts of progesterone 17,20P and prostaglandin PGF_{2α} rise and fall with time and synchronize reproductive activities of male and female.

Au cours de ces déplacements, les adultes quittent les zones océaniques d'engraissement pour venir frayer à l'amont des rivières, dans les sites mêmes qu'ils occupaient à leur naissance.

Depuis le début du siècle, des expériences de marquage de juvéniles de saumon atlantique avant leur dévalaison vers la mer avaient révélé leur fidélité à leur cours d'eau originel.

Plus tard on a montré que la **perception olfactive** est indispensable à l'orientation des poissons dans les eaux côtières jusque dans leurs sites de frai, phénomène que l'on appelle le **homing**. Des enregistrements réalisés au niveau du bulbe olfactif de saumons adultes indiquent une stimulation de l'activité

électroencéphalographique par instillation dans la cavité nasale d'eau provenant de la rivière d'origine de l'animal. L'intensité de l'activité électrique est liée à la qualité de l'eau en fonction de sa provenance. Ces observations paraissent soutenir l'hypothèse selon laquelle l'orientation sélective des reproducteurs est assurée grâce à un phénomène de conditionnement au stade jeune. Chaque rivière possède un bouquet d'odeurs caractéristiques provenant des roches, des plantes, du sol, etc. Cet ensemble d'odeurs laisserait une **empreinte olfactive** mémorisée par chaque individu juvénile.

Par ailleurs, diverses observations laissent à penser que l'orientation des reproducteurs, dès leur arrivée dans les eaux côtières, est renforcée par la perception olfactive, parmi une grande quantité d'odeurs provenant de différentes rivières, de **phéromones** produites par les juvéniles appartenant à la même population et migrant vers la mer. L'urine, les fèces, le mucus intestinal de juvéniles possèdent un effet attractif sur les reproducteurs mais aussi sur les juvéniles d'une même population. Le marquage de l'estuaire se fait par la dévalaison des jeunes saumons qui ont atteint le stade « **smolt** » et qui descendent la rivière en suivant le courant, quelques semaines avant que les premiers reproducteurs, de la même espèce et venant de la mer, ne soient arrivés à l'embouchure de cette rivière. Les mouvements de **dévalaison** des « smolts » et de migration amont des adultes se superposent pendant une période déterminée dans la rivière et dans les eaux proches de l'estuaire. L'orientation des reproducteurs jusqu'à l'estuaire du fleuve, à la recherche de la rivière originelle ou d'un de ses affluents, pourrait donc être assurée par la perception olfactive de substances provenant des « smolts ». Après la dévalaison de ces derniers, l'orientation des adultes encore en migration serait assurée par des phéromones provenant à la fois des populations de jeunes au stade « **parr** » demeurés dans la rivière et des adultes reproducteurs déjà sur les sites de frai.

La perception chimiosensorielle des congénères pourrait aussi être impliquée dans l'orientation migratoire d'autres espèces telles que la **lamproie** ou l'**anguille**.

Relations sociales

Ces interactions chimiosensorielles entre générations, qui sont déterminantes pour les migrations, interviennent également dans les comportements parentaux, vis-à-vis des juvéniles et *vice versa*. Elles sont bien étudiées chez les poissons d'eau douce.

Les relations entre individus sont, elles aussi, dépendantes de substances chimiques véhiculées par l'eau. Ainsi chez les juvéniles de saumon atlantique ou de morue, la perception chimique d'individus de même espèce et au même stade de développement les incite, en milieu contrôlé, à se rapprocher. Le caractère attractif disparaît lorsque les individus se trouvent en surdensité. Les phéromones sociales proviendraient, entre autres, des sécrétions de mucus de la peau, mais les phéromones sexuelles participeraient aussi à la régulation des

densités de population de géniteurs. La surpopulation provoque en effet l'inhibition de l'ovulation chez les femelles.

Réactions d'alarme

Des interactions chimiosensorielles peuvent intervenir entre **prédateur** et **proie**. Elles sont bien étudiées en ce qui concerne les relations entre le **vairon** et le **brochet**. La peau des cyprinidés et des siluriformes possèdent des cellules glandulaires épidermiques qui libèrent une substance d'alarme en cas de lésion de la peau, un dérivé oxydé de l'hypoxanthine. La présence d'un vairon blessé provoque la dispersion du banc auquel il appartient. Un vairon issu d'un milieu dépourvu de brochet ne présente pas de réaction de fuite lors de la première confrontation avec le prédateur. Si ce cyprinidé se trouve soumis à une association entre l'image chimique du brochet et celle de la **phéromone d'alarme**, l'odeur du brochet est ensuite perçue comme celle d'un prédateur et provoque des réactions d'évitement lors des confrontations ultérieures. Cet exemple montre que la distinction entre phéromone et allomone a quelque chose d'artificiel.

Les relations chimiosensorielles entre poissons d'espèces différentes peuvent influencer non seulement leurs déplacements, mais aussi leur répartition. Par exemple, les **réactions d'évitement** entre poissons d'espèces différentes mais susceptibles de se concurrencer pour la nourriture, peuvent à la fois contribuer à leur répartition dans des niches écologiques distinctes et favoriser une exploitation optimale des ressources trophiques du milieu. Ainsi chez l'**omble arctique** (*Salvelinus alpinus*), les juvéniles présentent des réactions d'évitement en réponse à l'odeur d'une espèce de **corégone** vivant dans le même lac. De même, les espèces comme le carrelet ou le **chabot marin** (*Myoxocephalus scorpius*) ont l'un et l'autre un effet répulsif sur le déplacement des juvéniles de morue.

Les phéromones des invertébrés

Pour les organismes qui libèrent leurs gamètes en milieu ouvert, il est indispensable qu'il y ait une synchronisation entre la production des deux types de gamètes, et que des moyens d'**attraction entre gamètes** permettent la fécondation. De tels processus ont été décrits chez les algues brunes et chez les céloentérés.

La **différenciation sexuelle** peut être contrôlée par des agents chimiques. Les larves du ver échiurien *Bonellia* se développent en petits mâles parasites si elles se fixent sur une femelle, mais deviennent des femelles si elles s'attachent à tout autre substrat. Le messenger chimique pour la détermination du sexe chez la bonellie est un pigment vert tégumentaire, produit par la trompe des femelles matures. Ce serait une substance toxique pour de nombreuses espèces.

Le **déclenchement de la ponte** ou la synchronisation de la reproduction chez certains invertébrés font appel dans un certain nombre de cas à l'émission de phéromones. Chez l'**oursin** *Paracentrotus lividus*, l'eau ayant contenu des œufs ou des spermatozoïdes stimule le déclenchement de la ponte chez les individus matures. Des mécanismes similaires sont observés chez les **ascidies** ou bien chez les **huîtres**.

Chez les **crustacés**, un certain nombre d'exemples commencent à être bien connus. Le balane *Balanus balanoides* présente un comportement reproducteur particulièrement bien étudié. Les œufs fécondés sont maintenus dans la cavité du manteau pendant toute la saison hivernale et n'éclosent qu'au moment de la multiplication phytoplanctonique (*bloom*) de printemps. A ce moment la femelle qui porte les œufs peut commencer à se nourrir et libère dans la cavité du manteau une phéromone d'éclosion. Cette phéromone agit sur les embryons en dormance et les met en activité. Leur mouvement provoque la rupture des enveloppes embryonnaires et les larves sont expulsées par les mouvements de la mère à un moment où la nourriture est abondante. La phéromone serait une **prostaglandine**.

Les larves de balane recherchent, pour leur fixation, un substrat qui a déjà été colonisé. Ce comportement est déterminé par la présence d'une protéine cuticulaire, l'**arthropodine**, qui est restée collée au substrat. Les larves de balane ont une préférence marquée pour l'arthropodine de leur propre espèce.

Chez le **crabe** *Rhytapanopeus harrisi*, ce sont des peptides provenant des protéines membranaires de la masse des œufs qui jouent le rôle de phéromones, déclenchant le comportement de « pompage » caractéristique d'une femelle en train de provoquer l'éclosion et l'expulsion de ses larves. Il s'agit d'un dipeptide, la **leucylarginine**.

Chez un autre crabe, *Callinectes sapidus*, une phéromone urinaire libérée par les jeunes femelles avant leur **mue de maturité**, déclenche chez le mâle un comportement de cour très caractéristique, destiné à attirer l'attention d'une de celles-ci. Lorsque cela est fait, il se saisit de la femelle, la cale sous son corps et la promène ainsi pendant plusieurs jours, jusqu'à ce que la mue de maturité se produise et que la copulation se déroule.

Toxines et poisons

Plus de 1200 organismes marins vénéneux ou venimeux ont été décrits. Ils sont largement répartis dans toute la faune marine, depuis les protistes jusqu'aux poissons. Les toxines et les poisons représentent souvent un moyen de **protection** contre les prédateurs mais, dans certains cas, ces sécrétions favorisent au contraire la **prédation**. Outre le fait que ces organismes vénéneux puissent être directement dangereux pour l'homme, leur présence dans les réseaux trophiques peut conduire à des **empoisonnements** de masse, qui touchent aussi bien les populations marines qu'humaines.

Les animaux venimeux

Cnidaires

Le plus petit appareil venimeux décrit est celui des cnidaires. Le **nématocyste** est un organe qui se forme à l'intérieur d'une cellule interstitielle appelée cnidoblaste. Il comprend lui-même une capsule qui s'ouvre par un opercule et qui contient un long tube enroulé ou filament creux baignant dans une matrice contenant le **venin**.

Les nématocystes sont distribués sur tout le corps mais principalement sur les tentacules. Ils sont utilisés comme armes défensives contre les prédateurs ou offensives pour la capture des proies. On distingue différents types selon que le tube est fermé, ouvert ou collant. Les **filaments** fermés du type enroulant s'entortillent et s'enchevêtrent sur l'animal visé, lorsqu'ils sont déchargés. Le filament ouvert, de type pénétrant, est armé et présente des rangées d'épines disposées en spirale qui servent à l'ancrer dans la victime. La pointe du filament est capable de pénétrer dans les tissus épithéliaux, et le venin peut être déchargé par l'ouverture dans la plaie. La capacité de pénétration est telle, chez certains nématocystes, que la cuticule chitineuse de toutes sortes d'animaux peut être percée. Le nématocyste de type glutineux répond aux stimuli mécaniques et peut être utilisé pour ancrer les tentacules lors de la locomotion.

La surface libre du nématocyste est couverte par un appareil ciliaire sensoriel qui transfère la perception au nématocyste. Chez la physalie, il est constitué d'un cnidocil entouré de stéréocils. Le cnidocil possède la structure caractéristique des cils avec microtubules et corpuscules basaux. Les anthozoaires présentent plutôt un complexe ciliaire en forme de cône et les scyphozoaires, un complexe formé de flagelles et de stéréocils. Les stéréocils sont en réalité des microvillosités de la membrane plasmique.

En laboratoire, le stimulus déclencheur peut être mécanique, chimique ou électrique. Le mécanisme le plus probable de la décharge du nématocyste est la contraction de la corbeille fibrillaire qui comprime la capsule provoquant son ouverture et l'expulsion du filament.

Les **venins** contiennent en général différentes substances chimiques, des protéines de haut poids moléculaire et des peptides de plus petite taille. Leurs effets pharmacologiques peuvent être complexes et toucher plusieurs fonctions physiologiques. On parlera de **neurotoxines**, qui en général perturbent la conduction ou la transmission nerveuse, de **cardiotoxines**, d'**hémotoxines**, de **myotoxines**, qui provoquent respectivement des troubles de la fonction cardiaque, une hémolyse des globules sanguins, une tétanie ou une hypotonie musculaire. Un seul venin peut avoir plusieurs de ces effets selon sa composition. Ces venins, comme les venins d'abeille, peuvent produire chez certaines personnes sensibilisées une réaction allergique généralisée appelée **choc anaphylactique**.

Le contact avec les cnidaires entraîne chez l'homme des lésions cutanées et d'autres manifestations cliniques dont l'importance va dépendre de l'espèce considérée et du nombre de nématocystes qui ont été déchargés. **Soixante quinze espèces venimeuses** réparties dans les différentes classes de cnidaires ont été décrites.

Les **lésions cutanées** qui reproduisent la forme des tentacules ou de l'ombelle de la méduse, peuvent s'accompagner de douleurs vives et immédiates avec une sensation de brûlure. La réaction inflammatoire se manifeste d'abord par des rougeurs, puis par la formation d'une éruption, de papules éventuellement hémorragiques, d'œdème. Les papules peuvent se transformer en vésicules avant de sécher et de desquamer.

Le contact avec les méduses vraies donne en général ce type de symptômes qui peuvent se compliquer, dans les cas les plus graves, de douleurs musculaires, de difficultés respiratoires, de spasmes abdominaux et de vomissements, de troubles cardiaques et circulatoires. Les espèces les plus dangereuses sont les physalies et les cuboméduses appelées guêpes de mer.

L'extrait de nématocystes de **physalie** paralyse les poissons et est létal pour les crabes. Le venin possède une activité protéolytique et phospholipasique et contient en outre des toxines protéiques. La **physalitoxine**, d'un poids moléculaire de 212 000, isolée des nématocystes de *Physalis physalis*, est responsable à la fois de l'effet mortel et d'une activité hémolytique du venin. Un blocage de la Na⁺, K⁺-ATPase membranaire serait à la base des dépolarisations membranaires produites par ce poison et des troubles généraux décrits plus haut.

De même, les extraits de nématocystes de *Chironex* provoquent des nécroses, sont hémolytiques et létaux. Le venin est hautement toxique pour les crevettes, les poissons et pour les souris et les rats de laboratoire. Il contient une hémolysine de poids moléculaire de 70 000 et une protéine de poids moléculaire de 150 000, dont les effets, associés à de violentes contractures, sont mortels.

Les **anémones de mer** libèrent de petits **peptides** qui ont une action **neurotoxique**.

Les toxines d'anémones ont été d'abord isolées à l'état pur à partir d'*Anemonia sulcata* avec un poids moléculaire de 2500 à 5000. Elles ont ensuite été séquencées. Les toxines d'anémones de mer sont des peptides homologues comprenant de 46 à 49 acides aminés à l'exception de la toxine III d'*Anemonia sulcata*, qui n'en contient que 27.

Ces peptides, injectés chez les crustacés, les poissons et les mammifères produisent des paralysies et des changements cardiovasculaires. Injectées chez le crabe, les toxines provoquent des convulsions et des paralysies, et sont létales à une concentration de 2 µg/kg.

L'anthopleurine A isolée chez *Anthopleura xanthogrammica*, que l'on trouve dans la mer Adriatique, produit les mêmes effets. Il en va de même de la toxine préparée à partir d'une anémone des Caraïbes, *Condylactis gigantea*.

La **palytoxine** extraite des coraux mous du genre *Palythoa* est un poison des plus puissants. Sa découverte dans les années soixante est liée aux coutumes hawaïennes. C'est une substance non protéique de poids moléculaire voisin de 2700 et de structure chimique inhabituelle. Sa production est liée au cycle reproducteur des polypes.

Glandes à venin chez les invertébrés

Chez les **annélides polychètes**, le venin est associé à leurs soies ou à leurs mâchoires. Le contact avec les vers des genres *Eurythoe*, *Chloeia* et *Hermodice* provoquent des sensations cuisantes, dues au fait que leurs soies sont creuses et remplies d'un fluide agressif. La rupture de ces épines dans la peau permet l'écoulement du venin dans la blessure.

Les espèces du genre *Glycera* ont, dans la cavité buccale, une trompe dévaginable, équipée de 4 **mâchoires** cuticulaires possédant des crochets incurvés, qui sont connectés à une glande à venin qui se trouve à l'intérieur du pharynx. Le venin contient un groupe de toxines macromoléculaires possédant une activité protéolytique d'une part, et d'autre part un effet cardiotoxique sur le cœur de daphnie.

Les **némertes** sont des vers carnivores qui se nourrissent d'annélides, de mollusques, de crustacés et même de poissons. Ils capturent leurs proies grâce à un organe particulier, le proboscis qui est logé dans une cavité indépendante du tube digestif et qui peut être projeté à l'extérieur par de rapides contractions musculaires. Le **proboscis** est couvert de mucus qui englue les proies et peut être muni de barbes ou d'un stylet pour percer et piquer celles-ci. L'envenimement par certains némertiens intervient lorsque le proboscis est détendu de façon fulgurante, à l'image d'un archer qui décoche une flèche vers sa proie ou son agresseur. Le venin induit chez les crustacés des tremblements, des convulsions spasmodiques suivies par une paralysie flasque et la mort. Le venin est composé de **peptides** de faible poids moléculaire, de 6000 à 10000. Ces toxines agissent de façon non spécifique sur les membranes cellulaires en modifiant leur perméabilité, provoquant en particulier une dépolarisation des tissus excitables.

Chez les **échinodermes**, environ 80 espèces sont connues pour être venimeuses ou vénéneuses. Chez les étoiles de mer et les oursins, des **glandes à venin** sont associées aux pédicellaires qui entourent les piquants et parfois aux piquants eux-mêmes. On a décrit des effets létaux sur différents invertébrés, de ces venins extraits de pédicellaires. Outre des toxines protéiques, le venin contient de la **bradykinine**, petit peptide actif du sang humain.

Certaines espèces d'**holothuries** possèdent un organe défensif, les **tubules de Cuvier**, qui se forment à partir du tronc commun respiratoire et digestif. Quand l'animal est dérangé, il émet ces tubules par l'anus. Ils deviennent extrêmement collants et l'attaquant se trouve complètement pris au piège. Les filaments s'allongent énormément et se détachent de l'holothurie qui s'échappe. Chez certains concombres de mer, l'émission des filaments s'accompagne de la production d'une toxine capable de tuer des poissons et d'autres animaux. Chez ceux qui ne possèdent pas de tubules, la toxine peut être émise directement par la peau.

En fait, ces animaux de même que certaines étoiles de mer émettent des substances repoussantes de la famille des **saponines**, astérosaponine ou **holothurine**, qui sont des molécules apparentées au cholestérol et aux hormones stéroïdes (glycosides de triterpènes tétracycliques dérivés du lanostérol). Les saponines ont des propriétés **hémolytiques** et cytolytiques. Les holothurines produisent des modifications irréversibles des membranes excitables des nerfs et des jonctions neuromusculaires. On retrouve ce type de molécules (**hétérosides**) chez les plantes, en particulier chez la digitale.

Certains **mollusques** gastropodes et céphalopodes possèdent également des appareils à venin qui sont associés à la partie antérieure de l'appareil digestif et qui sont liés aux habitudes carnivores de ces animaux.

Chez les **gastropodes**, les espèces les plus dangereuses appartiennent au genre *Conus* et vivent dans les régions tropicales et subtropicales.

L'appareil à venin comprend un bulbe musculaire, un long conduit enroulé, connecté à la radula qui porte des rangées de dents creuses remplies de venin. Les **dents radulaires** chez les **cones** ressemblent à des aiguilles transparentes, de 1 à 10 mm de long. Les dents empoisonnées sont violemment projetées au travers du proboscis dans la proie au moment de la piqûre. Certaines espèces de cones sont piscivores. Ils décochent leurs traits sur des poissons parfois plus grands qu'eux. Le venin paralyse la proie qui est avalée en entier. Une grande variété de **neurotoxines** qui agissent spécifiquement sur différents types de canaux ioniques membranaires ont été isolées. Ce sont des **peptides** de faibles poids moléculaires. La μ -conotoxine bloque les canaux sodiques musculaires, la toxine ω bloque certains canaux calciques.

D'autres **gastropodes** sont toxiques comme les *Murex*, les *Thais*, les *Neptunea*. Les glandes salivaires et les glandes hypobranchiales contiennent, outre diverses amines, des esters de la choline, qui ont des propriétés **muscariniques** ou **nicotiniques**. Les glandes hypobranchiales du *Murex* produisent une sécrétion qui devient d'un violet brillant à la lumière du soleil et qui dégage une odeur fétide. Cette sécrétion est rendue toxique par la présence de **murexine** ou urocanylcholine.

L'appareil à venin des **octopodes** est une partie intégrante du tube digestif. Les sécrétions servent à la capture des proies comme à la digestion. Il est composé de deux paires de **glandes salivaires**, antérieures et postérieures, et d'un bulbe buccal très musclé pourvu d'un bec. Les glandes postérieures déversent leur sécrétion dans un canal commun qui s'ouvre au niveau de la radula, en avant de la langue. Elles produisent des **amines biogéniques** en grandes quantités. Ces molécules sont dérivées des acides aminés aromatiques, phénylalanine, tryptophane et tyrosine, et de l'histidine, et portent un groupement amine. Elles comprennent les catécholamines avec l'adrénaline, la noradrénaline et la dopamine, la tyramine et l'octopamine, la sérotonine ou 5-hydroxytryptamine, l'histamine. Toutes ces molécules affectent le comportement de nombreux types cellulaires et en particulier des neurones. Injectées en excès, elles provoquent des troubles cardiaques, vasculaires, respiratoires, etc. C'est ce cocktail qui explique les réactions cutanées, parfois importantes, et l'état de faiblesse observé après une morsure d'octopode. Dans les eaux australiennes, les morsures de l'octopode *Hapalochlaena maculosa* peuvent être extrêmement graves en raison de la présence de tétrodoxine, un poison mortel caractéristique de certains poissons tropicaux.

Poissons

Différentes espèces de raies pastenagues portent des **aiguillons venimeux** au niveau de la queue. La glande à venin se trouve à l'intérieur du dard.

Les vives, les uranoscopes, les ptéroïis, les synancées portent des **épines venimeuses** soit sur le dos, soit sur les opercules. Les piqûres de synancée sont les plus dangereuses. L'envenimement provoque une douleur vive, une nécrose de la plaie. Dans les cas les plus graves, des troubles cardio-vasculaires peuvent être mortels.

Organismes vénéneux et substances répulsives

Un certain nombre d'organismes marins libèrent, dans leur environnement, des substances agressives ou répulsives. C'est le cas d'éponges, de coraux, d'échinodermes auxquels il faut ajouter différentes espèces d'algues.

Beaucoup d'espèces qui se défendent de la sorte sont fixées au substrat. Par exemple, l'**alcyonaire** *Sarcophyton glaucum* dégage un produit repoussant, la **sarcophine**, de formule $C_{20}H_{28}O_3$. Dans la mer Rouge, ces coraux ne sont pas broutés par les prédateurs, et on a observé que les poissons meurent lorsqu'ils sont transportés dans des récipients contenant *S. glaucum*.

Les **éponges** relâchent également dans leur environnement une substance toxique. *Tedania toxicalis* tue en moins d'une heure les poissons, mollusques et crustacés récoltés dans un seau en sa compagnie.

Il semble bien qu'il y ait une sélection naturelle de ce moyen de défense chimique, car on trouve le plus grand nombre d'espèces toxiques chez les invertébrés exposés au broutage par les poissons sur la face nord de la Grande Barrière de Corail en Australie : 73 % d'invertébrés vivant dans des lieux exposés sont toxiques, et parmi ceux-ci, 60 % des éponges.

L'empoisonnement par les éponges chez l'homme est généralement dû à l'abrasion de la peau qui résulte de leur manipulation, et qui est due à la présence de fins spicules siliceux ou calcaires dans leur squelette.

Parmi les substances toxiques incriminées, on citera la **subéritine**, protéine extraite de *Suberites domunculus* qui vit en Méditerranée, ensuite l'**acide 9-isocyano-pupukeanane**, un sesquiterpène présent chez *Hymeniacidon* dont le nudibranche *Phyllidia varicosa* se nourrit et enfin l'**acide okadaïque**, isolé chez *Halichondria okadai*, responsable aussi du syndrome diarrhéique provoqué par certains dinoflagellés.

Les éponges sont les invertébrés marins qui ont été les plus étudiés du point de vue de leur composition chimique. Elles sont la source de nouvelles substances chimiques dont l'intérêt pharmacologique a été montré. L'intérêt pour la chimie des éponges a débuté avec la découverte de deux nucléosides, la **spongouridine** et la **spongothymidine**, isolées à partir de *Tethya crypta*, et qui ont servi de modèle pour synthétiser un analogue chimique, l'**Ara C**, doué de propriétés antivirales et **antitumorales**. Depuis, de nombreuses substances biologiquement actives ont été extraites des éponges et, parmi celles-ci, des terpénoïdes, des dérivés halogénés de la tyrosine, des dérivés du bromopyrole et des dérivés prénylés des benzoquinones. Les **furospongines** extraites de *Spongia officinalis* sont des **antibiotiques**. Ces composés terpéniques sont très astringents au goût, ce qui peut rendre les éponges très désagréables pour les prédateurs. Les dérivés de la dibromotyrosine contiennent de la bromine et possèdent des propriétés antibiotiques puissantes. De ce point de vue, *Verongia* est particulièrement riche. Les dérivés des **benzoquinones** sont intéressants dans la mesure où, chez d'autres invertébrés, des composés apparentés servent à brouiller le sens olfactif des prédateurs.

La glande digestive des **aplysies** contient, entre autres molécules toxiques, des sesquiterpènes halogénés, notamment l'aplysiatoxine, qui proviennent des algues rouges du genre *Laurencia* dont les nudibranches se nourrissent.

La consommation par l'homme de **certaines espèces de poissons tropicaux**, les poissons-globes (tétraodontidés), les poissons porcs-épics (diodontidés), les poissons-lunes (*Mola*), provoquent des empoisonnements mortels, dus à la présence de **tétrodotoxine**, particulièrement concentrée dans les viscères, dans les gonades et la peau. Les muscles en sont généralement exempts. L'apparition et le taux de toxine sont liés au cycle de reproduction et la concentration la plus grande est observée avant le frai, qui a lieu au printemps, début de l'été. Les premiers symptômes commencent par une paralysie des lèvres et

de la langue suivie d'une faiblesse généralisée. La **paralysie** s'étend ensuite progressivement et la mort survient dans les 6 à 8 heures qui suivent l'ingestion du poison car il n'y a pas d'antidote. Le fugu, un poisson-globe, est pourtant très apprécié des Japonais qui forment des cuisiniers spécialisés dans l'art d'éliminer les parties toxiques de ce poisson, sans contaminer la chair.

La tétródotoxine est une **guanidine hétérocyclique** qui bloque la dépolarisation des membranes excitables en se liant au **canal sodique**. Il en résulte une inhibition de la contraction musculaire, de l'activité cardiaque et de la conduction nerveuse. La dose mortelle pour l'homme est de 10 µgr/kg, ce qui la classe bien avant la muscarine ou le curare parmi les poisons dangereux.

Les empoisonnements par la chaîne alimentaire

Une autre cause d'intoxication alimentaire chez l'homme est due à la **consommation de moules ou d'autres coquillages**. Ceux-ci sont vecteurs de toxines produites par des **espèces phytoplanctoniques** empoisonnées qu'ils ont ingérées et qui se sont accumulées dans leur tube digestif. Généralement, ces coquillages ne sont pas sensibles à ces toxines et deviennent particulièrement dangereux pour l'homme. L'empoisonnement des coquillages est lié à une multiplication exceptionnelle et momentanée de ce type de phytoplancton, en particulier les **dinoflagellés**.

On distingue une série de manifestations cliniques liées à l'absorption de coquillages qui sont appelées en anglais « **shellfish poisoning** » ou SP :

- Le **syndrome diarrhéique** ou **DSP** est provoqué par des toxines qui modifient la perméabilité du tube digestif, provoquant de la diarrhée, et accompagné de vomissements et de maux de tête. L'**acide okadaïque**, $C_{44}H_{38}O_{13}$, et d'autres dinophysines sont responsables de ces symptômes. Elles sont produites par une dizaine d'espèces du genre *Dinophysis*.
- Le **syndrome paralytique** ou **PSP** est caractérisé par une paralysie musculaire et des difficultés respiratoires qui peuvent être mortelles. Les **saxitoxines** qui en sont la cause appartiennent à une famille d'au moins 18 composés qui diffèrent dans leur degré de toxicité. Il s'agit de guanidines hétérocycliques. Ces toxines agissent en bloquant les canaux sodiques nerveux et musculaires. Des dinoflagellés appartenant aux genres *Prorocentrum*, *Gonyaulax* et *Alexandrium* sont responsables de ce type d'empoisonnement (**fig. 14**).
- Le **syndrome neurotoxique** ou **NSP** est dû à un autre dinoflagellé, *Ptychodiscus brevis* (anciennement *Gymnodinium breve*), qui fournit une série de toxines, appelées **brevetoxines**. Ce sont des chaînes carbonées composées d'une dizaine de cycles fusionnés. Elles dépolarisent les cellules nerveuses et musculaires, ce qui explique les symptômes neurologiques associés à leur ingestion. Les premiers signes sont digestifs avec apparition de nausées, vomissements et douleurs abdominales. Viennent

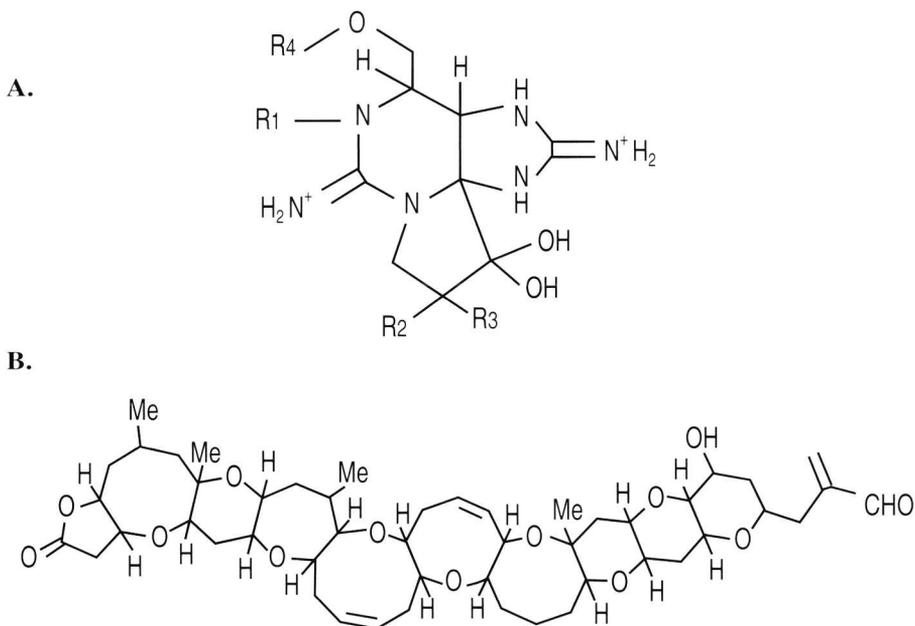


Fig. 14. Structure chimique de deux toxines de dinoflagellés.

A. La saxitoxine est produite par les genres *Prorocentrum*, *Gonyaulax* et *Alexandrium* ; cette guanidine hétérocyclique est responsable du syndrome paralytique produit par l'absorption de coquillages empoisonnés.

B. La brevetoxine responsable du syndrome neurotoxique est une longue chaîne carbonée composée de cycles fusionnés ; elle est synthétisée par *Ptychodiscus brevis*.

Structure of two dinoflagellate toxins.

A. Saxitoxin from the dinoflagellates *Prorocentrum*, *Gonyaulax* and *Alexandrium* is a guanidinium-containing compound which induces a shellfish poisoning syndrome described as paralytic.

B. Brevetoxins are polycyclic ether compounds which are responsible for the neurotoxic syndrome and are produced by the dinoflagellate *Ptychodiscus brevis*.

ensuite des douleurs musculaires, des vertiges, de l'anxiété, de la sudation et des picotements périphériques.

- Le **syndrome vénérupinique** ou **VSP** est provoqué par l'ingestion de palourdes (*Venerupis semidecussata*), qui sont infectées par une autre espèce de dinoflagellé (*Prorocentrum minimum*). La **vénérupine** est une substance hépatotoxique qui entraîne une nécrose hémorragique du foie, à la fois fulminante et mortelle.
- Le **syndrome amnésique** ou **ASP** a été décrit récemment sur la côte atlantique canadienne. Les personnes admises à l'hôpital, après ingestion de moules, présentaient également les troubles digestifs déjà décrits, mais certains patients souffraient d'une perte permanente de la mémoire à court terme. La toxine responsable de ce trouble particulier est produite

par une **diatomée**, *Pseudonitschia pungens*, qui synthétise de l'**acide domoïque**. Celui-ci détruit la transmission neurochimique normale dans le cerveau en se fixant aux récepteurs de l'acide kaïnique, le neuromédiateur de l'hippocampe. La dépolarisation prolongée des neurones provoquée par l'acide domoïque, peut entraîner la dégénérescence et la mort cellulaire. Les déficits de mémoire chez les victimes de l'ASP résultent apparemment de lésions irréversibles de l'hippocampe où les récepteurs de l'acide kaïnique sont particulièrement nombreux.

Les coquillages ne sont pas les seuls vecteurs des toxines phytoplanctoniques. L'**empoisonnement ciguatérique**, qui résulte de l'absorption de poissons contaminés (« **fish poisoning** »), provoque dans les régions tropicales et subtropicales plus de dégâts que n'importe quelle autre sorte d'aliment marin. Dix mille à cinquante mille individus seraient touchés chaque année. Les ciguatoxines élaborées par les dinoflagellés *Gambierdiscus toxicus* et *Prorocentrum concavum* s'accumulent au long de la chaîne alimentaire. Les dinoflagellés vivent attachés sur des algues qui sont broutées par les poissons herbivores. Les toxines ciguatériques sont solubles dans les graisses et sont ainsi mises en réserve dans les tissus du poisson. Elles traversent la chaîne alimentaire vers les poissons **carnivores**. Les viscères, le foie mais aussi les gonades sont riches en toxines. Les poissons les plus dangereux sont les carnivores les plus gros et les plus âgés. Les poissons impliqués dans ce type d'empoisonnement humain sont les mérus, les barracudas, les murènes, et différents poissons des récifs coralliens. Le syndrome ciguatérique (ou **CFP**), du nom local d'un gastropode herbivore des Caraïbes qui provoque la même intoxication, est composé de manifestations digestives et nerveuses comparables à celles de l'empoisonnement **neurotoxique**.

Les exemples de toxines qui traversent la chaîne alimentaire se multiplient dans les études récentes. Des tonnes de harengs sont morts après avoir consommé de petits gastropodes planctoniques qui avaient mangé des dinoflagellés du genre *Alexandrium*. Des baleines à bosse avaient dans l'estomac des maquereaux contenant de la saxitoxine concentrée dans le foie et les reins. Des pélicans et des cormorans ont été trouvés empoisonnés par des anchois contenant de l'acide domoïque.

Les algues vertes benthiques du genre *Caulerpa*, normalement comestibles, sont consommées par les orientaux, particulièrement aux Philippines. Elles deviennent toxiques au moment de la saison des pluies et émettent en cas de lésion des toxines, la **caulerpine** et la caulerpicine. Ces toxines sont transférées aux coraux mous, aux gastropodes au travers de la chaîne alimentaire, ou chez l'homme par ingestion directe des algues séchées. Chez celui-ci, elles produisent des paresthésies de la bouche, de la langue et des extrémités, avec une sensation de froid. Des vertiges, de l'ataxie et une détresse respiratoire peuvent également intervenir. Ces manifestations cliniques disparaissent en général dans les douze heures suivantes.

Les **cyanobactéries** *Oscillatoria* et *Trichodesmium* sont, à certaines époques, les organismes chlorophylliens les plus abondants du phytoplancton. Les *blooms* de *Trichodesmium* colorent la mer en rouge. C'est de là que la mer Rouge tirerait son nom.

Le contact avec les cyanobactéries provoque des **dermatites** sévères appelées dermatites des algues. Les agents irritants sont d'une part la débromoaplysiatoxine, une substance isolée antérieurement dans la glande digestive des aplysies, et d'autre part la lyngbyatoxine produite par *Microcoleus lyngbyaceus*, substance très toxique qui entraîne l'apparition de papules vésiculeuses sur la peau. *Trichodesmium*, encore appelé sciure de mer, est responsable d'épisodes de mortalité massive chez les poissons.

Le phytoplancton peut en effet directement tuer la faune marine sans passer par la chaîne alimentaire. C'est le cas des diatomées *Prymnesium parvum* et *Chrysomulina polylepis*. Cette dernière a fait son apparition sur les côtes de Norvège, en 1989, dans une floraison particulièrement intense, menaçant les élevages de saumon, tuant étoiles de mer, crabes, mollusques gastropodes et poissons de même que la faune et la flore microscopiques. Les poisons produits par ces diatomées ont des effets cytolytiques et hémolytiques qui expliquent les symptômes des poissons mourants : la rupture des branchies, l'œdème et l'hypoxie. Des acides gras polyinsaturés et des galactolipides seraient responsables de l'effet cytolytique.

Le dinoflagellé *Gymnodinium breve*, qui est responsable des empoisonnements neurotoxiques, fait également des ravages dévastateurs dans la faune piscicole du golfe du Mexique. Les poissons qui nagent au travers des *blooms* phytoplanctoniques, provoquent la rupture de ces unicellulaires fragiles, qui libèrent leurs neurotoxines sur les branchies des poissons. Ceux-ci sont asphyxiés en peu de temps et des tonnes de poissons morts couvrent parfois les plages de Floride.

Ces événements catastrophiques, qui sont liés à des *blooms* phytoplanctoniques, sont souvent décrits sous le terme de **marée rouge** en raison du changement de coloration des eaux marines qui résulte de cette prolifération massive. La multiplication de ces marées toxiques ces vingt-cinq dernières années paraît être liée à l'accroissement de la pollution des eaux côtières qui reçoivent les déchets industriels, agricoles et domestiques. Des apports anormaux en nutriments favorisent davantage la croissance des populations de dinoflagellés que celle des populations de diatomées, qui est liée à la présence de silice dans l'eau de mer.

On observe actuellement une augmentation de la fréquence des marées rouges le long des côtes européennes et américaines et une extension des zones qui sont touchées. La propagation à tout l'hémisphère Sud de l'empoisonnement paralytique dû à l'absorption de coquillages paraît être liée à la pollution côtière plus récente dans ces régions, mais aussi aux pratiques maritimes des

grands cargos qui remplissent leurs ballasts avec des eaux contaminées. On trouve dans le sédiment de ces réservoirs des milliers de **dinoflagellés enkystés** appartenant à des espèces toxiques.

Mode d'action des neurotoxines

L'action des neurotoxines s'expliquent par leur affinité spécifique soit pour les canaux ioniques membranaires, soit pour les récepteurs des neuromédiateurs au niveau des synapses nerveuses ou neuromusculaires. La découverte, l'isolement et la caractérisation chimique de ces molécules ont permis d'étudier les récepteurs membranaires auxquels elles se lient de façon privilégiée, d'isoler ceux-ci et d'en comprendre la structure et le fonctionnement.

On prendra comme exemple le **canal sodique** des membranes excitables, dont l'étude doit beaucoup aux neurotoxines marines (**fig. 15**).

L'étude du canal sodique a débuté par les techniques de l'électrophysiologie qui permettent une mesure directe des variations de perméabilité ionique en fonction du temps et du potentiel de membrane. Le potentiel d'action de l'axone nerveux est dû à un accroissement de la perméabilité au sodium de la membrane suivie d'une augmentation retardée de la perméabilité au potassium. Par la technique du voltage imposé, il a été montré que la variation de perméabilité au sodium est un phénomène biphasique qui fait intervenir deux processus dépendant du potentiel : l'activation qui contrôle l'accroissement de perméabilité pendant la dépolarisation, et l'inactivation qui ramène la perméabilité au sodium à son niveau de repos pendant une dépolarisation maintenue.

Les neurotoxines qui affectent le canal sodique modifient l'une ou l'autre de ces propriétés (**fig. 16**).

La **tétrodotoxine** et la **saxitoxine** bloquent la genèse du potentiel d'action, sans dépolariser l'axone. Elles se fixent à l'extérieur du canal sodique empêchant les ions sodium de pénétrer dans le canal protéique. La constante de dissociation est de l'ordre de 5 nM, ce qui montre la spécificité de la liaison avec le canal sodique. Les **conotoxines** agissent sur le même site. Les **toxines d'anémone**, comme les toxines α de scorpion, inhibent la phase d'inactivation et conduisent à des dépolarisations prolongées des fibres nerveuses. Les **breve-toxines** liposolubles agissent comme les alcaloïdes et la batrachotoxine en modifiant aussi bien les propriétés d'activation que d'inactivation, conduisant à une dépolarisation persistante de la cellule excitable.

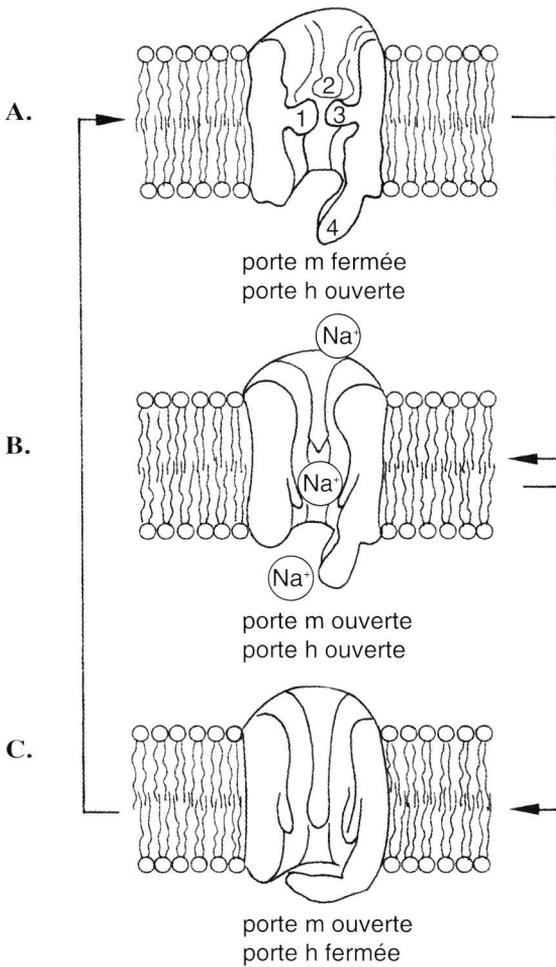


Fig. 15. Représentation du cycle d'activité du canal sodique des membranes excitables : le canal passe : **A**, d'un état de repos dans la membrane polarisée où la porte d'activation *m* (1-2-3) est fermée et la porte d'inactivation *h* (4) ouverte ; **B**, à un état activé lorsque la membrane est dépolarisée : la porte *m* s'ouvre et les ions sodium traversent le canal, accroissant la dépolarisation de la membrane ; **C**, celle-ci entraîne la fermeture de la porte d'inactivation *h* (redessiné d'après WITHERS, 1992).

*Schematic diagram of the activation cycle of the sodium channel. Channels are closed at the resting state with activation *m* gate closed and inactivation *h* gate open (A). Channels open transiently upon membrane depolarization (B) because of the closing of the inactivation *h* gate (C).*

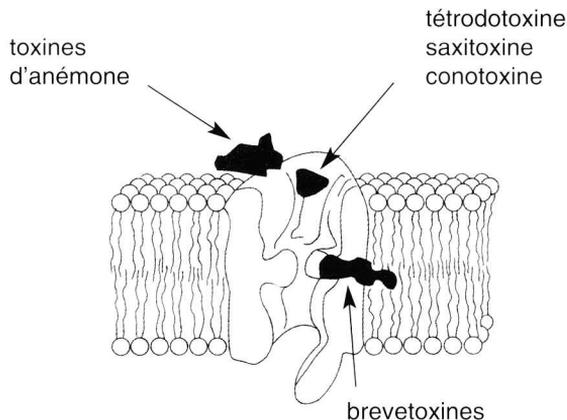


Fig. 16. Sites de fixation des neurotoxines marines sur le canal sodique : la tétrodoxine, la saxitoxine et les conotoxines se fixent à l'entrée du canal, s'opposant à la pénétration des ions sodium ; les toxines d'anémone se lient à l'extérieur du canal et empêchent sa fermeture ; les brevetoxines liposolubles ont une action intramembranaire et modifient à la fois les propriétés d'activation et d'inactivation du canal. *Binding sites of marine neurotoxins on the sodium channel. Tetrodotoxin and saxitoxin are strong blocking agents which bind to the external opening of the channel. Anemone toxins bind to a distinct external site impairing the inactivation process. Lipid-soluble brevetoxins have a buried binding site in the membrane and increase channel permeability.*

L'environnement physique

Gravité, vibrations, signaux électriques et magnétiques

Introduction

La plupart des animaux ont établi des relations spatiales bien définies avec leur environnement. Ils ont primitivement développé une face dorsale tournée vers le zénith et une face ventrale regardant le centre de la terre, qui sont traversées par un **axe vertical** orienté dans le sens de la force de gravité terrestre (**fig. 17**).

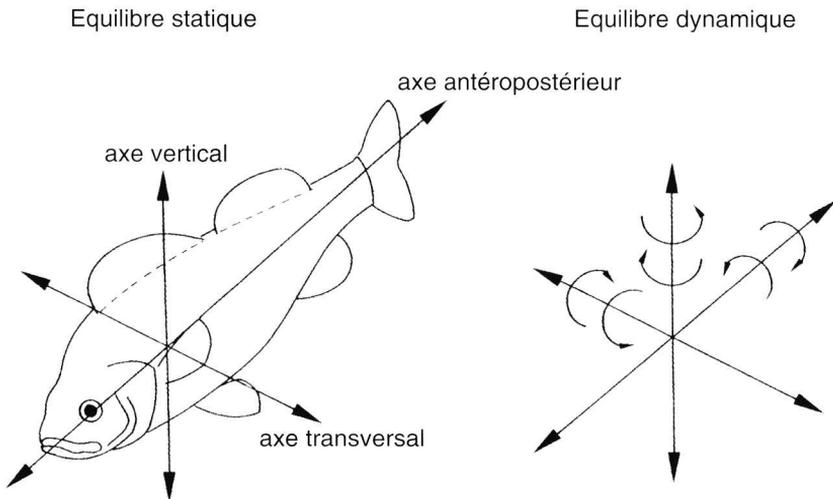


Fig. 17. Schéma illustrant les variables directionnelles et le sens des rotations angulaires auxquelles est confronté un poisson pélagique pour maintenir son orientation spatiale (d'après WATERMAN, 1989).
To maintain its spatial orientation, a pelagic fish must take into account changes in direction and in angular rotation which are possible along and around the three body axes.

Beaucoup d'entre eux ont une symétrie bilatérale et une région céphalique différenciée portant, entre autres, des organes sensoriels particulièrement utiles à l'orientation spatiale, comme les récepteurs de la vision, de l'olfaction et de l'audition. Ces dispositions anatomiques définissent deux **axes horizontaux** supplémentaires, transversal et antéro-postérieur, autour desquels l'animal peut être amené à effectuer des rotations dans le sens ou non des aiguilles d'une montre. L'animal est donc confronté, pour maintenir son orientation spatiale, à des variables directionnelles auxquelles s'ajoute le temps.

Certains poissons téléostéens, comme les hippocampes, font exception à ce schéma général, et sont adaptés soit anatomiquement, soit physiologiquement à des positions acrobatiques ou inhabituelles.

Le maintien de l'orientation spatiale peut paraître relativement simple lorsque l'animal se tient immobile dans la colonne d'eau. La gravité lui fournit les références verticale et horizontale dont il a besoin. Par contre l'animal qui est en train de nager doit détecter et corriger toute déviation qui intervient pendant sa course. Il doit percevoir les changements de mouvement par rapport à la ligne droite et les rotations angulaires de son corps. Comme ces changements sont possibles le long et autour des trois axes du corps, six variables sont impliquées. Une septième, le temps, doit être incluse car la vitesse et la durée du changement doivent aussi être évaluées. L'animal contrôle toutes ces possibilités avec ses organes **statorécepteurs**, confronte ces informations à celles reçues par les **extérocepteurs** visuels, auditifs, olfactifs, qui captent les autres signaux environnementaux, et fournit enfin une réponse appropriée (**fig. 18**).

L'animal immobile perçoit donc la force de gravité qui s'exerce sur ses structures, et l'animal en mouvement, les forces d'inertie qui s'y appliquent. La perception des déformations mécaniques est une propriété de nombreuses cellules, qui sont excitées par des stimuli de contact qui étirent ou plissent leur membrane plasmique. On peut le démontrer aisément chez les protozoaires et d'autres cellules qui ne sont pas particulièrement spécialisées dans la mécanoréception. Les réactions d'évitement aux stimuli de contact sont probablement à l'origine du développement de **mécanorécepteurs** qui, chez les groupes d'animaux les plus évolués, perçoivent les déformations provenant de contacts locaux, comme celles émises par des sources distantes, et informent le système nerveux des variations de pression à l'intérieur du corps, comme de celles prenant naissance dans l'environnement extérieur.

Les **propriorécepteurs**, situés au niveau du système musculosquelettique des organes locomoteurs, transmettent continuellement des informations au système nerveux central de telle façon que les tensions musculaires soient ajustées de façon adéquate et que l'**équilibre** du corps soit maintenu. Ils participent tout autant à la **kinesthésie** qui est le sens du mouvement. On trouve à l'intérieur du corps d'autres mécanorécepteurs, comme les récepteurs de pression dans les viscères qui interviennent dans des phénomènes aussi divers que la sensation des pressions hydrostatiques et des troubles viscéraux douloureux.

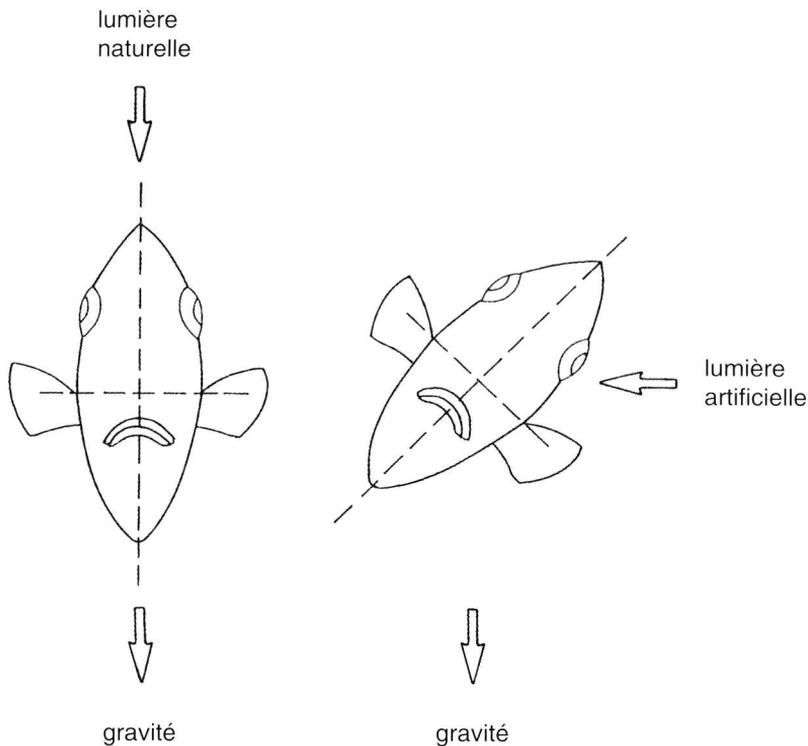


Fig. 18. La gravité, dirigée vers le fond de l'océan et perçue par les statorécepteurs, et la lumière, venant de la surface et reçue par les yeux, contrôlent ensemble l'orientation spatiale du poisson. Si le poisson est illuminé latéralement par un éclairage artificiel, il prend une position plus ou moins couchée résultant des informations conflictuelles perçues par ces deux types de récepteurs (simplifié d'après WATERMAN, 1989).

Spatial orientation of a bony fish is controlled by the downward direction of gravity sensed by the statocysts and by the downward direction of the light sensed by the eyes. When the fish is illuminated laterally, it rotates, turning its back toward the light by an angle depending on the conflicting inputs which are received.

La perception des vibrations du milieu extérieur, provenant de sources distantes, fournit des informations souvent vitales pour l'animal, concernant les dangers de son environnement, la présence des prédateurs, des partenaires et des proies. Les vibrations de basses fréquences peuvent être perçues par n'importe quel type de mécanorécepteur. La capacité de recevoir des ondes sonores de plus hautes fréquences est apparue, chez les vertébrés, avec la formation, à partir du **canal de la ligne latérale**, de l'**oreille interne** qui comprend à la fois l'organe statorécepteur et l'appareil auditif. Le sens de l'**audition** est la clé du développement de la communication sonore, du **langage** parlé et d'un mode de navigation dans le milieu marin, propre aux mammifères qui y pratiquent l'**écholocalisation**.

Les mécanorécepteurs mesurent en principe des déplacements physiques mais traitent des informations très diverses, comme l'étirement et le fléchissement des couches conjonctives, le mouvement de soies et de cils sensoriels, l'étirement musculaire, le mouvement des fluides internes et externes, les perturbations de l'équilibre statique et dynamique, l'audition.

Chez certains poissons, des mécanorécepteurs de la ligne latérale ont été modifiés pour recevoir les variations de champ électrique et peut-être pour détecter le champ magnétique terrestre. Parallèlement au développement d'**organes électrorécepteurs**, se sont mis en place des **organes électriques** émetteurs qui permettent à certains poissons de pratiquer l'**électrolocalisation** et la **communication intraspécifique**.

2.1. Les mécanorécepteurs

Les mécanorécepteurs varient grandement en complexité structurelle. Il peut s'agir soit de neurones nus qui répondent aux forces mécaniques qui s'exercent sur eux, comme les récepteurs de pression dermique, soit de neurones connectés à une soie ou un cil chez les invertébrés ou les mammifères, soit de terminaisons nerveuses en rapport avec des structures simples, comme les corpuscules de Pacini, ou élaborées, comme dans l'organe de la ligne latérale et l'oreille des vertébrés. Ces derniers possèdent des cellules sensorielles ciliées très spécialisées, pourvues d'un kinocil et de stéréocils.

Bien que la sensibilité mécanique soit un phénomène très répandu dans les cellules animales, le **phénomène de transduction** n'est pas encore clairement défini au niveau des mécanismes moléculaires mis en jeu. Le schéma le plus simple est l'étirement de la membrane cellulaire du récepteur, terminaison nerveuse ou cellule sensorielle, qui ouvre de ce fait des canaux ioniques sensibles à cet étirement. La question clé est de savoir quels sont les composants moléculaires qui bougent et comment ce mouvement est transposé en un changement de conductance, de perméabilité des canaux ioniques protéiques. Comme la membrane elle-même est fluide, étant donné sa structure lipidique, il n'est pas vraisemblable qu'elle soit elle-même le siège d'une distension ou d'un stress mécanique. Les sites les plus probables sont le cytosquelette interne ou la matrice extracellulaire. Un étirement de l'une de ces structures, ou des deux, pourrait être transmis aux protéines membranaires de type canal, déterminant un changement de conformation moléculaire de ces dernières et une modification subséquente de leur perméabilité (**fig. 19**).

On considère, dans cette hypothèse, que la sensibilité mécanique de la cellule est due à la présence dans la membrane plasmique de récepteurs protéiques spécifiques plutôt qu'à une sensibilité générale de la membrane. Ces récepteurs protéiques seraient concentrés ou localisés dans des portions spécialisées de membranes réceptrices spécifiques, cils ou microvillosités. A l'appui de cette vue, est le fait que l'énergie minimale requise pour activer un mécanorécepteur

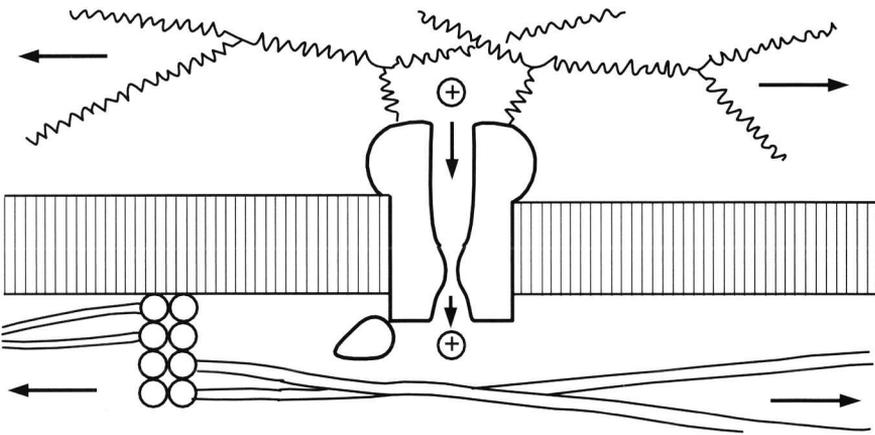


Fig. 19. Transduction d'un stimulus mécanique (↔) en une variation de perméabilité cellulaire : l'étirement du cytosquelette ou de la matrice extracellulaire modifie la conformation moléculaire et la conductance ionique des protéines de type canal insérées dans la membrane réceptrice (d'après SHEPHERD, 1988).

Transduction of a mechanical stimulus (↔) into a cellular permeability change. Stretch or tension pulled on the membrane cytoskeleton or on the extracellular matrix is transmitted on the channel proteins within the membrane. This would lead to a change in molecular conformation and ionic conductance of these membrane receptors.

est de 10^{-18} joule ou même encore moins. C'est un seuil d'énergie comparable à celui d'un photorécepteur ou d'un chimiorécepteur. Cette similitude suggère que l'énergie mécanique puisse être concentrée ou localisée à des portions de membrane réceptrice spécifiques telles que les cils ou les microvillosités.

Corpuscule de Pacini

Le corpuscule de Pacini est un récepteur dermique profond qui se retrouve également au niveau des tissus conjonctifs musculaires, osseux et mésentériques des tétrapodes, et qui est sensible aux variations de pression. La terminaison nerveuse dépourvue de sa gaine de myéline est encapsulée dans les lamelles de cellules accessoires qui paraissent jouer le rôle de ressorts et d'amortisseurs. La portion terminale dendritique de l'axone est dépolarisée par un accroissement de pression. Ce signal électrique, appelé **potentiel récepteur**, se propage électrotoniquement à la portion myélinisée de la fibre, où un potentiel d'action autorégénératif est déclenché. La dépolarisation propagée, qui sert de signal déclenchant au potentiel d'action, est le **potentiel générateur**. Le corpuscule de Pacini présente uniquement une réponse au moment du changement de pression. Cette réponse « ON-OFF » est due à la présence du coussin de cellules accessoires qui atténue une grande partie de l'énergie mécanique du stimulus (**fig. 20**).

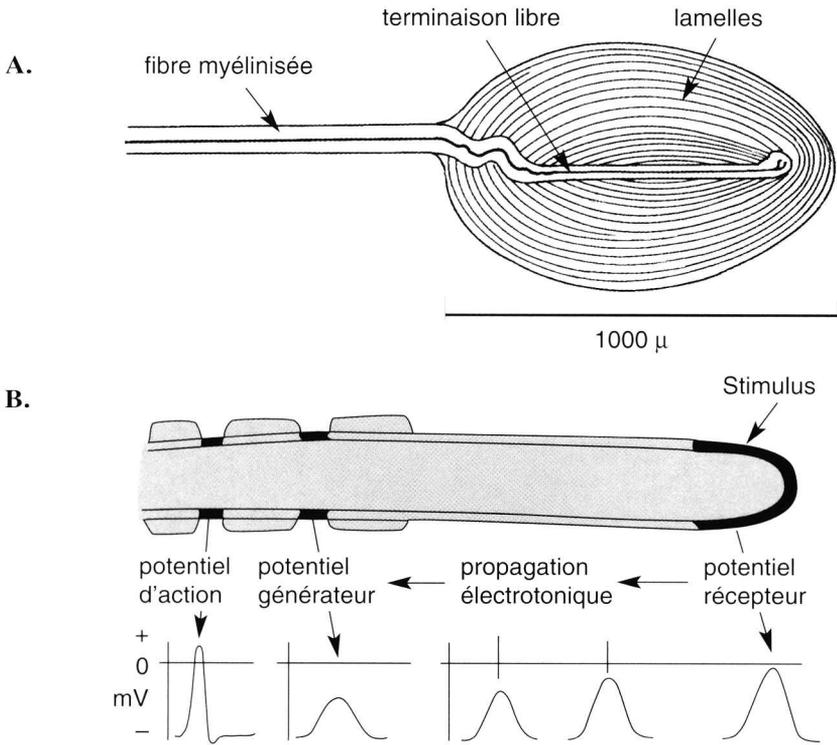


Fig. 20. Le corpuscule de Pacini est un mécanorécepteur sensible aux variations de pression.

A. La terminaison de la fibre nerveuse dépourvue de myéline est encapsulée dans les lamelles des cellules accessoires.

B. La dépolarisation de l'extrémité de la dendrite en réponse à la stimulation mécanique est transmise passivement jusqu'à la portion myélinisée de la fibre, où elle engendre un potentiel d'action (d'après QUILLIAM et SATO, 1955, in WITHERS, 1992).

The pacinian corpuscle is a pressure sensitive mechanoreceptor.

A. *The free nerve ending is surrounded by concentric layers of accessory cells.*

B. *A pressure stimulus depolarizes the unmyelinated dendrite nerve ending. The receptor potential spreads into the nerve fibre to the first myelin internode where a generator potential initiates an action potential.*

Sensillum trichoideum

Chez beaucoup d'invertébrés aquatiques, les récepteurs du toucher et des ondes vibratoires du milieu sont identiques. Généralement, ce sont des soies sensibles dont le prototype est le *sensillum trichoideum* des arthropodes. Chaque sensille mécanoréceptrice est composée d'une soie insérée dans une alvéole de l'exosquelette chitineux. Le neurone bipolaire mécanorécepteur a son corps cellulaire localisé près de la cuticule, et son prolongement dendritique pénètre la base de la soie. La dendrite est protégée par une enveloppe cuti-

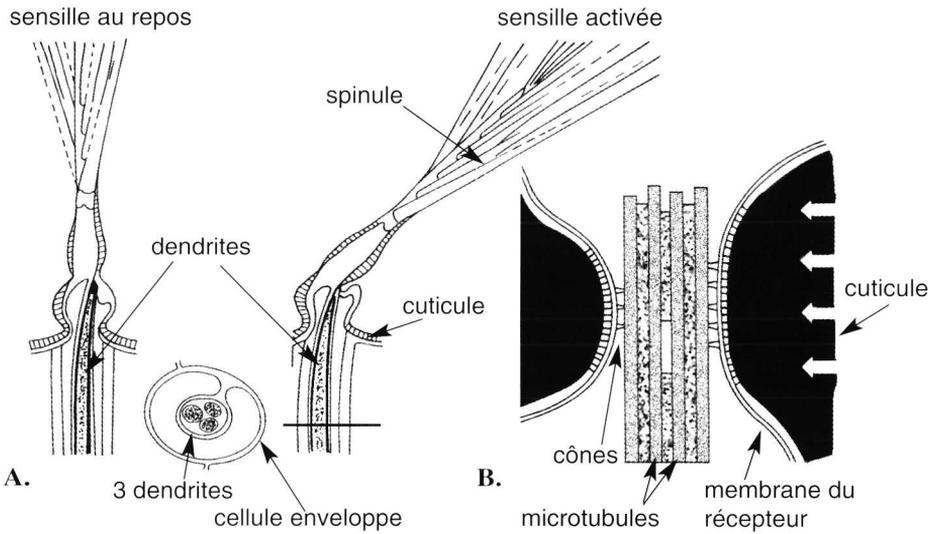


Fig. 21. A. Schéma de l'articulation cuticulaire d'une sensille spinulée mécanoréceptrice de l'antennule de mysidacé (*Antromysis juberthiei*) (simplifié d'après CROUAU, 1982, in GRASSÉ, 1994).

B. Microstructure de la dendrite sensorielle d'une sensille mécanoréceptrice chez le criquet *Acheta*. La déformation mécanique des microtubules ciliaires est transmise par l'intermédiaire de cônes fixés à la membrane du récepteur sensoriel (d'après THURM, 1983, in WITHERS, 1992).

A. Organization of the joint region of the setulate sensillum of *Antromysis juberthiei*.

B. Microtubular structures of the sensory dendrite of the filiform sensillum of a cricket (*Acheta*). Microtubules are connected to the receptor membrane by cone-shaped bridges whose mechanical deformation controls ionic channel permeability.

culaire, la scolopale. Ce support cuticulaire extrêmement mince présente une forme elliptique qui confine les mouvements pratiquement dans un seul plan. Le mouvement dans ce plan comprime le corps tubulaire de la dendrite entre la cuticule de la soie et le coussin élastique opposé, et produit **un potentiel générateur** dont la polarité et l'amplitude sont déterminées par la direction et l'importance de la déflexion de la soie. La compression est transmise par les filaments des microtubules contenus dans la dendrite, à des structures particulières de la membrane du récepteur, appelées cônes, dont la déformation peut ouvrir ou fermer des canaux ioniques responsables de l'activité électrique membranaire.

Certaines soies mécanoréceptrices sont phasiques, en ce sens qu'elles répondent seulement à un changement de position. D'autres sont toniques et maintiennent, de façon continue, leur réponse à la déformation.

La cellule ciliée mécanoréceptrice

Les vertébrés possèdent des cellules ciliées qui se sont secondairement hautement spécialisées dans la réception sensorielle des stimuli mécaniques. Elles ne sont pas d'origine neurale et transfèrent le message sensoriel à un neurone afférent par une transmission synaptique chimique. Un neurone efférent provenant du système nerveux central modifie la sensibilité de la cellule sensorielle (**fig. 22**).

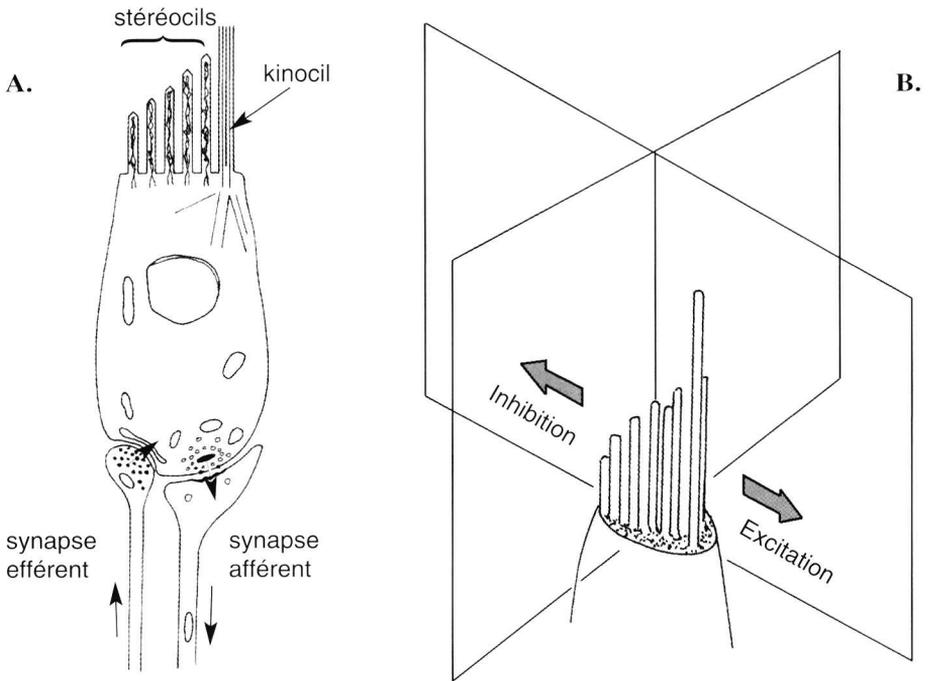


Fig. 22. La cellule ciliée mécanoréceptrice des vertébrés.

A. Le message sensoriel produit par la courbure des stéréocils est transféré par voie synaptique chimique aux fibres nerveuses sensorielles (synapses afférents) tandis que d'autres fibres nerveuses provenant du système nerveux central modifient la sensibilité des cellules ciliées (synapses efférents).

B. La disposition asymétrique des stéréocils par rapport au kinocilium donne à la cellule ciliée une sensibilité directionnelle qui module l'activité synaptique (d'après FLOCK, 1965, in WITHERS, 1992).

The mechanoreceptor vertebrate hair cells.

A. The mechanical stimulus of hair bending is communicated by chemical synapses to an afferent nervous ending. An efferent neuron makes synapse with the hair cell to modify the response of the sensory cell.

B. Directional sensitivity results of the asymmetrical distribution of the stereocilia with respect to the kinocilium. Excitation with depolarization of the cell occurs when the sensory stereocilia bend in one direction while inhibition with hyperpolarization takes place in the opposite direction. Depolarization increases action potential frequency in the afferent neuron.

Ces cellules ciliées ne possèdent qu'un seul long cil véritable, le **kinocil**, avec la structure caractéristique 9+2 microtubules, et un certain nombre de **stéréocils** qui sont en réalité des microvillosités formées par de fines expansions de cytoplasme, enfermées dans la membrane plasmique. Les stéréocils varient en longueur, les plus longs adjacents au kinocilium. Celui-ci est décentré par rapport au pôle sensoriel de la cellule.

C'est la courbure des stéréocils par rapport au kinocil qui détermine la sensibilité de la cellule sensorielle. Le mouvement dans la direction excitatrice, c'est-à-dire la flexion des stéréocils vers le kinocil, provoque une dépolarisation de la cellule et accroît la fréquence des potentiels d'action dans le neurone afférent. La courbure des stéréocils dans la direction opposée provoque une hyperpolarisation de la cellule sensorielle, qui diminue son activité synaptique.

Le site de transduction n'est cependant pas lié à la présence du kinocil puisqu'il peut être enlevé sans modifier la réponse électrique de la cellule. De plus, toutes les cellules ciliées mécanoréceptrices ne possèdent pas nécessairement un kinocil, qui n'est présent chez les mammifères qu'au début du développement. On verra que dans le cas précis des cellules mécanoréceptrices de l'oreille des vertébrés, les mécanismes moléculaires de la transduction ont pu être précisés.

2.2. Le sens de l'équilibre

Les animaux possèdent des organes récepteurs spécifiques, sensibles à la gravité et à l'accélération, qui fournissent les informations nécessaires au maintien de l'équilibre. En général, ces organes spéciaux tombent dans deux catégories.

La première comprend les **statocystes**, constitués d'une poche entourée de cellules épithéliales et remplie d'un fluide. Dans la paroi, une plage de cellules sensorielles constituant une **macula** possède des cils qui supportent à leur pointe des cristaux denses englués dans une substance gélatineuse formant le **statolithe**. Quand le statocyste est déséquilibré, les cristaux denses pèsent sur les cils, en les courbant, ce qui entraîne une augmentation des décharges au niveau de la fibre sensorielle. Cet arrangement est sensible à la force de **gravité**, mais aussi à la vitesse du mouvement. On trouve ce type de gravirécepteurs chez la plupart des animaux actifs, à l'exception des insectes, qui seraient alourdis pendant le vol par ce type de structure. Ceux-ci possèdent de nombreuses plaques ciliées mécanoréceptrices, au niveau des articulations, qui sont activées par les déplacements de l'exosquelette cuticulaire.

La seconde catégorie d'organes contribuant au sens de l'équilibre est le **canal**. Il s'agit d'un conduit rempli de liquide possédant, au niveau de sa paroi, un groupe de cellules sensorielles. Celles-ci possèdent des cils, qu'elles projettent dans la lumière du tube. Ils sont enchâssés dans une matrice, composée de glycoprotéines, qui s'étend à travers la lumière du canal. Ce coussin gélatineux

obstruant le canal est la cupule, tandis que la tache de cellules sensorielles constitue la **crista**. En cas de mouvement, le liquide exerce sur les cils une **force d'inertie**, en sens opposé au mouvement, qui est convertie en une décharge d'impulsions nerveuses. Aussi longtemps que le mouvement du corps est changeant, soit accéléré, soit décéléré, la cupule est déplacée. Mais si la vitesse du mouvement devient constante, le liquide se meut à la même vitesse que le corps, et la cupule reprend sa position originelle. L'organe de type canal est spécialisé dans la détection de l'**accélération**. Bien qu'il existe différents exemples chez les invertébrés, cet organe trouve son plein développement dans les canaux semi-circulaires de l'oreille interne des vertébrés.

Les statocystes des invertébrés

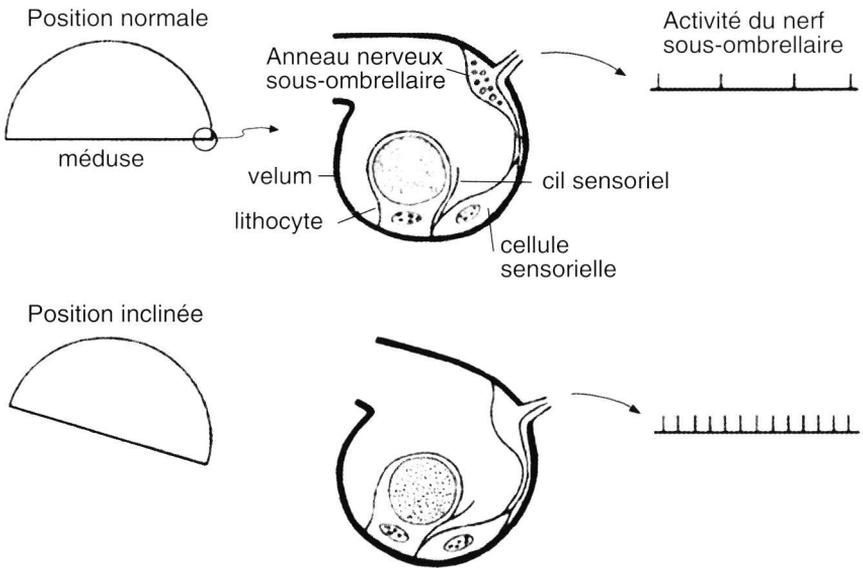


Fig. 23. Schéma montrant, chez les méduses, la position des statocystes, leur structure et l'augmentation de la fréquence des impulsions nerveuses au niveau du nerf sous-ombrellaire en fonction de l'inclinaison de l'ombrelle (d'après SINGLA, *in* ALEXANDER, 1979, et repris par SHEPHERD, 1988).

In a medusa, statocysts are located in the rim of the bell. They contain a lithocyte that secretes the statolith and a sensory cell with a cilium. A tilted position bends the cilium and generates impulses recorded in the subumbrellar nerve ring.

Des statocystes ont été décrits depuis longtemps chez les **coelentérés**, en particulier chez les méduses où ils sont localisés sous l'ombrelle. Le **statolithe** est contenu dans la cellule qui le sécrète. À côté d'elle, se trouve une cellule sensorielle avec un cil, qui dans la position horizontale de repos de la méduse, ne touche pas le **lithocyte**. Quand l'ombrelle est inclinée, le poids du statolithe

écrase le lithocyte contre le cil de la cellule sensorielle, qui se courbe. La distorsion de la membrane réceptrice génère un potentiel récepteur au niveau de la cellule sensorielle qui fait synapse avec une fibre nerveuse du nerf sous-ombrelaire. Le train d'impulsions, que l'on peut y enregistrer, est à l'origine d'un réflexe locomoteur qui tend à redresser l'animal (**fig. 23**).

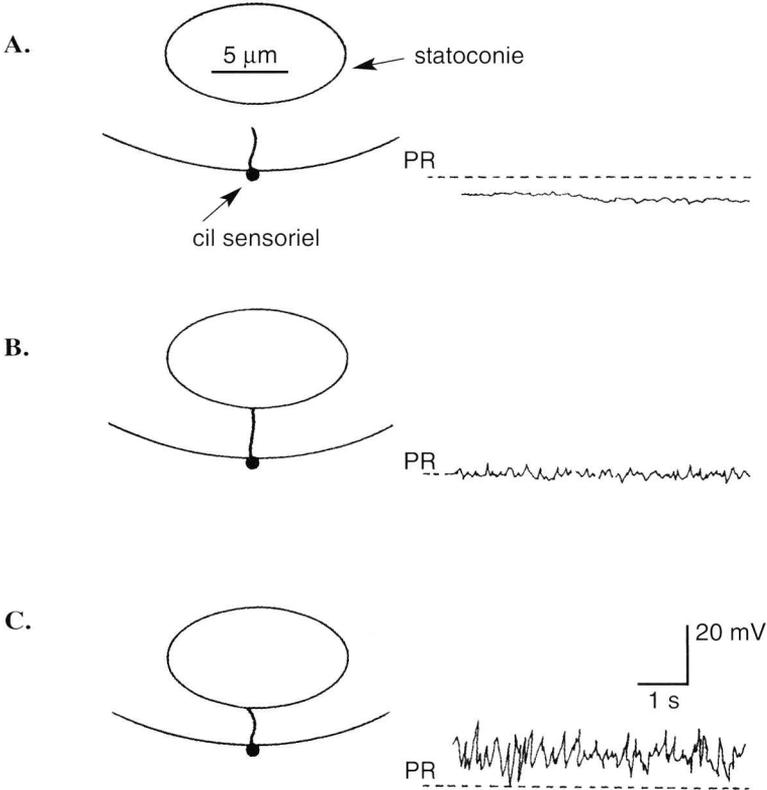


Fig. 24. Statocyste du gastropode marin *Hermissenda*.

