

50376 1963 91

FACULTE DES SCIENCES DE LILLE

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES
(Sciences Naturelles)

Jean-Claude ANDRIES

ETUDE DES TRANSFORMATIONS HISTOLOGIQUES DU TUBE DIGESTIF AU COURS

DE L'INTERMUE LARVAIRE ET DE LA METAMORPHOSE

D'AESCHNA CYANEA MULL; (Insecte Odonate).

Présenté en Juin 1963 devant la Commission d'examen

Jury d'examen

M. DURCHON,

Président

M. DEFRETIN,

M. SCHALLER,

Examinateurs

SOMMAIRE

INTRODUCTION
MATERIEL
TECHNIQUES
PREMIERE PARTIE - Structure histologique du tube digestif de la larve de l'avant dernier stade
A- Intestin antérieur 1- Pharynx, Oesophage et jabot 2- Gésier 3- Tronçon d'union
B- Intestin moyen
C- Intestin postérieur 1- Tronçon d'union 2- Tronçon grêle 3- Ampoule prérectale 4- Union de l'ampoule prérectale avec le rectub 5- Rectum 6- Tronçon anal
DEUXIEME PARTIE - Transformations histologiques au cours de l'intermue de la larve de l'avant dernier stade
A- Intestin antérieur
B- Intestin moyen
C- Intestin postérieur 1- Iléon 2- Rectum 3- Tronçon anal
ROISIEME PARTIE - Transformations subies par le tube digestif de la larve du dernier stade au cours de la métamorphose
A- Intestin antérieur 1- Oesophage et jabot 2- Gésier 3- Tronçon d'union
B- Intestin moyen
C- Intestin postérieur
CONCLUSION
BIBLIOGRAPHIE

INTRODUCTION

La larve d'Aeschna cyanea Müll. est aquatique, l'imago mêne une vie aérienne; un courant d'eau, parcourant le rectum, assure la respiration de la larve. Celle de l'adulte se fait au moyen des stigmates.

Au moment de la métamorphose, en même temps qu'il y a changement du mode de vie, il y aura nécessairement transformation de la structure histologique du tube digestif; nous nous efforcerons de l'observer.

Chez Aeschna cyanea Müll., l'étude du développement postembryonnaire (SCHALLER) a apporté des précisions sur l'accroissement du tégument et de la ptérothèque et a montré, dans ces deux cas, l'existence d'une période relativement brève pendant laquelle s'effectue la presque totalité des mitoses de l'hypoderme. Ceci serait dû à une hormone de mue.

Jusqu'à présent aucun organe interne n'a été étudié à ce point de vue ; il est donc intéressant de suivre les transformations histologiques subies par le tube digestif au cours de l'intermue larvaire et de la métamorphose.

Notre étude histologique est destinée à compléter les résultats anatomiques obtenus sur la métamorphose par STRAUB.

Avant notre travail, un certain nombre d'auteurs avait déjà étudié le tube digestif larvaire des Odonates : citons en particulier NEEDHAM et VOINOV qui ont défini le cycle de l'intestin moyen au cours de la digestion et SADONES qui a fait une étude histologique du tube digestif de Libellula depressa.

En résumé, nous avons étudié, et ce sera le plan de notre travail : 1- les différentes parties de l'intestin d'une larve de l'avant dernier stade

- 2- les transformations qu'il subit au cours de l'avant dernier stade
- 3- les transformations qu'il subit pendant le dernier stade au cours duquel à lieu la métamorphose.

MATERIEL

Les larves d'Aeschna cyanea que nous avons utilisées pour notre étude histologique présentent une durée variable de l'avant dernier stade en raison de la diapause. Pour indiquer avec précision leur âge au cours de l'intermue, nous avons comparé leur masque à celui de larves d'âge connu, provenant d'un élevage ab ovo dont les conditions constantes et optima favorisent un développement post-embryonnaire rapide et régulier. Dans ce cas la durée de l'intermue est de treize jours en moyenne.

En effet, le masque larvaire est un organe dont la cuticule, relativement transparente, permet de suivre les transformations subies par le tégument : le décollement de l'ancienne cuticule, la formation d'une nouvelle cuticule, son épaississement progressif et sa sclérification sont autent d'étapes préparatoires à la mue.

Toutefois le décollement cuticulaire n'est bien net et ne peut être reconnu avec certitude qu'à partir du huitième jour : c'est pourquoi trois des larves utilisées, sacrifiées avant ce stade, ont été difficiles à "dater". Toutes trois se trouvent approximativement à la mi intermue ; un décollement cuticulaire progressif permet cependant de connaître leur âge relatif : nous avons donc été amené à utiliser pour ces trois larves une numérotation arbitraire : la plus jeune se trouvant au stade A, la seconde au stade B, et la plus âgée au stade C.

Une quatrième larve utilisée est âgée d'un jour : nous le savons avec certitude, puisque nous l'avons sacrifiée le jour qui a suivi sa mue, une cinquième et une sixième larves sont âgées respectivement d'onze et de treize jours, c'est-à-dire qu'elles sont toutes proches de la mue.

Le dernier stade présente également une durée variable, aussi l'âge des larves de ce stade ne donne aucun renseignement sur leur place vis à vis de la métamorphose.

Nous les avons datées en comparant l'état de leur masque (fig. 1) à celui indiqué par STRAUB pour des larves provenant d'un élevage réalisé dans des conditions précises. L'intermue du dernier stade dans ce cas dure vingt huit jours. C'est pourquoi nous avons choisi la nomenclature de STRAUB

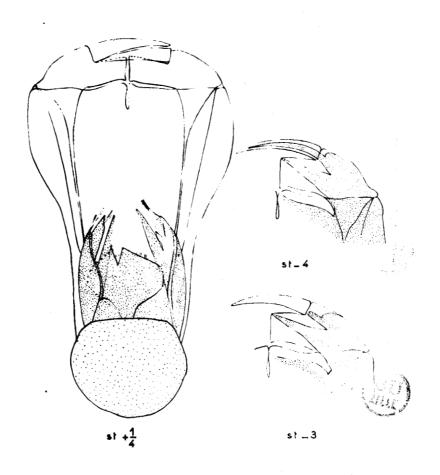


Fig. 1 - Masquesdu dernier stade.

pour les dater : les larves utilisées sont respectivement aux stades un jour, -4, -3 et $+\frac{1}{4}$.

Une rétraction du labium dans la moitié inférieure du mentum correspond au stade 0.

Les stades -4, -3 se situent respectivement 4 et 3 jours avant le stade 0, alors que le stade $+\frac{1}{4}$ se trouve $\frac{1}{4}$ jour après le stade 0.

TECHNIQUES

Fixation

Comme fixateur, nous avons utilisé le Bouin alcoolique. Les larves sont décapitées et aussitôt incisées latéralement de façon à faire un volet dans les tergites dorsaux. Nous versons alors le fixateur qui baigne ainsi tous les organes et nous les maintenons en place afin d'éviter les rétractions des parties molles, en particulier de l'intestin.

Inclusion et technique des coupes

Les inclusions ont été faites suivant le procédé classique à la paraffine et qui consiste en

- une déshydratation progressive des tissus
- une imprégnation par un dissolvant de la paraffine : le toluène
- un bain dans la paraffine à 55-60°
- et enfin l'inclusion définitive dans la paraffine.

Il faut noter que c'est uniquement l'intestin que nous avons inclus. Ceci présente l'avantage sur l'inclusion de l'animal entier d'éviter durant la confection des coupes les déchirures par suite de la présence des parties chitinisées.

Les coupes d'une épaisseur de 7 μ ont été faites transversalement par rapport à l'axe antéro-postérieur de l'intestin et collées à l'eau gélatinée.

Coloration

Nous n'avons fait que la coloration au Glychemalun de Mayer-éosine. Ce choix exclusif s'explique par les avantages que nous y avons trouvé : en particulier une bonne coloration du noyau, ce qui a permis un comptage relativement facile des mitoses. De plus, cette méthode nous donne des vues d'ensemble suffisamment contrastées.

Cette coloration présente cependant des restrictions : en particulier, nous n'avons pu suivre au cours de l'intermue les transformations du cytoplasme.

Comptage des mitoses

Nous avons effectué un comptage de mitoses dans l'intestin moyen des larves à l'avant dernier stade et en dernier stade. Nous avons additionné le nombre de mitoses trouvées dans 20 coupes sériées. Nous avons fait des comptages dans les parties antérieure, médiane et postérieure de l'intestin moyen.

Orientation des coupes

Il était délicat de garder les troncs trachéens larvaires lors de la fixation, à cause de l'air qu'ils contiennent, aussi avons nous préféré orienter nos coupes par rapport aux gonades. En effet, les gonades sont toujours dorsales et, dès l'avant dernier stade, elles remontent très antérieurement.

Pour préciser la position des différentes parties dans une section du tube digestif, nous nous sommes référé aux chiffres d'un cadran d'horloge (2, 4, 6, 8, 10 et 12) 12 indiquant le côté dorsal.

Liste des abréviations

a.cut : ancienne cuticule

b.cut : nouvelle cuticule

ep. : épithélium

ép.i. : épithélium de l'intestin moyen

ép.g.: épithélium du gésier

a.ép.r : ancien épithélium rejeté

m.c : musculature circulaire

m.l : musculature longitudinale

m.o : musculature oblique

t.cj : tissu conjonctif

tr.: trachées

b.bas : bourrelets basilaires

t.hyp: tissu hypobranchial

b.br : bordure en brosse

n.reg : nids de régénération

v.hyal: vésicule hyalines

b.sec : boulettes de sécrétion

f. hyal: flocons hyalins

m.p.n : massif de petits noyaux

ect. : ectoderme

n.: noyau

t.ad. : tissu adipeux

g.g : globules graisseux

b.lat : bandes latérales

ép.fibr. : épithélium fibrillaire

ép.apl : épithélium aplati

mbr.per. : membrane përitrophique

PREMIERE PARTIE

STRUCTURE HISTOLOGIQUE DU TUBE DIGESTIF DE LA LARVE DE L'AVANT DERNIER STADE

Le tube digestif d'Aeschna cyanea, comme celui de tout insecte, est formé de trois parties d'origine embry logique différente; il comprend d'avant en arrière;

- l'intestin antérieur, ectodermique qui provient d'une invagination dans la région buccale
 - l'intestin moyen, endodermique
- l'intestin postérieur, ectodermique, formé d'une invagination dans la région anale.

Comme le montre le schéma suivant, chacune de ces parties est divisée en plusieurs tronçons (fig. 2).

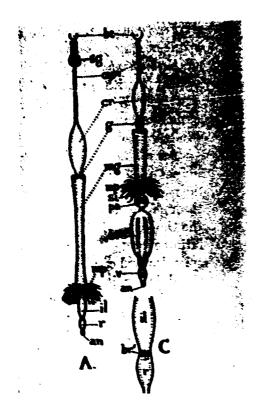


Fig. 2 : Schéma du tube digestif d'Aeschna cyanea Mull.

A : Tube digestif de l'adulte

B : Tube digestif de la larve

C : Intestin postérieur de l'adulte.

bc : cavité buccale, sg : glandes salivaires, oes : oesophage, cr : jabot, g : gésier, mg : intestin moyen, mp : tubes de Malpighi, st : tronçon grêle, pa : ampoule prérectale, br : correille branchiale, v : tronçon anal, an : anus, il : iléon, r : rectum.

Intestin antérieur : Cavité buccale, pharynx

Oesophage

Gésier

Tronçon d'union avec l'intestin moyen

Intestin moyen

Intestin postérieur : Iléon (Portion grêle (Tronçon grêle (Ampoule prérectale (Union ampoule prérectale-

Rectum

Tronçon anal

Nous avens étudié, à l'aide de coupes sériées, la structuretype de ces différentes parties. Précisons tout de suite que, dans notre travail, nous ne nous occuperons pas de la cavité buccale.

A - INTESTIN ANTERIEUR

1- Pharynx, Oesophage et Jabot

L'intestin antérieur débute par le pharynx, très court. La structure du pharynx (fig. 3) ne diffère essentiellement de celle de l'oesophage



Fig. 3 - Pharynx (grossissement x 112)

que par une cuticule plus développée, aussi avons-nous surtout porté notre attention sur ce dernier.

Lors de la dissection, l'oesophage se présente sous forme d'un tube étroit, montrant par place des étranglements dûs à des bandes musculaires circulaires. Sa partie postérieure se renfle en une poche volumineuse, le jabot.

Sur une coupe transversale (fig. 4), nous constatons que l'oeso phage se compose de la lumière vers l'extérieur :



Fig. 4 : Vue de détail d'un pli oesophagien

(grossissement x 560)

- d'un épithélium cubique supportant une cuticule et formant de nombreux replis dans la lumière or sophagienne. Il comprend des cellules à noyau arrondi renfermant un ou deux nucléoles et des grains de chromatine périphériques. Il est limité extérieurement par une membrane basale.
- des cordons de fibres musculaires longitudinales s'engageant entre la basale et l'importante tunique musculaire formée de fibres **cir**culaires. Cette tunique devient plus épaisse en certains points pour former

des sortes de sphincter servant à augmenter le péristaltisme et sans doute à faciliter la progression de la nourriture dans l'oesophage.

