

HORMONE PÉDONCULAIRE ET RYTHME PIGMENTAIRE CHEZ **UCA OLYMPIOI ET UCA PUGNAX***

Hormônio peduncular e ritmo pigmentar em *Uca olympioi* e *Uca pugnax*.

TEREZINHA PINHEIRO LACERDA**

Recebido em 02/jan./76
Aprovado em 20/jan./76

INTRODUCTION

Brown, en 1948, a établi une classification des Crustacés en trois groupes, compte tenu des réactions pigmentaires de ces animaux. Le groupe **Palaemonetes** chez lequel l'hormone pédonculaire détermine la dispersion du pigment noir; le groupe **Crago** chez lequel l'ablation du pédoncule détermine la dispersion des mélanophores de la partie postérieure du corps, et par contre, leur agglutination dans la partie antérieure, et le groupe **Uca**, chez lequel l'ablation du pédoncule provoque l'agglutination du pigment noir.

L'étude des chromatophores rouges de **Uca pugilator**, faite par Brown (1950) a montré que ce pigment rouge a un rythme équivalent à celui des pigments noirs. Ce rythme est circadien. Les pigments rouges de **Uca pugilator** montrent, dès que l'animal est maintenu dans l'obscurité, une intensité de réponse nettement plus grande que celle des pigments noirs.

Notre recherche e été faite sur des spécimens de **Uca Olympioi** Oliveira, 1939; dans ce cas les chromatophores ont plusieurs couleurs mais il y a une prédominance des chromatophores rouges, noirs et blancs. La grande quantité des chromatophores rouges est responsable de la couleur caractéristique de cette espèce pendant la journée, tandis que, pendant la nuit, comme les chromatophores rouges s'ag-

* Travail réalisé au Département de Physiologie de la Faculté des Sciences Médicales du Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil.

** Boursière de Perfectionnement du Conselho Nacional de Pesquisas, Brasil. Adresse actuelle: Instituto Biomédico — Departamento de Fisiologia da Universidade Federal Fluminense, Niterói, Rio de Janeiro, Brasil.

glutinent, il y a prédominance des chromatophores noirs et blancs, en dispersion, ce qui détermine une couleur d'un gris launâtre. Cette alternance est persistante et continue. Après l'ablation des pédoncules l'animal maintient sa couleur rouge et les érythrocytes sont en dispersion. Cette condition est différente des caractéristiques décrites pour la majorité des espèces du genre **Uca** chez lesquelles le pigment prédominant est agglutiné après l'ablation du pédoncule.

Comme il est bien établi que le complexe glande du sinus/ organe-X du pédoncule est une structure neuro-endocrinienne associée au contrôle du rythme pigmentaire des crustacés, notre but a été l'analyse du rôle de l'hormone pédonculaire sur le rythme des érythrocytes de **Uca olympioi**.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons utilisé des sujets mâles **Uca olympioi** et **Uca pugnax**, récoltés dans la baie d'Antonina, Paraná. Les mâles ont été choisis parce qu'ils présentent un rythme pigmentaire plus constant que celui des femelles.

Les animaux étaient maintenus au laboratoire dans des aquarium contenant 2/3 d'eau de mer pour 1/3 d'eau distillée. L'eau était maintenue à une hauteur suffisante pour couvrir la moitié de la carapace des animaux. L'eau perdue par évaporation était remplacée par de l'eau distillée et, tous les quinze jours, le mélange eau de mer — eau distillée était renouvelé. Les animaux étaient maintenus à la lumière ambiante.

L'alimentation se faisait deux fois par semaine, avec des petits morceaux de viande, de poisson ou de foie. Nous avons eu soin de retirer ces morceaux après huit heures, pour que la viande ne se putréfie pas.