Enregistrements successifs du potentiel de membrane d'une cellule ciliée montrant la dépolarisation provoquée par l'accroissement de la force exercée sur les cils par les statoconies (PR, potentiel de repos) (d'après GROSSMAN *et al.*, 1979, in SHEPHERD, 1988).

Statocyst of the mollusc Hermissenda. Recordings from hair cells showing increasing depolarization with increasing force of statocyst against cilia (PR : resting potential).

Chez *Hermissenda*, un gastropode marin **hétéropode**, les statocystes sont localisés près des yeux et des ganglions optiques. Le statocyste contient des **statoconies**, de 5 à 10 μm de diamètre. Les cellules sensorielles qui bordent la cavité du statocyste portent des cils sensoriels dont on peut enregistrer l'activité électrique membranaire pendant des expériences de rotation de l'animal. Avec l'accroissement de la vitesse de centrifugation de l'animal, il y a un accroisse-

ment du niveau de bruit dans l'enregistrement du potentiel de membrane. Ces fluctuations représentent l'augmentation de conductance des canaux membranaires des cellules ciliées qui sont bombardées par les statoconies contenues dans la cavité. La sommation de ces événements élémentaires entraîne une dépolarisation membranaire qui constitue le potentiel récepteur (**fig. 24**).

Le rôle des statocystes des **crustacés** dans la graviréception a été joliment démontré par l'Autrichien KREIDL qui étudiait, au siècle passé, des **crevettes** maintenues en aquarium. Chaque statocyste, qui possède une ouverture vers l'extérieur contient, en guise de statolithes, des **grains de sable**. A chaque mue, la crevette perd ses statolithes et reprend de nouveaux grains de sable. En remplaçant le sable de l'aquarium par de la limaille de fer, le savant a montré qu'avec un aimant, il pouvait obliger la crevette à prendre différentes orientations qui étaient chaque fois la résultante du champ magnétique et du champ gravitationnel.

Un organe récepteur plus complexe est décrit chez les crustacés les plus évolués. Chez le **homard**, par exemple, il y a un grand statocyste à la base de chaque antennule et qui se situe contre le nerf antennaire qui va de l'antenne au ganglion supra-œsophagien. Le statolithe est constitué de grains de sable agglomérés (**fig. 25**).

Les soies sensorielles, qui se projettent dans la cavité du statocyste, sont de différents types. Selon leur apparence, on distingue des soies en crochet et des soies en forme de filament. Certaines soies en crochet sont en contact avec le statolithe et forment un coussin sensoriel, tandis que d'autres se terminent librement. Les filaments pendent librement dans une partie de la cavité au niveau du coussin sensoriel.

La réponse de cellules nerveuses réceptrices, dont les dendrites s'insèrent dans la **soie en crochet**, peut être enregistrée. Lorsque la soie se courbe sous le poids du statolithe, les décharges de potentiels d'action produites sont de type tonique, s'adaptant lentement pendant la durée du stimulus. L'intensité de ce dernier module la fréquence des potentiels d'action. L'orientation précise du homard détermine la position du statolithe, et par suite la portion de la surface sensorielle qui sera touchée. Ce sont donc des cellules différentes qui vont être stimulées par des orientations différentes, selon l'importance de l'angle de déviation. Comme le statolithe et le statocyste sont des structures tridimensionnelles, la distribution spatiale de toutes les cellules sensorielles fournit à l'animal une représentation de sa position par rapport à la gravité. Le champ d'orientation est fractionné en régions spécifiques, chacune détectée par quelques cellules sensorielles accordées sur un angle d'inclinaison déterminé.

Les **soies en filament** produisent, quant à elles, une réponse phasique puis tonique dans les neurones sensoriels lors d'un mouvement imposé. Comme ces soies pendent librement dans la cavité du statocyste, elles sont stimulées par les mouvements du liquide, provoqués par la rotation de l'animal. Elles sont sensibles à l'accélération angulaire, dans les mouvements de rotation du corps.

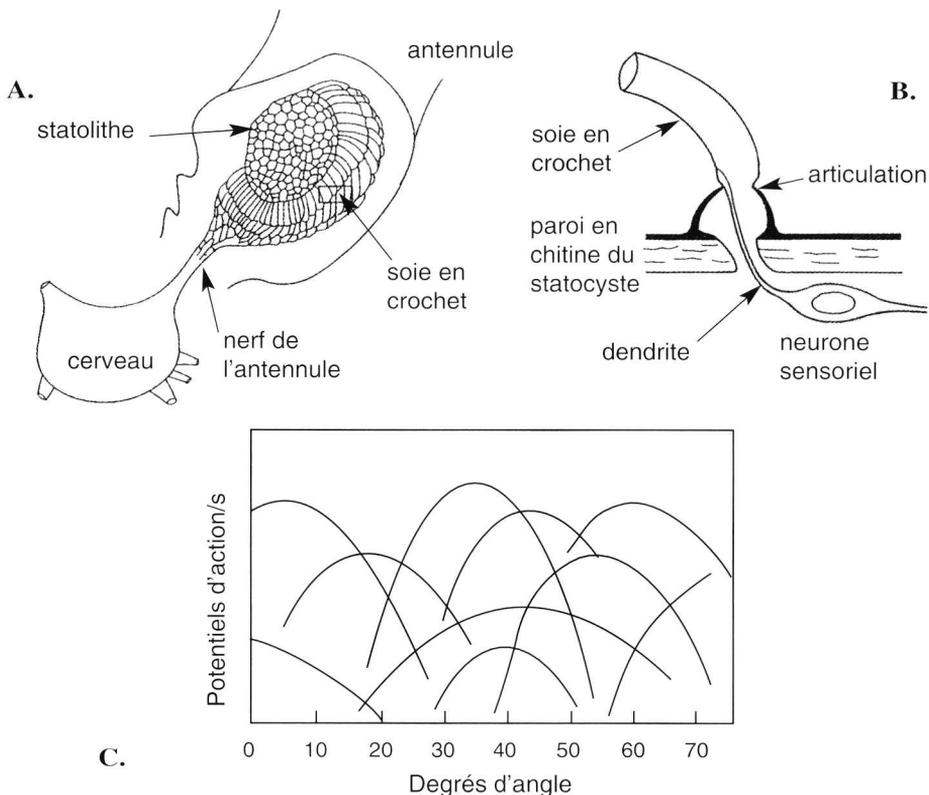


Fig. 25. Fonctionnement des statocystes chez les crustacés décapodes.
A. Schéma du statocyste de homard, situé à la base de l'antennule et comprenant de nombreuses cellules ciliées (d'après HORRIDGE, 1968, in WITHERS, 1992).
B. Détails de la base d'une soie en crochet avec son neurone sensoriel (d'après COHEN in MARKL, 1974, repris par SHEPHERD, 1988).
C. Enregistrements de la fréquence des décharges électriques dans les cellules sensorielles : chaque cellule répond de façon maximale à un angle de rotation de la tête bien déterminé (d'après COHEN, 1960, in WITHERS, 1992).

Statocysts of crustacea.

A. Scheme of the lobster statocyst, which lies in the antennule base and has rows of receptor cells with hook hairs that contact the statolith.

B. Details of a hook hair and its relation to the sensory neuron.

C. Varying spatial orientations stimulate different sensory hair receptors. Each of them maximally responds to a specific rotation angle.

Ainsi les propriétés différentes des soies, et leur relation avec le statolithe, permettent au statocyste de signaler la position relative de l'animal par rapport à la gravité et le degré d'accélération angulaire qu'il subit. Les signaux provenant de ce type de récepteurs sont indispensables pour les animaux qui se déplacent rapidement. L'information est utilisée pour élaborer des réflexes de la musculature squelettique de façon à maintenir l'équilibre. Sont inclus dans ces réflexes, des mouvements compensatoires des yeux qui permettent à l'animal de maintenir une orientation constante du champ visuel, en dépit d'un changement de la position du corps (**fig. 26**).

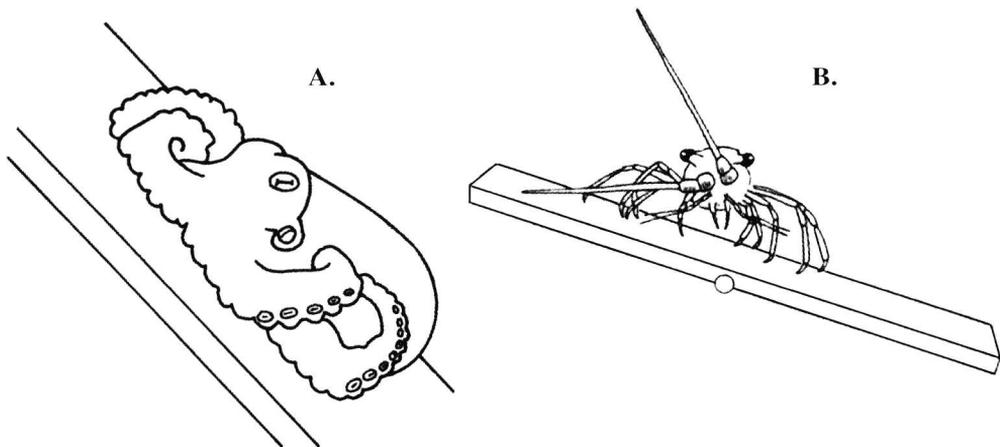


Fig. 26. Réflexes oculomoteurs déclenchés par le changement d'orientation spatiale, destinés à maintenir le champ visuel constant quelle que soit la position de l'animal.

A. Rotation de l'œil chez l'*Octopus*, qui maintient sa pupille horizontale ; le réflexe est supprimé par ablation des récepteurs de gravité.

B. Les statocystes de la langouste sont à l'origine de réflexes moteurs des pattes et des antennes qui maintiennent l'équilibre, et des pédoncules oculaires qui ramènent les deux yeux dans le plan horizontal lorsque le support est basculé (simplifié d'après WATERMAN, 1989).

Oculomotor reflexes enable the animal to maintain a stable image in the visual field despite movements of the body.

A. *The Octopus maintains the horizontal orientation of its slitlike pupil by compensatory eye movements, which are suppressed after removal of the gravity receptors.*

B. *The spiny lobster shows a righting response that opposed the substrate tilt. Included in these reflexes are movements of the legs and of the antennae to maintain equilibrium and of the eyestalks to maintain a constant orientation of the eyes.*

Parmi les invertébrés, les octopodes possèdent des statocystes qui présentent les mêmes propriétés et la même signification fonctionnelle.

L'organe vestibulaire des vertébrés

L'oreille interne des vertébrés possède une structure comparable au statocyste pour la détection de la gravité, l'**organe de l'otolithe**, auquel sont attachés un ou plusieurs **canaux semi-circulaires**. L'organe de l'otolithe est divisé en deux sacs, l'**utricle** et le **sacculé**. L'ensemble de ces sacs et canaux forme l'**organe vestibulaire**. Au cours de l'évolution des vertébrés, le sacculé donne naissance à une nouvelle expansion, la lagena, qui deviendra l'**organe cochléaire** des mammifères, sensible aux vibrations sonores. Le tout forme le **labyrinthe**, ainsi appelé en raison de sa géométrie compliquée, particulièrement chez les mammifères (**fig. 27**).

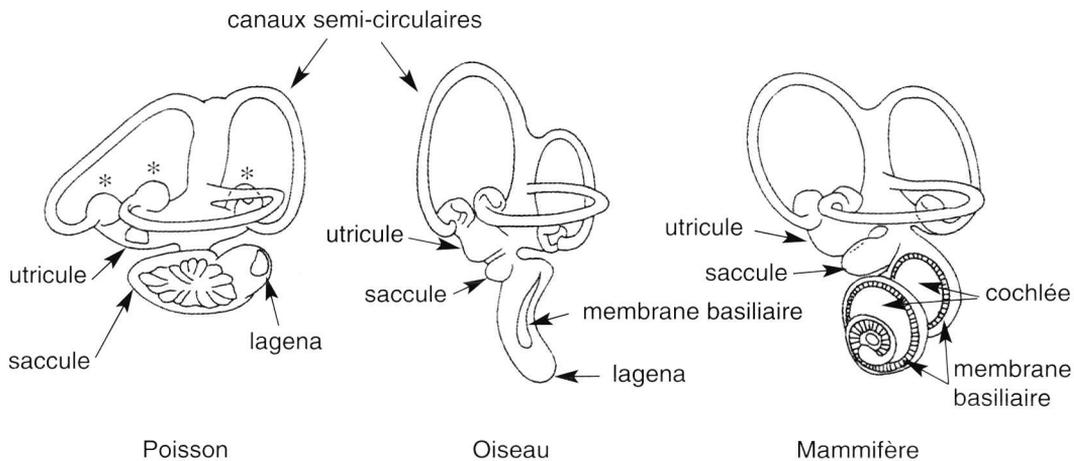


Fig. 27. Evolution de l'organe vestibulaire des vertébrés montrant le développement de la lagena chez les oiseaux et les mammifères (d'après VON FRISCH, 1936, in HOAR, 1983).

Evolution of the labyrinth in vertebrates. The fish lagena gives rise to the hearing organ of birds and mammals.

L'utricule et le saccule possèdent chacun au moins une **macula** de cellules ciliées sensorielles. Les canaux semi-circulaires forment chacun une ampoule dans laquelle se trouve la **crista** sensorielle.

Une particularité importante de cet organe complexe composé de sacs et de canaux réside dans la composition chimique exceptionnelle du fluide physiologique qui remplit ses cavités. Comparée au sang, l'**endolymphe** se caractérise par une répartition inversée des concentrations des deux principaux cations qui la composent : le sodium et le potassium. Sa teneur en potassium de l'ordre de 150 mM, trente fois plus que dans la périlymphe baignant le vestibule, excède largement la teneur intracellulaire des cellules sensorielles, créant un gradient dépolarisant vers elles. Sa teneur en sodium est, quant à elle, extrêmement faible (1 à 2 mM).

On considère que l'appareil vestibulaire a évolué comme une spécialisation, au niveau céphalique, de l'organe de la **ligne latérale**, organe mécanorécepteur primitif sensible aux mouvements de l'eau.

L'organe de l'otolithe est un récepteur de gravité et d'accélération linéaire, alors que les canaux semi-circulaires sont des récepteurs de mouvement.

L'organe de l'otolithe

Au niveau des macula du saccule et de l'utricule, les cellules ciliées sont en contact avec un otolithe (poissons) ou avec une **membrane otoconiale** composée de cristaux de carbonate de calcium, appelés otoconies, qui sont englués dans une matrice gélatineuse, l'ensemble formant une membrane épaisse (**fig. 28**, voir aussi **fig. 22**).

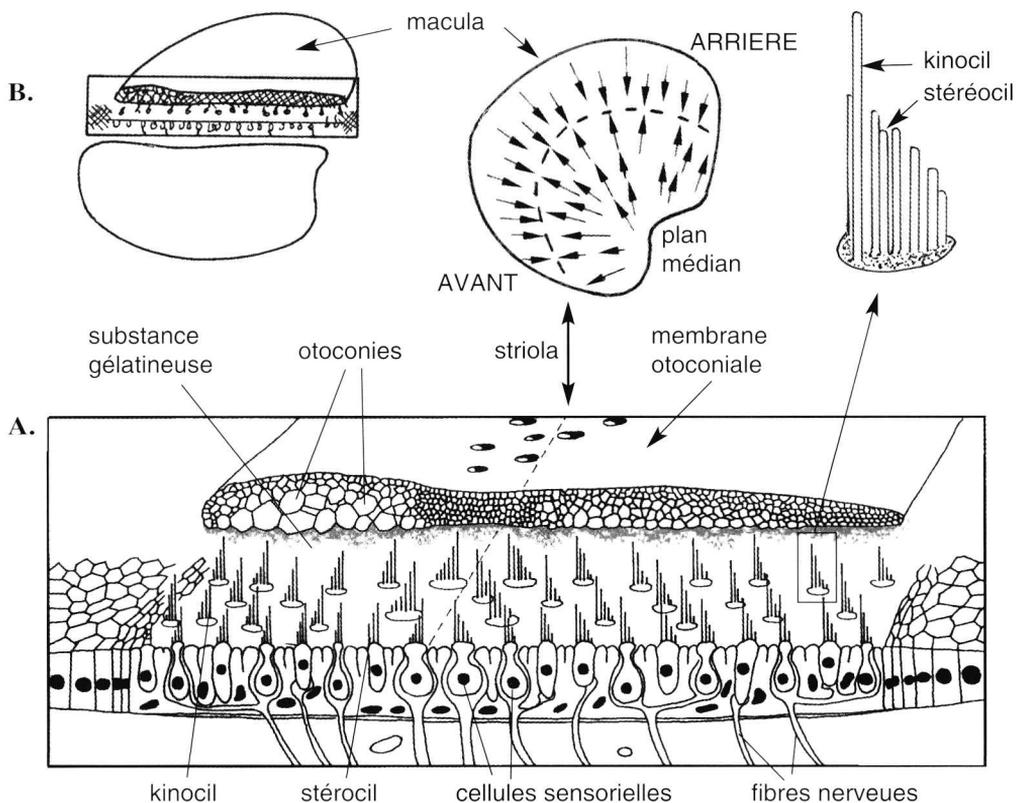


Fig. 28. Structure de la macula de l'utricule.

A. Schéma d'une coupe transversale dans la macula montrant la disposition symétrique des cellules sensorielles par rapport au sillon médian de la macula (striola), le kinocil étant tourné vers celui-ci.

B. Répartition de la polarisation morphologique sur l'ensemble de la macula ; la sensibilité directionnelle, c'est-à-dire la courbure des stéréocils vers le kinocil, est montrée par des flèches à la surface de la macula (d'après LINDEMAN, 1969, in BARLOW et MOLLON, 1989).

Functional organization of the utricular macula.

A. Diagrammatic representation of the hair cells covered by the otoconial membrane. The hair cells point away from each other on either side of the mid-line (striola).

B. Outline drawing shows the morphological polarization of the hair cells over the surface of the macula.

Les cellules ciliées présentent une **polarité** morphologique et fonctionnelle qui résulte de l'asymétrie présentée par leur partie apicale, le kinocil étant décentré par rapport à la rangée de stéréocils, dont la taille va décroissant vers la périphérie. Dans la macula du saccule, les cellules s'opposent en miroir de part et d'autre de la ligne médiane, le pôle cellulaire portant le kinocil et les stéréocils les plus longs, orienté vers elle. Dans la macula de l'utricule, un périmètre bien défini sépare des populations de cellules qui s'opposent de la même façon, par leur orientation. Cette organisation morphologique implique que les mouvements de la tête qui produisent le mouvement de la membrane otoconiale, ne fournissent pas une décharge sensorielle dans tous les récepteurs.

Chez l'homme, le plan principal de la macula de l'utricule est relativement horizontal, tandis que la macula du saccule se trouve dans un plan parallèle au plan sagittal et donc, perpendiculaire à celui de la macula de l'utricule. Ce sont donc les changements de position de la tête dans le plan vertical qui vont activer la macula de l'utricule, alors que la macula du saccule est sensible aux changements de position latéraux (fig. 29).

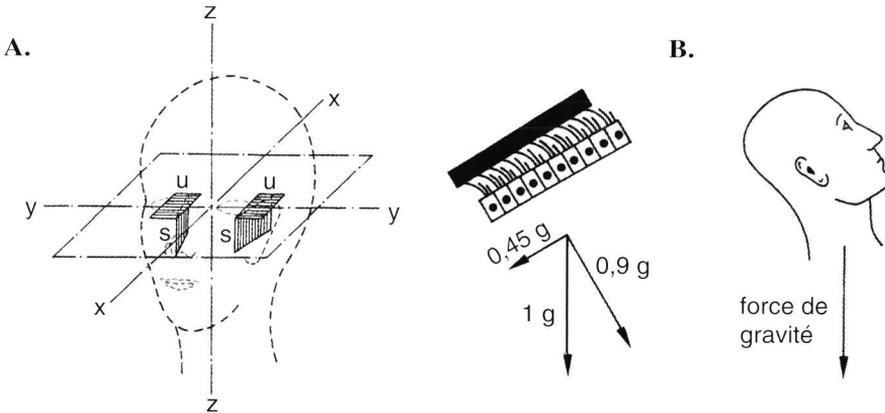


Fig. 29. A. Position des maculas de l'utricule (u) et du saccule (s) chez l'homme, par rapport aux trois axes principaux.

B. Représentation schématique des forces s'exerçant sur les cellules ciliées de la macula de l'utricule en cas de mouvement de la tête dans le plan vertical autour de l'axe y (d'après BENSON in BARLOW et MOLLON, 1989).

A. *Principal planes of the utricular (u) and saccular (s) maculae.*

B. *Forces acting on the hair cells of the utricular macula during a head tilt about the y-axis.*

Les cils de la macula de l'utricule supportent le poids effectif de la membrane otoconiale, quand le plan de la macula est horizontal. Il y a peu de distorsion des cils, du fait de leur résistance intrinsèque aux forces axiales. Quand le plan de la macula s'écarte de l'horizontal, les cils sont fléchis par le poids de la membrane otoconiale. La force exercée sur les cils est proportionnelle à la masse de la membrane otoconiale, à l'accélération terrestre et au sinus de l'angle de déviation par rapport au plan vertical. Cette relation est validée par le comportement des fibres nerveuses afférentes, qui montrent une modulation sinusoïdale de leur activité lorsque la tête est tournée lentement autour d'un axe horizontal.

De plus, ces deux structures sont sensibles aux **changements d'accélération linéaire** auxquels la tête est soumise. Cette sensibilité résulte du fait que la membrane otoconiale est deux fois plus dense que l'endolymphe. En cas d'accélération ou de décélération linéaire, la membrane otoconiale est soumise à une force d'inertie de sens opposé au mouvement, qui entraîne son déplacement et la flexion des cils. Ce déplacement va persister aussi longtemps que l'accélération continue mais, lorsqu'une vitesse constante sera atteinte, la membrane otoconiale reprendra sa position grâce à l'élasticité intrinsèque des cils.

L'organe de l'otolithe fournit des informations non seulement sur les accélérations linéaires transitoires mais aussi sur l'orientation de la tête par rapport à la **gravité** terrestre qui est d'ailleurs, par ses dimensions, indistinguable d'une accélération linéaire. Des déplacements de la membrane otoconiale interviennent en fonction de la position de la tête.

Le mécanisme de **transduction du stimulus mécanique**, qui provoque la courbure des cils, en un changement de potentiel électrique de membrane a été en partie élucidé par des études en microscopie électronique. En fait, de fins filaments connectent les pointes des stéréocils entre elles. La flexion d'un cil plus grand a pour effet de tirer sur la pointe du stéréocil voisin plus court et se transmet de proche en proche. L'étirement de la membrane des stéréocils applique une distorsion aux protéines canal, sélectives pour le potassium, qui contrôlent la polarisation des cellules ciliées (**fig. 30**).

En raison de la composition ionique particulière de l'endolymphe qui baigne les stéréocils, cette **ouverture mécanique des canaux potassiques** provoque une entrée de potassium dans la cellule, qui a pour effet de la dépolariser. Ce potentiel récepteur active les synapses chimiques en direction des fibres nerveuses afférentes. La libération du neuromédiateur par les vésicules synaptiques se fait par l'intermédiaire d'une entrée de calcium au pôle basal de la cellule. Comme dans le cas d'autres synapses nerveuses, la dépolarisation provoque l'activation de canaux calciques.

Ce mécanisme de transduction a été adapté au niveau de la cochlée pour la réception des vibrations sonores. Il est identique dans les cellules sensorielles des cristas.

Les canaux semi-circulaires

A l'exception des cyclostomes, qui n'en possèdent qu'un ou deux, tous les vertébrés ont, au niveau de l'appareil vestibulaire, trois canaux semi-circulaires, parallèles aux trois axes caractéristiques de l'animal, et donc disposés dans des plans plus ou moins perpendiculaires. Le canal horizontal est disposé dans un plan antéro-postérieur, comme le canal antérieur vertical. Postérieurement, se trouve le canal latéral, parallèle au plan transversal de l'animal (**fig. 27**).

Chaque canal possède, à une de ses extrémités, une **ampoule** contenant à sa base la crête de cellules sensorielles ciliées. Ici les cils sont englués dans une **cupule** gélatineuse, qui, par tout son pourtour, entre en connexion avec la paroi du canal. Par ailleurs, chaque canal est en communication avec l'utricule. La cupule est constituée de mucopolysaccharides déposés sur un substrat de kératine et forme de la sorte un diaphragme qui s'oppose à une circulation libre de l'endolymphe dans le canal (**fig. 31**).

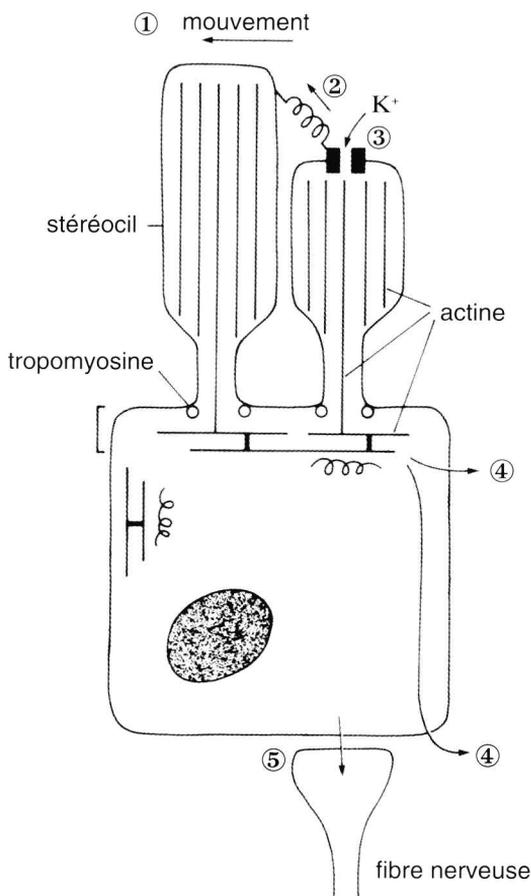


Fig. 30. Mécanisme de transduction au niveau de la cellule sensorielle ciliée de l'appareil vestibulaire : le mouvement (1), dans la direction des cils les plus grands, entraîne l'étirement des filaments interciliaires (2). L'ouverture des canaux potassiques qui en résulte (3) permet l'entrée d'ions potassium dans la cellule en raison de la très forte concentration de ce cation dans l'endolymphe. La dépolarisation de la cellule (4) déclenche la libération du neurotransmetteur au niveau des synapses sur les fibres afférentes du nerf vestibulaire (5) (d'après HUDSPETH, 1985, in SHEPHERD, 1988).

Transduction mechanism in the vestibular hair cell. Movement of cilium in the direction of higher cilia (1) pulls on the filaments connecting to the ciliary tips (2). This causes the opening of a potassium channel protein (3), allowing K⁺ to enter the cell (very high K⁺ concentration in the endolymph). The resulting cell depolarization (4) activates chemical synapses onto afferent vestibular nerves terminals (5).

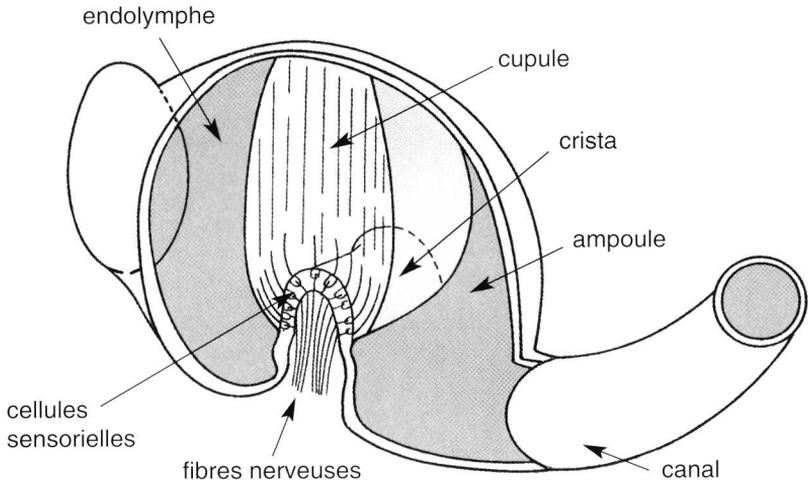


Fig. 31. Vue de la structure interne de l'ampoule d'un canal semi-circulaire montrant la crista sensorielle et la cupule fermant le canal (d'après LINDEMAN, 1969, *in* BARLOW et MOLLON, 1989).

View of an ampulla of a semicircular duct to show the patch of sensory hair cells in the crista and the gelatinous cupula, which stretches across the lumen of the canal.

Les cellules sensorielles d'une ampoule sont stimulées de façon optimale par une **accélération angulaire** appliquée dans le plan du canal qui lui est associé. Chaque mouvement angulaire de la tête stimule donc au moins une paire de canaux.

Au début du mouvement, quand il y a une accélération angulaire de la tête, une force se développe au travers de la cupule à cause de l'inertie de l'anneau d'endolymphe. S'il n'y avait pas de cupule, et donc pas d'obstruction au flot d'endolymphe dans le canal, celle-ci retiendrait tout d'abord sa position spatiale initiale, à cause de son inertie, pendant que les parois du canal entrent en rotation. Par la suite, la résistance visqueuse entre les parois et le fluide pourrait communiquer un mouvement angulaire au liquide qui accompagnerait la structure dans sa rotation. Ces propriétés de l'anneau d'endolymphe, **inertie et viscosité**, sont toujours fonctionnelles même si les mouvements de l'endolymphe sont réduits par la présence du volet formé par la cupule. Au début du mouvement de rotation, la cupule est déformée parce que son mouvement, solidaire de celui des parois, est contrecarré par l'inertie de l'endolymphe. Il s'ensuit un léger mouvement de l'endolymphe. Pour un mouvement de courte durée, comme le sont généralement les mouvements naturels, la décélération associée à la cessation du mouvement remet la cupule en place (**fig. 32**).

Comme dans chaque ampoule, toutes les cellules ciliées ont la même orientation de leur kinocil par rapport à leurs stéréocils, c'est-à-dire la même **polarisation morphologique** ou la même sensibilité directionnelle, il y a une augmentation de l'activité des fibres nerveuses afférentes lorsque la déflexion de la cupule force les stéréocils vers le kinocil. On peut observer en laboratoire que,

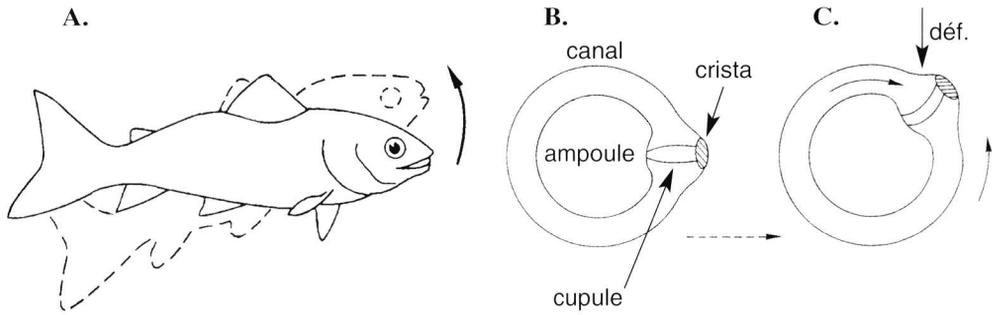


Fig. 32. Le canal semi-circulaire antérieur des poissons (**B**) est sensible aux mouvements de la tête dans le plan vertical céphalocaudal (**A**). Un changement d'orientation du poisson dans ce plan entraîne par inertie un mouvement relatif du fluide à l'intérieur du canal et une déformation (déf.) de la cupule de l'ampoule (**C**), dans la direction opposée au mouvement (inspiré et complété d'après WATERMAN, 1989).

The anterior semicircular canal of fish parallels the anteroposterior axis. Upward rotation of the fish induces relative movement of the fluid within the canal. Cupula is deformed because its motion is resisted by the inertia of the fluid.

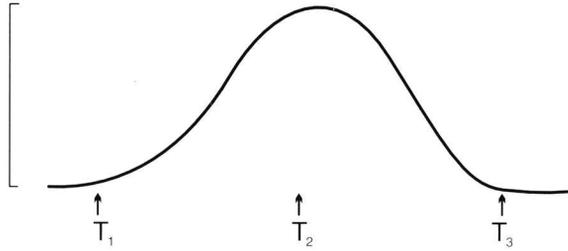
pendant une accélération angulaire constante, la fréquence des potentiels d'action dans le nerf vestibulaire augmente rapidement jusqu'à un niveau constant. Cette décharge nerveuse traduit la pression de l'endolymphe contre la cupule. Lorsqu'une vitesse constante est atteinte, la décharge nerveuse retourne à son niveau initial. Lors de la décélération, la fréquence des potentiels d'action passe sous le niveau de repos.

La déflexion de la cupule dépend donc de l'**accélération angulaire** dans le plan du canal. Mais, pour des mouvements naturels dont les accélérations et décélérations sont de courte durée (5 s), la fréquence des potentiels d'action suit la variation de **vitesse angulaire** (fig. 33). Lorsque les propriétés de viscosité associées au flot d'endolymphe et les forces d'élasticité de la cupule ont le temps d'amortir le mouvement de cette dernière (20 s), la décharge de potentiels d'action devient un indicateur de l'**accélération angulaire**, comme on peut l'observer expérimentalement.

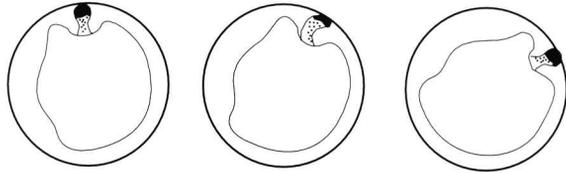
2.3. La perception des vibrations

Les organes récepteurs sensibles aux vibrations du milieu ne sont apparus que tardivement dans l'évolution et n'ont pris leur plein développement que chez les insectes et les vertébrés supérieurs. Les animaux qui ont acquis cette modalité sensorielle sont incontestablement plus performants lorsque, par exemple, ils doivent échapper à leurs prédateurs, trouver un partenaire sexuel ou établir des communications sociales. Chez l'homme, le sens de l'ouïe est à l'origine de la formation du langage et de la culture.

A. Vitesse de la tête



B. Canal latéral droit



C. Afférences nerveuses primaires

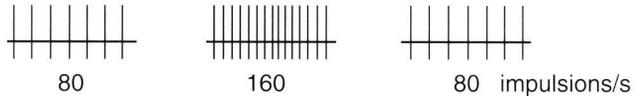


Fig. 33. Représentation (A) de la vitesse de rotation de la tête pendant un mouvement naturel vers la droite, (B) de la position correspondante du canal latéral droit avec la déformation de la cupule, et (C) de la réponse d'une afférence nerveuse primaire. T_1 , au début du mouvement ; T_2 , au pic de la vitesse de rotation angulaire ; T_3 , à la fin du mouvement (d'après BENSON in BARLOW et MOLLON, 1989).

Transduction of an angular movement of the head : (A) velocity of a natural turn of the head to the right, (B) position of the right lateral canal and cupula, and (C) response of a primary afferent nerve fibre (T_1 , at the beginning ; T_2 , at peak velocity ; T_3 , at the end of the movement).

Dans sa définition la plus large, le son consiste en ondes de compression du milieu aérien ou aquatique. Les sons peuvent être produits par des phénomènes naturels variés mais aussi par les animaux eux-mêmes. Le battement des ailes, le claquement des sabots peuvent être un signal avertisseur d'un danger imminent, un signal de vie ou de mort, indiquant l'approche d'un prédateur. Cependant, c'est dans la perception des signaux sonores émis par un congénère que le sens de l'audition exprime toutes ses potentialités.

Les animaux ont créé toutes sortes de mécanismes pour produire des sons qui sont utilisés pour la communication. Les criquets, les sauterelles, les cigales émettent des vibrations sonores, en utilisant le frottement rythmé de pièces en forme de lime dentée, appartenant à leur exosquelette. Les vibrations émises correspondent à des fréquences de 2 à 6 kHz. Les oiseaux et les mammifères utilisent quant à eux des dispositifs anatomiques particuliers de leur appareil respiratoire pour produire des sons.

Ceux-ci varient dans leur fréquence sur une grande échelle. Leur réception n'est évidemment pas la même pour tous les animaux. Certains perçoivent une gamme faible comme les grenouilles et les oiseaux. D'autres entendent des sons de basse fréquence, comme les poissons, les dauphins, les baleines et même l'homme. Les fréquences basses impliquent des vibrations qui agissent comme stimuli sur différents types de mécanorécepteurs internes, aussi bien que sur des phonorécepteurs spécialisés. D'autres espèces sont capables de recevoir des sons de fréquences très élevées qui échappent à l'oreille humaine, des **ultrasons**. Certains mammifères et certains insectes entendent des sons dépassant 100 kHz (**fig. 34**).

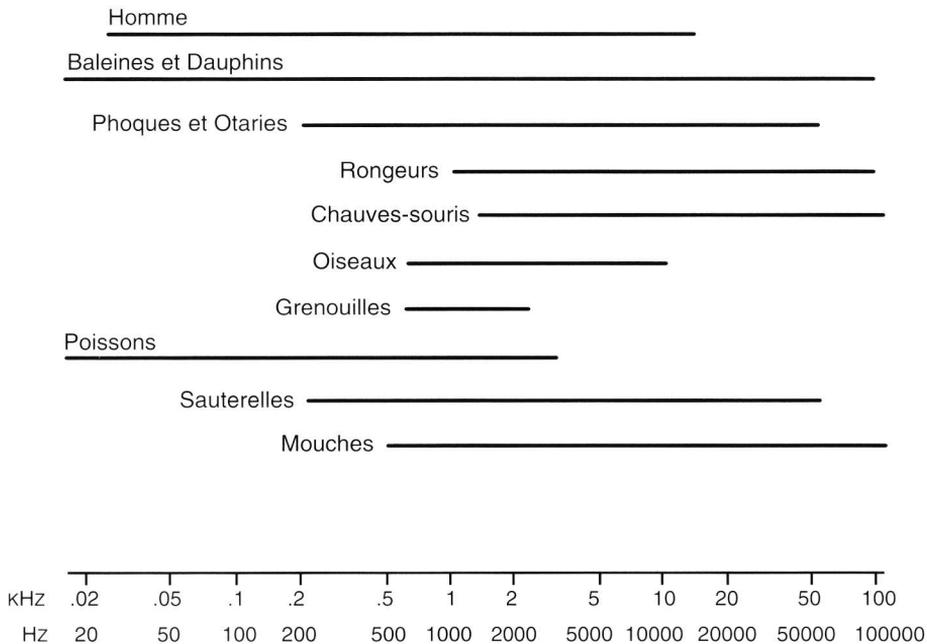


Fig. 34. Gamme des fréquences auditives perçues chez l'homme et différents animaux (d'après LEWIS et GROWER, 1980, in SHEPHERD, 1988).

Frequency range of hearing in man and different animals.

Cet inventaire montre que le son a d'abord été défini comme la sensation perçue par l'oreille humaine, avant d'être décrit comme une vibration d'un milieu matériel, qui se transmet de proche en proche. Ces deux définitions ne se recouvrent pas : toutes les vibrations ne sont pas audibles pour l'oreille humaine.

L'audition

Le son

La propagation du son dans les fluides se fait en ligne droite et les vibrations sont longitudinales, c'est-à-dire suivant la direction de propagation. Les sons les plus simples à analyser sont les sons périodiques sinusoïdaux ou **sons purs**. Leur **fréquence** s'exprime en Hz ou cycle/seconde. Seule la fréquence est caractéristique d'un son, car elle ne change pas lorsque le son passe d'un milieu à un autre. Elle détermine sa **hauteur**.

Par contre la **longueur d'onde** change, car la vitesse de propagation de l'onde dépend du coefficient de compressibilité du milieu et de sa masse volumique. Ces deux paramètres dépendent aussi de la température. La vitesse du son dans l'air est de 340 m/s à 20 °C et sous une pression de 1013 hectopascals. L'eau est beaucoup moins compressible mais, du fait de sa densité beaucoup plus forte, elle transmet les vibrations à une vitesse approximativement 4,2 fois plus grande.

On peut aussi décrire un son en terme de **pression acoustique (fig. 35)**. La propagation du son s'accompagne d'une onde de pression liée au fait que le son est composé de vibrations longitudinales. Il se crée une alternance de zones de densité moléculaire élevée et faible. Les microphones sont des capteurs de pression acoustique. De la même façon, il y a propagation d'énergie acoustique, proportionnelle au carré de la pression. La **puissance acoustique** ainsi définie s'exprime en watt par unité de surface et de temps. Cette grandeur est encore appelée **intensité** dans le langage courant.

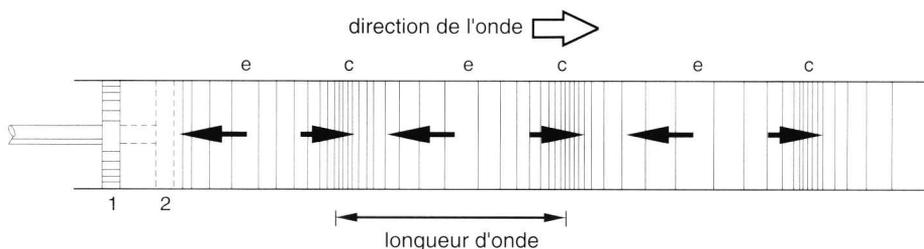


Fig. 35. Schéma illustrant la propagation d'une onde sonore.

Un piston animé d'un mouvement vibratoire se déplace dans un cylindre, entre les positions 1 et 2 et génère une onde de compression qui se propage dans le fluide (d'après WATERMAN, 1989).

Sound pressure waves are generated by a piston oscillating between point 1 and point 2 in an open tube.

Le bel et le décibel mesurent le niveau de puissance du son. En fait, le bel est une unité qui sert à comparer 2 sons entre eux. Le passage au logarithme se justifie par l'importance de la gamme de variation du rapport. La puissance de référence dans le cas de l'oreille humaine correspond à 10^{-12} W ou $2 \cdot 10^{-5}$ Pa, ce qui représente le seuil de l'audition.

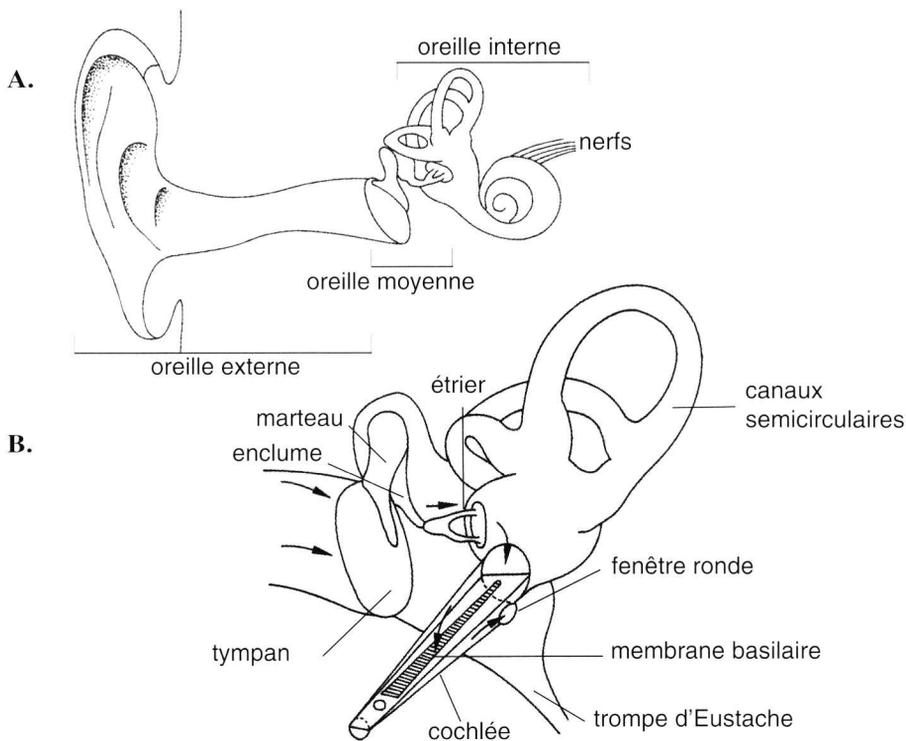


Fig. 36. A. Schéma montrant la structure de l'appareil auditif humain.

B. Détails de la structure de l'oreille moyenne et de l'oreille interne : la cochlée a été déroulée et des flèches indiquent le trajet des vibrations sonores (d'après DAVIS, 1965, modifié par VICK, 1984, in WITHERS, 1992).

A. The main structures of the human ear.

B. Transmission of sound vibrations (arrows) through the middle ear to the inner ear. Cochlea is shown uncoiled.

L'appareil auditif des mammifères

L'**oreille externe** collecte les vibrations sonores et les dirige vers le tympan. Le conduit auditif transmet préférentiellement les longueurs d'onde égales à quatre fois sa longueur. On constate un gain substantiel de la pression du signal au niveau du tympan. Il peut être de 10 à 20 dB pour les fréquences du langage parlé qui couvrent de 2 à 5 kHz (**fig. 36**).

L'**oreille moyenne** est située dans une cavité de l'os temporal qui est remplie par de l'air équilibré avec la pression atmosphérique au moyen de la trompe d'Eustache. Elle est fermée par la **membrane tympanique** d'une part, et la paroi osseuse de l'oreille interne d'autre part. Une chaîne d'osselets transmet les vibrations du tympan à la fenêtre ovale qui s'ouvre dans la paroi osseuse de l'oreille interne. Ces **osselets** agissent comme un système de leviers qui transmet la vibration de la membrane tympanique, de surface relativement grande (45 mm² chez l'homme), à la **fenêtre ovale** très étroite (3 mm²). Le

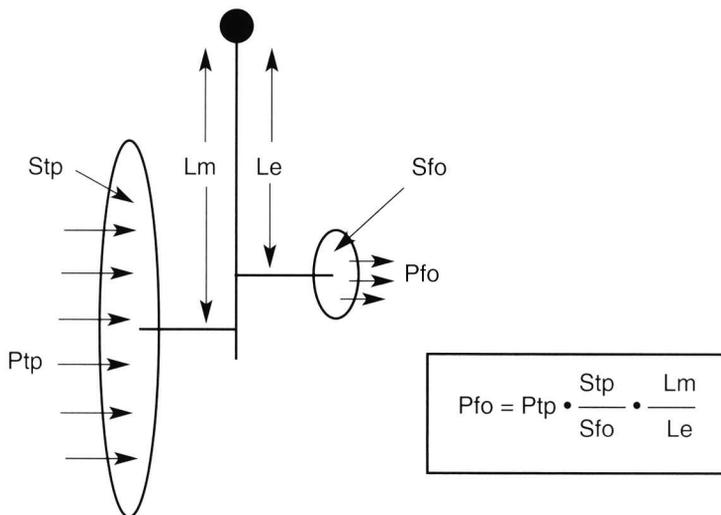


Fig. 37. Adaptation d'impédance au niveau de l'oreille moyenne. Ptp, pression de l'air sur la surface du tympan Stp ; Pfo, pression exercée sur le fluide de l'oreille interne au niveau de la surface Sfo de la fenêtre ovale ; Lm et Le, longueurs respectives du marteau et de l'enclume (d'après EVANS in BARLOW et MOLLON, 1989).

Impedance-matching function of the middle ear. Ptp, air pressure at tympanic membrane ; Pfo, fluid pressure at oval window ; Lm and Le, lengths of malleus and incus levers ; Stp, area of tympanic membrane ; Sfo, area of oval window.

marteau (*malleus*) est en contact avec le tympan et s'articule avec l'enclume (*incus*), tandis que l'étrier (*stapes*) s'appuie comme un piston sur la membrane qui ferme la fenêtre ovale. Le marteau étant légèrement plus long que l'enclume, la force exercée sur l'étrier est supérieure à celle exercée sur le marteau (**fig. 37**).

La fonction de ce système est de convertir efficacement les variations de pression de l'air en variations de pression du liquide contenu dans l'oreille interne. Comme nous l'avons vu, l'air est beaucoup plus compressible que l'eau. De ce fait, il présente une résistance faible à la propagation des ondes sonores. Son **impédance** acoustique est faible par rapport à celle des fluides internes. La transformation d'impédance se fait surtout grâce au rapport des surfaces des deux membranes. Il en résulte que l'énergie acoustique reçue par le tympan est concentrée sur une très petite surface. La pression acoustique s'en trouve accrue de la même façon. Le signal sonore va donc être transmis avec une atténuation modérée aux fluides de l'oreille interne, évitant la plus grande part de la déperdition, qui se produit généralement à l'interface air-liquide, et qui est due aux propriétés de réflexion des ondes sonores.

Les vibrations parviennent ainsi au niveau de la portion cochléaire du labyrinthe de l'**oreille interne**, qui héberge les cellules sensorielles auditives. La **cochlée** présente une structure hélicoïdale, comparable à celle d'une coquille d'escargot, et dont l'axe central est occupé par les nerfs auditifs (**fig. 38**).

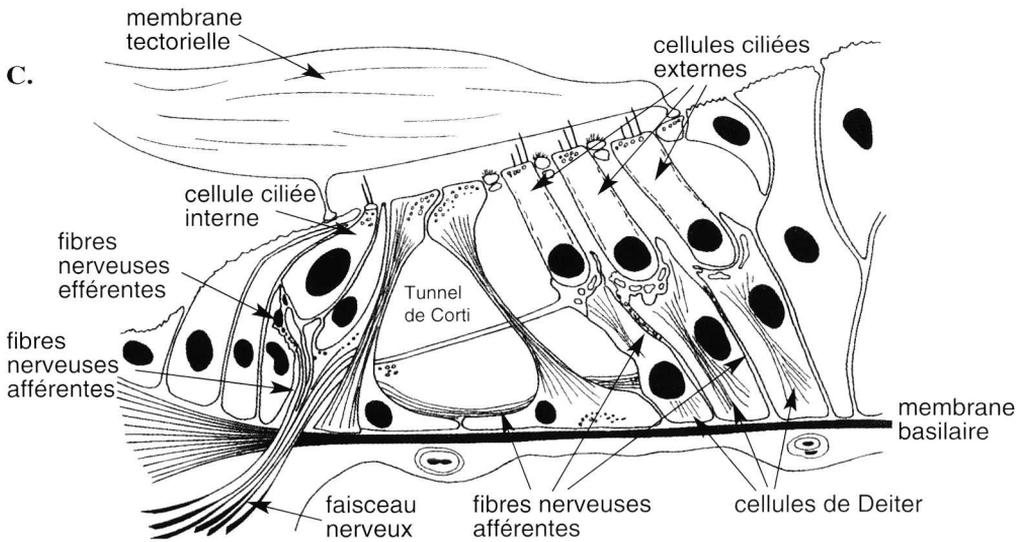
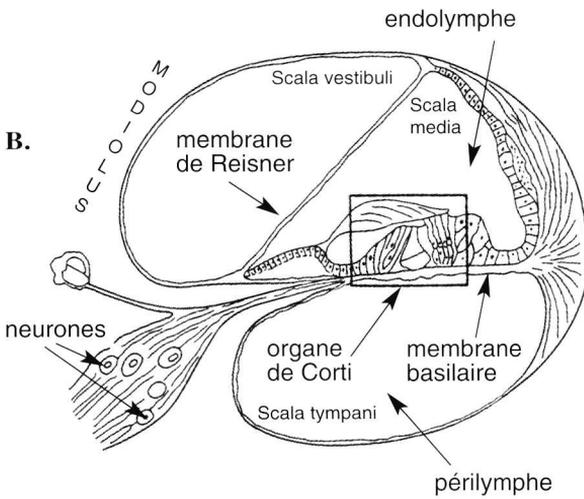
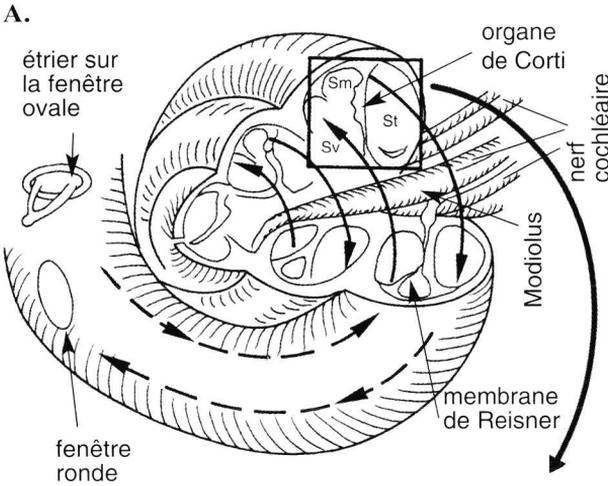


Fig. 38. A. Vue de la structure interne de la cochlée : les flèches montrent le parcours de l'onde sonore.

B. Coupe transversale dans le canal cochléaire (basculé de 90° vers la droite par rapport à A).

C. Organisation cellulaire de l'organe de Corti : les cellules ciliées sensorielles sont réparties en une rangée de cellules internes, à gauche du tunnel de Corti, et trois rangées de cellules externes, à droite sur la figure ; les cils des cellules externes sont en contact avec la membrane tectorielle ; l'innervation afférente et efférente est également représentée (simplifié d'après EVANS in BARLOW et MOLLON, 1989).

A. Internal view of the cochlea. Arrows indicate the direction of vibrational sound transmissional movement from the oval window to the round window.

B. Cross-section through the cochlear duct.

C. Cellular organization of the basilar membrane (organ of Corti). There are three rows of outer hair cells and a single row of inner cells. The cilia of the outer hair cells are embedded in the tectorial membrane. The majority of the afferent nerve fibres arise from the inner hair cells. Efferent fibres make synapses mainly onto outer hair cells.

La cochlée dérive d'une expansion d'un sac vestibulaire rempli d'endolymphe, entouré d'un espace périlymphatique, localisé dans le support osseux de l'oreille. Les parois du sac délimitent donc un **canal cochléaire endolymphatique** central ou *scala media*, entouré de deux **canaux périlymphatiques** : la *scala vestibuli* et la *scala tympani*. Le canal cochléaire est séparé de la rampe vestibulaire par la membrane de Reïsnier, et de la rampe tympanique par la membrane basilaire qui, avec la lame osseuse spirale, forme la partition cochléaire. La membrane basilaire supporte l'organe de Corti composé des cellules sensorielles phonoréceptrices.

L'organe de Corti comprend deux types de **cellules ciliées**, dont la base s'insère dans la **membrane basilaire**, tandis que la partie apicale, portant les cils, est maintenue fermement par la **membrane réticulaire**. Il y a une seule rangée de cellules ciliées internes et au moins trois rangées de cellules externes, qui sont séparées des premières par le tunnel de Corti. Les cils des cellules externes sont insérés dans la **membrane tectorielle**, une structure gélatineuse couvrant les cellules ciliées et arrimée à la partie la plus externe de l'épithélium sensoriel. Les cils des cellules ciliées internes sont libres.

La cochlée est une structure enroulée, large à sa base, étroite à son sommet. La membrane basilaire au contraire est étroite à sa base et s'élargit au fur et à mesure que la cochlée se rétrécit.

L'étrier agit sur la membrane fermant la fenêtre ovale comme un piston, créant des fluctuations de pression qui sont transmises sans délai à la rampe vestibulaire et, à travers la membrane de Reïsnier, à la *scala media*. La **membrane basilaire** est parcourue par une onde vibratoire, propagée depuis sa base au niveau de la fenêtre ovale, vers l'apex, à la manière d'une corde que l'on secoue par un bout. L'amplitude du mouvement croît vers un maximum et s'amortit rapidement. La position de ce pic d'amplitude sur la membrane basilaire dépend de la fréquence du stimulus, si bien que l'on peut établir pour la membrane basilaire une carte des amplitudes maximales en fonction de la fréquence, les fréquences élevées se trouvant à sa base et les fréquences basses à l'apex (**fig. 39**).

Lorsqu'on enregistre l'activité de différentes fibres nerveuses du **nerf cochléaire**, on s'aperçoit que chacune répond de façon préférentielle à une fréquence donnée, pour laquelle le seuil d'activité correspond à l'intensité la plus faible du stimulus. Chaque cellule nerveuse paraît accordée sur une fréquence donnée. Il y a un parallélisme entre la position d'origine de la fibre nerveuse sur la membrane basilaire et la sensibilité de ce point à une fréquence donnée. On dit que l'organisation est **tonotopique** : la fréquence du son est encodée par la position de la cellule réceptrice sur la membrane basilaire (**fig. 40**).

La question se pose donc de savoir comment le mouvement vibratoire de la membrane basilaire est transmis aux cellules ciliées réceptrices. En fait, c'est le mouvement de glissement entre la membrane basilaire et la membrane

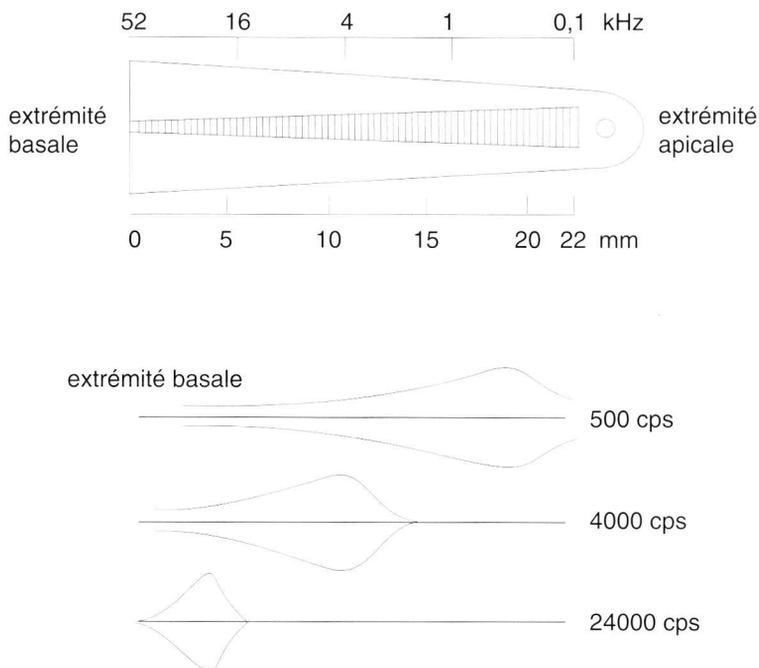


Fig. 39. Distribution de la sensibilité maximale de la membrane basilaire en fonction de la fréquence (kHz ou cycle par seconde cps) (d'après VON BÉKÉSY, 1960, in SHEPHERD, 1988). *Diagram of the cochlear bony partition with the basilar membrane, and the external envelopes of travelling wave induced by sound at different frequencies.*

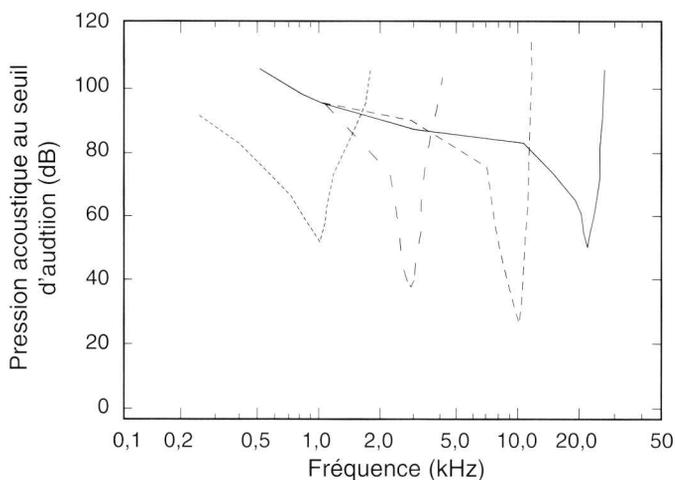


Fig. 40. Chaque fibre sensorielle auditive est accordée sur une fréquence pour laquelle le seuil d'activité correspond à une intensité minimale du stimulus sonore : la relation entre la pression acoustique et la fréquence est illustrée pour quatre fibres du nerf auditif de cobaye (simplifié d'après EVANS, 1972, in WITHERS, 1992). *Families of frequency threshold (tuning) curves for single cochlear nerve fibres in guinea pig. At the lowest sound intensities, a fibre responds to a narrow band of frequencies. Each sensory neuron is tuned on a specific frequency.*

tectorielle qui courbe les cils et permet la transduction du signal sonore. Les cellules ciliées transmettent leur réponse sensorielle au moyen de synapses sur les boutons dendritiques terminaux des fibres afférentes, qui envoient des décharges d'impulsions vers le système nerveux central.

Les cellules ciliées internes se différencient des cellules externes par leur innervation. La plupart des **fibres nerveuses afférentes** du nerf cochléaire proviennent des cellules ciliées internes qui portent chacune une vingtaine de synapses. Les **cellules ciliées internes** constituent donc le site principal de la réception auditive.

La genèse du potentiel récepteur suit la même séquence d'événements que pour le couplage mécanoélectrique des cellules vestibulaires : le mouvement de glissement de la membrane tectorielle provoque l'étirement des stéréocils connectés entre eux par des filaments. L'ouverture mécanique des canaux ioniques permet une entrée de potassium, due à la concentration particulièrement élevée de l'endolymphe par rapport à la cellule. La dépolarisation accroît la libération du médiateur au niveau des synapses.

Les **cellules externes** dont les cils sont connectés à la membrane tectorielle possèdent, en plus, un mécanisme générateur d'oscillations mécaniques qui amplifie localement le mouvement de la membrane tectorielle et qui accroît, de la sorte, la sensibilité du mécanisme récepteur des cellules internes. Dans les cellules externes, la dépolarisation s'accompagne d'une entrée de calcium dans la cellule, qui active le battement des cils, en résonance avec le stimulus auditif.

Des **fibres nerveuses efférentes** en provenance du tronc cérébral font synapse sur les boutons dendritiques des fibres afférentes des cellules ciliées internes, et plus directement, sur les cellules externes. Ces fibres centrifuges inhibent les cellules sensorielles en hyperpolarisant leur membrane. Le transmetteur est l'acétylcholine. Ce processus inhibiteur est plus spécifique des cellules externes, dont il réduit la réponse motrice. Il s'ensuit une réduction des mouvements de la membrane tectorielle, et par là, une diminution de la réponse des cellules internes. Il s'agit d'un mécanisme protecteur contre la **surstimulation**.

Il y a environ 25 000 fibres nerveuses dans le nerf auditif des mammifères. Les enregistrements sur ces différentes fibres ont permis de montrer, depuis longtemps, comment les signaux auditifs sont encodés. Chaque fibre a sa propre courbe d'accord, centrée sur une fréquence donnée comme chaque cellule ciliée. Les impulsions nerveuses sont synchrones avec les vibrations de basse fréquence jusqu'à un kHz. Les fibres nerveuses ne peuvent suivre à plus haute fréquence en raison de leur période réfractaire, la durée d'une impulsion nerveuse étant de l'ordre d'une milliseconde.

En fait, la fréquence du signal sonore est encodée par la position de la cellule réceptrice sur la membrane basilaire, correspondant à l'organisation tonotopique.

En l'absence de stimulation, les fibres nerveuses présentent une activité spontanée considérable qui témoigne de la sensibilité du système récepteur. Les cellules ciliées, les synapses et les fibres nerveuses sont programmées pour répondre à des stimuli seuils et à des changements faibles de la stimulation.

Les cellules sensorielles auditives peuvent détecter des déplacements vibrationnels incroyablement faibles, de très bas niveau énergétique. Le déplacement des particules d'air est de 10^{-10} à 10^{-6} cm au seuil auditif, selon la fréquence. La vibration de la membrane basilaire correspondante est de 10^{-11} à $5 \cdot 10^{-10}$ cm. Une cellule sensorielle répond donc à un déplacement beaucoup plus petit que le diamètre d'un atome d'hydrogène (10^{-8} cm), ce qui correspond à un stimulus d'énergie extrêmement faible, inférieure à celle d'un mouvement brownien établi au hasard (**fig. 41**).

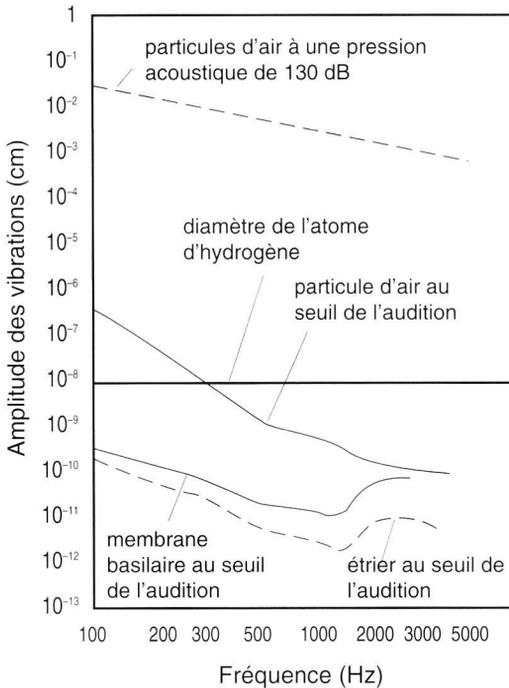


Fig. 41. Amplitudes des vibrations des particules d'air, de l'étrier et de la membrane basilaire au seuil de l'audition en fonction de la fréquence. Le trait horizontal représente, à titre indicatif, le diamètre de l'atome d'hydrogène (d'après DAVIS, 1965, in WITHERS, 1992).

Vibrational amplitudes for air particles, the stapes and the basilar membrane at the threshold of audition and as a function of frequency. Most of these displacements are less than the diameter of a hydrogen atom.

L'écholocalisation

L'émission de sons joue un rôle prépondérant dans la vie des mammifères marins. Un petit nombre de vertébrés peuvent détecter la présence d'objets distants, en écoutant les échos des sons qu'ils ont émis et qui rebondissent sur les objets (**fig. 42**).

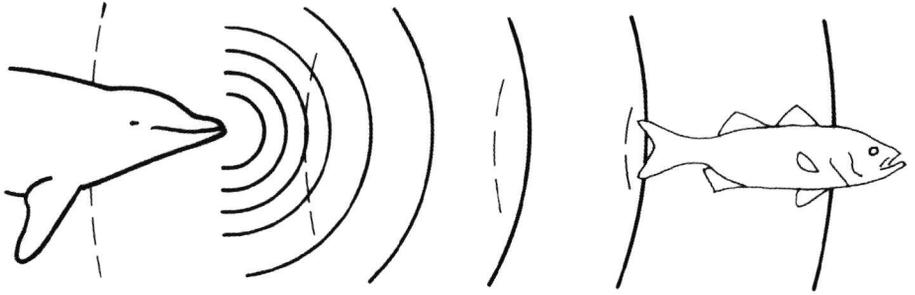


Fig. 42. Le dauphin émet des clics écholocatifs qui sont réfléchis par les objets de son environnement dont il peut déterminer, de cette façon, la distance, la taille et la forme (d'après THURMAN, 1991).

Dolphin generates echolocating clicks that bounces off the distant objects and are reflected back. Such echoes give a detailed picture of the environment.

L'écholocalisation, appelée parfois sonar biologique, est semblable dans son principe au radar, mais utilise des ondes sonores plutôt que des ondes électromagnétiques. L'écholocalisation représente un phénomène adaptatif exceptionnel dans l'étude des récepteurs sensoriels, par le fait que l'animal détecte l'énergie qu'il a lui-même émise. Ce système émetteur-récepteur peut être mis en parallèle avec celui des poissons, dits faiblement électriques, qui détectent les objets qui modifient leur propre champ électrique, et celui des animaux bioluminescents qui peuvent voir grâce à la lumière qu'ils ont eux-mêmes produites.

Les animaux qui ont acquis cette capacité sont actifs la nuit, cherchent leur nourriture sur une grande distance, ou bien vivent dans des milieux pauvres en lumière, cavernes, eaux troubles ou profondeurs marines.

L'écholocalisation est utilisée pour la capture des proies chez la chauve-souris ou le dauphin mais aussi pour la détection des obstacles. Les chauves-souris sont les plus étudiés des animaux qui pratiquent l'écholocalisation, bien que beaucoup de travaux aient été réalisés chez les dauphins, souvent dans des buts militaires moins avouables.

Fréquences des sons utilisés par différents animaux qui pratiquent l'écholocation (d'après WITHERS, 1992).

Frequency of sound used by various echolocating animals.

animal	fréquence dominante
Chauves-souris	
Microchiroptères	
<i>Myotis</i>	25-100 kHz (FM) ¹
<i>Rhinolophus</i>	35-45, 75-90 kHz (FC ² /FM)
<i>Megaderma</i>	30-125 kHz (IUC) ³
<i>Kerivoula</i>	233-243 kHz (FUH) ⁴
Megachiroptères	
<i>Rousettus</i>	13, 26, 38 kHz
Cétacés	
<i>Tursiops</i>	15-130 kHz
<i>Inia</i>	60-65 kHz
<i>Orcinus</i>	14 kHz
Autres mammifères	
<i>Sorex</i>	18-60 kHz
<i>Crocidura</i>	70-110 kHz
<i>Centetes</i>	5-17 kHz
Oiseaux	
<i>Steatornis</i>	1,5-2,5, 5-7 kHz
<i>Collocalia</i>	4-7,5 kHz

¹ FM = fréquence modulée

² FC = fréquence constante

³ IUC = impulsions ultracourtes

⁴ FUH = fréquences ultrahautes

L'examen d'une séquence d'écholocation chez la chauve-souris *Rhinolophus ferrumequinum* en train d'attraper un insecte, permet de mettre en évidence quelques points importants concernant ce processus. Pendant la phase de recherche, l'animal émet régulièrement des impulsions sonores de courtes durées, qui sont des sons purs de très haute fréquence (80 KHz) inaudibles pour l'oreille humaine. Si une proie est détectée, la durée de l'impulsion est réduite, de même que l'intervalle entre les impulsions. L'accroissement du taux de répétition du signal permet une plus grande précision dans l'écholocation. Les sons de longue durée permettent de percevoir les battement d'ailes de la proie et de mesurer sa vitesse. Aucun son n'est émis pendant la capture. Immédiatement après, la chauve-souris reprend l'émission de sons rapprochés qui peuvent présenter des composants en fréquence modulée.

Les animaux qui pratiquent l'écholocation doivent évidemment être capables d'entendre les fréquences qu'ils émettent et qui, pour nous et bien souvent pour leurs proies, sont inaudibles. L'oreille de la chauve-souris possède évidemment une grande gamme de sensibilités auditives s'étendant aux fréquences des **ultrasons**.

L'intensité d'un son décroît avec le carré de la distance à la source émettrice pour une onde qui se propage sur un front sphérique. L'avantage des sons de **haute fréquence** est qu'ils se propagent plus près de la source émettrice, comme une onde plane, évitant une dispersion de l'énergie sonore sur une surface de plus en plus grande. L'**intensité** du son émis par la chauve-souris est extrêmement élevée, de **80 à 120 dB**. Dans le cas d'une onde sphérique, elle décroît de 20 dB tous les 10 m. Comme l'écho devra refaire le chemin inverse, l'écholocalisation demande l'émission de sons de forte puissance, et la réception d'échos fortement affaiblis. Cette perception d'échos de faible intensité nécessite un appareil auditif très sensible, qui devra être protégé au moment de l'émission de sons puissants. Chez la chauve-souris, la contraction des muscles de l'oreille moyenne, le tenseur du tympan et le muscle de l'étrier amortissent l'amplitude des vibrations au moment de l'émission du son. Les deux muscles se relâchent immédiatement, permettant la réception de l'écho.

Les mammifères marins émettent différents types de sons, mais tous ne sont pas capables de pratiquer l'écholocalisation. Il semble que certaines espèces de **phoques** détectent leurs proies et les objets de leur environnement de cette façon. Le phoque de Weddell retrouve ainsi, lorsqu'il est en plongée, les trous de la couche de glace où il peut venir respirer.

Les sons de basse fréquence émis par les **mysticètes** ont une fonction de communication intraspécifique pour la cohésion des groupes et interviennent au moment de la reproduction. Ces gémissements d'une fréquence de 10 à 20 Hz, sont perçus jusqu'à 50 km de distance. Le chant de la baleine à bosse couvre des fréquences jusqu'à 1000 Hz et présente de longues phrases musicales, qui sont mémorisées et répétées.

Des impulsions de courtes durées à caractère écholocatif n'ont été décrites que chez les baleines grises.

Par contre, les **odontocètes** pratiquent tous l'écholocalisation. Outre les ultrasons, ils émettent des sifflements audibles qui paraissent intervenir dans la communication intraspécifique.

Le **dauphin** *Tursiops truncatus* balaye son environnement de clics écholocatifs pour y déterminer la présence d'objets dont, en s'approchant, il va déterminer la distance, la forme et la taille. Ces sons peuvent être répétés de nombreuses fois par seconde. L'animal peut détecter de la sorte un banc de petits poissons évoluant à 100 m de distance ou un poisson de 13 à 14 cm éloigné de 9 m.

L'analyse des ondes sonores enregistrées pendant un train de clics écholocatifs montre que celles-ci sont de très courtes durées (70 μ s) et en moyenne d'une intensité de 226,5 dB. Il s'agit d'un signal sonore composé dont la fréquence dominante est de 117,2 kHz (**fig. 43**).

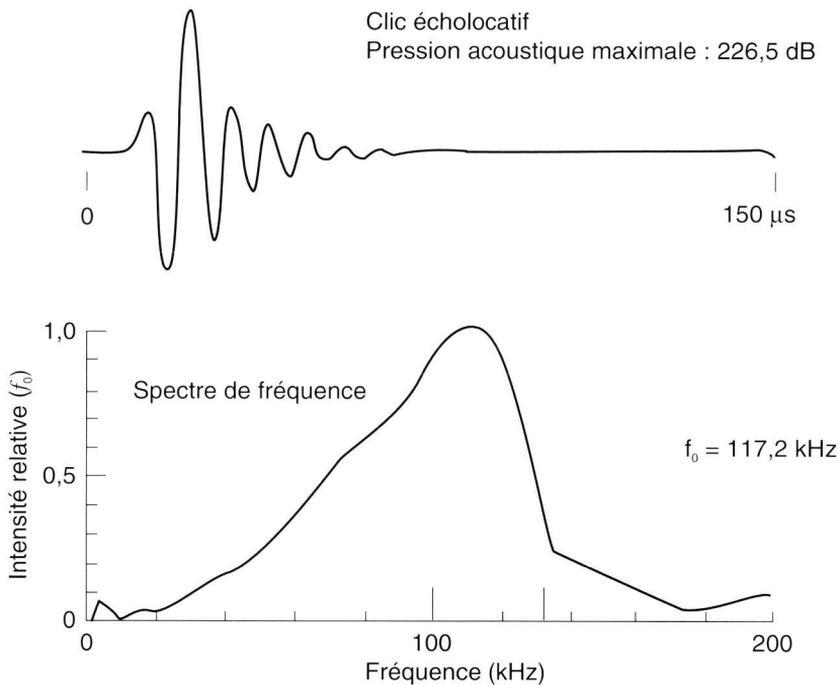


Fig. 43. Analyse des clics écholocatifs du dauphin *Tursiops truncatus*. En haut, forme de l'onde sonore composée de 9 cycles et dont la durée totale est d'environ 70 μ s. En bas, distribution spectrale de la fréquence du signal. La fréquence dominante est de 117,2 kHz (d'après AU, 1980, in WITHERS, 1992).

Echolocative click analysis for the dolphin Tursiops truncatus.

Typical click is a short duration sound wave (70 μ s) with a peak intensity of 226.5 dB and about nine high frequency components. The frequency analysis of the wave form shows a dominant frequency of 117.2 kHz.

En utilisant des hydrophones, on a démontré que le son est émis de façon très directionnelle en avant de l'animal (**fig. 44**).

Les **cachalots** et l'**orque** *Orcinus orca* produisent également plusieurs dizaines de clics écholocatifs par seconde. Chez le cachalot *Physeter catodon*, chacune de ces impulsions sonores peut se décomposer en 9 sous-unités et lui permet de détecter sa proie principale, le calmar, à une distance de 400 m.

Cependant, la façon dont les sons sont produits chez les **odontocètes** et reçus en retour n'est pas entièrement comprise, bien que différentes théories tendent à répondre à ces questions.