Entre la basale et la musculature, nous avons pu également observer des trachéoles.

L'oesophage se continue par le jabot dans lequel l'épithélium devient très aplati ; les noyaux sont allongés entre cuticule et basale (fig. 5, 6).

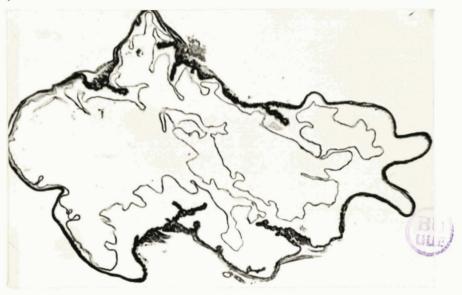


Fig. 5 - Jabot (grossissement x 65)

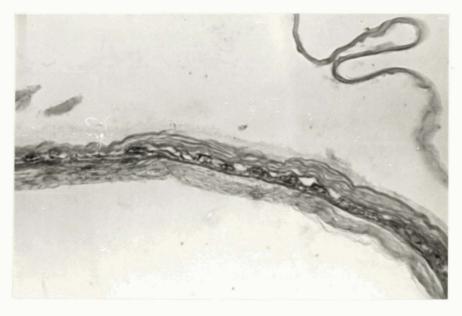


Fig. 6 - Vue de détail du jabot (grossissement x 560)

L'aplatissement de l'épithélium augmente, alors que les replis perdent leur importance pour ne plus former que de simples boursuflures, et disparaître finalement.

La tunique musculaire est peu développée et d'épaisseur insignifiante. Entre cette tunique et l'épithélium, on remarque des cordons de fibres longitudinales qui sont sans doute la continuation de ceux de l'oesophage.

Vers l'extrémité postérieure du jabot, la tunique musculaire circulaire devient plus importante de façon à former un sphincter et l'épithélium présente de nouveau des replis. C'est la limite jabot-gésier. Ceci est très visible sur des coupes obliques (fig. 7).

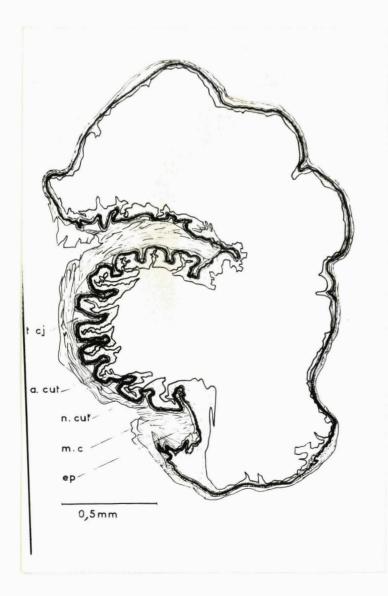


Fig. 7 - Coupe oblique montrant la jonction jabot - gésier.

2- Gésier

A la dissection, le gésier apparaît comme une dilatation de forme à peu près sphérique et lorsqu'il ne renferme pas d'aliments, on peut apercevoir, par transparence, quatre taches brun jaunâtre, des dents fortement sclérifiées.

Le gésier, comme l'oesophage, est formé d'un épithélium, limité intérieurement par une cuticule et extérieurement par la basale. La musculature comprend une tunique musculaire circulaire et extérieurement des cordons de fibres musculaires longitudinales.

L'épithélium montre toujours 16 replis qui ne sont d'égale importance que dans la partie antérieure du gésier (fig. 8, 9). Dans les parties saillantes de ces replis, l'épithélium est plus élevé qu'au fond de ces replis. Du tissu conjonctif très lâche sépare, dans ces replis, l'épithélium de la musculature : nous voyons parfois des fibrilles et de rares noyaux plongeant dans une substance collagène. Il faut noter que lorsque la cuticule se détache, elle se décolle en premier lieu au niveau des replis et reste adhérente entre eux.



Fig. 8 - Partie antérieure du gésier (grossissement x 65)



Fig. 9 - Gésier. Vue de détail de la fig. précédente.

(grossissement x 560)

En regardant des coupes sériées, nous voyons que 4 des des 16 replis vont prendre de l'importance. Ces 4 replis particuliers, appelés plis majeurs, ont une position fixe et sont séparés par 3 replis mineurs, qui n'ont pas évolué. Les plis majeurs portent les dents. La croissance de ces dents est dûe à un développement non seulement de l'épithélium mais aussi du tissu conjonctif sous jacent (fig. 10).



Fig. 10 - Vue de détail de l'épithélium d'une dent du gésier.

(grossissement x 560)

A leur niveau, la tunique musculaire circulaire devient plus importante. L'épithélium est deux à trois fois plus élevé que dans les replis ordinaires (fig. 11), il est fibrillaire, lacunaire et le cytoplasme y est moins dense ; les noyaux très nombreux sont situés à mi-distance entre cuticule et basale. Ailleurs. l'épithélium est, au contraire, cellulaire, cubi-

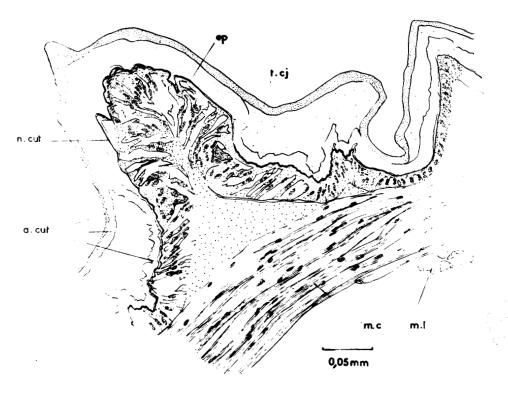


Fig. 11 - Dent du gésier

que et les noyaux sont insérés près de la basale.

Au niveau des dents, la cuticule montre trois couches superposées, de la lumière vers l'épithélium, qui sont de l'intérieur vers l'extérieur :

- l'exocuticule une couche jaune, très dure, très sclérifiée, peu épaisse - une couche brun foncé
- l'éndocuticule- une couche interne, plus importante, blanche, peu sclérifiée.

La cuticule est très résistante, ceci est en relation avec la fonction de malaxage du gésier.

Ces dents montrent des pointes cuticulaires. A l'hypertrophie de ces pointes cuticulaires, correspond une configuration particulière de l'épithélium sous jacent. Celui-ci se présente comme un massif de noyaux très nombreux, entouré d'un cytoplasme très dense, strié, disposé comme les tuniques d'un oignon (fig. 12 et 13).



Fig. 12 - Structure particulière de l'épithélium correspondant à l'hypertrophie d'une pointe cuticulaire (grossissement x 560).

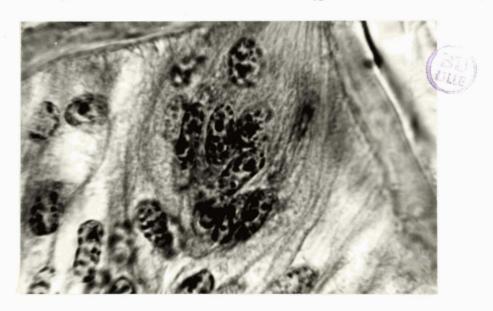


Fig. 13 - Vue de détail de la fig. précédente (grossissement x2180)

Il faut noter que le nombre et la forme des dents sont caractéristiques d'une espèce donnée : ainsi il y a 4 plis majeurs chez les Anisoptères et généralement 16 chez les Zygoptères.

Dans la partie postérieure du gésier, les dents vont décroître et leur épithélium, de type oesophagien, indique la proximité du tronçon d'union de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen (fig. 14). Cet épi-



Fig. 14 - Tronçon union de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen (grossissement x 175)

thélium, cubique, est bordé par une cuticule d'épaisseur constante. Une tunique musculaire circulaire importante joue le rôle d'un sphincter assurant l'occlusion du gésier ; chaque noyau ovale possède un nucléole central et des grains de chromatine périphériques (fig. 15).

L'épithélium forme également un nombre constant de replis : huit replis dérivant des 16 replis du gésier. Quatre replis se trouvent dans le prolongement des dents alors que les 4 autres sont la continuation de plis mineurs du gésier, ceux précisément qui occupent la position centrale dans chaque triade de plis mineurs.

Fig. 15 - Vue de détail de la fig. précédente (grossissement x 875)

3- Tronçon d'union

A la dissection, on constate que ce tronçon d'union s'invagine dans l'intestin moyen (schéma), si bien qu'en coupe transversale, nous aurons des sections montrant 3 couches emboîtées d'épithélium, de l'extérieur vers l'intérieur:

- une cou**ch**e d'intestin moyen
- une seconde couche d'intestin moyen
- une couche d'intestin antérieur (fig. 16)



Fig. 16 • Valvule oesophagienne. La couche épithéliale, médiane, est en majeure partie formée d'endoderme (grossissement x 42)

Cette invagination est plus ou moins importante chez les différences larves. Chez certains individus, elle est très marquée et, au niveau des dents du gésier, apparait déjà (fig. 17).

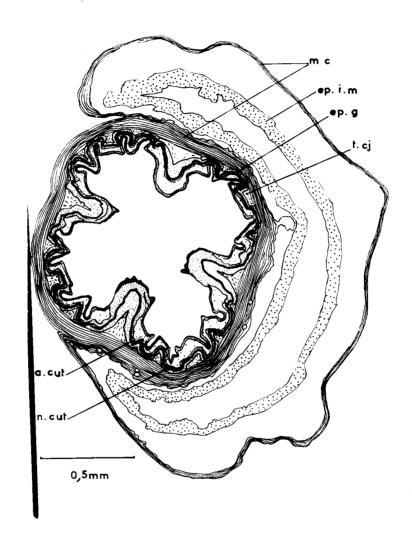


Fig. 17 - Coupe oblique montrant le gésier et à sa droite, un croissant d'intestin moyen.

Cette structure est appelée valvule oesophagienne. Les couches épithéliales formant cette valvule sont accompagnées de trois tuniques musculaires: la première externe et les deux autres se faisant face entre l'épithélium de l'intestin antérieur et celui de l'intestin moyen. Entre les deux tuniques musculaires circulaires so faisant face, existent des dons de fibres musculaires longitudinales qui se continuent d'ailleurs tout le long de l'intestin moyen.

Il faut noter également que la couche épithéliale intermédiaire peut être constituée d'intestin antérieur, limité par une cuticule, l'ectoderme remontant légèrement dans l'invagination (fig. 18 et 19).



Fig. 18 - Valvule oesophagienne. La couche épithéliale médiane est en partie de l'intestin moyen, en partie de l'ectoderme (grossissement x 42)



Fig. 19 - Valvule oesophagienne. La couche épithéliale, médiane, est formée uniquement par de l'intestin antérieur ectodermique.

B - INTESTIN MOYEN

Lors de la dissection, l'intestin moyen apparaît comme un tube droit, de couleur jaune, dont le calibre diminue vers la partie postérieure Les tubes de Malpighi marquent sa séparation de l'intestin postérieur.

L'intestin moyen comprend, de la périphérie vers la lumière, (fig. 20)

- une couche musculaire, formée extérieurement de cordons musculaires longitudinaux, baignant dans du tissu conjonctif, et intérieurement d'une tunique musculaire circulaire
- une basale sur laquelle s'insère l'épithélium cellulaire portant une bordure en brosse continue.

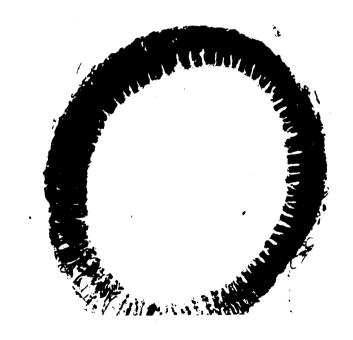


Fig. 20 - Intestin moyen (grossissement x 112)

La différence essentielle avec l'intestin antérieur est l'absence de cuticule : l'intestin moyen est de nature endodermique.

On remarque, de place n place, accolés à la basale, de petits massifs cellulaires contenant de nombreux noyaux à chromatine dense : ce sont les nids de régénération qui assurent le renouvellement de l'épithélium de l'intestin moyen ; toutes les mitoses de l'intestin moyen se font dans ces cellules; en dehors des nids de régénération, l'épithélium ne présente jamais de mitoses.

Les noyaux de l'épithélium et ceux des nids de régénération sont ovales, plus grands que ceux de l'épithélium intestinal d'origine ectodermique. Ils possèdent un nucléole central et des grains de chromatine nombreux et périphériques.