Pour les observations expérimentales, deux groupes d'animaux ont été utilisés: le premier comprenait des adultes intacts et le deuxième groupe constitué par des adultes ayant subi l'ablation bilatérale des pédoncules. L'opération était faite sur le tiers inférieur du pédoncule, qui était coupé avec des petits ciseaux; cette technique ayant l'avantage d'une perte peu importante d'hémolymphe, l'ablation des pédoncules était faite soit pendant la journée, soit pendant la nuit; dans tous les cas les animaux étaient utilisés pour les expérimentations trois jours après l'intervention.

Des extraits du pédoncule ont été préparés. Le fragment prélevé était nettoyé par enlèvement de l'exosquelette et du maximum possible de tissu musculaire. Le complexe glandulaire du sinus —

organe-X, ainsi débarrassé de tous les tissus voisins, était trituré dans de l'eau de mer préalablement filtrée sur papier Whatman n.° 1. Les proportions étaient de 10 pédoncules pour 1 ml d'eau de mer. De cet extrait, une quantité de l'ordre de 0,1 ml était injectée au niveau de l'articulation du quatrième uropode avec le céphalothorax.

Les stades des chromatophores ont été classés suivant le système de Hogben & Slome, où le stade 1 représente la concentration maximale du pigment, les stades 2, 3 et 4 les conditions intermédiaires, et le stade 5 le maximum de dispersion.

RÉSULTATS

La rythmicité des pigments rouges et noirs chez les animaux intacts et pédonculectomisés peut être observée sur la Figure 1, pour les espèces **U. pugnax** et **U. olympioi**.

La Figure 2 montre le résultat de l'ablation des pédoncules sur le rythme des mélanophores chez **Uca pugnax** et des érythrophanes chez **U. olympioi** quand l'opération est faite soit pendant la nuit, soit pendant la journée.

La Figure 3 montre l'action des extraits de pédoncule de **U. pugnax** et de **U. olympioi** sur les mélanophores et les érythrophanes des deux espèces.

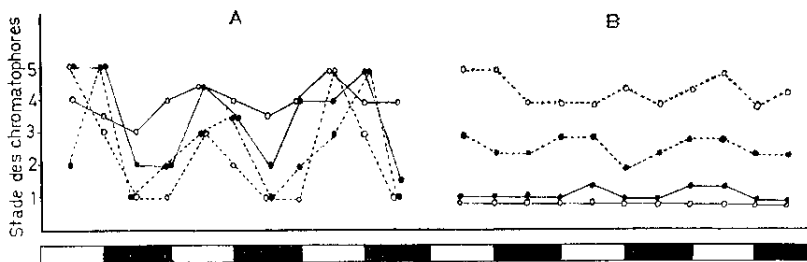


Figure 1 — Rythme des chromatophores noirs (traits continus) et rouges (traits pointillés) chez **U. pugnax** (points) et chez **U. olympioi** (circonférences) sur sujets intacts (A) et pédonculectomisés (B). An bas de la figure sont indiqués les périodes diurnes (en clair) et nocturnes (en noir).

La Figure 1 montre, sur les courbes A, que, normalement, les deux espèces présentent dispersion et agglutination des pigments noirs et rouges suivant un rythme nycthémeral. Chez les deux espèces, c'est le pigment prédominant qui présente une dispersion maximale pendant la journée tandis que ce même pigment est agglutiné pendant la nuit. Les chromatophores rouges de **U. pugnax** ont une

activité synchrone de celle des chromatophores noirs. Chez **U. olympioi** les mélanophores ne présentent pas d'agglutination maximale mais il y a un certain synchronisme entre le rythme des mélanophores et celui des érythrocytes. Il est évident que les mélanophores, chez les deux espèces, ont un rythme qui accompagne le cycle nycthéral quand l'animal est intact (A); chez **U. pugnax** le cycle des pigments présente des stades de dispersion et d'agglutination et chez **U. olympioi** il y a une dispersion maximale et une agglutination intermédiaire au stade 3.

Les érythrocytes de **U. pugnax** montrent un rythme légèrement décalé par rapport au rythme des mélanophores; la dispersion et l'agglutination présentent, toutes les deux, un rythme retardé. Chez **U. olympioi** il y a équivalence pour le rythme des deux pigments.