Chez les vertébrés terrestres, les mécanismes de production des sons résultent essentiellement de modifications du système respiratoire. La complexité du système, chez les cétacés, est soumise aux contingences liées à la vie aquatique. Il faut bien sûr que l'animal conserve une respiration aérienne, que

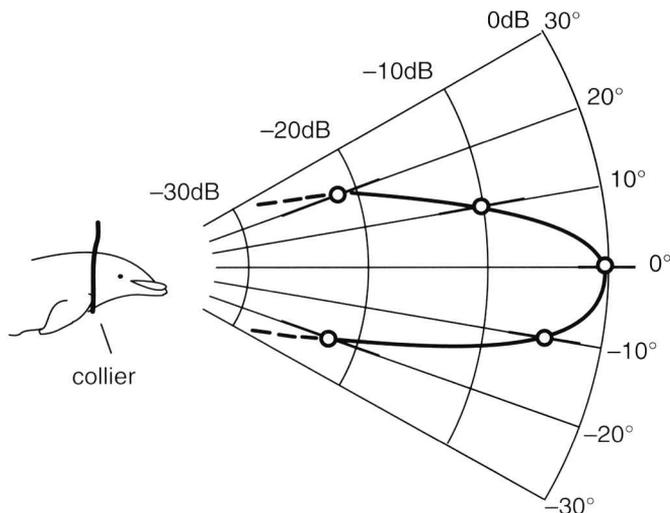


Fig. 44. Distribution spatiale de l'intensité du click écholocatif chez le dauphin (d'après AU, 1980).
Dolphin generates and projects ahead narrow beams of sound.

cette respiration soit retenue pendant des plongées de longue durée. La plongée à grande profondeur implique des adaptations aux variations de pression hydrostatique. Enfin, l'ingestion de nourriture sous l'eau condamne une communication directe avec les poumons.

Chez le **dauphin**, le larynx se prolonge de façon intranasale, se projetant à partir du plancher du pharynx et se fixant par un sphincter dans les narines internes. Cette excroissance, soutenue par le cartilage aryténoïde, s'appelle le **bec du larynx**. L'évent a migré sur le dessus de la tête. Il y a donc un passage d'air continu entre les narines et la glotte, même si l'animal ouvre la bouche sous l'eau.

Le système nasal comprend l'**évent** qui peut se fermer, suivi par le passage nasal supérieur commun, la **cavité spiraculaire**, et enfin deux **conduits nasaux** osseux qui peuvent être obturés par une masse musculaire et conjonctive, le **bouchon nasal**. La source des clics d'écholocation se situe dans la paroi de la cavité spiraculaire à la base du conduit nasal supérieur et est formée d'un complexe antéropostérieur comportant, de chaque côté, une paire de lames conjonctives (« lèvres de singe ») entourées de bourses graisseuses, et laissant entre elles une fente étroite. A ces deux structures sont encore associées deux lames cartilagineuses flexibles soutenant les bourses graisseuses postérieures et le ligament de l'évent qui s'attache au bouchon nasal. Les **sacs aériens nasaux**, vestibulaires, nasofrontaux et prémaxillaires qui sont en communication avec la cavité spiraculaire sont considérés comme des réflecteurs acoustiques. Les ondes sonores émises par cet ensemble de structures sont focalisées par le **melon**, structure graisseuse en forme de dôme si caractéristique chez *Tursiops* (fig. 45 et 46).

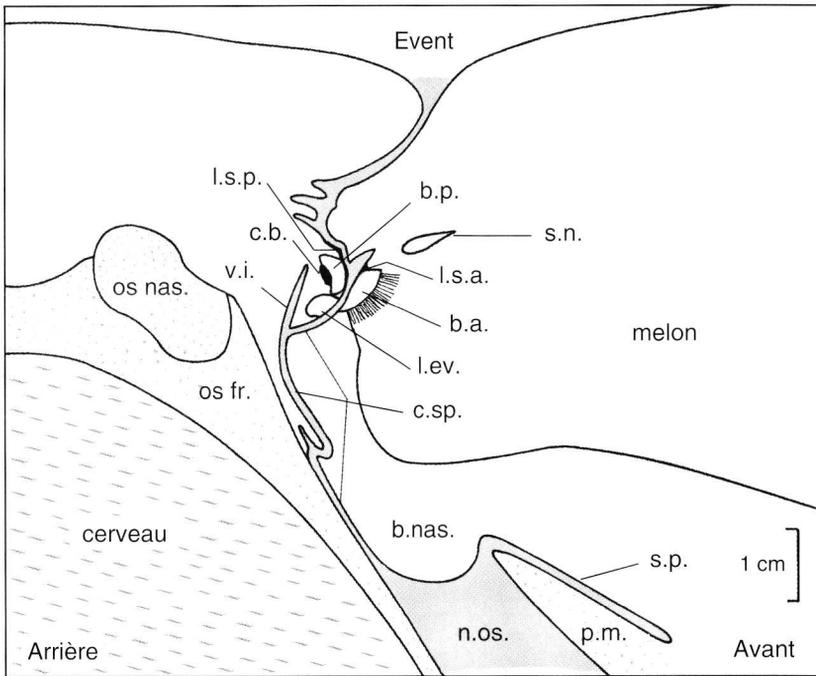


Fig. 45. Coupe parasagittale de la région nasofrontale du dauphin *Tursiops truncatus*, montrant le complexe anatomique responsable de la formation des clics écholocatifs. Il comprend une paire de bourses graisseuses (**b.p.** et **b.a.** : bourses postérieure et antérieure), une paire de lames conjonctives appelées lèvres de singe par analogie à la structure décrite chez les cachalots (**l.s.p.** et **l.s.a.** : lèvres de singe postérieure et antérieure), une lame cartilagineuse (**c.b.** : cartilage bursal), le ligament de l'évent (**l.ev.**) et une série de sacs aériens (**s.n.** : sac nasofrontal, **s.p.** : sac prémaxillaire). Le schéma montre en gris la continuité du conduit nasal (**n.os.** : narine osseuse) et du conduit spiraculaire (**c.sp.** : cavité spiraculaire) avec le vestibule inférieur (**v.i.**). Le bouchon nasal (**b.nas.**) est mobilisé par des muscles insérés sur l'os prémaxillaire (**p.m.**) (**os nas.** : os nasal ; **os fr.** : os frontal) (d'après CRANFORD, 1996).

*Parasagittal section through the nasofrontal region of the bottle nose dolphin *Tursiops truncatus*, showing the morphologic complex implicated in sound generation. It is composed of two monkey lips (*l.s.p.*, *l.s.a.*) and of a pair of fatty bursae (*b.p.*, *b.a.*), associated with the upper nasal passage (*c.sp.*).*

Chez les **cachalots**, l'**organe du spermaceti**, qui repose sur la partie rostrale du crâne, contient une huile fine très prisée des baleiniers. Il paraît jouer le même rôle que le melon dans la focalisation des clics d'écholocation.

L'évent s'ouvre dans le **sac aérien distal**, qui est situé en avant de l'organe du spermaceti, et qui communique avec le passage nasal gauche conduisant à la trachée. Plus étroit, le passage nasal droit s'étend à partir du **museau de singe**, à la base du sac aérien distal jusqu'au **sac aérien frontal** en arrière de l'organe du spermaceti, et enfin, jusqu'à la trachée.

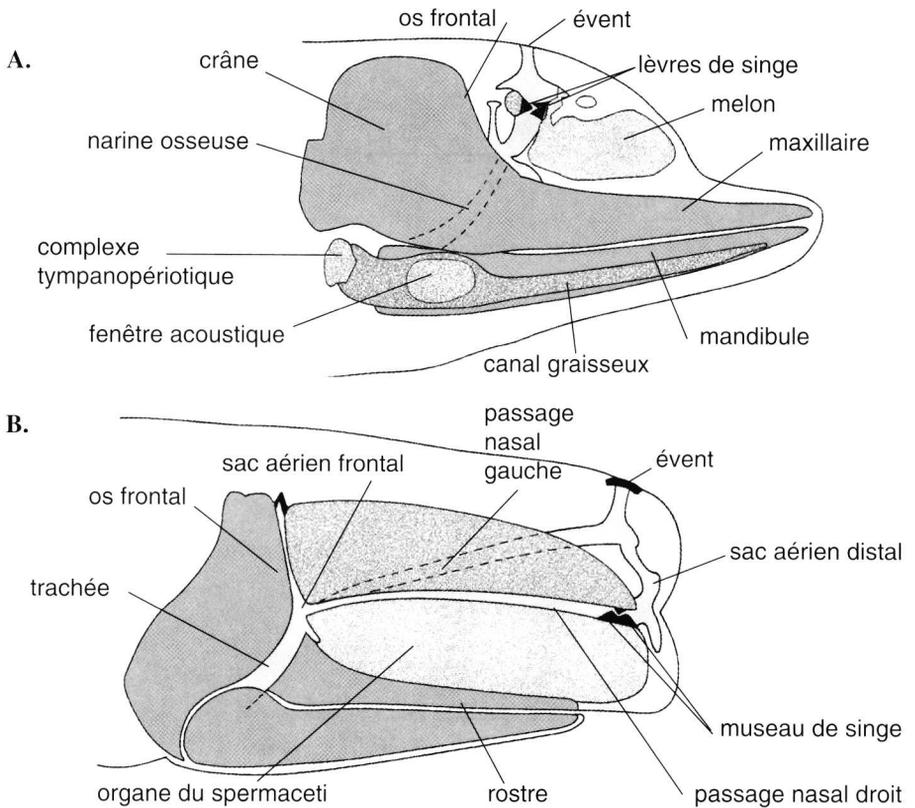


Fig. 46. Formation des clics d'écholocation.

A. Chez le dauphin (couple para-sagittale), le son produit par le passage en force de l'air à travers les lèvres de singe est réfléchi sur l'os frontal et focalisé par le melon graisseux qui sert de lentille acoustique.

B. Chez le cachalot, l'air provenant de la trachée est conduit vers le museau de singe par le passage nasal droit qui forme le premier clic ; celui-ci est suivi d'autres impulsions d'intensité décroissante qui résultent de la réflexion de l'onde sonore sur le sac frontal à travers l'organe du spermaceti. Les nuances des ombres indiquent les homologies des structures (dessiné d'après CRANFORD, 1996, et BERTA et SUMICH, 1999).

Generation of echolocation clicks.

A. In dolphins, sounds are generated by specialized nasal structure, reflected off the frontal surface of the concave skull and focused by the fatty melon.

B. In sperm whales, air may pass from the trachea through the right nasal passage across the « museau de singe » where a click is generated. This initial click is followed by progressively weaker clicks transmitted through the oiled-filled spermaceti organ. They may result from sound wave bouncing back and forth between the frontal air sac and the distal air sac.

C'est le museau de singe qui est la structure vibratoire. Il est composé de deux paires de lèvres dures, fermées. On considère que l'air est forcé par la trachée dans le **passage nasal droit**. Le son est produit par le passage en force de l'air dans le museau de singe, et représente le premier clic de la séquence écholocative émise par le cachalot. Les huit clics suivants, qui sont d'intensité décroissante, sont produits par la réverbération du son initial sur le sac frontal et sur le sac distal, à travers l'organe du spermaceti. Après son passage dans le

museau de singe, l'air est reconduit vers la trachée par le passage gauche, car l'événement est fermé lors de l'émission des clics écholocatifs.

La **réception auditive de l'écho** est substantiellement différente chez les mammifères terrestres qui pratiquent l'écholocation et chez les mammifères aquatiques, car chez ces derniers, le méat du conduit auditif externe n'est pas la voie préférentielle de la transmission du son vers l'oreille moyenne et l'oreille interne. Dans bien des cas le conduit auditif n'est pas fonctionnel. Ensuite, le tympan et les osselets se distinguent par leur structure. Le tympan est monté sur un cône corné, et les osselets sont larges et lourds. Les cavités entourant l'oreille interne contiennent une mousse formée de petites bulles d'air incluses dans une émulsion composée d'huile et de mucus et qui résistent à la compression. Les sinus aériens qui communiquent avec l'oreille moyenne sont bordés par un tissu richement vascularisé qui s'engorge de sang pendant la plongée. Le volume perdu par la compression de l'air est compensé par cet apport sanguin.

L'os entourant l'oreille moyenne, la **bulle tympanique**, d'une dureté exceptionnelle, est anatomiquement isolé du reste du crâne, bien qu'attaché à celui-ci par du tissu conjonctif et du cartilage, et entouré de graisse. Les sons seraient recueillis par la mâchoire inférieure, qui possède une fenêtre acoustique remplie d'une substance grasseuse et un point d'attache sur la bulle tympanique. Des tests de sensibilité acoustique chez *Tursiops truncatus* montrent que la mâchoire inférieure est 6 fois plus réceptive que le canal auditif externe.

Le système acousticolatéral des poissons

Le système de la ligne latérale des poissons apparaît au départ comme un appareil détecteur du mouvement des masses d'eau le long du corps de l'animal et des vibrations de basses fréquences transmises à courtes distances. Les autres fonctions qui en sont dérivées n'apparaissent qu'après, dans la phylogénèse des vertébrés, par le développement de l'oreille interne ou d'électrorécepteurs. L'amphioxus n'a pas d'analogue de ce système, bien que les tuniciers possèdent des mécanorécepteurs du même type.

Les neuromastes

Les cellules ciliées mécanoréceptrices, assemblées en petits groupes et accompagnées de cellules accessoires, constituent les **neuromastes**. Leurs cils sont englués dans une **cupule** gélatineuse qui va être déformée par les mouvements du liquide qui l'entoure.

Chez les amphibiens aquatiques, les cyclostomes et de nombreux téléostéens, les neuromastes sont **libres** et simplement exposés à la surface du corps. Chez beaucoup de poissons, un certain nombre de ceux-ci, ou parfois tous, sont enfermés dans des canaux situés dans le derme. Les **canaux** s'ouvrent à la surface par des pores espacés régulièrement, et contiennent de l'endolymphe. Le neuromaste possède une innervation afférente et efférente.

L'arrangement le long du corps des neuromastes du canal de la **ligne latérale** suggère que les récepteurs sont répartis comme une ligne de référence, qui peut s'étendre jusqu'à la queue. Au niveau de la tête, les canaux présentent souvent des ramifications complexes (**fig. 47**).

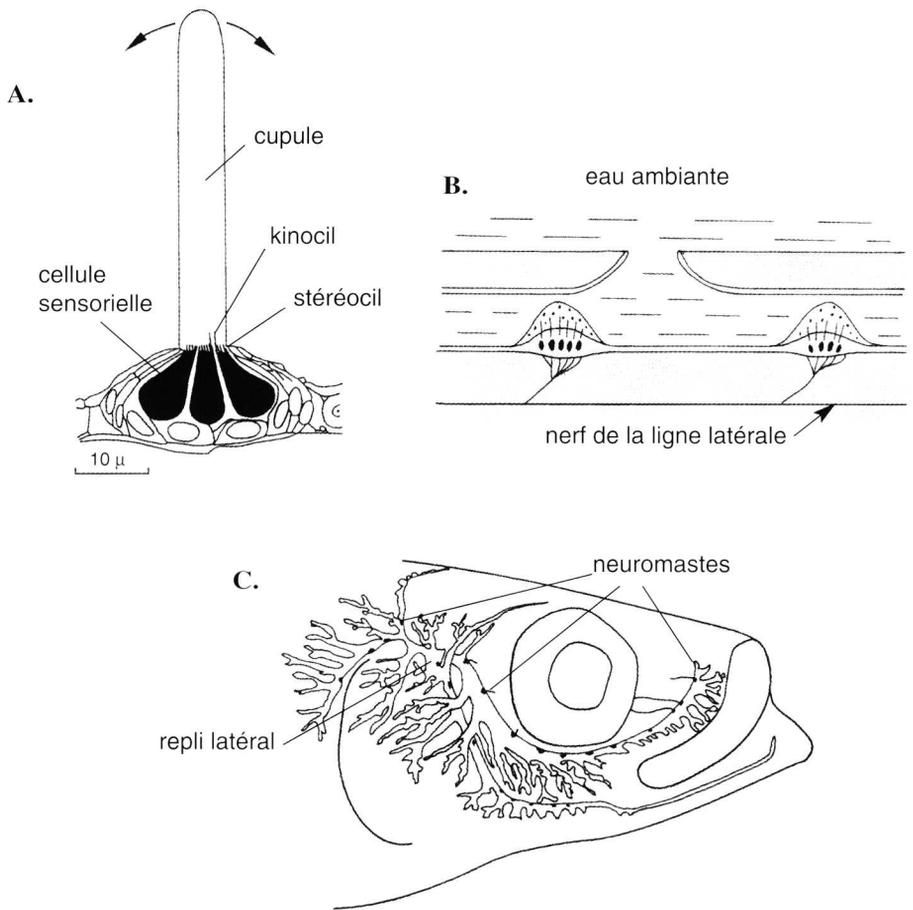


Fig. 47. A. Schéma d'un neuromaste libre à la surface de la peau (d'après FLOREY, 1966, *in* WITHERS, 1992).
 B. Disposition de neuromastes dans le canal de la ligne latérale (d'après BONE *et al.*, 1986).
 C. Ramification des canaux au niveau de la tête chez l'esprot (d'après BLAXTER *et al.*, 1981).
 A. *Freestanding neuromast of a teleostfish exposed on the body surface.*
 B. *Neuromasts located in the lateral line canal.*
 C. *Branched system of canals along each side of the head of a sprat.*

L'effet de champ rapproché

Les vibrations sonores produites dans l'environnement immédiat du poisson entraînent des déplacements des particules du fluide qui l'entoure, d'une telle amplitude qu'ils masquent les effets des sources vibratoires plus lointaines.

Pour comprendre cet effet, considérons une source sonore ponctuelle qui produit des ondes sphériques divergentes, dans lesquelles l'énergie acoustique

se disperse sur une surface de plus en plus grande, au fur et à mesure que l'onde progresse. A une distance relativement grande, qui dépend de la longueur d'onde, la vibration sonore se transmet comme une onde plane dont l'atténuation devient beaucoup moins rapide. La transition de la propagation de l'onde sphérique en une onde plane se situe à une distance à la source égale à $\lambda/2\pi$ pour laquelle l'amplitude du déplacement des particules tend vers une valeur faible et constante.

La région au voisinage de la source sonore, où les écarts par rapport à l'équation de l'onde plane sont les plus apparents, constitue le champ rapproché. Lorsque la source vibrante est à une distance suffisante, elle participe à l'effet de champ lointain.

L'effet de **champ rapproché** produit des déplacements du fluide beaucoup plus grands que ceux de l'effet **lointain** jusqu'à une distance de la source égale approximativement au sixième de la longueur d'onde. Si la fréquence est basse, la longueur d'onde est grande, par exemple 15 m environ pour une fréquence de 100 Hz. Ce signal dominera de façon marquée sur les signaux de plus haute fréquence jusqu'à une distance à la source comprise entre 2 et 3 m (**fig. 48**).

Les neuromastes de la ligne latérale répondent jusqu'à une fréquence de 200 Hz, soit une longueur d'onde de 7,5 m, et sont utilisés par le poisson pour détecter les effets de champ rapproché. La sensibilité des neuromastes est remarquable, leur permettant de répondre à des déplacements de 1 à 2 nm. En comparant les réponses des cellules ciliées réparties le long de la ligne latérale, le poisson est capable de localiser les sources sonores en mouvement dans son environnement comme les battements de la queue des poissons en train de nager, ou de parader.

Les poissons sabres sont spécialisés dans la détection des effets de champ rapproché et possèdent au niveau du cerveau d'énormes lobes acoustico-latéraux. Ainsi, le trichiuridé *Aphanopus* peut localiser des proies jusqu'à 32 m, qu'il détecte au moyen de sa ligne latérale en percevant le mouvement de la proie. A une telle sensibilité, ce signal pourrait être perdu dans le bruit de fond dû aux oscillations du corps même du prédateur.

Aphanopus résout ce problème d'une façon intéressante. Il nage lentement en godillant de sa queue fourchue, conservant son corps entièrement rigide. La colonne vertébrale possède un joint flexible au niveau du pédoncule caudal. La proie est traquée à faible vitesse au moyen du système de la ligne latérale, et c'est seulement lorsqu'elle se trouve dans le champ visuel des grands yeux sensibles du poisson que celui-ci étend sa nageoire dorsale et oscille alors d'une manière anguilliforme.

D'autres trichiuridés, comme *Trichiurus*, n'ont pas de nageoire caudale, mais la nageoire dorsale est élargie, et la ligne latérale est reportée du côté ventral aussi loin que possible des perturbations causées par le mouvement d'ondulation de la nageoire dorsale.

Fig. 48.

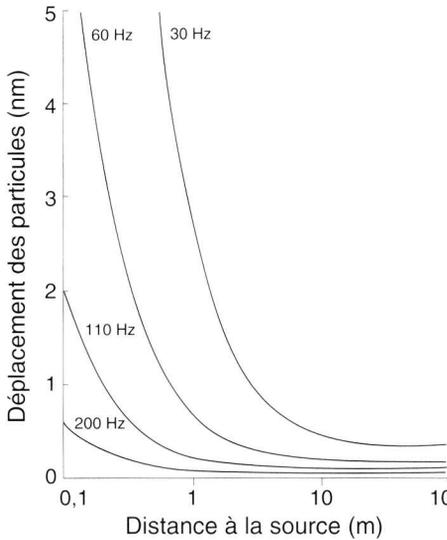


Fig. 49.

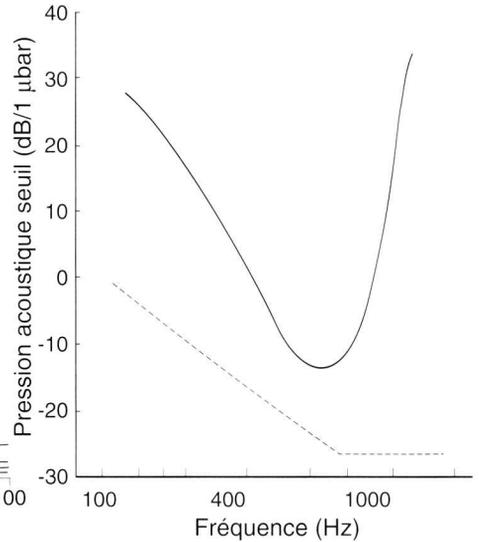


Fig. 48. L'effet de champ rapproché.

Le graphique montre la diminution de l'amplitude du déplacement des particules avec la distance à une source sonore ponctuelle, pour différentes fréquences, et une pression de 1 µbar (d'après HAWKINS, 1973).

Near field effect.

Particle displacement amplitude declines with the distance from the sound source. Curves are plotted for different frequencies and a sound pressure of 1 µbar.

Fig. 49. Seuils d'audition du thon *Thunnus albacares* en fonction de la fréquence du signal sonore (--- niveau du bruit ambiant) (d'après IVERSEN, 1967 in HAWKINS, 1973).

Mean threshold curve for the yellow fin Tuna in the hearing frequency range (--- ambient noise levels).

L'effet de champ lointain

Pour de plus hautes fréquences, les cellules ciliées de l'oreille interne interviennent dans la perception des vibrations. La plupart des poissons ont une limite supérieure d'audition aux environs de 400 Hz (fig. 49).

La macula du saccule est généralement considérée comme le site principal de l'audition chez les téléostéens, bien que la macula de l'utricule comme celle de la lagena répondent aussi plus ou moins aux stimuli auditifs.

Certains poissons possèdent une connexion entre la vessie natatoire et l'oreille interne qui leur permet de reporter la limite supérieure de l'audition à 7 kHz, avec un maximum de sensibilité vers 1,5 kHz.

Les **ostariophys** utilisent une chaîne d'osselets dérivés des vertèbres pour relier la vessie natatoire au saccule : c'est l'**appareil de Weber**. Cette adaptation concerne des poissons d'eau douce comme les silures, les carassins, les gymnotidés, les mormyridés.

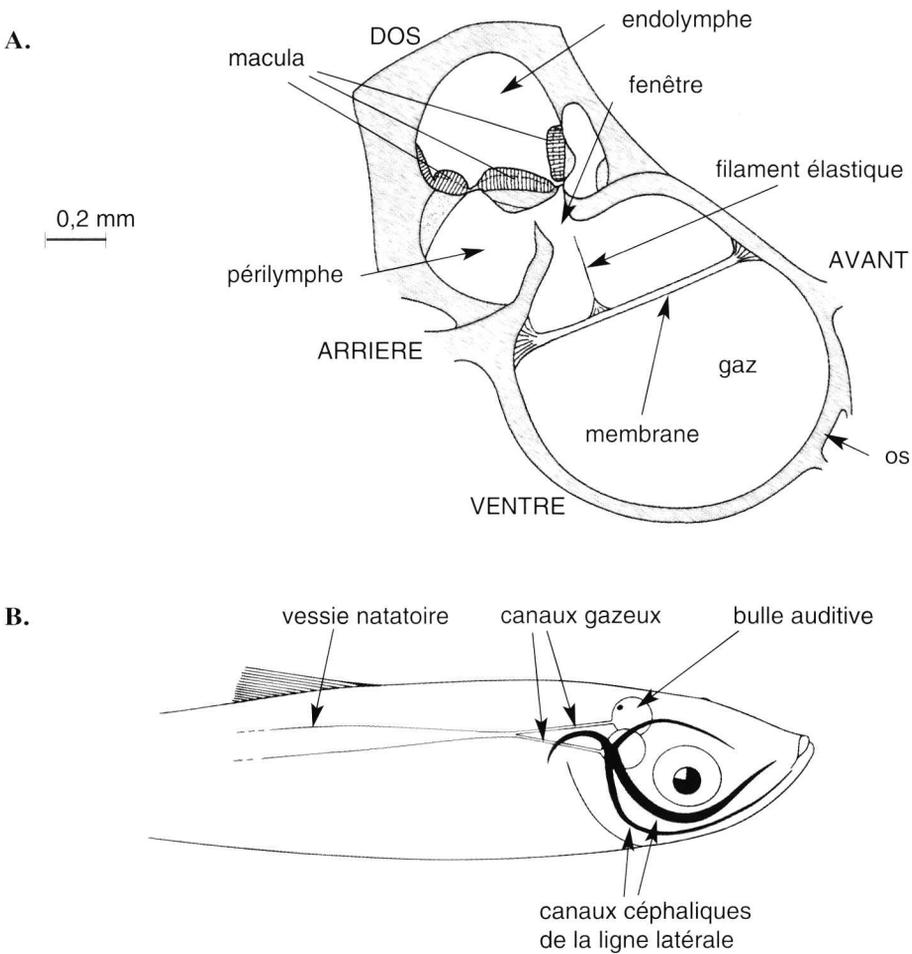


Fig. 50. Audition chez les Clupéoïdés.

A. Coupe longitudinale dans la région otique de l'esprot, montrant les relations entre la bulle de l'utricule.

B. Diagramme illustrant les relations entre la vessie natatoire, les bulles auditives, et les canaux céphaliques de la ligne latérale (d'après BLAXTER et HUNTER, 1981).

Hearing in Clupeoids.

A. Longitudinal section of the bulla and utriculus of a sprat.

B. Schematic diagram of relations of swimbladder, gas-filled bullae, inner ears and lateral line canals.

Chez les **clupéoïdés**, harengs, anchois, esprot, une fine membrane déformable sépare la périlymphe entourant l'utricule d'une **bulle** auditive remplie de gaz. Cette bulle est maintenue pleine de gaz par de fins canalicules provenant de la vessie natatoire. Les variations de pression du gaz dans la bulle mobilisent la membrane et sont transmises à la macula de l'utricule (**fig. 50**).

En introduisant une électrode dans l'endolymphe de l'utricule chez un poisson maintenu dans une chambre pressurisée, dont on fait varier périodiquement la pression, on a pu enregistrer les réponses électriques des cellules de la macula de l'utricule.

La réponse à une onde de pression sinusoïdale présente une fréquence double de la fréquence test, montrant que certaines cellules sensorielles sont stimulées lorsque la pression s'accroît, d'autres lorsqu'elle décroît. L'analyse du signal auditif est donc différente de celle qui est faite dans la cochlée et on peut mettre en rapport ce résultat avec la disposition des cellules ciliées qui sont orientées différemment par rapport à la ligne médiane de la macula.

La capacité de détecter de hautes fréquences permettrait aux clupéoïdés d'entendre l'arrivée de leurs prédateurs, dauphins et autres mammifères marins.

2.4. La sensibilité électrique et magnétique des poissons

Certains poissons ont formé, à partir de la ligne latérale, des électrorécepteurs qui leur permettent de détecter les faibles champs électriques qui émanent des tissus de leur proie mais aussi de percevoir les variations de champ électrique qu'ils produisent, en se déplaçant dans le champ magnétique terrestre.

Les électrorécepteurs peuvent aussi être utilisés pour l'électrolocalisation des objets par les poissons qui émettent des décharges électriques faibles. Enfin, la capacité de percevoir la décharge électrique produite par un congénère a conduit, chez ces poissons, au développement d'un nouveau mode de communication.

L'électroréception

Les poissons prédateurs et les poissons faiblement électriques ont des électrorécepteurs distribués sur la surface du corps en étroite association avec le système de la ligne latérale à partir de laquelle ils ont évolués.

Chez les sélaciens, les **ampoules de Lorenzini** sont groupées en **capsules** qui sont connectées par de fins canaux qui s'ouvrent à la surface de la peau. Elles sont particulièrement nombreuses sur le museau des requins et sur la face ventrale des raies (**fig. 51 a et b**).

Beaucoup de poissons téléostéens ont aussi des électrorécepteurs de surface pour la détection du champ électrique exogène et la perception des champs électriques produits de façon endogène. Le poisson-chat transparent *Kryptopterus bicirrhus* possède des électrorécepteurs ampullaires répartis sur toute la surface du corps, mais particulièrement sur la tête, au niveau de la ligne latérale et de la nageoire caudale.

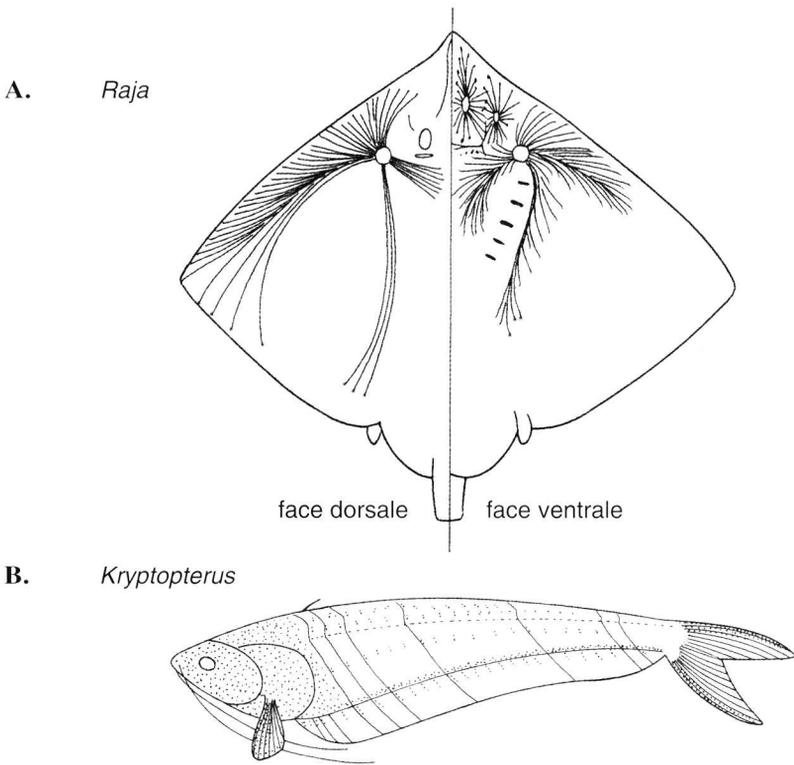


Fig. 51. Répartition des électrorécepteurs à la surface du corps.

A. Chez la raie *Raja clavata*, les ampoules de Lorenzini sont localisées dans des capsules (cercle vide), desquelles radient des canaux conducteurs vers des ouvertures externes (points noirs).

B. Chez le poisson-chat transparent *Kryptopterus bicyrhrus*, les récepteurs ampullaires (points noirs) sont particulièrement nombreux au niveau de la tête et de la ligne latérale (d'après MURRAY, 1960, et WACHTEL *et al.*, 1969, in WITHERS, 1992).
Distribution of the electroreceptors over the body surface.

A. *Upper and underside of the ray Raja clavata showing the capsules (open circles) where are located the ampullae of Lorenzini, with ducts radiating away to the external openings (solid dots).*

B. *The transparent catfish Kryptopterus bicyrhrus has ampullary electroreceptors widely distributed over its body surface, particularly on the head and the lateral line.*

La présence d'électrorécepteurs a été aussi décrite chez les lamproies, les esturgeons, les dipneustes, le cœlacanthe, mais aussi dans des groupes d'amphibiens et chez différents mammifères monotrèmes, tous aquatiques.

Sensibilité électrique et magnétique

Les électrorécepteurs sont des organes extrêmement sensibles qui peuvent répondre à des gradients de potentiel aussi petits que $10 \mu\text{V}/\text{cm}$ dans le cas des poissons d'eau douce et de $0,005 \mu\text{V}/\text{cm}$ dans le cas des requins. Ce gradient

est de l'ordre de grandeur de celui qui existerait dans un conducteur aussi long que le diamètre terrestre aux bornes duquel on connecterait une batterie de 12 V.

Les requins prédateurs, les raies et quelques téléostéens détectent le faible champ électrique émis par leur proie. La petite roussette, *Scyliorhinus canicula*, peut trouver un flet enfoui dans le sable à une profondeur de 15 cm. De la même façon, la petite roussette est attirée par une proie artificielle constituée de deux électrodes cachées dans le sable, et qui émettent un champ électrique équivalent.

Les électrorécepteurs des poissons marins sont suffisamment sensibles pour percevoir les variations du **champ magnétique terrestre**. Un courant électrique est induit lorsqu'un conducteur électrique se déplace dans un champ magnétique. C'est le cas du poisson marin qui joue le rôle du conducteur dans le champ magnétique terrestre. L'eau de mer fournit le circuit de retour.

L'inclinaison et l'intensité des lignes de force du champ magnétique terrestre varient régulièrement avec la latitude et leur polarité s'inverse en changeant d'hémisphère. Les lignes de force peuvent être décomposées, en chaque point de la terre, en une composante verticale et une composante horizontale. L'intensité de la composante horizontale est maximale à l'équateur magnétique et diminue au fur et à mesure que l'on se rapproche des pôles magnétiques. À l'inverse, la composante verticale est nulle à l'équateur et maximale aux pôles. La composante horizontale renseigne sur la direction des pôles tandis que la composante verticale mesure l'inclinaison magnétique qui augmente avec la latitude.

Les lignes du champ électrique créé par le déplacement du poisson vont se situer dans le plan vertical dorso-ventral, perpendiculairement à la direction suivie par le poisson et à la composante horizontale du champ magnétique terrestre. L'intensité du champ électrique entre sa face dorsale et sa face ventrale sera maximale lorsque le poisson change de longitude et sera nulle lorsqu'il suit les grands cercles de longitude. La polarité du courant dépend de la direction suivie par le poisson, vers l'ouest ou vers l'est (**fig. 52**).

De la même façon, le poisson peut sentir la direction de l'inclinaison magnétique maximale qui indique le nord ou le sud, et enfin son intensité qui s'accroît avec la latitude. Cette sensibilité aux courants induits par des déplacements dans un champ magnétique est démontrée expérimentalement chez les raies.

Electrorécepteurs

Les cellules sensorielles composant les électrorécepteurs sont des **cellules ciliées** modifiées présentant un certain nombre des caractéristiques des neuromastes de la ligne latérale (**fig. 53**).

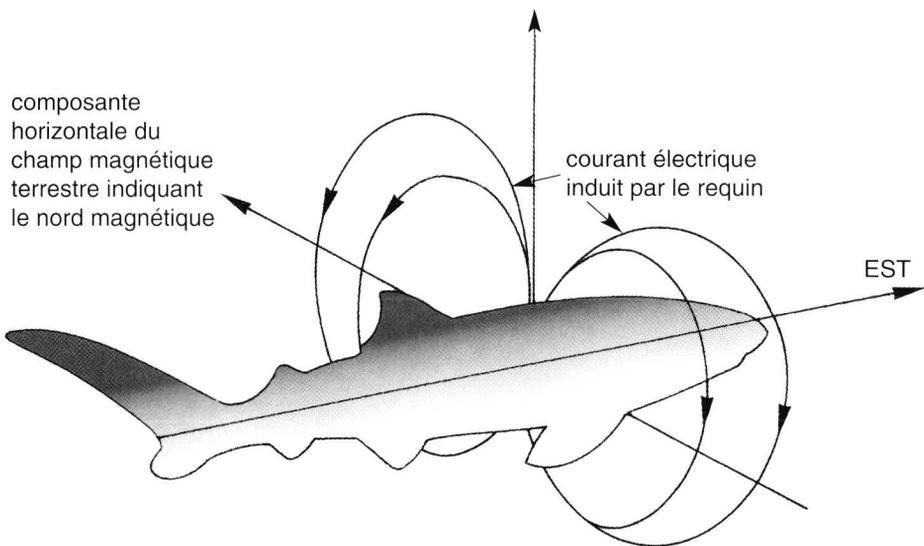


Fig. 52. Perception du champ magnétique terrestre par les requins ; en se déplaçant dans une direction perpendiculaire à la composante horizontale du champ magnétique, le poisson est traversé par des courants induits dont il peut mesurer l'intensité au moyen de ses électrorécepteurs (redessiné d'après WATERMAN, 1989).

Detection of the earth's magnetic field by sharks. Electrorceptors can sense electric currents induced in the moving fish by the horizontal component of the earth's magnetic field. Active movement to the east is shown.

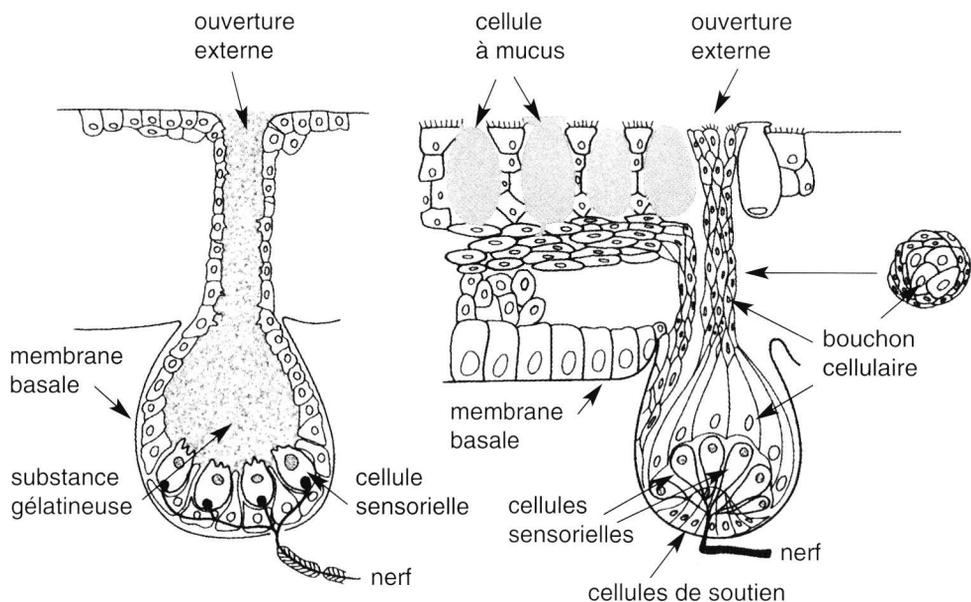


Fig. 53. Structure des électrorécepteurs ampullaires (a) et tubéreux (b) (d'après SZABO, 1965, in HOAR, 1983).

Two main types of electroreceptors : a) ampullary organ, and b) tuberous organ.

Les **récepteurs ampullaires** ont des canaux en forme de bouteille, remplis d'une substance gélatineuse. Les cellules sensorielles sont localisées à la base de l'ampoule, de telle façon que seule une petite surface de la cellule sensorielle soit en contact avec la matrice gélatineuse. Chaque électrorécepteur ampullaire, chez les sélaciens, est innervé par 4 à 15 fibres nerveuses afférentes du nerf de la ligne latérale. Ce sont des récepteurs toniques qui répondent à des signaux électriques alternatifs de basse fréquence ou à des variations de potentiel continues. Les poissons prédateurs, requins et poissons-chats ne possèdent que ce type de récepteurs ampullaires.

Les **récepteurs tubéreux** n'ont pas de canal rempli de gelée conductrice. La connexion entre la cavité de l'organe et la surface du corps est réalisée par un cordon de cellules épithéliales et les cellules sensorielles font largement protrusion dans la cavité, de telle façon qu'une grande surface couverte de microvillosités est exposée. Ces récepteurs tubéreux n'ont été décrits que chez les poissons d'eau douce pratiquant l'électrolocalisation. Ce sont des récepteurs phasiques insensibles au courant continu ou de basse fréquence, et qui s'ajoutent aux récepteurs de type ampullaire. Ils interviennent dans l'électrolocalisation et dans la communication intraspécifique.

Transduction

Les propriétés physiologiques des récepteurs ampullaires ont été décrites chez le poisson-chat marin *Plotosus* (**fig. 54**).

Des ondes carrées de potentiel positif ou négatif, appliquées au canal ampullaire, entraînent respectivement une dépolarisation ou une hyperpolarisation de la cellule ciliée. Ce **potentiel récepteur** a pour effet de modifier la quantité de neurotransmetteur relarguée par la membrane synaptique sur la fibre nerveuse afférente. De cette façon, le potentiel générateur postsynaptique encode la réponse du récepteur comme une modulation de l'activité spontanée du nerf.

Il faut remarquer que la cellule ciliée n'a pas d'axone et transmet seulement des potentiels graduels. C'est une caractéristique de base des cellules ciliées de vertébrés, qu'elles appartiennent au système vestibulaire ou auditif. Il faut aussi remarquer la fréquence élevée des décharges de potentiels d'action du nerf au repos, qui assure l'encodage des variations positives et négatives de potentiel. Ce point élevé de référence est aussi une propriété commune des voies nerveuses auditives et vestibulaires, et des voies cérébelleuses qui leur sont associées.

Chez certaines espèces, la **fréquence de repos** est incroyablement constante, ce qui augmente la possibilité pour le nerf de transmettre des signaux extrêmement faibles et de les voir détectés par le système nerveux central.

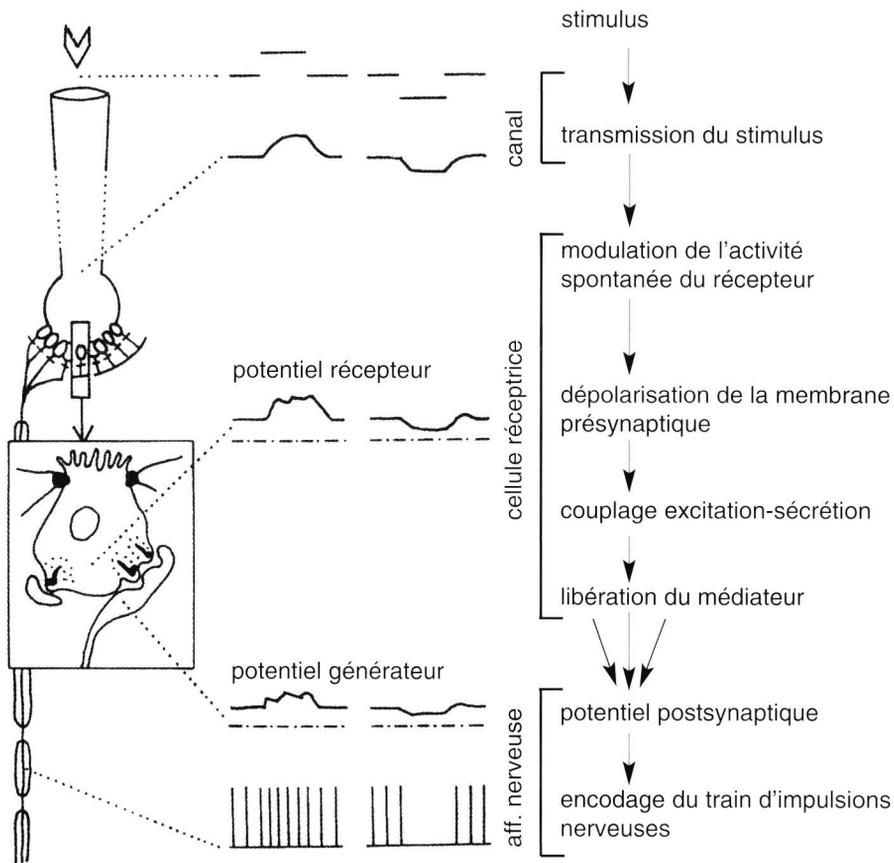


Fig. 54. Schéma montrant la séquence des évènements électriques au niveau de l'électro-récepteur ampullaire du poisson-chat *Plotosus* (d'après OBARA in VIANCOUR, 1979, repris par SHEPHERD, 1988).
Sequence of electrical events in the ampullary receptor of the marine catfish Plotosus.

Le détail de la séquence varie dans les autres types de récepteurs. Chez les sélaciens, les polarités du signal électrique donnant une réponse dépolarisante ou hyperpolarisante sont inversées.

Rôle des canaux ampullaires

Les canaux des récepteurs ampullaires des poissons marins sont très longs. Chez ceux-ci, la résistance des liquides corporels est plus grande que celle de l'eau de mer. Les lignes du champ électrique ambiant divergent au niveau du corps, établissant un gradient de potentiel à l'intérieur du poisson.

L'**allongement du canal** permet de magnifier le signal en changeant le point de référence de la portion basale de la cellule sensorielle. Grâce aux propriétés conductrices exceptionnelles de la gelée contenue dans le canal, la partie apicale de la cellule se trouve à un potentiel quasi identique à celui existant à l'ouverture épidermique du canal, alors que sa base se trouve à un niveau de potentiel différent. On voit très bien, chez *Raja laevis*, tout l'avantage que représente le groupement des ampoules en un petit nombre de capsules. Les différentes cellules sensorielles ont leur base au même potentiel alors que leurs parties apicales sont connectées à des canaux s'ouvrant loin les uns des autres. Cette disposition permet au poisson de comparer étroitement les différences de potentiel électrique qui s'établissent le long de son corps.

A l'inverse, la résistivité de l'eau douce étant énorme, les lignes de courant convergent vers le poisson. L'intérieur du poisson est isopotentiel et la variation du gradient se fait essentiellement au niveau de la peau. Les poissons d'eau douce ont des canaux ampullaires très courts.

Organes électriques

Les organes électriques sont composés de cellules musculaires qui se sont spécialisées dans la production de champs électriques externes. Ils sont apparus dans huit groupes différents de poissons. Beaucoup sont des poissons d'eau douce, et en milieu marin, seuls trois groupes ont été décrits : les **raies**, les **torpilles** chez les sélaciens et les **uranoscopidés** chez les téléostéens.

Les poissons **fortement électriques** peuvent produire un champ électrique générant un courant ou un voltage suffisant pour assommer une proie ou dissuader un prédateur. Par exemple, les raies électriques et les torpilles produisent des décharges qui vont jusqu'à 60 V et d'une puissance d'1 kW. Les poissons d'eau douce comme *Malapterurus*, un poisson chat, et *Electrophorus electricus*, une anguille électrique, produisent des voltages bien supérieurs en raison de la faible conductivité de l'eau douce. Ces poissons fortement électriques émettent des impulsions électriques monophasiques.

Les poissons **faiblement électriques** utilisent leurs organes électriques comme émetteurs pour localiser les objets ou pour communiquer entre eux. Ils vivent dans les eaux des rivières tropicales ou subtropicales. On citera les mormyridés, les sternopygidés et les gymnarchidés. Ils ont des décharges de voltage et de puissance faibles qui se présentent comme des séries d'impulsions de fréquence variable (*Gymnotus*) ou comme des ondes électriques de fréquence constante plus ou moins élevée, caractéristique de chaque espèce (*Sternopygus*, *Sternarchus*).

Electrocytes et décharge électrique

Les **électrocytes** sont les cellules des organes électriques qui génèrent la décharge de courant ou de potentiel. Ce sont des cellules musculaires modi-

fiées, sauf chez *Apteronotus*, chez qui l'organe électrique est composé simplement de terminaisons axonales.

Les électrocytes d'origine myogénique sont souvent des cellules aplaties et discoïdales, bien que certaines cellules puissent être incurvées en forme de tasse ou avoir encore une forme plus complexe. Ils sont disposés les uns sur les autres, formant des **colonnes** (fig. 55 et 56).

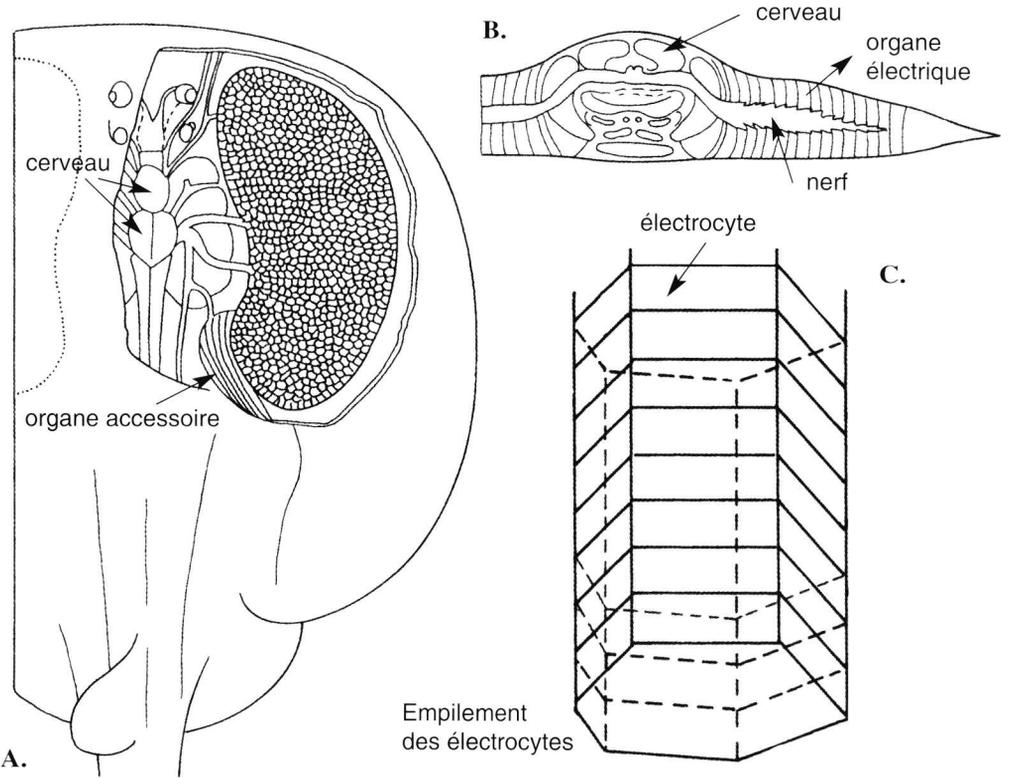


Fig. 55. Organes électriques chez les raies électriques du genre *Narcine*.

A et B : les coupes frontale et transversale montrent l'innervation à partir des lobes électriques du cerveau et la disposition en colonnes verticales dorso-ventrales des électrocytes. **C :** détail de l'empilement des électrocytes dans une colonne (d'après GRUNDFEST, 1960).

Electric organs of the electric ray (Narcine).

A and B : frontal and transverse sections showing the direct connection of the electrical organ with the brain by cranial nerves.

C : detail of a dorsoventral column showing the stacked electrocytes.

Chez *Torpedo nobiliana*, les électrocytes sont horizontaux et empilés depuis la face ventrale jusqu'à la face dorsale. Il y a jusqu'à 1000 cellules par

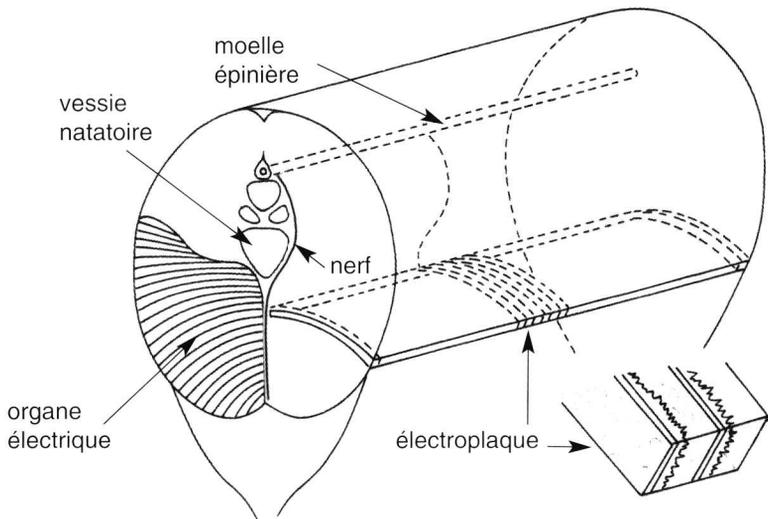


Fig. 56. Chez l'anguille électrique, les électroplaques sont disposées dans le plan vertical et forment des empilements longitudinaux. La vue détaillée des électroplaques montrent la face innervée lisse de l'électrocyte alors que la membrane irrégulière est inexcitable (d'après GRUNDFEST, 1960).

*In the electric eel *Electrophorus electricus* the electrocytes are vertical in longitudinal columns parallel to the spinal cord. Detailed structure of electrocytes shows the innervated smooth surface and the convoluted inexcitable membrane.*

colonne et approximativement 2000 colonnes. Chez *Electrophorus electricus*, les électrocytes, souvent appelés électroplaques, sont verticaux et les colonnes sont disposées longitudinalement. On peut trouver, chez cette anguille électrique, jusqu'à 60 colonnes contenant de 6000 à 10000 cellules.

Ces électrocytes produisent des variations de potentiel électrique en utilisant les modalités de la bioélectricité dans les tissus excitables, basées sur des gradients de concentration ionique et une perméabilité sélective de la membrane. Dans le muscle de vertébré, il y a deux événements électriques majeurs, le potentiel de jonction synaptique et le potentiel d'action. Chez les raies et les uranoscopidés, c'est le premier système qui est amplifié, alors que chez les poissons d'eau douce, les deux systèmes sont mis en jeu.

Un électrocyte au repos n'a pas d'écoulement de courant externe ou interne parce que les deux côtés de la cellule sont au même potentiel. L'excitation du nerf effecteur, qui innerve une des faces de l'électrocyte, produit une dépolarisation massive de celle-ci qui renverse sa polarité, formant un potentiel d'action non propagé. Si l'autre face est inexcitable, un gradient de potentiel électrique extracellulaire s'établit entre les deux faces de la cellule, accompagné de l'écoulement d'un courant électrique, qui forme un circuit intra- et extracellulaire. Ce mécanisme simple est celui des électroplaques de l'organe de Sachs d'*Electrophorus electricus*. La tête de l'anguille devient positive par

rapport à la région caudale. Les électrocytes d'autres espèces présentent des mécanismes plus complexes dans la mesure où les deux faces de l'électrocyte sont excitables, produisant chacune une réponse asynchrone.

Les décharges au niveau de chaque électrocyte s'additionnent, toutes ces piles électriques étant mises en série, et déterminent le voltage total. L'intensité du courant dépend du nombre de colonnes mises en parallèle.

Les valeurs élevées du voltage ou du courant produits par les organes des poissons fortement électriques ne sont pas dues à un extraordinaire changement de potentiel de membrane, mais plutôt à une combinaison de l'arrangement anatomique et de la synchronisation de l'activité de centaines d'électrocytes, à la faible résistance de la membrane non innervée, et aux structures externes qui canalisent la décharge.

Les organes électriques des poissons marins fortement électriques utilisent ce mécanisme simple. Chez *Astroscopus*, l'organe électrique est densément innervé par de nombreuses branches du nerf oculomoteur. Les électrocytes sont larges, aplatis horizontalement et arrangés en 150 à 1000 couches de cellules qui sont empilées pour former de longues colonnes. La membrane dorsale innervée de l'électrocyte se dépolarise pendant la décharge de l'organe, tandis que la membrane ventrale, qui n'est pas innervée, ne se dépolarise pas. L'arrangement en colonnes implique que les voltages des cellules s'additionnent, comme ceux de batteries mises en série.

La capacité des poissons fortement électriques de produire des impulsions d'un voltage élevé dépend de la possibilité de **synchroniser la décharge** de plusieurs centaines d'électrocytes. Généralement, ceux-ci sont commandés par un très petit nombre de neurones centraux. Pour compenser la distance variable qui existe entre les centres de commande et les électrocytes, chaque axone présente une vitesse de conduction adaptée à la position de l'électrocyte qu'il innerve.

Electrolocalisation et électrocommunication

En mer, on ne connaît que les raies comme poissons faiblement électriques, avec des organes situés au niveau de la queue. La fonction de ceux-ci reste assez mystérieuse car les raies n'émettent des impulsions que très rarement. Ces impulsions ne paraissent donc pas être impliquées dans l'électrolocalisation et interviennent, peut-être, dans la reconnaissance intraspécifique. Chaque raie présente en effet une décharge caractéristique de son espèce.

Les émissions électriques d'*Astroscopus* paraissent tout aussi énigmatiques. Ce poisson vit couché sur le fond, attendant le passage de petits poissons qu'il aspire en ouvrant la bouche. Pendant la capture de sa proie, qui dure de 150 à 350 ms, ses organes électriques déchargent une série d'impulsions à haute fréquence, qui sera suivie d'un train d'impulsions de moins en moins

rapprochées durant environ une seconde. La durée de la décharge de haute fréquence qui intervient pendant l'ouverture de la bouche paraît liée à la longueur de la proie. Ces décharges qui ont moins d'un volt au niveau de la bouche sont insuffisantes pour assommer les proies. Peut-être s'agit-il d'un signal émis à l'égard des congénères.

Différentes espèces de poissons d'eau douce pratiquent l'**électrolocalisation**, un peu de la même façon que les chauves-souris ou les dauphins utilisent l'écholocalisation acoustique.

Des impulsions de plusieurs centaines de millivolts sont émises par le poisson qui crée en permanence un champ électrique autour de lui. Le poisson perçoit l'image **électrique de son environnement**, qui change au fur et à mesure que le poisson se déplace et que des objets, dont la résistance électrique diffère de celle de l'eau, pénètrent dans son champ. Les objets conducteurs déforment le champ en concentrant les lignes de force vers eux, alors que les objets isolants écartent les lignes du champ (**fig. 57**).

Contrairement au son ou à la lumière émise par les animaux, les impulsions électriques ne se propagent pas dans le milieu, mais créent un champ statique autour du poisson émetteur. Celui-ci perçoit de cette façon des obstacles jusqu'à 40 cm de distance et peut détecter la présence d'un congénère à plusieurs mètres. Il le localise en suivant les lignes du champ. Si la portée du champ est limitée, du fait de sa nature statique, le signal électrique conserve sa structure précise.

Ce système d'électrodétection est fréquent chez les poissons des rivières africaines et sud-américaines qui vivent dans des eaux troubles et qui sont actifs la nuit. Chaque espèce possède une **fréquence d'émission caractéristique** qui peut aller de 5 à 1800 Hz. La forme du signal est également spécifique. Les électrorécepteurs sont **accordés** sur la fréquence caractéristique de l'espèce pour laquelle ils ont une sensibilité maximale. On a décrit dans certaines rivières africaines jusqu'à vingt espèces différentes, qui possèdent ainsi chacune leur ligne de communication privée (**fig. 58**).

Le **cervelet** de ces poissons, qui relaie et intègre les informations provenant des neuromastes de la ligne latérale et des électrorécepteurs, a pris une extension anatomique remarquable, en recouvrant dorsalement les régions plus antérieures du cerveau. Cette extension du cortex cérébelleux, en rapport avec le centre de commande des organes électriques montre, s'il en est besoin, le rôle que jouent ces perceptions inhabituelles de l'environnement dans le comportement moteur et social de ces espèces.

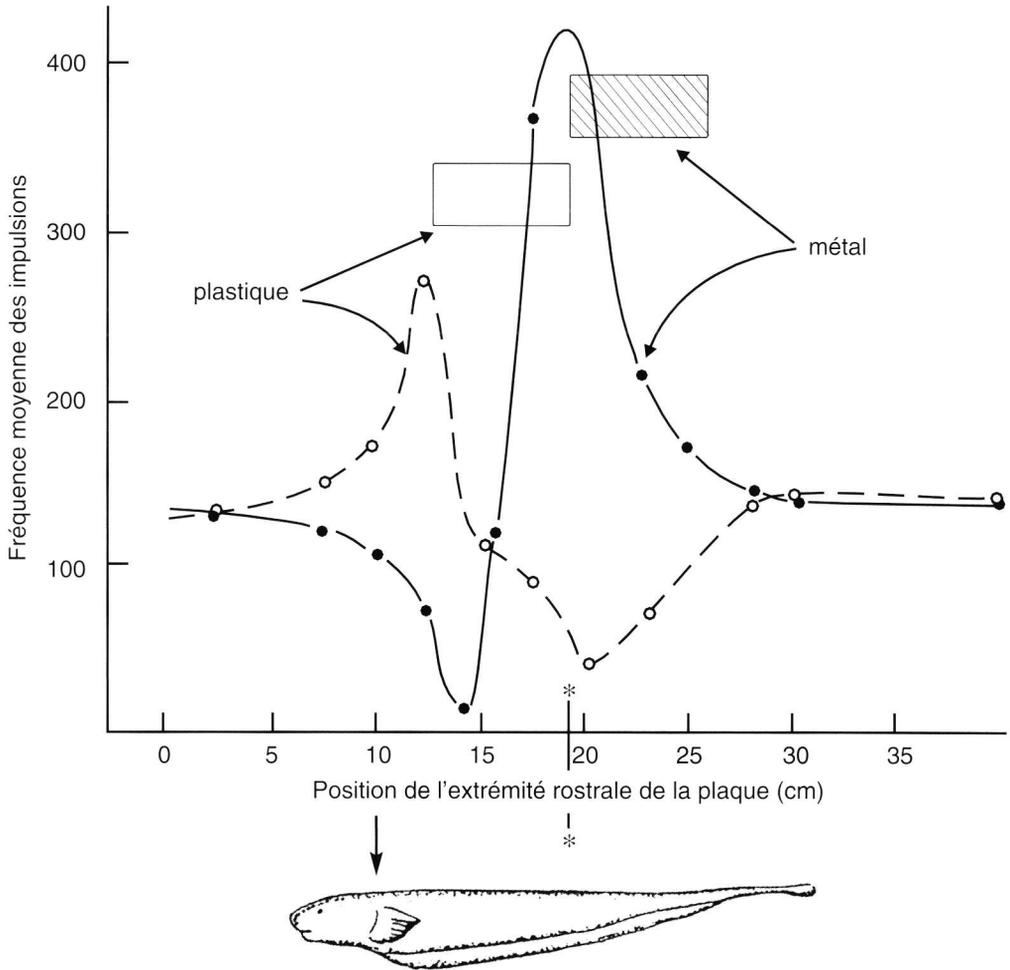


Fig. 57. Electrolocalisation chez *Sternarchus* : la figure illustre la relation entre la fréquence des impulsions nerveuses au niveau d'une fibre sensorielle afférente et la présence dans l'environnement immédiat du poisson d'objets conducteurs ou non. Une plaque de plastique et une plaque de métal sont utilisées ; elles sont représentées à échelle par rapport au poisson à l'endroit où elles produisent une réponse maximale de cet électrorécepteur. La flèche indique la position de la terminaison nerveuse, et les astérisques celle des plaques par rapport au poisson (d'après HAGIWARA *et al.*, 1965, in HOAR, 1983).

Electrolocation experiment with the gymnotid Sternarchus : illustration of the relation between afferent nerve impulse frequency and the position of metal and plastic plates placed close to the fish. Arrow indicates the location of the nerve electroreceptor ending and the asterisks the position of plates where they elicited a maximal response.

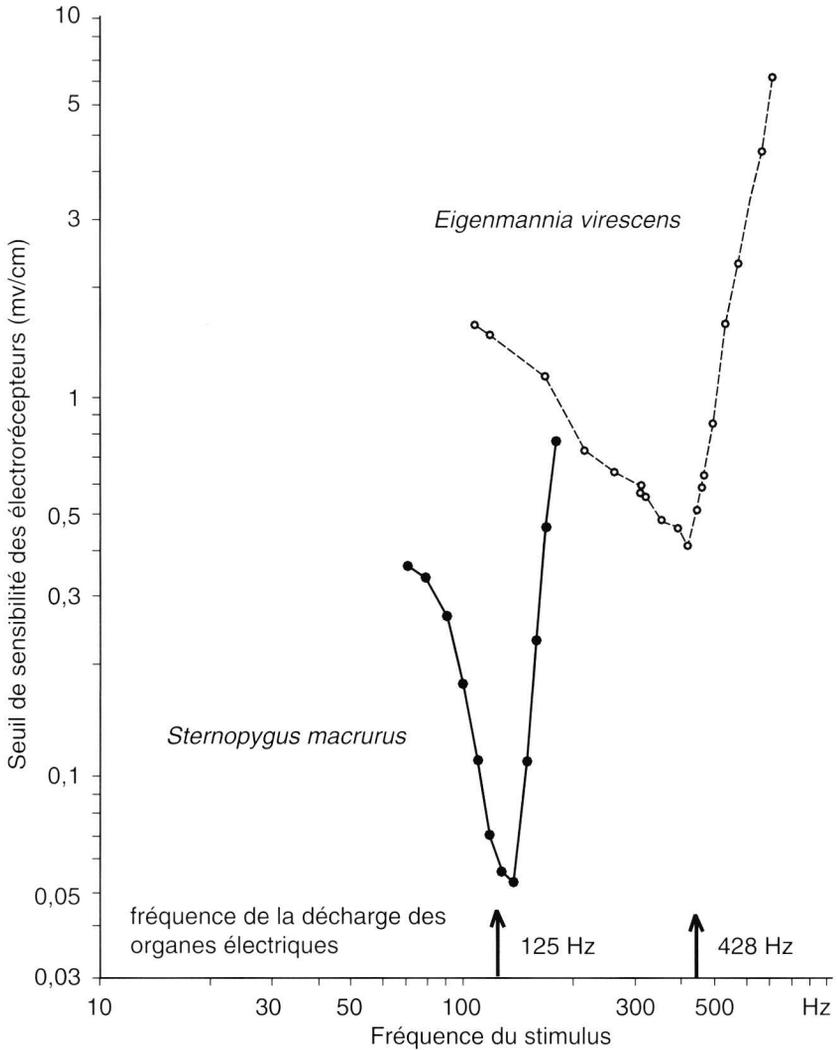


Fig. 58. Les électrorécepteurs des poissons faiblement électriques sont accordés sur la fréquence d'émission de leurs organes électriques.

Le seuil de sensibilité des électrorécepteurs en fonction de la fréquence du champ électrique appliqué, est illustré chez deux espèces de gymnotes, *Sternopygus* et *Eigenmannia*. La sensibilité maximale est obtenue pour une fréquence correspondant à celle de la décharge des organes de chacune des espèces (recomposé d'après HOPKINS, 1976).

Tuberous electroreceptors of weakly electric fish are tuned to the discharge frequency of their electric organs. Frequency threshold curves are shown for two gymnotid eels Sternopygus and Eigenmannia. The best stimulus frequency for the electroreceptors corresponds to the specific discharge frequency of the electric organs.

CHAPITRE 3

La vision sous-marine

Introduction

Pendant le jour, la lumière du soleil est dominante près de la surface de l'océan. En dessous de 900 m de profondeur, elle devient sans importance et les fonds marins ne sont plus éclairés que par les lumières de la bioluminescence. Entre 200 et 900 m, la bioluminescence a aussi son importance, particulièrement pendant la nuit. La lumière de la lune est en effet 3.10^{-6} fois moins intense que celle du soleil et l'éclairage qu'elle peut procurer à 400 m de profondeur est équivalent à celui fourni par le soleil à une profondeur de 800 m. Pendant les nuits sans lune, seules brillent dans l'océan les lumières de la bioluminescence.

A cette réduction de l'intensité lumineuse au fur et à mesure que l'on descend dans la colonne d'eau, il faut ajouter la transmission préférentielle de certaines longueurs d'onde centrées sur le vert et le bleu.

Du point de vue de la vision, l'indice de réfraction élevé du milieu aquatique amène une nouvelle difficulté. Une cornée incurvée devient inefficace pour focaliser les images sur la rétine, en raison de la similitude optique des milieux intra- et extraoculaires.

Les animaux qui vivent dans cet environnement lumineux particulier sont donc confrontés à de nombreux problèmes visuels, qu'ils vont résoudre par les adaptations optiques ou biochimiques de leurs organes visuels. Dans les profondeurs, la bioluminescence compense l'absence de photons mais est aussi un moyen de protection, de camouflage et de communication.

3.1. Lumière et vision sous la mer

La lumière

Le spectre des radiations électromagnétiques

La lumière visible ne représente qu'une petite partie du spectre des radiations électromagnétiques, qui vont des rayons de haute fréquence, comme les rayons γ , jusqu'à ceux de basse fréquence, comme les ondes radio. En réalité, la définition de la lumière est basée sur la sensibilité de l'œil humain, qui ne perçoit qu'une petite partie du spectre électromagnétique correspondant aux longueurs d'onde comprises entre 400 et 700 nm. Certains animaux sont capables de capter l'ultraviolet et l'infrarouge.

La vitesse de propagation de la lumière est tellement grande que la transmission, à partir d'un objet de l'environnement, est quasi instantanée. L'énergie lumineuse est identifiée à celle du quantum d'énergie appelé photon, animé d'un mouvement ondulatoire. La formule de Planck associe les conceptions corpusculaire et ondulatoire de la lumière, en reliant l'énergie du photon (E) à la fréquence (ν) de la radiation : $E = h\nu = h.c/\lambda$.

La vitesse (c) de propagation dans le vide étant constante pour toutes les ondes électromagnétiques, il s'ensuit que plus la fréquence de l'onde est élevée, ou la longueur d'onde (λ) courte, plus la radiation est porteuse d'énergie. C'est pourquoi les ondes de hautes fréquences sont nocives car elles brisent les liaisons moléculaires de la matière vivante. Elles sont heureusement absorbées par la couche d'ozone. Quant aux radiations de basses fréquences, elles sont porteuses de trop peu d'énergie pour avoir un effet photochimique. La lumière visible correspond donc à une étroite bande de longueurs d'onde d'énergie moyenne qui va être absorbée par les photopigments des plantes et des animaux. La lumière blanche peut être décomposée en différentes lumières de couleur bien déterminée : la couleur d'une lumière est liée à sa longueur d'onde.

La polarisation

La lumière n'est pas cohérente, le plan des oscillations variant au hasard, entre 0 et 180°, pour chaque photon considéré. On dit que la lumière est polarisée lorsque chaque photon oscille dans le même plan. C'est le cas après passage dans un filtre qui a un axe de transmission spécifique, par réflexion, par réfraction à travers certains cristaux, par diffusion à partir de petites particules ou de molécules gazeuses.

La **diffusion** résulte de l'interaction d'un rayon lumineux avec une molécule. Les charges électriques de celle-ci sont soumises à l'action du champ électrique de l'onde. Elles se mettent à osciller à la même fréquence et la molécule peut se comporter comme un nouvel émetteur de lumière. Seule une petite partie de la lumière incidente se trouve diffusée, le reste étant absorbé.

Comme l'intensité diffusée est inversement proportionnelle à la quatrième puissance de la longueur d'onde, les longueurs d'onde courtes sont plus diffusées que les grandes longueurs d'onde. La couleur bleue du ciel est due à la diffusion des rayonnements de courtes longueurs d'onde de la lumière solaire par les molécules d'oxygène et d'azote. Le rayon diffusé est émis dans un plan perpendiculaire à celui du rayon incident. Il en résulte que l'intensité de la lumière polarisée est maximale pour un observateur qui regarde vers le haut, lorsque le soleil est bas sur l'horizon et *vice versa*. Certains animaux marins sont capables de s'orienter par rapport au plan de polarisation de la lumière, en particulier certains crustacés et certains poissons.

Distribution de la lumière dans l'océan

La lumière du jour qui pénètre dans l'océan est absorbée et diffusée et son intensité diminue rapidement en profondeur. Les longueurs d'onde les plus courtes (UV) sont les plus réfléchies, et les longueurs d'onde les plus grandes (infrarouges) sont les plus absorbées. Même dans les eaux océaniques les plus claires, l'intensité diminue d'un facteur 10 tous les 75 m, pour les longueurs d'onde qui pénètrent le mieux. Quand le soleil est haut dans le ciel, l'intensité de la lumière sur la surface de la mer est de 10^3 W/m^2 tandis qu'à 800 m de profondeur, elle est tombée à 10^{-9} W/m^2 .

La mer transmet mieux certaines longueurs d'onde et la lumière, qui atteint des profondeurs relativement faibles, se confine à une bande spectrale comprise entre 430 nm et 530 nm **centrée sur le bleu** (475 nm). C'est pourquoi les eaux pures paraissent bleues, les autres longueurs d'onde étant absorbées.

Cependant, les couches profondes de l'océan ont des propriétés différentes des couches de surface et des eaux côtières, chargées de phytoplancton ou de particules d'origine terrestre (**fig. 59**). Elles sont alors **vertes ou jaunes**.

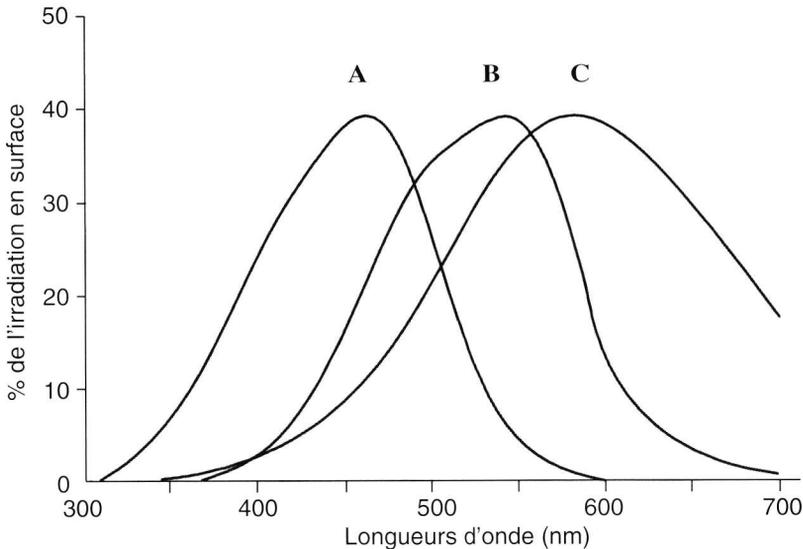


Fig. 59. Distribution spectrale de la lumière en fonction de la pureté de l'eau de mer.
A. Eau océanique à 50 m de profondeur.
B. Eau côtière à 7,5 m de profondeur chargée de phytoplancton.
C. Eau côtière à 1,5 m de profondeur chargée d'apports terrigènes (d'après PARTRIDGE in HERRING *et al.*, 1990).
Spectral distribution of light at different depth for three types of sea waters which differ in chlorophyll and particulate matter concentrations.
A. *Oligotrophic oceanic water at 50 m depth.*
B. *Coastal water at 7.5 m depth (high level of chlorophyll).*
C. *Coastal water at 1.5 m depth (high level of run-off from the land).*

De grandes variations interviennent dans la transmission de la lumière, en fonction des apports terrigènes et des *blooms* phytoplanctoniques. Pour des intensités lumineuses correspondant à 40 % de l'irradiation de surface, on peut comparer une eau océanique à 50 m et des eaux côtières à 7,5 m et à 1,5 m respectivement chargées en phytoplancton et en particules d'origine terrestre. Les longueurs d'onde transmises à ces profondeurs optiquement équivalentes sont très différentes. Les trois types d'eau réduisent le spectre disponible avec la même efficacité mais avec des maxima de transmission différents : dans le bleu pour les eaux claires, dans le vert pour les eaux chargées de chlorophylle, dans le rouge pour les eaux chargées de limon. Il est évident que l'absorption dans les couches de surface des longueurs d'onde courtes compromet la visibilité dans les couches sous-jacentes.