Le cytoplasme apparaît généralement coloré différemment au voisinage du plateau strié. Ceci est dû à des granules pigmentaires, jaunâtres, qui sont responsables de la couleur de l'intestin moyen. Dans les nids de régénération, nous avons trouvé des boulettes de métachromasie, provenant des grains de chromatine en dégénérescence. Dans ces nids ou près de la basale, et même dans l'épithélium, existent des cellules sphériques dont le cytoplasme est hyalin alors que leur noyau reste d'apparence normale. Leur signification nous est inconnue ; il s'agit peut-être d'une forme de dégénérescence.

L'épithélium de l'intestin moyen ne présente pas une structure uniforme sur toute sa longueur : il peut être plus ou moins aplati ou élevé

Dans la partie antérieure, l'épithélium apparaît toujours aplati c'est la zone annulaire (Aubertot) (fig. 21) qui ne remonte toutefois pas jusqu'au niveau de la valvule oesophagienne. Son cytoplasme est d'aspect homogène, les noyaux ont une position particulière, ils proviennent tous des nids de régénération et ont tendance à se rapprocher de la bordure en brosse, ils sont donc disposés en ligne sinusoïdale.



Fig. 21: Intestin moyen: zone annulaire (Grossissement x 560)

Selon Tillyard, la zone annulaire ne participe pas à la digestion mais à l'élaboration du bord antérieur de la membrane péritrophique. Cette même structure se retrouve dans l'épithélium d'une larve qui vient d'achever un important repas : c'est la période de repos de l'épithélium (Næedham).

Nous avons trouvé, dans la lumière intestinale, au niveau de la zone annulaire, des sphères constituées de grains réfringents juxtaposés. En face de ces boules, on constate, dans l'épithélium, une lacune correspondant à plusieurs cellules (fig. 22). Nous avons pensé que ces boules seraient le résultat d'une dégénérescence de cellules épithéliales de la zone annulaire, rejetées dans la lumière. A notre connaissance, personne n'avait mentionner un rejet aussi massif de cellules âgées.



Fig. 22 - Zone annulaire : rejet de cellules âgées (grossissement x 560)

Au delà et en deçà de la zone annulaire, l'épithélium de l'intestin moyen, revêt trois formes différentes suivant que la larve vient de s'alimenter ou non :

- épithélium en période de repos (c'est le cas vu plus haut)
- épithélium en période de préparation
- épithélium en période de sécrétion

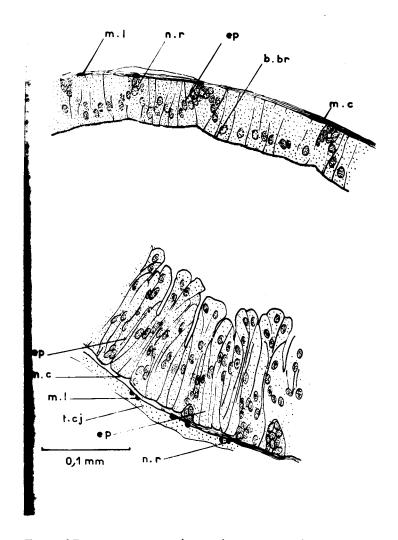


Fig. 23 : en haut, épithélium en période de repos en bas, épithélium en période de préparation

Lors d'une période de préparation (fig. 24), l'épithélium apparaît renflé formant de nombreux replis, nettement plus hauts que ceux vus précédemment. Les cellules, très hautes et très étroites, surtout dans leur partie basale, s'élargissent vers la lumière en se superposant.

Le cytoplasme n'apparaît pas coloré uniformément, il l'est davantage dans les parties médianes des replis où les cellules se resserrent.

Les noyaux sont plus nombreux que dans un épithélium en période de repos.

Les nids alternent avec ces parties médianes vivement colorées, c'est-àdire qu'ils sont disposés sous les cryptes séparant les replis.

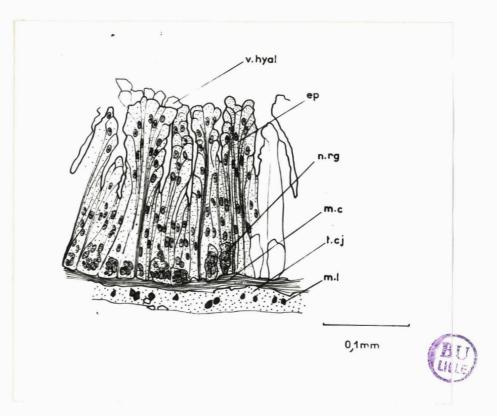


Fig. 24 - Intestin moyen : épithélium en période de préparation

La bordure en brosse a disparu, sauf dans les cryptes. A sa place, nous voyons de petites vésicules à contenu hyalin. Ces boulettes de sécrétion renferment les ferments digestifs (Needham, Tillyard)

La période d'activité (fig. 25 et 26) s'installe lorsque la nour-

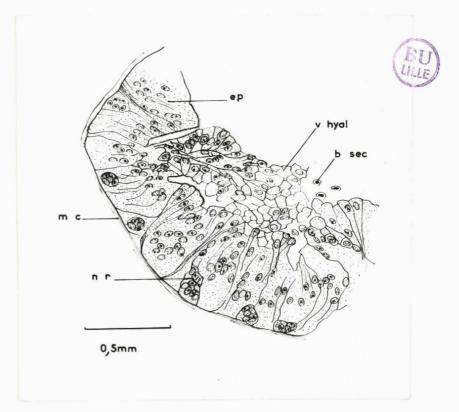


Fig. 25 : Intestin moyen : épithélium en période d'activité.

riture atteint l'intestin moyen; alors, a lieu une émission de boulettes de sécrétion, certaines à contenu hyalin, d'autres dans lesquelles on reconnaît un noyau à nucléole central et à grains de chromatine périphériques. Très souvent le nucléole et la chromatine ne sont plus visibles dans les noyaux fortement colorés.

Fig. 26 - Intestin moyen :

épithélium en période
d'activité.

(grossissement x 560)

Les caractères notés pour l'épithélium en période de préparation sont ici accentués, "exagérés".

Les cellules rejetées seront remplacées par de nouvelles provenant du fonctionnement des nids de régénération. C'est pourquoi nous trouverons davantage de mitoses dans un épithélium en période de préparation ou d'activité que dans un épithélium au repos ; les nids dans les deux cas sont plus nombreux et contiennent plus de noyaux que dans le cas d'un épithélium au repos. Le cytoplasme au contraire y est moins dense.

A l'extrémité postérieure de l'intestin moyen, au niveau de l'insertion des tubes de Malpighi, on observe dans la lumière un anneau épithélial limité par la cuticule : c'est de l'ectoderme du tronçon d'union entre

l'intestin mommen et l'intestin postérieur. Cet ectoderme va supplanter l'endoderme : ceci est visible sur les coupes sériées (fig. 27 et 28).



Fig. 27 - Union de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur : anneau épithélial ectodermique dans la lumière de l'intestin moyen. (grossissement x 112).



Fig. 28 - Union de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur : l'intestin moyen ne forme plus qu'un croissant dans la partie gauche de la coupe. (grossissement x 112).

Finalement, l'intestin moyen ne forme plus qu'un croissant, à nids très élevés et à mitoses nombreuses, qui descend obliquement et pénètre un peu dans le trongon d'union avec l'intestin postérieur.

C - INTESTIN POSTERIEUR

L'intestin postérieur est de nature ectodermique ; son épithélium sera donc recouvert d'une cuticule.

1- Tronçon d'union

Les noyaux de cet épithélium cubique sont nettement plus petits que ceux de l'intestin moyen et n'atteignent pas la moitié ou le tiers de leur taille. Ils possèdent un petit nucléole central et des grains de chromatine périphériques. Ces noyaux sont situés à mi distance entre la cuticule et la basale. L'épithélium forme de nombreux replis dans la lumière de façon à l'obturer complètement (fig. 29 et 30). C'est à ce niveau que s'abouchent

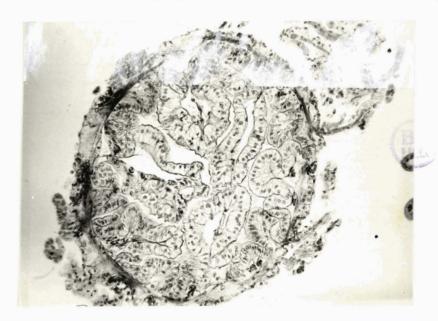


Fig. 29 - Tronçon d'union de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur. (grossissement x 112)

les tubes de Malpighi.

La musculature est formée d'un anneau de fibres musculaires circulaires enserrant l'épithélium. C'est grâce à lui que les replis longitudinaux de l'épithélium sont appliqués les uns contre les autres (Sadones).

Il rend impossible tout reflux du contenu de la portion grêle vers l'intestin moyen.

Fig. 30 - Vue de détail du tronçon d'union de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur : la figure montre, dans la partie supérieure, les nids de régénération de l'intestin moyen et dans la partie inférieure, l'épithélium cubique du tronçon d'union. (grossissement x560)

Lorsqu'il existe une lacune entre la basale de l'épithélium et la musculature circulaire, nous avons pu observer des fibres musculaires obliques quitter la tunique musculaire pour se rattacher à la basale épithéliale. De plus, il existe des cordons de fibres musculaires longitudinales entre la basale et la tunique musculaire circulaire.

2- Tronçon grêle

En observant les coupes sériées, on voit (fig. 31) que l'épithélium cubique est remplacé, ventralement, par un épithélium deux à trois fois

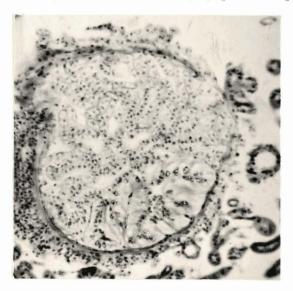


Fig. 31 - Tronçon grêle : dans la partie inférieure de la photo, on reconnaît l'épithélium fibrillaire (grossissement x 112).

plus épais, constituant une sorte de bourrelet. Ce nouvel épithélium est très fibrillaire, possède des noyaux de grande taille. Il est difficile de distinguer les membranes cellulaires. Le bourrelet, ainsi formé, va croître vers la droite et la gauche pour occuper finalement toute la partie ventrale du tronçon grêle.

Il y a donc deux épithéliums juxtaposés dans le tronçon grêle qui donnent à celui-ci une structure caractéristique (fig. 32):



Fig. 32 : Tronçon grêle.

Vue de détail de la fig. précédente, montrant l'épithélium fibrillaire (ep. f.) et l'épithélium cubique (ép. c.)

(grossissement x 560)

- Dorsalement, un épithélium normal, identique à celui du tronçon d'union
- Ventralement, un épithélium fibrillaire, formant un bourrelet important (fig. 33)

Ce bourrelet présente de nombreux replis si bien qu'il obture la majeure partie de la lumière.

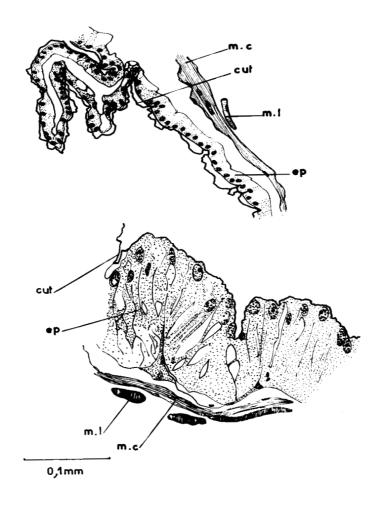


Fig. 33: photo montrant, côte à côte, les deux épithéliums:

- en haut, l'épithélium cubique
- en bas, l'épithélium fibrillaire

Dans cet épithélium, baignent de gros noyaux ovoïdes, situés près de la cuticule et pourvus d'un nucléole et de nombreux grains de chromatine souvent périphériques. Le contenu nucléaire est coloré fréquemment en bleu par le glychemalun, alors que celui des petits noyaux de l'épithélium cubique ne l'est pas.

D'autres noyaux, beaucoup plus petits, existent près de la basale, parfois ils sont juxtaposés en de petits "amas" (fig. 34). Dans le cytoplasme, nous avons pu remarquer parfois des petits noyaux, peut-être proviennent-ils de ces noyaux basaux qui remonteraient vers la lumière.

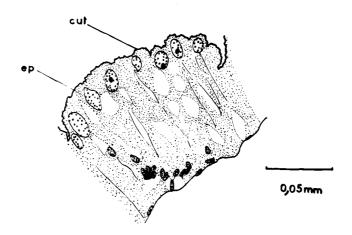


Fig. 34 - Epithélium fibrillaire du tronçon grêle montrant un "amas" de petits noyaux près de sa basale.

Dans cet épithélium, les fibrilles ont taujours une disposition perpendiculaire à la cuticule. Il est à noter la différence de coloration de ce cytoplasme fibrillaire par rapport au cytoplasme de l'épithélium aplati. En effet, le protoplasme fibrillaire apparaît rose alors que celui de l'épithélium cubique est bleu. Certains espaces entre les fibrilles apparaissent optiquement vides : ce seraient des vacuoles.