Les sujets pédonculectomisés (B) des deux espèces ont une agglutination maximale des mélanophores (Stade 1) mais les érythrocytes de **U. pugnax** présentent un rythme moins net entre les stades 2 et 3; chez **U. olympioi** ce rythme est au voisinage de la dispersion maximale entre les stades 4 et 5.

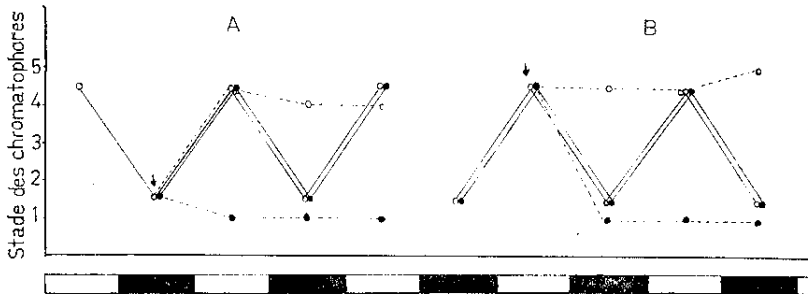


Figure 2 — Réponse des mélanophores de **U. pugnax** (points) et des érythrocytes de **U. olympioi** (circonférence) quand les sujets sont pédonculectomisés pendant la période diurne (B). (Traits continus: intacts; traits pointillés: pédonculectomisés. Périodes diurnes et nocturnes: même représentation que sur la Fig. 1. Les flèches indiquent le moment de l'intervention.

La Figure 2 montre que l'ablation des pédoncules de **U. olympioi** a une action de dispersion immédiate des érythrocytes de cette espèce quand l'opération est faite pendant la nuit (A) tandis que si l'intervention est faite pendant la journée (B) la couleur de l'animal ne se modifie pas. Puisque, en l'absence des pédoncules, les érythrocytes sont en dispersion (Figure 1), il est évident que l'hormone pédonculaire a une action d'agglutination sur ces pigments et que cette

hormone est libérée pendant la nuit. Chez **U. pugnax** par contre, il y a une inversion de l'action de l'hormone par rapport à l'action chez **U. olympioi**; il y a une agglutination des mélanophores en l'absence de pédoncules (Figure 1). Les mélanophores se dispersent sous l'action de l'hormone, celle-ci étant libérée pendant la journée.

Si l'extrait des pédoncules de **U. pugnax** est injecté chez **U. olympioi** pédonculectomisés (Figure 3) il y a agglutination des érythrocytes au stade 3 et dispersion des mélanophores au stade 4. L'injection des extraits de pédoncule de **U. Olympioi** chez les sujets pédonculectomisés de la même espèce mène à une agglutination des érythrocytes entre les stades 3 et 4, une heure après l'injection, suivie d'une nouvelle dispersion entre les stades 4 et 5, tandis que les mélanophores présentent une dispersion au stade 4. L'injection des extraits de **U. pugnax** chez des sujets pédonculectomisés de la même espèce détermine la dispersion des mélanophores et des érythrocytes au stade 4. Après injection d'extrait de pédoncule de **U. olympioi** les érythrocytes qui ne présentent aucune réaction pendant la première heure avec l'extrait de **U. pugnax** s'agglutinent entre les stades 1 et 2 puis se dispersent au stade 4. Les mélanophores ont le même type de réponse, avec dispersion au stade 4.