Un autre problème est la **distribution angulaire** de la lumière. Il y a une grande différence de radiation suivant la direction, l'intensité du rayonnement vers le haut ne représentant que 0,5 % de la radiation vers le bas. En d'autres termes, si on regarde vers le haut, on reçoit beaucoup de lumière alors que vers le bas les profondeurs sont extrêmement sombres.

Dans les eaux de surface, la distribution des rayonnements est particulièrement complexe et est fortement affectée par la position du soleil et l'agitation de la surface. Si la surface est plate, un poisson peut voir la totalité de l'hémisphère qui se trouve au-dessus de l'eau, condensé dans un angle solide de 97° , appelé **fenêtre de Snell**. A l'extérieur de ce cône lumineux, la face inférieure de l'interface air-mer agit comme un miroir, et l'image de la lumière venant des profondeurs est réfléchiée dans la ligne du regard (**fig. 60**).

Pour les poissons vivant sous la surface, les bords de la fenêtre non seulement présentent une discontinuité importante dans l'illumination mais aussi un changement de distribution spectrale de la lumière. Il y a un spectre très large à l'intérieur du cône, et à l'extérieur, on ne trouve que la lumière bleue réfléchiée des profondeurs. De plus, à la limite de la fenêtre, la lumière rasante est décomposée en son spectre, en raison des indices de réfraction de l'eau légèrement différents pour chaque longueur d'onde. L'angle sous-tendu par cet arc-en-ciel est faible ($1,4^\circ$ dans l'eau douce pour des longueurs d'onde allant de 300 à 800 nm). Mais pour un petit poisson se nourrissant en surface, cela peut être important et égal à l'angle visuel correspondant à un élément zooplanctonique de 1 mm situé à une distance de 40 mm. Dans ces conditions, la proie se détache difficilement sur un fond complexe en arc-en-ciel. Certains poissons de surface ont des régions rétiniennes de grande acuité capables d'imager correctement les bords de la fenêtre de Snell, en dépit de la dissociation spectrale qui s'y produit.

A la surface, la position du soleil a beaucoup d'importance sur la distribution angulaire du rayonnement, projetant des **ombres** comme sur la terre. De plus, les vagues ont pour effet de produire sur les objets des bandes lumineuses alternant avec des bandes noires, formant des ensembles de rayures arrondies.

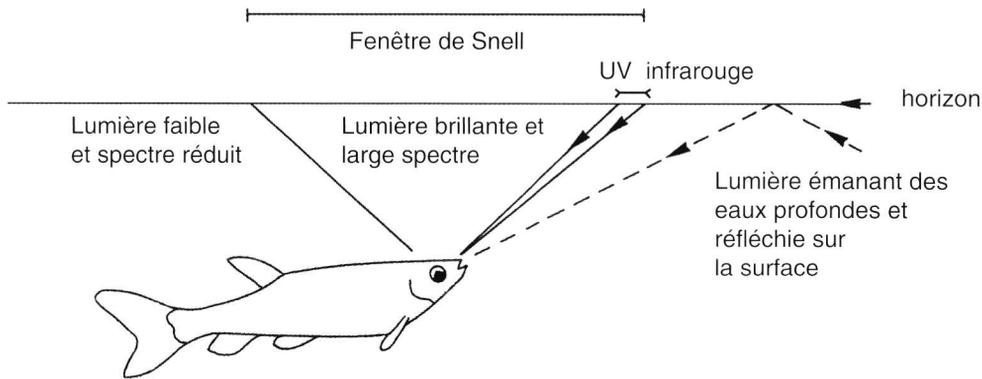


Fig. 60. Schéma illustrant la complexité du champ lumineux perçu par un poisson vivant dans des eaux de surface. La fenêtre de Snell condense le rayonnement solaire réfracté à l'interface air-mer. À l'extérieur de ce cône lumineux, le poisson reçoit la lumière bleue des profondeurs qui se réfléchit sur la surface. La lumière solaire est décomposée sur les bords de la fenêtre de Snell (d'après PARTRIDGE in HERRING *et al.*, 1990).

Light field for shallow-living fish. Snell's window condenses all the surface irradiance in a bright light cone. Outside this region, the underside of the water surface acts as mirror and the blue light of the deep water is reflected into the line of sight. The light coming from objects near the above-water horizon is split into a colour spectrum.

Ces effets s'estompent lorsque la profondeur augmente, car le rayonnement se rapproche rapidement d'une distribution symétrique par rapport à la verticale.

Environnement lumineux et camouflage

Les animaux vivant dans cet environnement lumineux doivent en premier lieu éviter les prédateurs. Différentes tactiques ont été développées pour obtenir le meilleur camouflage. Pendant le jour, ils se tiendront à une profondeur appropriée en mesurant le niveau de luminosité ambiant. Ce comportement amène une stratification verticale des poissons dans la colonne d'eau. Vu d'en haut, leur dos sera invisible s'il reflète une lumière égale à la lumière rayonnant vers le haut et qui passe le long de chacun de ses flancs. Cette lumière étant faible, le dos doit être relativement noir. Par contre, les côtés seront des miroirs réfléchissants aussi parfaits que possible. Beaucoup de poissons vivant dans les couches supérieures de l'océan sont **argentés**, soit qu'ils possèdent des écailles argentées ou une argenterie des couches dermiques sous-jacentes, comme c'est le cas chez les maquereaux (**fig. 61**).

L'argenterie résulte de la réflexion de la lumière par des piles organisées de fins cristaux de **guanine**, séparés par des lames de cytoplasme. Ces couches, formées de matériel d'indices de réfraction différents, alternativement élevés et faibles, fonctionnent comme des réflecteurs efficaces. Comme la

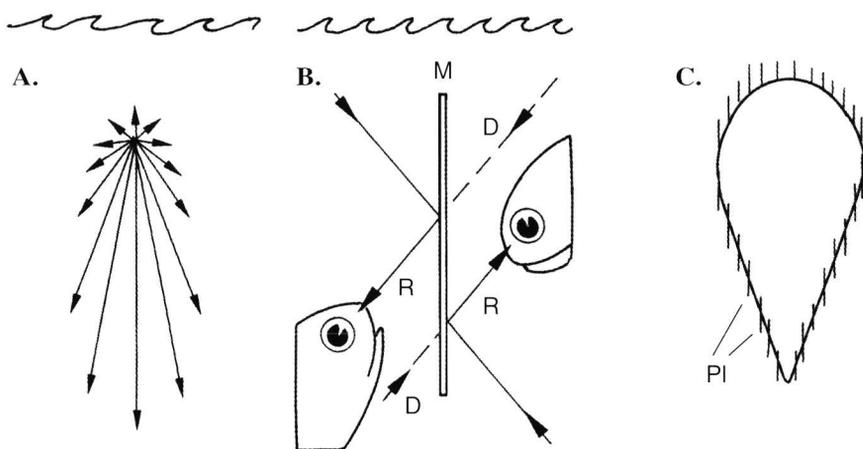


Fig. 61. Distribution angulaire de la lumière et camouflage.

A. Distribution symétrique de la lumière par rapport au plan vertical. La longueur des flèches est proportionnelle à l'intensité relative du rayonnement.

B. Effet de miroir (M) produit par les poissons argentés sur leurs prédateurs qui ne peuvent faire la distinction entre le rayon direct (D) et le rayon réfléchi (R).

C. Orientation des plaquettes (PI) réfléchissantes chez le hareng (d'après DENTON, 1963, in BONE *et al.*, 1986).

Angular distribution of light and camouflage.

A. Distribution of daylight is symmetrical about the vertical axis. The length of the arrows indicates relative radiance in a given direction.

B. Mirror effect (M) of the silvery sides of a fish. A predatory fish cannot distinguish between reflectory (R) and direct rays (D).

C. Orientation of the reflecting platelets in the herring.

longueur d'onde réfléchi dépend de l'épaisseur optique des couches (épaisseur optique = indice de réfraction × épaisseur), et comme la plus haute réflectivité correspond à une épaisseur d'un quart de longueur d'onde, ces réflecteurs peuvent donc être accordés sur une longueur d'onde déterminée.

La possibilité de camouflage par réflexion de la lumière est une conséquence de la distribution symétrique de la lumière. Si le poisson ressemble à un miroir plan vertical, le prédateur qui regarde obliquement vers le miroir verra la lumière réfléchi comme la lumière venant d'en haut et sera incapable de détecter le poisson « miroir ».

Bien que les poissons ne soient pas en réalité plats comme des miroirs, certains peuvent orienter les écailles réfléchissantes et obtenir le même résultat que s'ils l'étaient. Certains présentent un ventre effilé en lame de couteau comme les harengs et les esprotts.

Le camouflage par émission de lumière est une tactique beaucoup plus sophistiquée. Certains animaux sont capables de générer leur propre lumière, pour mimer la lumière tombante, en utilisant des **photophores bioluminescents** ventraux.

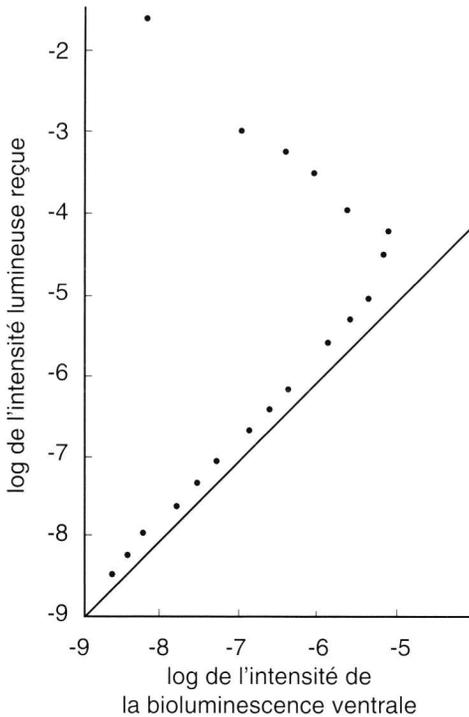


Fig. 62. Bioluminescence ventrale chez le calmar *Abraliopsis* exposé à différentes intensités lumineuses. L'animal ne peut adapter sa production de lumière aux intensités les plus fortes (d'après YOUNG *et al.*, 1980, in HERRING *et al.*, 1990).

*Camouflage by counter-illumination in the squid *Abraliopsis* exposed to different overhead light intensities. Bioluminescence emitted by the ventral photophores matches the ambient light of the sea around the squid. At the higher overhead intensities the animal can no longer match the background with its bioluminescence.*

La face ventrale ne sera invisible que si elle émet une lumière d'intensité, de distributions angulaire et spectrale égales à celles de la lumière qui l'entoure. Il faut donc que l'animal mesure l'intensité de la lumière qui atteint sa face dorsale et l'égalise par la lumière émise par sa face ventrale. Loin de la surface, certains céphalopodes sont capables de changer à la fois l'intensité et la composition spectrale émises pour reproduire la lumière ambiante (**fig. 62**).

La grande majorité des animaux émettent des lumières confinées au bleu, bleu-vert et vert-jaune du spectre, qui correspondent aux longueurs d'onde qui ont la plus grande pénétration dans l'eau, et qui représentent le spectre rémanent de la lumière solaire en profondeur. Pour la plupart des espèces, le maximum d'émission se situe entre 450 et 490 nm et toutes les espèces pélagiques émettent dans le bleu.

En général, à part les lumières émises par les photophores ventraux, la répartition spectrale de la bioluminescence est plus large que celle du jour sous-marin. Certains poissons de grande profondeur produisent des lumières rouges, orangées ou jaunes et certains calmars, des lumières blanches, ce qui a pour effet de déjouer un autre type de camouflage. En effet, la meilleure protection contre la lumière bleue omniprésente est d'avoir un corps qui ne réfléchit pas ce type de longueur d'onde. Beaucoup d'animaux océaniques vivant dans les eaux profondes sont noirs ou rouge foncé et les pigments de leur peau absorbent toutes les longueurs d'onde ou presque.

Les prédateurs vont devoir discerner tous ces pièges visuels. Ils pourront éventuellement encore détecter leur proie en observant son ombre, car à moins de 200 m de profondeur, l'animal ne peut éviter la projection de sa silhouette sous lui.

Intensité lumineuse et acuité visuelle

L'acuité visuelle est la netteté avec laquelle les détails et les contours sont perçus. Elle est souvent mesurée en cherchant la plus petite distance pour laquelle deux lignes peuvent être vues séparément sans apparaître fusionnées : c'est la **distance minimale de séparation**. On peut aussi l'exprimer en utilisant l'**angle de résolution minimum**, qui exprime le fait que pour être visible l'objet lumineux doit être d'autant plus grand qu'il est éloigné. L'acuité est donc le pouvoir de résolution de l'œil. Si l'acuité visuelle est faible, les détails de l'environnement sont estompés et les objets apparaissent comme des masses sans structure avec des contours flous.

Pour analyser la relation qui lie l'acuité visuelle et les niveaux d'intensité lumineuse, un bon point de départ est la profondeur à laquelle un œil humain, adapté au noir, peut juste détecter la lumière en regardant vers le haut, dans les eaux océaniques les plus claires. Pour ce large champ, il faut que le flux lumineux soit égal à un quantum par seconde, par 5000 cellules photoréceptrices. C'est le flux qui existe à environ 850 m de profondeur. A ce seuil absolu de la vision, un observateur pourra distinguer de la lumière, mais pas de contour. Plus exactement il aura une sensation lumineuse.

Pour des intensités quelques fois plus élevées, une vision des formes devient possible et l'observateur, étendant ses mains devant lui, pourra distinguer ses doigts. Il suffit pour cela de remonter de 30 à 40 m (**fig. 63**).

L'acuité visuelle augmente alors très rapidement avec l'intensité. Un accroissement de trois, dix, cent fois l'intensité lumineuse fait passer respectivement l'angle minimum de détection à 2, 1 et 0,25°. Une augmentation de la luminosité de 100 fois, intervient à moins de 700 m. Ici, un animal de la taille d'une mouche pourrait être détecté à 1 m.

A 600 m, l'angle de détection est de 10 minutes, et à 400 m, l'angle est de 1 minute, ce qui correspond pratiquement à l'acuité maximale de l'œil humain.

La profondeur qui correspond au seuil de visibilité est évidemment plus faible si le regard est dirigé latéralement ou vers le bas, puisque dans ces directions la radiance est beaucoup plus faible. Par contre, pour certains poissons de grande profondeur qui possèdent de grands yeux extrêmement sensibles, le seuil de visibilité est reporté plus en profondeur.

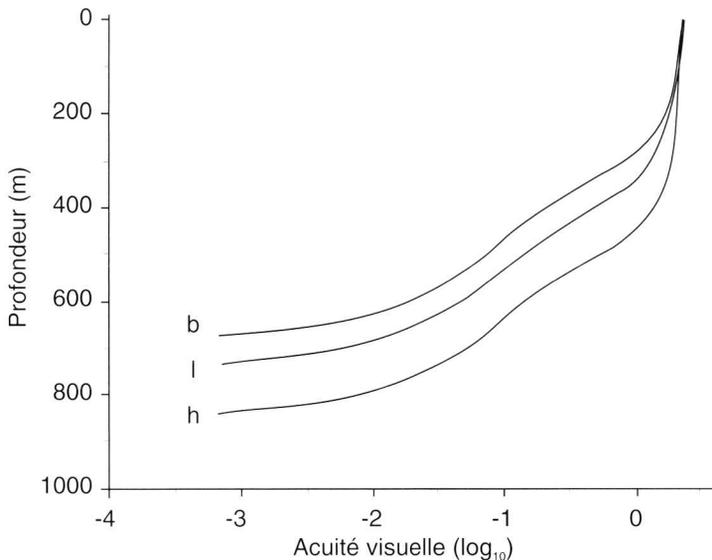


Fig. 63. Courbes théoriques de l'acuité visuelle en fonction de la profondeur pour un œil humain regardant vers le haut (h), vers le bas (b) et latéralement (l) (d'après DENTON in HERRING *et al.*, 1990).

Visual acuity curves plotted against depth in the sea for a human observer looking upward (h), sideways (b), and downward (l).

Pour des profondeurs allant de 800 à 450 m, pour lesquelles l'acuité visuelle est limitée par l'intensité lumineuse disponible, la possession d'un œil plus grand et plus sensible reste un avantage. A partir de 200 m, l'acuité visuelle ne varie plus guère en fonction de la direction de la vision qu'à plus grande profondeur, la vision la meilleure est orientée vers le haut.

En dessous de 900 à 1000 m, la lumière du jour n'a plus de signification, et la seule lumière efficace est celle de la bioluminescence. Sa portée visuelle est limitée à distance, de 100 à 150 m au maximum. Au-delà, l'intensité demandée serait énorme pour éclairer le volume correspondant.

Cent à deux cents mètres au-dessus du seuil absolu, la lumière du jour n'est pas encore suffisante pour affecter la visibilité de la bioluminescence. En remontant vers la surface, elle devient prépondérante, mais son importance varie grandement suivant la direction de la vision. A 500 m, un flash bioluminescent doit être environ 16 fois plus intense pour être vu par-dessous. Latéralement, la différence n'est que de 6 fois.

Plus haut dans la colonne d'eau, l'utilité de la bioluminescence est liée au contraste qui existe entre elle et la luminosité résultant du reliquat de la lumière du jour. La limite à laquelle un animal peut émettre suffisamment de lumière pour brouiller sa silhouette se trouve aux environs de 200 m de profondeur.

3.2. Optique chez les animaux marins

L'œil humain comme référence

L'œil focalise les rayons lumineux réfléchis par les objets du monde extérieur sur une couche photosensible appelée **rétine**. C'est grâce aux surfaces de réfraction de la **cornée** et du **crystallin** qu'une image s'y forme. Les surfaces courbes de ces milieux transparents agissent comme une lentille biconvexe. L'œil comporte encore deux milieux d'**indice de réfraction** différents : l'humeur aqueuse devant l'iris et l'humeur vitrée qui remplit la cavité postérieure de l'œil. Celle-ci est tapissée par la couche photoréceptrice qui s'étend sur environ 180°. L'axe optique du système correspond à l'axe visuel et est marqué sur la rétine par une tache jaune, la macula, elle-même munie d'un creux, la fovéa. Dans le fond de l'œil, existe une région non réceptrice, correspondant au départ du nerf optique, appelée tache aveugle (**fig. 64**).

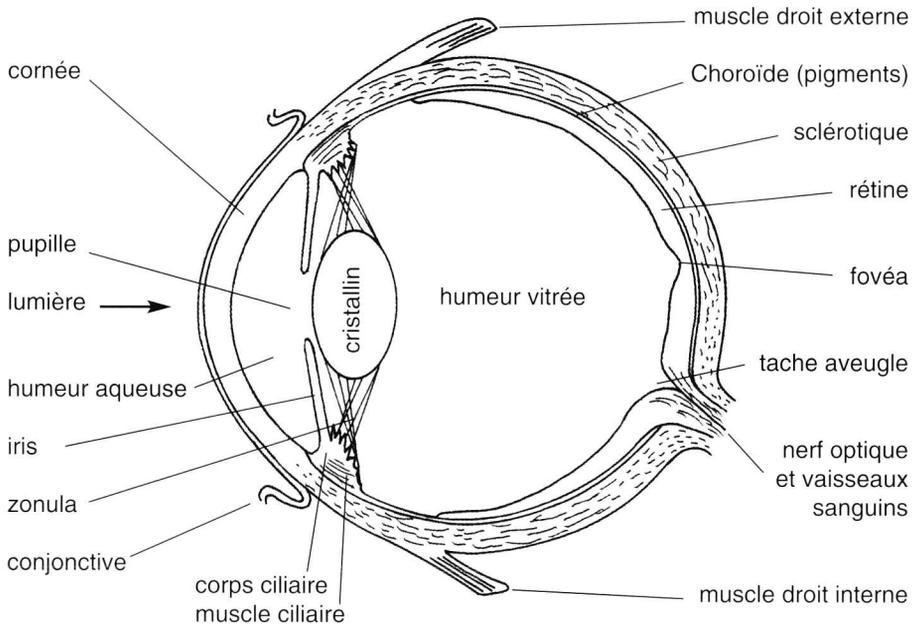


Fig. 64. Schéma d'une coupe frontale de l'œil humain.
Section through the right human eye.

Formation de l'image par une lentille convergente

Une lentille convergente possède deux faces convexes. La ligne joignant les deux centres de courbure des faces représente l'axe optique principal. L'image formée est **réelle** et peut être recueillie sur un écran.

Si les rayons lumineux qui frappent la lentille sont parallèles à l'axe optique, ils convergent, après réfraction, sur un point qui est le **foyer** principal de la lentille. Chaque lentille comporte un centre optique ou point nodal. Tout rayon passant par le centre optique n'est pas dévié. Il s'ensuit que la lentille va produire une image réelle et **renversée**. Si l'objet est éloigné, l'image sera petite et se formera pratiquement au foyer. Si l'objet est rapproché, l'image se formera au-delà du foyer.

L'effet réfractif relatif des différentes surfaces dépend du rayon de courbure et de l'indice de réfraction des différents milieux séparant ces surfaces. Une grosse lentille convexe a un plus grand pouvoir de convergence qu'une lentille mince. La distance focale, c'est-à-dire la distance entre le centre optique et le foyer principal, est une mesure du **pouvoir de convergence** de la lentille. Une lentille d'une dioptrie focalise des rayons parallèles à 1 m, de 10 **dioptries** à 10 cm, la dioptrie étant l'inverse de la distance focale.

Pouvoir de convergence de l'œil humain

L'œil contient trois surfaces de réfraction, la face antérieure de la cornée, où les rayons lumineux passent de l'air dans un milieu plus dense, ensuite dans l'humeur aqueuse, puis à travers la face antérieure du cristallin, où le milieu est à nouveau plus dense et enfin dans un milieu moins dense qui est l'humeur vitrée.

L'œil humain a un pouvoir de convergence total de 59 dioptries. Cette valeur représente la somme des puissances de réfraction de chaque interface entre les milieux différents que la lumière traverse. La plus grande partie de la réfraction se fait au niveau de la cornée, puisque la plus grande différence d'indices se situe à ce niveau. Le cristallin, malgré sa grande courbure, n'intervient que pour 15 dioptries, soit 1/4 du pouvoir total. Remarquons que le pouvoir de convergence du cristallin serait de 90 dioptries, s'il était entouré d'air et non des liquides intraoculaires.

Accommodation

Si le cristallin joue un faible rôle dans le pouvoir convergent de l'œil, il intervient de façon essentielle dans l'accommodation. En effet, quand les objets sont plus rapprochés de l'œil, les rayons deviennent moins convergents et si l'œil ne s'adaptait pas, les rayons lumineux frapperaient la rétine avant d'avoir formé l'image. Autrement dit l'image d'un point lumineux serait reçue comme un cercle diffus sur la rétine. Le facteur essentiel de l'accommodation est le changement de courbure du cristallin.

Une membrane en provenance du corps ciliaire, la **zonula**, suspend le cristallin. Quand le **muscle ciliaire** est relâché, la zonula est sous tension et tire sur l'équateur du cristallin qui s'aplatit. C'est ce qui se passe lorsque la vision porte sur des objets éloignés. Quand le muscle ciliaire est contracté, la zonula est détendue et le cristallin prend une forme plus arrondie.

L'accommodation résulte donc d'un **réflexe musculaire** qui a pour effet d'augmenter le pouvoir de convergence du cristallin et d'amener le plan de focalisation de l'image au niveau de la rétine. Elle intervient lorsqu'on regarde des objets rapprochés.

L'**iris** contient d'abondants pigments qui le rendent imperméable à la lumière. Il constitue un diaphragme dont le principal effet est de contrôler la clarté de l'image. En se contractant, il exclut la périphérie du cristallin où les aberrations chromatique et sphérique sont les plus importantes. Il accroît la profondeur de champ en éliminant les interférences trop proches ou trop éloignées.

Son rôle dans la vision rapprochée est très important en conjonction avec l'accommodation. L'éclairage doit être adéquat car la constriction de l'iris réduit la quantité de lumière frappant la rétine, ce qui affecte l'acuité visuelle.

Les yeux simples

Chez les invertébrés les moins actifs, le type d'œil le plus commun est le simple creux, tapissé de cellules pigmentées comprenant un petit nombre de photorécepteurs. La résolution est faible, l'angle de vision limité. De tels yeux ne sont utiles que pour s'orienter par rapport à la direction générale de la lumière.

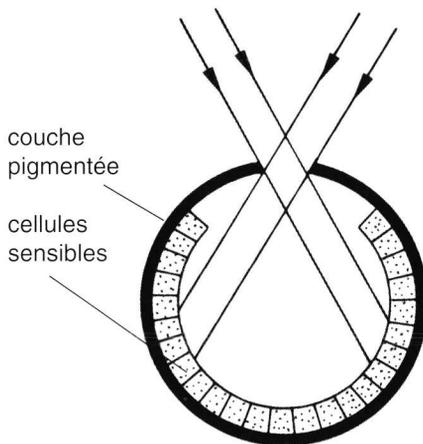


Fig. 65. Schéma de principe du sténopé : l'ouverture étroite permet la formation d'une image inversée sur la couche de cellules photosensibles.

Pinhole eye : a small aperture provides an inverted image on the photoreceptor layer.

Cette structure primitive a évolué dans trois directions. L'agrandissement de l'œil et la diminution de l'ouverture conduit à la structure de la chambre photo, avec un trou appelé sténopé, qui se laisse pénétrer par un faisceau lumineux étroit (**fig. 65**). Cette structure donne une bonne résolution de l'image, mais d'intensité lumineuse faible. L'addition d'une lentille permet la focalisation de l'image. L'addition d'un miroir réfléchissant derrière la couche photoréceptrice permet aussi la formation d'une image mais en avant de l'œil.

Sténopé

L'**œil du Nautilé** est le seul exemple connu d'œil à ouverture étroite qui pourrait se comparer, en taille et en complexité, à l'œil avec lentille convergente des poissons ou des autres céphalopodes.

Quelques autres mollusques, comme l'abalone *Haliotis*, ont des yeux en coupelle plus ou moins fermée, mais ceux-ci sont petits et ont moins de 1 mm de profondeur.

Les yeux du Nautilé font un centimètre de diamètre et sont de même taille que ceux des octopodes. Ils ont en commun, avec les yeux les plus complexes, une pupille dont le diamètre peut changer avec l'intensité lumineuse, allant de 0,4 à 2,8 mm. Des muscles maintiennent les yeux dans le plan horizontal lorsque l'animal se balance dans l'eau, grâce à un réflexe commandé par les statocystes.

Le problème de l'œil du Nautilé est que pour obtenir une image avec une bonne résolution, il faut que le diamètre de la pupille soit faible, car l'ouverture de la pupille ruine la netteté de l'image. Il s'ensuit que la brillance de l'image est faible.

Cristallins de Matthiessen

L'utilisation d'une lentille permet de focaliser l'image sur la rétine et de conserver une sensibilité élevée.

En l'absence de réfraction à travers la cornée et pour conserver à l'œil une distance focale courte, le cristallin doit être **sphérique**. Cette forme de lentille est adoptée par les animaux aquatiques, bien qu'elle génère normalement une **aberration** sphérique très importante. Les rayons touchant la périphérie sont réfractés de façon excessive et ne sont pas focalisés sur un même plan. Une lentille sphérique ne paraissait donc d'aucune utilité jusqu'à ce que le physicien anglais MAXWELL en donne l'explication en examinant le hareng de son *breakfast*. La structure du cristallin, décrite par la suite par MATTHIESSEN, n'est pas homogène. La périphérie est molle alors que le cœur est dur et possède une structure cristalline. La texture reflète la concentration en protéines. De ce fait, il existe un **gradient d'indices de réfraction**, plus élevés au centre, et diminuant en direction de la périphérie vers une valeur qui n'excède pas de beaucoup celle du milieu intraoculaire (**fig. 66**).

Les rayons lumineux sont infléchis continuellement à l'intérieur du cristallin au lieu de l'être uniquement aux interfaces. On a ainsi une lentille optiquement homogène, à courte distance focale et sans aberration sphérique.

Ce type de cristallin est caractérisé par le rapport de Matthiessen qui est égal à **2,5**, la distance focale étant égale à 2,5 fois le rayon de courbure de la lentille.

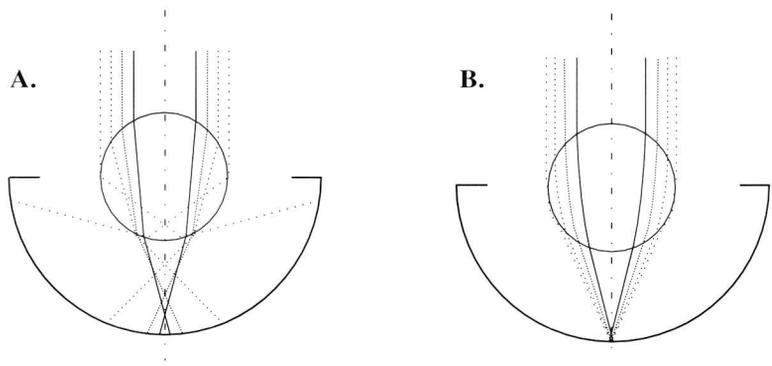


Fig. 66. L'aberration siégeant dans une lentille sphérique homogène (A) est corrigée par un gradient d'indices de réfraction approprié qui a pour effet de produire une courbure continue des rayons lumineux et assure une focalisation parfaite de ceux-ci (B) (d'après LAND in HERRING *et al.*, 1990).

A. Aberration in a homogeneous spherical lens.

B. A well-corrected lens with an appropriate refractive index gradient. Rays of light are bent continuously within the lens and perfectly focused on the retina.

L'inhomogénéité est donc apparue comme la meilleure façon de produire une lentille bien corrigée. La symétrie sphérique du cristallin et de l'œil donne une image bien résolue sur un très large champ. Enfin il n'y a pas qu'un seul axe optique comme chez l'homme.

On trouve un cristallin sphérique chez les poissons, chez les céphalopodes, certains annélides (alciopidés), chez les mollusques gastropodes (conches et hétéropodes) et chez le copépode *Labidocera*.

L'œil de ce copépode ainsi que celui de l'hétéropode *Oxygyrus* méritent une mention spéciale car ces espèces possèdent une rétine linéaire. Celle d'*Oxygyrus* ne comprend en largeur que 3 cellules photoréceptrices et en longueur, 410 cellules, ce qui lui fournit un champ visuel correspondant à un long ruban. L'œil balaye un angle de 90° toutes les secondes, en suivant un arc situé dans un plan perpendiculaire à la rétine, détectant les particules alimentaires qui se trouvent dans l'eau environnante. *Labidocera* fait de même mais sur une moindre échelle encore. Sa rétine ne comprend qu'une ligne de 10 récepteurs qui balayent un arc de 35° .

Certains cristallins ne sont pas du type sphérique et sont construits selon un mode très différent. Chez le copépode *Pontella*, le mâle possède un cristallin à 3 éléments, les deux premiers étant situés à l'extérieur de l'œil dans le rostre et le troisième juste devant la couche photoréceptrice. Le cristallin des femelles ne possède que deux éléments, un seul devant le rostre. La première lentille a une surface parabolique destinée à corriger l'aberration sphérique du système. De même, les lentilles asymétriques, avec un faible rayon de courbure à la sortie des rayons, ont un effet correcteur. La rétine, chez ce copépode, ne possède que 6 photorécepteurs et le champ visuel est des plus réduits. On attribue à ces photorécepteurs un rôle dans la recherche des partenaires sexuels, qui sont très colorés.

Pontella appartient à la même famille de copépodes que *Labidocera*, qui possède un cristallin de type sphérique. On voit que dans des genres très voisins, des solutions très différentes au problème de l'aberration des lentilles ont été trouvées : un cristallin sphérique non homogène avec un gradient d'indices de réfraction ou des lentilles asymétriques.

Optique avec miroir concave

Les coquilles Saint-Jacques fournissent un exemple de l'utilisation d'un **miroir concave** à la place d'une lentille. Les *Pecten* ont de 50 à 100 yeux, sur le bord du manteau des deux coquilles. Ils ont un millimètre de diamètre et passent généralement inaperçus parce qu'ils se trouvent sur la partie non comestible de l'animal. En coupe, on voit une espèce de lentille molle qui n'a aucun pouvoir de réfraction, puis une rétine constituée de deux couches différentes remplissant l'espace immédiatement derrière, le fond de l'œil étant tapissé d'une couche réfléchissante (**fig. 67**).

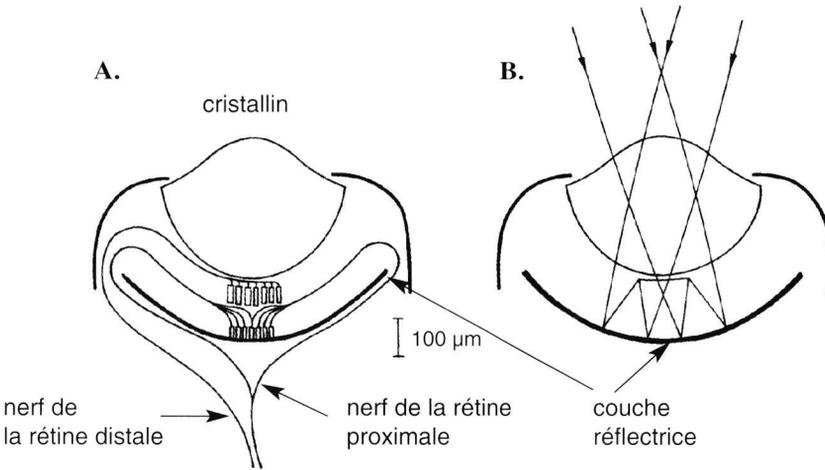


Fig. 67. Schémas illustrant le fonctionnement des yeux des coquilles Saint-Jacques.

A. Coupe de l'œil montrant la localisation des deux rétines.

B. Trajet des rayons lumineux qui sont peu déviés par le cristallin et qui sont réfléchis sur la rétine distale par la couche réfléchissante (d'après LAND, 1965, in HERRING *et al.*, 1990).

Optics of the scallop eye.

A. Section through the eye showing the locations of the two retinæ.

B. Image-forming rays are mainly reflected by the silvery mirror at the back of the eye, with a very small contribution from the lens. Rays fall on receptor structures of the distal retina.

L'image réfléchi par ce miroir se forme sur la rétine antérieure, qui ne transmet une réponse qu'aux diminutions de lumière. Cette rétine sur laquelle se focalise l'image permet donc au *Pecten* de voir arriver l'ombre des

prédateurs. Cette perception déclenche un réflexe immédiat de fermeture de la coquille. La rétine postérieure, qui ne reçoit pas l'image focalisée par le miroir, répond positivement aux stimuli lumineux.

Quelques autres mollusques, comme le *Cardium*, ont des yeux du même type, mais encore plus petits. D'autres exemples existent chez les larves nauplius des copépodes, chez les ostracodes, les vers plats, les rotifères.

L'ostracode *Gigantocypris* vivant à grande profondeur possède un œil d'un centimètre, avec un grand miroir. Lorsqu'il est éclairé, il apparaît comme un phare de voiture inséré dans la carapace orange.

Ces yeux ont une énorme puissance de rassemblement de la lumière, mais la résolution est faible et le contraste réduit, puisque la lumière traverse la rétine avant d'être focalisée.

Les yeux composés

Les yeux composés paraissent l'apanage des arthropodes, mais on en trouve dans d'autres phylums, chez certains annélides (sabelles), certains mollusques bivalves (*Arca*, *Barbatia*, *Petunculus*) chez qui ils ont évolué de façon isolée, comme détecteurs vis-à-vis des prédateurs.

Les yeux composés sont des yeux convexes, d'une conception tout à fait différente des yeux globuleux. Ils sont formés d'un ensemble d'yeux élémentaires appelés **ommatidies**. A chacune de celles-ci correspond une **facette** externe, généralement hexagonale (**fig. 68**).

Les ommatidies, qui sont donc les unités photoréceptrices, rayonnent d'une base centrale vers la périphérie : chacune a sa propre lentille, son guide de lumière, son ombrage de cellules pigmentées et **6 à 9 cellules rétinienne**s.

Le **cristallin** d'origine cuticulaire est une lentille biconvexe. Il est souvent suivi d'un **cône cristallin**, qui dirige la lumière sur les cellules réceptrices. Les cellules rétinienne

Les cellules rétinienne ont une membrane photosensible, fortement plissée, le **rhabdomère**. Les microvillosités très serrées formées par la membrane sont orientées perpendiculairement à l'axe des cellules et donc à la direction de passage de la lumière. Les rhabdomères de cellules adjacentes peuvent fusionner et former un **rhabdome**.

Optique par apposition

Dans l'optique par **apposition**, le rhabdomère de chaque ommatidie est localisé immédiatement sous le cône cristallin. Les cellules rétinienne de chaque ommatidie agissent comme une seule unité et répondent à la lumière d'un petit arc du champ visuel total. Chaque rhabdomère reçoit une image ponctuelle brouillée et inversée (**fig. 69 a**).

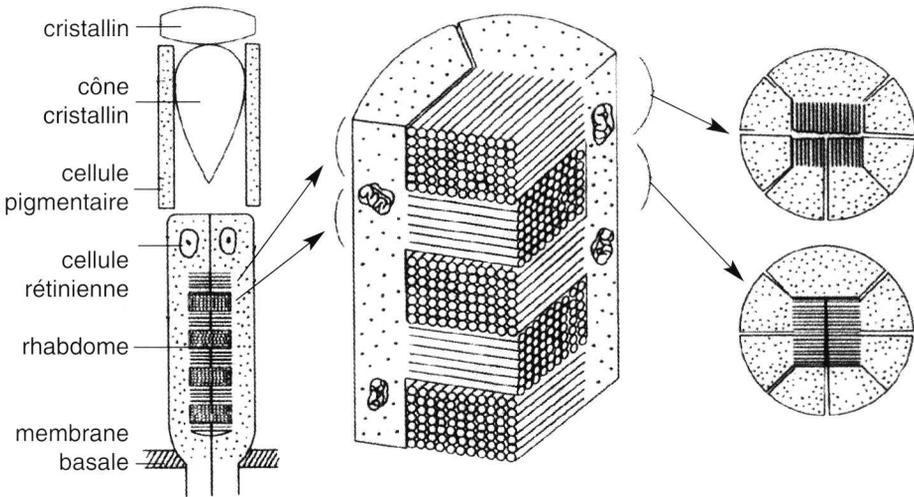


Fig. 68. Schéma d'une ommatidie de l'œil composé de *Procambarus clarkii* montrant en détail l'interpénétration alternée des microvillosités des rhabdomères des cellules rétinienne (d'après EGUCHI, 1965, in WITHERS, 1992).
Representation of an ommatidium of the compound eye of the crayfish Procambarus clarkii showing the detailed arrangement of microvilli forming the rhabdome. Alternating layers of rhabdomeres from different reticular cells, are arranged perpendicularly and form the rhabdome.

L'image entière est donc constituée des champs visuels contigus des ommatidies. Ces champs mesurent typiquement un degré d'angle.

Il en résulte que l'optique de la formation de l'image par les yeux composés est **droite**, parce qu'il n'y a pas de cristallin commun au travers duquel passe toute la lumière. L'image globale n'est donc pas inversée. Elle est formée de points lumineux correspondant à chaque unité réceptrice.

Parmi les arthropodes marins, on trouve des yeux par apposition chez les limules, dans la plupart des sous-classes de crustacés inférieurs (entomostracés) et parmi les malacostracés, chez les stomatopodes, les isopodes et les crabes.

L'œil de **limule** est composé d'environ 800 ommatidies. Comme la cornée n'a que peu d'effet dans l'eau, l'image formée par une ommatidie est produite par courbure des rayons lumineux dans le cône cristallin qui joue le rôle de lentille. L'image se forme à sa base, plus petite et inversée. Il y a un gradient de répartition des indices de réfraction qui assurent la courbure des rayons à l'intérieur du cône cristallin.

Optique par superposition

Contrairement à l'optique par apposition dans laquelle chaque ommatidie participe à la formation d'un seul point de l'image, dans l'optique par superposition, **plusieurs facettes** contribuent à la formation de chaque point sur la couche réceptrice située plus profondément (**fig. 69 b**).

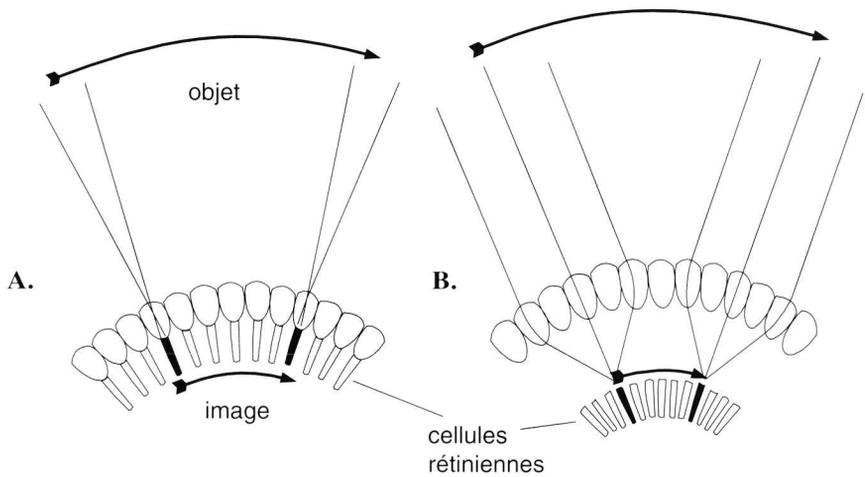


Fig. 69. Optique par apposition (A) et par superposition (B) dans les yeux composés.
A. Chaque cône cristallin forme une image inversée d'une petite partie du champ visuel à la pointe du rhabdome de l'ommatidie correspondante, mais l'image globale de l'objet est droite.
B. Plusieurs facettes contribuent à la formation d'un point de l'image sur la couche rétinienne située à une certaine distance des cônes cristallins (d'après LAND in HERRING *et al.*, 1990).
The two main types of compound eye.
A. *Apposition eye.* Each crystalline cone forms a small inverted image at the rhabdome tip located immediately underneath, but the overall image is erect.
B. *Superposition eye.* The retinular cells lie a considerable distance below the ommatidial lenses and each rhabdome receives light from a number of adjacent crystalline cones.

Dans ce cas, les cellules rétinienne se trouvent à une certaine distance de la couche optique formée par les lentilles. Elles forment des rhabdomes qui reçoivent la lumière d'un certain nombre de cônes ommatidiens.

Le principal avantage des yeux à superposition, par rapport aux yeux à apposition, est de collecter beaucoup de lumière pour la formation de l'image. Ce type d'yeux est beaucoup plus commun chez les animaux nocturnes et chez les crustacés qui vivent à grande profondeur.

Chez les Mysidacés et les Euphausiacés, les cônes cristallins fonctionnent comme un système de doubles lentilles dont le foyer se trouve entre elles. Dans les yeux des langoustes, langoustines, crevettes, les éléments optiques sont des pyramides tronquées à quatre faces, constituées d'une gelée peu réfractive. Les faces agissent comme des miroirs réfléchissants.

Lignée évolutive des photorécepteurs

Beaucoup d'invertébrés possèdent des ocelles qui sont des yeux creux, simples, tapissés de cellules possédant un rhabdomère. Les **ocelles de barnacle** présentent la plupart des avantages que les neurobiologistes recherchent pour

l'étude des mécanismes de la photoréception. Il y a un petit nombre de cellules, 3 à 5, avec un grand corps cellulaire, de 30 à 100 μm de diamètre, facilement accessible aux microélectrodes. Leur seule fonction connue est de détecter des ombres dans l'environnement et de promouvoir des réflexes protecteurs.

La lignée évolutive du type rhabdomère comprend la plupart des grands phylums d'invertébrés quel que soit le type d'œil impliqué : simple ou composé, globuleux ou convexe.

Chez les céphalopodes, qui possèdent un œil globuleux très semblable à celui des vertébrés, la rétine est formée de cellules organisées en rhabdomes hexagonaux.

Chez les vertébrés, elle est constituée de cellules sensorielles ciliées transformées, les **cônes** et les **bâtonnets**.

Adaptations aux lumières faibles

Dans les eaux océaniques les plus claires, la lumière bleue s'atténue par un facteur 10 tous les 75 m. A 750 m l'intensité lumineuse est 10^{11} fois plus faible que celle de surface. On commence à atteindre la limite de visibilité pour l'œil humain.

Certains animaux possèdent des yeux 10 à 100 fois plus sensibles que l'œil humain, mais cela ne les conduit qu'à 100 ou 200 m plus en profondeur. A partir de 900 m, il y a trop peu de photons et l'usage des yeux est centré sur la détection des signaux bioluminescents.

Pour une bonne vision à profondeur modérée, l'œil doit capturer autant de lumière que possible. La sensibilité d'un photorécepteur est en effet déterminée par le nombre de photons qui l'atteignent par seconde, par rapport à la luminosité ambiante.

Pour un œil regardant un grand champ visuel, l'illumination, c'est-à-dire le **flux de lumière** fourni au niveau de l'image par unité de surface, est proportionnelle à $(\pi/4) \cdot (D/f)^2$, où **D** est le diamètre d'ouverture de la pupille et **f**, la distance focale du système. **D/f** représente la capacité de la lentille de collecter de la lumière, soit le rapport entre le diamètre de la lentille et la distance focale.

Chaque photorécepteur percevant un point de l'image, possédant un diamètre **d**, de longueur **x** et de coefficient d'extinction **k**, va capter une lumière proportionnelle à la surface de sa section, $\pi(d/2)^2$, et à la quantité de lumière absorbée ($1 - e^{-kx}$).

Ces relations suggèrent un certain nombre de stratégies qui peuvent être utilisées pour accroître la quantité de lumière disponible, pour chaque

récepteur : ouverture de la pupille, diminution de la distance focale, augmentation du diamètre du photorécepteur, de sa longueur, du coefficient d'absorption.

Le **coefficient d'absorption** du bâtonnet de vertébré peut atteindre $3,5 \% \mu\text{m}^{-1}$, mais celui du rhabdome des arthropodes est beaucoup plus faible.

La **longueur du récepteur x** doit être suffisante pour capter un maximum de lumière incidente. Le bâtonnet humain a une longueur photosensible égale à $60 \mu\text{m}$ et un bâtonnet de $86 \mu\text{m}$ capte 95% de la lumière incidente. Il y a une limite utile à l'allongement des bâtonnets. Plusieurs rangées de récepteurs ou l'ajout d'un miroir réfléchissant peuvent en remplacer l'allongement.

L'**ouverture D** peut être accrue, mais le maximum **D/f** est déjà atteint dans un cristallin de type Matthiessen si bien que pour accroître **D** , il faut agrandir l'œil entier. Comme l'acuité visuelle, c'est-à-dire la résolution spatiale de l'image, dépend du rapport entre le diamètre du récepteur **d** et la distance focale **f** , une augmentation de la **distance focale** implique une augmentation du diamètre des photorécepteurs.

La stratégie est donc d'accroître **D** , **f** et **d** ensemble. Dans ce cas, le taux de lumière capté par les photorécepteurs va augmenter comme le carré des dimensions linéaires de l'œil. Les yeux qui disposent d'une faible lumière doivent être grands et même très grands pour obtenir une bonne acuité visuelle et une bonne résolution.

Certains calmars possèdent des yeux de 40 cm de diamètre, leur permettant de voir de petites proies dans les eaux profondes. Chez les poissons mésopélagiques, vivant au-dessus de 1000 m de profondeur, les yeux sont proportionnellement plus grands par rapport à la taille de l'animal. Plus bas, ils deviennent au contraire plus petits et tendent à disparaître. Mais ce n'est pas un phénomène universel : certains poissons vivant à des profondeurs que la lumière du jour n'atteint jamais, conservent des yeux de taille normale, et voient les lumières de la bioluminescence.

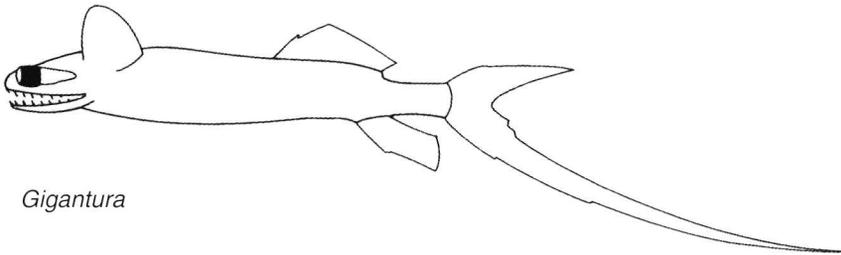
De même, pour les yeux composés, on s'attend à une augmentation de la taille avec la profondeur. C'est vrai pour les amphipodes hyperiidés et les isopodes, mais pas chez les crevettes et les euphausiacés, qui ont des yeux composés avec optique par superposition, ce dispositif servant déjà à donner une image très brillante. Il est possible que beaucoup d'yeux d'animaux épi- et mésopélagiques soient toujours proches de la limite maximale de leur sensibilité, peut-être parce qu'ils servent à la fois la nuit et en profondeur.

Les yeux tubulaires

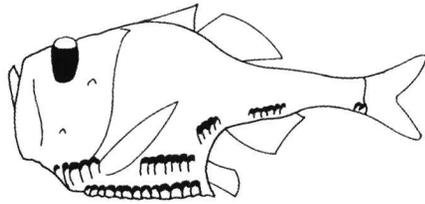
La lumière venant d'en haut est 200 fois plus brillante que la faible lumière venant d'en bas. Cela signifie qu'un animal passant sa vie à essayer de voir des proies se dessinant dans la lumière résiduelle du jour, peut restreindre

son champ d'observation aux 70 degrés d'angle solide qui se trouvent au-dessus de lui. Si la lumière du jour est juste suffisante pour détecter les objets situés dans ce champ, la vision dans une autre direction devient sans objet.

Parmi les poissons mésopélagiques, beaucoup ont des yeux tubulaires pointant verticalement. C'est le cas de *Opisthoproctus*, *Schopelarchus*, *Argyrolepecus*. D'autres, comme *Gigantura* et *Winteria*, ont des yeux tubulaires pointant vers l'avant, mais ces poissons se tiennent plus ou moins verticalement dans la colonne d'eau. Ils ont tous des yeux dont le champ de vision est réduit à 70 degrés ou même moins (**fig. 70**).



Gigantura



Argyrolepecus

Fig. 70. Poissons mésopélagiques possédant des yeux tubulaires. *Gigantura* conserve des yeux pointés vers l'avant, suivant l'axe longitudinal du corps.

Argyrolepecus a des yeux dirigés vers le haut et des photophores ventraux bioluminescents avec lesquelles il pratique un camouflage par contre-éclairage (d'après BRAUER, 1908, in BONE *et al.*, 1986).

Mesopelagic fishes with tubular eyes. *Gigantura* has forward-pointing eyes looking in front of the jaws. The hatchet fish *Argyrolepecus* has vertically-pointing tubular eyes and ventrally directed light organs arranged for counter-illumination.

Certains octopodes (*Amphitretus*) et certains calmars (*Histioteuthis*) ont aussi des yeux tubulaires et certains crustacés (euphausiacés) ont des yeux composés à superposition dont la partie supérieure agrandie forme un œil tubulaire pointant vers le haut.

Les yeux tubulaires permettent une bonne vision binoculaire dans une direction axiale, mais la rétine latérale est trop proche du cristallin pour permettre autre chose qu'une réception non focalisée de lumière. Certains poissons ont surmonté cette difficulté en développant des systèmes optiques **supplémentaires**.

Chez *Schopelarchus*, la lumière venant latéralement par rapport aux yeux dirigés vers le haut, est focalisée sur la rétine par un cristallin accessoire. Chez *Dolichopteryx*, la rétine latérale est illuminée par la lumière qui est réfléchiée sur un miroir argenté. *Bathylchnops* possède un globe oculaire accessoire complet pour la vision latérale (**fig. 71**).

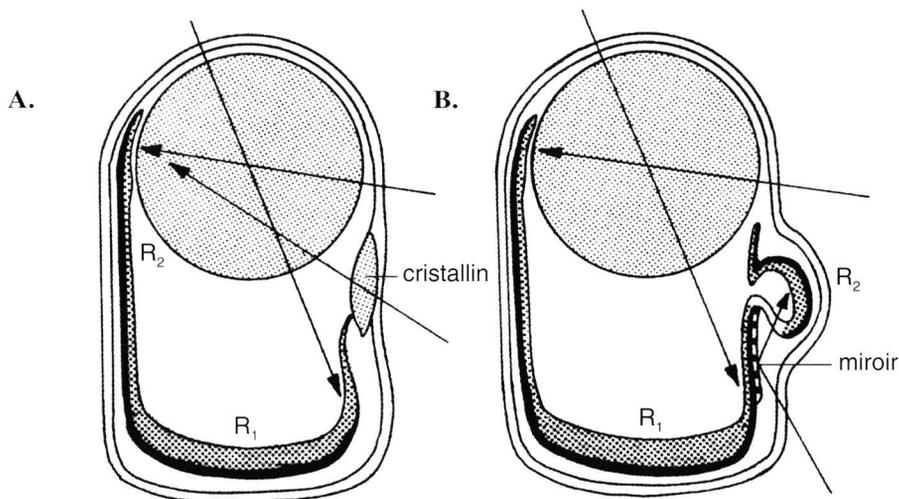


Fig. 71. Modifications des yeux tubulaires de certains poissons mésopélagiques, améliorant la vision latérale.

A. Cristallin accessoire chez *Schopelarchus*.

B. Miroir réfléchissant et rétine accessoire chez *Dolichopteryx* (R_1 et R_2 : rétines principale et accessoire) (d'après MUNK, 1966, et LOCKET, 1977, in BONE *et al.*, 1986).

Modifications of tubular eyes for lateral vision.

A. *Schopelarchus* has an accessory scleroid lens which focuses the lateral light on the main retina.

B. The opisthopterygid *Dolichopteryx* has a lateral mirror reflecting the light from the side, on an accessory retina (R_1 and R_2 : main and accessory retina).

Tapetum

Enfin chez certains poissons, la lumière traversant les cellules visuelles photosensibles est réfléchiée à nouveau en sens inverse, par une couche de cellules réfléchissantes, le tapetum. Les yeux de ces poissons brillent comme ceux des

chats dans la pénombre. Beaucoup de requins ont un tapetum argenté, mais les yeux des requins de grande profondeur reluisent d'une superbe couleur bleu-vert. Le **tapetum** est un tissu particulier situé dans la couche choroïdienne de l'œil et composé de cellules réfléchissantes, remplies de fines plaquettes de **guanine**, comme celles des écailles de téléostéens. Les plaquettes sont arrangées suivant un angle approprié, et réfléchissent la lumière en retour vers la rétine le long du grand axe des bâtonnets.

Ces réflecteurs peuvent être accordés pour réfléchir certaines longueurs d'ondes en modifiant l'épaisseur et l'espacement des cristaux de guanine. C'est ainsi que les yeux des requins de grande profondeur réfléchissent les longueurs d'ondes les mieux transmises dans les eaux profondes.

Un désavantage du tapetum réfléchissant réside dans le fait qu'il rend les yeux très voyants quand ils sont illuminés, ce qui est évité chez beaucoup de requins par la migration de pigments qui occultent le tapetum lors d'une stimulation en lumière directe.

Ce genre de tapetum est plus rare chez les téléostéens, où le réflecteur est situé dans la rétine elle-même et est composé de corps réfléchissants situés à l'intérieur de cellules pigmentaires qui s'étendent entre les cônes et les bâtonnets.

En accord avec la lumière qu'il produit par son photophore frontal, l'œil de *Malacosteus* possède un tapetum rouge, dont le matériel réfléchissant est constitué de petits globules contenant un pigment rouge.

Accommodation

L'accommodation est la faculté d'ajuster les mécanismes de focalisation de l'œil de telle façon que l'image d'objets à différentes distances soit chaque fois projetée sur la rétine. Elle peut se faire en modifiant la courbure du cristallin, en déplaçant la rétine ou en déplaçant le cristallin de telle façon que le plan de focalisation reste sur le plan de la rétine.

Le déplacement de la rétine est peu pratiqué, bien que les yeux des annélides alciopidés accommodent de cette façon. Le polychète *Vanadis* change le volume du liquide d'une des chambres optiques de l'œil, en sécrétant ou en réabsorbant ce liquide.

Chez les céphalopodes, l'accommodation se fait par aplatissement de l'œil pour mouvoir le cristallin vers l'avant, et par constriction des muscles ciliaires pour le rapprocher de la rétine.

Le cristallin des téléostéens peut être mu par rapport à la rétine par le **muscle rétracteur du cristallin**. Quand le muscle est stimulé électriquement, le cristallin se déplace vers la rétine en direction de la queue du poisson.

Considérant que la vision est latérale chez la plupart des poissons, c'est un mécanisme particulier qui est lié à la forme ellipsoïdale de l'orbite. Au repos, le champ visuel latéral lointain est focalisé sur la rétine latérale, alors que le champ visuel antérieur rapproché est focalisé sur la région caudale de la rétine. Le poisson modifie la focalisation du champ visuel antérieur sans modifier celle du champ latéral, en contractant le muscle rétracteur du cristallin.

Vision amphibie et vision en surface

Pour être capable de voir à la fois dans l'air et dans l'eau, l'œil doit pouvoir négocier de grands changements de l'indice de réfraction. Il y a deux solutions à ce problème. La première est d'avoir une cornée plate sans pouvoir optique dans aucun des deux milieux. La seconde est de conserver une cornée efficace dans l'air, et de compenser dans l'eau par un grand pouvoir d'accommodation. Chez l'homme, le pouvoir d'accommodation est insuffisant lorsqu'il regarde sous l'eau sans masque de plongée.

Chez les **manchots** et les **phoques**, la cornée est beaucoup plus plate que chez les animaux terrestres, et le cristallin a évolué vers une forme plus sphérique. En fait la cornée reste plus courbe dans le plan horizontal. Les yeux des phoques sont légèrement **astigmates** dans l'air, c'est-à-dire que l'image d'un point est déformée, allant de l'ellipse au cercle.

Ceux du manchot sont bien focalisés dans l'air, mais légèrement **hypermétropes** dans l'eau. L'image formée sur la rétine est insuffisamment focalisée comme dans le cas de la vision humaine sous l'eau.

Certains poissons vivant en surface se sont adaptés à une **vision amphibie**. La solution de la cornée aplatie présente quelques difficultés. Dans l'air, le champ visuel périphérique est comprimé et distordu, et dans l'eau, il est réduit car le cristallin ne peut s'avancer dans la courbure de la cornée comme c'est le cas habituellement chez les poissons.

Pour remédier à cet inconvénient, le poisson volant *Cypselurus* possède une cornée en forme de tente, avec trois facettes pratiquement triangulaires au faite desquelles se trouve le cristallin. De même le poisson *Mnierpes* vit dans les mares contenues dans des rochers, et regarde dans l'air par une paire de facettes. Ces adaptations améliorent la vision dans l'air et la qualité du champ visuel, mais les images sont formées de surfaces disjointes.

Certains **oiseaux plongeurs**, comme les harles *Mergus* et les garrots *Bucephala*, conservent une cornée incurvée et compensent le déficit dans l'eau en modifiant la courbure de la face avant du cristallin. Cette déformation est produite de façon inhabituelle : le cristallin est écrasé contre l'iris rigide, et partiellement introduit en son milieu, créant une bosse locale à grand rayon de courbure. Chez ces oiseaux plongeurs, ces changements de convergence

atteignent 80 dioptries, contrebalançant la perte de pouvoir optique de la cornée. Chez les canards de surface *Anas*, l'accommodation ne produit généralement qu'une variation de quelques dioptries.

Un très petit nombre d'animaux peuvent **voir en même temps dans l'air et dans l'eau**. C'est le cas de l'*Anableps*, le poisson aux quatre yeux. L'œil est coupé par un ménisque et possède deux pupilles, une regardant dans l'air et une regardant dans l'eau. Le cristallin en forme de poire possède son grand axe pointant vers le bas, ce qui signifie que les rayons lumineux, venant de l'eau et qui ne passent pas au travers d'une cornée efficace, rencontrent la grande courbure du cristallin. La lumière venant d'en haut, en partie focalisée par la cornée, rencontre la courbure plus faible du petit axe du cristallin. Cet arrangement parfait produit une image focalisée du champ visuel composé, à la fois aérien et aquatique.

3.3. Photoréception

La rétine des vertébrés

La couche la plus externe de la rétine est un épithélium pigmentaire, que borde la **choroïde** elle-même entourée de la sclérotique. La couche suivante contient deux sortes de cellules photosensibles, les **bâtonnets** qui possèdent un prolongement allongé, et les **cônes** caractérisés par un prolongement plus renflé.

Les axones courts de ces cellules sensorielles primaires se connectent sur les terminaisons des cellules **nerveuses bipolaires** qui font synapses avec les **cellules ganglionnaires**. Les axones de ces dernières se rassemblent en un point situé près du centre de la rétine, du côté nasal, pour constituer le **nerf optique** (voir **fig. 72**).

La lumière traverse donc une couche formée de neurones et de capillaires sanguins avant d'atteindre la couche photosensible constituée des cônes et des bâtonnets.

La rétine s'étend pratiquement sur un hémisphère. En ligne avec l'axe optique de l'œil, se trouve une région pigmentée jaune, la *macula lutea*, qui contient une dépression de 1,5 mm de diamètre, la fovéa, au centre de laquelle se trouve uniquement des cônes aux prolongements particulièrement fins. Chez les primates, la densité des cônes peut atteindre 150 000/mm². Cette surface est donc dépourvue de bâtonnets qui n'apparaissent que sur les marges de la fovéa.

La fovéa est spécialisée dans la vision des détails. Les nerfs et les vaisseaux sanguins la contournent, ce qui réduit la diffusion de la lumière. Enfin, il n'y a pas de convergence sur les cellules nerveuses ganglionnaires, chaque cône de la fovéa possédant une voie nerveuse propre au niveau du nerf optique.

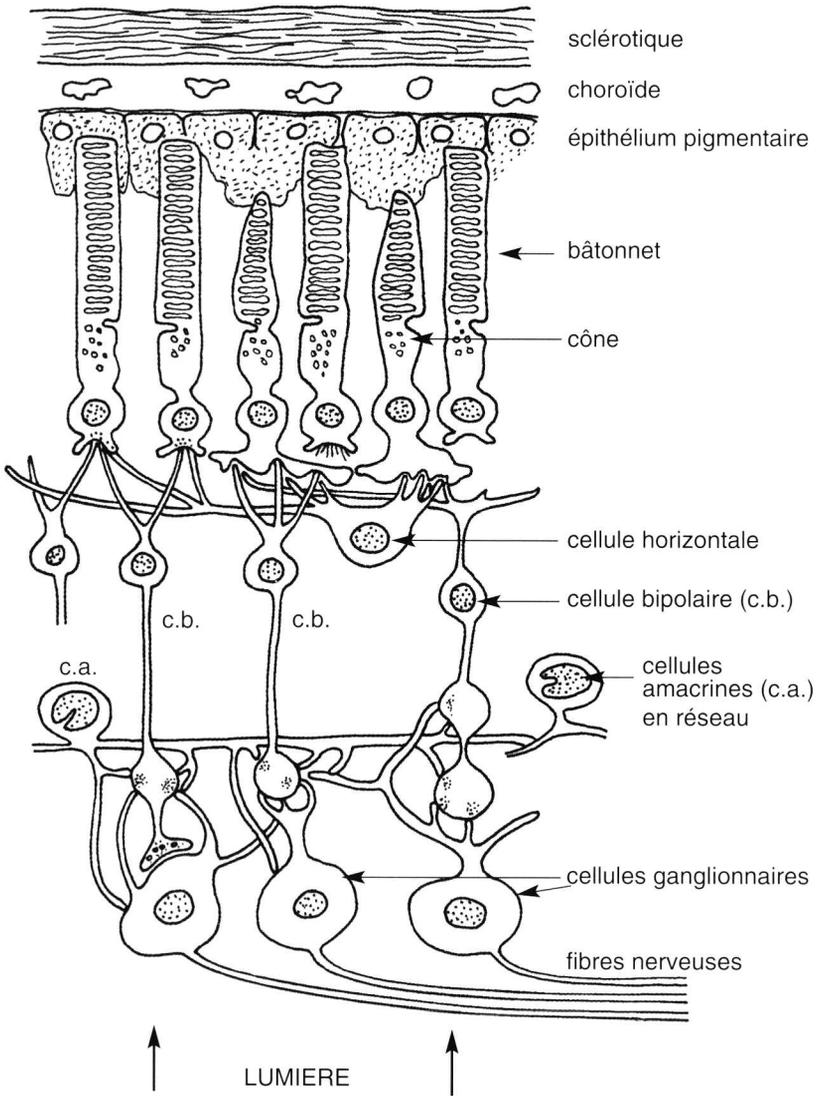


Fig. 72. Schéma de l'organisation de la rétine des vertébrés.
Diagram of the organization of the vertebrate retina.

Plus latéralement, le rapport numérique entre les cônes et les bâtonnets change rapidement et on ne trouve plus que 6 à 8 cônes par 100 μm dans la périphérie de la rétine. Le rapport d'un cône par cellule ganglionnaire n'est plus respecté et 250 bâtonnets et cônes convergent sur la même cellule ganglionnaire.

La périphérie de la rétine accroît son aptitude à répondre à des stimuli faibles par une sommation des réponses neuronales. Cette facilitation due à la convergence neuronale paraît être le mécanisme par lequel la périphérie de la rétine atteint un plus grand degré de sensibilité que la fovéa, tout au moins pour des objets de grandes tailles, ainsi qu'une bonne perception du mouvement malgré la moindre densité des cellules ganglionnaires.

Les photorécepteurs

Structure des cônes et des bâtonnets

Les cônes et les bâtonnets sont des cellules ciliées modifiées. Dans les cônes, les pigments sont localisés sur des invaginations membranaires résultant du plissement de la membrane plasmique. Les bâtonnets contiennent des piles de disques intracellulaires formés aussi à partir de la membrane plasmique. Ces disques membranaires portent les photopigments et sont l'objet d'une régénération continue (fig. 73).

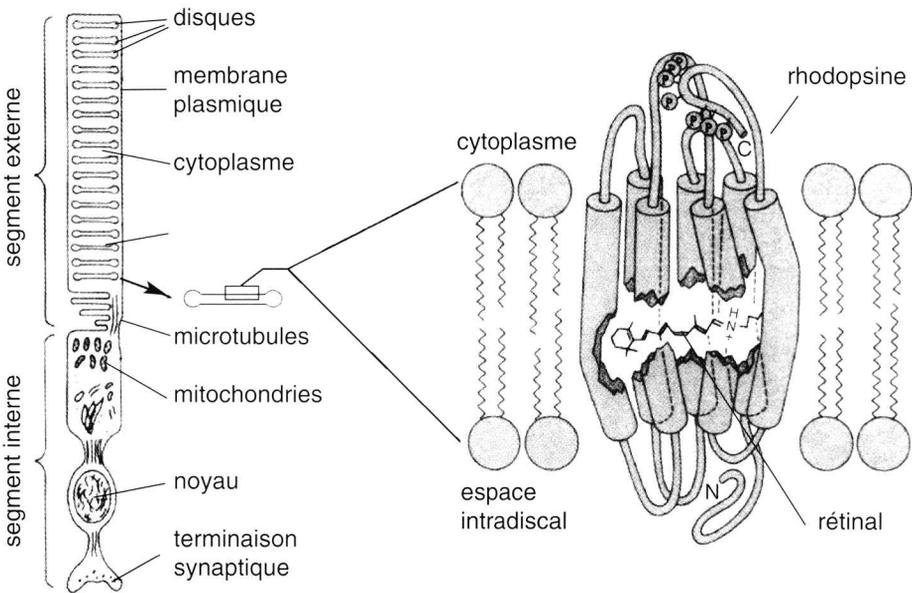


Fig. 73. Structure du bâtonnet de mammifère et représentation de la molécule de rhodopsine insérée dans la membrane discale (retouché d'après STRYER, 1986, in WITHERS, 1992).

Diagram of mammalian rod photoreceptors showing main cellular features and representation of rhodopsin molecule in the membrane disk.

Les pigments visuels sont des chromoprotéines : les bâtonnets contiennent de la rhodopsine et les cônes des iodopsines.

La **rhodopsine**, anciennement appelée pourpre visuel, a une organisation spécifique dans la membrane. Elle est constituée d'un pigment, le rétinol, d'un polypeptide, l'opsine, et de deux chaînes polysaccharidiques. Les iodopsines diffèrent de la rhodopsine par leur composition en acides aminés.

La rhodopsine n'absorbe pas toutes les longueurs d'onde de la lumière visible, mais présente un maximum d'absorbance vers 500 nm. Les animaux qui ont des yeux capables de distinguer les couleurs possèdent différentes sortes de photorécepteurs contenant chacun une espèce distincte de photopigment. Par exemple, l'absorbance est maximale à 498 nm pour les bâtonnets humains, et il y a 3 sortes de cônes, contenant chacun une **iodopsine** différente, dont le maximum d'absorbance correspond respectivement à 445, 535 et 570 nm.

Photochimie

L'absorption des **photons** par la **rhodopsine** amorce une séquence complexe de réactions chimiques qui convertissent la rhodopsine en rétinol et opsine. Cette conversion, souvent appelée **blanchissement** car il n'y a plus d'absorption de lumière, est suivie de la régénération enzymatique de la rhodopsine. Les produits de la réaction avant la séparation du rétinol peuvent aussi être régénérés par absorption de photons, processus appelé photorégénération.

Electrogenèse

L'électrorétinogramme, ERG, est la sommation complexe de l'activité électrique de nombreux photorécepteurs et des neurones de la rétine. La partie initiale **a** est l'onde due à l'activité des photorécepteurs produisant le **potentiel générateur**. L'onde **b** de polarité inverse est due à l'activité des neurones ganglionnaires, et finalement l'onde **c** est due aux cellules pigmentaires extrarétiniennes en contact avec le segment externe des photorécepteurs. On distingue aussi un potentiel récepteur précoce, qui correspond au transfert de charges au niveau de la membrane du photorécepteur et qui est la première manifestation électrique du mécanisme de **transduction** (fig. 74).

En l'absence d'illumination, la membrane du segment externe du bâtonnet a un potentiel de membrane très dépolarisé, en raison de sa perméabilité élevée au sodium. La membrane du segment interne du bâtonnet est par contre très perméable au potassium. Il y a donc, dans le noir, un courant sodique entrant continu qui tend à dépolariser la membrane, et un courant sortant de potassium qui tend à l'hyperpolariser. Le potentiel de membrane résultant est de -20 mV et il y a continuellement un **courant ionique** qui traverse les deux pôles de la cellule.

Ce mécanisme demande en permanence un **transport actif** rejetant le sodium et pompant le potassium pour maintenir les gradients ioniques.

Quand la rétine est illuminée, la conductance au sodium est diminuée, réduisant le courant sodique dépolarisant. La phototransduction a donc pour effet une **hyperpolarisation**.

Pour une très faible intensité lumineuse, en introduisant une microélectrode dans un photorécepteur, on peut observer des **réponses quantiques** de la membrane, c'est-à-dire des légères fluctuations du potentiel de repos du photorécepteur. La plus petite réponse correspond à l'action d'un photon sur une molécule de rhodopsine, qui réduit la conductance sodique de la membrane du segment externe de 5 %. Ce changement de conductance correspond à la fermeture de plus de 100 canaux sodiques.

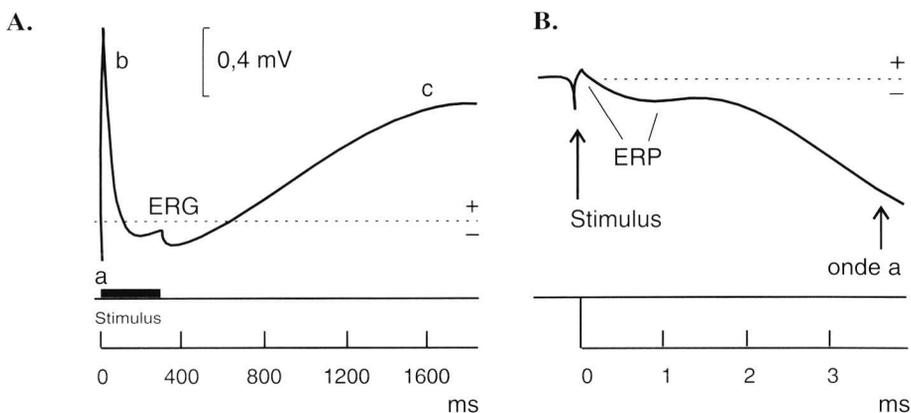


Fig. 74. Electrorétinogramme (ERG) de l'œil de chat enregistré au moyen d'une électrode implantée dans l'humeur vitreuse.

A. L'onde *a* représente le potentiel générateur, et l'onde *b*, l'activité des neurones ganglionnaires de la rétine.

B. Le potentiel récepteur précoce (ERP) correspond à la transduction du stimulus lumineux par les photorécepteurs (d'après BROWN, 1968, et STRYER, 1986, *in* WITHERS, 1992).

Electroretinogram (ERG) of a cat eye, measured with a recording electrode in the vitreous humour.

A. A rapid receptor (*a*) wave is the receptor potential and a positive (*b*) wave is due to the activity of the retinal neurons.

B. The early receptor potential (ERP) is the first step in the phototransduction process.

Phototransduction

Dans les bâtonnets, l'absorption de la lumière se fait au niveau de la membrane des disques qui contient la rhodopsine et non au niveau de la membrane plasmique du segment externe qui s'hyperpolarise pendant la stimulation lumineuse. La réponse à l'absorption d'un photon doit donc avoir été transmise depuis les lamelles discales sur une distance de quelques microns, jusqu'aux canaux sodiques membranaires (**fig. 75**).

Ce mécanisme de transduction a imposé l'idée de l'intervention d'un **second messenger**. En fait, la rhodopsine excitée par l'absorption d'un photon active une protéine G, qui à son tour met en action la phosphodiesterase qui transforme le GMPC en 5-GMP. L'abaissement de la concentration en GMPC produit la fermeture des canaux sodiques. Plusieurs protéines G sont activées par une seule molécule de rhodopsine, et la phosphodiesterase mise en jeu hydrolyse beaucoup de GMPC.

Ces phénomènes s'accompagnent d'une diminution de la concentration en calcium intracellulaire. Ce dernier paraît moduler la sensibilité des récepteurs en agissant sur le métabolisme du GMPC, particulièrement dans l'adaptation de la vision aux lumières faibles.

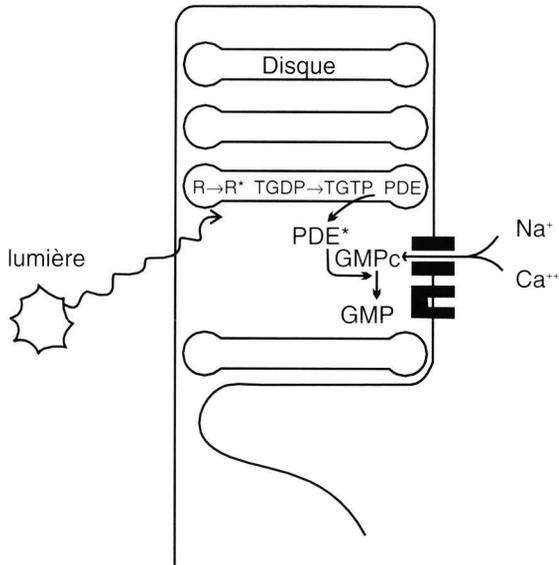


Fig. 75. Représentation schématique des réactions de phototransduction dans le bâtonnet de vertébrés. La rhodopsine R excitée par un photon active la transductine T, qui est une protéine G. La phosphodiésterase (PDE) convertit le GMPc en GMP, produisant la fermeture des canaux ioniques perméables au Na^+ et au Ca^{++} (d'après ATTWELL, 1985, in WITHERS, 1992).

Phototransduction in the vertebrate rod. The absorption of light occurs in the disk membrane where a molecule of rhodopsin (R) excited by a photon activates a G protein (T) that in turn activates a phosphodiesterase (PDE). The PDE converts cGMP to GMP. The lowered intracellular concentration of cGMP closes Na^+ channels in the outer rod membrane.

Vision des couleurs

Ce qui caractérise une couleur, c'est sa longueur d'onde. La rhodopsine a un spectre d'absorption spécifique : chez l'homme, elle absorbe de façon maximale la lumière à une longueur d'onde donnée, voisine de 498 nm. A intensité égale, les quantités de lumière absorbées seront d'autant plus faibles que la longueur d'onde s'éloigne de cette valeur. Le photorécepteur isolé ne peut donc distinguer l'effet d'une lumière faible de longueur d'onde correspondant au maximum d'absorption, de celui d'une lumière plus forte et de longueur d'onde différente (**fig. 76**).