La musculature est formée d'un anneau musculaire circulaire et extérieurement de cordons longitudinaux.

3- Ampoule prérectale

Au tronçon grêle, fait suite l'ampoule prérectale qui possède 3 vésicules (en position 4, 8 et 12), pouvant être soit évaginées, soit invaginées (Straub). Nous avons pu retrouver les deux cas cités.

a- vésicules évaginées

Nous avons pu suivre, sur des coupes sériées, la destinée d'un massif formé d'un épithélium fibrillaire et qui est séparé de l'épithélium du tronçon grêle par la tunique musculaire circulaire de ce dernier (fig. 35). Cet épithélium extérieur au tronçon grêle est limité par une basale qui lorsqu'elle présente des replis est accompagnée de quelques fibres musculaires et d'un peu de tissu conjonctif.



Fig. 35 - Ampoule prérectale. A gauche, on reconnaît un massif d'épithélium fibrillaire séparé de l'épithélium cubique par la musculature (grossissement x 65)

La structure de cet épithélium est la même que celle de l'épithélium fibrillaire du tronçon grêle. Nous avons pu observer la jonction de ce dernier avec l'épithélium cubique qui est repoussé de part et d'autre, si bien que nous arrivons au stade, décrit par Sadones chez Libellula depressa, d'une ampoule prérectale à deux bourrelets (fig. 36):

Fig. 36 - Ampoule prérectale : 2 bourrelets d'épithélium fibrillaire (grossissement x 65)

- l'un occupant la place du bourrelet du tronçon grêle dont il est précisément originaire
 - le second, diamétralement opposé, nettement plus petit.

Il est à noter que, dans le tronçon grêle et l'ampoule prérectale, l'épithélium cubique s'est aplati par rapport à ce qu'il était dans le tronçon d'union.

Le premier bourrelet va se scinder en deux en son milieu. A cet endroit, l'épithélium fibrillaire sera remplacé par de l'épithélium cubique identique à celui séparant les deux bourrelets primitifs. Cet épithélium cubique va croître et rejeter latéralement les deux bourrelets ainsi formés, si bien que nous obtenons un stade à trois bourrelets, disposés à 120 °: un dorsal et deux latéraux (fig. 37)



Fig. 37 - Ampoule prérectale : 3 bourrelets d'épithélium fibrillaire (grossissement x 65)

Dans les replis de cet épithélium fibrillaire, les basales juxtaposées s'écartent parfois pour laisser place à des trachéoles. Puis, comme le montre la figure 38, ces trois bourrelets vont faire saillie extérieurement. Etant repoussés par l'épithélium curique, ils vont s'étrangler alors que cet épithélium aplati tapisse uniformément toute la paroi intestinale.

Quelques fibres musculaires eirculaires et longitudinales, quelques trachéoles, entourent ces vésicules en formation et les individualisent. Ces trois vésicules, disposées à 120°, s'atténuent progressivement



Fig. 38 - Ampoule prérectale. Les trois vésicules sont rejetées. (grossissement x 65)

et disparaissent finalement. Il est à noter qu'elles sont formées à peu près uniquement d'épithélium fibrillaire.

b- vésicules invaginées

Le point de départ est le même que précédemment : tronçon grêle à épithélium fibrillaire ventral. Dorsalement, l'épithélium cubique est remplacé par de l'épithélium fibrillaire : c'est le stade à deux bourrelets.

Le bourrelet situé face ventrale va comme précédemment être scindé en deux par de l'épithélium cubique, apparu en son milieu : c'est le stade à trois bourrelets : un dorsal et deux latéraux. Ces bourrelets vont s'hypertrophier de façon à obturer la lumière intestinale (fig. 39).



Fig. 39 - Ampoules prérectale : on reconnaît les 3 bourrelets d'épithélium fibrillaire (grossissement x 65)

Cet épithélium fibrillaire sera ensuite progressivement remplacé par de l'épithélium cubique et on arrive comme précédemment au tronçon d'union de l'ampoule prérectale et du rectum. La musculature de l'ampoule prérectale est identique à celle du tronçon grêle.

4- Union de l'ampoule prérectale avec le rectum

Toute la lumière intestinale est de nouveau obturée par de l'épithélium parallélépidique ressemblant à celui du tronçon d'union entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur (fig. 40 et 41).

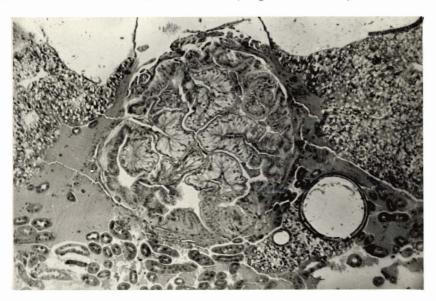


Fig. 40 - Union de l'ampoule prérectale et du rectum. (grossissement x 65)



Fig. 41 - Tronçon de l'union de l'ampoule prérectale et du rectum, vue de détail de la précédente (grossissement x560)

Cet épithélium forme de nombreux replis, les noyaux en sont petits, ovoïdes, nombreux et renferment un à deux nucléoles et peu de chromatine.

La tunique musculaire circulaire est un peu plus épaisse que dans le tronçon grêle et l'ampoule prérectèle : c'est une région sphinctérienne. Les fibres musculaires longitudinales forment six cordons externes importants et quelques fibres longitudinales internes s'engagent entre les replis.

Ce tronçon sert de passage au rectum : dans les premières coupes du rectum, nous retrouvons dans la lumière les anneaux de cet épithélium cubique qui s'y enfoncent de façon à l'obturer.

5- Rectum

Lors de la dissection, le rectum ou corbeille branchiale apparaît comme une dilatation du tube digestif. Cette corbeille est entourée de six gros troncs trachéens qui envoient leurs ramifications dans la paroi rectale (fig. 42).

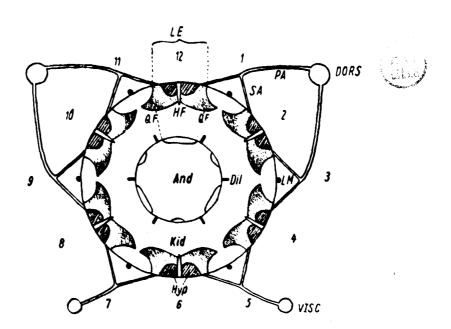


Fig. 42 - Schéma de la corbeille branchiale (Straub).

VISC : trachées viscérales - DORS : trachées dorsales - Hyp : tissu hypobranchial - HF : pli longitudinal -

QF : pli transversal

Avec Straub, nous pouvons dire que le rectum est formé de six plis longitudinamx, auxquels correspondent, dans la corbeille, six branchies rectales. De part et d'autre d'un pli longitudinal, se trouvent de nombreux plis, transverses, reliés les uns aux autres. Chacun de ces plis est une évagination de l'ectoderme dans la lumière rectale.

Dans sa partie antérieure, le rectum est uniquement formé de ces évaginations ectodermiques aplaties où les noyaux sont allongés dans la longueur de l'épithélium. Par la suite, cet épithélium s'hypertrophie dans les plis en deux bourrelets basilaires formés d'un épithélium élevé enserrant un tissu particulier : le tissu hypobranchial (fig. 43 et 44). La partie distale libre des plis reste formée d'un épithélium, aplati, pigmenté, analogue à celui décrit plus haut.

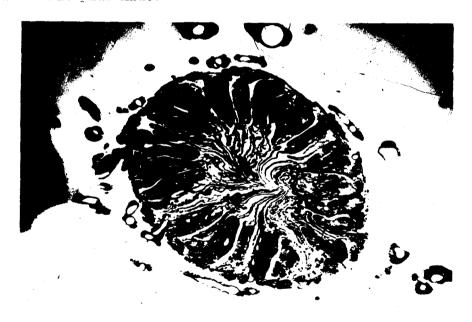


Fig. 43 - Rectum (grossissement x 42)

Dans les bourrelets basilaires, l'épithélium est fibrillaire; les fibrilles sont toujours perpendiculaires à la cuticule. La structure est syncytiale, de gros noyaux ovoïdes baignent dans le cytoplasme. Ces noyaux ont un nucléole central et des grains de chromatine périphiques (fig. 45).

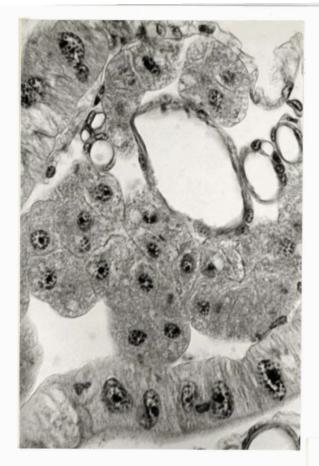


Fig. 44: Rectum. Vue du détail

de la fig. 43, montrant

deux bourrelets basi
laires, entourant le

tissu hypobranchial.

(grossissement x 560)

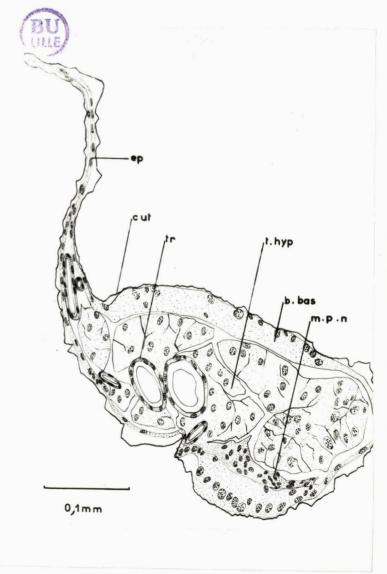


Fig. 45 - Pli transverse

Sur des coupes tangentielles de ces bourrelets (fig. 46) on peut voir de nombreux noyaux autour desquels le cytoplasme est légèrement plus dense. De ces noyaux, de nombreuses fibres s'irradient formant de véritables réseaux. Le cytoplasme est également plus dense à la périphérie de ces bourrelets.

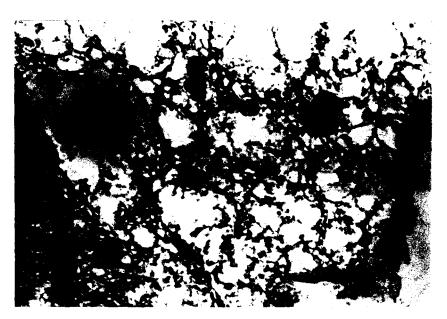


Fig. 46 - Coupe tangentielle d'un bourrelet basilaire. (grossissement x 560)

D'autres noyaux, beaucoup plus petits, existent également au niveau de la basale et très rarement près de la cuticule.

Le tissu hypobranchial est constitué de lobules arrondis, serrés les uns contre les autres et entourant les trachées. Chacun de ces lobules renferme un ou plusieurs noyaux de taille intermédiaire entre les grands et les petits noyaux vus précédamment. Le cytoplasme de ce tissu est finement granuleux. Tillyard le considère comme une variété de corps gras : en effet des globules graisseux sont parfois visibles comme dans le corps gras typique.

Entre les bourrelets basilaires et le tissu hypobranchial, on remarque assez fréquemment de nombreux petits noyaux ovales à grains de chromatine périphériques, à nucléole central à substance nucléaire très colorée, baignart dans un tissu très lache (fig. 47). Nous avons observé, à plusieurs reprises, un passage de ces massifs de petits noyaux au tissu hypobranchial

mais la généralité de ce fait ne peut être affirmée avec certitude.



Fig. 47 - Pli transverse montrant entre le tissu hypobranchial et le bourrelet basilaire de nombreux petits noyaux (grossissement x 560)

La partie distale des plis est formée d'un épithélium aplati dont les basales sont juxtaposées. Elles s'écartent parfois l'une de l'autre pour laisser place aux trachéoles. Cet épithélium renferme un très grand nombre de petites granulations pigmentaires noires. Il faut noter l'étendue de ces lamelles qui, tout en se plissant sur elles-mêmes, arrivent jusqu'au centre de la lumière rectale.