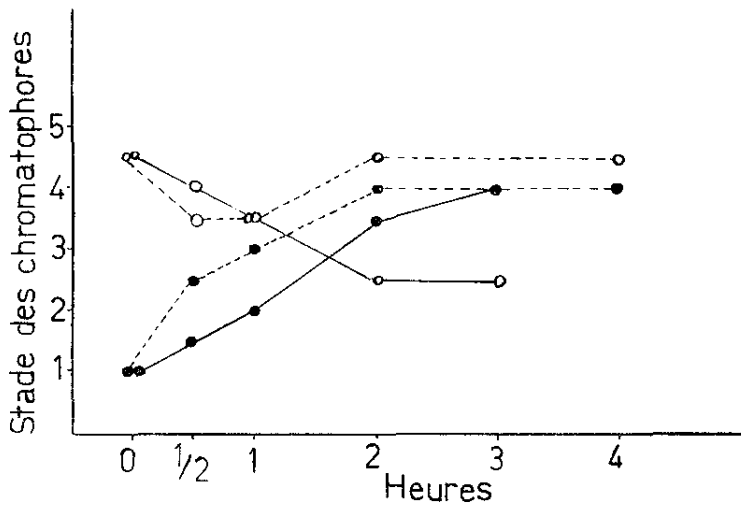
DISCUSSION

L'activité des chromatophores obéit à un mécanisme circadien contrôlé par la libération des hormones pigmentaires. Ces hormones commandent la dispersion ou l'agglutination des chromatophores et déterminent donc la couleur typique de l'animal par un mécanisme endocrine.

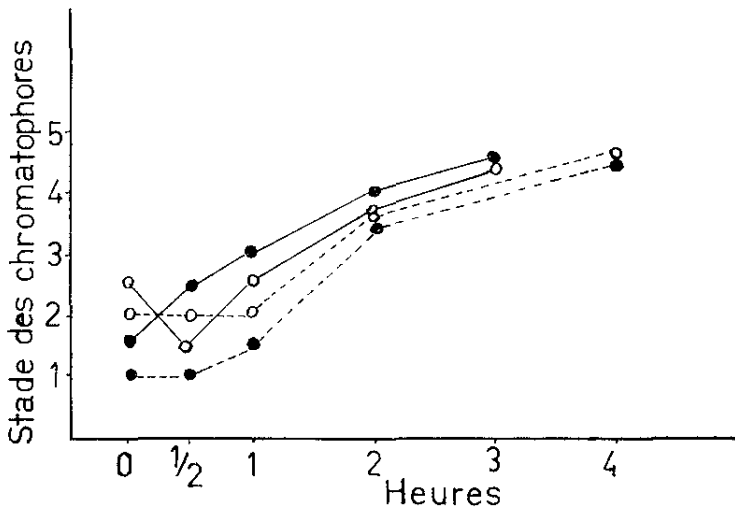
Comme le rythme pigmentaire de **U. pugnax** a été très étudié, il est intéressant d'établir une comparaison entre le rythme pigmentaire de **U. pugnax** et de **U. olympioi**.

Les chromatophores rouges de **U. olympioi**, quand les sujets sont pédonculectomisés, présentent une dispersion (contrairement à ce qui se passe chez les autres *Brachyura*) et les pigments noirs une agglutination maximale. Chez **U. pugnax**, après l'ablation des pédoncules, les mélanophores s'agglutinent tandis que les érythrocytes évoluent vers les stades 2 et 3, et chez **U. pugilator** les mélanophores et les érythrocytes sont concentrés (Brown, 1950).

Après l'injection d'extrait de pédoncule des deux espèces chez **U. olympioi** (Figure 3) le pigment noir est dispersé au stade 4. Les érythrocytes présentent une agglutination entre les stades 2 et 3 avec l'extrait de pédoncule de **U. pugnax**; avec les extraits de la



A



B

Figure 3 — Réponse des mélanophores (points) et des erythro- (circonférence) de *U. olympioi* (A) et *U. pugnax* (B) pédonculectomisés injectés avec extrait de pédoncule de *U. olympioi* (traits pointillés) et avec extrait de pédoncule de *U. pugnax* (traits continus).

même espèce, une heure après l'injection, les pigments rouges s'agglutinent entre les stades 3 et 4 et présentent ensuite une dispersion entre les stades 4 et 5. Cette observation est équivalente à celles de Brown (1950) concernant les érythrophones agglutinés de **Uca pugilator** qui présentent une dispersion immédiate suivie d'une nouvelle agglutination si les extraits des pédoncules sont injectés chez des sujets pédonculectomisés.