L'œil humain perçoit 1500 nuances colorées, allant des bleus, à partir de 400 nm de longueur d'onde, jusqu'aux rouges à 700 nm, c'est-à-dire des lumières qui ne diffèrent entre elles que par 0,2 nm de longueur d'onde. Trois sortes de photorécepteurs, qui n'ont pas la même sensibilité spectrale, sont suffisantes pour assurer une discrimination parfaite de ces nuances.

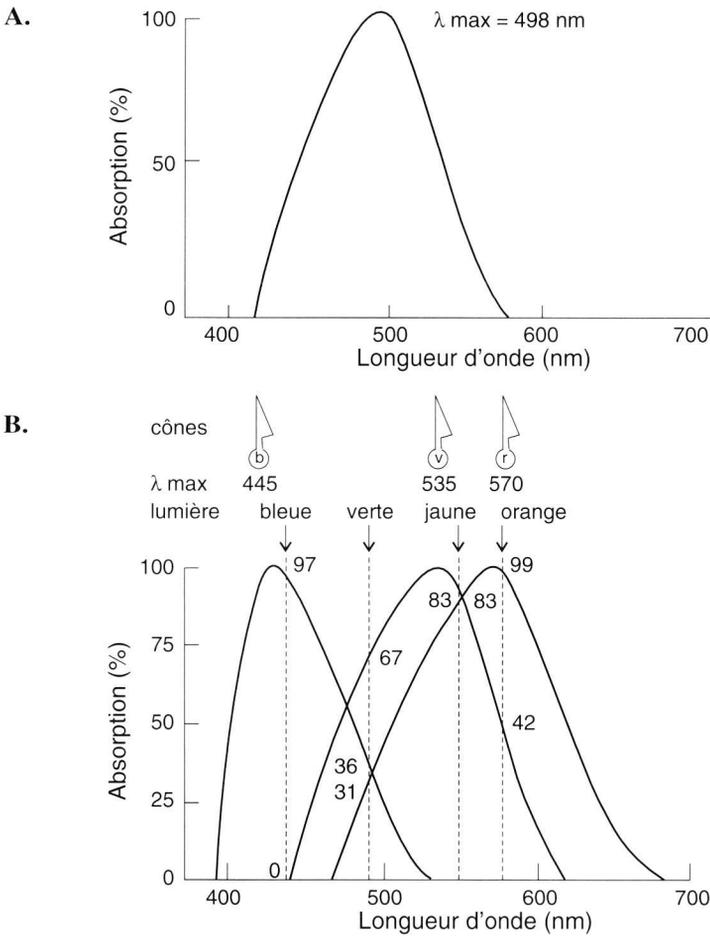


Fig. 76. **A.** Spectre d'absorption de la rhodopsine du bâtonnet de la rétine humaine. Toutes les longueurs d'onde de la lumière visible ne sont pas aussi bien absorbées les unes que les autres. Le spectre d'absorption en fonction de la longueur d'onde montre un maximum d'absorption pour une longueur d'onde de 498 nm (λ_{max}). **B.** Schéma illustrant la vision des couleurs par les cônes. La vision d'une couleur dépend de la quantité relative de lumière absorbée par les trois types de cônes pour une lumière de longueur d'onde donnée. Les spectres d'absorption et les maximums de longueur d'onde correspondent aux cônes bleus, verts et rouges de la rétine humaine. Les pourcentages d'absorption caractéristiques sont donnés pour des lumières orange, jaune, verte et bleue éclairant la rétine (d'après WITHERS, 1992).

A. Absorption spectrum for rhodopsin of human rod photoreceptor. Rhodopsin doesn't absorb equally all wave lengths of visible light. It has a maximum of absorption at 498 nm (λ_{max}).

B. Trichromatic colour vision based on the differential spectral sensitivity of the three cone photopigments of the human retina. The diagram shows the spectral curve for blue, green, and red cones which have different maxima of absorption. A particular wave length of light gives a unique combination of degrees of activation of the three types of cones. Percentages of maximal absorbance of each type of cone are indicated on the figure when they are stimulated by a blue, green, yellow, and orange light.

Trois iodopsines différentes sont réparties dans des cônes différents, que l'on appelle **cônes bleus** (λ_{\max} : 445), **cônes verts** (λ_{\max} : 535), **cônes rouges** (λ_{\max} : 570), car ils sont stimulés de façon maximale respectivement par des lumières homogènes bleues, vertes ou rouges correspondant à ces longueurs d'onde. Les autres nuances colorées vont avoir un effet moindre sur un cône codant pour une de ces couleurs caractéristiques. Par exemple, une lumière jaune stimule à 83 % les cônes rouges, à 83 % les cônes verts et à 0 % les cônes bleus. Ces valeurs relatives 0/83/83 caractérisent la lumière jaune. Chaque nuance produit des rapports différents.

C'est en comparant l'information venant des trois ensembles de cônes que le cortex distingue la longueur d'onde et donc la couleur, quelle que soit l'intensité lumineuse du stimulus visuel. Ce mécanisme comparant le recouvrement des spectres de sensibilité d'éléments agissant en parallèle est un des modèles de base de la discrimination sensorielle que l'on retrouve dans le goût, l'olfaction et l'audition.

Adaptations au milieu marin

Il est généralement admis que, pour les yeux des vertébrés, les bâtonnets rétinienens sont concernés par la vision en lumière faible et les cônes par la vision en lumière brillante.

Un certain nombre de poissons, notamment ceux qui vivent en profondeur, n'ont qu'un seul pigment visuel dans leur rétine, rendant la vision des couleurs improbable, et leur rétine n'est constituée que de bâtonnets.

Cependant la plupart des poissons ont à la fois des bâtonnets et un certain nombre de types de cônes, généralement 2 ou 3. Certains poissons d'eau douce en ont plus, comme le gardon, l'épinoche et le guppy. Ce sont précisément des espèces chez qui les couleurs jouent un rôle dans les relations sociales.

La quantité d'information dans une image rétinienne est liée à la quantité de photons qui la forme. Cette limitation est très importante pour les animaux crépusculaires, nocturnes ou vivant dans les profondeurs sous-marines.

Lorsque les niveaux lumineux sont faibles, la collecte d'autant de photons que possible est de la première importance. Les yeux des poissons possèdent de nombreuses adaptations au niveau de l'optique, comme la présence d'un tapetum qui réfléchit la lumière sur la rétine pour donner une seconde chance aux photons d'être absorbés. Mais les poissons des grandes profondeurs ont développé de longs bâtonnets de plus de 100 μm , qui augmentent l'importance de la voie de passage dans le matériel absorbant. De même, la densité optique du pigment visuel dans le segment externe des bâtonnets, égale à 0,028/ μm , est beaucoup plus élevée que pour les poissons de surface chez qui elle est de 0,010 à 0,015/ μm .

Chez l'homme, la vision des couleurs est entièrement réalisée par les cônes, un fait qui a conduit à penser que la vision des couleurs est nécessairement associée à la présence de cônes dans la rétine. Ce n'est pas toujours le cas chez les poissons de grande profondeur.

Pigments visuels des bâtonnets

Dans tout environnement limité en photons, la sensibilité du photorécepteur peut être augmentée en accordant la sensibilité spectrale du pigment à l'irradiation spectrale de l'environnement.

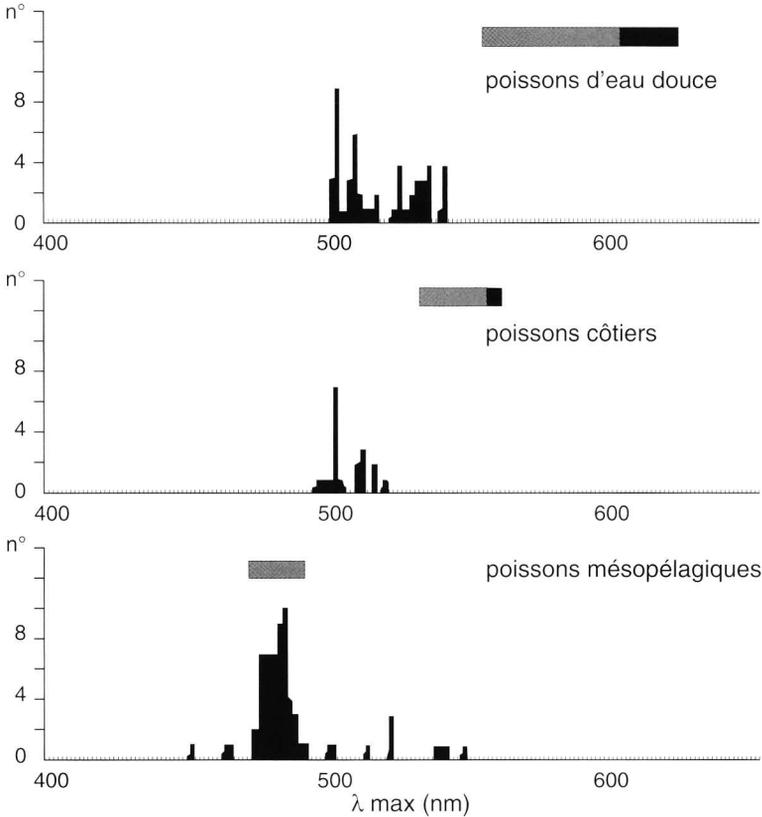


Fig. 77. Distribution du maximum d'absorption du pigment visuel des bâtonnets de poissons vivant dans trois habitats différents. Les barres horizontales indiquent la gamme de transmission lumineuse la meilleure dans chacun des milieux : eau douce, eaux marines côtières et profondes. Chez les poissons mésopélagiques, le maximum d'absorption correspond généralement à la longueur d'onde la mieux transmise par le milieu (d'après PARTRIDGE in HERRING *et al.*, 1990).

Rod visual pigments of fish.

Distribution of λ_{max} values of rod visual pigments of fish from three habitats. The horizontal bars indicate the ambient spectral irradiance in fresh, coastal and deep marine water. Only the mesopelagic fish have rod pigments matching to the wavelength best transmitted by the water.

Dans les eaux océaniques profondes, le spectre de la lumière tombante est restreint aux longueurs d'onde les mieux transmises par l'eau. Les lumières de la bioluminescence sont dans leur ensemble centrées sur cette partie du spectre. La plupart des poissons ont un pigment visuel avec un maximum d'absorbance typiquement compris entre **475 et 485 nm** (fig. 77).

Pour des environnements différents, comme les eaux côtières ou les eaux douces, le pigment visuel possède un maximum d'absorbance compris entre 500 et 530 nm, mais l'accord avec la radiation spectrale ambiante est moins évident. La raison est certainement liée à la présence des cônes qui couvrent les longueurs d'onde plus grandes.

Par ailleurs, on a beaucoup discuté le problème de savoir si un décalage entre le spectre de la lumière ambiante et celui du pigment photosensible n'assure pas une meilleure vision des contrastes. La question reste ouverte.

Pigments visuels des cônes

Il y a beaucoup de variations chez les poissons, à la fois dans le nombre de type de cônes qu'ils possèdent, et le nombre total de pigments visuels de leur rétine.

Quand un groupe de poissons provenant d'un même environnement est examiné, il est clair qu'il y a une distribution commune de leurs pigments visuels. Le type de distribution est à la fois en rapport avec la transmission de la lumière dans l'eau et le comportement des espèces.

Les **poissons diurnes vivant en surface**, que ce soit en eau de mer ou en eau douce, ont l'expérience d'une gamme large de longueurs d'onde provenant de la lumière ambiante avec un flux de photons important. Ces poissons ont, comme les animaux terrestres, des pigments visuels qui couvrent une grande partie de spectre, avec des **iodopsines** dont la sensibilité maximale va jusqu'à 570 nm (fig. 78).

Les poissons d'eaux douces vivant **sur les fonds** ont une sensibilité plus grande dans le rouge, pour lequel ils utilisent des **porphyropsines**, et ont largement abandonné les très courtes longueurs d'onde.

Les poissons qui vivent dans un **environnement pauvre en photons** ont des assortiments de pigments visuels différents des espèces de surface, que ce soit dans l'eau douce ou dans l'eau de mer. Ils n'ont en général que deux sortes de cônes. Chez les espèces marines, les cônes sont plus sensibles aux parties **bleu-vert** du spectre et chez les espèces d'eau douce, la sensibilité est plus importante dans le **rouge**, en rapport avec la lumière environnante.

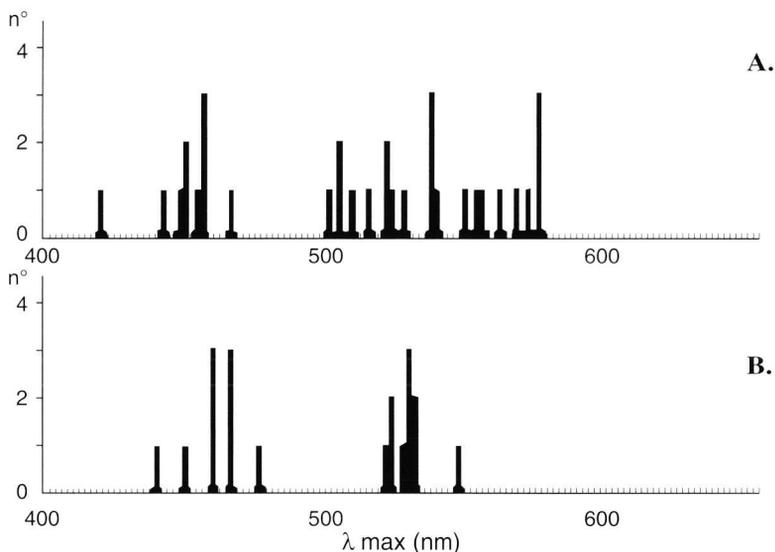


Fig. 78. Distribution du maximum d'absorption des pigments visuels des cônes de poissons marins côtiers.

A. Espèces vivant en surface et dans des mares alimentées par les marées.

B. Espèces vivant dans des profondeurs modérées (d'après PARTRIDGE *in* HERRING *et al.*, 1990).

Distribution of λ max values of cone pigments of temperate coastal marine fish.

A. Shallow-living and tide-pool species.

B. Species from moderate coastal depths.

Variations pendant la durée de vie

Les pigments visuels sont formés d'une protéine appelée **opsine** et d'un **chromophore** dérivé de la vitamine A. Les variations de chacun des deux composants modifient le spectre d'absorption de la molécule combinée. Si le chromophore est le rétinal, c'est-à-dire l'aldéhyde de la **vitamine A₁**, le pigment visuel résultant est une rhodopsine ; si le chromophore est le 3-déhydrorétinène, c'est-à-dire l'aldéhyde de la **vitamine A₂**, le pigment visuel est une **porphyropsine**, dont le maximum d'absorption est déplacé vers de plus grandes longueurs d'onde. D'autres chromophores existent encore chez les invertébrés.

La substitution de la vitamine A₁ par la vitamine A₂, au niveau de la rhodopsine, intervient chez certains poissons au cours de leur histoire vitale, notamment chez les **poissons migrateurs**. Le saumon possède dans ses bâtonnets une prédominance de rhodopsine quand il vit en mer et une prédominance de porphyropsine quand il migre dans les eaux douces, lors de la reproduction.

Les anguilles, en eau douce, ont des porphyropsines à l'état juvénile, mais en anticipation avec leur migration en mer, elles y substituent la rhodopsine.

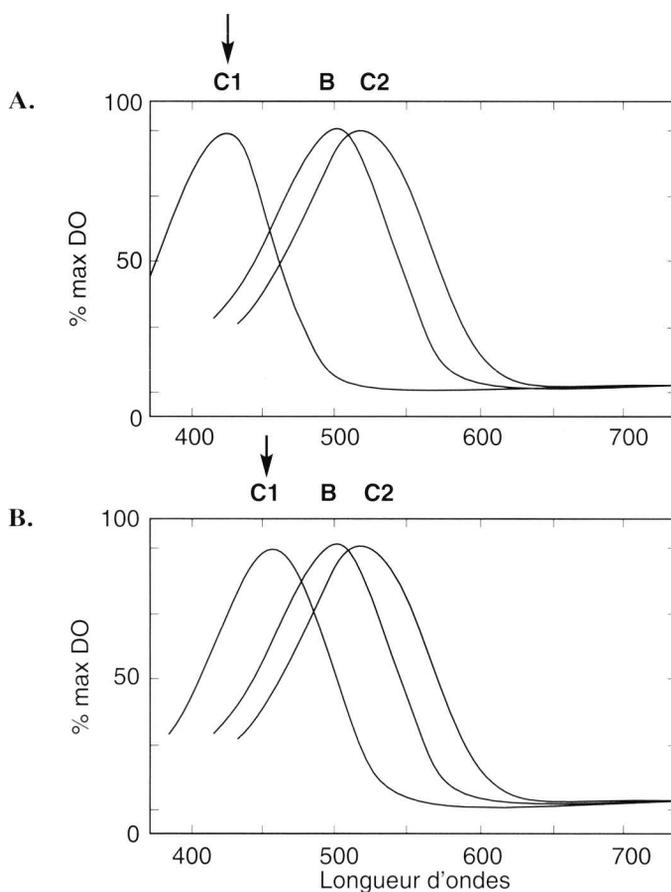


Fig. 79. Spectre d'absorption des pigments visuels de deux types de cônes (C1 et C2) et des bâtonnets (B) chez le lieu jaune *Pollachius pollachius* (simplifié d'après SHAND *et al.*, 1988, in HERRING *et al.*, 1990).

A. Juvénile de 44 mm.

B. Immature de 236 mm.

*Spectral absorbance curves for the two classes of cones (C1 and C2) and one type of rod found in the pollack (*Pollachius pollachius*).*

A. 44 mm juvenile.

B. 236 mm immature adult.

The class of cone with short-wavelength sensitivity shifts in λ_{max} during development from a λ_{max} in the violet-blue part of the spectrum to a λ_{max} in the blue.

Un échange du chromophore est connu aussi chez des espèces d'eau douce non migratrices chez lesquelles une modification dans le rapport entre la vitamine A₁ et la vitamine A₂ intervient avec les variations saisonnières de luminosité.

Peu de poissons marins possèdent des porphyropsines. On citera certaines vieilles et certains poissons de grande profondeur. Les poissons marins varient plutôt leur pigment visuel en modifiant la structure de l'opsine. Une modification de la composition en acides aminés entraîne une modification de

la longueur d'onde d'absorption maximale. Il existe pratiquement une cinquantaine de pigments visuels différents dont les maxima d'absorption sont séparés de 5 à 7 nm.

Les gènes codant les différents pigments sont en général toujours exprimés mais chez l'anguille, les bâtonnets contiennent, lorsqu'elle se trouve dans les eaux côtières, une rhodopsine de maximum égal à 501 nm. Avant la migration dans les eaux profondes de l'Atlantique, elle est remplacée par une rhodopsine de maximum égal à 482 nm, plus typique des poissons vivant en profondeur.

De même, chez le lieu jaune, *Pollachius*, les juvéniles qui ont moins de 40 mm vivent et se nourrissent de plancton. Ils ont des cônes sensibles au violet (420 nm) en plus des bâtonnets qui absorbent à 498 nm et d'autres cônes sensibles au vert (521 nm) (**fig. 79**).

Pendant leur développement, ils changent de régime alimentaire et vivent à plus grande profondeur. Avec ce changement de mode de vie, on observe un changement dans les cônes sensibles au violet, dont le maximum d'absorption évolue vers de plus grandes longueurs d'onde. Pour des individus de 80 mm, le maximum est de 460 nm dans le bleu du spectre.

Perception de la lumière polarisée

Le champ lumineux sous-marin fournit un compas pour la navigation des animaux, car la position du soleil peut être déterminée par l'orientation du vecteur de polarisation. Contrairement au disque solaire dont l'image disparaît rapidement, la polarisation reste perceptible loin de la surface. Elle semble persister en profondeur jusqu'aux limites de pénétration de la lumière.

Un grand nombre de poissons sont réputés pour leur sensibilité au plan de polarisation de la lumière, et dans la plupart des cas, ce sont les cônes qui paraissent impliqués dans la détection de la polarisation. Chez le carassin, les cônes absorbants dans l'ultraviolet, le vert et le rouge sont sensibles au plan de polarisation, à l'exception des cônes bleus, mais le mécanisme par lequel ils détectent la lumière polarisée n'est pas connu. Les photorécepteurs de poisson, à l'exception de ceux de l'anchois, ne présentent aucune structure particulière, et la façon dont les poissons utilisent cette capacité visuelle n'est pas connue non plus.

Tous les invertébrés, mollusques et arthropodes, qui perçoivent aisément le plan de polarisation de la lumière, possèdent la disposition caractéristique en rhabdome de leurs cellules rétinienne. Les microvillosités des cellules rétinienne adjacentes composant une ommatidie, s'interpénètrent en couches perpendiculaires, de façon très organisée. L'absorption de la lumière polarisée est maximale lorsque le plan d'oscillation de l'onde coïncide avec l'axe de la microvillosité. Chez *Procambarus clarkii*, les récepteurs de l'orange et du violet présentent une activité électrique maximale dans ces conditions (**fig. 80**).

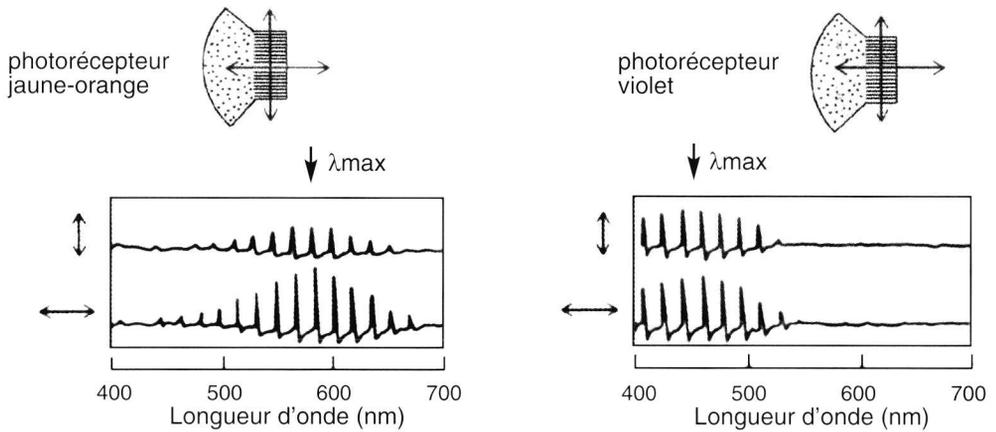


Fig. 80. Enregistrements intracellulaires de l'activité électrique de deux types de photorécepteurs chez l'écrevisse américaine *Procamburus clarkii*. Leur sensibilité est maximale lorsque le plan de polarisation est parallèle à l'axe de chaque microvillosité du rhabdomère (d'après WATERMAN *et al.*, 1970, in WITHERS, 1992). *Intracellular electrical recording, from two types of photoreceptor cells (orange-yellow and violet) of the crayfish Procamburus clarkii. They are more sensitive to light polarized parallel to the microvilli than perpendicular to the microvilli. (The light is travelling in the direction perpendicular to the plane of the diagram.)*

Adaptations à la profondeur

Certains animaux de grande profondeur ont plus d'un pigment photosensible. Par ailleurs, certains ont une **rétilne composée de plusieurs couches de bâtonnets**. Chez *Bathylagus bericoides*, il y a deux sortes de pigments dans des bâtonnets différents. Chez *Aristostomias grimaldi*, *Malacosteus niger* et *Pachystomias microdon*, on trouve un système rhodopsine-porphyrpsine de pigments appariés et chacun est confiné dans une classe de bâtonnets distincte. Pour les rétines de ce type, une disposition de ces pigments dans des couches de bâtonnets différentes paraît plus avantageuse. La discrimination dans une partie donnée du spectre sera d'autant plus facile que les rapports de stimulation des bâtonnets changeront rapidement avec la longueur d'onde. On peut décrire l'arrangement théorique des deux types de bâtonnets **en série** ou en parallèle et montrer que l'arrangement en série est celui qui permet la meilleure discrimination des couleurs dans une gamme spectrale étroite.

Même avec un seul type de pigment photosensible, la rétine peut donner une vision colorée à condition d'être constituée de plusieurs couches. Ceci parce que la première couche où la lumière pénètre change la composition spectrale de la lumière résiduelle atteignant la seconde couche, ce qui donne effectivement une différence de sensibilité spectrale entre la première et la deuxième. La composition spectrale atteignant la troisième couche sera affectée par le passage dans les deux premières et ainsi de suite. Ainsi une rétine composée de plusieurs couches ne contenant qu'un seul type de pigment, absorbant vers 480 nm, peut donner une bonne discrimination des nuances allant du bleu au vert.

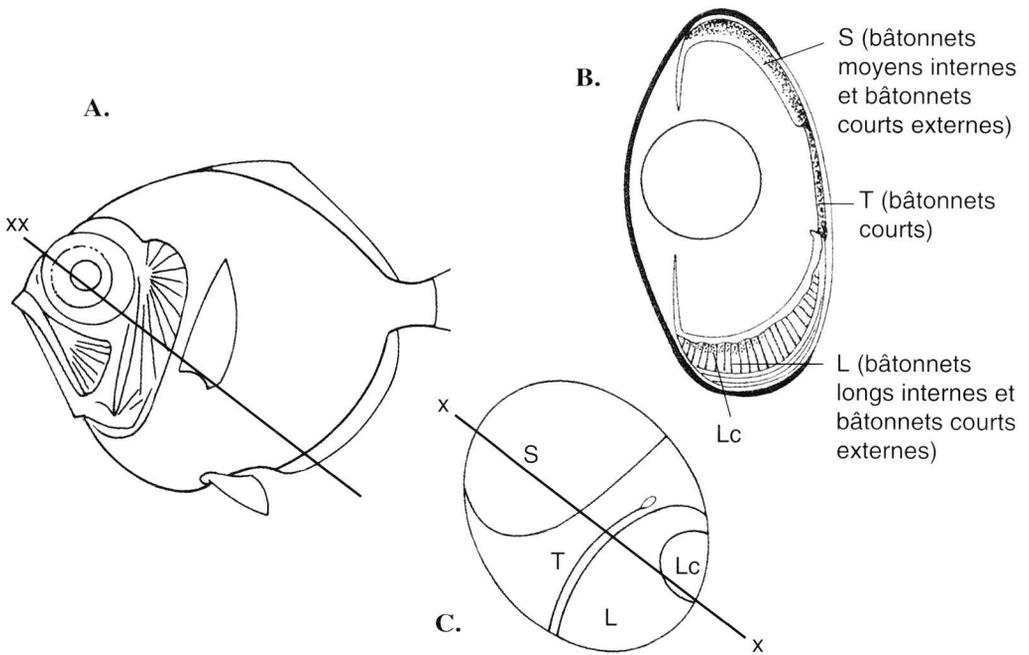


Fig. 81. Spécialisation des couches rétinienne chez un poisson mésopélagique *Diretmus argenteus*.

A. Vue du poisson montrant le plan de coupe x-x correspondant à la section oblique B.

B. Section de l'œil montrant la répartition des différents types de bâtonnets et la localisation des cônes dans la région ventropostérieure de la rétine.

C. Distribution des photorécepteurs sur la rétine : la région ventropostérieure (L et Lc) est utilisée pour la vision vers le haut et en avant du poisson ; la région supérieure (S) reçoit la lumière bleue venant des profondeurs (d'après WHITEHEAD *et al.*, 1986 ; MUNK, 1966, in HERRING *et al.*, 1990).

Specializations of the eye retina of the mesopelagic fish Diretmus argenteus.

A. Intact animal.

B. Section through the eye in a plane perpendicular to its front surface along the line x-x.

C. Retina viewed from its vitread side. L is a region that contains a bank of very long rods, up to 600 μ in length. This region subserves vision upwards and forwards. In part of this region there is a patch (Lc) containing cones.

Behind the long rods there are several banks of short rods. S is the rostradorsal part of the retina which receives light from below the fish. This has one bank of moderately long rods and several banks of short rods. The central part (T) of the retina contains only short rods.

Adaptation à la direction angulaire de la lumière

Diretmus argenteus vit pendant le jour à des profondeurs allant de 100 à 600 m, où l'importance de la lumière du jour est plus grande pour la vision que celle de la bioluminescence. Il possède une rétine à plusieurs couches qui est divisée en **plusieurs régions** et qui paraît tout à fait appropriée aux grands changements d'intensité lumineuse rencontrés par le poisson (**fig. 81**). La région la plus ventrale de la rétine est composée de cônes, ce qui est fréquent

chez les poissons vivant à 200 m de profondeur. Cette tache de photorécepteurs est entourée de bâtonnets exceptionnellement longs (600 μm) qui contiennent un pigment jaune stable qui sert de filtre. La lumière traverse cette couche avant d'atteindre des couches sous-jacentes de bâtonnets. Ceux-ci sont plus courts et possèdent un pigment visuel qui absorbe à 500 nm.

Cette partie de la rétine, qui reçoit la lumière venant d'en haut, filtre la lumière bleue et augmente de la sorte le contraste avec les lumières plus vertes de la bioluminescence. La partie supérieure de la rétine reçoit la lumière venant des profondeurs et contient un pigment distinct qui absorbe à 485 nm.

On trouve une disposition analogue chez le céphalopode *Watasenia scintillans*. La rétine de ce calmar possède 3 pigments visuels. Les cellules photoréceptrices sont très longues dans une petite portion de la rétine ventrale recevant la lumière tombante du jour, et plus courtes dans les autres régions de la couche rétinienne.

Les photorécepteurs courts contiennent un pigment qui absorbe de façon maximale à 485 nm. Les longs photorécepteurs possèdent deux régions. La lumière doit d'abord passer à travers une couche jaune dont le pigment absorbe à 471 nm, avant d'atteindre une couche plus rosée contenant un pigment absorbant à 500 nm. Les trois pigments possèdent des chromophores différents.

Adaptation aux lumières de la bioluminescence

Le poisson *Bajacalifornia drakei* vit dans des profondeurs allant de 700 à 1600 m et possède des fovéas hautement spécialisées qui, à ces profondeurs, ne sont concernées que par les lumières de la bioluminescence. Les axes de vision des deux yeux convergent en avant des mâchoires, pour donner une vision binoculaire. La fovéa possède une structure remarquable constituée de 28 couches superposées de bâtonnets donnant à l'animal une bonne vision des couleurs dans la partie du spectre qui va du bleu au jaune (**fig. 82**).

Au moins trois genres de poissons ont, sous les yeux, des **photophores** qui émettent des lumières orange ou **rouges**. La lumière des photophores sous-orbitaux de *Malacosteus* contient une large bande spectrale, mais traverse un filtre avant d'être émise, si bien qu'elle ne possède plus qu'une bande d'ondes étroite, aux environs de 700 nm. Cette longueur d'onde est surprenante car fortement absorbée par le milieu ambiant. Néanmoins dans la mesure où la rétine contient un pigment qui absorbe cette longueur d'onde, et c'est le cas chez des poissons similaires comme *Aristostomias* et *Pachystomias*, il est facile de montrer que sa sensibilité est 10^5 à 10^6 fois plus élevée que celle d'une rétine contenant une chrysoptine absorbant à 475 nm.

Les poissons qui émettent et reçoivent cette longueur d'onde ont la possibilité de se signaler les uns aux autres, et de voir leur proie avec peu de risques d'être vus. Cependant la portée du signal n'est que de quelques mètres.

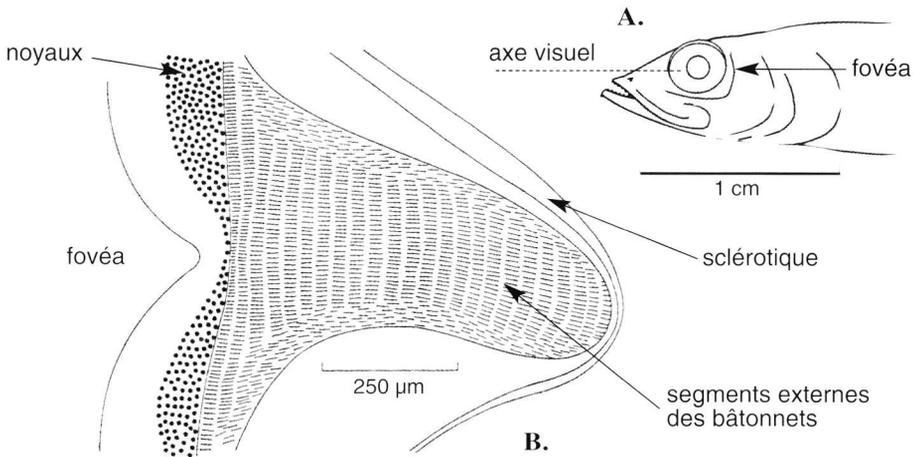


Fig. 82. Rétine multicouche chez *Bajacalifornia drakei*.

A. Dessin de la tête montrant la fovéa, et l'axe visuel passant par la fovéa et le centre du cristallin.

B. Détail de la rétine au niveau de la fovéa montrant les nombreuses couches formées par les segments externes des bâtonnets (d'après LOCKET, 1985, repris par DENTON in HERRING *et al.*, 1990, et d'après WHITEHEAD *et al.*, 1984).

Multibank fovea in the eyes of deep sea fish Bajacalifornia drakei.

A. Head with the tissues behind the eye cut away to show the location of the fovea and the visual axis through the centre of the lens and the fovea.

B. Diagram of the fovea containing up to 28 banks of ellipsoid rod outer segment complexes. Rod nuclei are piled up in the foveal shoulders.

Certains poissons émettant de la lumière rouge possèdent aussi des photophores produisant une lumière bleu-vert et des pigments visuels sensibles aux longueurs d'onde correspondantes.

La rétine de *Malacosteus* comprend plusieurs couches de bâtonnets qui n'ont pas les mêmes propriétés. La couche interne absorberait le bleu, se laissant traverser par un grand part du rouge. Les couches externes contiennent un pigment photosensibilisateur pour les grandes longueurs d'onde, la chorine. Le tapetum rouge, pigmenté par de l'astaxanthine et encastré dans les bâtonnets les plus externes, semble confirmer leur rôle dans la réception des grandes longueurs d'onde.

3.4. La bioluminescence

Modalités

La bioluminescence est l'émission de lumière visible par les organismes. Elle se produit lorsque l'énergie chimique de certaines réactions biochimiques est dissipée, non sous forme de chaleur mais sous forme de lumière.

Tous les animaux émettent des radiations infrarouges par incandescence, mais certains seulement sont capables d'émettre de la lumière visible par le processus biochimique de la bioluminescence. La plupart des espèces bioluminescentes sont marines.

La distribution phylogénétique très dispersée de la bioluminescence indique que la capacité d'émettre de la lumière est intervenue, de façon indépendante, de nombreuses fois parmi les différents groupes d'organismes.

Certains calmars et certains téléostéens dépendent de **bactéries symbiotiques** pour leur production de lumière. Par exemple, le poisson *Photoblepharon*, qui émet des flashes lumineux, possède un large organe lumineux en dessous de chaque œil. C'est aussi le cas d'*Anomalops* (**fig. 83**). La lumière est émise de façon continue par la colonie bactérienne contenue dans l'organe, mais celui-ci peut être occulté rythmiquement par une sorte de paupière. Les organes lumineux ventraux du poisson rat *Malacocephalus* brillent sans discontinuité.

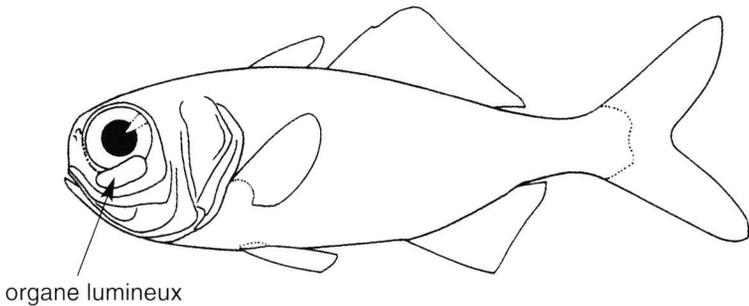


Fig. 83. Le poisson tropical *Anomalops*, à l'instar de *Photoblepharon*, possède un organe lumineux en dessous de chaque œil avec lequel il peut émettre des flashes répétés. La luminescence est produite par des bactéries contenues dans la glande photogène.

The bioluminescent « flashlight » fish Anomalops has a light-emitting organ under each eye. The organ emits light continuously by bacterial action, but the organ can be rotated into a pocket of black pigmented tissue.

Beaucoup d'invertébrés marins, certains myriapodes et certains oligochètes, certains poissons téléostéens aussi, exsudent des sécrétions dont les composants vont produire une réaction bioluminescente dans le milieu extérieur. Le ver de terre *Eisenia submontana* produit un liquide visqueux par des pores cœlomiques en réponse à des stimuli irritants. Un exemple bien étudié de **bioluminescence extracellulaire** est celui du crustacé ostracode *Cypridina*, qui possède un organe sécréteur près de la bouche.

La réaction bioluminescente intracellulaire se déroule chez certains animaux à l'intérieur des **photocytes**, qui peuvent être associés à des surfaces réfléchissantes et des lentilles. Cette modalité est la plus développée chez les téléostéens, les calmars et les insectes terrestres. On citera ici comme exemples le poisson crapaud *Porichthys* qui possède des rangées de minuscules photophores utilisés dans les parades nuptiales et le poisson hachette *Argyrolepeucus* qui se sert de ses photophores ventrolatéraux pour se camoufler.

Chimioluminescence

En 1885, le physiologiste français Roland DUBOIS utilise les organes lumineux d'un coléoptère asiatique, *Pyrophorus*, pour ses premières expériences sur la biochimie de la luminescence. Il montre que les organes lumineux cessent de briller lorsqu'ils sont plongés dans l'eau bouillante, mais que l'eau, rapidement refroidie, contient une substance capable de produire de la lumière, en présence d'un extrait aqueux d'organe lumineux, effectué lorsque celui-ci a cessé de briller. DUBOIS baptise du nom de **luciférine**, le principe contenu dans l'eau chaude, et de **luciférase** la substance contenue dans l'extrait froid. Il étend ses expériences à un mollusque bivalve *Pholas dactylus* dont la luminescence excite la curiosité depuis l'antiquité. Très tôt, il reconnaît que la production de lumière intervient quand la luciférine est oxydée par l'oxygène moléculaire en présence d'un catalyseur, la luciférase.

De fait, le principe général pour la plupart des formes de bioluminescence est l'oxydation d'une molécule de structure complexe, haute en énergie, impliquant, mais pas toujours, de l'oxygène moléculaire en présence d'une enzyme spécifique. Cette réaction libère des photons. La conversion de l'énergie chimique en énergie lumineuse est due à la structure de la luciférine qui comprend souvent une **liaison peroxyde (-o-o-)**. Les électrons de la molécule sont portés à un niveau énergétiquement supérieur puis retombent à leur niveau basal, en libérant leur excès d'énergie sous forme de photons. L'énergie lumineuse est donc émise au moment où la luciférine retourne d'un état excité hautement énergétique à un état stable de niveau plus faible.

Actuellement, luciférine et luciférase sont des termes généraux utilisés pour décrire une grande variété de molécules organiques hautement énergétiques et d'enzymes.

Luciférines

Les luciférines qui ont été identifiées jusqu'à présent peuvent être groupées en cinq familles chimiques qui couvrent 16 embranchements différents et 700 genres environ. Il s'agit d'**aldéhydes** chez les bactéries bioluminescentes, les patelles (*Latia*), les oligochètes (*Diplocardia*) ; d'**imidazolopyrazines** chez les cœlentérés, les crustacés, certains calmars et téléostéens ; de **benzothiazoles** chez les coléoptères, de **tétrapyroles** chez les dinoflagellés et certains crustacés, de **flavines** chez les bactéries, les champignons et les polychètes à élytres.

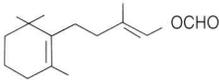
Structures chimiques des luciférines et leur distribution chez les organismes bioluminescents (d'après CAMPBELL, 1988, in HERRING *et al.*, 1990).

Chemical structures of the luciferins and their distribution in the luminous organisms.

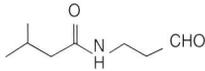
1. ALDÉHYDES



bactéries

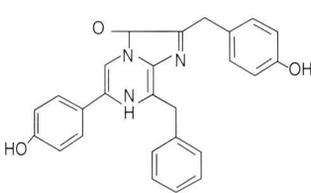


patelles
(*Latia*)

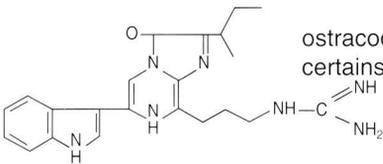


oligochètes
(*Diplocardia*)

2. IMIDAZOLOPYRAZINES

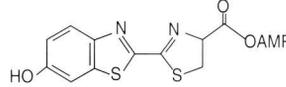


coelentérés
décapodes
mysidacés
calmars
copépodes
radiolaires
certains poissons



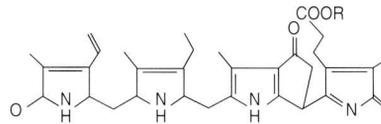
ostracodes
certains poissons

3. BENZOTHAIAZOLES

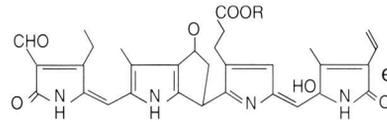


coléoptères

4. TÉTRAPYROLES



dinoglafellés



euphausiacés

5. FLAVINES

bactéries
champignons
polychètes

Luciférases

Les luciférases sont des protéines, toutes différentes, ayant chacune leur séquence d'acides aminés spécifique. Cela est vrai même dans une même famille taxonomique utilisant la même luciférine, bien qu'une homologie de séquences existe dans le domaine de la protéine qui assure la catalyse.

La luminescence bactérienne

Les bactéries lumineuses vivent librement dans l'eau de mer, mais sont aussi saprophytes, parasites et symbiontes. Elles sont réparties dans toutes les régions océaniques. Elles appartiennent à trois genres principaux : *Vibrio*, *Photobacterium* et *Alteromonas*.

La réaction bioluminescente et sa signification évolutive

La flavine mononucléotide (FMN) réduite de la chaîne respiratoire forme avec une oxygénase une **flavoprotéine**. La luciférine est un complexe formé par la flavoprotéine et un **aldéhyde à longue chaîne** (R-CHO ; avec R plus long que 6). Elle forme avec l'oxygène une liaison peroxyde qui, en présence de luciférase, oxyde l'aldéhyde à longue chaîne. La flavoprotéine activée émet de la lumière en libérant une molécule d'eau. La FMN est réduite par une réaction complémentaire impliquant le NADH (**fig. 84**).

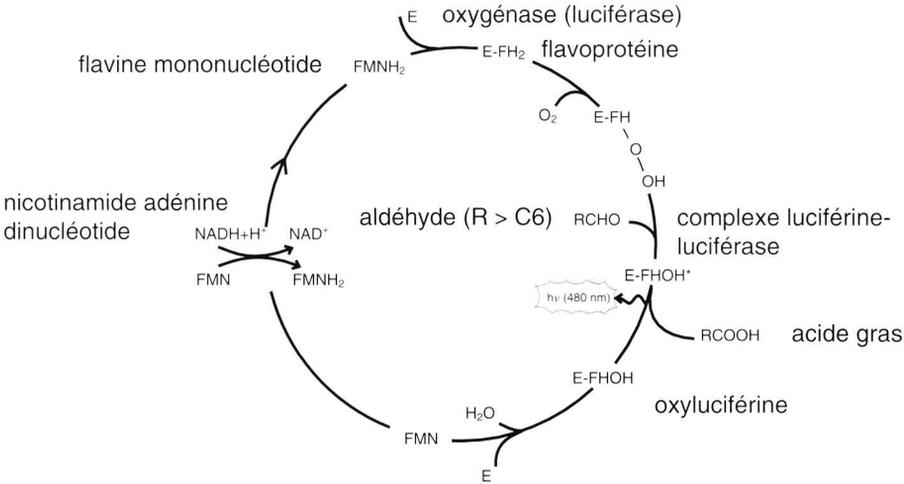


Fig. 84. Schéma illustrant la séquence des réactions biochimiques de la luminescence chez les bactéries. L'émission de lumière est liée au transport d'électron de la chaîne respiratoire (FMNH₂), à l'activité d'une peroxydase (E) et à l'oxydation d'un aldéhyde à longue chaîne (RCHO) en acide gras. Le spectre de la lumière bleue émise a un maximum correspondant à une longueur d'onde de 480 nm.

Schematic pathways for bioluminescent reaction in bacteria. A blue light (480 nm) is emitted by a complex formed from a flavoprotein and a long chain aldehyde in the presence of oxygen.

La signification métabolique de ces réactions et l'importance écologique de ces bactéries sont mal connues et l'intérêt de la bioluminescence pour les bactéries elles-mêmes est discutable. On a suggéré que la réaction ait pu être importante dans les premiers stades de l'évolution biochimique pour éliminer l'oxygène libre intracellulaire. La vie primitive est née dans des conditions anaérobiques, et les premières voies métaboliques fournissant de l'énergie étaient donc des voies anaérobiques. L'oxygène libéré en petites quantités comme déchet métabolique était toxique et pouvait être éliminé par la réaction de bioluminescence. Dans cette hypothèse, la luminescence bactérienne serait un **processus métabolique vestigial**.

Chez certaines espèces, on trouve des souches mutantes faiblement lumineuses ou non lumineuses. Elles deviennent brillantes lorsqu'on ajoute à leur milieu de culture soit de la flavine mononucléotide, soit un aldéhyde à longue chaîne. Dans ces cas, le système enzymatique est présent mais pas le substrat. Ces observations supportent l'idée que la bioluminescence bactérienne représente une évolution associée au métabolisme oxydatif et n'a pas de signification dans la survivance de l'espèce.

En fait, ces bactéries sont rares dans les environnements dépourvus de vie animale et la plupart d'entre elles vivent en colonies, en relation symbiotique avec les animaux. Les bactéries libres dans l'eau de mer ne se mettent à briller que lorsqu'elles sont en concentration suffisante. La luciférase bactérienne doit être auto-induite par une substance qui s'accumule dans les cultures denses. Lorsque les conditions sont favorables à la croissance des populations bactériennes, on pourra observer des eaux blanches ou laiteuses, particulièrement fréquentes dans l'océan Indien.

Ces bactéries sont également responsables de la luminescence des sédiments et d'organismes morts ou infectés.

Symbiose bactérienne chez les poissons

Dans les relations symbiotiques qui interviennent chez les poissons, les céphalopodes et le tunicier *Pyrosoma*, les bactéries constituent les cellules émettrices de lumière. Elles sont hébergées dans les **photophores** de l'animal qui leur assure donc logement et nourriture. Les formes non lumineuses des bactéries qui vivent librement sont indispensables pour inoculer les photophores des jeunes animaux.

Les organes lumineux bactériens sont apparus, au cours de l'évolution, relativement souvent chez les poissons côtiers vivant dans les eaux de surface, alors que les organes lumineux intrinsèques prédominent dans les conditions de vie océanique. L'abondance relative des bactéries lumineuses dans les eaux côtières tropicales et subtropicales pourrait en être la cause. On trouve des organes lumineux bactériens dans 5 ordres de poissons.

Chez le grenadier *Malacocephalus laevis*, on décrit deux **organes lumineux ventraux** antérieurs et postérieurs. Ce sont des bulbes glandulaires dont les tubules sont remplis de bactéries. L'organe postérieur est connecté au rectum par un canal qui excrète l'excédent de bactéries. Il est entouré d'un réflecteur, qui concentre la lumière sur une lentille située derrière une fenêtre ventrale transparente. Les **macrouridés** sont des poissons vivant sur les fonds à plus de 200 m de profondeur qu'ils éclairent d'une lumière bleuâtre (**fig. 85**).

Les **anomalopidés** sont des poissons de surface des mers tropicales. *Photoblepharon* possède des organes lumineux **sous-oculaires**. Les bactéries sont contenues dans une masse de tubules parallèles de 1 mm de long et de 30 à

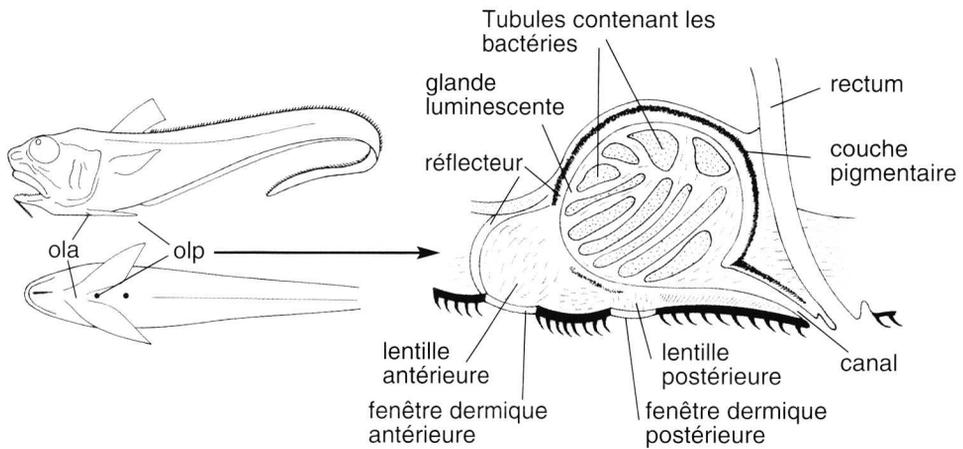


Fig. 85. Organes lumineux ventraux chez *Malacocephalus laevis* (spécimen redessiné d'après WHITEHEAD *et al.*, 1986). La glande contenant les bactéries lumineuses est située en avant du rectum et éclaire deux fenêtres dermiques correspondant aux organes antérieur (ola) et postérieur (olp) (d'après HERRING *et al.*, 1978, in WITHERS, 1992).

Bacterial light organ of the rat-tail fish, Malacocephalus laevis. A glandular structure harbouring the luminous bacteria is situated anterior to the rectum. Light is focused on lenses and diffused throughout two dermal windows (anterior [ola] and posterior [olp] light organs).

40 μm de diamètre, alignés à angle droit par rapport à la surface de l'organe. Chaque tubule possède une fine paroi épithéliale, et les tubules sont arrangés en rosette de cinq ou six autour d'un capillaire sanguin. Près de la peau, les tubules se réunissent dans des canaux collecteurs qui s'ouvrent à l'extérieur par de nombreux pores. La base de chaque tubule s'appuie sur un réflecteur composé de cristaux de guanine.

L'émission de lumière par les bactéries est continue. Le poisson contrôle le rayonnement de son photophore en étalant une couverture pigmentée à partir du bord inférieur de l'organe. La musculature est dérivée du muscle élévateur de la mâchoire. Les mouvements peuvent être rapides et produire jusqu'à 100 clignotements par minute. Chez *Anomalops*, l'organe lumineux est retourné dans une poche noire pigmentée sous-orbitale (cf. **fig. 85**).

Le comportement lumineux de ces poissons est très intéressant. *Photoblepharon* vit dans la mer Rouge et passe la journée dans des grottes de récifs à environ 60 m de profondeur. Il est extrêmement photophobique et n'en sort pour fourrager dans les récifs que par les nuits sans lune. Les poissons se déplacent en groupes et leurs photophores brillent de façon continue. La lumière est donc utilisée pour illuminer les proies planctoniques qui sont attirées par la lumière. En cas de danger, les poissons se mettent à flasher rapidement, changeant de direction pendant la période occultée. L'agrégation des poissons en bande peut avoir un effet dissuasif, comme d'ailleurs le comportement de clignotement et de course possède un rôle défensif. Le clignotement a encore un rôle dans la communication sexuelle et dans la défense territoriale.

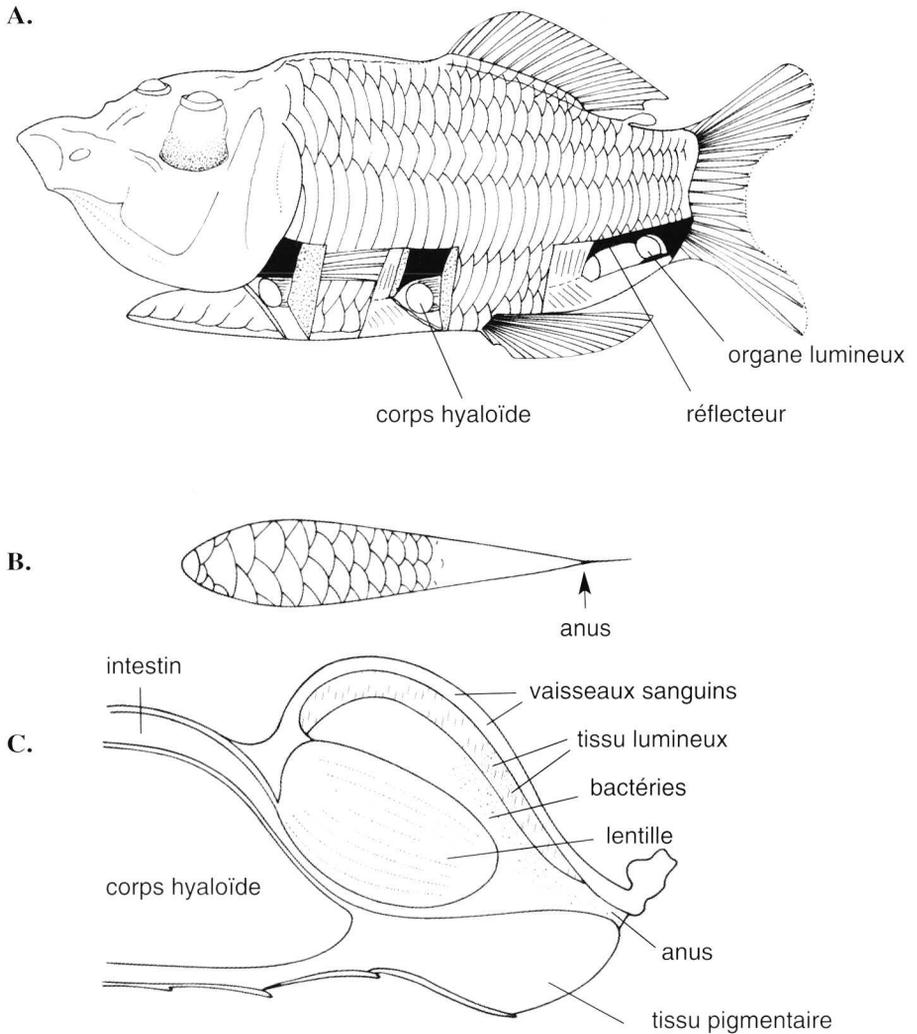


Fig. 86. Organe lumineux bactérien chez *Opisthoproctus soleatus* (specimen adulte de 42 mm, redessiné d'après WHITEHEAD *et al.*, 1984).

A. Vue latérale montrant la position de l'organe lumineux au niveau du rectum et la disposition du corps hyaloïde qui conduit la lumière le long de la face ventrale.

B. Sole ventrale éclairée par l'organe lumineux.

C. Section médiane de l'organe lumineux (d'après BERTELSEM *et al.*, 1964, in NICOL, 1967).

Light organ of Opisthoproctus soleatus. Adult specimen 42 mm in length.

A. Lateral view to show position of the light organ which is a rectum diverticulum. The light is directed into a hyaloid light guide region.

B. Ventral view of the fish showing the flattened ventral sole diffusing the light.

C. Medial section through the light organ.

Monocentris japonicus possède deux petits disques lumineux, situés de part et d'autre de la mâchoire inférieure. Ils sont composés aussi de tubules remplis de bactéries, entourés d'une couche de cellules chromatophores et sont munis d'une lentille. Les organes lumineux sont occultés par la mâchoire supérieure qui s'emboîte sur la mâchoire inférieure.

L'organe lumineux ventral d'*Opisthoproctus* est très complexe. Le tissu lumineux comprenant les bactéries est situé dans la paroi du rectum et la lumière émise est focalisée par une lentille sur un corps transparent tapissé d'un réflecteur qui conduit la lumière tout le long de la sole ventrale (fig. 86).

L'ordre des **Lophiiformes** comprend de nombreux **poissons pêcheurs** qui possèdent un leurre lumineux sous la forme d'un bulbe porté par un fin rayon de nageoire modifié, l'ilicium. Le bulbe est un sac tapissé de pigments noirs qui contient les bactéries luminescentes dans des tubules dont les profondes invaginations sont incrustées dans les cellules épithéliales qui tapissent le bulbe. Les **esches** ainsi constituées, comprennent une variété de structures optiques élaborées, lentilles ou guides de lumière, de telle façon que la lumière puisse émerger d'un certain nombre d'ouvertures séparées et largement espacées.

Gestion de la culture bactérienne

Une différence marquante entre les poissons qui possèdent une luminescence bactérienne par rapport à la luminescence intrinsèque, est le nombre d'organes lumineux, un ou deux pour les premiers, des centaines pour les seconds. L'utilisation de bactéries luminescentes symbiotiques comme source de lumière impose en effet un certain nombre d'exigences au poisson hôte. Les bactéries doivent être confinées dans un organe particulier, sans envahir tout le corps de l'hôte. La population bactérienne doit être maintenue en bonnes conditions physiologiques. L'excès de bactéries doit être rejeté à l'extérieur ou absorbé. Les générations successives doivent être réinoculées.

Dans tous les cas étudiés, les bactéries sont extracellulaires et tous les organes lumineux ont une ouverture vers l'extérieur ou dans le tube digestif. L'établissement d'une espèce bactérienne, à partir de populations enrichies de la **flore digestive**, comme source de symbiontes lumineux, est une explication facile pour les organes lumineux qui s'ouvrent dans le tube digestif. La spécificité absolue de la souche sélectionnée indique un contrôle précis de son développement. On a suggéré la sécrétion d'antibiotiques par l'hôte pour maintenir la sélectivité.

L'infection d'organes lumineux qui ne s'ouvrent pas dans le tube digestif, ne peut être laissée au hasard. Le contenu en bactéries de l'eau de mer étant très faible, il faut que des mécanismes particuliers contribuent à l'ensemencement. La difficulté de mettre les symbiontes en culture, apporte un argument en faveur de l'hypothèse d'une transmission directe d'un organisme à l'autre.

L'**incubation buccale** des œufs chez les anomalopidés, comme celle des larves chez *Siphamia* pourrait être un de ces moyens de transmission.

La **migration** des larves de macroures vers la surface, où les eaux sont beaucoup plus riches en bactéries, pourrait expliquer, dans ce cas, la contamination.

L'étude de ces poissons maintenus en aquarium montre que les symbiontes lumineux sont constamment rejetés à l'extérieur et que la culture contenue dans le photophore est en croissance continue, sous contrôle de l'hôte.

Chez *Monocentris japonicus*, la luminescence est maximale pour une concentration en oxygène qui limite la multiplication des bactéries. La souche excrète du **pyruvate** en métabolisme aérobique. Les cellules bordantes sont riches en mitochondries qui traitent le pyruvate et sont en compétition avec les bactéries pour l'oxygène disponible. La souche est constituée par *Photobacterium fisheri*, à la concentration de $9,4 \cdot 10^9$ bactéries par ml.

Chez les léiognathidés, la bactérie est *Photobacterium leiognathi*, qui requiert de haute tension d'oxygène pour une luminescence maximale et qui n'excrète pas de pyruvate. Le contrôle de la croissance de la culture se fait au niveau des **nutriments**.

La bioluminescence extracellulaire

Des sécrétions lumineuses ont été décrites chez les représentants de tous les principaux groupes d'animaux. Certains hydrozoaires, scyphozoaires et ctérophores émettent un mucus ou un matériel particulaire luminescent auquel on attribue un rôle défensif.

Les sécrétions peuvent apparaître comme une bave lumineuse chez le balanoglosse, ou comme des points scintillants de lumière chez le nudibranche transparent *Phyllirrhoe bucephala*. Souvent ces exsudats sont émis subitement dans un nuage luminescent. C'est le cas pour certaines crevettes pélagiques, chez le bivalve fouisseur *Pholas*, chez le polychète *Chaetopterus* et le ver de feu *Odontosyllis*.

Le **bivalve** *Pholas dactylus* sécrète un mucus lumineux quand il est dérangé dans sa galerie. Le système luciférine-luciférase est voisin de celui des bactéries. Le matériel luminescent est sécrété par des glandes qui se trouvent dans le siphon inhalant et la cavité du manteau, et est expulsé par le siphon exhalant.

Généralement, les **cellules photogènes** sont des cellules allongées en forme de bouteille ou de massue. On les trouve habituellement en groupes, mélangées à des cellules à mucus. Elles forment parfois des masses compactes

et s'ouvrent dans un canal commun à la manière d'une glande acineuse ou tuboacineuse. La zone épithéliale concernée peut être épidermique comme chez *Pholas*, ou cœlomique comme chez les crevettes pélagiques qui possèdent une glande verte.

La sécrétion est produite par la contraction de fibres musculaires associées aux glandes ou par l'excitation nerveuse directe des cellules sécrétrices.

Certains annélides sédentaires vivent sur le fond et émettent un mucus lumineux. Chez les **syllidés**, la bioluminescence intervient au moment de la **reproduction**. Des rassemblements sexuels se produisent en surface à certains mois et certains moments de l'année, déterminés par le rythme de la lumière diurne et lunaire. Chez *Odontosyllis*, la séquence de reproduction paraît contrôlée par les éclairs bioluminescents. Dans les Bermudes, les femelles montent les premières en surface, à un moment précis de la soirée, et émettent une sécrétion lumineuse verdâtre. Elles nagent en petits cercles de 5 à 10 cm. Les mâles sont attirés et tournent tout autour, produisant des éclairs intermittents. Les gamètes sont émis dans un nuage lumineux. Les femelles ont une lumière plus brillante que les mâles et ceux-ci s'orientent sélectivement vers elles. Ils sont d'ailleurs attirés par une lampe tenue à la main.

Les espèces de crustacés les mieux étudiées sont des **ostracodes** qui appartiennent aux genres *Vargula* et *Cypridina*. Toutes les espèces étudiées secrètent des nuages lumineux et le mécanisme biochimique est le même. La luciférine est une imidazolopirazine, apparentée aux cœlentérazines. Des réactions croisées interspécifiques luciférine-luciférase peuvent être obtenues. La réaction bioluminescente requiert de l'oxygène et produit du CO₂.

La bioluminescence apparaît très tôt chez l'embryon, cinq jours après la fertilisation dans la poche incubatrice. La capacité de produire de la lumière semble donc une acquisition ancienne dans ce groupe. Les ostracodes, bien que très répandus, ne sont pas spécialement planctoniques. Ils peuvent cependant atteindre une grande biomasse qui peut illuminer la surface de la mer. C'est le cas pour *Pyrocypris*, au large des côtes indiennes.

La réponse la plus simple des ostracodes est la production d'un **nuage de luminescence bleue** lorsqu'ils sont attaqués par un prédateur. Un comportement plus complexe apparaît pendant une période assez courte après le crépuscule et implique les mâles uniquement. Des trains de décharges lumineuses de longues durées sont émis dans l'eau, par un mâle nageant très rapidement. L'intervalle entre les signaux lumineux change graduellement, ceux-ci devenant de plus en plus rapprochés.

Les différentes espèces se distinguent par la direction de la trajectoire de la parade mais aussi par l'intensité de la première et de la dernière partie du train d'impulsions. Chez *Vargula graminicola*, tous les mâles, regroupés en essaim, produisent des impulsions courtes et synchrones. On pense qu'il s'agit

de **parades sexuelles** qui attirent les femelles qui ne répondent qu'à des séquences de signaux bien spécifiques, comme c'est le cas chez les lucioles.

La bioluminescence des dinoflagellés

Les dinoflagellés sont responsables de la bioluminescence des eaux côtières. En populations modérément denses, ils produisent un grand nombre de décharges très courtes, d'environ 100 ms de durée et de forte intensité, qui donnent une apparence brillante à la mer. En grandes concentrations, il y a fusion des décharges et la mer devient d'une luminescence laiteuse.

Chez les espèces photosynthétiques, l'émission de lumière est inhibée pendant l'illumination journalière et est donc soumise au rythme nyctéméral. La luciférine est un **tétrapyrole**, produit métabolique de la chlorophylle.

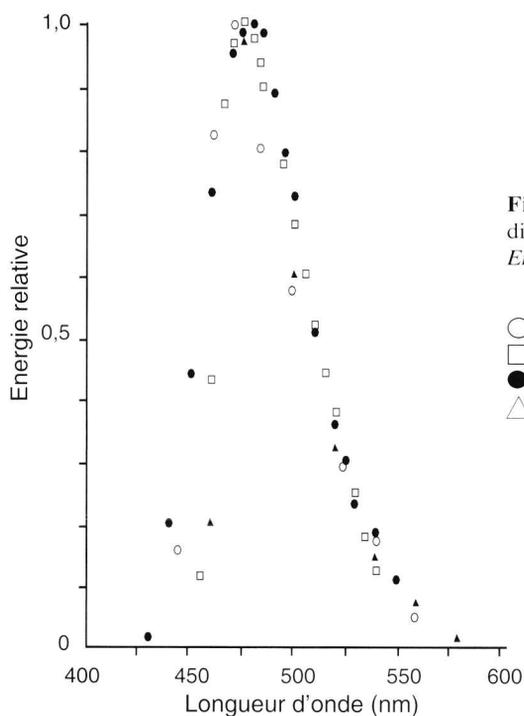


Fig. 87. Spectre d'émission de différents dinoflagellés (NICOL, 1967).
Emission spectra of dinoflagellates.

- *Noctiluca scintillans*
- *Pyrodinium bahamense*
- *Gonyaulax polyedra*
- △ *Pyrocystis lunula*

Les éclairs des noctiluques sont les plus brillants. La distribution spectrale de la bioluminescence passe par un maximum de 480 nm qui correspond au maximum de transmission des eaux océaniques pures et qui paraît indiquer son caractère adaptatif chez les dinoflagellés (**fig. 87**).

La bioluminescence peut être provoquée chez les noctiluques par une stimulation mécanique qui produit une réponse électrique de la membrane cellulaire, autorégénérative et propagée. Des granules photogènes de deux tailles sont alignés sur des travées cytoplasmiques qui irradient à partir d'une région dense en granules, proche de la gouttière orale. Ces rangées se rejoignent autour de la périphérie si bien que la cellule vue en surface apparaît comme un éventail miroitant. L'émission de lumière est intermittente et parcourt la surface de la cellule en ondes qui trouvent leur origine au niveau de la gouttière orale.

On considère que les éclairs des dinoflagellés ont un effet dissuasif sur le comportement de leurs principaux prédateurs que sont les copépodes. Dans un intervalle de temps donné, des copépodes, maintenus en aquarium, consomment moins de dinoflagellés lumineux que de non lumineux. On obtient la même diminution si on soumet les copépodes à des éclairs artificiels mimant ceux des dinoflagellés. Certains auteurs suggèrent que l'illumination des copépodes attire sur eux leurs propres prédateurs, les poissons, et les dauphins qui les suivent.

La bioluminescence intracellulaire

Les cœlentérazines

On trouve des espèces bioluminescentes dans les différentes classes de cnidaires et de cténophores. La réaction bioluminescente est particulière et a été étudiée chez différentes espèces.

La luciférine appelée **cœlentérazine** a été initialement décrite chez *Aequora*, une méduse, et chez *Renilla*, la pensée de mer, un octocoralliaire. Il s'agit d'une imidazolopyrazine. Sa distribution est en fait beaucoup plus large et elle a été décrite chez d'autres animaux bioluminescents, allant de certaines crevettes aux calmars et aux poissons. Sa présence a ensuite été mise en évidence chez des animaux qui ne sont pas lumineux, comme le hareng. Sa dissémination par la chaîne alimentaire paraît claire.

Chez *Renilla*, la réaction bioluminescente nécessite la présence d'oxygène. Dans un premier temps, la luciférine réduite est activée en présence d'oxygène avec production de CO_2 . Son oxydation consécutive s'accompagne d'une émission de lumière. La réaction *in vitro* produit une lumière bleue alors que *in vivo*, l'énergie chimique de l'oxyluciférine excitée est transférée à une **chromoprotéine**, qui produit une fluorescence verte par un mécanisme de transfert d'électrons. La structure de cette dernière est voisine de celle du complexe luciférine-luciférase.

La méduse *Aequora* et le cténophore *Mnemiopsis* utilisent une **photoprotéine** activée par le calcium pour produire la lumière. La photoprotéine est un complexe formé avec la cœlentérazine et qui a fixé de l'oxygène moléculaire.

laire lors de sa synthèse, si bien que de l'oxygène libre n'est pas requis au moment de l'émission de lumière. La photoprotéine oxydée émet une fluorescence bleue *in vitro*, et verte *in vivo*, en présence de calcium (**fig. 88**). Ce mécanisme bioluminescent particulier, sensible à la concentration en calcium, a permis de mesurer la concentration intracellulaire en calcium de cellules vivantes, en injectant de l'æquorine dans leur cytoplasme.

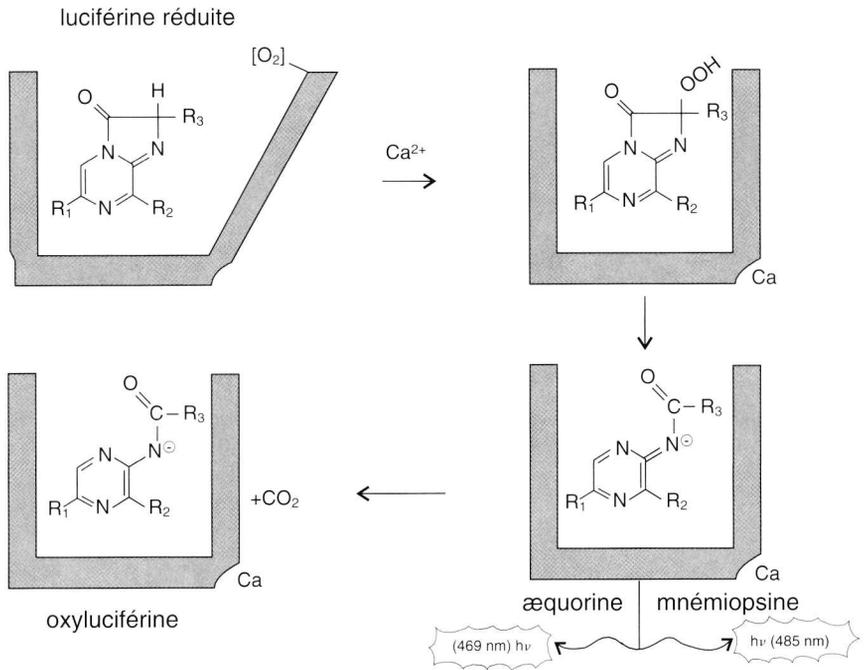


Fig. 88. Réactions de bioluminescence chez la méduse *Aequora* et le cténoaphore *Mnemiopsis*. La figure montre les différents états de la photoprotéine qui est excitée en présence d'une augmentation de la teneur en calcium intracellulaire (d'après WITHERS, 1992).

Bioluminescent system of the hydrozoan coelenterate Aequora and of the ctenophore Mnemiopsis. Photoproteins, such as aequorin and mnemiopsin, are activated in the presence of calcium inside the photogenic cell. Light is continually emitted from the high-energy activated complex as long as calcium is present.

La signification de la bioluminescence des cœlentérés est mal connue. La réponse lumineuse la plus simple est celle de l'hydroméduse *Aequora*, sous forme d'un éclair local non propagé. Chez les anthozoaires, particulièrement les pennatulaires, le flash local peut se propager à toute la colonie, comme une vague de lumière. L'émission lumineuse est produite dans les photocytes, qui sont contrôlés par tout un réseau nerveux. La méduse *Atolla* qui vit à 500 m de profondeur, répond à l'attaque d'un prédateur par des ondes lumineuses successives, qui se propagent à l'ensemble du corps de l'animal.

Les téléostéens

Différentes estimations ont été réalisées concernant l'abondance relative des poissons lumineux et non lumineux, incluant les poissons mésopélagiques et bathypélagiques. Dans les prises faites aux Bermudes entre 700 et 2500 m, les deux-tiers des espèces capturées sont lumineuses, et parmi celles-ci, on trouve plus de 90 % des individus capturés. Les **cyclothones** lumineux, appartenant au sous-ordre des **stomiatoïdés**, sont les plus abondants et représentent 82 % des individus. Les **myctophidés** ou poissons lanternes représentent environ 9 % des captures. Dans l'Est du Pacifique, les cyclothones et les poissons lanternes dominent également les prises. Cette répartition sous-estime certainement l'importance de la luminescence pour les poissons de grande profondeur.

Dans les eaux mésopélagiques, la plupart des poissons sont donc lumineux et une grande quantité d'entre eux effectuent des migrations diurnes de haut en bas de la colonne d'eau en réponse au changement de luminosité ambiante. C'est le cas des poissons lanternes et du poisson hachette *Argyrolepecus*.

Dans les téguments des **stomiatoïdés**, on trouve une grande quantité d'**organes** lumineux **simples**, comprenant une masse de photocytes, entourée éventuellement d'un manteau pigmenté. Ils sont répartis sur la totalité du corps, y compris la tête et les nageoires. Ils reposent dans un corium gélatineux superficiel, et quand il y a des écailles, ils se trouvent en dessous d'elles (**fig. 89**).

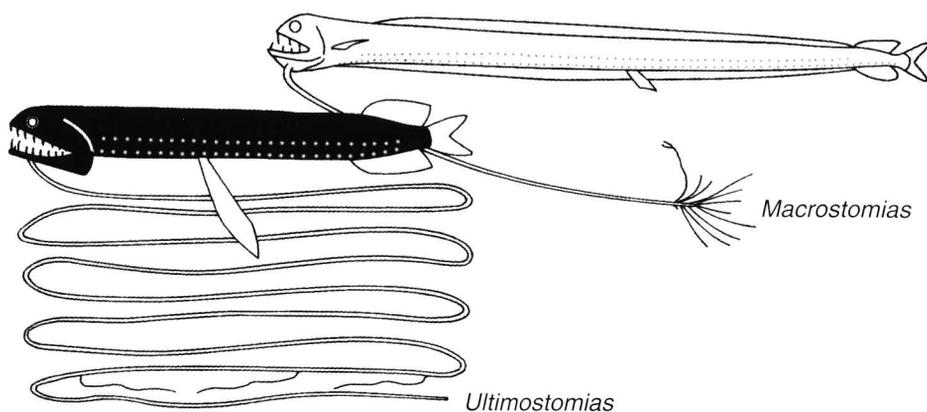


Fig. 89. Les stomiatoïdés possèdent de nombreux photophores latéro-ventraux disposés en série, et des barbillons lumineux qui servent de leurres (d'après BEEBE, 1935, in BONE *et al.*, 1986).

Stomiatoïdés have numerous well-developed rows of lateral and ventral photophores and luminous chin barbels which may function as lures for prey.

Chez *Chauliodus*, ces photophores se comptent par milliers. A 500 m de profondeur, le poisson est couvert d'une multitude de petites lumières.

Les organes lumineux tentaculaires, comprenant un grand nombre de photocytes, sont aussi d'une construction fort simple, comme le barbillon du menton de *Stomias boa* qui fonctionne comme un leurre.

Certains stomiatoïdés possèdent encore des organes lumineux sous-orbitaux, qui contiennent une grande masse de photocytes étroitement serrés, entourée d'un réflecteur et d'une couche pigmentée. Une fenêtre transparente dans la peau couvre le photophore. Un muscle passe derrière et à côté du photophore et s'insère sur sa face externe, à l'intérieur de la fenêtre. La contraction de ce muscle peut faire tourner le photophore vers le bas, de telle façon que sa face externe devienne cachée dans une poche pigmentée de noir.

Le **poisson hachette** *Argyrolepecus* appartient au même sous-ordre des stomiatoïdés. Il s'en distingue par ses flancs argentés alors que les stomiatoïdés sont des poissons typiquement bruns ou noirs (**fig. 90**).

Il possède le système de photophores le plus compliqué décrit jusqu'à présent. Les photophores forment des groupes de tubes très apparents dirigés ventralement sur la partie basse des flancs. Dans chaque groupe, la lumière est produite dans une chambre dorsale tapissée de pigments noirs à l'exception d'une série de petites fenêtres communiquant avec la partie ventrale des photophores. La lumière passe dans un système de filtre coloré en rose qui transmet une lumière de **485 nm** de longueur d'onde dans le photophore ventral, en forme de coin. Sa partie interne est tapissée par une couche réfléchissante de guanine et sa surface externe est un miroir semi-argenté constitué à nouveau de guanine. Ce dispositif compliqué a pour effet de provoquer des réverbérations multiples de la lumière entrant dans le photophore par la chambre dorsale. La lumière qui émerge du photophore a une intensité maximale vers le bas et décroît progressivement en se rapprochant du plan horizontal. Comme les surfaces réfléchissantes internes sont incurvées, chaque photophore émet une lumière sur un grand arc dans le plan horizontal. La **distribution angulaire de la lumière** émise par le poisson est remarquablement proche de celle de l'océan, ce qui procure au poisson un camouflage par contre-éclairage des plus adéquats.