6- Tronçon anal

Le tronçon anal présente en section six bourrelets (fig. 48). Chacun d'eux a pris naissance entre deux plis du rectum, puis gagne en volume alors que les deux plis regressent et finalement occupent leur place(fig. 49)

Ces bourrelets sont formés d'un coussinet de tissu adipeux recouvert d'un épithélium, limité lui-même par une cuticule. La musculature est formée d'une tunique musculaire circulaire, de six cordons longitudinaux externes et de fibres obliques s'insérant directement sur la basale épithé-

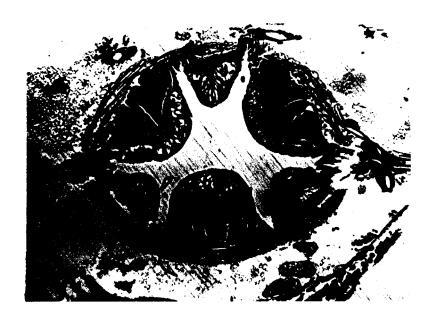


Fig. 48: Tronçon anal : 6 bourrelets à épithélium élevé. (grossissement $\bf x$ 65)

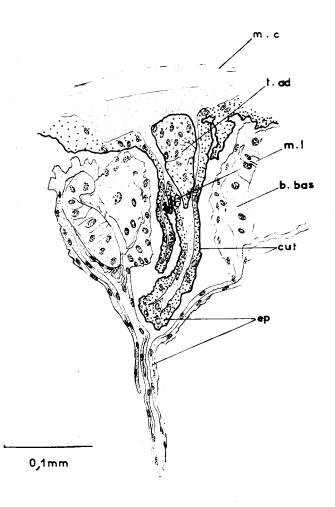


Fig. 49 : Limite du Rectum et du tronçon anal.

liale (fig. 50). Des fibres musculaires longitudinales peuvent être observées non seulement entre le coussinet de corps adipeux et la base de l'épithélium mais aussi au milieu et à l'extérieur de ce corps adipeux. Cela riviendrait



Fig. 50 - Tronçon anal. Vue de détail montrant la musculature oblique (grossissement x 560)

peut être de ce que, primitivement, les fibres musculaires longitudinales étaient entourées de tissu conjonctif. Ce tissu conjonctif a augmenté de volume, s'est transformé en tissu adipeux, si bien que certaines fibres auront pu être entraînées en dehors du tissu adipeux, alors que d'autres seront restées à l'intérieur.

Suivant le niveau de la section, l'épithélium présente des modifications. Antérieurement, il apparaît mince, aplati, à noyaux ovales, allongés dans la longueur de l'épithélium. Puis cet épithélium s'épaissit, devient fibrillaire et à noyaux ovales énormes. Ces noyaux ont un nucléole important et de nombreux grains de chromatine (fig. 51).

Les six bourrelets présentent d'abord un épithélium élevé fibrillaire. Par la suite, cet épithélium s'aplatit par lace, redevient mince : on a un stade à six bourrelets dont trois à épithélium aplati et les trois autres, en alternance avec les précédents, à épithélium élevé (fig. 52).



Fig. 51 - Tronçon anal : vue de détail montrant un bourrelet à épithélium élevé (grossissement x 280)



Fig. 52 - Tronçon anal : trois bourrelets à épithélium aplati alternant avec trois bourrelets à épithélium élevé. (grossissement x 65).

Ce dernier va à son tour s'amincir (fig. 53) si bien que nous aurons six bourrelets à épithélium aplati et d'égale importance (fig. 54). L'épithélium séparant les bourrelets est légèrement plissé.



Fig. 53 : Tronçon anal. On peut voir la régression de l'épithélium élevé. (grossissement x 65)



Fig. 54 - Tronçon anal : six bourrelets à épithélium aplati. (grossissement x 65)

Dans la partie postérieure du tronçon anal, on constate que, dans trois des bourrelets, le corps gras disparaît alors que l'épithélium reste aplati et garde la position qu'il avait lorsque le corps gras existait encore. Il existe un vide entre cet épithélium et la musculature.

Le corps gras des trois autres bourrelets prend de l'importance, son épithélium redevient plus élevé et atteint trois fois la valeur de l'épithélium aplati : en même temps la cuticule s'épaissit un peu (fig. 55) ; ainsi se constituent les trois valvules anales.

Fig. 55 - Valvule anale (grossissement x 65)

Le corps gras est formé de lobules juxtaposés les uns contre les autres. Chaque lobule possède un noyau. Près de l'épithélium, ces lobules renferment peu de lobules graisseux, alors que ceux-ci sont très nombreux au voisinage de la tunique musculaire (fig. 56).

L'épithélium correspondant aux trois bourrelets disparus se plisse, se resserre, rapprochant ainsi les uns des autres les trois bourrelets restants. L'importance de ces bourrelets est confirmée par la position des dernières fibres obliques qui traversent le corps gras.

Dans la région anale, proprement dite, les bourrelets ont disparu complètement, il ne reste plus qu'un épithélium élevé lacunaire à cuticule très importante. On s'aperçoit que la partie interne de la cuticule



Fig. 56 - Valvule anale. Vue de détail de la fig. 55.

apparaıt jaune, comme dans les dents du gésier : ce qui est d \hat{u} à une sclérification très importante.

En conclusion à cette étude, nous pouvons constater :

- l'importance de la cuticule au début des deux invaginations buccale et anale,
- dans l'intestin antérieur larvaire, une symétrie basée sur le chiffre 4 : 16 replis dans le gésier antérieur
 - 4 dents
 - 8 replis dans le tronçon d'union entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen
 - dans l'intestin postérieur, une symétrie basée sur le chiffre 3
 - 3 bourrelets fibrillaires dans l'ampoule prérectale
 - 6 branchies dans le rectum
 - 6 puis 3 bourrelets dans le tronçon anal

DEUXIEME PARTIE

TRANSFORMATIONS HISTOLOGIQUES AU COURS DE L'INTERMUE DE LA LARVE DE L'AVANT DERNIER STADE

Ce chapitre, consacré aux modifications subies par le tube digestif durant l'avant dernier stade, passe en revue les transformations observées sur des larves de plus en plus âgées, sacrifiées à intervalles réguliers

A - INTESTIN ANTERIEUR

1- Oesophage et jabot

L'évolution de la cuticule présente la différence la plus frappanto Au début de l'intermue (stade 1 jour), la cuticule est entièrement adhérente à l'épithéluum (fig. 4).

Stades A, B, C

Au fur et à mesure que les larves sont plus proches de la mue suivante (stades A, B, C), la cuticule existante se scinde progressivement en deux parties d'égale importance : la partie proximale reste seule adhérente à l'épithélium alors que la partie distale se trouve isolée dans la lumière (fig. 5 et 6).

Nous n'avons pu déterminer s'il s'agit exclusivement d'exocuticule ou si la partie profonde est formée d'endocuticule non encore dissoute.

Au stade C, à la partie postérieure du jabot, la partie proximale de la cuticule commence à se décoller.

Stade 11 jours

Les deux parties de l'ancienne cuticule sont indépendantes dans la lumière; la nouvelle cuticule qui sera celle de la larve du dernier stade existe déjà, adhérente à l'épithélium et très mince (fig. 57, 58 et 59). Il faut noter que dans les trachées la cuticule est également détachée.

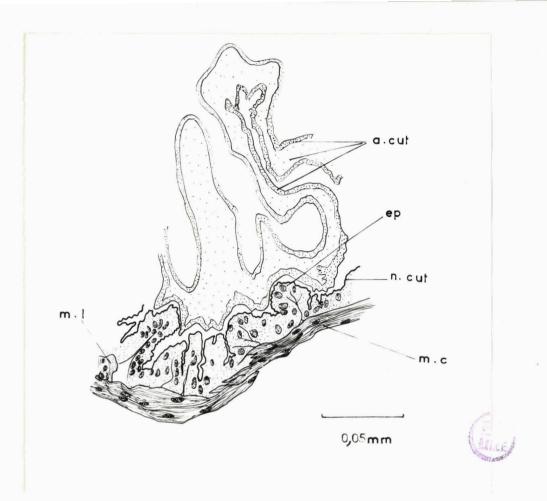


Fig. 57 - Oesophage (stade 11 jours). On reconnaît la nouvelle cuticule. L'ancienne cuticule est rejetée dans la lumière.

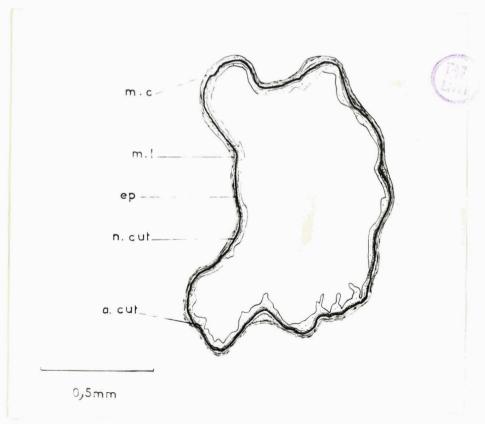


Fig. 58 - Jabot (stade 11 jours)

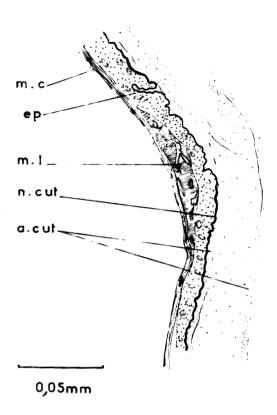


Fig. 59 - Jabot (stade 11 jours). Vue de détail de la fig. 58

Stade 13 jours (fig. 60)

La nouvelle cuticule est notablement épaissie.

Bien que nous n'ayons pas employé de colorants cytoplasmiques spécifiques, nous avons constaté que le cytoplasme des larves n'ayant pas encore formé la nouvelle cuticule est dense, homogène, alors que chez les



Fig. 60 - Vue de détail du jabot montrant l'ancienne et la nouvelle cuticule (grossissement x 560)

larves où celle-ci existe déjà le cytoplasme apparaît plus élevé, plus lacunaire.

Au stade 13 jours, la portion de cytoplasme située entre la •uticule et le noyau est dense et celle se trouvant entre le noyau et la membrane basale est beaucoup plus lâche. Cet aspect semble dénoter une intense activité cellulaire au cours de dépôt de la cuticule.

2- Gésier

Stade 1 jour

La cuticule du gésier est légèrement décollée de l'épithélium (fig. 9, 10) et n'y est attachée que par des fibrilles. Elle est par contre adhérente à l'épithélium entre les replis dans la portion antérieure du gésier et au niveau des dents.

Stades A, B et C

Par la suite la cuticule se scinde en deux portions comme pour l'oesophage et le jabot.

Au stade A, seule, la portion profonde reste adhérente à l'épithélium, uniquement, entre les 16 replis de la partie antérieure du gésier. Plus en arrière, au niveau des dents, elle augmente d'épaisseur tout en conservant sa teinte brun clair. La portion superficielle, d'abord unique, se poursuit dans les deux couches exocuticulaires des dents du gésier : partie jaune sclérifiée et partie brune sous jacente. Au niveau des dents, ces deux portions sont adhérentes entre elles en raison du développement énorme de la portion profonde (fig. 61) mais sont détachées et indépendantes ailleurs, sauf au fond des replis où elles se rapprochent et se soudent à l'épithélium.

Au stade B, la cuticule est décollée dans tout le gésier.

Stade 11 jours

l'ancienne cuticule est décollée dans tout le gésier, une nouvelle cuticule existe (fig. 62 et 63).

Stade 13 jours

La nouvelle cuticule est déjà aussi importante que la couche la plus superficielle de la vieille cuticule et a la même couleur brun foncé que la couche la plus profonde.

Fig. 61 - Dent du gésier (stade)

(grossissement x 280)

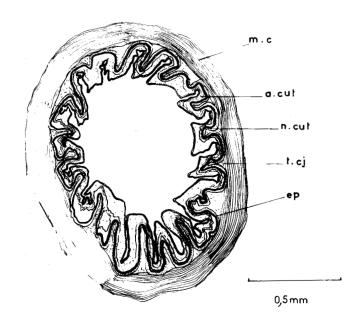


Fig. 62 - Gésier (stade ll jours) montrant l'ancienne et la nouvelle cuticule.

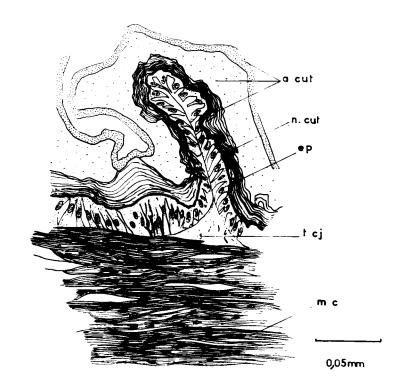


Fig. 63 - Gésier (stade 11 jours). Vue de détail de la fig. 62

La structure de l'épithélium est relativement uniforme au cours de l'intermue. Il faut noter que dans tout l'intestin antérieur et postérieur le cytoplasme apparaît plus clair et les noyaux moins chromatiques chez la larve d'un jour que chez des larves plus âgées.

3- Trongon d'union

Chez la larve d'un jour, la cuticule reste attachée à l'épithélium.

Stades A et B

La cuticule scindée en deux parties reste adhérente à l'épithélium par sa partie profonde.

Stade C

Elle est à la limite de l'adhérence ; elle forme dans la partie antérieure du tronçon d'union des boursuflures comme si elle avait tendance à se détacher (fig. 64).