Köller (1925; 1927) au cours d'une recherche utilisant **Crangon vulgaris** a découvert que la couleur des crustacés est sous un contrôle endocrine. Perkins et Snook (1942), après extraction et injection de plusieurs portions de corps de **Palaemonetes**, sont arrivés à la conclusion que, chez cette espèce, le pigment rouge est concentré et le pigment blanc dispersé par l'action d'une hormone. Depuis ces travaux plusieurs recherches ont été faites concernant les hormones pigmentaires.

Abramowitz (1937) après ablation des pédoncules et injections des extraits d'une espèce à l'autre chez **Palaemonetes**, **U. pugilator**, **U. pugnax** et **Crangon**, est arrivé à la conclusion que les réponses qualitatives de plusieurs chromatophores sont les mêmes quand les sujets reçoivent des extraits d'autres espèces ou des extraits de pédoncule de la même espèce.

À partir de ces recherches, plusieurs hypothèses ont été proposées sur l'existence soit d'une hormone capable d'agir sur tous les chromatophores, soit de plusieurs hormones dont l'action s'exercerait spécifiquement sur chaque type de chromatophore.

Suivant les observations de Brown (1950), les structures sécrétoires du pédoncule ont une activité de dispersion des chromatophores chez **U. pugilator** tandis que chez **Palaemon paucidens** cette activité agglutine les chromatophores (Aoto, 1966). En ce qui concerne le résultat des injections des extraits de pédoncule chez **U. olympioi**, les érythrophones s'agglutinent après injection d'extrait de **U. pugnax** tandis que l'injection d'extrait de **U. olympioi** détermine une agglutination initiale suivie d'une dispersion. Chez **U. pugnax** les érythrophones montrent une agglutination comme première réponse à l'injection de l'extrait de **U. olympioi**, suivie d'une dispersion; si l'extrait injecté provient de **U. pugnax** il y a une dispersion totale des érythrophones après la première heure, tandis que, pendant la première heure, il n'y a aucune réponse des pigments.

La réponse des mélanophores chez les deux espèces, après injection des deux extraits est toujours une dispersion. Le problème de la dispersion des érythrophones de **U. olympioi** après l'ablation

de pédoncules peut être comparé au rapport de Enami (1951) pour **Sesarma**. Chez **Sesarma** le système nerveux produit deux sécrétions qui déterminent l'agglutination des érythrocytes dispersés quand l'animal est pédonculectomisé. Chez **U. olympioi** une agglutination du pigment rouge entre les stades 2 et 3 a été obtenue par injection d'extrait de pédoncule de **U. pugnax** tandis que la réponse à l'injection d'extrait de **U. olympioi** mène à une agglutination entre les stades 3 et 4 pendant la première heure après l'injection puis les érythrocytes retournent au stade initial de dispersion. Les recherches de Sandeen (1950) chez **U. pugilator** lui ont permis d'admettre l'existence, dans cette espèce, d'une hormone qui détermine la dispersion des mélanophores et d'une deuxième hormone qui mène à l'agglutination du pigment blanc. D'autre part, Fingerman (1956) a montré la présence d'une hormone qui produit la dispersion des mélanophores et d'une autre hormone qui agglutine les érythrocytes; ces hormones sont produites par les pédoncules et le système nerveux central de **Callinectes sapidus**. L'hypothèse proposée par Fingerman (1970) concernant la possibilité de l'existence chez **U. pugilator** de deux hormones, dont l'action sur les chromatophores serait l'agglutination ou la dispersion, ou d'une seule hormone capable d'avoir une action de dispersion et d'agglutination, peut être discutée par rapport à nos expériences avec injection d'extrait de pédoncule chez **U. olympioi**. L'analyse des résultats que nous avons obtenus permet deux hypothèses concernant le contrôle hormonal des structures sécrétoires du pédoncule sur le rythme pigmentaire:

- A) La sécrétion de deux hormones qui agissent sur le rythme des chromatophores noirs et rouges;
- B) La sécrétion d'une seule hormone pédonculaire capable d'agir sur tous les chromatophores.