Les **poissons lanternes** se trouvent typiquement entre 200 et 600 m de profondeur pendant le jour et migrent plus près de la surface pendant la nuit. Ils représentent un composant important de la couche de brillance.

Comme les cyclothones, les myctophidés possèdent de nombreux photophores intratégumentaires bien développés. Ces photophores constituent de petits spots lumineux de la taille d'une perle. Ils contiennent chacun une masse de photocytes, un réflecteur, une couverture de pigments et parfois un corps gélatineux. La couche réfléchissante contient des cristaux de guanine. Ils possèdent leur innervation propre. Toutes les espèces ont des photophores sériés, surtout ventraux et latéro-ventraux. Beaucoup d'espèces ont en plus des photophores supra- et infra-caudaux, larges blocs de tissu lumineux, qui peuvent présenter un dimorphisme sexuel. Il peut exister aussi des photophores infra- et supraorbitaux.

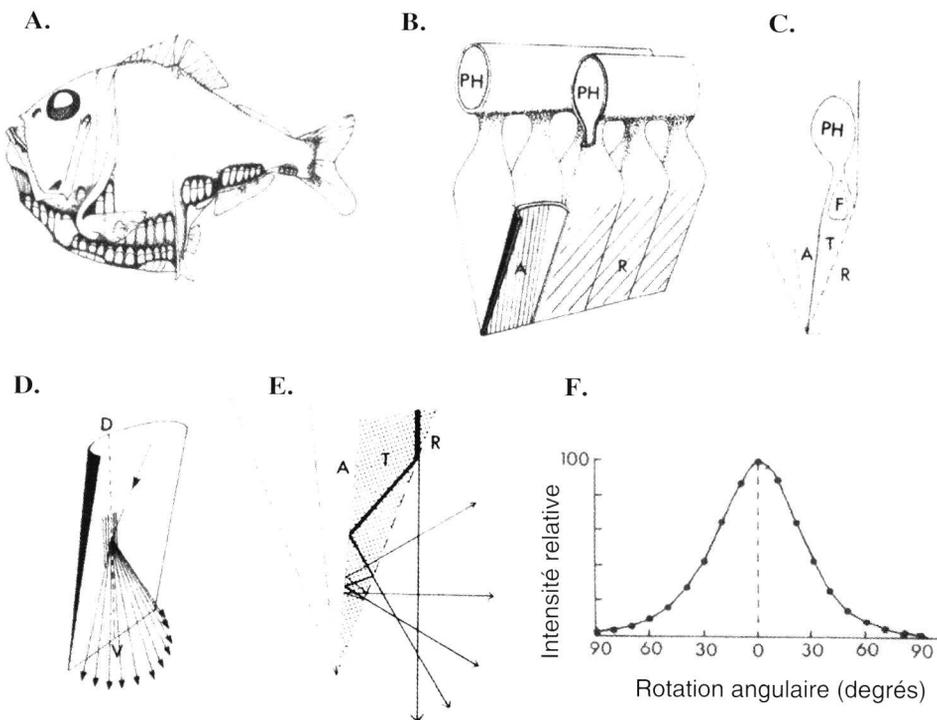


Fig. 90. Schémas illustrant le fonctionnement des photophores ventraux chez le poisson hachette *Argyropelecus* (d'après DENTON, 1970, et DENTON *et al.*, 1972, in HERRING, 1982).

A. Disposition des photophores sur la partie ventrale des flancs.

B. Vue du groupe de photophores de la région anale montrant la chambre photogène commune (PH), le réflecteur externe (R) et le miroir argenté interne (A).

C. Section d'un photophore montrant la position du filtre coloré (F), fermant l'ouverture ventrale de la chambre lumineuse (T).

D. Dispersion de la lumière produite sur le miroir interne.

E. Réflexions multiples de la lumière émise sur le réflecteur externe.

F. Distribution angulaire de la lumière émise dans le plan transversal par les photophores latéraux (●). La courbe en trait plein correspond à la distribution angulaire de la lumière du jour dans la mer.

Organization of the ventral photophores of the hatchetfish Argyropelecus.

A. Groups of ventrally directed luminous tubes along the lower part of the fish.

B. Diagrammatic view of the anal group of photophores showing the common photogenic chamber (PH) connected to ventral reflecting chambers backed with an internal curved reflector (A) and an external half-silvered surface (R).

C. Transverse section through a single reflecting tube (T) showing the pigmented filter (F) in the aperture of the photogenic chamber.

D. Diagram to show the way the internal reflector spreads the light over an arc anteriorly and posteriorly.

E. Multiple reflexions of rays emitted from the light chamber giving rise to appropriate distribution of radiance.

F. The angular distribution of light in the transverse plane of the fish (●) compared with a computed solid curve for daylight in the sea.

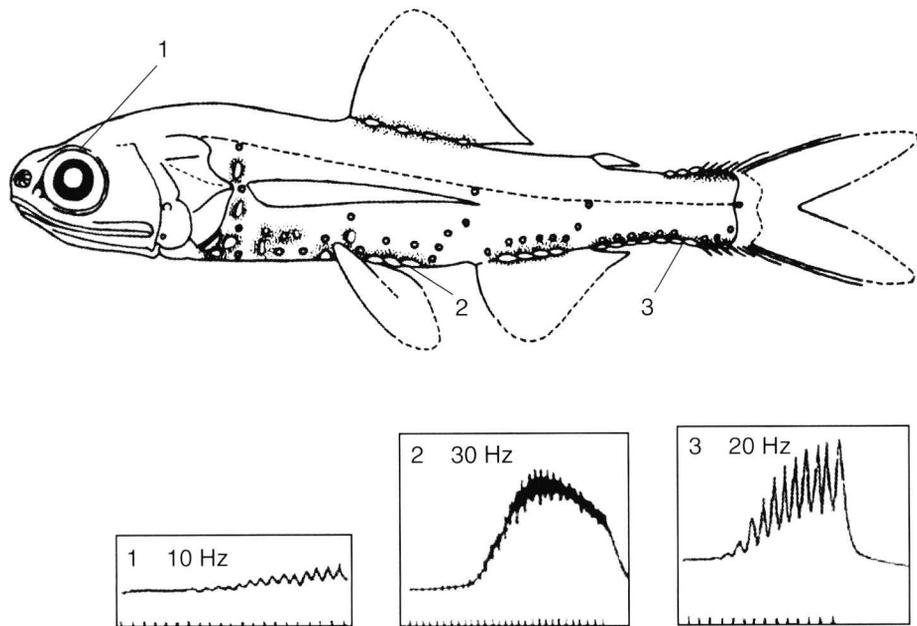


Fig. 91. Le poisson lanterne *Ceratoscopelus warmingii* (= *townsendi*) (dessiné d'après WHITEHEAD *et al.*, 1984) possède des organes lumineux supraorbitaux (1), des photophores disposés en série sur la région ventrale (2) et de larges blocs de photophores dans la région ventrocaudale (3). Ces différentes régions répondent à la stimulation électrique. L'augmentation de la fréquence de stimulation entraîne une sommation des flashes lumineux (encarts 1, 2 et 3) (d'après BARNES et CASE, 1974, in HERRING, 1982).

The lanternfish Ceratoscopelus townsendi has a supraorbital light organ (1), serial photophores ventrolaterally placed (2), and infra caudal blocks of luminous tissue (3). Luminescent responses to electrical pulses at respectively 10, 20, and 30 Hz are shown.

Les poissons qui ne sont pas dérangés présentent une luminescence spontanée des photophores ventrolatéraux, tandis que les photophores caudaux n'émettent des flashes rapides qu'en cas de perturbations. L'intensité des photophores corporels peut être variée rapidement et de façon synchrone. Différentes observations montrent que les photophores sont sous **contrôle nerveux** et que le neuromédiateur, dans un certain nombre de cas, est l'**adrénaline** (fig. 91).

Le rôle des photophores corporels dans le **contre-éclairage** est bien démontré chez les poissons lanternes. Chez *Myctophum obtusirostrum*, l'intensité de la luminescence suit l'intensité reçue au-dessus de la tête. Cette adaptation s'exerce sur une gamme de plus de trois unités logarithmiques, incluant les luminosités auxquelles le poisson est normalement soumis. Les changements sont rapides, de l'ordre de la seconde.

Chez *Myctophum spinosum*, on a montré le rôle prédominant de l'œil dans la mesure de l'intensité lumineuse ambiante, bien que le rôle de l'organe pinéal ne soit pas négligeable. Le photophore préorbital dirigé vers l'œil pourrait jouer un rôle de référence dans la comparaison entre la lumière incidente et l'intensité de la lumière émise par les photophores.

Un poisson beaucoup étudié pour sa bioluminescence est le poisson cra-paud *Porichthys*, qui vit dans des eaux de profondeur moyenne mais vient se reproduire dans les eaux côtières de Californie, du printemps au début de l'été. Les poissons sont capturés à ce moment et peuvent être maintenus en aquarium. Ils possèdent des rangées de photophores lumineux sur la tête et le corps, la plupart étant ventraux (**fig. 92 et 93**).

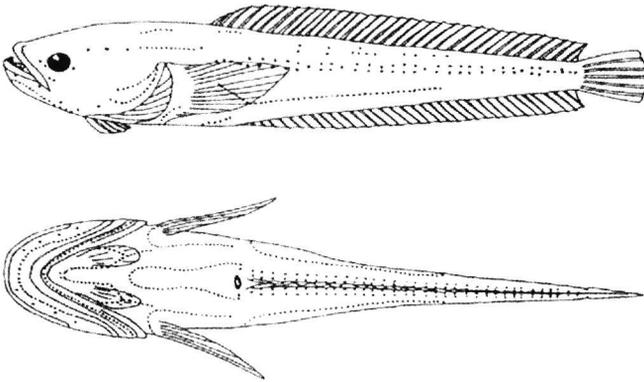


Fig. 92. Distribution des photophores chez *Porichthys notatus* (d'après STRUM, 1969, in WITHERS, 1992).

*Rows of photophores along the head and the body of the Californian midshipman *Porichthys notatus*.*

La structure du photophore a été décrite ainsi que son innervation sympathique. Les photophores isolés répondent à la stimulation électrique et pharmacologique (adrénaline). De nombreuses études ont montré que *Porichthys* utilise une **luciférine** qui donne une réaction croisée avec la luciférase de type *Cypridina*. S'il ne peut consommer d'ostracodes, il perd sa luminescence. L'**origine alimentaire** de sa luciférine a été démontrée par des expériences de nutrition en aquarium et par l'étude de la répartition géographique de populations de *Porichthys notatus* au large de la Californie. La population vivant la plus au Nord, ne manifeste aucune bioluminescence, bien qu'elle possède des photophores normalement développés. Ceux-ci sont dépourvus de luciférine. Par contre, la population la plus méridionale est bioluminescente et sa distribution coïncide avec celle de l'ostracode *Vargula tsujii*. La population au large de San Francisco, à la limite entre les deux, présente des individus qui ont une luminescence variable.

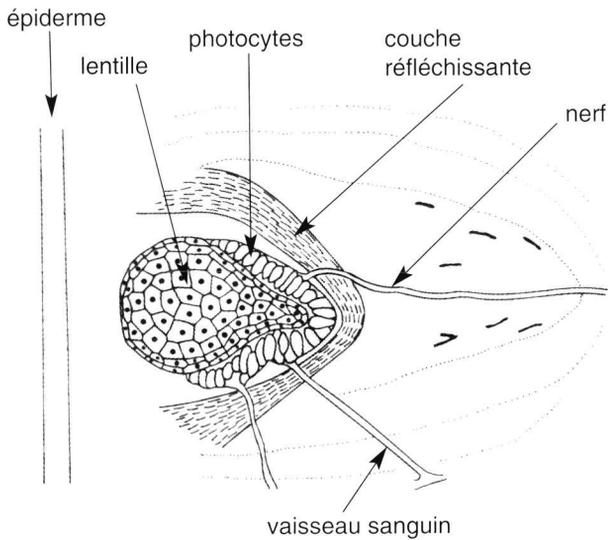


Fig. 93. Structure d'un photophore intratégumentaire chez *Porichthys notatus* (d'après HERRING et MORIN, 1978, in WITHERS, 1992).
*Detailed structure of the photophore of *Porichthys notatus* with its innervation.*

La luminescence peut être induite chez les poissons non lumineux en les nourrissant avec différentes espèces d'ostracodes, mais avec aucun autre organisme luminescent tel que *Gonyaulax*, *Renilla* et *Euphausia*.

L'origine alimentaire de la luciférine chez d'autres poissons comme *Apogon* et *Parapriacanthus*, a été montrée par des réactions croisées avec la luciférase de *Cypridina*.

Les myctophidés utilisent quant à eux la cœlentérazine, très répandue chez les invertébrés et chez les copépodes luminescents dont ils se nourrissent.

La perception du temps et les réponses neuroendocriniennes

Introduction

Le milieu marin est soumis à l'alternance du jour et de la nuit, aux marées, aux cycles lunaires et aux variations saisonnières annuelles. Ces événements, qui modifient l'environnement de façon périodique, ont une influence marquée sur la physiologie et le cycle vital des animaux et conditionnent, en premier lieu, leur activité et leur nutrition.

Le rythme journalier se manifeste, au niveau comportemental des organismes, dans l'alternance de périodes de repos et d'activités motrices en quête de nourriture, mais aussi au niveau cellulaire dans les activités métaboliques, la formation d'enzymes ou la sécrétion d'hormones.

Beaucoup d'animaux marins effectuent des migrations journalières verticales dans la colonne d'eau, parfois sur des centaines de mètres. Des espèces zooplanctoniques nagent vers la surface en début de soirée et s'enfoncent dans les profondeurs au petit matin. Il y a une corrélation étroite entre la profondeur à laquelle ils migrent et l'intensité de la lumière résiduelle. Les calmars et les poissons prédateurs qui suivent leurs proies effectuent aussi, en 24 heures, de grands déplacements verticaux.

La photosynthèse, la bioluminescence, la division cellulaire chez le dinoflagellé *Gonyaulax polyedra* présentent des pics d'activité journaliers successifs qui se répètent à chaque nyctémère (**fig. 94**). De tels rythmes sont décrits chez beaucoup d'animaux et de plantes et dans certains cas, comme chez *G. polyedra* pour la luminescence, ils persistent dans des conditions d'éclairement constantes. Souvent, ils paraissent être endogènes et régulés par une horloge biologique interne.

La photopériode journalière, mais aussi parfois les variations de température ou même de salinité pour les crabes vivant sur les plages, synchronisent l'horloge. La glande pinéale des oiseaux répond directement à la lumière transmise à travers la boîte crânienne et influence le contrôle photopériodique de la reproduction.

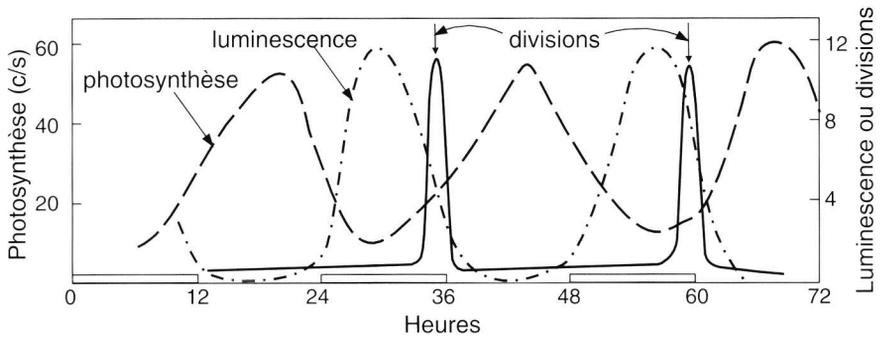


Fig. 94. Rythmes de la photosynthèse, de la luminescence et des divisions cellulaires chez le dinoflagellé *Gonyaulax polyedra* maintenu en alternance de périodes de lumière et d'obscurité, de 12 heures chacune, à 25 °C (d'après HASTINGS, 1959, in HOAR, 1983).

The photosynthetic dinoflagellate Gonyaulax polyedra displays a daily rhythm showing regular oscillations in luminescence, photosynthesis and cell division when kept under alternating light and dark periods of 12 hours each at 25 °C.

Chez *Aplysia californica*, un réseau de neurones de type pacemaker, situés à la base de l'œil, paraît représenter le site endogène générateur du rythme circadien. Le rythme est influencé à la fois par des fibres collatérales provenant du nerf optique et par des fibres centrifuges provenant de centres cérébraux associés à l'éveil comportemental de l'animal (**fig. 95**).

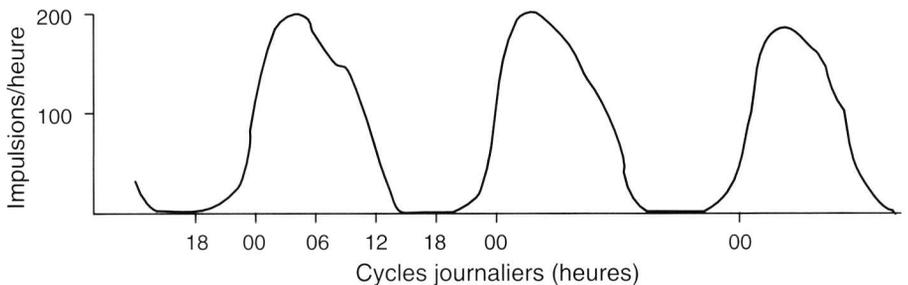


Fig. 95. Rythme circadien de la fréquence des potentiels d'action enregistrés sur le nerf optique d'un œil isolé d'aplysie. Les neurones pacemaker situés à la base de l'œil sont à l'origine de l'activité électrique de certains axones du nerf optique (d'après JACKLET, 1981, in SHEPHERD, 1988).

Circadian rhythm in the isolated eye of the sea hare Aplysia. Optic nerve shows a free-running rhythm in the frequency of spontaneous action potentials discharge that can be extracellularly recorded. The pacemaker neurons are localized at the base of the eye.

Chez la limule, les cellules rétiniennees présentent, en rapport avec la vie nocturne de l'animal, des variations de sensibilité qui résultent de modifications complexes affectant à la fois l'étalement des cellules pigmentées, et la forme et la position des cellules rétiniennees. Ce rythme circadien, qui persiste lorsque l'animal est maintenu dans un noir constant mais qui est aboli par la section du nerf optique, est généré par le cerveau. L'octopamine est le neuromédiateur qui modifie, par l'intermédiaire de l'AMPC, la physiologie des différents types de cellules qui composent l'ommatidie de l'œil de limule (**fig. 96**).

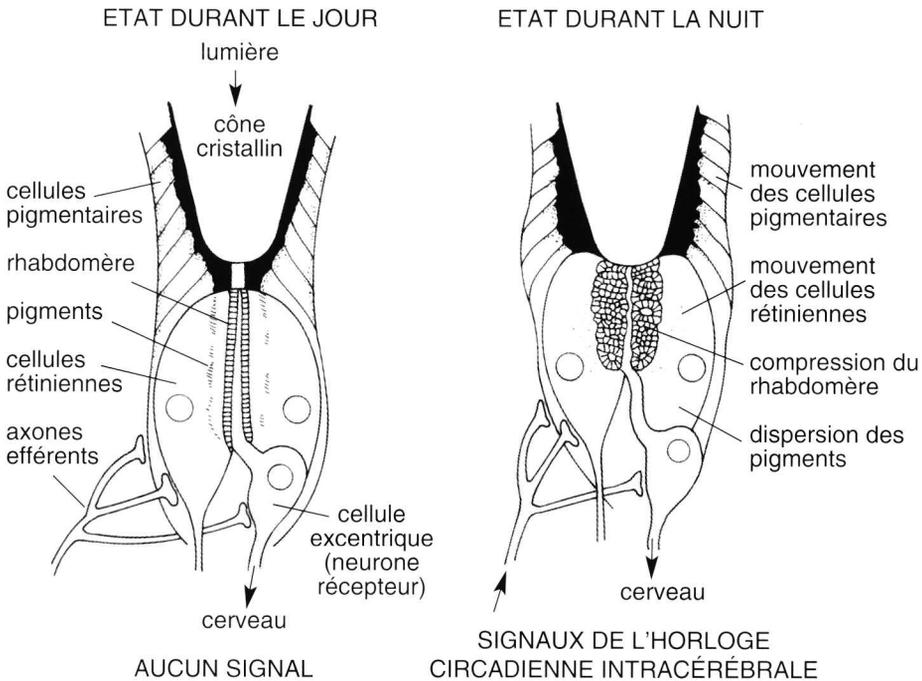


Fig. 96. Changements structuraux de l'ommatidie de limule produits par les signaux cycliques de l'horloge circadienne intracérébrale. Les modifications structurelles intervenant pendant la nuit augmentent la sensibilité des photorécepteurs dans le noir (d'après BARLOW *et al.*, 1984, in SHEPHERD, 1988).

Effects produced by the brain circadian clock on the structure of the horseshoe crab Limulus ommatidium. During the night, input from the brain increases sensitivity of photoreceptors bringing structural changes. These included movement of pigment cells to widen the lens aperture, outward movement of reticular cells and rhabdomere compression.

La production de neurohormones dans les pédoncules oculaires des crustacés décapodes suit aussi une périodicité circadienne.

Les animaux intertidaux ont des rythmes d'activités correspondant aux cycles des marées comme d'ailleurs les espèces qui s'en nourrissent. Ce sont

les facteurs environnementaux qui entraînent ces rythmes biologiques. Le crabe *Carcinus maenas* montre à la fois des rythmes tidaux et journaliers. Il recherche sa nourriture plus activement pendant la marée haute nocturne que diurne tandis que les cellules pigmentaires qui assurent sa coloration atteignent un étalement maximum au milieu de la journée, lui donnant une pigmentation plus foncée.

La reproduction du poisson *Leuresthes tenuis* se déroule sur les plages de Californie à des moments précis qui dépendent à la fois de rythmes nyctéméraux, tidaux et saisonniers. Le frai se répète depuis le printemps jusqu'au milieu de l'été, pendant la nuit et durant les marées de vives eaux qui interviennent trois à quatre jours après la nouvelle ou la pleine lune. Les femelles implantent leur queue profondément dans le sable et émettent des milliers d'œufs, fécondés par les mâles qui enlacent les femelles. Les adultes retournent ensuite à la mer, emportés par une vague descendante. Les œufs éclosent deux semaines plus tard en coïncidence avec de nouvelles marées de grande amplitude.

Les cycles saisonniers gouvernent différentes fonctions chez beaucoup d'animaux, régulant la mue, les métamorphoses, les migrations et la reproduction.

L'histoire vitale du saumon *Oncorhynchus nerka* et de son parasite *Philonema* est particulièrement exemplaire. Le poisson vit environ quatre ans dans les eaux de l'océan Pacifique, atteint un poids de cinq à dix livres, traverse des milliers de kilomètres et revient au printemps dans les eaux supérieures d'une rivière où il se reproduit et meurt. Au même moment, un de ses nématodes parasites, *Philonema oncorhynchi*, qui a été acquis par voie alimentaire par le juvénile pendant son séjour en eau douce, et qui a suivi passivement tout ce périple, arrive à maturité et se reproduit dans la cavité péritonéale du saumon femelle. Pendant le frai, les nématodes, remplis de milliers de larves, tombent dans l'eau avec les œufs de saumon. Subissant un choc osmotique, les vers gonflent et éclatent, libérant les larves qui infectent les copépodes (*Cyclops*). Ceux-ci constituent la nourriture des juvéniles. Dans cet exemple, le saumon et le parasite ont une seule période de reproduction à la fin de leur vie, en synchronisation saisonnière avec les exigences nécessaires à la réussite de la génération suivante.

Les migrations ne sont pas seulement liées aux contingences de la reproduction mais peuvent représenter des étapes nécessaires pour satisfaire des besoins nutritifs qui varient avec la croissance des individus. Beaucoup d'invertébrés marins, vers, mollusques, crustacés commencent leur vie comme des larves planctoniques nageant librement alors que les adultes sont fixés ou benthiques. Le homard descend la nuit sur les fonds marins pour manger toute une variété de moules, de vers, de poissons, d'algues alors que ses larves microscopiques se nourrissent du plancton en surface. Des larves de poissons effectuent des migrations pendant leur développement depuis leur lieu d'éclosion vers des sites de nutrition qui conviennent aux juvéniles, avant de rejoindre enfin les lieux de nutrition des adultes.

Le changement de la durée de la photopériode est un facteur majeur dans le déclenchement de ces séquences vitales dans lesquelles s'intègrent les cycles de croissance, les métamorphoses, les migrations et la reproduction. Il paraît de plus en plus évident que ce sont à la fois des éléments nerveux et endocriniens qui interviennent dans la synchronisation des fonctions biologiques avec les modifications périodiques de l'environnement.

Chez les mammifères, les neurones du noyau suprachiasmatique de l'hypothalamus sont directement impliqués dans la genèse des rythmes journaliers. Ils reçoivent des informations directes de la rétine sur la durée de la photopériode. C'est par ces voies nerveuses que la lumière exerce un effet inhibiteur sur la production de mélatonine par la glande pinéale, qui présente à ce point de vue un rythme nyctéméral très marqué. L'effet majeur de cette hormone est antigonadique, ce qui explique comment les changements saisonniers de la durée du jour influencent les comportements reproducteurs. Quand les jours raccourcissent en automne, la sécrétion journalière de mélatonine s'accroît, tendant à supprimer la sécrétion d'hormone gonadotrope hypophysaire et donc la fonction gonadique.

4.1. Les circuits neuroendocriniens

Neurosécrétion

Présentes chez les vertébrés et les invertébrés, les cellules neurosécrétrices ont été identifiées dans le système nerveux bien avant que le concept de neurosécrétion ne soit apprécié dans toutes ses dimensions.

Un **centre neurosécréteur** est composé des corps cellulaires des neurones qui synthétisent les neurohormones, et des voies axonales qui les transfèrent à leur site de libération dans la circulation sanguine, constituant l'**organe neurohémal**.

Les cellules nerveuses sont des neurones typiques avec des corps cellulaires monopolaires ou bipolaires, très souvent de grande taille. Leurs axones peuvent parcourir de longues distances. Ils sont aisément identifiables car ils contiennent en abondance des granules de neurosécrétion. Ces produits sont formés au niveau du réticulum endoplasmique rugueux et compactés en granules dans l'appareil de Golgi. Les neurohormones sont typiquement des neuro-peptides. Ceux-ci sont transportés en file dans les axones jusqu'au site neurohémal.

Les neurones sécréteurs ont des propriétés bioélectriques conventionnelles. La quantité de neuromédiateur émise est proportionnelle à la fréquence de la décharge de potentiels d'action.

La neurosécrétion peut être libérée au niveau d'une terminaison non spécialisée de l'axone, mais il existe souvent une organisation anatomique spécifique pour faciliter la diffusion de la neurohormone dans le système vasculaire. Chez les gastropodes et les mollusques céphalopodes, les surfaces neurohémales se situent au niveau du perineurium couvrant le système nerveux et les neurosécrétions doivent diffuser à travers cette couche conjonctive avant d'atteindre le sang. Certains axones pénètrent dans les tissus périphériques et libèrent la neurohormone directement au niveau de l'organe cible (**fig. 97**). Cette commande nerveuse directe ne se retrouve, chez les vertébrés, qu'au niveau de la pars intermedia de l'hypophyse.

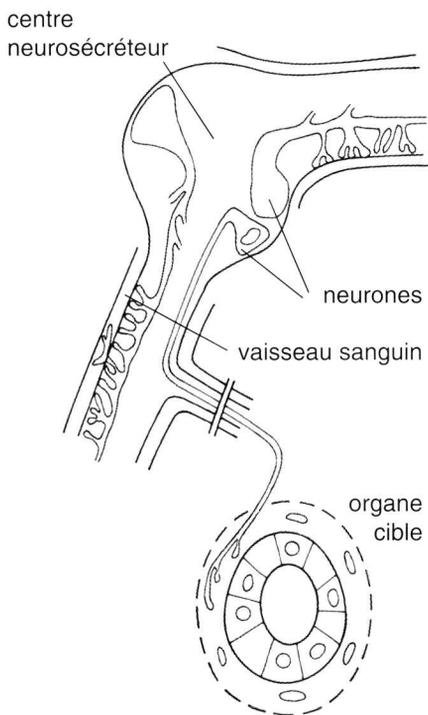


Fig. 97. Surfaces neurohémales chez un mollusque gastropode pulmoné. Les axones peuvent se ramifier dans l'enveloppe conjonctive qui entoure le système nerveux central, les nerfs périphériques, connectifs, et commissures, ou se terminer dans l'organe cible périphérique (d'après JOSSE *et al.*, 1983, in WITHERS, 1992).

Neurohemal areas in pulmonate gastropods. Neurohormones diffuse through the perineurium covering the nerves and connectives before reaching the blood or are directly released in peripheral target organs.

Les **neurosécrétions hypothalamiques des vertébrés** se répartissent dans deux organes neurohémaux. Les cellules nerveuses sécrétrices du noyau supraoptique et du noyau paraventriculaire de l'hypothalamus, possèdent de longs axones qui se terminent dans l'**hypophyse postérieure**. Des dilatations des terminaisons axonales servent au stockage des neurosécrétions. Les hormones (ocytocine, vasopressine) sont libérées dans le courant sanguin vers les organes cibles (muscles lisses, rein). Les axones provenant des autres régions hypothalamiques se terminent sur les capillaires de l'éminence médiane, à la base de l'hypothalamus postérieur. Leurs neurosécrétions sont déversées dans le système vasculaire porte hypophysaire et conduites directement à l'**hypophyse antérieure**, glande endocrine complexe qui est l'organe cible.

Organisation

Les cellules neurosécrétrices répondent à des arcs réflexes comparables à ceux qui activent les neurones moteurs. L'arc réflexe nerveux décrit la transduction de la stimulation d'une cellule sensorielle en une réponse motrice effectrice par l'intermédiaire d'un neurone central.

Chez les invertébrés, il s'agit souvent d'un **circuit de premier ordre**, la neurosécrétion agissant directement sur l'organe cible. L'inhibition du développement reproducteur par une neurohormone chez les annélides, et le contrôle de l'expansion des pigments dans les cellules pigmentaires distales des yeux des crustacés en sont des exemples (**fig. 98**).

Ces circuits ne sont pas fréquents chez les vertébrés. On citera, chez les mammifères, le relargage par la neurohypophyse de l'ocytocine, qui amplifie les contractions utérines au moment de la parturition et provoque l'émission du lait par la glande mammaire en réponse à la succion.

Plus souvent, les neurosécrétions sont des messagers intermédiaires qui ne s'adressent pas directement à l'organe cible. Elles régulent plutôt la sécrétion d'une glande endocrine classique. Dans ce cas, il s'agit d'un circuit neuroendocrinien **de deuxième ordre**. Un exemple est le contrôle neurosécréteur de la mue chez les crustacés par lequel les centres neurohémaux des pédoncules oculaires, inhibent périodiquement la production de l'hormone de mue par l'organe Y. Ce type de relation neuroendocrinienne est commun aux vertébrés et aux invertébrés.

Le **circuit de troisième ordre** comprend deux organes endocriniens classiques interposés entre le système nerveux central et la cellule effectrice. Ce contrôle multiendocrinien est plus caractéristique des vertébrés. Par exemple, les gonades sécrètent des hormones stéroïdes en réponse aux hormones gonadotropes de l'hypophyse antérieure, dont le fonctionnement est à son tour régulé par les neurosécrétions de l'hypothalamus.

Un certain nombre de tissus endocriniens fonctionnent indépendamment d'un contrôle nerveux direct. On trouvera des exemples au niveau du rein, du foie, du pancréas et du tube digestif des vertébrés.

Le système endocrinien et le système nerveux moteur sont des **systèmes effecteurs** aussi importants l'un que l'autre. Ils sont comparables à bien des points de vue. Dans chacun d'eux, le message est un médiateur chimique, hormone ou neurotransmetteur, sécrété par une cellule spécialisée, endocrine ou nerveuse et destiné à des cellules cibles capables de recevoir ce message chimique.

Une différence essentielle entre les deux systèmes effecteurs réside dans la vitesse d'action du système nerveux, par rapport au système endocrinien, celui-ci produisant des effets plus lents mais plus durables.

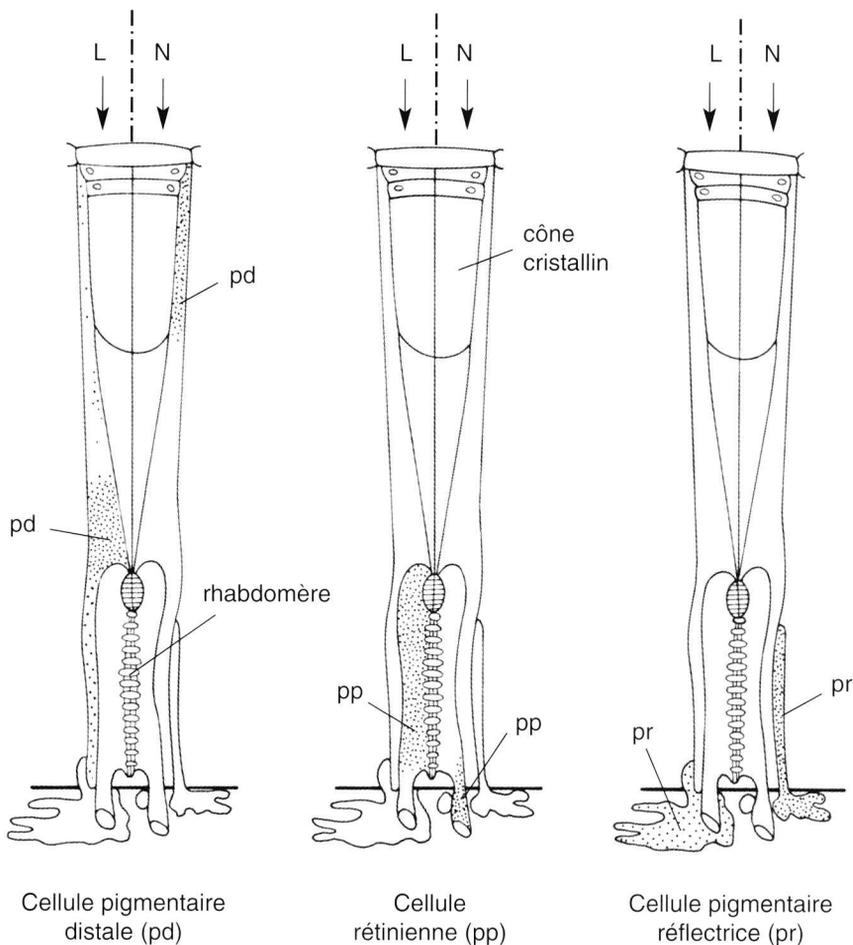


Fig. 98. Diagramme représentant l'ommatidie de crevette et montrant la redistribution des pigments dans les cellules pigmentaires en fonction de l'adaptation à la lumière (L) et à l'obscurité (N). Les cellules rétinienne renferment le pigment proximal. Sa dispersion semble être induite directement par un mécanisme photosensible. Les cellules distales qui entourent le cône cristallin renferment un pigment sombre et les cellules réfléchissantes contiennent un pigment clair. A la lumière, le pigment distal se disperse et entoure le cône cristallin. Le pigment réfléchissant se retire sous la membrane basale de l'ommatidie. Les migrations des pigments distaux dépendent des neurosécrétions des pédoncules oculaires (pd, pigment distal ; pp, pigment proximal ; pr, pigment réfléchissant) (d'après RAO, 1985, in WITHERS, 1992).

Light-dark adaptations of the prawn ommatidium. The diagrammatic representation shows the redistribution of pigments in retinular cell (proximal pigment), in distal cell (distal pigment), and in reflecting cell (light pigment) in relation to light adaptation (L) and dark adaptation (N). A direct action of light controls proximal movement within the retinular cells but distal pigment migration is mediated by neurohumoral factors from the eyestalks.

4.2. Le système neuroendocrinien des vertébrés

On peut imaginer un **archétype hypothétique** pour résumer l'évolution du système endocrinien fondamental des vertébrés. A côté de la formation des **centres neurosécréteurs**, représentés par l'hypothalamus et la neurohypophyse et par le complexe médullaire de l'urophyse chez les poissons, les changements évolutifs essentiels se situent au niveau du tube digestif antérieur et du tissu néphrogène (**fig. 99**).

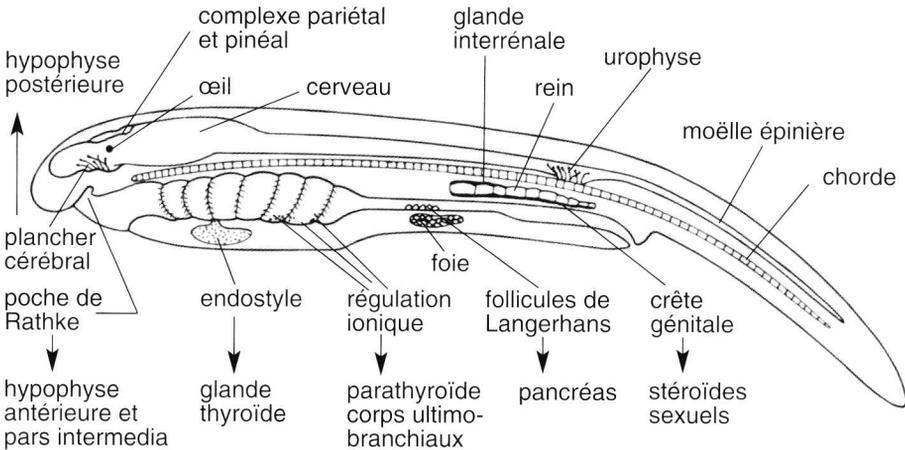


Fig. 99. Système endocrinien d'un archétype hypothétique de vertébré (d'après HOAR, 1965, in WITHERS, 1992).

Endocrine system of an archetypal vertebrate.

La poche de Rathke, expansion du plafond de la cavité buccale embryonnaire, se met en rapport avec la neurohypophyse et forme l'**hypophyse antérieure**. La jonction des deux tissus constitue la pars intermedia de l'hypophyse.

La **thyroïde** est l'homologue de l'endostyle des céphalocordés. Celle de la lamproie adulte se développe lors de la métamorphose, à partir de l'endostyle mucosécréteur de l'ammocète. Les cellules sécrétrices diffuses du tractus gastro-intestinal fournissent le contrôle endocrinien de la digestion. L'évolution aboutit à l'individualisation du pancréas. Les poches branchiales embryonnaires 3 et 4 forment les **parathyroïdes** et les **corps ultimobranchiaux** impliqués dans les régulations ioniques.

Au niveau des tissus rénaux, se différencie la **glande interrénale** puis le cortex surrénalien. Le tissu chromaffine, intimement associé au développement du rein, forme la **médullosurrénale**. C'est un tissu dérivé des crêtes neurales, qui est l'homologue d'un ganglion sympathique. La crête génitale donne naissance aux **gonades** qui possèdent une fonction endocrinienne déterminante.

Glandes endocrines classiques

Le système endocrinien classique consiste en une série de glandes dépourvues de canaux excréteurs. Ce système paraît plus diversifié chez les vertébrés que chez les invertébrés qui dépendent plus directement de leur système neuroendocrinien pour leur régulation périphérique. Chez les vertébrés, le contrôle neuroendocrinien des fonctions périphériques s'exerce néanmoins par les circuits de second et troisième ordre.

La thyroïde

Les acini thyroïdiens sécrètent la **thyroxine**, molécule iodée, dont les effets morphogénétiques et métaboliques sont extrêmement variés. Son action dans la maturation morphologique porte sur la vitesse du développement en général, la croissance osseuse, dentaire et celle des rayons des nageoires chez les poissons, la prolifération des cellules épidermiques, la promotion de la mue, le dépôt de pigments épidermiques, le développement du système reproducteur, du système nerveux central et du tube digestif, la régénération des membres.

La thyroxine stimule la métamorphose des têtards de grenouille et celle de certains poissons, comme le saumon. Ses effets métaboliques sur le système nerveux se traduisent dans l'abaissement des seuils de sensibilité aux stimuli, la rapidité des réflexes moteurs et l'acuité mentale.

Les corps ultimobranchiaux, les parathyroïdes et les corpuscules de Stannius

Les hormones sécrétées par ces différentes glandes sont impliquées dans l'homéostasie du calcium. Leur action se porte sur différents organes cibles qui assurent la constance de la teneur en calcium du sang (calcémie) (**fig. 100**).

Le squelette constitue un réservoir de calcium ; le tube digestif représente le site d'absorption et le rein, le site d'excrétion. Les branchies des poissons sont aussi associées à la régulation du métabolisme du calcium. Les hormones hypercalcémiantes vont, pour compenser une hypocalcémie, c'est-à-dire un déficit en calcium du compartiment sanguin, favoriser la résorption du tissu osseux, diminuer les pertes au niveau du rein et stimuler l'absorption intestinale. À l'inverse, les hormones hypocalcémiantes vont assurer le dépôt de l'excès de calcium sanguin dans le tissu osseux et augmenter l'excrétion rénale.

Tous les vertébrés, à l'exception des cyclostomes, ont une paire de corps ultimobranchiaux. Chez les mammifères, ils sont incorporés dans la thyroïde, et y sont représentés par les **cellules C**. Ils sécrètent la **calcitonine**, un polypeptide de 32 acides aminés, qui possède une activité hypocalcémiante chez les mammifères mais qui, chez les poissons, contrôle la balance hydrique.

Les parathyroïdes ne sont présentes que chez les vertébrés tétrapodes.

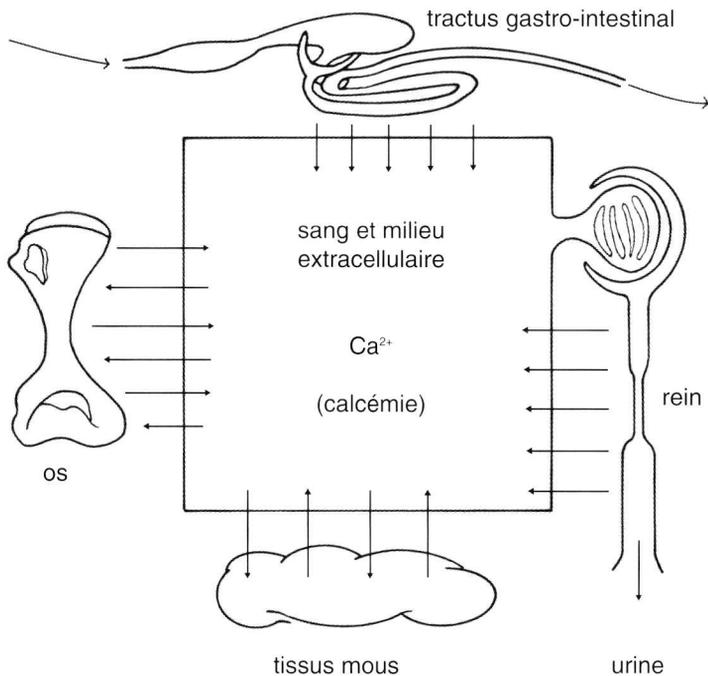


Fig. 100. Schéma illustrant les échanges de calcium qui existent entre les liquides organiques et les os, les reins, les tissus mous et le contenu intestinal (d'après WITHERS, 1992).

Calcium exchanges between plasma, bone, soft tissues, intestinal content and kidney.

Elles sécrètent la **parathormone** qui est une longue chaîne polypeptidique de 84 acides aminés ayant une activité hypercalcémiant. Elle agit sur la résorption du calcium au niveau des tubules rénaux et du tube digestif et provoque par ailleurs une décalcification du tissu osseux. La vitamine D ou calciférol, un dérivé du cholestérol, est un cofacteur indispensable.

Les poissons dépourvus de cellules parathyroïdiennes, utilisent d'autres hormones pour réguler l'homéostasie du calcium. Attachés ou incorporés au rein des téléostéens, les corpuscules de Stannius (**fig. 101**) sécrètent une hormone protéique hypocalcémiant, l'hypocalcine, qui modifie l'absorption du calcium par les branchies. La **prolactine** et l'**ACTH hypophysaires** ont un effet hypercalcémiant.

Le cortex surrénalien et la médullosurrénale

La région corticale des glandes surrénales produit différents **stéroïdes**, qui sont classés en deux groupes, suivant leur mode d'action. Les glucocorticoïdes, comme la cortisone, ont des effets métaboliques alors que les minéralocorticoïdes, comme l'aldostérone, interviennent dans les régulations hydrominérales.

Le tissu surrénalien des vertébrés supérieurs se retrouve dans les **glandes interrénales** des sélaciens. Chez les téléostéens, celles-ci constituent la tête du rein. Le tissu surrénalien est incorporé au rein des batraciens et ne forme des organes différenciés qu'à partir des reptiles (**fig. 101**).

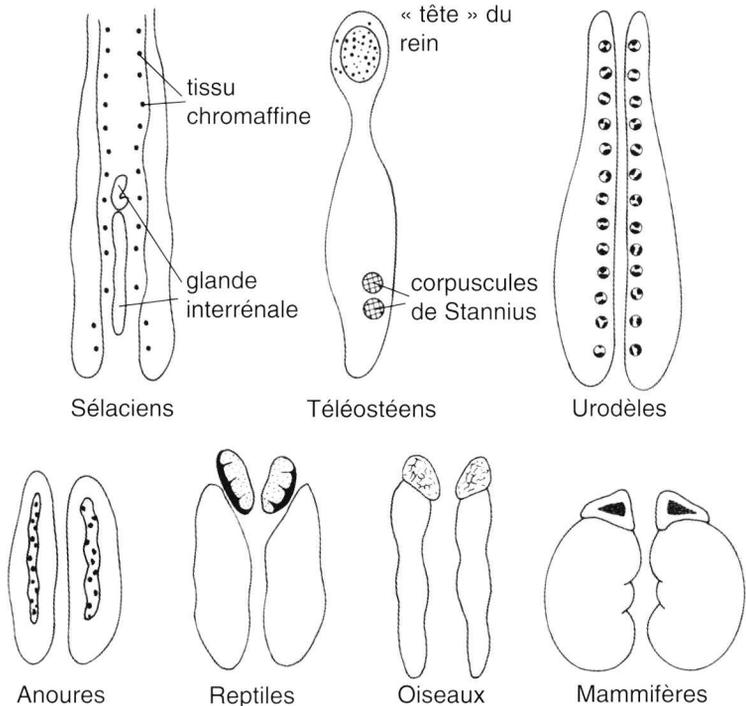


Fig. 101. Disposition du tissu surrénalien et du tissu chromaffine au niveau du rein de différents vertébrés (d'après WITHERS, 1992).

Arrangement of the chromaffin tissue and the adrenal cortical tissue which are associated to the kidneys of various vertebrates.

Les corticostéroïdes ont une large gamme de fonctions chez les vertébrés inférieurs incluant les régulations métaboliques, l'iono- et l'osmorégulation et les comportements migratoires. On citera en particulier leur rôle dans l'osmoré-

gulation chez les poissons amphibiotiques et chez les oiseaux marins qui possèdent des glandes à sel très importantes. Ils sont aussi impliqués dans l'adaptation aux **stress environnementaux** et dans la régulation des réponses immunitaires.

La partie centrale de la glande surrénale contient les cellules chromaffines, neurones sympathiques modifiés, qui synthétisent les **catécholamines**, adrénaline et noradrénaline. Elles forment des amas le long du bord médian du rein des sélaciens, et sont associées dans la « tête du rein » des téléostéens, aux cellules sécrétant les corticostéroïdes.

Les catécholamines sont produites en réponse à une série de **stress physiologiques** tels que l'activité physique dans le combat et la fuite, l'anoxie, les hémorragies, la déshydratation, le jeûne. Les réponses physiologiques sont des réponses à court terme, comme la libération de glucose dans le sang, l'augmentation du débit cardiaque, la redistribution du débit sanguin, la sudation.

La médullosurrénale est sous le contrôle des neurones préganglionnaires du système nerveux sympathique.

Les gonades

Elles sécrètent les stéroïdes sexuels, androgènes chez le mâle, œstrogènes et progestérone chez les femelles.

Le système gastro-entéropancréatique

Les cellules du système gastro-entéropancréatique, comme les cellules hypophysaires et les pinéaloctes, sont considérées comme des paraneurones. Ce sont des cellules endocriniennes qui sécrètent des hormones peptidiques et qui dériveraient des cellules de la crête neurale embryonnaire.

Elles sont dispersées dans les muqueuses du système digestif ou regroupées en petits agrégats. Le rôle général de ces sécrétions est de réguler la transformation de la nourriture ingérée en nutriments absorbables, la contraction de la vésicule biliaire, la sécrétion du pancréas exocrine et la mobilité du tube digestif.

La **gastrine** contrôle la sécrétion acide de l'estomac. Sa synthèse par la muqueuse stomacale peut être stimulée par un peptide GRP (*Gastrin Releasing Peptide*), ou inhibée par un GIP (*Gastrin Inhibiting Peptide*), par la cholécystokinine (CCK) et la sécrétine qui sont des hormones duodénales. La gastrine active également la sécrétion du pepsinogène. Chez les vertébrés inférieurs, c'est la cholécystokinine qui joue son rôle d'activateur de la sécrétion gastrique.

La **cholécystokinine** provoque la vidange de la vésicule biliaire. Elle active aussi la sécrétion du pancréas, dont elle stimule les cellules exocrines. La sécrétine duodénale y favorise la production de bicarbonate.

Le pancréas endocrine consiste en agrégats de différentes cellules, éparpillés dans le pancréas exocrine, et qui forment les îlots de Langerhans. On distingue quatre types de cellules. Les cellules A, B, D et PP sécrètent respectivement le glucagon, l'insuline, la somatostatine et le polypeptide pancréatique. La sécrétion de ces cellules est contrôlée par les hormones et les métabolites sanguins, par stimulation nerveuse, et par des **sécrétions paracrines** inhibitrices produites par les cellules adjacentes. Par exemple, les cellules D, qui sécrètent la somatostatine, peuvent inhiber la libération d'insuline, de glucagon et de polypeptides pancréatiques par les cellules voisines.

L'**insuline** est l'hormone **hypoglycémiante**. Sa sécrétion est déclenchée par une augmentation de la teneur en glucose sanguin (hyperglycémie). Le **glucose** réagit avec des récepteurs membranaires des cellules B du pancréas, y provoquant une décharge de potentiels d'action et une augmentation de la perméabilité au calcium qui entraîne l'exocytose des granules contenant l'insuline. De façon générale, l'effet de l'insuline est de promouvoir les voies anaboliques de synthèse du glycogène, des triglycérides et des protéines. À l'inverse, le **glucagon** est l'hormone **hyperglycémiante** assurant la dégradation du glycogène dans le foie et la néoglucogénèse.

L'hypophyse antérieure

Un certain nombre des glandes endocrines classiques (thyroïde, cortico-surrénale, gonades) sont sous le contrôle de sécrétions de l'hypophyse antérieure qui produit des hormones trophiques : **thyroïdrotrophine** (TSH), **corticotrophine** (ACTH) et **gonadotrophines** (FSH et LH). De façon générale, la FSH assure la gamétogenèse dans les cellules de Sertoli et les follicules ovariens, et la LH induit la sécrétion de stéroïdes dans les cellules interstitielles du testicule et les cellules folliculaires (voir plus loin **fig. 103**).

La **prolactine** possède des rôles variés chez les vertébrés inférieurs. Elle intervient dans l'osmorégulation, la croissance et le développement, la reproduction, alors que chez les mammifères elle induit la lactation.

L'hormone **somatotrope** (STH) ou hormone de croissance (GH) possède une série d'actions métaboliques. Chez les mammifères, elle provoque la sécrétion par le foie de la stomatomédine qui active la division cellulaire dans les plaques épiphysaires des os longs.

La libération des hormones hypophysaires est soumise à un ensemble de circuits de contrôle comprenant des mécanismes de feedback nerveux et endocrinien. Ces circuits peuvent être courts ou longs selon que l'hormone sécrétée contrôle sa propre sécrétion ou que celle de l'organe cible ferme la boucle neuroendocrinienne.

La pars intermedia de l'hypophyse

L'importance de cette région de l'hypophyse est très variable chez les mammifères. Elle est absente chez les baleines et, chez l'homme adulte, elle involue complètement après la naissance. Elle sécrète, à l'instar des cellules corticotropes de l'hypophyse antérieure, de la **proopiocortine**, polypeptide pré-curseur d'un certain nombre d'hormones. Ce peptide est clivé successivement en β -LPH et ACTH, en α -MSH, et ensuite en d'autres peptides, comme la β -MSH et différentes enképhalines et endorphines (**fig. 102**).

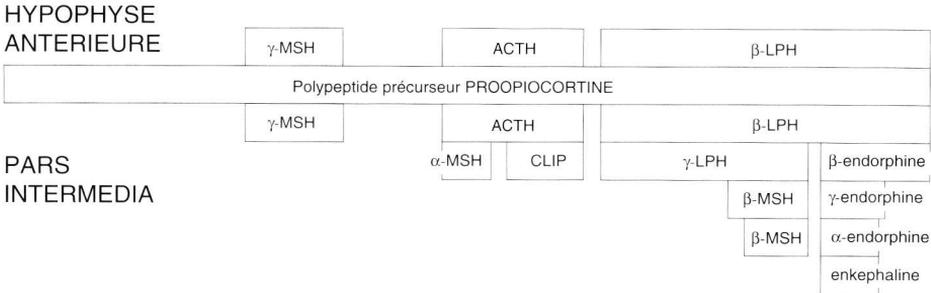
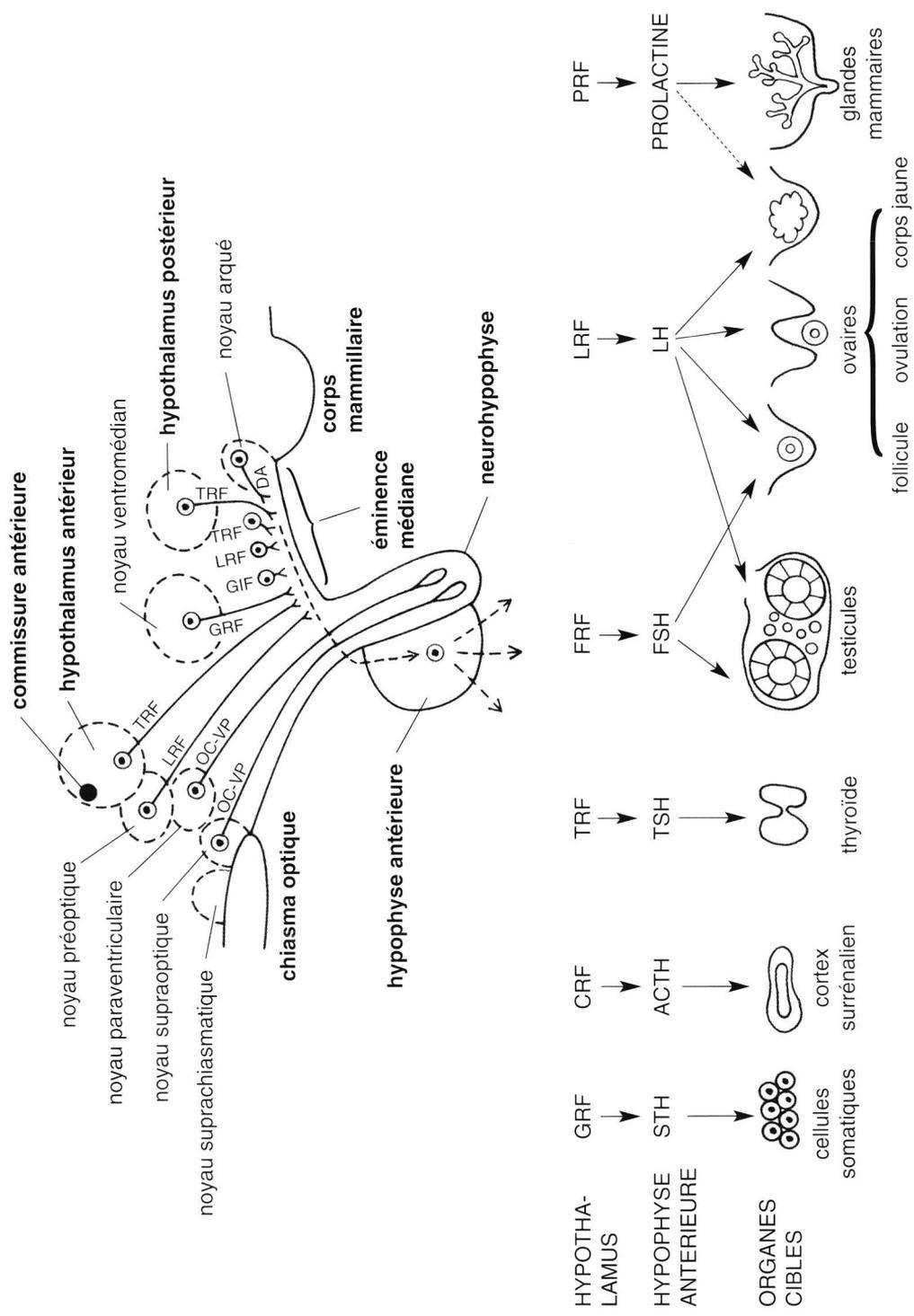


Fig. 102. Principales hormones peptidiques résultant du clivage de la proopiocortine, polypeptide précurseur, synthétisé dans les cellules de l'hypophyse antérieure (en haut) et de la pars intermedia (en bas). Les cellules de l'hypophyse antérieure produisent aussi des quantités faibles d' α -MSH, de CLIP, d'endorphines et autres peptides (d'après LERNER, 1981, in WITHERS, 1992).

A large precursor peptide, pro-opiocortin, is synthesized in anterior pituitary cells (upper) and intermediate pituitary (lower). Proteolytic cleavages at different residues form an adrenocorticotrophic hormone (ACTH), a lipotropic hormone (β -LPH) and γ -MSH. In pars intermedia cells a number of smaller peptides are produced (endorphins and enkephalins).

La mise en évidence dans le cerveau des mammifères de récepteurs opiacés a conduit à l'identification des **enképhalines** et des **endorphines**. Ces peptides ont un certain nombre de fonctions physiologiques incluant la régulation des sécrétions endocriniennes de l'hypothalamus, la défense analgésique contre les stimuli douloureux, la modulation du système nerveux végétatif et du comportement.

Les MSH sont des **hormones mélanotropes** chez les vertébrés inférieurs, cyclostomes, poissons et amphibiens. Elles contrôlent la synthèse de la mélanine et sa dispersion dans les chromatophores. Chez les vertébrés inférieurs, le changement de coloration en réponse à l'affaiblissement de la luminosité du fond, est dû à l'accroissement du nombre de mélanophores, aussi bien qu'à la production de mélanine. Les mélanocytes épidermiques déposent aussi de la mélanine de façon extracellulaire, sous forme de mélanosomes qui sont absorbés par les autres cellules épidermiques. L'absence de lumière ou un fond noir augmente la sécrétion de la MSH qui assure la dispersion des pigments



dans les mélanophores et leur rétraction dans les iridophores. Une hormone de l'hypophyse postérieure des vertébrés inférieurs, la MCH, possède un effet antagoniste sur les chromatophores.

La glande pinéale

Le complexe pinéal des vertébrés inférieurs comprend la glande pinéale proprement dite et l'organe parapinéal, qui forme l'œil pinéal ou pariétal. Ce complexe assure des fonctions photoréceptrices et sécrétrices. L'organe pinéal contient des cellules sensorielles semblables aux photorécepteurs de la rétine. Au cours de l'évolution vers les vertébrés supérieurs, les connexions nerveuses vers le cerveau se réduisent et disparaissent progressivement. La structure caractéristique des photorécepteurs se modifie et ceux-ci se transforment en cellules sécrétrices typiques. La glande pinéale produit la **mélatonine**, qui concentre la mélanine dans les chromatophores des vertébrés inférieurs (cyclostomes, téléostéens, têtards de grenouilles). Chez les mammifères, la glande pinéale est impliquée dans la régulation des **biorythmes**. La synthèse de la mélatonine suit un rythme nyctéméral entraîné par des fibres noradrénergiques sympathiques qui dépendent de l'activité du noyau suprachiasmatique de l'hypothalamus.

Le pinéaloctyte des mammifères contient aussi des hormones hypophysiotropes et des octapeptides, décrits ci-dessous, dont le rôle dans la glande pinéale n'est pas bien connu.

Les centres neurosécréteurs

Les neurosécrétions hypothalamiques

La sécrétion des hormones hypophysaires est sous la dépendance de neurosécrétions hypothalamiques appelées **facteurs de libération** (*Releasing Factors*) auxquels peuvent s'ajouter dans certains cas des facteurs inhibiteurs (**IF**). On citera le GRF pour l'hormone de croissance et la somatostatine (GIF), qui inhibe la sécrétion de cette dernière, le CRF pour la corticotrophine, le TRF pour la thyrotrophine, le FRF et le LRF pour les gonadotrophines, le PRF et le PIF pour la prolactine, un MRF et un MIF pour les hormones mélanostimulantes (**fig. 103**).

◀ **Fig. 103.** Système hypothaloma-hypophysaire de contrôle neuroendocrinien chez les mammifères. En haut, schéma montrant les relations entre les noyaux neurosécréteurs de l'hypothalamus et l'hypophyse. Les facteurs de libération hypothalamiques (-RF) sont déversés dans la circulation porte hypophysaire en direction de l'hypophyse antérieure (flèche pointillée). Les neurones dopaminergiques (DA : dopamine) du noyau arqué contrôlent la sécrétion des facteurs de libération (d'après MOUNTCASTLE, 1980, in SHEPHERD, 1988).
Generalized scheme for neuroendocrine control in mammals showing the neurosecretory relationships between hypothalamus and the pituitary. Secretion by adenohypophyseal cells is regulated by hypophysiotropic neuropeptides from the hypothalamus (-RF) distributed by a special portal circulation. Dopaminergic (DA) cells modulate the output of those releasing factors by the hypothalamic neurosecretory cells.

L'hypophyse postérieure

Les hormones neurohypophysaires sont des **octapeptides** d'un poids moléculaire d'environ 1000, comportant un anneau pentapeptidique fermé par le pont disulfure d'une molécule de cystine, et une chaîne latérale de trois acides aminés. Elles ne diffèrent que par les acides aminés en position 3, 4 et 8. Leurs effets, décrits depuis longtemps chez les mammifères, se traduisent par des contractions de l'utérus et l'éjection du lait au niveau de la glande mammaire d'une part, et par une élévation de la pression sanguine et une activité antidiurétique d'autre part. L'effet sur la contraction des muscles lisses de l'utérus et sur les cellules myoépithéliales des glandes mammaires relève de l'**action ocytocique** initialement décrite, tandis que l'effet sur la perméabilité hydrique du tubule rénal et ses conséquences sur la pression sanguine, relèvent de l'action de l'hormone antidiurétique (ADH) ou **vasopressine** (AVP). Actuellement 10 octapeptides ont été décrits dans la série des vertébrés qui sont répartis en peptides basiques, responsables des activités antidiurétiques et hypertensives, et en peptides neutres, dont les effets sont prédominants sur les muscles lisses en particulier du système reproducteur.

L'**arginine vasotocine** (AVT) est considérée comme la molécule ancestrale. Seule présente chez les cyclostomes, elle persiste dans toute la série évolutive des vertébrés, et on la retrouve dans la neurohypophyse des fœtus de certains mammifères. L'AVT diminue la filtration glomérulaire au niveau du rein, et accroît la réabsorption d'eau au niveau des tubules distaux, chez les vertébrés inférieurs.

L'urophyse

L'urophyse est un organe **neurohémal** que l'on ne rencontre que chez les poissons. Les sélaciens possèdent des cellules neurosécrétrices dans la moelle épinière, les cellules de Dahlgren. Ce sont des cellules nerveuses géantes qui envoient leurs axones à la face ventrale de la moelle épinière pour entrer en contact avec des vaisseaux sanguins de façon peu structurée.

De même, beaucoup de téléostéens ont un groupe de cellules neurosécrétrices localisé dans la moelle épinière qui forme ici un organe neurohémal bien défini. L'urophyse sécrète un certain nombre de neurohormones peptidiques, les **urotensines**, qui contrôlent chez ces poissons l'osmorégulation et la contraction des muscles lisses du tractus génital pendant le frai. L'urotensine I augmente la pression sanguine, l'urotensine II potentialise la contraction musculaire, l'urotensine III agit sur la perméabilité au sodium des branchies, et l'urotensine IV a des effets similaires à ceux de la vasotocine.

Commentaires sur le mode d'action des hormones

La spécificité d'une hormone n'est pas liée uniquement à sa structure chimique. Elle dépend fondamentalement de la structure tridimensionnelle du récepteur présent sur la cellule cible.

Le récepteur est soit une protéine qui est encastrée dans la membrane cellulaire, soit une protéine cytoplasmique ou nucléoplasmique. Les **hormones hydrosolubles** se fixent sur la membrane plasmique : c'est le cas des peptides et des amines. Leur mode d'action par l'intermédiaire d'une protéine G et d'un second messenger a été largement décrit.

Les **hormones liposolubles**, comme les stéroïdes et la thyroxine, touchent directement les récepteurs intracellulaires. Les stéroïdes diffusent dans le cytoplasme et se lient à un récepteur spécifique formant un complexe stéroïde-récepteur qui pénètre dans le nucléoplasme et qui présente une grande affinité pour le DNA. Il y a modification de la transcription. Les nouveaux RNA messagers activent dans le cytoplasme la synthèse de protéines spécifiques. Celles-ci peuvent être des protéines régulatrices, des composants de la structure cellulaire ou des sécrétions déversées dans le milieu extracellulaire. Cette action directe sur le génome explique le **pouvoir morphogénétique** de ces hormones liposolubles.

4.3. Les migrations de reproduction chez les poissons

Généralement, la reproduction est une activité cyclique ou saisonnière. Elle est accordée avec précision aux conditions du milieu, de telle sorte que les jeunes apparaissent au moment où la nourriture est abondante et où les autres conditions du milieu sont optimales pour la survie. Les changements saisonniers de température, de photopériode, d'humidité, de composition chimique du milieu ou des facteurs sociaux, sont autant de signaux externes qui peuvent servir de déclics, pour l'enclenchement des facteurs physiologiques associés.

Ce sont des hormones qui contrôlent le développement des structures sexuelles et synchronisent les événements reproducteurs.

La différenciation et la croissance des **gamètes** sont un nécessaire préalable à la reproduction. Chez beaucoup d'espèces, la femelle mobilise des quantités massives de nourriture, qui sont stockées dans les œufs sous forme de **vitellus**. Parfois les mâles comme les femelles mettent en réserve une quantité abondante de lipides dans leurs tissus sous-cutanés, leurs muscles ou leur foie, en anticipation de grandes migrations ou d'un jeûne prolongé.

Le développement des **caractères sexuels secondaires**, de poches incubatrices pour les jeunes, et des modifications préparatoires du tractus génital interviennent fréquemment. Le comportement de reproduction synchronise les activités mâles et femelles. Il peut inclure la construction d'un nid, des parades nuptiales, des soins parentaux aussi bien que l'acte sexuel lui-même. Chez certains animaux, chacun des ces événements dépend d'une hormone spécifique.

Chez les vertébrés, l'hypophyse antérieure, par ses hormones gonadotropes, relie les centres neurosécréteurs du cerveau au tissu endocrinien des

gonades. Cet ensemble forme un système délicatement balancé pour le déroulement temporel de la reproduction, le développement des gonades et la différenciation des caractères sexuels secondaires. Ces différentes hormones hypophysaires et gonadiques, associées au système nerveux lui-même, régulent le comportement reproducteur.

La **liaison neurosécrétrice**, entre l'environnement externe et les processus de reproduction, est primitive et s'est probablement établie très tôt dans l'évolution animale : on la retrouve chez les invertébrés inférieurs et il est probable que la liaison hypothalamo-hypophysaire était déjà présente chez les formes primitives de vertébrés. L'étude des vertébrés existants montre que sa signification dans la reproduction s'est accrue au cours de la phylogénèse.

Chez certains agnathes (pétromyzontidés), l'hypophysectomie a des effets beaucoup moins drastiques que chez les gnathostomes. Chez le mâle de la lamproie, cette opération retarde mais n'élimine pas la production de spermatozoïdes. Chez la femelle, la croissance de l'ovaire est postposée mais les oocytes en développement ne dégènèrent pas. Chez tous les autres vertébrés, l'ablation de l'hypophyse conduit à la cessation de la spermatogenèse et à l'atrésie des ovaires. Ces études concernant les lamproies suggèrent que pendant la phylogénèse, l'hypophyse antérieure a d'abord exercé un effet métabolique sur la gonade en contrôlant la vitellogenèse et que son activité sur la gamétogenèse s'est formée secondairement.

Les hormones interagissent pour réguler l'activité des processus reproducteurs ; les gonadotrophines hypophysaires stimulent le tissu gonadique tandis que les stéroïdes gonadiques modulent, par un mécanisme de feedback, la sécrétion des cellules hypophysaires.

Régulation endocrinienne du cycle de reproduction

Souvent, les processus de reproduction sont récurrents et cycliques. Si le cycle est saisonnier, des changements environnementaux externes déclenchent l'activité des centres neurosécréteurs commandant la reproduction, ce qui a pour effet d'assurer les naissances à la saison la plus avantageuse pour le développement et la croissance des jeunes.

Si l'activité reproductrice se répète de façon continue, comme chez beaucoup d'homéothermes et chez certains poïcylothermes tropicaux, les contrôles sont endogènes et dépendent de mécanismes de feedback internes vers les centres neurosécréteurs.

Il y a un parallélisme évident entre les contrôles hormonaux ovarien et testiculaire chez les vertébrés. Chez les femelles de mammifères, une phase lutéale est associée à la viviparité et a été construite sur la phase folliculaire, avec le développement d'une nouvelle glande endocrine, le **corps jaune**.

Celui-ci sécrète en grande quantité de la **progestérone** sous le contrôle de l'hypophyse, ce qui assure la gestation. Chez certains mammifères, le **placenta** acquiert aussi des fonctions endocrines, et prend le relais des hormones hypophysaires et gonadiques.

Chez les poissons, des **gonadotrophines hypophysaires** comparables à celles des tétrapodes induisent, en même temps que la stéroïdogenèse, la maturation des ovocytes et l'ovulation chez la femelle, et la spermatogenèse chez le mâle.

Les **ovocytes** se développent à l'intérieur d'un **follicule** composé d'une ou plusieurs couches de cellules épithéliales qui constituent la *granulosa*, dont la fonction primordiale est de fournir les matériaux nécessaires à la formation du vitellus et d'assurer la croissance de l'œuf.

Les œufs à maturité peuvent être pondus dans la cavité péritonéale et recueillis par un oviducte. Chez certains téléostéens, les œufs sont déchargés dans une cavité ovarienne qui se continue par un oviducte court. C'est dans ce type d'ovaire qu'une gestation folliculaire ou ovarienne peut se produire chez les espèces de poissons **vivipares**.

Chez les cyclostomes, les téléostéens et les sélaciens, qu'ils soient vivipares ou non, on peut observer des corps jaunes dans les ovaires comparables à ceux qui se forment chez les femelles de mammifères.

Ce sont les cellules de la *granulosa* et de la *thèque* du follicule ovarien qui sont responsables des sécrétions stéroïdiennes qui assurent le développement du tractus génital femelle et la maturation des ovocytes. Les œstrogènes (17- α oestradiol) activent chez les poissons la synthèse de vitellogénine par le foie et son incorporation par les ovocytes.

Le taux sanguin de **progestérone** (17-20-hydroxyprogestérone) augmente pendant la dernière phase préovulatoire de la maturation des gonades et l'ovulation. Des taux élevés de progestérone pendant la période postovulatoire peuvent aussi réguler les conditions de passage des œufs dans l'oviducte avant qu'ils ne soient déchargés lors du frai.

Les hormones androgènes, représentées principalement chez les téléostéens par la 11-keto-testostérone sont sécrétées par la gonade mâle. Elles assurent son développement et la formation des spermatozoïdes ainsi que la mise en place des caractères sexuels secondaires.

Les migrations de reproduction

Chez la plupart des poissons, les migrations de reproduction sont un événement récurrent du cycle biologique avec des comportements caractéristiques mais aussi des dépenses énergétiques qui peuvent atteindre temporairement des

niveaux très élevés. Il peut s'agir de voyages transocéaniques comme de parcours très locaux. Le déroulement général est génétiquement fixé et caractéristique de l'espèce. Son déclenchement, le comportement résultant et les adaptations métaboliques sont finement régulés par des contrôles neuroendocriniens.

Le **stimulus déclenchant** est un événement environnemental, un changement d'un facteur physique, chimique ou biologique ou une combinaison de ceux-ci. Ces signaux activent une voie neurohumorale qui contrôle l'activité des glandes endocrines. Les hormones libérées en retour induisent, au niveau du système nerveux central, le **comportement migrateur**.

Beaucoup de poissons entreprennent leurs migrations reproductrices au moment où ils n'ont plus de nourriture, si bien qu'ils puisent dans leurs tissus corporels le matériel nécessaire au développement des gonades et l'énergie de la migration. Ces deux aspects atteignent leur sommet dans la migration du saumon du Pacifique. Les espèces amphibiotiques qui passent de l'eau de mer à l'eau douce ou *vice versa* subissent aussi un stress osmotique.

Les poissons utilisent régulièrement les **courants marins** pour faciliter le transport des jeunes vers des zones de développement favorables et pour assurer la dispersion des reproducteurs vers des zones de nutrition. L'exemple classique est celui de l'anguille européenne dont les larves leptocéphales utilisent, pendant leur voyage, le courant du Gulf Stream qui les ramènent vers les côtes européennes. La dérive des œufs et des larves de beaucoup d'espèces de poissons marins commence à être bien connue et le transport par les courants marins fait partie intégrante des mécanismes migratoires.

Migration du hareng atlantique

Un premier exemple est donné par les migrations du hareng atlantique. On distingue essentiellement trois populations de harengs au large des côtes européennes avec des zones de ponte et de nutrition différentes. Parmi celles-ci le **hareng côtier** est relativement sédentaire.

Le **hareng atlantique** voyage dans les eaux océaniques depuis la mer de Norvège et la mer de Barents jusqu'aux côtes atlantiques des îles Britanniques et du Groenland et au Skagerrak. Les adultes entreprennent de longues migrations en eaux profondes entre leur **zone de nutrition** au nord de l'Islande et leur **zone de reproduction** située particulièrement sur les côtes ouest de la Norvège, sud et ouest de l'Islande et ouest de l'Ecosse. La reproduction s'effectue à la fin de l'hiver et au début du printemps.

Le **hareng de la mer du Nord** vit sur le plateau continental de la mer du Nord et des eaux adjacentes : Skagerrak, Kattgat, la baie sud de la mer du Nord, la mer d'Irlande et la côte ouest de l'Ecosse. Il se reproduit plutôt à la fin de l'été et en automne.

Les deux populations migratrices se distinguent encore par un certain nombre de caractères morphologiques et aussi par leur longévité, leur croissance, leur fécondité. Le hareng Atlantique atteint une taille supérieure, l'âge de la première maturité de reproduction est plus tardif et le jeune met plus de temps pour rejoindre un banc effectuant une migration de reproduction.

Le développement cyclique des gonades est caractéristique et présente 8 stades, depuis le juvénile jusqu'aux stades postreproducteurs qui permettent de définir l'état de maturation des harengs capturés. Les stades I et II correspondent aux juvéniles, les stades III et suivants, à la maturation cyclique des gonades. Au stade III, les gonades s'étalent sur environ la moitié de la cavité ventrale. Les ovaires sont orangés et les testicules grisâtres. Les œufs peuvent être distingués à l'œil nu. Au stade IV, les gonades occupent toute la longueur de la cavité générale. La couleur des ovaires tend vers le jaune et les testicules deviennent blanchâtres. Au stade V, les gonades remplissent la cavité générale. Au stade VI, les gonades sont matures et les œufs sont transparents. Les œufs et le sperme peuvent s'écouler spontanément. Au stade VII, les gonades sont vides et injectées de sang. Au stade VIII, les gonades ont retrouvé une consistance ferme et une taille plus grande qu'au stade II. Elles prennent une couleur vineuse.