Fig. 64 - Tronçon d'union de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen (stade C) (grossissement x 175)

Stade 11 jours

La nouvelle cuticule est présente dans la moitié antérieure alors que postérieurement l'ancienne cuticule est encore adhérente du moins entre les replis (fig.65).

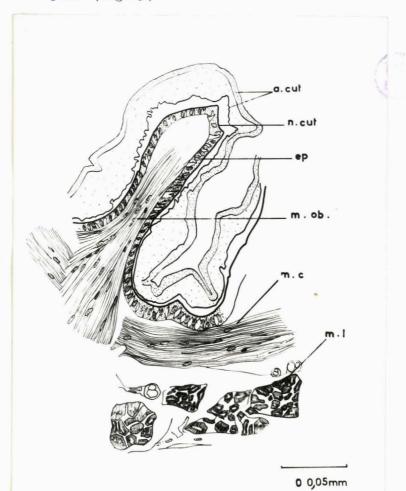


Fig. 65 - Tronçon d'union de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen (stade 11 jours)

Ceci est encore valable pour la larve de 13 jours (fig. 66).



Fig. 66 - Tronçon d'union de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen (stade 13 jours)

(grossissement x 560)

Nous voyons donc en conclusion à cette étude de l'intestin antérieur que chez un individu d'âge donné (stades A, B et C), la cuticule tée adhérente à l'épithélium de l'oesophage et du jabot, est décollée au niveau du gésier, sauf entre les replis de ce dernier. Aux stades ll et la cuticule, détachée dans l'oesophage, le jabot, le gésier, est encore adhérente à la fin du tronçon d'union.

La cuticule semble se détacher le plus facilement au niveau du gésier ; le décollement, s'accentuant ensuite antérieurement et postérieurement, serait plus lent dans le tronçon d'union.

Il faut remarquer que ce tronçon d'union correspond à une région sphinctérienne située à la limite de l'extoderme et de l'endoderme.

Le décollement commencerait au niveau des dents du gésier, permettant ainsi à la nouvelle cuticule de se préparer plus longuement et d'atteindre son épaisseur très importante. En effet, la cuticule du gésier très épaisse et très sclérifiée est en rapport avec le rôle qu'elle jouera dans la trituration des aliments. Ailleurs elle ne sert qu'à protéger la muqueuse.

Il faut noter également en conclusion à l'étude de cet intestin antérieur, le synchronisme existant pour le décollement de l'ancienne cuticule et la formation d'une nouvelle cuticule dans l'intestin antérieur et dans le masque. En effet, aux stades A, B et C, la scission progressive de l'ancienne cuticule de l'intestin antérieur en deux portions correspond à une rétraction progressive de l'hypoderme dans les lobes médians du masque. Dens les deux cas, l'ancienne cuticule est encore adhérente.

Aux stades 11 et 13 jours, le décollement de l'ancienne cuticule et la formation d'une nouvelle cuticule s'observent dans l'intestin antérieur et dans le masque.

B - INTESTIN MOYEN

Comme nous l'avons vu précédemment, dans l'intestin moyen au cours de la digestion, un véritable cycle de l'épithélium nous a permis de distinguer une période de repos, de préparation et d'activité.

Les processus histologiques, assurant le renouvellement de l'épithélium de l'intestin moyen sont connus d'un certain nombre d'insectes. Le remplacement des cellules usées de l'épithélium de l'intestin moyen par des cellules issues des nids de régénération est un phénomène continu tel qu'il a été décrit entre autres chez les larves de Galleria mellonella par TCHANG YUNG TAI (1929) et de Clitumnus extradentatus par GUILLAUME (1961). Il faut noter que TCHANG YUNG TAI avait observé en outre un rejet de l'épithélium de l'intestin moyen en rapport avec la mue.

Nous étudierons l'intestin moyen d'Aeschna cyanea afin de voir s'il existe un phénomène semblable au cours de l'avant dernier stade.

Stade 1 jour

En deçà de la zone annulaire (fig. 21), l'épithélium apparait dans une période d'activité légère. Dans la lumière, des boulettes de sécrétion sont visibles : certaines, à contenu hyalin, mais d'autres sont des cellules désorganisées, rejetées, où l'on distingue le noyau, sous forme d'une masse

foncée, désorganisée (fig. 25), parfois on reconnaît encore la chromatine et le nucléole.

On peut s'étonner de l'existence d'une telle émission chez un animal sacrifié très peu de temps après sa mue et dans l'intestin moyen duquel nous ne retrouvons aucune trace de nourriture alors qu'il y en a dans le gésier. Nous rejoignons la constatation de VOINOV qui avait remarqué également que l'épithélium de l'intestin moyen, voisin de la valvule oesophagienne, est dans un état presque continuel de sécrétion.

Cet auteur émet la théorie suivante : par l'orifice valvulaire de petites quantités de substances alimentaires filtrent d'une manière constante en entretenant l'activité des cellules mésoentériques voisines.

Dans la partie terminale de l'intestin moyen, l'épithélium est à une période de préparation, ce qui semble logique si on considère que l'animal vient de muer, qu'il n'a donc pas eu le temps de se nourrir (fig. 24).

En comptant les mitoses des nids de régénération chez ce même individu, nous nous sommes aperçu qu'il y avait à peu près deux fois plus de mitoses dans la portion d'épithélium en préparation ou en activité que dans l'épithélium au repos. La multiplication du nombre des cellules explique que les nids soient plus rapprochés, plus nombreux.

Stades A et B (fig. 67)

L'épithélium de l'intestin moyen montre de nombreux noyaux dont les grains de chromatine sont insignifiants et le nucléole énorme. Ceci est également valable tant pour les noyaux de l'épithélium cellulaire que pour ceux des nids de régénération.

Le fait qu'on trouve de nombreuses boulettes de sécrétion dans la lumière indique qu'il s'agit d'un épithélium en période d'activité. Le cytoplasme est très dense, très coloré, plus particulièrement entre les noyaux des nids de régénération, ce qui rend le comptage des mitoses plus délicat. Toutefois, on constate que les mitoses sont toujours en nombre infime et se trouvent uniquement dans les rares nids montrant des noyaux à grains de chromatine nombreux et à nucléole restreint.

L'épithélium est toujours plus ou moins déchiré dans la lumière : nous ne savons pas si cela est dû à la fixation ou au contraire si nous avons vraiment un rejet de la moitié superficielle de l'épithélium dans la lumière (stade B).



Fig. 67 - Intestin moyen au stade B : remarquer les noyaux à nucléole dans les nids de régénération (grossissement x 560)



Nous nous sommes interrogé sur la signification de ces noyaux à nucléole énorme. Ce nucléole pourrait jouer un rôle dans la digestion, notamment dans l'élaboration des ferments alors il marquerait uniquement une période de repos nucléaire car sa grande taille, accompagnée d'une chromatine presque invisible, empêche toute division mitotique.

Stade C

La lumière de l'intestin moyen apparait remplie de boulettes de sécrétion hyaline et d'une masse épithéliale dense dans laquelle on retrouve les noyaux à nucléole central et grains de chromatine périphériques (fig. 68 et 69). Nous sommes à la fin d'une période de sécrétion, l'épithélium a rejeté non seulement les ferments mais aussi les cellules âgées. C'est pourquoi les nids de régénération sont très nombreux, juxtaposés les uns aux autres et leurs noyaux subissent des mitoses fréquentes.

Les noyaux, contrairement à ceux des larves A et B, ont un nucléole petit, central et de nombreux grains de chromatine.

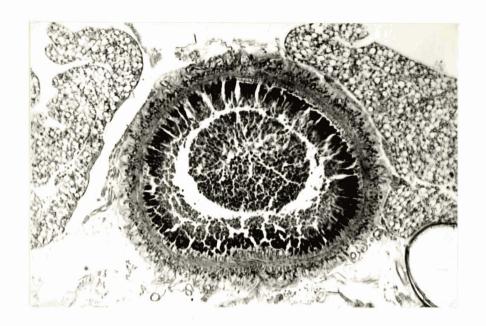


Fig. 68 - Intestin moyen (stade C) : rejet de la partie superficielle de l'épithélium dans la lumière (grossissement x 65)



Fig. 69 - Intestin moyen (stade C): Vue de détail de la fig. 68. On reconnaît, près de la basale, des boulettes de métachromaţie (grossissement x 560)

Les mitoses comptées dans les nids sont très nombreuses : ceci est en rapport avec le remplacement des cellules épithéliales disparues. C'est chez cet animal que nous en avons compté le plus : toutefois nous nous demandons dans quelle mesure cet animal n'a pas un comportement spécial dû à son parasitage par les Acantocéphales.

Cette masse centrale d'intestin moyen rejeté se retrouve dans la lumière de l'Iléon (fig. 70). Dans cette masse, on reconnaît très bien la

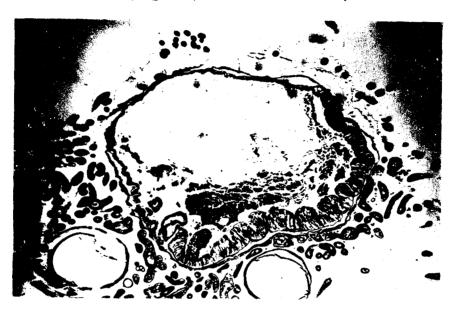


Fig. 70 - Tronçon grêle de l'intestin postérieur montrant repoussé dans la lumière l'épithélium de l'intestin moyen (stade C) (grossissement x 42)

structure type de l'intestin moyen avec des noyaux à gros nucléole et dont les grains de chromatine ont disparu.

Il est à signaler que ce rajet n'a rien à voir avec la mue car s'il en était ainsi nous devrions retrouver dans les stades ultérieurs ce même phénomène, qui ne devrait être ici qu'une ébauche, puisque l'animal est encore très loin de la mue.

Stade 11 jours

Nous avons un épithélium en préparation et postérieurement un épithélium en activité (fig. 71).

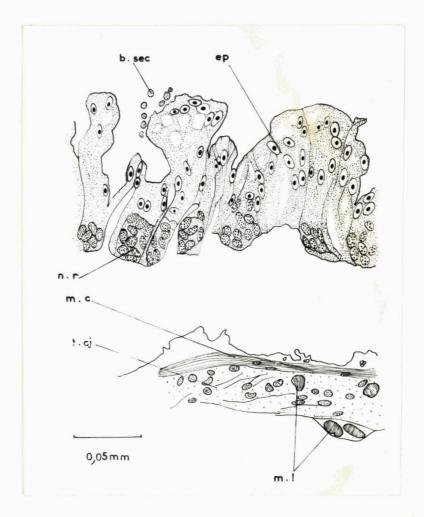


Fig. 71 - Intestin moyen (stade 11 jours)

Stade 13 jours_

L'épithélium est partout en activité. Nous constatons dans les deux cas que les nids sont nombreux, bourrés de noyaux, subissant des mitoses relativement fréquentes.

A de rares exceptions près, les noyaux des nids ont des grains de chromatine nombreux, périphériques et un petit nucléole. Au fur et à mesure que les noyaux s'éloignent des nids, leur chromatine devient moins visible et leur nucléole devient prédominant.

L'ancienne cuticule sera rejetée lors de la mue : ce sera la première déjection anale. A l'appui de ceci, la fig 72 nous montre dans l'intestin moyen d'une larve du dernier stade, âgée d'un jour, la cuticule des dents du gésier de l'avant dernier stade, entourée de plusieurs membranes péritrophiques.

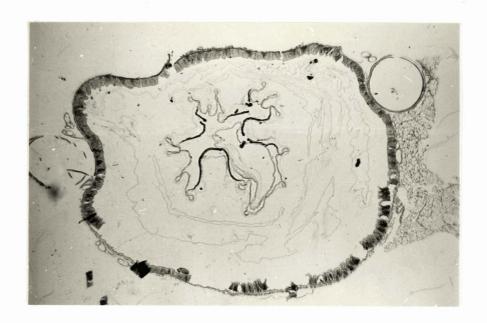


Fig. 72 - Intestin moyen d'une larve du dernier stade, âgée d'un jour, montrant dans sa lumière l'exocuticule des dents du gésier de l'avant dernier stade (grossissement x 42).

En conclusion, nous pouvons noter qu'il n'y a pas de mitoses lorsque les noyaux ne présentent pas de grains de chromatine et inversement, que toute mitose nécessite la disparition du nucléole. Nous n'avons jamais observé de mitose dans l'intestin moyen en dehors des nids de régénération.

D'autre part, nous n'avons pas vu en cours de l'intermue un rosse de l'épithélium de l'intestin moyen en relation avec la mue, nous avons trouvé des mitoses dans les nids de régénération dès le premier jour de l'avant dernier stade et ceci jusqu'à la mue suivante.

Il semble donc que nous nous trouvions en présence d'une activité mitotique étalée tout au long de l'intermue et dont l'importance varie selon les besoins de l'épithélium en nouvelles cellules. Ces cellules sont destinées à remplacer les cellules rejetées.