Le résultat de l'injection chez **U. olympioi** et **U. pugnax** pédonculectomisés d'extrait de pédoncule de **U. olympioi** permet l'hypothèse de l'existence de deux hormones sécrétées par le complexe glande du sinus — organe-X de **U. olympioi**: une hormone qui détermine la dispersion du pigment noir et sans doute la dispersion du pigment rouge et une deuxième hormone qui détermine l'agglutination du pigment rouge.

La dispersion des érythrocytes de **U. pugnax** et **U. olympioi** au stade 4 après l'agglutination initiale à la suite de l'injection d'extrait de pédoncule de **U. olympioi** chez les deux espèces pourrait s'expliquer par des temps d'action différents des deux hormones. L'hormone capable de produire l'agglutination des érythrocytes agissant pendant une courte période tandis que l'hormone qui détermine

la dispersion des érythrocytes serait capable d'agir pendant une période plus longue. Cette hypothèse implique que, lorsque les deux hormones sont présentes, la réponse prédominante des érythrocytes est l'agglutination.

La réponse des mélanophores à l'injection des deux extraits est toujours la dispersion entre les stades 4 et 5, chez les deux espèces. La réponse des érythrocytes des deux espèces à l'injection de l'extrait de **U. olympioi** est une agglutination pendant la première heure, suivie d'une dispersion. Chez **U. olympioi** traité avec des extraits de **U. pugnax** il y a une agglutination prolongée, tandis que chez **U. pugnax** ce même extrait ne détermine aucune réponse pendant la première heure puis, après cette période, il y a une dispersion des pigments rouges. L'extrait de pédoncule de **U. pugnax** mène à une agglutination de longue durée des érythrocytes chez **U. olympioi**, entre les stades 2 et 3, et chez **U. pugnax** après la première heure qui suit l'injection, pendant laquelle les érythrocytes s'agglutinent entre les stades 1 et 2, ils se dispersent entre les stades 4 et 5. Cette réponse des érythrocytes de **U. olympioi**, s'agglutinant avec l'extrait de **U. pugnax** et aussi pendant la première heure après l'injection d'extrait de la même espèce, ensuite se dispersant, et la dispersion des mélanophores avec l'injection de n'importe lequel des deux extraits, dans les deux espèces, permet la deuxième hypothèse, de l'existence d'une seule hormone, sécrétée par le pédoncule de **U. olympioi**. Cette hormone agirait sur les deux chromatophores. L'activité chez les mélanophores serait de longue durée, les pigments se dispersent; chez les érythrocytes l'activité serait l'agglutination, et l'action rapide, pendant la première heure après injection de l'extrait. L'agglutination des pigments rouges serait due à la différence de réponse des récepteurs des érythrocytes pour lesquels la phase passive serait la dispersion des pigments.

CONCLUSIONS

Les données expérimentales permettent la proposition de deux hypothèses, concernant la sécrétion des hormones pigmentaires par le complexe de la glande du sinus/organe-X du pédoncule chez **U. olympioi**:

a) la présence de deux hormones, une hormone qui déterminerait la dispersion des érythrocytes et des mélanophores et une autre hormone qui produirait l'agglutination des érythrocytes: dans ce cas, lorsque les deux hormones sont présentes, la réponse prédominante serait l'agglutination des érythrocytes.

b) le complexe du pédoncule produirait une seule hormone, capable d'agir sur les deux types de chromatophores. Chez **U. pugnax** cette hormone aurait une action de dispersion des érythrophores et des mélanophores. Chez **U. olympioi**, la même hormone produirait une dispersion des mélanophores et une agglutination des érythrophores. Les réponses des érythrophores seraient dues à une différence au niveau des récepteurs: la phase passive correspondrait à la dispersion (**U. pugnax**) et la phase active correspondrait à l'agglutination des érythrophores (**U. olympioi**).