Ces changements cycliques des gonades sont sous dépendance hormonale et contemporains de la migration reproductrice. Les harengs effectuent aussi des migrations verticales journalières. Ils arrivent en surface au crépuscule et descendent sur le fond à l'aube. Leurs migrations reproductrices s'effectuent en profondeur et, contrairement à la plupart des autres poissons marins, ils déposent leurs œufs sur le fond.

Migration du cabillaud

Les migrations des cabillauds *Gadus morhua* dans la mer de Barents ont été beaucoup étudiées (**fig. 104**).

Pendant les mois d'été, ils se trouvent à faible profondeur sur leurs territoires de nutrition. Fin septembre, ils entreprennent leurs migrations de reproduction vers les côtes de Norvège, où ils arriveront au mois de janvier, et s'enfoncent dans les eaux profondes. Les immatures ont aussi des territoires d'hivernage et suivent les migrations des adultes mais n'arriveront pas jusqu'aux lieux de reproduction. Les migrations des juvéniles comportent des parcours de 200 à 400 kilomètres, ceux des adultes plus de 1000 kilomètres. Plus l'individu tend vers la maturité sexuelle, plus sa migration est longue. Il peut se rapprocher des côtes de Norvège et effectuer alors près de 1000 kilomètres. Dans ce cas, on voit que l'activité thyroïdienne est fonction de la durée de la migration.

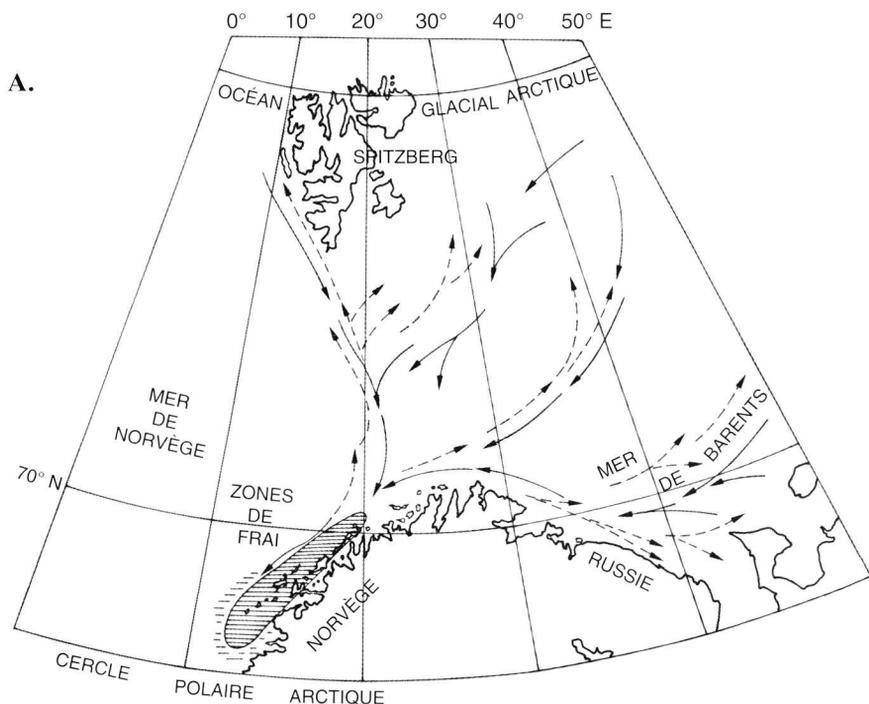


Fig. 104. Migrations du cabillaud dans la mer de Barents.

A. Déplacements des poissons adultes en provenance des zones de nutrition au large du Spitzberg vers leurs zones de reproduction situées dans le Vestfjord en Norvège.

B. Déplacements des poissons immatures vers leurs aires d'hivernage dans la mer de Barents.

Les flèches solides indiquent les migrations vers les zones de reproduction et d'hivernage qui sont hachurées. Les flèches en pointillés indiquent les mouvements de retour vers les zones de nutrition (d'après WOODHEAD, 1975).

On peut en effet observer chez le cabillaud des variations saisonnières du développement de la **glande thyroïde** en liaison avec les migrations de reproduction. La glande est relativement inactive pendant le printemps et l'été sur les territoires de nutrition. Son activité devient apparente en septembre et octobre quand la migration commence, et atteint un maximum en janvier lorsque les poissons approchent des côtes de Norvège. Après le frai, il y a une chute de la croissance des cellules folliculaires thyroïdiennes qui retournent à leur taille initiale. Il est difficile de dire si la maturation des gonades qui suit le même cycle affecte ou non le fonctionnement de la thyroïde. Chez les juvéniles, on observe aussi une activation de la thyroïde alors que la maturation des gonades ne se produit pas, la migration se terminant, dans ce cas, de façon précoce.

Chez le requin *Squalus acanthias*, on peut dissocier, de façon évidente, les activités migratoires des activités reproductrices. C'est un sélacien ovovivipare chez qui la migration intervient chaque automne à partir des aires de nutri-

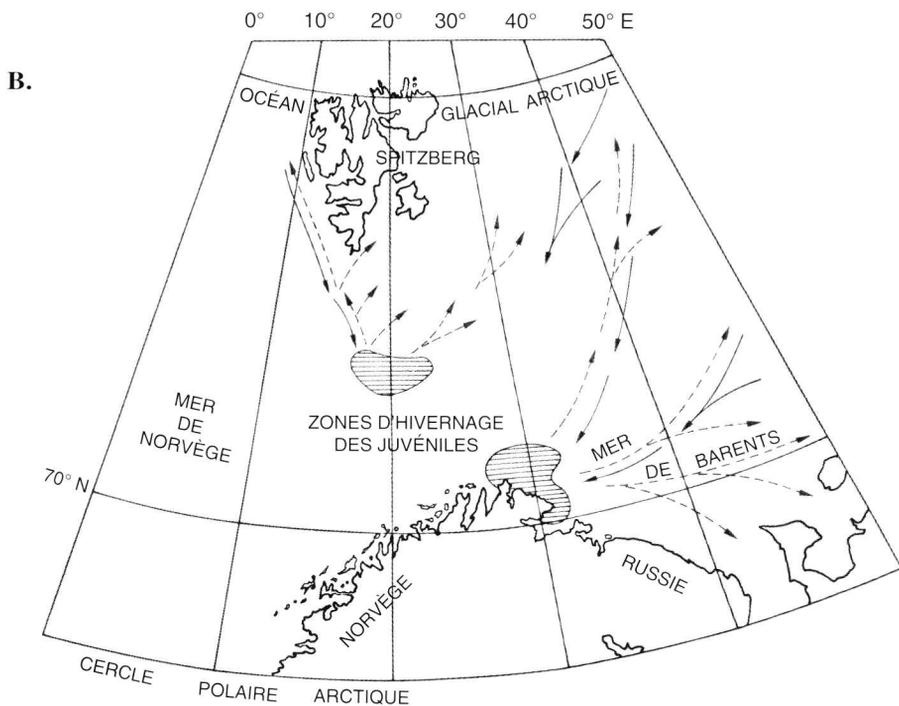


Fig. 104. Migration of the Atlantic cod in the Barents Sea.

A. Adults migrate from their northern feeding grounds to their main spawning ground inside the Norwegian Vestfjord.

B. Juveniles complete their migration in the wintering areas in the Barents sea. Solid arrows indicate migrations to spawning or wintering grounds (hatched areas) and dashed arrows return movements to the feeding grounds.

tion au large de l'Ecosse du Nord, vers les côtes de Norvège. Il effectue un voyage inverse au printemps. La migration s'accompagne d'une activité intense de la glande thyroïde, même chez les femelles qui subissent une gestation de deux ans.

Une expérience de pose d'implants chez des cabillauds matures et immatures, capturés au large de la Russie et relâchés à ce niveau, montre que les migrations s'effectuent vers l'ouest et que les individus repêchés et qui avaient reçu de la thyroxine, ont migré beaucoup plus loin et plus vite que les individus-contrôles.

La migration des cabillauds s'accompagne aussi d'un développement de la **glande interrénaie**. Chez le cabillaud de la mer de Barents, la glande interrénaie est peu active en été. Fin novembre, les premiers signes d'une activité sécrétoire deviennent apparents.

Cette activité s'accroît pendant les mois d'hiver, atteint un maximum en janvier et se maintient pendant toute la période de reproduction. L'activité décroît alors en mai-juin chez les poissons qui ont frayé.

L'augmentation d'activité apparaît à un moment où la migration est déjà engagée. Ce démarrage coïncide avec l'appauvrissement de la nourriture en hiver, mais aussi avec la croissance rapide des gonades à laquelle s'ajoute, chez la femelle, la vitellogénèse. Ce changement est donc lié à une période d'accroissements des besoins à la fois pour la maturation des gonades et pour l'activité motrice intense de la migration. On fait les mêmes observations chez les cabillauds immatures qui regagnent leurs aires d'hivernage. En fait, les **corticoïdes** augmentent le catabolisme des protéines et des lipides et la **gluconéogenèse**, c'est-à-dire la formation du glycogène à partir de ce catabolisme.

Pendant la migration, le cabillaud perd 4 à 15 % de son poids éviscéré. La teneur en eau de ses muscles augmente de 3 %. Le foie perd 5 à 12 % de son poids. Alors que chez le cabillaud adulte en condition de repos sexuel, les gonades représentent 1% du poids, sur les lieux de reproduction, les ovaires atteignent 7 % du poids de la femelle et les gonades mâles 11 % du poids corporel. L'accumulation de vitamine A dans l'ovaire est liée à l'apparition de la vitellogénèse. Son taux sanguin augmente en même temps que le taux de calcium circulant (calcémie). Ces changements sont liés à la sécrétion d'œstrogènes qui favorisent la production de **vitellogénine** par les cellules du foie. La vitellogénine, transportée par le courant sanguin vers l'ovaire, est un précurseur de la phospholipoprotéine qui constitue le vitellus.

La migration des poissons est donc une période de stress durant laquelle une sécrétion de corticoïdes accrue assure la mobilisation des réserves lipidiques, l'accroissement du catabolisme des protéines et leur conversion en carbohydrates.

Chez le saumon du Pacifique, la migration de reproduction s'accompagne d'une élévation des corticostéroïdes sanguins qui atteint des niveaux tels qu'on leur impute l'émaciation de l'animal et sa mort après la reproduction.

Ces événements neuroendocriniens peuvent donc se résumer comme suit. A l'automne, la modification du régime lumineux active des voies neuro-humorales qui augmentent des sécrétions neuroendocrines spécifiques qui ont pour effet d'accroître l'excitabilité nerveuse centrale et d'abaisser les seuils de la sensibilité périphérique. L'activité locomotrice s'intensifie et les poissons ont une tendance à nager à contre-courant. C'est la direction du courant qui dirige les cabillauds vers leurs territoires de reproduction. Ces effets sont dus à la thyroxine, qui joue un rôle majeur dans le déclenchement de la migration. Par la suite, les sécrétions de corticotrophines assurent la couverture des besoins énergétiques, et celles de gonadotrophines, la maturation du système reproducteur.

Migration des poissons amphibiotiques

Les poissons amphibiotiques qui effectuent leur migration en passant de l'eau de mer à l'eau douce, ou l'inverse, ont un **stress osmotique** supplémentaire. Le contrôle endocrinien de l'osmorégulation chez les poissons est complexe et extrêmement variable suivant les espèces. Globalement, la régulation de la **balance hydrique et ionique** fait intervenir les hormones de la neurohypophyse, la prolactine, les minéralocorticoïdes. Les hormones de l'urophyse, des corps ultimobranchiaux et des corpuscules de Stannius interviennent également.

Chez l'anguille, adaptée à l'eau douce, le corps perd des ions et gagne de l'eau. Le **cortisol** favorise le pompage du sodium par les branchies, le tube digestif et la vessie urinaire. En synergie, la **prolactine** réduit la perméabilité à l'eau de la peau, des branchies, de la vessie, du tube digestif. En eau de mer, le processus est inversé ; les anguilles adaptées à ce milieu boivent de l'eau de mer pour remplacer l'eau perdue à la fois par osmose et dans l'urine. Les ions ingérés sont absorbés par le tube digestif et sont excrétés au niveau des branchies, notamment par la pompe à sodium. Le **cortisol** stimule le mouvement sortant des ions sodium au niveau des branchies tandis que l'absorption d'eau est favorisée au niveau du tube digestif par l'absence de sécrétion de prolactine chez les poissons adaptés à l'eau de mer.

Migration des saumons

A la fin du printemps, les **saumons atlantiques** (*Salmo salar*), en provenance de la mer, commencent à remonter les cours d'eau où ils sont nés. Ils sont devenus adultes après avoir passé 2 à 4 ans en mer. Se présentent aussi devant les estuaires de jeunes saumons immatures appelés castillons ou madeleinaux.

Pendant qu'il remonte la rivière, l'adulte ne se nourrit pas. La ponte débute à la fin de l'automne. L'éclosion des alevins se produit au début du printemps suivant après une longue période d'incubation qui dépend de la température de l'eau. Leur croissance peut prendre de 1 à 4 ans selon le climat. Quand ils ont atteint une taille d'une quinzaine de centimètres, les jeunes saumons, appelés **tacons ou « parr »**, subissent une métamorphose (smoltification) qui les transforme en saumoneaux ou « **smolt** ». Pendant la smoltification, les tacons deviennent argentés et perdent les marques bleues qui couvraient leurs flancs. A ce moment, les smolts commencent leur migration vers la mer mais pas nécessairement tous en même temps.

Le **saumon du Pacifique** du genre *Oncorhynchus* présente le même cycle de vie, mais avec certaines variations. Par exemple, *O. keta* et le saumon rose *O. gorbuscha* naissent près de la mer et assument une vie océanique très tôt après l'éclosion. Chez ces espèces, il y a suppression de l'étape « parr ».

La smoltification s'accompagne d'une augmentation de la teneur en **thyroxine** du plasma sanguin, qui induit entre autres l'épaississement de l'épiderme et le dépôt de cristaux de guanine correspondant à l'argentation des smolts. La thyroxine augmente aussi l'**activité motrice** des jeunes saumons et leur préférence pour des eaux salines. Le **cycle lunaire**, en plus de la photopériode et de la température, paraît jouer un rôle déterminant dans la migration descendante des smolts, qui est maximale à la pleine lune. Le pic de thyroxine sanguin intervient quant à lui lors de la nouvelle lune. La périodicité lunaire dans l'activité thyroïdienne est particulièrement évidente chez des jeunes saumons maintenus en conditions d'élevage au-delà du moment de leur migration vers la mer.

Les jeunes smolts restent dans l'estuaire un certain temps, puis effectuent un parcours en mer qui peut durer plusieurs années. Lorsqu'ils ont atteint leur maturité sexuelle, ils reviennent vers leur rivière natale. Cette phase est caractérisée par un arrêt de la nutrition. La sécrétion des hormones thyroïdiennes diminue alors que celle des **hormones corticotropes** et **gonadotropes** augmente.

Les glandes interrénales sont suractivées et produisent des taux très élevés de **corticoïdes** pour faire face aux demandes énergétiques de la migration. Le catabolisme protéique anormalement accru peut conduire à une **dégénérescence** de certains organes comme le foie, l'estomac, la rate, et en fin de compte de la thyroïde et de l'hypophyse, alors que d'autres organes s'hypertrophient, comme la peau et le pancréas endocrine. Ces effets, liés à des taux exceptionnellement élevés de corticoïdes, s'observent chez l'animal expérimental comme dans les cas pathologiques humains. En fait on pense que ces taux sanguins excessifs sont liés à un déficit de l'excrétion des stéroïdes, en même temps qu'à l'action directe des **hormones gonadiques** sur la glande interrénale.

Chez le mâle, la surproduction d'**androgènes** a pour effet, particulièrement chez le saumon rose du Pacifique, d'amplifier le développement des caractères sexuels secondaires : formation d'une bosse dorsale, accroissement énorme de la tête et de la mâchoire inférieure qui s'oppose finalement à la prise de nourriture. A ce stade précédent de peu la mort, le saumon est appelé bécard.

Migration de l'anguille

Au cours de sa vie, l'anguille atlantique entreprend ce qui paraît être un voyage circulaire. La reproduction se passe dans la mer des Sargasses, au sud-est des Bermudes. Le premier stade du développement de l'œuf, que l'on a décrit en milieu marin, est celui de la **larve leptocéphale**, transparente et en forme de feuille. Les larves, qui ont 5 mm de long, sont transportées par le Gulf Stream ou plus au nord, vers les côtes américaines. Après une année passée dans l'océan, certains leptocéphales se métamorphosent en **civelles**, qui remontent les fleuves d'Amérique du Nord. D'autres passent une année de migration supplémentaire vers les côtes européennes avant de se métamorphoser et de pénétrer dans les estuaires des fleuves européens. Une troisième population se déplace pendant une nouvelle année dans l'océan Atlantique, pour atteindre la

mer Méditerranée. Les populations américaines et européennes sont considérées par certains comme des espèces différentes, *A. rostrata* et *A. anguilla* respectivement, en raison essentiellement du fait que l'anguille américaine possède 8 ou 10 vertèbres de moins que l'anguille européenne.

Après plus de 10 ans de séjour dans les eaux douces, l'**anguille jaune** subit une nouvelle transformation. Elle développe une couleur argentée sur les flancs et de grands yeux caractéristiques des poissons habitant la zone mésopélagique. Elle nage en descendant les rivières vers l'océan, et s'enfonce dans les eaux profondes en direction de son aire de reproduction présumée, où elle est supposée mourir.

La transformation de l'anguille jaune en **anguille argentée** se produit sous l'influence de la **thyroxine**. La migration dans l'eau de mer, alors que le poisson cesse de se nourrir, s'accompagne d'un développement des glandes interrénales qui vont assurer, par la sécrétion de cortisol, l'**adaptation à l'eau de mer**.

Ce n'est qu'après trois mois de séjour dans l'eau de mer que la **maturation gonadique** va commencer. Chez l'anguille argentée, la fonction gonadique est bloquée au niveau hypothalamo-hypophysaire. Il y a une **double inhibition** qui s'exerce sur la sécrétion d'hormone gonadotrope par l'hypophyse : le facteur de libération hypothalamique n'est pas sécrété, et d'autre part, des neurones dopaminergiques exercent une inhibition directe sur les cellules hypophysaires. L'augmentation de la **pression hydrostatique** paraît être un élément indispensable à la levée de ces inhibitions. La diminution de l'**éclaircissement** en profondeur pourrait être un autre facteur, comme le montrent des expériences d'immersion d'anguilles à différentes profondeurs (450 et 870 m). Par ailleurs, la maturité gonadique a pu être obtenue en aquarium par injection du facteur hypothalamique et d'un antidopaminergique.

4.4. Contrôles neurosécréteurs chez les invertébrés

Le système endocrinien des invertébrés est dominé par les **neurosécrétions**. Les invertébrés inférieurs ont déjà un certain nombre de neurohormones impliquées dans les processus morphogénétiques comme le développement, la croissance, la régénération et la maturation gonadique.

Chez les invertébrés supérieurs, le système tend à devenir plus complexe, par le nombre de neurohormones et de glandes endocrines et par le nombre de fonctions physiologiques qu'elles régulent. Des contrôles endocriniens de fonctions telles que la ponte des œufs, l'osmorégulation, la régulation du rythme cardiaque et du niveau des métabolites dans l'hémolymphe, les changements de coloration sont observés dans les phyla supérieurs d'invertébrés, comme les **annélides**, les **mollusques** et les **arthropodes**. La présence chez ces animaux d'un **système circulatoire** plus élaboré favorise une distribution plus efficace des hormones dans les tissus.

Un certain nombre de circuits neuroendocriniens ont fait l'objet de nombreuses recherches. L'inhibition de la maturité sexuelle, par des hormones dites juvéniles, est un processus courant chez les invertébrés, que l'on trouve en particulier chez les annélides polychètes. Le contrôle neuroendocrinien de la détermination du sexe est décrit chez les gastropodes prosobranches qui présentent un renversement du sexe au cours de leur vie. L'étude physiologique et biochimique des commandes neuroendocriniennes du comportement de ponte des gastropodes opisthobranches permet, aujourd'hui, d'interpréter son caractère stéréotypé de façon très complète. Enfin, le pouvoir morphogénétique des hormones stéroïdes est bien illustré dans le déroulement du cycle de mue et de la régénération des appendices locomoteurs chez les crustacés.

Le contrôle de la mue chez les Crustacés

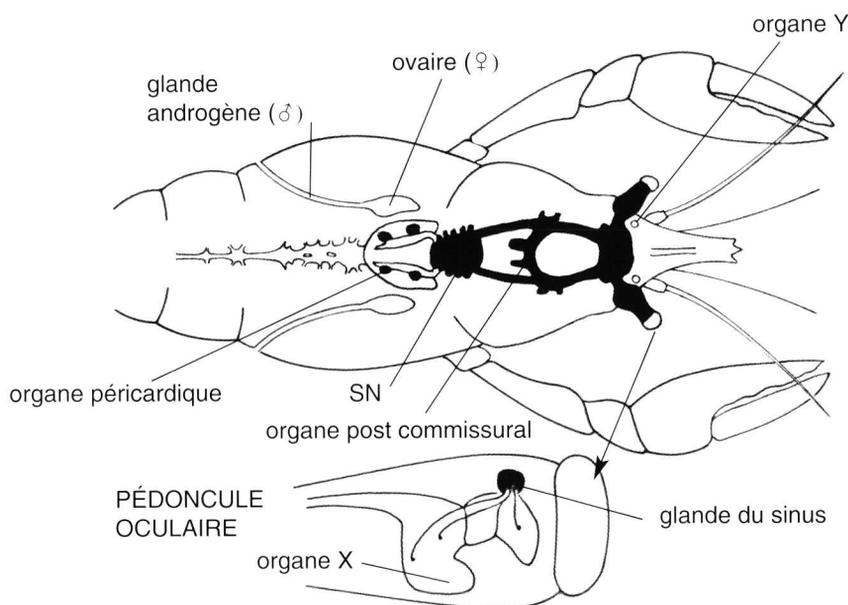


Fig. 105. Système neuroendocrinien généralisé des crustacés. Le pédoncule oculaire contient l'organe X centre neurosecréteur et la glande du sinus, organe neurohémal. Les axones des neurones sécréteurs cérébraux traversent également le pédoncule oculaire et déversent leurs sécrétions dans la glande du sinus. L'organe postcommissural et l'organe péricardique sont aussi des sites neurohémaux. Les glandes endocrines classiques sont représentées par l'organe Y, les ovaires chez la femelle et les glandes androgènes chez les mâles (simplifié d'après WITHERS, 1992).

The crustacean neuroendocrine system. The eye stalk contains the neurosecretory cells of the X-organ and the neurohemal area of the sinus gland which also receives axons from neurosecretory cells in the brain. Postcommissural organ and pericardial organ are other neurohemal areas. The paired Y-organ, the androgenic gland of male and the ovaries of female are classical endocrine glands.

Le système endocrinien des crustacés comprend des glandes endocrines classiques et des centres neurosécréteurs. Les **organes Y** sont situés au niveau de la partie antérieure de la cavité branchiale. Ce sont des glandes endocrines sans connexion nerveuse, formées d'un épaissement épidermique qui sécrète l'**hormone de mue**. Les autres glandes endocrines sont représentées par le tissu ovarien et les glandes androgéniques situées sur les canaux déférents (**fig. 105**).

Les pédoncules oculaires contiennent différents centres neurosécréteurs qui constituent l'**organe X** et déversent leur produits de sécrétions dans la **glande du sinus** qui est l'organe neurohémal. Des prolongements de neurones cérébraux se projettent au niveau du pédoncule oculaire. Les organes postcommissuraux et les organes péricardiques constituent d'autres centres neurosécréteurs.

Beaucoup de processus physiologiques et comportementaux sont régulés par les neurohormones chez les crustacés. Ils incluent la rythmicité circadienne et tidale, la locomotion et le contrôle des postures, l'adaptation chromatique, une variété de fonctions métaboliques, l'osmorégulation, la mue, la croissance, la régénération, le développement gonadique, la physiologie de la reproduction, l'activité cardiaque, la digestion. On n'envisagera en détail que le contrôle de la mue.

Les différents stades de la mue

L'**exosquelette** rigide limite la croissance de l'animal. Celui-ci procède donc périodiquement à son remplacement complet. Ce phénomène s'appelle l'**ecdysis** ou encore l'exuviation. On utilise le système de subdivisions de DRACH pour préciser chacune des périodes du cycle de mue, en se basant sur les modifications des téguments.

La période préparatoire constitue la **proecdysis** (stades D1 à D4), pendant laquelle interviennent des changements au niveau des téguments mais aussi des changements métaboliques importants. L'épiderme se sépare de l'ancienne cuticule et commence à sécréter la prochaine exocuticule. Pendant ce temps les matériaux de l'ancienne cuticule sont réabsorbés et transférés dans l'hémolymphe qui accumule les acides aminés et un pigment caroténoïde (**astaxanthine**) d'origine alimentaire. Le **calcium** est précipité sous forme de concrétions, soit dans l'estomac sous forme de gastrolithes ou dans d'autres localisations. Lors de l'ecdysis, certaines espèces mangent l'exuvie et en assurent ainsi le recyclage. La mue s'accompagne d'une atrophie musculaire des membres qui doivent être extirpés par les ouvertures étroites des segments basaux des pattes. Les muscles contiennent une protéase spécifique dépendante du calcium.

A l'**ecdysis** (stades E1 et E2), l'animal émerge avec un squelette plastique qui va être tendu par absorption d'eau et gonflement des tissus.

A la **métecdysis** (stades A et B), il y a formation de l'endocuticule qui se charge de calcium. Les muscles s'hypertrophient. La période de repos tégumentaire, parfois appelée intermue, correspond au stade C. Au cas où celle-ci est d'une certaine durée, elle se termine par l'**anecdysis** (stade C4).

Le nombre et le déroulement des mues dépendent de chaque espèce. Le homard rejette périodiquement sa cuticule jusqu'à la fin de sa vie, tandis que l'araignée de mer *Maia squinado* effectue une dernière mue au moment de sa maturité sexuelle. Il est évident que dans ce cas la croissance est arrêtée.

Hormone de mue

La mue est sous la dépendance des sécrétions de l'organe Y, qui produit un stéroïde, l'ecdysone. L'organe Y est une glande plus ou moins compacte située en avant de la chambre branchiale. Son rôle est obligatoire dans le déclenchement de la mue. Dans la plupart des cas, l'ablation de l'organe Y produit un arrêt permanent du cycle de mue. La concentration de l'hormone dans l'hémolymphe varie pendant le cycle. Au stade A, juste après la mue, le titre est faible. Chez le crabe *Pachygraspus crassipes*, on note un pic pendant le stade B, avec un retour au niveau basal, au stade C pendant l'intermue. Chez *Homarus americanus*, la concentration reste faible pendant la postmue et l'intermue. Dans tous les cas, il y a un accroissement important pendant la pré-mue, qui chute précipitamment juste avant l'ecdysis (fig. 106).

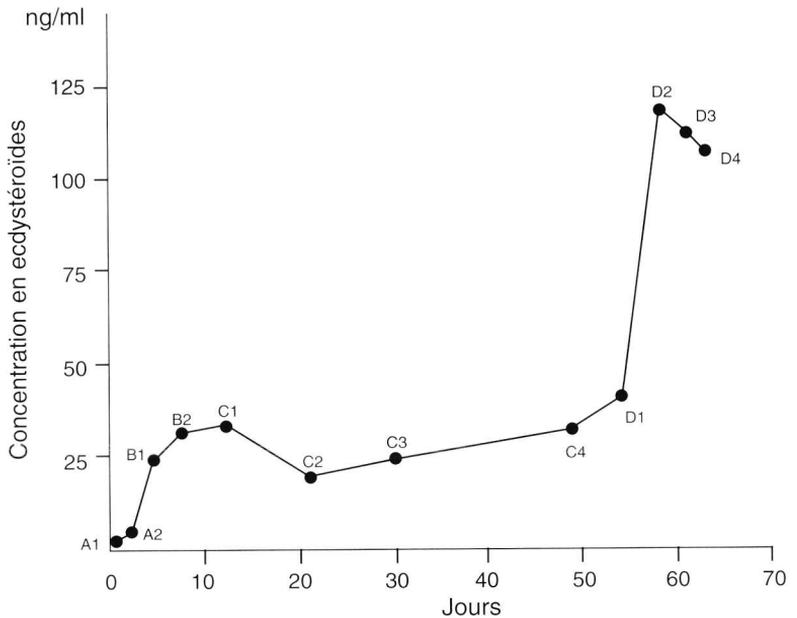


Fig. 106. Déclenchement de la mue par la sécrétion d'ecdystéroïdes. La courbe suit la teneur en ecdystéroïdes de l'hémolymphe chez le crabe *Pachygraspus crassipes* adulte pendant les différents stades du cycle de mue. Celle-ci atteint un pic pendant le stade D correspondant à la proecdysis (d'après CHANG *et al.* in LAUFER *et al.*, 1988).

Initiation of molting by ecdysteroids. Curve shows the levels of hemolymph ecdysteroids during the molt cycle of the adult crab Pachygraspus crassipes. Peak level is reached during the proecdysis (stage D).

Hormone inhibitrice

L'ablation des pédoncules oculaires, comprenant l'**organe X** et le site neurohémal de la **glande du sinus**, provoque la mue (**fig. 107**).

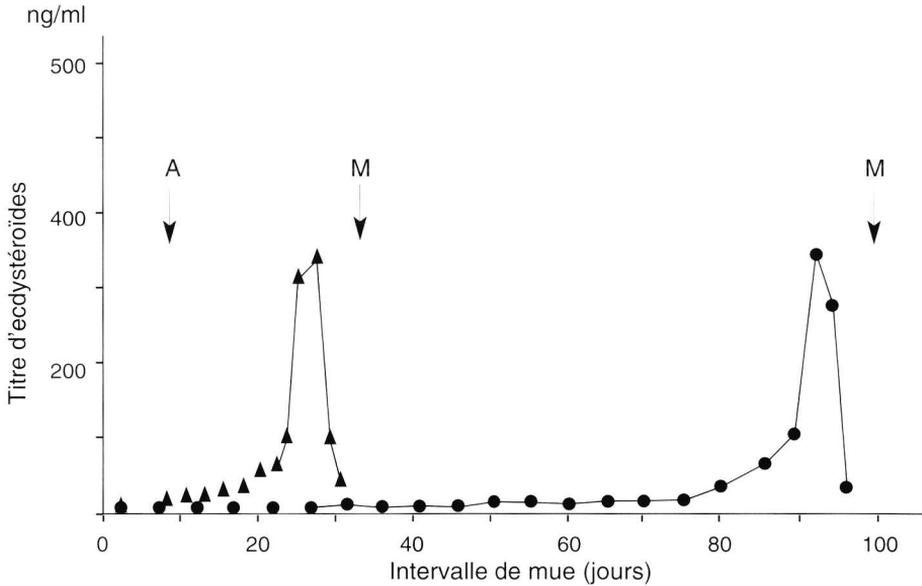


Fig. 107. Déclenchement précoce de la mue par ablation des pédoncules oculaires chez *Homarus americanus*. Le pic d'ecdystéroïdes de l'hémolymphe indique la période de prémue. Des juvéniles (▲) ont subi l'ablation des pédoncules oculaires 7 jours après la mue. Un autre groupe sert de témoin (●). A et M représentent respectivement le moment de l'ablation et celui des mues des deux groupes (d'après CHANG, 1985, in LAUFER *et al.*, 1988).

Accelerated molting by eyestalk ablation during the course of the molt cycle of juvenile Homarus americanus. Fast increase in hemolymph ecdysteroids levels indicates the premolt period. Lobsters were either eyestalk-ablated 7 days postmolt (▲) or left intact (●). A indicates the time of ablation and M the time of molt.

Il s'ensuit une accélération des cycles de mue successifs, qui conduit à une croissance beaucoup plus rapide de l'animal. Ce type d'expériences, répétées chez de nombreuses espèces de crustacés, a mis en évidence l'existence d'un facteur neuroendocrinien inhibiteur de la mue appelé **MIH** (*molting inhibiting hormone*). C'est un peptide de faible poids moléculaire, apparenté aux octapeptides neurohypophysaires des vertébrés qui miment son action inhibitrice. Celle-ci se situe au niveau des organes Y, en bloquant la sécrétion des ecdystéroïdes. L'étape limitante serait l'entrée de cholestérol — précurseur de la synthèse de stéroïdes — dans les cellules sécrétrices. La sécrétion de MIH est contrôlée par un médiateur central, la sérotonine.

La fréquence des mues est influencée par un ensemble de **facteurs externes** comme la luminosité, la photopériode, la température de l'eau, la salinité, la présence des congénères, et ce de façon très variable suivant les espèces. La qualité de la nutrition paraît jouer un rôle déterminant.

De façon générale, la **reproduction** postpose la mue suivante chez les femelles qui transportent entre leurs appendices ventraux des embryons en cours de développement.

Influence de la régénération et de l'autotomie

Par contre la perte d'un ou plusieurs appendices locomoteurs est un facteur déclenchant puissant de la mue, parfois plus puissant que l'ablation des pédoncules oculaires. Certains crustacés sont capables de s'amputer volontairement d'un ou plusieurs membres, en réponse à une agression. Ce processus d'autotomie se produit à un endroit du membre où la **régénération** va se dérouler de façon favorable.

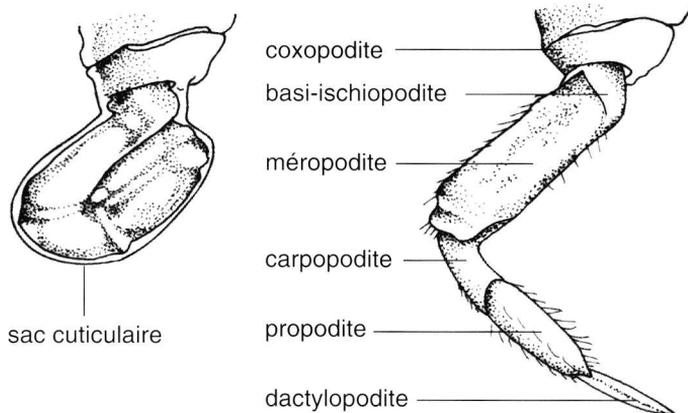


Fig. 108. Régénération d'un appendice locomoteur chez *Uca pugilator*. A gauche, l'ébauche de l'appendice replié sur lui-même dans un sac cuticulaire. A droite, l'appendice déplié après la mue (d'après HOPKINS in LAUFER *et al.*, 1988).
Regeneration following autotomy in the crab Uca pugilator. Drawings show a limb bud inside its cuticular sac (left) and an unfolded post-ecdysial walking leg (right).

La capacité de reconstruire des tissus perdus ou endommagés est particulièrement développée chez les arthropodes, qui présentent des périodes de croissance intermittentes. La possibilité de régénération porte sur les antennes et les membres, mais aussi chez certains décapodes, sur la partie terminale des pédoncules oculaires, y compris la glande du sinus.

La régénération la mieux étudiée est celle qui fait suite à l'**autotomie**. Il s'agit d'une réponse réflexe à une blessure qui a pour effet de briser le membre

agressé à un endroit prédéterminé. La possession de ce réflexe est limitée aux malacostracés. Il implique la présence d'un muscle particulier à la base du **basipodite**, qui produit en se contractant une cassure du membre au niveau de son articulation sur la **coxa** (**fig. 108**).

Dans un premier temps, la régénération suit le même processus que la cicatrisation d'une blessure, mais ensuite il y a formation d'un blastème à partir duquel va se construire un nouvel appendice. Immédiatement, l'animal procède à la fermeture de l'orifice, en élaborant un **septum** conjonctif qui s'étend sur la coxa et qui est gonflé dans l'orifice, de façon à limiter la perte d'hémolymphe et l'infection bactérienne. Un bourgeonnement épidermique, avec sécrétion cuticulaire, assure la fermeture de la plaie. Des cellules épidermiques migrent ensuite en profondeur sous la croûte ainsi formée, avec d'autres cellules qui se différencient, entrent en mitoses et vont former l'ébauche du nouveau membre. Il y a différents stades, depuis la papille externe indifférenciée qui, après une **croissance basale** rapide, atteint un volume constant en quelques jours. Après l'arrêt des mitoses, un stade de différenciation commence avec formation des muscles, établissement des synapses neuromusculaires et mise en place d'une valve pour la prochaine autotomie. Le **bourgeon** enfermé dans son sac cuticulaire contient le nouveau membre entièrement formé et complètement replié sur lui-même. Il reprend sa croissance au début de la proecdysis. Cette phase de **croissance proecdysiale** s'arrête juste avant la mue (**fig. 109**).

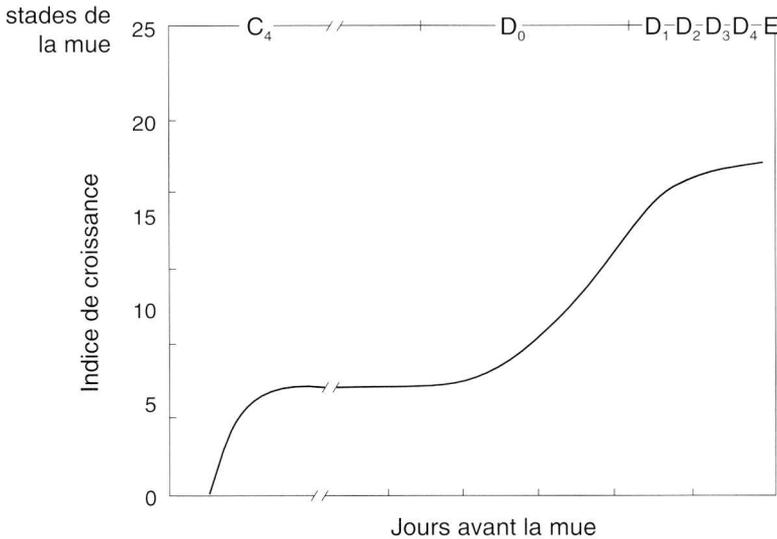


Fig. 109. Evolution de la croissance d'un membre autotomisé pendant les différents stades de la mue chez les malacostracés (d'après HOPKINS in LAUFER *et al.*, 1988). *Limb bud growth as a function of the molt cycle. Autotomy-induced regeneration appears in two phases. Basal growth forming the bud can occur at any point of the life cycle. The proecdysial growth is limited to the brief period preceding ecdysis.*

La présence des organes Y est indispensable au bon déroulement de la croissance du bourgeon, qui suit les variations des teneurs en stéroïdes de l'hémolymph. L'ablation des pédoncules oculaires supprime l'intervalle de temps entre sa phase de croissance basale et la phase de croissance proecdysiale.

L'autotomie pendant l'anecdysis accélère l'apparition de la proecdysis mais la sensibilité à ce stimulus varie d'une espèce à l'autre. Chez beaucoup d'espèces de crabes, l'ablation de plusieurs membres est nécessaire au déclenchement d'une mue précoce qui paraît dépendre d'un nombre critique caractéristique de l'espèce.

La croissance proecdysiale du bourgeon entre en concurrence avec la formation concomitante de la nouvelle carapace. Les membres régénérés sont d'autant plus petits par rapport aux membres normaux que leur nombre est élevé.

Épitoque chez les annélides polychètes

Chez les **polychètes**, les neurones sécréteurs sont situés dans les corps dorso-antérieurs et ventropostérieurs des **ganglions cérébroïdes**, dans les **ganglions supraœsophagiens** et dans les ganglions de la **chaîne nerveuse ventrale**.

La formation de segments additionnels chez l'animal immature et la régénération des segments postérieurs sont sous contrôle neuroendocrinien et dépendent de sécrétions spécifiques de neurones du **ganglion supraœsophagien** qui produisent une hormone de croissance.

Beaucoup d'axones cérébraux se terminent dans un organe neurohémal cérébrovasculaire, la **glande infracérébrale** (**fig. 110**).

Son organisation est relativement primitive. Chez *Eulalia*, il y a deux sortes de terminaisons nerveuses. Celles de type I contiennent de nombreux granules de neurosécrétions de nature peptidique ; celles de type II ne renferment qu'un petit nombre de granules, de nombreuses mitochondries, et pourraient sécréter une substance non peptidique. Sous cette couche se trouve une structure épithéliale glandulaire, la glande infracérébrale, qui joue aussi un rôle endocrinien. On y distingue des cellules qui ont l'aspect de neurones sécréteurs et dont certaines envoient des prolongements axonaux vers les ganglions cérébroïdes. Cet ensemble contrôle la maturité sexuelle.

Les polychètes en général et les **nérédiens** en particulier se reproduisent dans une migration synchronisée pendant laquelle les mâles et les femelles libèrent leurs gamètes dans la mer. Chez certaines espèces, il y a une transformation marquée du ver benthique immature (**atoque**) en un ver pélagique nageant activement (**épitoque**) (**fig. 111**).

L'individu épitoque possède un corps élargi, des yeux agrandis, des parapodes modifiés portant des lamelles natatoires foliacées surnuméraires et des soies terminées en palette. On assiste à une histolyse de la musculature pariétale et du tube digestif. On note aussi l'apparition de couleurs vives surtout

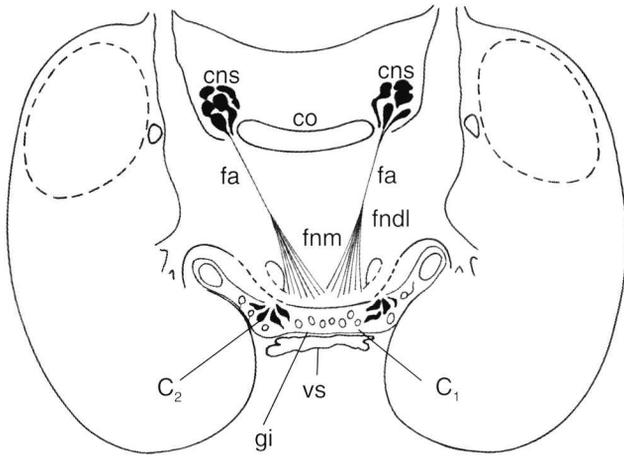


Fig. 110. Représentation du système neuroendocrinien et de la glande infracérébrale (**gi**) chez le polychète *Eulalia* : **cns**, cellules neurosécrétrices ; **co**, commissure optique ; **fa**, faisceau axonal ; **fnn**, faisceau neurosécréteur médian ; **fndl**, faisceaux neurosécréteurs dorso-latéraux ; **C₁**, cellules endocriniennes ; **C₂**, cellules neurosécrétrices ; **vs**, vaisseau sanguin (d'après WHITTLE *et al.*, 1974, in WITHERS, 1992).

Brain neuroendocrine system and infracerebral gland (gi) in the polychete Eulalia (cns, neurosecretory cell body ; co, optic commissure ; fa, axon tract ; fnn, neurosecretory tract ; fndl, dorsolateral neurosecretory tracts ; C₁, endocrine cells ; C₂, neurosecretory cells ; vs, blood vessel).

chez la femelle, variant du vert au violacé. L'épitoquie est plus ou moins prononcée suivant l'espèce. *Nereis diversicolor* se reproduit sans métamorphose alors que *Perinereis cultrifera* présente une épitoquie médiane et postérieure plus accentuée chez les mâles que chez les femelles. De plus, l'épitoquie est générale pour cette espèce sur les côtes de la Manche alors qu'elle ne se produit pas en Méditerranée. A Arcachon, les deux possibilités coexistent.

Les ganglions cérébroïdes, par l'intermédiaire de la glande infracérébrale, exercent une **activité inhibitrice** sur la maturité sexuelle et sur l'épitoquie par la sécrétion d'une **hormone juvénile** qui maintient l'animal dans un état immature. L'activité inhibitrice du cerveau décroît au fur et à mesure du vieillissement. La **lumière** paraît jouer un rôle important dans le contrôle de l'activité du système neurosécréteur cérébral. En période estivale, la reproduction s'effectue essentiellement entre le dernier et le premier quartier lunaire.

L'épitoquie n'est pas spécifique des néréidiens. Elle s'observe également chez les **Eunicidés**. Le cas d'*Eunice viridis* est particulièrement bien connu. Cette espèce vit dans les récifs coralliens des îles Samoa. A maturité, la partie postérieure chargée de gamètes se détache et flotte dans la mer. L'essaimage des tronçons postérieurs se produit avec une régularité et une abondance extraordinaires. Le phénomène dure 3 jours en octobre et en novembre, au dernier quartier de lune, à un moment où le soleil est au zénith et où l'eau est basse. Les Samoans, qui connaissent cette régularité, recueillent ces vers en grand nombre, dont ils se nourrissent et qu'ils désignent sous le nom de **palolo**.

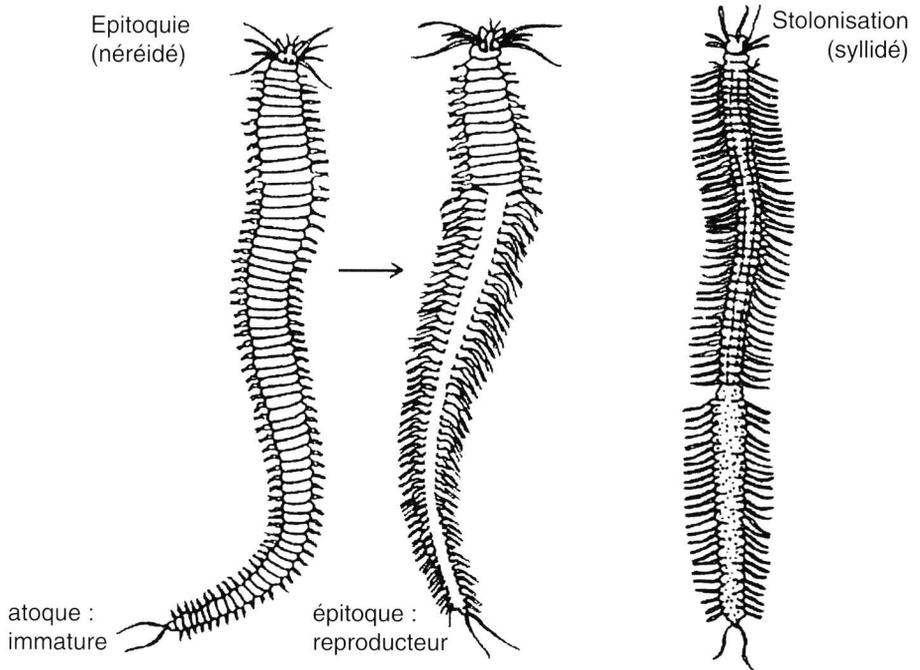


Fig. 111. Maturation sexuelle chez les annélides polychètes. A gauche, transformation d'un individu immature (atoque) en un individu reproducteur (épitoque) chez les néreïdiens. A droite, formation d'un individu reproducteur par bourgeonnement chez les syllidés (d'après CHARNIAUX-COTTON *et al.*, 1964, in WITHERS, 1992). *Sexual maturation in polychetes. External transformation (epitoky) from an immature benthic nereid to a more active swimming pelagic adult (left) and budding process in syllids (right).*

Chez les **syllidés**, on observe le phénomène de **stolonisation** qui est une phase de reproduction asexuée, dans laquelle une ou plusieurs subdivisions postérieures sont formées. Chacune d'elles peut porter une tête modifiée sans mâchoire et contient des organes sexuels à maturité. Ces fragments se séparent de leur parent et nagent ensuite ensemble vers les lieux de reproduction pélagique. La stolonisation paraît dépendre de **facteurs endocriniens sous-œsophagiens**.

Protandrie chez les gastropodes prosobranches

Les systèmes endocriniens des mollusques sont surtout bien étudiés chez les gastropodes prosobranches, opisthobranches et pulmonés. Beaucoup d'études ont été consacrées au contrôle de la reproduction, qui est particulièrement complexe chez les mollusques hermaphrodites.

Les prosobranches sont généralement **gonochoriques**, c'est-à-dire que les sexes sont séparés mais, chez un certain nombre, on observe le phénomène de protandrie, c'est-à-dire un **renversement du sexe**, avec une **phase initiale mâle**, suivie d'une phase intermédiaire hermaphrodite, et une phase femelle terminale. C'est le cas chez *Crepidula fornicata* et *Patella vulgata*.

Chez ces espèces, la gonade juvénile est bisexuée. Les cellules gonadiques mises en culture se différencient en cellules femelles de façon spontanée. Si on ajoute au milieu de culture des extraits de ganglions cérébraux ou de l'hémolymphe de spécimens en phase mâle, la différenciation des cellules gonadiques se fait dans un sens mâle. Il existe donc un **facteur masculinisant** dans les ganglions cérébraux.

Le **renversement du sexe** n'implique pas seulement le changement de sexe de la gonade mais aussi la transformation de tout l'appareil génital. Celui-ci comporte, chez le mâle, des spermiductes, des vésicules séminales, une gouttière séminale externe, et un pénis non invaginable. Tout cet appareil subit un réarrangement lors de l'inversion du sexe. L'appareil femelle comprend des oviductes avec réceptacles séminaux, un utérus et un vagin. La transformation implique la régression complète du pénis (**fig. 112**).

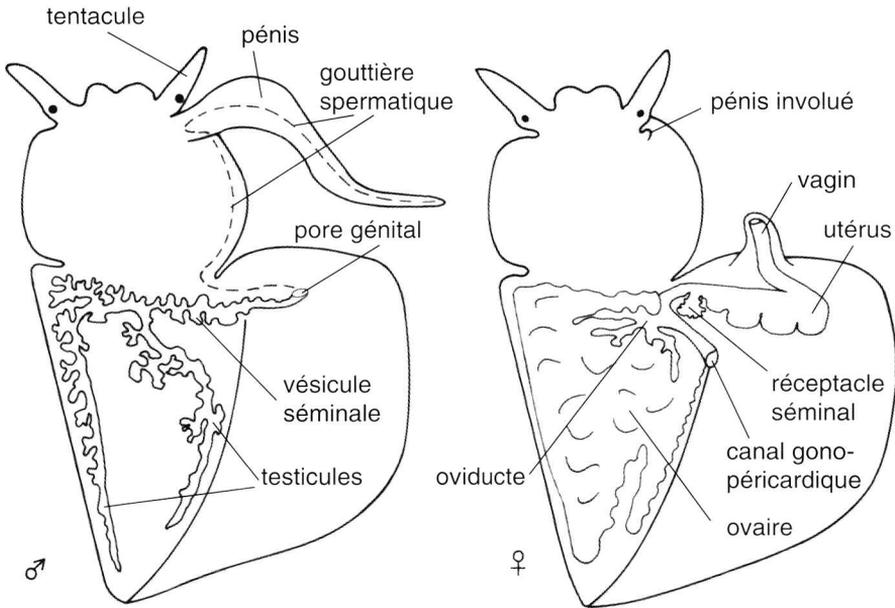


Fig. 112. Structure de l'appareil reproducteur mâle et femelle chez *Crepidula fornicata* (d'après LE GALL, 1980, in LAUFER *et al.*, 1988).

Structure of the male and female reproductive system of a prosobranch snail Crepidula fornicata.

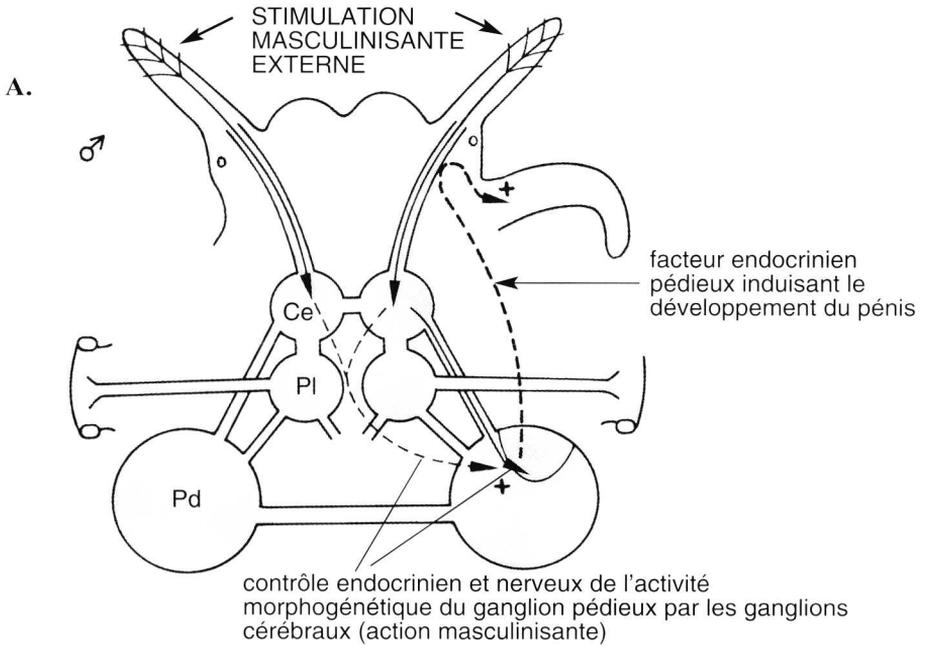


Fig. 113. Diagrammes illustrant, chez *Crepidula fornicata*, les facteurs externes, nerveux et endocriniens, intervenant (A) dans la différenciation du pénis chez le mâle et (B) son involution chez la femelle en même temps que la différenciation de l'appareil génital femelle (Ce, ganglion cérébral ; Pl, ganglion pleural ; Pd, ganglion pédieux) (d'après JOOSSE in LAUFER *et al.*, 1988).

Ces changements sont indépendants des gonades et sous la dépendance de **centres endocriniens nerveux et tentaculaires**.

La différenciation du pénis est un exemple bien étudié chez *Crepidula*. De nombreuses expériences démontrent la présence d'une neurohormone masculinisante dans les **ganglions pédieux**, qui s'accumule dans la lacune sanguine du tentacule droit et détermine la formation du pénis.

- Le territoire morphogénétique du pénis est situé à côté du tentacule droit. Après ablation, le pénis est régénéré, pourvu que les ganglions pédieux soient présents. Aucune régénération n'est possible en leur absence mais leur implantation restaure les capacités de régénération du pénis.
- Si l'on coupe le tentacule droit en même temps que le pénis, on obtient une régénération du tentacule, suivie de celle du pénis, à condition que les ganglions pédieux soient présents.
- Le tentacule droit isolé est capable d'induire la formation d'un pénis dans le territoire morphogénétique correspondant mis en culture.

La libération de l'hormone masculinisante par le ganglion pédieux est sous la dépendance du ganglion cérébral.

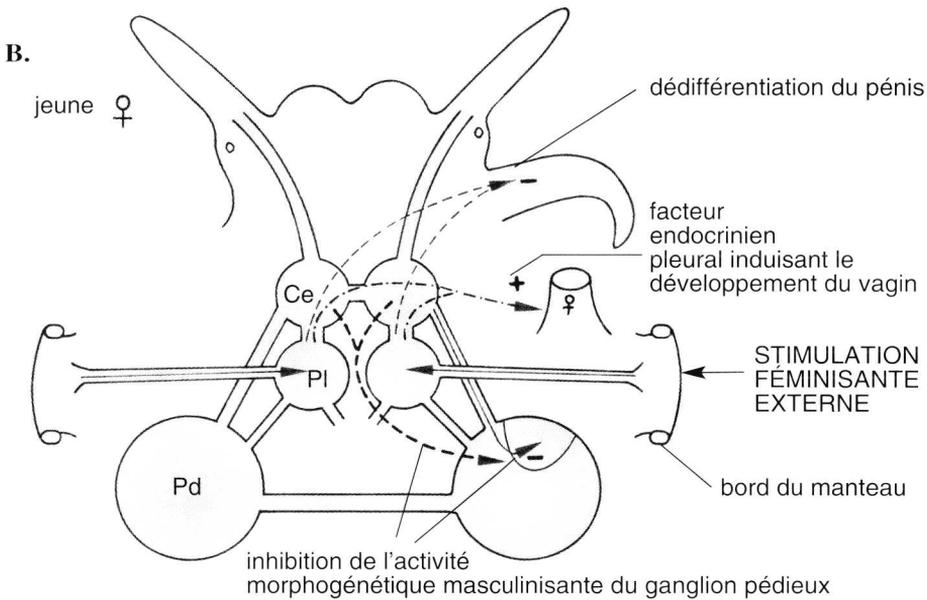


Fig. 113. Environmental nervous and neuroendocrine factors involved in (A) the differentiation of the male external penis and in (B) the transition to the female sex. In *Crepidula fornicata*, lysis of the penis and differentiation of the female external genital tract depend on the contacts between the members of a colony.

Lors de la féminisation, l'action masculinisante des ganglions pédieux est inhibée et les **ganglions pleuraux** libèrent alors des facteurs hormonaux qui stimulent les territoires morphogénétiques de développement du vagin et produisent la dédifférenciation du pénis (**fig. 113**).

La transformation sexuelle est induite par le mode de vie de ces animaux qui vivent à plusieurs, superposés les uns sur les autres. Les femelles, qui sont les plus grosses, reposent directement sur le substrat, puis viennent des individus intersexués, ensuite les mâles et enfin les juvéniles.

Des stimuli externes en provenance de la colonie, selon que ces animaux touchent les tentacules ou les bords du manteau de leurs voisins, vont activer les voies neuroendocriniennes masculinisantes ou féminisantes. Tous ces individus communiquent en effet par leurs tentacules ou par les bords de la cavité palléale. Les mâles, en situation supérieure, libèrent un facteur féminisant par les tentacules qui explorent le bord de la cavité palléale des individus sous-jacents. Leurs tentacules reçoivent en retour un facteur masculinisant produit par les bords de la cavité palléale des individus inférieurs. Les effets sont cumulatifs. Il semble que le contact direct soit indispensable et que comme les messagers chimiques ne paraissent pas être transportés par l'eau, on ne peut pas parler, dans ce cas, de phéromones.

Le comportement de ponte chez les opisthobranches

Le contrôle neuroendocrinien du comportement de ponte a été particulièrement bien étudié chez l'aplysie et chez la limnée. Les mollusques gastropodes conviennent en effet particulièrement bien pour ce genre d'études. Le système nerveux central ne comprend que 10 à 20 000 neurones enfermés dans un petit nombre de ganglions. Beaucoup de ces neurones sont de taille géante, jusqu'à 0,5 mm, et peuvent être identifiés aisément *in vivo*. Ils sont particulièrement accessibles aux études électrophysiologiques.

Chez l'**aplysie**, le comportement de ponte est bien défini, comprenant un nombre limité d'actes qui incluent à la fois la production interne d'une masse d'œufs, des altérations de la locomotion et de la nutrition, et la prise de postures corporelles stéréotypées. Les œufs libérés par la glande génitale sont conditionnés en un cordon de plusieurs mètres de long. Le ruban quitte le corps par le pore génital et suit la gouttière génitale qui se termine près de la bouche. Le ruban est ainsi produit pendant plusieurs heures. Après son émergence de la gouttière génitale, le ruban est saisi par la bouche de l'animal et distribué régulièrement sur le substrat par des mouvements de la tête (**fig. 114**).

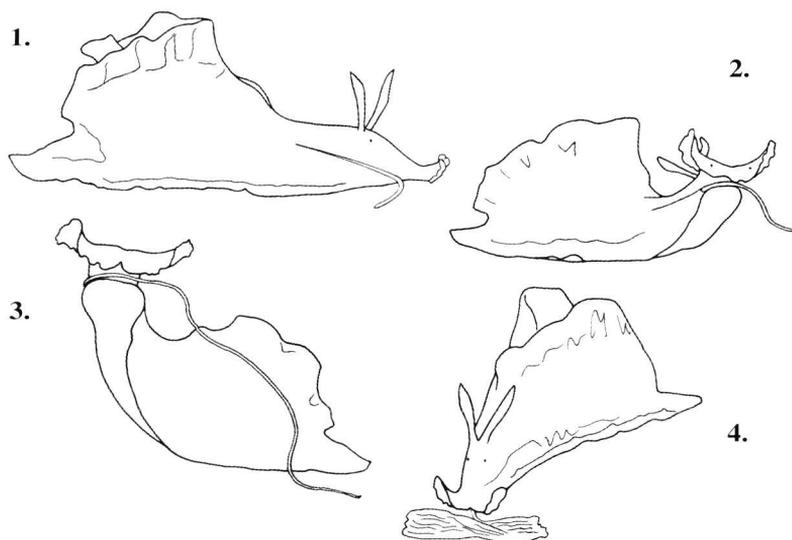


Fig. 114. Comportement de ponte chez *Aplysia californica*. Le ruban d'œufs est expulsé du canal reproducteur (1) et saisi par l'animal dans sa bouche (2). L'aplysie ondule de la tête (3), fixant un écheveau de ruban sur un substrat solide (4) (modifié de SCHELLER *et al.*, 1984, in LAUFER *et al.*, 1988)

Overt egg-laying behaviour of the sea hare Aplysia californica.

The egg ribbon travels the genital groove which ends near the mouth (1) and is grasped by the animal (2) which waves his head (3). The egg ribbon is attached to and distributed on the substrate by movement of the head (4).

Appareil reproducteur

L'aplysie est un **hermaphrodite** simultané, ce qui est une adaptation avantageuse dans un environnement où la rencontre avec un partenaire est aléatoire. L'accouplement se résume à un échange de spermatozoïdes. Il semble que l'autofécondation ne soit pas exclue. La glande génitale est un **ovotestis**. Les deux types de gamètes sont produits dans les mêmes acini, recueillis par le conduit hermaphrodite court puis par des voies séparées. Après fécondation, les œufs pénètrent dans la **masse génitale accessoire**, où ils sont entourés par un fluide périvitellin sécrété par la glande de l'albumen. Ils sont empaquetés par les sécrétions des autres glandes en un long ruban qui emprunte le grand canal hermaphrodite. Celui-ci comprend dans sa partie terminale une région glandulaire exocrine appelée **glande atriale**, dont le rôle n'est pas entièrement élucidé (**fig. 115**).

Aplysia californica

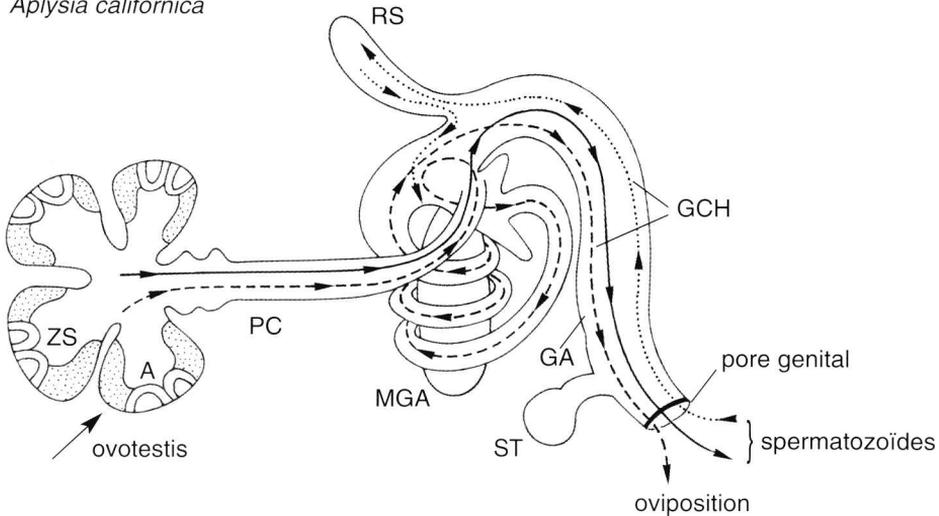


Fig. 115. Anatomie fonctionnelle du système reproducteur chez *Aplysia californica*. Le trajet des spermatozoïdes et des ovules est représenté à partir des ovotestis (A : acinus de l'ovotestis, ZS : zone spermatogène). Le trajet des spermatozoïdes du partenaire est également représenté vers les réceptacles séminaux (RS). PC, petit canal hermaphrodite ; MGA, masse génitale accessoire ; GCH, grand canal hermaphrodite ; GA, glande atriale ; ST, spermatothèque (d'après HADFIELD *et al.*, 1984, in LAUFER, 1988).

Functional anatomy of the reproductive system of Aplysia californica. Passages of egg ribbon, and sperm from the ovotestis are shown (A, acinus of the ovotestis ; ZS, spermatogenic zone). Foreign sperm is transported to the fertilization pocket of the receptaculum seminis (RS) where it is stored until ovulated oocytes appear for fertilization. PC, small hermaphroditic duct ; MGA, accessory genital mass ; GCH, common genital duct ; GA, atrial gland ; ST, gametolytic gland.

Cellules neurosécrétrices

Le système nerveux central comprend un certain nombre de ganglions reliés entre eux par des connectifs nerveux : cérébraux, buccaux, pleuraux, pédieux, abdominaux. Le comportement de ponte dépend de neurones sécréteurs qu'on appelle cellules en panier (*Bag cells*) et qui sont situées à la surface ventrale des connectifs pleuro-viscéraux sur la partie antérieure du ganglion abdominal. Il y a de 250 à 400 cellules d'un diamètre de 75 μm . Leur localisation en surface et à l'extérieur du ganglion facilite leur isolement chirurgical et les études neurophysiologiques. Les prolongements de ces cellules organisés en faisceaux se terminent dans le tissu conjonctif entourant le connectif pleuroviscéral, qui constitue la surface neurohémale (**fig. 116**).

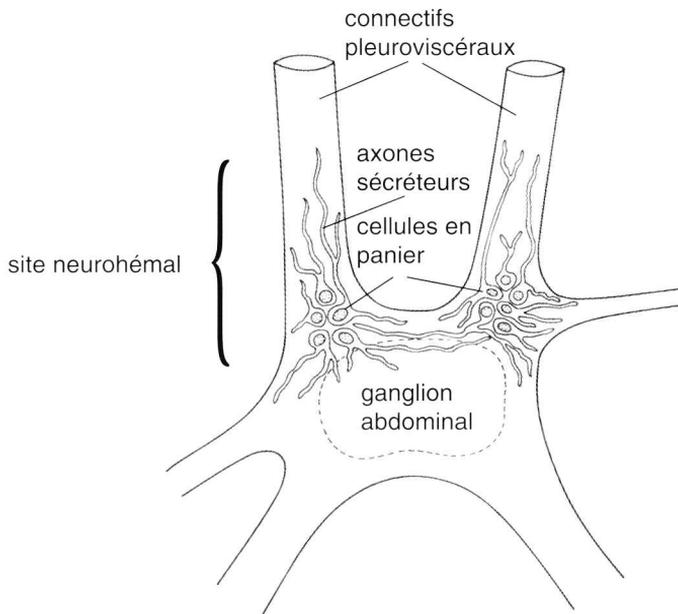


Fig. 116. Vue dorsale du ganglion abdominal de *Aplysia californica*. Seul, un petit nombre de neurones a été représenté (d'après GERAERTS *et al.* in LAUFER *et al.*, 1988).
Dorsal view of the abdominal ganglion of Aplysia californica showing a small number of the numerous bag cells.

L'ablation des cellules en panier supprime la formation de la masse d'œufs et le comportement de ponte.

Neuropeptides

Différents **neuropeptides** ont été extraits des cellules en panier. Le **peptide de pont** **ELH** pour *Egg Laying Hormone* a une action directe sur l'ovotestis provoquant l'ovulation. Cette hormone possède d'autres activités neuro-modulatrices. D'autres peptides, comme l' α -BCP (pour *Bag Cell Peptide*) et les **pentapeptides** β et γ , agissent comme neurotransmetteurs. Tous ces peptides sont synthétisés à partir d'un polypeptide précurseur commun.

D'autres encore, provenant du codage de **gènes voisins**, sont produits dans la **glande atriale**. Le **peptide ERH** pour *Egg Laying Releasing Hormone* a pour effet à la fois de déclencher l'activité des cellules en panier et l'ovulation chez les animaux qui n'ont plus de cellules en panier. Les **peptides A et B**, de structure apparentée à la ERH, possèdent une séquence de 6 acides aminés en commun avec l' α -BCP, qui leur confère la même activité sur les cellules en panier tandis que les **califines** ont une structure apparentée à la ELH et induisent l'ovulation.

Tous ces peptides sont formés à partir d'un **polypeptide précurseur** qui sera clivé en différents fragments actifs selon les cellules où le gène s'exprime (**fig. 117**).

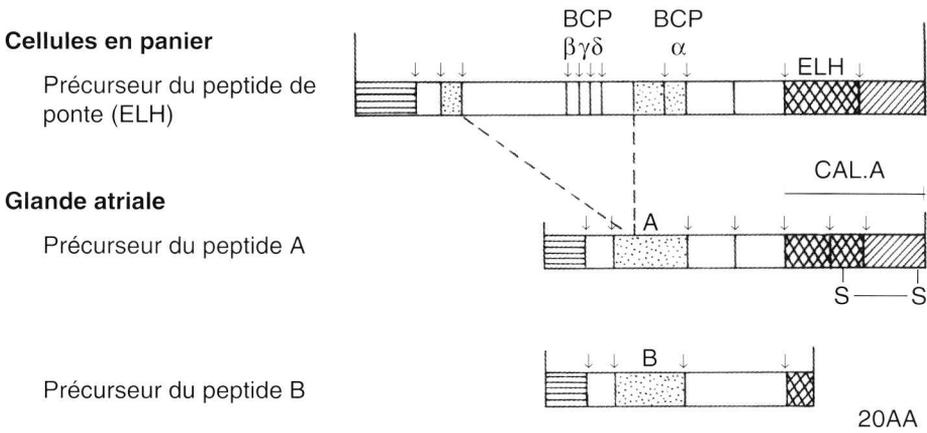


Fig. 117. Comparaison entre les polypeptides précurseurs des hormones produites par les cellules en panier et la glande atriale chez *Aplysia californica*.

Les sites de clivage sont indiqués par (\downarrow). Les régions homologues sont indiquées par les boîtes hachurées ou ponctuées. BCP, neurotransmetteurs des cellules en panier ; ELH, hormone de pont ; A, peptide A ; B, peptide B ; Cal. A, califine A ; AA, acides aminés (d'après SCHELLER *et al.*, 1983, et MAHON *et al.*, 1985, in LAUFER *et al.*, 1988).

Comparison of the neuropeptide precursor proteins encoded in the bag cells and in the atrial gland. The cleavage sites are indicated by arrows and homologous regions are indicated by stippled and hatched boxes. BCP, bag cell peptide ; ELH, egg-laying hormone ; A, peptide A ; B, peptide B ; Cal. A, califin A ; AA, amino acids.

Le gène codant pour le précurseur s'est **dupliqué** plusieurs fois au cours de l'évolution comme c'est souvent le cas dans les tissus qui forment de grandes quantités de produit spécifique. Cette duplication permet de nouveaux modes d'expression sans perte des produits primitifs. Les gènes codant pour les peptides de type ELH constituent une **famille multigénique**, comprenant jusqu'à 5 gènes par génome haploïde chez *Aplysia californica*. L'expression de ces gènes est différente dans le tissu nerveux et dans la glande atriale mais les peptides formés présentent une grande homologie de structure et de fonction dans les deux tissus.

Trois de ces gènes ont été ainsi séquencés, ainsi que les polypeptides précurseurs. Il s'agit du gène codant pour la ELH dans les cellules en panier et des gènes codant pour les polypeptides A et B dans la glande atriale. Tous ces travaux expliquent d'une part l'homologie entre l' α -BCP, les polypeptides A et B, et la ERH codée à partir d'un 4^e gène, et d'autre part l'homologie entre la ELH et les califines.

Ce genre d'études permet aussi de comparer le pourcentage d'**homologie** qui existe entre les précurseurs polypeptidiques d'espèces et de genres différents. La **limnée**, gastropode d'eau douce, possède aussi un comportement de ponte stéréotypé et des cellules neuroendocriniennes situées dans la région caudodorsale des ganglions cérébraux. Les cellules caudodorsales, CDC, sécrètent la CDCH, hormone de ponte, qui présente 51 % d'homologie avec la ELH.

L'homologie la plus grande se trouve au niveau des **pentapeptides** à activité neurotransmettrice. On en conclut que les gastropodes pulmonés se sont séparés des opisthobranches depuis 350 millions d'années et que la divergence entre *A. californica* et *A. parvula* remonte à 140 millions d'années.

De plus, les régions des polypeptides précurseurs correspondant aux peptides biologiquement actifs sécrétés par les cellules neuroendocriniennes possèdent un taux élevé d'homologie, qui indique l'importance de ces peptides directement impliqués dans la propagation de l'espèce. Les autres régions du précurseur ont beaucoup plus divergé entre les espèces d'aplysie et surtout entre celles-ci et les limnées.

Contrôle neuroendocrinien

L'événement physiologique principal de la ponte est une longue période d'**activité électrique**, appelée décharge, des cellules en panier. La décharge précède toujours la ponte et la ponte suit toujours une décharge. Celle-ci dure en moyenne 21 ± 13 min. Elle peut être provoquée par une stimulation électrique — à l'aide d'électrodes — qui va également entraîner la ponte. Dans ce cas, la décharge perdure bien après la stimulation.

Le **ruban d'œufs** apparaît à l'orifice génital à peu près 30 minutes après la décharge, à 20 °C. Il est produit pendant plusieurs heures. Le temps de latence de la ponte est fonction de la température et s'allonge avec son abaissement.

Le comportement de ponte est caractérisé par la suppression des mouvements de locomotion et par des mouvements de la tête servant à préparer le substrat. Il s'accompagne par un gonflement de la gouttière génitale et un plissement de la bouche. Pendant toute la ponte, la nutrition est supprimée.

On distingue quatre sortes de mouvements de la tête. Les **vagues** sont des mouvements latéraux de la tête alors que le pied est étendu. Les vagues peuvent intervenir quand l'animal se meut ou est à l'arrêt, et dans le comportement alimentaire.

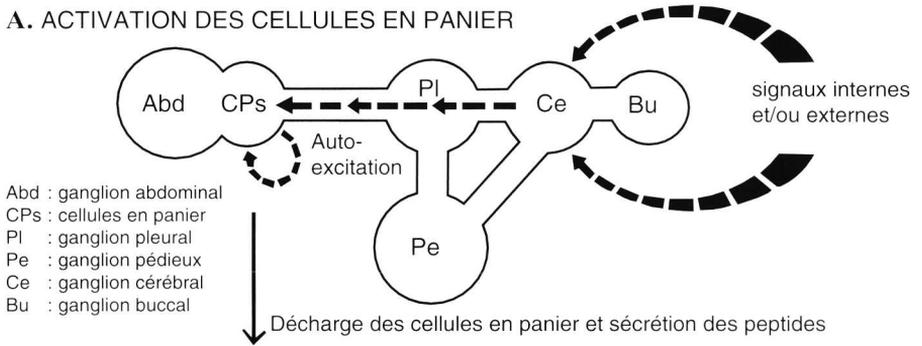
Les **ondulations** sont des mouvements pendant lesquels la partie antérieure de la tête est frottée contre le substrat. Ces mouvements interviennent aussi quand l'animal avance ou est au repos.

Les mouvements de **tissage** sont des mouvements latéraux, le cou et la tête étant contractés, et les mouvements de **tassage** sont des mouvements dorsoventraux de la tête et de la partie antérieure du pied contre le substrat.

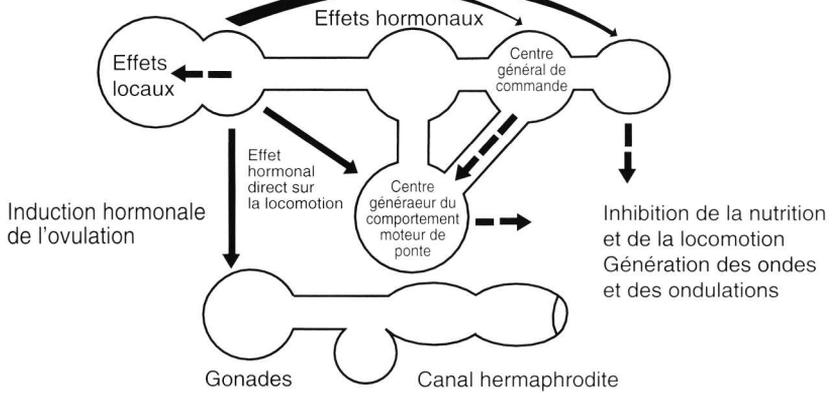
Ces deux types de mouvements, de tissage et de tassage, ne s'observent que pendant la ponte. Ils sont liés au dépôt du ruban d'œufs et représentent un **comportement consommatoire**. Les vagues et les ondulations représentent un **comportement appétitif** et interviennent dans le répertoire comportemental indépendamment de la ponte. La locomotion cesse après la décharge des cellules en panier, de même que les réponses nutritionnelles à la présentation de nourriture.