Rappelons que le nombre maximum de mitoses enregistrées chez la larve C, bien qu'il corresponde à un rejet maximum de cellules épithéliales usagées, est sujet à caution puisqu'il s'agit d'un animal parasité par des Acantocéphales.

Ainsi on comprend que nous trouvons davantage de mitoses dans un épithélium en préparation ou en activité que dans un épithélium au repos.

	Zone annulaire	Epithélium)
(Stade 1 jour	27) 51 (55 et 47)
(Stade C	-	! ! 103 (114 et 92))
(Stade 11 jours	-	69 (68,63 et 77)
(Stade 13 jours	-	68 (84,61 et 59)

Chaque chiffre, indiquant le nombre de mitoses comptées dans 20 coupes sériées, est la moyenne des chiffres placés entre parenthèses. Nous avons fait des comptages dans les parties antérieure, médiane et postérieure de l'intestin moyen. La différence minime, existant entre ces différents chiffres chez un même animal, a permis de tirer une moyenne valable pour tout l'épithélium.

C- INTESTIN POSTERIEUR

Successivement nous verrons les transformations subies par l'Iléon, le rectum et le tronçon anal.

1- Iléon

Sauf pour les larves proches de la mue suivante (stades 11 et 13 jours), la cuticule est adhérente à l'épithélium dans tout l'Iléon (fig.



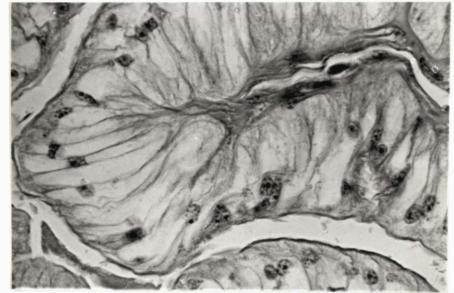


Fig. 73 - Vue de détail du tronçon d'union de l'ampoule prérectale et du rectum (stade B), la cuticule est adhérente (grossissement x 560)

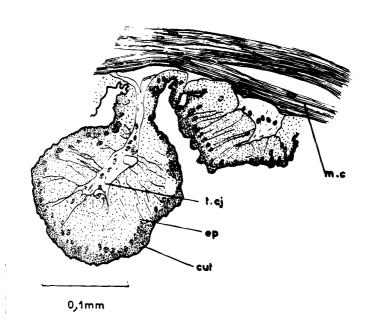


Fig. 74 - Vue de détail du tronçon d'union (stade C)

Au stade 11 jours, la cuticule est détachée de l'épithélium cublique alors qu'elle est encore adhérente au niveau des bourrelets fibrillaires.

Au stade 13 jours, une **no**uvelle cuticule est visible à la surface de l'épithélium cubique (fig. 75). L'épithélium des bourrelets fibrillaires du tronçon grêle et de l'ampoule prérectale conserve encore son ancienne cuticule qui commence cependant à se détacher.

2- Rectum

Stades 1 jour, A, B et C_

La cuticule est adhérente aussi bien à l'épithélium aplati qu \hat{a} l'épithélium fibrillaire.

Stades 11 et 13 jours

La cuticule détachée au niveau de l'ápithélium aplati est encord adhérente aux bourrelets basilaires.

Nous avons donc bien la continuation de ce que nous avons vu dans l'Iléon : la cuticule se détache en premier lieu de l'épithélium cubique et reste adhérente plus longtemps au niveau de l'épithélium fibrillaire.



Fig. 75 - Tronçon d'union de
l'ampoule prérectale et
du rectum (stade 13
jours). L'ancienne cuticule est décollée.
(grossissement x 560)

3- Tronçon anal

Chez toutes las larves étudiées, la cuticule reste adhérente à l'épithélium élevé, fibrillaire, alors qu'elle commence à se détacher de l'épithélium cubique à partir du stade B (fig. 76).

La cuticule se détache de l'épithélium élevé des trois valvulles anales au stade 11 jours.

Au stade 13 jours, la nouvelle cuticule est déjà très importante (fig. 77).

Il est à noter que dans les bourrelets adipeux au stade l jour, les globules graisseux du corps gras sont très rares et que celui-ci est réduit à peu près uniquement à sa trame de fibres conjonctives et à ses noyaux.

Par contre chez toutes les autres larves, les globules graisseur du corps gras sont abondants. On retrouvera d'ailleurs ce phénomène chez les larves du dernier stade et il est vraisemblable que la larve qui jeûne pendant les derniers jours précédant la mue digère les globules graisseux mis en réserve.

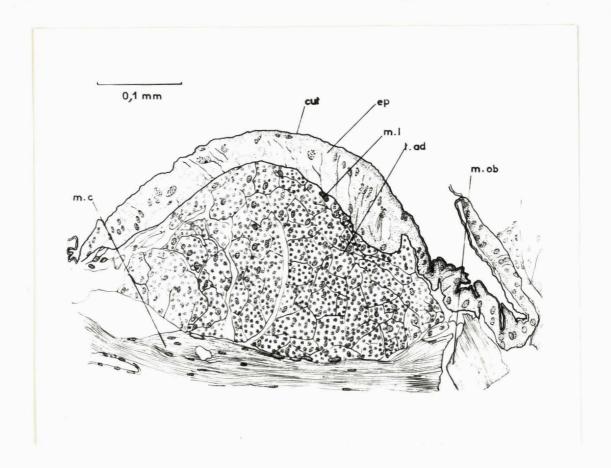


Fig. 76 - Bourrelet du tronçon anal (stade 11 jours). La cuticule adhérente à l'épithélium élevé est décollée de l'epithélium cubique.

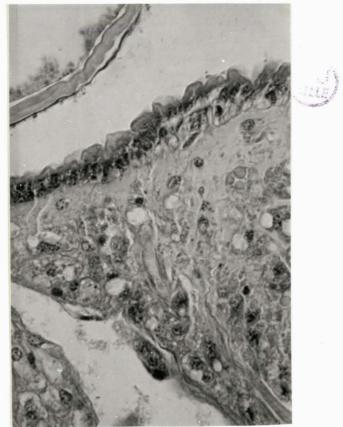


Fig. 77 - Valvule anale (stade 13 jours) l'ancienne cuticule rejetée à été remplacée par une nouvelle cuticule (grossissement x 560)

En conclusion à cette étude sur l'évolution du tube digestif de l'avant dernier stade, nous avons constaté :

- dans l'ectoderme intestinal le décollement progressif de l'ancienne cuticule et le remplacement par une nouvelle cuticule. Il y a synchronisme pour le décollement et pour la formation de la nouvelle cuticule entre l'ectoderme intestinal (sauf celui du gésier) et l'ectoderme tégumentaire.

Dans le tégument, on observe également (SCHALLER) un épaississement de la cuticule dans la première moitié de l'intermue, puis un décollement de la cuticule de l'hypoderme vers le dixième jour en même temps que commence la formation de la nouvelle cuticule.

Le décollement serait plus précoce dans le gésier, il serait au contraire très tardif au niveau des différents bourrelets à épithélium fibrillaire, dans l'intestin postérieur.

- dans l'endoderme, il n'y a aucune préparation spéciale à la mue. Le remplacement des cellules usées de l'épithélium de l'intestin moyen par des cellules issues des nids de régénération est un phénomène continu durant l'intermue : il y a un étalement régulier des mitoses. L'absence de crise mitotique est la preuve qu'il n'y a pas formation d'un nouvel épithélium.

TROISIEME PARTIE

TRANSFORMATIONS SUBIES PAR LE TUBE DIGESTIF DE LA LARVE DU DERNIER STADE AU COURS DE LA METAMORPHOSE

Nous étudierons successivement une larve d'un jour, puis celles aux stades -4, -3 et $+\frac{1}{4}$ (nomenclature de STRAUB)

A - INTESTIN ANTERIEUR

1- Oesophage et jabot

Au stade l jour la cuticule est adhérente à l'épithélium.

Stade -4

La cuticule s'est scindée en deux portions, les deux moitiés sont rattachées entre elles par des fibrilles, une nouvelle cuticule existe déjà, l'ancienne y est accolée au fond des replis (fig. 78). Dans la partie postérieure du jabot, l'ancienne cuticule adhère partout.



Fig. 78 - Oesophage (stade -4)

l nouvelle cuticule existe

(grossissement x 560)

Stade -3

Une nouvelle cuticule existe, l'ancienne cuticule détachée, se trouve dans la lumière (fig. 79).

Fig. 79 - Jabot (**tade -3) (grossissement x 65)

Stade $+\frac{1}{4}$

L'ancienne cuticule de l'oesophage a progressé en direction du jabot dans la lumière duquel on trouve à la fois celles de l'oesophage et du jabot (fig. 80).



Fig. 80 - Jabot. L'ancienne cuticule oesophagienne est dans la lumière (grossissement x 42)

On constate que le cytoplasme lache au stade l jour, devient aux stades ultérieurs plus dense, plus coloré, surtout entre le noyau et la cuticule alors qu'il reste lache entre le noyau et la basale. L'épithélium de l'oesophage est déjà celui de l'imago : les replis dans la partie antérieure sont petits et réguliers, les noyaux ovales sont situés à mi-distance entre la cuticule et la basale (fig. 81).



Fig. 81 - Oesophage (Stade $\pm \frac{1}{4}$) (grossissement x 175)

Chez l'adulte l'oesophage a la même structure que chez la larve. La cuticule est importante, légèrement décollée; elle apparaît rattachée à l'épithélium par de nombreuses fibrilles. Dans le cytoplasme dense, de nombreux noyaux à nucléole central et à grains de chromatine périphériques sont en position centrale (fig. 82).

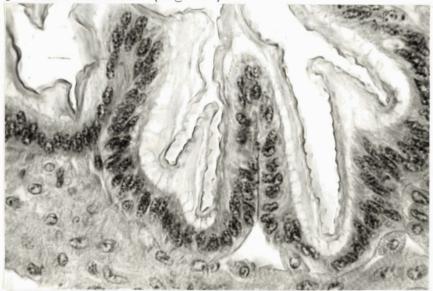


Fig. 82 - Vue de détail de l'oesophage imaginal (grossissement x 560)

2- Gésier

Stade 1 jour_

La cuticule, légèrement décollée, reste attachée à l'épithélium par des fibrilles ; le gésier conserve la structure type que nous avons vue précédemment dans l'avant dernier stade.

Stade -4

La cuticule adhérente à l'épithélium apparaît nettement détachée au stade -3, sauf au niveau des dents. La cuticule des dents, comme celles des larves de l'avant dernier stade, montre trois couches différentes : une couche supérieure jaune, très sclérifiée, une couche moyenne brun foncé et une couche interne, très épaisse, brun clair.

Il est à noter qu'au stade -3 nous ne trouvons aucune trace de nourriture dans la lumière de tout l'intestin antérieur.

Stade +1

L'épithélium est sensiblement identique tout au long du gésier ; les dents n'existent plus : l'épithélium, le tissu conjonctif sous jacent et la cuticule sous jacente ont la même importance dans tous les replis

L'ancienne cuticule décollée forme de nombreux replis sur ellemême et obture ainsi toute la lumière (fig. 83). Elle montre très bien les



Fig. 83 - Valvule oesophagienne (stade $+\frac{1}{4}$) (grossissement x 42). Dans la lumière centrale, on reconnaît l'ancienne cuticule des dents du gésier, et, entre les 2 couches emboîtées du nouvel épithélium endodermique, un anneau formé de l'ancien épithélium rajeté.

différentes portions signalées antérieurement.

Dans la partie postérieure, l'épithélium ne présente plus ses 16 replis typiques : quelques replis sont néanmoins visibles dans lesquels l'épithélium est à peine plus épais. Les noyaux sont en position centrale, le cytoplasme est très dense entre le noyau et la cuticule et très lâche dans la partie sous-jacente.

Chez l'adulte, l'épithélium forme encore quelques replis au niveau du gésier. La cuticule s'y est légèrement décollée mais reste attachée par des fibrilles à l'épithélium. Le gésier ne possède plus de dents, sa taille est plus petite que celle du gésier larvaire et son rôle physiologique moins important.

3- Trongon d'union

Chez la larve d'1 jour et chez celles des stades -4 et -3, la cuticule est adhérente.

Au stade $+\frac{1}{4}$ le nouvel épithélium forme des replis à cuticule adhérente. L'ancienne cuticule a été repoussée très légèrement dans l'intestin moyen comme le montre la fig. 84. L'épithélium a un cytoplasme dense, homogène, sauf au stade $+\frac{1}{4}$ où il est beaucoup plus dense entre les noyaux et la



Fig. 84 - Début de l'intestin moyen (stade $+\frac{1}{4}$). Dans la lumière, on trouve de l'ancien épithélium endodermique qui a été rejeté et l'ancienne cuticule du tronçon d'union qui a été repoussée. (grossissement x 42)

cuticule.