RESUMO

Foi estudado o ritmo normal dos cromatóforos pretos e vermelhos de **U. olympioi** e **U. pugnax**, utilizando animais intactos e apendunculados.

Os animais foram operados nos períodos diurno e noturno, para observação da influência do estágio dos cromatóforos, no momento da remoção do pedúnculo, sobre as respostas dos cromatóforos após a operação.

As injeções cruzadas de extratos de pedúnculo de uma espécie em exemplares apendunculados de outra espécie sempre induzem à dispersão dos melanóforos, quando os pigmentos estão aglutinados. Nos exemplares de **U. olympioi** apendunculados, as injeções de extratos das duas espécies determinam concentração dos eritróforos em dispersão. Os extratos de **U. pugnax** atuam mais lentamente produzindo, entretanto, respostas mais nítidas do que as obtidas com os extratos de **U. olympioi**.

Com relação à secreção hormonal do pedúnculo de **U. olympioi** podem ser propostas duas hipóteses:

(a) haveria secreção de dois hormônios, sendo um hormônio determinante de dispersão dos eritróforos e melanóforos e outro produziria aglutinação dos eritróforos; (b) ocorreria secreção de um único hormônio capaz de agir sobre os dois tipos de cromatóforos. Este hormônio produziria, em **U. pugnax**, uma dispersão dos melanóforos e dos eritróforos, enquanto que, em **U. olympioi** determinaria uma dispersão dos melanóforos e uma concentração dos eritróforos. Esta diferença de resposta dos eritróforos seria devida a uma diferença ao nível dos receptores dos eritróforos.

Palavras chave: caranguejo, cromatóforos, glândula do seio, órgão-X, hormônios pigmentares.

SUMMARY

We have studied the normal rhythm of black and red-chromatophores of the fiddler crabs **U. olympioi** and **U. pugnax** using intact and eyestalkless animals.

The animals were destalked at day and at night-time in order to observe the influence of chromatophores stage at time of eyestalk removal on the chromatophores responses.

The crossed injection of eyestalk extracts from one species into eyestalkless animals from the other species always produced a dispersion of melanophores when the pigment was concentrated. In eyestalkless **U. olympioi** the injection of extracts from both species induces concentration of disperse erythrophores. Anyhow, the extract from **U. pugnax** produces a more definite response than the extract of **U. olympioi**.

The interpretation of results lead us to suppose two hypothesis concerning the secretion of pigmentary hormones by the sinus gland — organ X complex of **U. olympioi** eyestalk: a) there are a secretion of two hormones, one with a dispersing activity upon the melanophores and erythrophores, and a second hormone whose action results in concentration of the erythrophores; b) the sinus-gland — organ X complex secretes only one hormone that is active on both chromatophores; such hormone injected on **U. pugnax** has a dispersing activity upon melanophores and erythrophores while in **U. olympioi** it has a dispersing activity upon the melanophores, and concentrating activity upon the erythrophores; the concentration of the red pigment would be due to a difference in response of the erythrophores receptors.

Key words: crab, chromatophores, sinus gland, organ-X, pigmentary hormones.

RÉSUMÉ

Le but de la recherche a été une étude du rythme normal des chromatophores noirs et rouges chez **U. olympioi** et **U. pugnax**, avec l'utilisation des animaux intacts et après ablation du pédoncule.

L'ablation des pédoncules était faite soit pendant la journée, soit pendant la nuit, pour que l'influence du stade des chromatophores, au moment de l'ablation du pédoncule, sur les réponses puisse être considérée.