Le point de départ de la séquence comportementale est la décharge des cellules en panier qui peut être induite par stimulation électrique directe ou par l' α -BCP. Après quelques minutes, il y a libération des œufs par l'ovotestis sous l'influence de la ELH, mais aussi des changements comportementaux à long terme qui sont dus à l'action des peptides sur l'activité électrique de différents neurones du **ganglion abdominal**. Certains effets peuvent être mimés par perfusion sanguine de ELH, d' α -BCP ou autres neuropeptides libérés par les cellules en panier. On observe un effet excitateur sur le neurone R15 qui est impliqué dans l'osmorégulation, sur les neurones LC qui sont des motoneurones commandant les branchies et le siphon dont les mouvements sont augmentés. Certains contrôlent la vasomotricité. Un effet excitateur transitoire s'exerce sur L1 et R1 qui sont des mécanorécepteurs du pied. Des motoneurones des ganglions du pied sont également excités par la ELH.

A. ACTIVATION DES CELLULES EN PANIER



B. PHASE APPÉTITIVE



C. COMPORTEMENT CONSOMMATOIRE

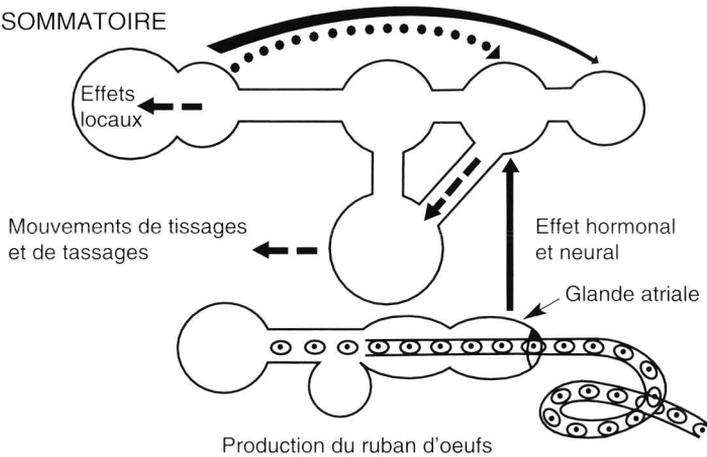


Fig. 118. Schémas résumant l'organisation des commandes neuroendocriniennes du comportement de ponte chez l'aplysie (d'après GERAERTS *et al.* in LAUFER *et al.*, 1988).
Summary of the organization of the egg-laying behaviour in Aplysia.

En résumé, le ganglion pédieux apparaît comme le générateur du comportement moteur reproducteur alors que le ganglion abdominal assure l'homéostasie. Les connectifs cérébropleuraux représentent la voie directe entre les ganglions cérébraux et les cellules en panier. C'est par cette route qu'elles sont activées. Leur réponse est amplifiée par autoexcitation et conduit à la libération de neuropeptides hormonaux qui induisent à la fois l'ovulation et les séquences comportementales caractéristiques. Le ganglion cérébral apparaît comme le **centre général de commande** contrôlant à la fois le ganglion pédieux et le ganglion abdominal.

Le comportement reproducteur complet dépend du mouvement des œufs dans le tractus génital. Chez les animaux gonadectomisés, le comportement appétitif se déroule lentement mais le comportement de consommation ne se produit pas. Les sécrétions exocrines de la glande atriale pourraient contrôler cette étape (**fig. 118**).

SUMMARY

Perception and communication in the sea : four lessons of physiology

1. Chemical senses

The development of sensitivity to particular chemicals occurs among the first organisms born in the primitive ocean. The evolutionary process produced highly specialized membrane-bound chemoreceptor proteins that respond to specific molecules. Ionic channels are macromolecular pores controlling the ionic permeability of the cell membranes, and initiating the translation of sensory energy into electrical signals. Synaptic transmission at the vertebrate neuromuscular junction is an example of chemical communication between cells. Acetylcholine is released by the nerve terminals and its binding to the receptor proteins opens their ionic channel, causing an electrical response from the muscular cell.

Many bacteria-like precambrian procaryotes show the property of chemotaxis. They have flagella by which they move about, swimming toward favourable environments and away from unfavourable ones. The binding of specific molecules induces a conformational change in the membrane receptor proteins which acts as a signal to initiate intracellular protein phosphorylations and an appropriate motor control of the flagella.

The transduction of taste and smell in animals involves GTP-binding proteins and cAMP as secondary messenger. The elevated level of cAMP modifies the ionic permeability of the sensory membrane, producing a receptor potential. The cAMP system is virtually universal and can also produce its effect through protein phosphorylations in many metabolic and physiological processes. cGMP, DAG and IP₃ are other secondary messengers implicated in the transmission of chemical information.

Chemoreceptors are often small neurons that have axons extending to the central nervous system, as in the arthropod sensillum or in the vertebrate olfactory epithelium. Vertebrate taste receptors are ciliated cells that convey their sensory information to an afferent neuron by synaptic connection. Taste and smell are important for the most basic of animal activities such as location of food and mates, and avoidance of predators.

Pheromones provide a chemical language and are used for various forms of intraspecific communication. In fish, steroidal sex hormone and prostaglandin act as pheromones, and coordinate male and female reproductive physiology and behaviour. Homing salmon have an extremely low threshold of perception for finding their way to their spawning grounds. Chemical odours in the water permit a salmon to recognize its home estuary. Pheromones produced by later generations still living in the home stream provide the directional clues. In marine invertebrates pheromones are used for various forms of chemical communication. Specific chemicals act as sex attractants between gametes, induce reproduction behaviour, spawning and hatching, and determine sex, as in echinurian worms.

The sea contains some of the more venomous and poisonous organisms. A venomous apparatus is described in some fish and many invertebrate phyla such as cnidarian, annelids, echinoderms, nemertian worms and mollusca. Poisonous marine organisms, for instance some sponges, corals, echinoderms and algae, release toxic substances in their environment and cause fish and marine invertebrates to react in avoidance. Some are highly toxic, as in the pufferfish, which may lead to a lethal poisoning.

Blooms of dinoflagellates and other algae can cause mass mortality of marine animals. Some species contain toxins that travel the food-web. Filter-feeding shellfish contaminated with accumulated toxin become very dangerous for humans to eat, leading to illness and death. Paralytic shellfish poison blocks impulse conduction in nerve and muscle. Sodium channels of excitable membrane are strongly affected by various marine toxins, notably tetrodotoxin from the pufferfish, saxitoxins and brevetoxins from some dinoflagellate species, sea anemone toxins and conotoxins from fish hunting cones.

2. Physical environment : gravity, vibrations, electrical and magnetic signals

Active marine organisms are always changing their spatial relations to the environment. They depend on gravity which sets up vertical and horizontal reference directions. The downward distribution of light in the sea reinforces the gravity perception. Movements and vibrations of the surrounding water are other directional cues. The earth's magnetic field, natural electrical gradients and those generated by the animals themselves provide other orientation references.

Mechanoreceptor cells measure force and displacement. A pull on the membrane cytoskeleton would be transmitted as a mechanical stress on channel proteins in the membrane.

Mechanoreceptors may be free nerve endings. Pacinian corpuscle is an example of a pressure receptor with an encapsulated nerve terminal. In the cuticular sensory hairs of arthropods, a dendritic terminal contacts the junction of the base of the hair and the socket. Any force that displaces the hair causes stimulation of the sensory neuron. The vertebrate hair cells are secondary receptor cells. The sites of sensory transduction are located in the membrane of microvilli called stereocils.

Most active animals have evolved sense organs that are specially adapted for maintaining their spatial orientation. Statocysts are gravireceptors identifiable throughout the marine invertebrate classes, and are the first type of mechanoreceptor to appear along the phylogenetic scale. The statocyst is a fluid-filled pocket, which is lined with ciliated sensory cells and contains a central calcareous statolith. All elements of sensory and motor systems for sensing and maintaining balance are found in medusa, and the transduction process is described in the sea slug. Decapod crustacean statocyst is one of the more specialized of these invertebrate organs with several parts and a capacity to respond to angular accelerations, as well as to changes of gravity.

The fundamental nature of the statocysts as linear acceleration receptors is reflected in the fact that a comparable structure is present in the inner ear of all vertebrates. The organ of the otolith is divided in two sacs: the utricule and the saccule. The ciliated sensory cells, which are grouped in a macula in each sac, are excited by movements of heavy mineralized concretions (otoliths) or granules (otoconies) glued together by a jellylike matrix. Monitoring of the different motions depends on the orderly position of the receptor cells and the directional arrangement of their sensory hairs.

The semicircular canals set at right angles to one another detect rotational stimuli. Each canal has an ampulla, within which the sensory cells are grouped in a crista. The fluid contained in these curved channels is displaced by inertia when angular speed changes.

Acquisition of the sense of hearing is closely related to the evolution of the lateral line organ of aquatic vertebrates. Neuromast hair cells monitor water currents and mechanical vibrations at short distances. In tetrapod vertebrates, they become highly specialized for reception of sounds from remote sources. Hearing reaches its highest development in birds and mammals. The outer ear funnels sounds to the tympanic membrane. In the middle ear, a system of small bones conveys and matches the vibrations of the tympanic membrane to the inner ear, a fluid-filled helicoidal outpouching called the cochlea. The basilar membrane is stretched through the cochlea. It contains the hair cells which are the sensory auditory receptors. Sound frequency is encoded by the position of the hair cells on the basilar membrane, referred to as *tonotopic organization*. Each individual auditory nerve fibres has a characteristic tuning curve which shows a low auditory threshold at a specific frequency.

Audition gives rise to communication by sounds. Some birds and mammals are able to echolocate by hearing the echoes of high frequency sounds, which they emit. Dolphins and sperm whales use specialized nasal structures to produce their echolocating clicks. In dolphins, vibrations of the lower jaw transmit sounds from the water to the otic bulla.

The lateral line of fish responds only to low frequency vibration from its nearest field. The hair cells of the otolith organ are used to perceive higher frequency sounds coming from more distant sources. In clupeoid fish, vibrations of the swim-bladder are transmitted to gas-filled bullae in relation to the utricular maculae. The upper limit of hearing is displaced to higher frequencies.

Electroreceptors are modified hair cells of lateral line neuromasts from which they have evolved. Elasmobranchs have ampullary receptors grouped in a few capsules, with ducts radiating away to the external openings distributed over the body surface. They can respond to very small electrical gradient such as those emitted by their prey buried under sand. Some rays and squalae may detect the earth's magnetic field by sensing electrical currents induced by their motion. The ampullary receptors of freshwater fish have very short canals. Bony fish, which emit and communicate by weak electrical signals, also have tuberos electroreceptors.

Strongly electric fish, such as *Torpedo* rays and electric eels, produce an electric field of sufficient current and voltage to stun their prey and deter predators. The electrocytes are generally modified muscle cells. The electric discharge is due to the synchronous depolarization of hundreds or thousands of electrocytes stacked in columns.

Weakly electric fish use electrolocation to examine their surroundings. They produce brief pulses at low frequency, generating an electric field around them which is distorted by objects of different impedance. Higher frequency pulses are emitted for intraspecific communication. Each species produces discharges at a characteristic frequency, which is also the best frequency for its own electroreceptors.

3. Undersea vision

In oceanic water sunlight becomes blue below about 200 m depth. Its angular distribution is downward and its intensity falls tenfold for every 75 m increase in depth. Transmission of the sunlight is affected in coastal waters by the levels of chlorophylls and particulate matter. Close to the water surface, animals see the whole above-water light through a luminous cone, the Snell's window. The absolute threshold for vision will be reached at a depth between 850 and 1000 metres. Below, the only effective light is bioluminescent.

Animals living in this particular light environment must solve different visual problems. They stay at an appropriate depth in the day and camouflage themselves by means adapted to the particular radiance of light in the sea. Fish use silvery reflecting scales and layers to deter predators. Mesopelagic fish and cephalopods shine ventral bioluminescent light to mimic the downwelling ambient light.

Among the less active invertebrates, the commonest type of eye is a single pit of pigment cells with a small number of photoreceptor cells. The eye of the ancient cephalopod *Nautilus* is a pinhole eye comparable with the lens eyes of other cephalopods and fish. The sea animals do not have an optically active cornea and use a spherical "Matthiessen lens" in which the refractive index decreases from the centre to the periphery to correct the spherical aberration. The reflecting eye of the scallop forms the image by using a concave mirror.

Several types of compound eyes are found in marine animals. In apposition eyes, each ommatidium functions as a separate unit. In superposition eyes, reticular cells of each ommatidium receive light from many facets. Superposition eyes provide a very bright image, and are common in deep-water crustaceans.

Many mesopelagic fish have large tubular eyes pointing upward to trap as much of light as possible. Inefficient lateral vision may be corrected by accessory retinæ or accessory refracting devices. A reflecting tapetum behind the retina is found in sharks and some deep-sea fish. Light which is not initially absorbed by passing through the visual cells is reflected back by this layer.

In terrestrial vertebrates, accommodation is accomplished by changing the lens curvature but fish do it by moving their spherical lens backwards and forwards. Flying fish, diving birds and seals have to vary their optics to adjust vision both in air and water.

The retina is a specialized layer of photoreceptors and neurons. The highly folded membranes of photoreceptors cells contain visual pigments that are chromoproteins. In the vertebrate rods, rhodopsin is embedded in disc membranes. Light stimulation activates a second messenger cascade through a

G protein and a phosphodiesterase that hydrolyses cGMP, causing the membrane sodium channel to close. This electrical signal is encoded by synaptic transmission on a few of the numerous neurons of the retina.

Colour vision requires multiple photosensitive pigments with differing spectral sensitivity. Trichromatic visual system has three colour photoreceptors: blue, green and red cones. In marine animals, there is a close correspondence between the light absorption capacities and the spectral quality of the light available. Most deep-sea fish have rod visual pigments with a spectral sensitivity matching the ambient blue light. They absorb maximally at 480 nm, close to the wavelength of the light that penetrates best in the sea. Shallow living species have cone visual pigments covering a wide range of the light spectrum. Deeper living species have only retained the blue and green visual pigments.

Visual pigment consists of a protein (opsin) and a chromophore. Variations in either component cause a shift in the spectral sensitivity. Chromophore exchange in the molecular complex of rhodopsin occurs during salmon and eel migrations in relation to the particular underwater transmission of light in the rivers and in the sea. Opsin gene expression is different in juvenile pollack which live in shallow water and in immature adults which live at greater depth.

Underwater light polarization patterns depend on the sun's position and provide useful cues for orientation. Many marine animals have effective levels of polarization sensitivity. Reticular cells of crayfish, crabs and octopus are shown to respond to the plane of polarization.

Most deep-sea fish have only rod receptors. Some of them have part of the retina in which there are several banks of rods allowing hue discrimination in the blue-green part of the light spectrum. This disposition enhances the contrast between the blue daylight and the greener bioluminescent lights.

Bioluminescence occurs when some of the chemical energy is released as photons of light. The chemical reactions generally involve an activated substrate (luciferin) and an enzyme (luciferase). The luciferin of luminescent bacteria is a complex formed from a flavoprotein and a long chain aldehyde and the luminescent reaction is considered as a by-product of metabolic pathways. Some luminous squids and teleost fish rely on symbiotic bacteria that grow in special organs provided with reflectors, lenses and pigmented curtains to control the emission of light. Fish ventral organs are concerned with camouflage by counter-illumination. The flashes of the suborbital organ of the anomalopidae is used for a variety of intraspecific behaviours. Bacterial organs have an opening to the sea or into the part of the gut with which they are associated. The bacterial culture in the photophore imposes certain physiological demands on the host, and successive generations of fish must be re-inoculated.

Discharge of luminous secretions is common in marine invertebrates. Ostracod species secrete blue clouds. The *Cypridina* luciferin in the same way

as coelenterazin, is a heterocyclic molecule (imidazolopyrasine). Ostracods show behavioural patterns of luminescence similar to those observed in fire flies.

Dinoflagellates produce very rapid flashes, and in large populations are responsible for the "milky luminescence" of tropical coastal waters. Dinoflagellate luciferin is a metabolic product of chlorophyll.

Photoproteins are isolated from the jellyfish *Aequora* and the ctenophora *Mnemiopsis*. Light is produced with the addition of calcium ions. In the sea pansy *Renilla*, light emission requires the presence of oxygen.

Many mesopelagic fish have integumental photophores that contain a mass of photocytes, a reflector, pigment backing, a lens and sometimes a gelatinous body. Lanternfish have numerous well-developed photophores forming a paired ventral row, and luminous organs on the tail and preorbital regions. All of them are under nervous control. The most complicated ventral photophores are those of the hatchetfish. They are used for camouflage by counter-illumination and emit light whose angular, spectral distribution and intensity are similar to that of the background light. Light production in the photocytes of the Californian midshipman requires the *Cypridina*-type luciferin, which is obtained by feeding on luminous ostracods.

4. Time perception and neuroendocrine responses

Life in the sea is governed by periodic events like the time of day, tides, lunar cycles and seasons. Daily rhythms are maintained by an internal clock which is regulated by the natural day-night cycle of light intensity and sometimes by other environmental cues (salinity, temperature, tides). Some biological clocks have been shown to reside in the nervous system, as in the case of horseshoe crabs, sea hares and vertebrates.

The neuroendocrine system is responsible for coordination between brain sensory inputs and the various endocrine organs of the body. Secretory neurons located in the central parts of the nervous system, with their terminals in neurohemal organs, produce neuropeptides that affect the coordinated behaviour of the entire organism. Vertebrate neurosecretions from the hypothalamus control many peripheral physiological functions, as in invertebrates, but generally through second and third order loops involving classical endocrine glands.

Reproduction in fish is usually a seasonal or cyclical activity, and the gonads show related maturation cycles. The timing of reproductive events is adjusted to the best season for the survival and growth of the young fish. As in all vertebrates, the adenohipophysis, through its gonadotropic hormones, links the neurosecretory centres of the hypothalamus to the endocrine tissues of the gonads. The various hormones (neuropeptides, hypophysal gonadotropins and

gonadal steroids), together with the brain itself, regulate the behaviour associated with reproduction.

Many marine fish undertake extensive breeding migration between their feeding and spawning grounds. Those which spawn in the early spring often migrate during the winter months, when their food may be scarce. Herrings and cod accumulate reserves during their feeding periods, which are used during their spawning migrations for gonadal maturation and migration performance. In the Barents Sea cod, thyroid activity increases as migration begins in late summer, reaching maximum activity as the fish approach their spawning grounds in January of the following year. Increased activity of the interrenal gland becomes apparent later, at the time of reduced availability of food, which coincides with gonadal maturation. Migrations of diadromous fish (salmons, eels) entail changes of osmotic environment, which involve an endocrine response to osmotic stress.

Ecdysteroid release by the Y-organ occurs during the Crustacean molt cycle and is under the inhibiting control of a neurosecretory centre, enclosed in the eyestalk and called the X-organ. The hemolymph ecdysteroid level rises during proecdysis, and peaks just before ecdysis. The secretion of the molt-inhibiting hormone is influenced by many external factors, such as photoperiod, temperature, salinity and food availability. There is a reciprocal relation between molting and limb regeneration after autotomy.

In annelids, neuroendocrine cells also control morphogenetic processes, such as growth, regeneration and gonad maturation. Nereids reproduce by a synchronized spawning migration. Suppression of the inhibitory control mediated by the infracerebral gland leads to a marked external transformation from the immature benthic worm to an active pelagic adult (epitoky).

Protandric sex reversal occurs in some prosobranch snails (*Crepidula*, *Patella*), with an initial male phase, an intervening hermaphroditic phase and a final female phase. Neurosecretory cells of the cerebral, pleural and pedal ganglia are implicated in the differentiation of the gonadal sex, and in the formation of the accessory sex organs. Contact between the members of a colony of *Crepidula*, by the tentacles and the palleal borders, induces their sexual status.

Egg-laying in *Aplysia*, a simultaneous hermaphroditic mollusca, is a stereotyped behaviour, including egg string production, bodily postures and visceromotor reactions. These events are the result of the activation of a peptidergic neuroendocrine system, as was demonstrated by integrated biological studies. Bag cells, located in the pleurovisceral connectives, are activated by external cues via pathways from the cerebral ganglion, releasing a variety of neuropeptides (α -BCP, ELH), which trigger the complete behavioural and physiological repertoire.

Ouvrages de référence

- AGOSTA W.C. (1992). — Chemical communication. The language of pheromones. *Scientific American Library*, **41**.
- BARLOW H.B. et J.D. MOLLON (Eds) (1989). — *The senses*. Cambridge University Press.
- BERTA A. et J.L. SUMICH (1999). — *Marine mammals : evolutionary biology*. A. Harcourt (Ed.) : Science and Technology company. Academic Press, San Diego.
- BLAXTER J.H.S. et J.R. HUNTER (1982). — *The biology of clupeoid fishes. Advances in marine biology*, **20**. Academic Press, London.
- BONE Q. et N.B. MARSHALL (1986). — *Biology of fishes*. Blackie & Son Ltd, Glasgow.
- GRASSÉ P.PI. (Ed.) (1994). — *Traité de zoologie. Crustacés*, **7**. Masson, Paris.
- HAWKINS A.D. (1973). — Sensitivity of fish to sounds. 291-340 in H. Barnes (Ed.) : *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **11**.
- HERRING P.J. (1982). — Aspects of the bioluminescence of fishes. 415-470 in M. Barnes (Ed.) : *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **20**. Georges Allen & Unwin Ltd, London.
- HERRING P.J., A.K. CAMPBELL, M. WHITFIELD et L. MADDOCK (Eds) (1990). — *Light and life in the sea*. Cambridge University Press.
- HOAR W.S. (1983). — *General and comparative physiology*. Prentice-Hall Inc., New York, Englewood Cliffs.
- LAUFER H. et R.G.H. DOWNER (Eds). (1988). — *Invertebrate endocrinology, vol. 2*. Alan R. Liss Inc., New York.
- RUSSELL F.E. (1984). — Marine toxins and venomous and poisonous marine plants and animals (invertebrates). *Advances in Marine Biology*, **21** : 60-217. Academic Press, London.
- SHEPHERD G.M. (1988). — *Neurobiology*. Oxford University Press.
- TETT P.B. et M.G. KELLY. (1973). — Marine bioluminescence. 89-173 in H. Barnes (Ed.) : *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **11**. George Allen & Unwin Ltd, London.
- THURMAN H.V. (1991). — *Introductory oceanography*. Macmillan Publishing Company, New York.
- WATERMAN T.H. (1989). — Animal navigation. *Scientific American Library*, **26**.
- WEBBER H.H. et H.V. THURMAN (1991). — *Marine biology*. Harper Collins Publishers.
- WITHERS P.C. (1992). — *Comparative animal physiology*. Saunders College Publishing.
- WOODHEAD A.D. (1975). — Endocrine physiology of fish migration. 287-382 in H. Barnes (Ed.) : *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **13**. Georges Allen & Unwin Ltd, London.

Bibliographie

- ALEXANDER R. McN. (1979). — *The invertebrates*. Cambridge University Press.
- AMES P., J. CHEN, C. WOLFF et J.S. PARKINSON (1988). — Structure-function studies of bacterial chemosensors. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **53** : 59-65.
- ATTWELL D. 1985. — Phototransduction changes focus. *Nature*, **317** : 14-15.
- AU W.W.L. (1980). — Echolocation signals of the Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in open waters. 251-282 in R.G. Busnel & J.F. Fish (Eds) : *Animal sonar systems*. Plenum Press, New York.
- BARLOW R.B., S.C. CHAMBERLAIN et L. KASS (1984). — Circadian rhythms in retinal function. 31-53 in S.R. Hilfer & J.B. Sheffield : *Molecular and cellular basis of visual acuity : Cell and developmental biology of the eye*. Springer-Verlag, New York.
- BARNES A.T. et J.F. CASE (1974). — The luminescence of lanternfish (*Myctophidae*) : spontaneous activity and responses to mechanical, electrical, and chemical stimulation. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **15** : 203-221.
- BEEBE W. (1934). — *Half mile down*. Harcourt, Brace and Co., New York.
- VON BÉKÉSY G. (1960). — *Experiments in Hearing*. McGraw-Hill, New York.
- BENSON A.J. (1989). — The vestibular sensory system. 333-368 in H.B. Barlow & J.D. Mollon : *The senses*. Cambridge University Press.
- BERRIDGE M.J. (1985). — The molecular basis of communication within the cell. *Sci. Am.*, **253** : 142-152.
- BERTELSEN E. et O. MUNK (1964). — Rectal light organs in the argentinoid fishes *Opisthoproctus* and *Winteria*. *Dana rep.*, **62** : 1-18.
- BLAXTER J.H.S., E.J. DENTON et J.A.B. GRAY (1981). — Acoustico-lateralis system in clupeoid fishes. 39-59 in W.N. Tavolga, A.N. Popper & R.R. Fay : *Hearing and sound communication in fishes*. Springer Verlag, New York.
- BRAUER A. (1908). — Die Tiefseefische, 2. Anatomische Teil. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia"*, **15** : 266 pp.
- BROWN K.T. (1968). — The electroretinogram : its components and their origins. *Vision Res.*, **8** : 633-77.
- CAMPBELL A.K. (...). — Living light : from the ocean to the hospital bed. 279-294 in P.J. Herring, A.K. Campbell, M. Whitfield & L. Maddock (Eds) : *Light and life in the sea*. Cambridge University Press.
- CHANG E.S. (1985). — Hormonal control of molting in decapod Crustacea. *Am. Zool.*, **25** : 179-185.
- CHANG E.S. et J.D. O'CONNOR (1988). — Crustacea Molting. 259-278 in H. Laufer & R.G.H. Downer (Eds) : *Endocrinology of selected invertebrate types, vol. 2*. Alan R. Liss Inc., New York.
- CHARNIAUX-COTTON H. et L.H. KLEINHOITZ (1964). — Hormones in invertebrates other than insects. 135-198 in G. Pincus, K.V. Thimann & E.B. Astwood (Eds) : *The hormones, vol. 4*. Academic Press, New York.
- COHEN M.J. (1960). — The response patterns of single receptors in the crustacean statocyst. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.*, **152** : 30-49.

- CRANFORD T.W., M. AMUNDIN et K.S. NORRIS (1996). — Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex : implications for sound generation. *J. Morphol.*, **228** : 223-285.
- CROUAEU Y. (1982). — Primary stages in sensory mechanism of the *Setulae sensilla* : external mechanoreceptors of a cavernicolous *Mysidacea*. *Biol. cell.*, **44** : 45-56.
- DAVIS H. (1965). — A model for transducer action in the cochlea. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **30** : 181-190.
- DENTON E.J. (1970). — On the organization of the reflecting surfaces in some marine animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society (B)*, **258** : 285-313.
- DENTON E.J. (1990). — Light and vision at depths greater than 200 meters. 127-148 in P.J. Herring, A.K. Campbell, M. Whitfield & L. Maddock (Eds) : *Light and life in the sea*. Cambridge University Press.
- DENTON E.J., J.B. GILPIN-BROWN et P.G. WRIGHT (1972). — The angular distribution of the light produced by some mesopelagic fish in relation to their camouflage. *Proceedings of the Royal Society (B)*, **182** : 145-158.
- DENTON E.J. et J.A.C. Nicols (1965). — Studies on reflexion of light from silvery surgaces of fishes, with special reference to the bleak, *Alburnus alburnus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **45** : 683-703.
- EGUCHI E. (1965). — Rhabdom structure and receptor potentials in single crayfish retinular cells. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **66** : 411-30.
- EVANS E.F. (1989). — Functional anatomy of the auditory system. 251-306 in H.B. Barlow & J.D. Mollon : *The senses*. Cambridge University Press.
- EVANS E.F. (1972). — The frequency response and the properties of single fibres in the guinea-pig cochlear nerve. *J. Physiol.*, **226** : 263-87.
- FLOCK A. (1965). — Transducing mechanisms in the lateral line canal organ receptors. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **30** : 133-44.
- FLOREY E. (1966). — *An introduction to general and comparative animal physiology*. Saunders Company, Philadelphia.
- VON FRISCH K. (1936). — Uber das gehörsinn der fische. *Biol. Rev.*, **11** : 210-246.
- GERAERTS W.P.M., A. TER MAAT et E. VREUGDENHIL (1988). — The peptidergic neuro-endocrine control of egg-laying behavior in *Aplysia* and *Lymnaea*. 141-234 in H. Laufer & R.G.H. Downer (Eds) : *Endocrinology of selected invertebrate types, vol. 2*. Alan R. Liss Inc., New York.
- GNATZY W., M. SCHMIDT et J. RÖMBKE (1984). — Are the funnel-canal organs the "campaniform sensilla" of the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea, Decapoda) ? I. Topography, external structure and basic organization. *Zoomorphol.*, **104** : 11-20.
- GROSSMAN Y., D.L. AIKON et E. HELDMAN (1979). — A common origin of voltage noise and generator potentials in statocyst hair cells. *J. Gen. Physiol.*, **73** : 23-48.
- GRUNDFEST H. (1960). — Electric fishes. *Sci. Am.*, **203** : 115-122.
- HADFIELD M.G. et M. SWITZER-DUNLAP (1984). — Opisthobranchs. 209-350 in A.S. Tompa, N.H. Verdonk & J.A.M. van den Biggelaar (Eds) : *The mollusca. Reproduction*, 7. Academic Press, New York.
- HAGIWARA H.S., T. SZABO et P.S. ENGER (1965). — Electroreceptor mechanisms in a high frequency weakly electric fish. *J. Neurophysiol.*, **28** : 784-799.

- HERRING P.J. et J.G. MORIN (1978). — Bioluminescence in fishes. 273-329 in P.J. Herring : *Bioluminescence in action*. Academic Press, New York.
- HERRING P.J. (1990). — Bioluminescent communication in the sea. 245-264 in P.J. Herring, A.K. Campbell, M. Whitfield & L. Maddock (Eds) : *Light and life in the sea*. Cambridge University Press.
- HOAR W.S. (1965). — The endocrine system as a chemical link between the organism and its environment. *Trans. Roy. Soc. Canada*, **3** (ser. 4) : 175-200.
- HOPKINS PM. (1988). — Control of regeneration in crustaceans. 327-340 in H. Laufer & R.G.H. Downe (Eds) : *Endocrinology of selected invertebrate types, vol. 2*. Alan R. Liss Inc., New York.
- HOPKINS C.D. (1976). — Stimulus filtering and electroreception : tuberous electroreceptors in three species of gymnotoid fish. *J. Comp. Physiol.*, **III** : 171-207.
- HORRIDGE G.A. (1968). — *Intemeurons*. Freeman and Company, London.
- HUDSPETH A.J. (1985). — The cellular basis of hearing : the biophysics of hair cells. *Science*, **230** : 745-752.
- IVERSEN R.T.B. (1967). — 105-121 in W.N. Tavolga (Ed.) : *Marine bio-acoustics, vol. 2*. Pergamon Press, New York.
- JACKLET J.W. (1985). — Neurobiology of circadian rhythm generators. *Trends Neurosci.* **8** : 69-73.
- JOOSSE J. et W.P.M. GERAERTS (1983). — Endocrinology. 318-406 in A.S.M. Saleuddin & K.M. Wilbur (Eds) : *The mollusca, vol. 4, Physiology, part 1*. Academic Press, New York.
- JOOSSE (1988). — The hormones of molluscs. 89-140 in H. Laufer & R.G.H. Downe (Eds) : *Endocrinology of selected invertebrate types, vol. 2*. Alan R. Liss Inc., New York.
- KEVERNE E.B. (1989). — Chemical senses : smell, taste. 409-447 in H.B. Barlow & J.D. Mollon (Eds) : *The senses*. Cambridge University Press.
- KOSHLAND D.E. Jr. (1980). — Bacterial chemotaxis in relation to neurobiology. *Ann. Rev. Neurosci.*, **3** : 43-76.
- LANCET D., D. LAZARD, J. HELDMAN, M. KHEN et P. NEF. (1988). — Molecular transduction in smell and taste. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **53** : 343-348.
- LAND M.F. (1990). — Optic of the eyes of marine animals. 149-166 in P.J. Herring, A.K. Campbell, M. Whitfield & L. Maddock (Eds) : *Light and life in the sea*. Cambridge University Press.
- LAND M.F. (1965). — Image formation by a concave reflector in the eye of the scallop, *Pecten maximus*. *J. Physiol.*, **179** : 138-153.
- LOCKET N.A. (1977). — Adaptations to the deep-sea environment. 67-192 in F. Crescitelli (Ed.) : *Handbook of sensory physiology, vol. VII/5 : the visual system in vertebrates*. Springer Verlag, Berlin.
- LE GALL S. (1981). — Etude expérimentale du facteur morphogénétique contrôlant la différenciation du tractus génital mâle chez *Crepidula fornicata* L. (Mollusque hermaphrodite protandre). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **43** : 51-62.
- LERNER A.B. (1981). — The intermediate lobe of the pituitary gland : introduction and background. 3-12 in D. Evered & G. Lawrenson (Eds) : *Peptides of the pars intermedia*. Ciba Foundation Symp., **81**. Pitman Medical, London.

- LEWIS D.B. et D.M. GOWER (1980). — *Biology of Communication*. Wile, New York.
- LINDEMAN H.H. (1969). — Microscopic anatomy of vestibular apparatus : studies on the morphology of the sensory regions of the vestibular apparatus. *Ergebnisse der Anatomie*, **42** : 1-113.
- LOCKET N.A. (1985). — The multiple bank fovea of *Bajacalifomia drakei*, an alepocephalid deep-sea teleost. *Proc. Roy. Soc. (B)*, **224** : 7-22.
- MAHON A.C., J.R. NAMBU, R. TAUSSIG, M. SHYAMALA, A. ROACH et R.H. SCHELLER (1985). — Structure and expression of the egg-laying hormone gene family in *Aplysia*. *J. Neurosci.*, **5** : 1872-1880.
- MARKL H. (1974). — The perception of gravity and of angular acceleration in invertebrates. 17-74 in H. Kornhuber (Ed.) : *Handbook of sensory physiology, vol. 6 : vestibular system. 1. Basic mechanisms*. Springer-Verlag, New York.
- MARKL H. (1983). — Geobiophysics : the effect of ambient pressure, gravity, and of the geomagnetic field on organisms. 776-787 in W. Hoppe, W. Lohmann, H. Markl, & H. Ziegler (Eds) : *Biophysics*. Springer-Verlag, Berlin.
- MILLER J.A. (1983). — Molecular hardware of cell communication : describing the acetylcholine receptor. *Neurosci. Comment.*, **1** : 98.
- MONTAL, M., R. ANHOLT et P. IABARCA (1986). — The reconstituted acetylcholine receptor. 157-204 in C. Miller (Ed.) : *Ion channel reconstitution*. Plenum, New York.
- MOUNTCASTLE V.B. (1980). — *Medical Physiology*. C.V. Mosby, St Louis.
- MUNK O. (1966). — Ocular anatomy of some deep-sea teleosts. *Dana Reports*, n° 70 : 62 p.
- MUNK O. (1966b). — On the retina of *Diretmus argenteus* Johnson, 1863 (Diretmidae, Pisces). *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorik Forening i K. jøbenhavn*, **129** : 73-80.
- MURRAY R.W. (1960). — The response of the ampullae of Lorenzini of elasmobranchs to mechanical stimulation. *J. exp. Biol.*, **37** : 417-424.
- MURRAY R.G. (1973). — The ultrastructure of taste buds. 1-81 in I. Friedmann (Ed.) : *The ultrastructure of sensory organs*. Elsevier, New York.
- NICOL J.A.C. (1967). — The luminescence of fishes. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **19** : 27-55.
- PARTRIDGE J.C. (1990). — The color sensitivity and vision of fishes. 167-184 in P.J. Herring, A.K. Campbell, M. Whitfield & L. Maddock (Eds) : *Light and life in the sea*. Cambridge University Press.
- QUILLIAM T.A. et M. SATO. (1955). — The distribution of myelin on nerve fibers from Pacinian corpuscles. *J. Physiol.*, **129** : 167-176.
- RAO K.R. (1985). — Pigmentary effectors. In D.E. Bliss & L.H. Mantel (Eds) : *The biology of crustacea, vol. 9. Integument, pigments and hormonal processes*. Academic Press, New York.
- SCHELLER R.H. et R. AXEL (1984). — How genes control an innate behavior. *Scientific Am.*, **250** : 44-52.
- SCHELLER R.H., J.F. JACKSON, L.B. McALLISTER, E.S. ROTHMAN, E. MAYERI et R. AXEL (1983). — A single gene encodes multiple neuropeptides mediating a stereotyped behavior. *Cell*, **32** : 7-22.

- SCHMIDT M. et W. GNATZY (1984). — Are the funnel-canal organs the "capaniform sensilla" of the shore crab *Carcinus maenas* (Decapoda, Crustacea) ? II. Ultrastructure *Cell. Tiss. Res.*, **237** : 81-93.
- SHAND J., J.C. PARTRIDGE, S.N. ARCHER, G.W. POTTS et J.N. LYTHGOE (1988). — Spectral absorbance shifts in the violet/blue sensitive cone of the pollack, *Pollachius pollachius*. *J. Comp. Physiol.*, **163** (A) : 699-703.
- STRUM J.M. (1969a). — Fine structure of the dermal luminescent organs, photophores, in the fish *Porichthys notatus*. *Anat. Rec.*, **164** : 433-461.
- STRYER L. (1986). — Cyclic GMP cascade of vision. *Ann. Rev. Neurosci.*, **9** : 87-119.
- SZABO T. (1965). — Sense organs of the lateral line system in some electric fish of the Gymnotidae, Mormyridae, and Gymnarchidae. *J. Morph.*, **117** : 229-250.
- THURM U. (1983a). — Biophysics of sensory mechanisms : fundamentals of transduction mechanisms in sensory cells. 657-666 in W. Hoppe, W. Lohmann, H. Markl & H. Ziegler (Eds) : *Biophysics*. Springer-Verlag, Berlin.
- VIANCOUR T.A. (1979). — Peripheral electrosense physiology : a review of recent findings. *J. Physiol. Paris*, **75** : 321-333.
- VICK R.L. (1984). — *Contemporary medical physiology*. Addison-Wesley, Menlo Park.
- VILLEE C.A., E.P. SOLOMON, C.E. MARTIN, D.W. MARTIN, L.R. BERG et P.W. DAVIS. (1991). — *Biology*. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- WACHTEL A.W. et R.B. SZAMIER (1969). — Special cutaneous receptor organs of fish. IV. Ampullary organs of the non-electric catfish *Kryptopterus*. *J. Morph.*, **128** : 291-308.
- WATERMAN T.H. et H.R. FERNANDEZ (1970). — E-vector and wavelength discrimination by the reticular cells of the crayfish *Procambarus*. *Z. vergl. Physiol.*, **68** : 154-174.
- WHITEHEAD P.J.P. et al. (1984). — *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, vol I*. The Chaucer Press Ltd, Bungay.
- WHITEHEAD P.J.P. et al. (1986). — *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, vol II et III*. The Chaucer Press Ltd, Bungay.
- WHITTLE A.C. et D.W. GOLDING (1974). — The infracerebral gland and cerebral neurosecretory system : a probable neuroendocrine complex in phyllodoceid polychaetes. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **24** : 87-98.
- YOUNG R.E., E.M. KAMPA, S.D. MAYNARD, F.M. MENCHER et C.F.E. ROPER (1980). — Counterillumination and the upper depth limit of midwater animals. *Deep-Sea Research*, **27A** : 671-691.

Remerciements

Je dédie cette étude à la mémoire de mes parents qui m'ont donné l'amour du savoir. C'est aussi un plaisir pour moi de rendre hommage au professeur Albert Distèche qui m'a toujours honorée de sa confiance.

Je remercie très vivement le professeur Jean-Marie Bouquegneau qui, pendant plusieurs années, m'a laissé toute latitude de réaliser ce livre. Merci aussi à mes amis océanologues de Liège et de Calvi avec qui nous avons encadré des stages toujours mémorables à la station océanographique de Stareso.

Mes pensées vont en particulier au docteur Michel Frankignoulle qui, avec toute sa générosité habituelle, m'a fait découvrir l'océanologie, et m'a conduite sur le Belgica dans des missions océanographiques de premier plan. Elles vont aussi à Jean-Marie Théate et Renzo Biondo sans qui l'océanologie à Liège et à Stareso ne serait pas tout à fait ce qu'elle est. Je les remercie de leur aide et de leur sympathie. Mes pensées vont encore à Guy, mon mari, à Joëlle et à Fanchon qui ont entouré ce parcours de leur soutien.

Il faut dire aussi que ce livre a pris naissance auprès de plusieurs promotions d'étudiants en océanologie. Il s'est façonné à leur contact et je veux croire qu'il sera encore utile à bien d'autres.

Je n'ai pas de mots assez forts pour dire ma gratitude au professeur Jean-Claude Ruwet pour l'analyse critique qu'il a faite du manuscrit et l'appui qu'il m'a accordé dans sa publication. Il m'a fait bénéficier du talent de Véronique Maes-Hustinx qui a adapté une grande partie de l'iconographie, de l'expertise de Pascal Dumont et de la compétence de Dominique Caseau qui a veillé avec le plus grand soin sur l'édition de ce livre. Qu'ils en soient tous remerciés.

Et enfin j'adresse un grand merci à Eluned Harries et Simon Mason, d'Oxford, qui ont eu la gentillesse de relire les parties anglaises de ce texte et au docteur Daniel Bay, qui a très amicalement mis à ma disposition la photo de couverture.

Index

- aberration** chromatique, sphérique 372-5, 473
accélération angulaire, linéaire 313-4, 316-7, 319, 321-2, 324-5, 453
accommodation 383
acétylcholine 269, 270, 334, 269, 270, 273, 278, 280
acide domoïque 300
acide okadaïque 297-8
acuité visuelle 368-9, 372, 380
adrénaline 278, 296, 418-9, 433
æquorine 414
agnathe 440
 cylostome 332, 343, 430, 435, 437-8, 441
 lamproie 289, 349, 429, 440
algues 290, 296-7, 300-1, 424
 Caulerpa 300
 Laurencia 297
amine biogénique 296
annélides 294, 374, 376, 383, 411, 427, 449, 450, 456, 458
 alciopidés 374, 383
 eunicidés 457
 polychète 286, 294, 383, 403-4, 410, 448, 456-8
 sabelle 376
 syllidés 411, 458
 Arctonoe 286
 Eulalia 456-7
 Eunice viridis 456
 Eurythoe 294
 Glycera 294
 Hermodice 294
 Nereis diversicolor 456
 Odontosyllis 410-11
 Perinereis cultrifera 457
 Vanadis 383
apposition (optique) 376-8
arthropodine 291
attractant alimentaire 276, 285
audition 306-8, 326, 328, 335, 346-7, 392
bactéries 271-6, 286, 301, 402-10, 455
 bactéries bioluminescentes 402-3, 405, 411, 413, 419
 Photobacterium 404, 410
cyanobactéries 301
 Microcoleus lyngbyaceus
 Oscillatoria
 Trichodesmium
bâtonnet 273-4, 379-80, 383, 385-9, 391-3, 395-401
benthique 300, 424, 456
bioluminescence 268, 361, 367, 369, 380, 394, 400-3, 405-6, 409-14, 418-21
bloom 291, 301, 364, 470
Bonellia 290
bourgeon gustatif 284
brevetoxine 298-9, 302, 304
bulle tympanique 343
calcitonine 430
calcium 279-80, 319, 322, 334, 279, 389, 413-4, 430-1, 434, 446, 451
camouflage 268, 360, 364-7, 381, 416
canal calcique 295, 322
canal ionique 276-8, 295, 302, 308, 311, 332, 390
canal potassique 278, 322-3
canal protéique 277, 302, 308
canal semi-circulaire 314, 316, 318-9, 322, 324-5
canal sodique 295, 298, 302-4, 388-9
cardiotoxine 292
catécholamine 296, 433
caulerpine 300
cavité spiraculaire 340-1
cellule ciliée 280-1, 312-5, 317-20, 321-2, 324, 330-2, 334-5, 342, 344, 346, 348, 350, 352, 379, 387
cellule pigmentaire distale 427-8
cellules en panier 464-7, 469
centre neurosécréteur 425-6, 429, 437, 439-40, 451, 457
champ électrique 308, 336, 348, 350, 353-4, 358, 360, 362
chimiorécepteur 272-6, 280, 309
chimiotactisme 271-3
chromaffine 429, 432-3
cil sensoriel 280, 292, 308, 312-6, 319
cnidaires 292-3, 413
 alcyonaire 296
 anémone de mer 286, 293-4, 302, 304
 anthozoaire 292, 414
 célentérés 285, 290, 314, 402, 414
 coraux 294, 296, 300
 cténophore 410, 413-14
 cuboméduse 293
 méduse 293, 314, 413-14
 physalie 285, 292-3
 Aequora 413-14
 Anemonia sulcata 293
 Anthopleura xanthogrammica 294
 Atolla 414
 Condylactis gigantea 294
 Mnemiopsis 413-14
 Palythoa 294
 Renilla 412, 420
 Sarcophyton glaucum 296
 Stoichactis 286
cochlée 319, 322, 329-31, 332, 348
coefficient d'absorption 380
comportement 271, 273, 285-6, 289, 291, 296, 321, 358, 365, 395, 407, 411, 413, 421, 423, 425, 432, 434, 439-42, 450-1, 462, 464, 466-9

- cône** 379, 383, 385-8, 391-7, 399
conotoxine 295, 302, 304
contre-éclairage 416, 418, 381
corps ultimobranchiaux 429-30, 447
corpuscules de Pacini 308
cortex surrénalien 429, 432-4, 436
corticotrophine (ACTH) 431, 434-7
cortisol 447, 449
cœlentérazine 411, 413, 420
crista 314, 319, 322, 324-5
cristallin 370-8, 380, 382-5, 401, 423, 428
cristallin de Matthiessen 373
crustacés 268, 291, 293-4, 296, 316-17, 362, 377-8, 381, 402-3, 411, 423-4, 427, 450-2, 454
barnacle 378
copépode 374-6, 405, 413, 420, 425
crabe 282, 285, 291, 293, 301, 377, 421, 424, 452, 456
crevette 293, 316, 378, 428
décapode 317, 404, 423, 454
euphausiacé 380, 404
homard 316, 424, 452
langouste 318, 378
langoustine 378
limule 377, 423
mysidacé 311, 404
Anthromysis juberthiei 311
Balanus balanoides 291
Callinectes sapidus 291
Cancer pagurus 285
Cyclops 424
Euphausia 420
Homarus americanus 452-3
Labidocera 374-5
Maia squinado 452
Pachygraspus crassipes 452
Procambarus clarkii 397-8
Pontella 374-5
Rhythropanopeus harrisii 291
cyclothone 415-16
DAG 280, 279
dendrites 281-2, 310-11, 316, 382, 317
dépolariation 293-4, 298, 300, 302-3, 309-10, 313, 315-16, 322-3, 334, 351-2, 356
dermatite 301
diacylglycerol 279
diatomée 300-1
Chrysomulina polylepis 301
Pseudonitschia pungens 300
Prymnesium parvum 301
diffusion de la lumière 385
dinoflagellés 297-302, 403, 412-13, 421-2
 noctiluques 412-13
Alexandrium 298-300
Dinophysis 298
Gambierdiscus toxicus 300
Gonyaulax 298-9, 412, 420-2
Gonyaulax polyedra 412, 421-2
Gymnodinium breve 298-301
Noctiluca scintillans 412
Prorocentrum 298-300
Prorocentrum concavum 300
Prorocentrum minimum 299
Ptychodiscus brevis 298-9
Pyrocystis lunula 412
Pyrodinium bahamense 412
dioptrie 371, 385
distribution angulaire 364, 416-7
distribution spectrale 339, 364, 412
dopamine 296, 437
ecdysone, ecdystéroïde 452-3
échinodermes 294, 296
étoile de mer 286
holothurie 295
oursin 291, 294
Evasterias 286
Paracentrotus lividus 291
écholocalisation 267, 307, 336-8, 340-2, 343, 358
écosystème 267, 285
électrocytes 354-7
électrolocalisation 268, 308, 348, 352, 357-8
électrorécepteur 308, 343, 348-52, 358
empoisonnement 291, 297-8, 300-1
empoisonnement ciguatérique 300
endolymph 319, 321-3, 324-5, 331-2, 334, 343, 347-8
endorphine 435
enképhaline 435
épitoquie 456-8
éponges 296-7
Halichondria okadai 297
Hymeniacion 297
Spongia officinalis 297
Suberites domunculus 297
Tedania toxicalis 296
Tethya crypta 297
Verongia 297
équilibre 306, 308, 313, 317-8
événement 340-3
facteur de libération hypothalamique 437-449
fenêtre de Snell 364-5
flagelle 273-6, 292
flavine (FMN) 403, 405-6
fovée 370, 385, 387, 400-1
frai 287-9, 297, 424, 438, 441, 444
gamète 288, 290, 411, 434, 439-40, 456-7, 463
ganglions abdominaux 464, 467, 469
ganglions cérébraux 460, 464, 466, 468-9
ganglions cérébroïdes 456-7
ganglions optiques 315, 364
ganglions pédieux 460-1, 464, 468-9
ganglions pleuraux 460-1, 464, 468
ganglions supraœsophagiens 456
gastrine 433
glande à venin 294, 296
glande atriale 463, 465-6, 468-9
glande endocrine 425-7, 429-30, 433-5, 439-40, 446, 449, 451, 456-8, 460-1
glande infracérébrale 456-7
glande interrénale 429, 432, 445, 448-9
glande pinéale 421, 425, 437

- glucocorticoïdes** 432
gonades 297, 300, 427, 429, 433-4, 440-4, 446, 459-60, 468-9
goût 271-2, 278, 280, 284, 297, 392
gravité terrestre 305, 322
GTP 277-9, 390
guanine 365, 383, 407, 416, 448
hémotoxine 292
hermaphrodite 458-9, 463, 468, 480
holothurine 295
hormone de mue 427, 451-2
hormone de ponte 465-6
hormone inhibitrice (MIH) 453
hormone juvénile 457
hormones corticotropes 448
hormones gonadotropes, gonadotrophines 425, 427, 434, 437, 439-41, 446, 449
hormones mélanotropes (MSH) 435
hypocalcine 431
hypophyse 426-7, 429, 434-41, 446, 448-9
hypophyse antérieure 426-7, 429, 434-7, 439-40
hypophyse postérieure, neurohypophyse 426-7, 429, 436-8, 447
hypothalamus 425-7, 429, 435-7
indice de réfraction 361, 366, 370-1, 384
inertie 306, 314, 321, 324-5
inositol triphosphate, IP3 274, 280
iodopsine 387-8, 392, 394
kinocil 308, 313, 320, 324, 312, 344
labyrinthe 318, 330
lentille 342, 370-9, 403, 406, 408-9, 420
ligne latérale 307-8, 319, 343-5, 347-50, 352, 358
luciférine 403-5, 410-14, 419-20
macula 313, 319-21, 346-8, 370-2, 385
mammifères 280, 284, 293, 307-8, 313, 318-9, 326-7, 329, 334, 336-8, 341, 343, 348-9, 387, 425, 427, 430, 434-5, 437-8, 440-1, 432
cachalot 339, 441-2
cétacés 337, 339
chauve-souris 336-8, 358
dauphin 267, 327, 336, 338-42, 348, 358, 413
mysticète 338
odontocète 338-9
phoque 338, 384
Orcinus orca 339
Physeter catodon 339
Tursiops truncatus 338, 341, 343, 478
marée 301, 325, 421, 423-4
mécanorécepteur 267, 280, 282, 306-8, 310, 319, 327, 343
médullosurrénale 429, 432-3
mélatonine 425, 437
melon 340-2
membrane otoconiale 319-21
membrane tectorielle 332, 334
membrane plasmique 272-3, 279, 292, 306, 308, 313, 387, 389, 439
membrane basilaire 329, 331-3, 335
mésopélagique 380-2, 393, 399, 415, 449
micropolluant 284
migration 287, 289, 383, 395, 410, 415, 421, 424-5, 428, 439-40, 442-9, 472, 475-7
minéralocorticoïdes 432, 446
mollusques 268, 272, 294-6, 301, 373-4, 376, 397, 403, 418-9, 424, 426, 462, 480
aplysie 297, 301, 422, 462-3, 466, 468
calmar 339, 367, 380-1, 400, 402-4, 413, 421
céphalopode 295, 367, 373-4, 379, 383, 400, 406, 426
gastropode 280, 295, 300-1, 315, 374, 426, 450, 458, 462, 466
hétéropode 315, 374
limnée 462, 466
nautilie 373
octopode 280, 296, 318, 373, 381
patelle 403-4
Abraliopsis 367
Amphitretus 381
Aplysia Californica 422, 466, 462-5
Arca 376, 457, 479
Barbatia 376
Cardium 376
Conus 295
Crepidula fornicata 459-61, 480
Haliotis 373
Hapalochlaena maculosa 296
Hermisenda 315
Histioteuthis 381
Latia 403-4
Murex 295
Neptunea 295
Oxygyrus 374
Pecten 375
Petunculus 376
Pholas dactylus 403-410
Phyllidia varicosa 297
Phyllirrhoe bucephala 410
Thais 295
Venerupis semidecussata 299
Watasenia scintillans 400
mue 269, 291, 316, 424, 427, 430, 450-6
museau de singe 341-3
nématocyste 292-3
nématode 280, 424
Philonema oncorhynchi 424
neurone afférent 284, 312-13, 321-4, 331-4, 352
neurone efférent 312, 331, 335, 343, 423
neurones sensoriels 280, 316-7
neuropeptides, neurohormone 423, 425-7, 437-8, 449, 451, 460, 465, 467, 469, 475-6, 481
neurotoxine, neurotoxique 292-3, 295, 298-302, 304
nicotine (ïque) 295, 405
octopamine 296, 423
ocytocine 426-7
odorat 271-2
œil 283, 315, 307, 317-8, 345, 361, 368-86, 388, 390, 392, 399-400, 402, 419, 422-3, 427, 437-443

- oiseaux 319, 326-7, 329, 337, 384, 421, 432-3
Bucephala 384, 410
 manchots 384
Mergus 384
- ommatidies 376-8, 397, 423, 428
- oreille 307-8, 313-14, 318, 327-30, 332, 336-7, 343, 346
- organe chémorécepteur 282
- organe cochléaire 318
- organe de l'otolithe 318-9, 322
- organe du spermacti 341-2
- organe électrique 308, 354-8, 360
- organe neurohémal 425, 438, 450-1, 456
- organe vestibulaire 318-9
- organe X 450, 451, 453
- organe Y 427, 452
- organisation tonotopique 335
- orientation spatiale 267, 305-7, 318
- ostracodes 376, 402, 404, 411, 419-20
Cypridina 402, 411, 419-20
Gigantocypris 376
Pyrocypris 411
Pyrocystis lunula 412
Vargula 411, 419
- œstrogènes 433, 441, 446
- ovaire, ovule 287-8, 336, 440-1, 443, 446, 450, 459, 463
- paralyse 293-4, 297-8
- parathyroïde 429-31
- pars intermedia 426, 429, 435
- pédoncule oculaire 318, 423, 426, 428, 450-1, 453-4, 456
- phéromone 267, 271, 285-91, 461
- phosphokinase 276, 278-9
- phosphorylation 275-8, 469
- photocyte 403, 414-16, 420, 475
- photophore 366-7, 381, 383, 400-1, 403, 406-7, 410, 415-16, 418-9, 420, 474-5, 481
- photopigment 362, 387-8, 391
- photoprotéine 413-14
- photorécepteur 280, 309, 368, 370, 372, 374, 376, 377-80, 386-90, 393, 397-400, 437, 423
- phytoplancton 291, 298-300, 301, 363-4
- pigments visuels 387, 393-7, 400
- poissons 268, 282-98, 300-1, 305-8, 319, 325, 327, 336, 338, 343-6, 348-50, 352-54, 356-60, 362, 364-8, 392-7, 399-404, 406-410, 413, 415-21, 424, 429-31, 433, 435, 438-9, 441-4, 446-7, 449
 anchois 300, 347, 397
 anguille 285, 289, 354, 356, 395, 397, 442, 447-9
 anomalopidés 406, 410
 barracuda 300
 blenniés 287
 carassin 287-8, 346, 397
 carrelet 290
 cérationnés 287
 chabot 290
 cichlidés 283, 287
 clupéonés 347-8
 corégone 286-290
 cyclostomes 322, 343, 430, 435, 437-8, 441
- cyprinidés 283, 286-7, 290
- esprot 344, 347, 366
- gadidés 283
- gonostomiatoïdes 287
- hareng 300, 346, 366, 373, 413, 442-3
- hippocampe 300, 306
- labridés 283
- lieu jaune 397
- limande 285
- lophiiformes 409
- macrouridés 406
- maquereau 300, 365
- mérou 300
- morue 284, 290
- murène 300
- myctophidés 415-16, 420
- percidés 283
- pie 285
- ptérois 296
- salmonidés 283, 286-7
- scorpénidés 283
- siluridés 283
- sole 285, 408-9
- stomiatoïdes 415-16
- synancées 296
- turbot 285
- vairon 283, 290
- téléostéens 306, 343, 346, 348, 350, 354, 383, 402-3, 415, 431-3, 438, 441
- tétraodontidés 297
- uranoscopes 296
- uranoscopidés 354, 356
- vives 296
- Amphiprion* 286
- Anableps* 285
- Aphanopus* 345
- Apogon* 420
- Argyropelecus* 381, 403, 415-17
- Aristostomias grimaldi* 398
- Astroscoptes* 357
- Bathylagus bericooides* 398
- Bathylchnops* 382
- Chauliodus* 415
- Cypselurus* 384
- Dirtemus argenteus* 399, 481
- Dolichopteryx* 382
- Eigenmannia* 360-1
- Electrophorus electricus* 354, 356
- Gigantura* 381
- Gymnotus* 354
- Ictalurus natalis* 284
- Kryptopterus bicirrhus* 348
- Leuresthes tenuis* 424
- Malacocephalus* 402, 406-7
- Malacocephalus laevis* 406-7
- Malacosteus* 383, 398, 400-1
- Malacosteus niger* 398
- Malapterurus* 354
- Mniertes* 384
- Monocentris japonicus* 409-10
- Myctophum obtusirostrum* 418
- Myctophum spinosum* 419
- Myoxocephalus scorpius* 290

- Oncorhynchus nerka* 424
Opisthoproctus 309, 381, 408
Pachystomias microdon 399
Parapriacanthus 420
Photoblepharon 402, 406-7, 420
Phoxinus 283
Plotosus 352-3
Pollachius 396-7
Porichthys notatus 419, 420
Salmo salar 447
Salvelinus alpinus 290
Schopelarchus 281-2
Siphamia 410
Sternarchus 354, 359
Sternopygus 354, 360
Stomias boa 416
Thunnus albacares 346
Trichiurus 345
Wimeria 381, 478
- polarisation** 320, 322, 324, 362, 396-7-8
ponte 288, 291, 442, 447, 449-50, 462, 464-8
porphyropsine 394-6, 398
potassium 271, 302, 319, 322-3, 334, 388-9
potentiel d'action 271, 302, 309-10, 356
potentiel générateur 309, 311, 252-3, 388-9
potentiel récepteur 277, 309, 315-16, 322, 334, 352-3, 388-9
pouvoir de convergence 371-2
proecdysis 451-2, 455-6
progestérol 287-8, 433, 441
prolactine 431, 434, 436-7, 447
proopiocortine 435
prostaglandine 279, 287-8, 291
protandrie 458-9
protéine chimiotactique 274
protéine G 277-9, 389-90, 437
protéine kinase 275-6, 279-80
Pyrophorus 403
récepteurs ampullaires 348-9, 351-3
récepteurs gustatifs 278, 284
récepteurs tubéreux 352
régénération 387-8, 430, 448, 450-1, 454-6, 460
reproduction 268, 286-7, 291, 297, 338, 395, 411, 421, 424-5, 439-44, 446, 448-9, 451, 454, 457-8
rétiline 361, 370-6, 379, 382-94, 398-401, 425, 437
rhabdome 376-80, 397, 422
rhabdomère 376-9, 398, 423, 428
rhodopsine 387-91, 395, 397-8
rythme circadien 422, 423
rythme journalier, nyctéméral 412, 420-1, 425, 437
rythme saisonnier 424-5, 439-40
rythme tidal 424, 451
sacculle 318-21, 346
saumon 288-9, 301, 395, 424, 430, 442, 446-8
 homing 288
 parr 289, 447
 smolt 289, 447-8
- saxitoxine** 298, 299-300, 302, 304
second messenger 277-8, 389, 439
sécrétine 433
sélaciens 348, 352-4, 432, 438, 441, 444
 pastenague 296
 raie 296, 348-50, 354-7
 requin 351, 444
 torpille 354
 Raja laevis 354
 Scyliorhinus canicula 350
 Squalus acanthias 444
 Torpedo nobiliana 355
senille 281-2, 310-11
sérotinine 280, 296, 453
sodium 271, 302-4, 319, 389, 438, 447, 470
soies 294, 308, 310-11, 315-17, 456
somatotrophine (STH) 434, 436
son 326-9, 339, 342
spermatogénèse, spermatozoïde 271, 286, 440-1, 463
statoconie 315-16
statocyste 313-18, 373
statolithe 312, 314, 316-17
statorécepteur 306-7
sténopé 372-3
stéréocil 292, 308, 312-13, 320, 322-4, 344
stéroïde 287, 295, 427, 429, 432-4, 439-40, 448, 450, 452-3, 456
superposition (optique) 377-8, 380-1, 473
synapse 269-70, 271, 278, 284, 302, 312-13, 315, 322-3, 331, 334-5, 352-3, 356, 385-6, 454
syndrome amnésique 299
syndrome diarrhéique 297-8
syndrome paralytique 298-9
tapetum 382-3, 392, 401, 473
testicule 287-8, 434, 436, 443, 459
tétrapyrole 404, 412
tétrodotoxine 296-8, 302, 304
thyrotrophine (TSH) 280, 430, 434, 436
thyroïde 429-31, 434, 436, 443-45, 448
thyroxine 430, 439, 445-6, 448-9
toxine 266, 271, 286, 291-302, 304
transduction 274-6, 308, 313, 322, 326, 334, 352, 388-9, 427
tunicier 343, 407
 ascidies 291
 Pyrosoma 406
ultrason 267, 327, 337-8
urophyse 427, 429, 438, 447
utricule 318-22, 346-8, 471
vasopressine 280, 426, 438
vénerupine 299
venimeux 291, 292-3, 296
venin 267, 271, 292-6
vésicules séminales 287, 459
vitellogénine 441, 446

Perception et communication en milieu marin

Quatre leçons de physiologie animale

par
Claire DAEMERS-LAMBERT

TABLE DES MATIERES

Préface	1
Introduction	3
CHAPITRE 1 : LA SENSIBILITÉ CHIMIQUE	
Introduction	5
1.1. Les récepteurs membranaires	8
Chimiotactisme chez les bactéries	8
Mécanismes membranaires chez les animaux	12
1.2. Cellules chimioréceptrices et organes chémorécepteurs	16
1.3. La communication chimique	21
Les phéromones des poissons	22
Induction et synchronisation des activités reproductrices	22
Rôle dans les migrations des salmonidés	23
Relations sociales	25
Réactions d'alarme	26
Les phéromones des invertébrés	26
Toxines et poisons	27
Les animaux venimeux	28
Cnidaires	28
Glandes à venin chez les invertébrés	30
Poissons	32
Organismes vénéneux et substances répulsives ..	32
Les empoisonnements par la chaîne alimentaire .	24
Mode d'action des neurotoxines	38

Edités par le service d'Ethologie et de Psychologie animale
Institut de Zoologie de l'Université de Liège, Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège.
Tél. : 32-(0)4/366 50 81 • Fax : 32-(0)4/366 51 13 ou 366 50 10 • Email : JC.Ruwet@ulg.ac.be

CHAPITRE 2 : L'ENVIRONNEMENT PHYSIQUE : gravité, vibrations, signaux électriques et magnétiques	
Introduction	41
2.1. Les mécanorécepteurs	44
Corpuscule de Pacini	45
Sensillum trichoideum	46
La cellule ciliée mécanoréceptrice	48
2.2. Le sens de l'équilibre	49
Les statocystes des invertébrés	50
L'organe vestibulaire des vertébrés	54
L'organe de l'otolithe	55
Les canaux semi-circulaires	58
2.3. La perception des vibrations	61
L'audition	64
Le son	64
L'appareil auditif des mammifères	65
L'écholocalisation	72
Le système acousticolatéral des poissons	79
Les neuromastes	79
L'effet de champ rapproché	80
L'effet de champ lointain	82
2.4. La sensibilité électrique et magnétique des poissons	84
L'électroréception	85
Sensibilité électrique et magnétique	86
Electrorécepteurs	86
Transduction	88
Rôle des canaux ampullaires	89
Organes électriques	90
Electrocytes et décharge électrique	90
Electrolocalisation et électrocommunication	93
 CHAPITRE 3 : LA VISION SOUS-MARINE	
Introduction	97
3.1. Lumière et vision sous la mer	97
La lumière	97
Le spectre des radiations électromagnétiques	97
La polarisation	98
Distribution de la lumière dans l'océan	99
Environnement lumineux et camouflage	101
Intensité lumineuse et acuité visuelle	104
3.2. Optique chez les animaux marins	105
L'œil humain comme référence	106
Formation de l'image par une lentille convergente	106

Pouvoir de convergence de l'œil humain	107
Accommodation	107
Les yeux simples	108
Sténopé	109
Cristallins de Matthiessen	109
Optique avec miroir concave	111
Les yeux composés	112
Optique par apposition	112
Optique par superposition	113
Lignée évolutive des photorécepteurs	114
Adaptations aux lumières faibles	115
Les yeux tubulaires	116
Tapetum	118
Accommodation	119
Vision amphibie et vision en surface	120
3.3. Photoréception	121
La rétine des vertébrés	122
Les photorécepteurs	123
Structure des cônes et des bâtonnets	123
Photochimie	124
Electrogenèse	124
Phototransduction	125
Vision des couleurs	126
Adaptations au milieu marin	128
Pigments visuels des bâtonnets	129
Pigments visuels des cônes	130
Variations pendant la durée de vie	131
Perception de la lumière polarisée	133
Adaptations à la profondeur	134
Adaptation à la direction angulaire de la lumière	135
Adaptation aux lumières de la bioluminescence	136
3.4. La bioluminescence	137
Modalités	137
Chimioluminescence	139
Luciférines	139
Luciférases	140
La luminescence bactérienne	140
La réaction bioluminescente et sa signification	
évolutive	141
Symbiose bactérienne chez les poissons	142
Gestion de la culture bactérienne	145
La bioluminescence extracellulaire	146
La bioluminescence des dinoflagellés	148
La bioluminescence intracellulaire	149
Les cœlentérazines	149
Les téléostéens	151

CHAPITRE 4 : LA PERCEPTION DU TEMPS ET LES RÉPONSES NEUROENDOCRINIENNES	
Introduction	157
4.1. Les circuits neuroendocriniens	161
Neurosécrétion	161
Organisation	163
4.2. Le système neuroendocrinien des vertébrés	165
Glandes endocrines classiques	166
La thyroïde	166
Les corps ultimobranchiaux, les parathyroïdes et les corpuscules de Stannius	166
Le cortex surrénalien et la médullosurrénale	168
Les gonades	169
Le système gastro-entéropancréatique	169
L'hypophyse antérieure	170
La pars intermedia de l'hypophyse	171
La glande pinéale	173
Les centres neurosécréteurs	173
Les neurosécrétions hypothalamiques	173
L'hypophyse postérieure	174
L'urophyse	174
Commentaires sur le mode d'action des hormones	174
4.3. Les migrations de reproduction chez les poissons	175
Régulation endocrinienne du cycle de reproduction	176
Les migrations de reproduction	177
Migration du hareng atlantique	178
Migration du cabillaud	179
Migration des poissons amphibiotiques	183
Migration des saumons	183
Migration de l'anguille	184
4.4. Contrôles neurosécréteurs chez les invertébrés	185
Le contrôle de la mue chez les Crustacés	186
Les différents stades de la mue	187
Hormone de mue	188
Hormone inhibitrice	189
Influence de la régénération et de l'autotomie	190
Epitokie chez les annélides polychètes	192
Protandrie chez les gastropodes prosobranches	194
Le comportement de ponte chez les opisthobranches	198
Appareil reproducteur	199
Cellules neurosécrétrices	200
Neuropeptides	201
Contrôle neuroendocrinien	202
Summary	205
Ouvrages de référence et bibliographie	213
Remerciements	219
Index	220

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Conditions de publication

Abstraction faite des articles sollicités par la rédaction, et sous réserve d'acceptation du manuscrit par celle-ci,

1. être titulaire d'un abonnement à titre personnel, ou être présenté par un laboratoire ayant souscrit un abonnement à titre institutionnel ;
2. soit participer aux frais de composition et d'impression au prorata du nombre de pages publiées, au tarif de 250 FB/page.

Présentation du manuscrit

■ **Un titre** composé de quelques mots sera plus attractif qu'un titre trop long. Suivra éventuellement un sous-titre. **L'(les) auteur(s)** sera(seront) désigné(s) par le *prénom en entier* et le nom. **L'adresse** de contact — privée et/ou de service — sera détaillée.

■ **Un titre en anglais et un résumé en anglais** puis **en français** accompagneront un article dont le plan se déroulera comme suit : Introduction • Matériel et Méthodes • Résultats • Discussion • Conclusion • Remerciements ; ou sera *personnalisé*, pour des ouvrages plus particuliers — les titres et sous-titres seront alors clairement désignés et au besoin numérotés...

■ Les **noms latins** de genres et d'espèces, les locutions latines seront *en italique ou soulignés*.

■ Le **manuscrit** sera dactylographié sur papier de format A4 (21 x 29,7), au recto de chaque feuille, interligne minimum de 1,5 et avec une marge d'au moins 3 cm. Chaque page sera numérotée. L'emplacement approximatif souhaité des tableaux et figures sera signalé dans la marge. Pour plus de *lisibilité*, ménagez un espace entre les paragraphes.

N.B. Une page de Cahier, sans figure, compte approximativement 2500-2800 caractères.

Figures et illustrations

■ Les figures, graphiques, cartes, planches, tableaux seront également présentés sur feuilles séparées de format A4. Veillez, dans la mesure du possible, à fournir des documents de *la meilleure qualité qui soit* et à *bien respecter l'orthogonalité*. Les figures seront numérotées en chiffres arabes, et les tableaux en chiffres romains. Les légendes ou chiffres faisant partie d'une illustration seront suffisamment grands pour permettre une éventuelle réduction. En effet, le format définitif Cahiers est le suivant :

Page Cahier.....16/24 cm

Texte sur la page.....12/19,2

Tenez compte du fait qu'une figure réduite sera de meilleure qualité qu'une figure agrandie.

■ Les **légendes** des tableaux, figures, photographies, diapositives, etc. seront également présentées sur feuille séparée (*hors texte*).

■ Les titres et légendes des tableaux, photos et figures seront libellés *en français et en anglais*.

Bibliographie

Les références citées dans le texte devront toutes être données dans la liste bibliographique. Les références seront données dans le texte par nom d'auteur(s) et date de publication. Dans la liste, elles seront présentées de façon complète, comme indiqué dans les exemples ci-dessous. Il s'agit d'un :

ouvrage :

GÉROUDET P. (1982). — *Limicoles, gangas et pigeons d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel-Paris, 240 p.

article :

SAINT-JALME M., B.K. FOLLET et J.C. GUYOMARC'H (1986). — La reproduction chez la caille des blés (*Coturnix c. coturnix*). II. Evolution saisonnière des performances sexuelles des adultes en captivité. *Gibier Faune sauvage*, 3 : 261-280.

article ou chapitre dans un ouvrage :

MASON W.A. (1968). — Early social deprivation in the nonhuman primates : implications for human behavior. 70-101 in Glass D.C. (Ed.) : *Biology and Behavior : environmental influences*, 248 p. Rockefeller University Press, New York.

Disposez-vous d'un ordinateur ?

■ Faites la mise en page la plus simple possible. Mais n'hésitez pas à utiliser les options suivantes :

— *l'indice, l'exposant, le gras et l'italique* ;

— la **fonction Majuscule** ou, de préférence, *Petites capitales* pour les noms de personnes (pour autant que vous en disposiez) mais **surtout pas la touche majuscule de votre clavier** maintenue enfoncée pour encoder les titres et noms d'auteurs, sauf, bien entendu, pour leurs initiales.

■ Une **copie sur disquette** (3,5") sera fournie dès notification de l'acceptation du manuscrit (Macintosh ou PC compatible, traitement de texte Word, Wordperfect, MacWrite ou fichiers ASCII, éventuellement tableaux XLS • **figures** : — TIF, EPS (avec en-tête TIF), WMF, WMF (Window fichier MétaFile) (*pour les utilisateurs de PC compatible*) ;

— Mode point (images PAINT), TIFF (au trait ou en niveaux de gris), PICT, EPS (Encapsulated PostScript) noir et blanc ou niveaux de gris (*pour les utilisateurs de Macintosh*).

■ A défaut de l'encodage des figures sur disquette, l'encre de Chine noire convient parfaitement pour leur réalisation... (évités les grisés au crayon — préférez une trame, pas trop serrée, ou des hachures).

Cordialement vôtre,
les Cahiers d'Ethologie

Perception et communication en milieu marin

Derrière son masque, le plongeur sous-marin découvre une faune énigmatique qui, devant ses yeux éblouis, évolue avec une aisance déconcertante. Quels sont les signaux que reçoivent ces êtres vivants qui peuplent la mer et les profondeurs de l'océan ? Par quels raffinements de leur anatomie et de leur physiologie peuvent-ils les détecter ? Comment vivent-ils dans ce monde de plus en plus bleu et de plus en plus sombre, traversé par les éclairs de la bioluminescence ? Par quels mécanismes intimes répondent-ils à ces signes extérieurs pour renouveler leur carapace, se reproduire ou entreprendre des migrations au long cours ?... Voici les thèmes de ce livre consacré à la physiologie et à la biochimie des animaux marins. Un rappel de notions de physique ou de physiologie introduit chacun des chapitres et peut servir de référence au lecteur le moins averti.

L'auteur montre comment l'évolution de la perception des substances chimiques et des facteurs physiques de l'environnement a donné naissance à des systèmes de détection et de communication particulièrement originaux. De grands sujets de la biologie marine contemporaine illustrent son propos parmi lesquels on citera l'impact des toxines et des poisons sur la chaîne alimentaire, l'écholocalisation chez les dauphins, l'orientation magnétique des requins, les systèmes émetteurs-récepteurs chez les poissons électriques, les adaptations visuelles et la bioluminescence. Le dernier chapitre est consacré aux commandes neuroendocriniennes. Celles-ci intègrent les informations du milieu pour des activités périodiques aussi différentes que les migrations de reproduction et la mue des crustacés. L'auteur clôture cette synthèse par la découverte édifiante des commandes neurohumorales qui expliquent le comportement de ponte du lièvre de mer. L'approche intime de tous ces mécanismes doit pouvoir aiguïser le plaisir de la rencontre du monde marin.

Perception and communication in the sea

Through his mask, the scuba diver discovers an enigmatic fauna which evolves with a disconcerting ease in front of his dazzled eyes. What are the signals perceived by these living beings which populate the seas and the depths of the oceans ? By which refinements of their anatomy and of their physiology can they detect these signals ? How do they live in a world descending to bluer and darker depths only crossed by flashes of luminescence ? By what intimate mechanisms do they respond to external stimuli to reproduce, renew their shells or start a long migration journey ?... These are the themes of this book concerned with the physiology and biochemistry of the marine animal world. A review of necessary concepts of physics and physiology introduces each chapter and can be used as reference material for even the uninitiated reader.

The author shows how the evolution of both the detection of chemical substances and of environmental physical factors gave birth to particularly original systems of perception and communication. The important subjects in contemporary marine biology, such as visual adaptations, bioluminescence, the impact of toxins and poisons on the food-chain, the echolocation mechanisms used by dolphins, the magnetic orientation capabilities of sharks and the electric fish's transmitter-receiver sensory systems amongst other things, illustrate the author's position. The last chapter is dedicated to the neuroendocrine system which assimilates information drawn from the environment into periodic activities as wide-ranging as the reproduction migrations and the molting by crustaceans. The author concludes this synthesis with the astonishing discovery of the neural and endocrine regulation of the sea-hare's egg-laying behaviour. The in-depth study of these mechanisms, as presented here, should make encounters with the marine world decidedly more pleasurable experiences.