Quand des extraits de pédoncule d'une espèce sont injectés chez des sujets pédonculectomisés de l'autre espèce, il y a, toujours, dis-

persion des mélanophores si, au moment de l'injection, les pigments étaient agglutinés. Chez **U. olympioi** pédonculectomisés les injections des extraits des deux espèces détermine la concentration des érythrocytes en dispersion. Les extraits de **U. pugnax** ont une action plus lente et leur réponse est plus nette que la réponse due à l'injection des extraits de **U. olympioi**.

Deux hypothèses, concernant la sécrétion hormonale des pédoncules de **U. olympioi** sont proposées:

(a) la sécrétion de deux hormones, une hormone qui déterminerait la dispersion des érythrocytes et des mélanophores et une autre hormone qui produirait l'agglutination des érythrocytes;

(b) une seule hormone capable d'agir sur les deux types de chromatophores. Cette hormone produirait, chez **U. pugnax**, une dispersion des mélanophores et des érythrocytes, tandis que, chez **U. olympioi**, l'hormone déterminerait une dispersion des mélanophores et une concentration des érythrocytes. Cette différence de réponse des érythrocytes serait due à une différence au niveau des récepteurs des érythrocytes.

Mots clés: crabe, chromatophores, glande du sinus, organe-X, hormones pigmentaires.

REMERCIEMENTS

L'auteur veut témoigner toute sa reconnaissance au Conseil National pour la Recherche Scientifique (Conselho Nacional de Pesquisas) qui, par une bourse d'études, a aidé cette recherche; à Monsieur le Professeur Waldemar Ladosky, pour son orientation lors de la réalisation de cette recherche; à Madame le Professeur Clotilde de Lourdes Branco Germiniani, pour son aide et pour sa collaboration lors de la rédaction de cet article; à Madame le Professeur Hélène Garfunkel, Présidente de l'Alliance Française de Curitiba, pour la correction de la rédaction de cet article.

Note relative à l'article précédent:

Le travail de recherche a été réalisé à la Faculté des Sciences Médicales du Paraná et la partie finale, concernant l'analyse des résultats, de la bibliographie et la rédaction, a été faite lorsque l'auteur était titulaire d'une bourse au Département des Sciences Physiologiques du Secteur de Sciences Biologiques de l'Université Fédérale du Paraná.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAMOWITZ, A. A. (1937). The comparative physiology of pigmentary responses in Crustacea. *J. Explt. Zool.*, **76**: 407-422.
- AOTO, T. (1966). Diurnal variation in chromatophorotropic potency of the neurosecretory system of the freshwater prawn *Palaemon paucidens*. *J. of Fac. of Hokkaido Univ.*, **16**, Ser. VI: 113-120.
- BROWN, F. A., Jr. (1948). Hormones in Crustaceans. In: *The Hormones*. G. Pincus et K. Thiman, Ed., Academic Press, New York, Chapter V.
- BROWN, F. A., Jr. (1950). Studies on the physiology of *Uca* red-chromatophores. *Biol. Bull.*, **98**: 218-226.
- ENAMI, M. (1951). The source and activities of two chromatophoric hormones in crabs of the genus *Sesarma*. I — Experimental analysis. *Biol. Bull.*, **100**: 28-43.
- FINGERMAN, M. (1956). Physiology of black and red-chromatophores of *Callinectes sapidus*. *J. Explt. Zool.*, **133**: 87-105.
- FINGERMAN, M. (1970). Comparative Physiology: Chromatophores. *Ann. Rev. of Physiol.*, **32**: 345-372.
- KÖLLER, G. (1925; 1927). In: *The Physiology of Crustacea*. 1961. T. H. Waterman, Ed., Academic Press, New York. Vol. II. pp. 133-169.
- PERKINS, E. B., T. J. SNOOK (1932). Mechanism of chromatophore control, Crustacea. *J. Explt. Zool.*, **61**: 115-128.
- SANDEEN, M. (1950). Chromatophorotropins in the central nervous system of *Uca pugilator*, with special reference to their origins and actions. *Physiol. Zool.*, **23**: 337-352.