Chez l'adulte (fig. 85) l'épithélium forme également de nombreux replis.



Fig. 85 - Valvule oesophagienne de l'imago (grossissement x 42)

Comme à l'avant dernier stade, nous constatons que l'ancienne cuticule reste adhérente le plus longtemps au tronçon d'union : détachée dans l'oesophage, le jabot et le gésier, elle est encore adhérente dans le tronçon d'union. Par contre le décollement n'apparaît pas en premier lieu dans le gésier comme dans le cas de l'avant dernier stade, mais dans la partie antérieure de l'oesophage.

En l'absence de dents sclérifiées, la nouvelle cuticule du gésier de l'adulte n'est guère plus importante que celle de l'oesophage et du jabot : aussi n'était-il plus nécessaire que l'ancienne cuticule du gésier se détache précocement pour permettre un accroissement important d'une nouvelle cuticule comme c'était le cas chez la larve.

B - INTESTIN MOYEN

Stade 1 jour_

Nous devons d'abord rappeler que, dans la partie médiane de l'intestin moyen, nous avons trouvé (fig. 72) la cuticule des dents du gésier qui s'est détachéd lors de la mue. La première déjection anale rejetée par

la larve venant de muer est toujours constituée par les restes de l'ancienne cuticule de l'intestin antérieur, emballés dans un sac péritrophique. L'animal n'a donc aucune nourriture dans l'intestin moyen, c'est pourquoi nous ne retrouverons jamais l'épithélium à une période d'activité.

A part la zone annulaire (fig. 86), caractérisée par une muqueuse au repos, l'épithélium est à un stade de préparation.



Fig. 86 - Zone annulaire de l'intestin moyen. On reconnaît la membrane péritrophique décollée, superficielle (stade l jour) (grossissement x 560)

Comme chez les larves de l'avant dernier stade, nous avons constaté que les mitoses sont deux fois plus nombreuses dans un épithélium en période de préparation que dans un épithélium au repos.

Au_stade_-4

En dehors de la zone annulaire, l'épithélium est en période d'activité. La lumière de l'intestin moyen renferme des restes alimentaires alors qu'au stade -3, il n'y en a plus, comme nous le verrons par la suite. Nous assistons à la libération dans la lumière intestinale de sécrétion par étranglement de la partie supérieure des cellules.

Le cytoplasme semble s'être condensé le long des membranes cellulaires alors que dans l'intérieur de la cellule apparaissent quelques travées cytoplasmiques enserrant de petits vacuoles hyalins qui en confluant vont en former de plus grande en direction de la lumière (fig. 87). Nous pensons que cet aspect dû à une accumulation de ferments digestifs n'a pas de

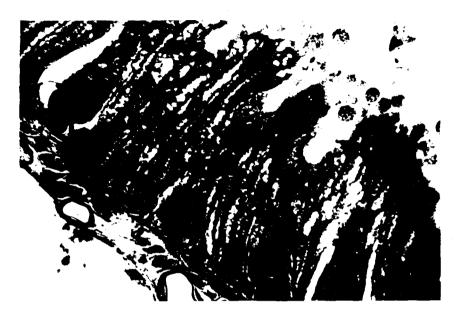


Fig. 87 - Intestin moyen (stade -4): accumulation de ferments digestifs.
On reconnaît une fin d'anaphase dans le nid de régénération situé en haut à gauche de la photo (grossissement x 560)

rapport avec la métamorphose. Les membranes cellulaires sont visibles et le plateau strié est conservé dans sa majeure partie. Les nids sont rapprochés, à nombreux noyaux et entre ces nids, au contact de la basale, nous trouvons de place en place des noyaux isolés qui sont peut-être le point de départ de nouveaux nids. Le cytoplasme de ces nids est fortement coloré et très dense, s'oppose nettement au cytoplasme des cellules fonctionnelles.

Le nombre de mitoses, très élevé aussi bien dans l'épithélium en activité que dans la zone annulaire, suggère l'existence d'une véritable crise mitotique dans les nids de régénération, dûe à la préparation du nouvel épithélium. Dans les stades ultérieurs, les mitoses sont moins nombreuses : c'est pourquoi on est en droit de parler de crise mitotique.

Une autre preuve de la proximité de la métamorphose est que le corps gras semble vide de globules graisseux, réduit à de grandes vacuoles Nous avons en effet remarqué qu'au moment d'une mue, donc à forciori en moment de la métamorphose, il y a utilisation des réserves graisseuses.

Stade -3

Nous retrouvons encore dans la lumière intestinale des boulettes de sécrétion entourées d'une membrane péritrophique, ce qui signifierait que l'animal a dû se nourrir récemment.

Les nids, de toute la muqueuse, (la zone annulaire comprise) sont très développés, bourrés de noyaux baignant dans un cytoplasme dense très coloré. Les mitoses sont nombreuses et en nombre sensiblement égal sur toute la longueur de l'intestin moyen. Cependant, ce nombre dépasse à peine la moitié de celui observé au stade -4. Le maximum de la crise mitotique est passé : il en résulte un très grand nombre de noyaux dans les nids de régénération.

L'épithélium présente une constitution particulière : il est fait de trois couches différentes de cytoplasme, emboîtées l'une dans l'autre.

On distingue de l'extérieur vers l'intérieur (fig. 88).



Fig. 88 - Intestin moyen au stade - 3 montrant les trois couches de cyto-plasme. Dans les nids de régénération plusieu.

mitoses sont observables (grossissement x 560)

- une couche formée par les nids de régénération que nous avons vus
- une couche médiane à cytoplasme très clair, très lache, à noyaux disposés transversalement. Ces noyaux ont un contenu très clair et quelques rares grains de chromatine périphérique
- une troisième couche qui est l'ancien épithélium larvaire à noyaux disposés longitudinalement.

Les trois couches sont encore adhérentes. La couche médiane appelée tissu réticulé par STRAUB provient de l'hyperfonctionnement des nids de régénération.

La scission entre l'ancien et le nouvel épithélium se fera d'ailleurs entre ce tissu réticulé et la couche des nids de régénération par formation d'une membrane péritrophique.

Stade $+\frac{1}{4}$

Une preuve que la scission se fait à cet endroit là est donnée par l'observation du stade $+\frac{1}{n}$.

A ce stade l'ancien épithélium est rejeté dans la lumière. Nous constatons que la partie la plus profonde de cette muqueuse montre des noyaux à disposition transversale alors que superficiellement ils ont leur disposition longitudinale habituelle (fig. 89).

Le nouvel épithélium apparaît dans l'ensemble aplati, sans plateau strié, à cytoplasme dense réparti uniformément; les noyaux sont très nombreux et très chromatiques. Au contraire, les nids sont très petits et espacés ce sont donc les nids volumineux du stade -3 qui se sont vidés pour former le nouvel épithélium.

Il est à remarquer qu'au niveau de la valvule oesophagienne l'intestin moyen est rejeté sous forme d'un anneau entouré sur des deux faces d'une membrane péritrophique sécrétée par les deux couches emboîtées du nouvel épithélium (fig. 63).

A ce niveau et dans toute la première moitié de l'intestin moyen, l'ancien épithélium rejeté ne montre plus aucune trace de son organisation passée : on voit uniquement des noyaux peu colorés baignant sans ordre dans du cytoplasme.



Fig. 89 - Intestin moyen :

ancien épithélium rejeté

dans la lumière (stade ± 1/4)

Dans la partie profonde

l'ancien tissu réticulé

est observable.

(grossissement x 560)



Au contraire, vers l'extrémité postérieure de l'intestin moyen on reconnaît encore la forme ondulante et cellulaire de l'ancien épithélium (fig. 90).



Fig. 90 - Intestin moyen au stade $+\frac{1}{4}$: Dans la lumière, l'ancien épithélium rejeté (grossissement x 42)

A la limite de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur, l'ancien épithélium reste encore attaché au nouvel épithélium en certains points (fig. 91). Nous reconnaissons la structure type du tissu réticulé : juxtaposition de nombreuses vésicules cytoplasmiques, très claires, renfermant chacune un noyau pauvre en chromatine. Ces deux constatations prouvent que l'épithélium larvaire se détache de l'avant vers l'arrière.

Il faut noter une structure remarquable de ce nouvel épithélium que nous avons observée dans la seconde moitié de l'intestin moyen : près de la basale, le cytoplasme est très pâle, dans la partie médiane, les noyaux sont très nombreux, très allongés, fortement colorés. Les nids, au contraire, sont très pauvres en noyaux.



Fig. 91 - Union de l'intestin mouen et de l'intestin postérieur (stade + 1/4). La moitié droite est de l'ectoderme, la moitié gauche de l'endoderme (grossissement x 42)

En même temps, il y a émission par l'épithélium de boulettes de sécrétion (fig. 92). Or l'animal est forcément à jeun, ne serait-ce que parce que la lumière de son intestin moyen est bouchée par l'ancien épithélium et parce que son masque n'est plus fonctionnel.

Il s'agit vraisemblablement du début de l'émission des flocons hyalins décrits par STRAUB au stade + 2.



Fig. 92 - Intestin moyen (stade + 1/2 La coloration et la position des noyaux sont remarquables lors de l'émission des flocons hyalins.

(grossissement x 560)

Imago neonate

Chez l'imago, l'intestin moyen, nettement plus long que celui de la larve, débute comme chez cette dernière par la valvule oesophagienne. L'intestin moyen, de structure constante sur toute sa longueur, montre des replis longitudinaux caractéristiques, donnant à l'épithélium un aspect méandriforme en coupe transversale (fig. 93).



Fig. 93 - Intestin moyen de l'imago : remarquer les nids très petits. (grossissement x 560)

Dans le cytoplasme dense, les noyaux sont en position centrale entre la basale et la cuticule. La structure de l'épithélium est identique à celle de la larve. Les nids sont très petits, toutefois on y observe autant de mitoses qu'au stade $+\frac{1}{4}$.

Dans la lumière, nous avons trouvé, entourés par une membrane péritrophique, la cuticule de l'oesophage larvaire au niveau de la valvule oesophagienne, puis celle des dents du gésier (fig. 94) et plus postérieurement une masse rougeâtre, de teinte rouge différente de celle de l'éosine



Fig. 94 - Intestin moyen de l'imago montrant dans la lumière, entourée par une membrane péritrophique épaisse la cuticule des dents du gésier larvaire (grossissement x 65).

(fig. 95). Dans ces deux derniers cas, la membrane péritrophique est très développée. D'après STRAUB, cette masse n'aurait pris une coloration rouge qu'au moment de l'éclosion après une expulsion d'eau par l'anus.

A la limite de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur, au niveau de l'insertion des tubes de Malpighi, il y a rétrécissement de l'intestin moyen qui ne forme plus que quatre replis symétriques deux à deux (fig. 96).

Le tableau suivant illustre les résultats que nous avons mentionné.



Fig. 95 - Intestin moyen de l'imago montrant dans la lumière, entourée par une membrane péritrophique épaisse, une masse rougeâtre. (grossissement x 65).

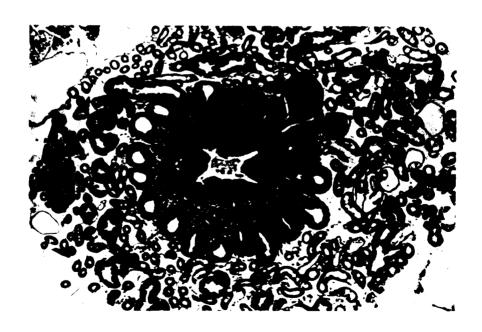


Fig. 96 - Partie postérieure de l'intestin moyen de l'imago. On reconnaît autour de l'intestin les nombreux tubes de Malpighi. (grossissement x 65)

(! Zone annulaire	! Epithélium)
((l jour	! 15	!) ! 29 (16 et 42)
(Stade -4	! ! 87	! ! 93 (91 et 96)
(Stade -3	! ! 63	! ! 56 (63, 65 et 40))
(Stade + $\frac{1}{4}$: ! 18 !	! 51 (43 et 59))
Imago		47

La signification des chiffres est la même que celle du premier tableau.

Il y a donc peu avant la métamorphose une crise mitotique dans tout l'intestin moyen en rapport avec la néoformation d'un nouvel épithé—lium: la larve, ne se nourrissant plus à partir du stade -3, les mitoses observées à la fin du dernier stade et chez le jeune imago ne peuvent être en rapport qu'avec la néoformation d'un nouvel épithélium.

C - INTESTIN POSTERIEUR

Stade 1 jour

La cuticule est adhérente sur toute la longueur de l'intestin postérieur, aussi bien dans le tronçon d'union avec l'intestin moyen que dans l'iléon, le rectum et le tronçon anal.

La structure de l'épithélium, comme le montrent les fig. 97 et 98, est la même que chez les larves de l'avant dernier stade.

Stade -4_

Il en est de même au stade -4 sauf dans le rectum où on distingue, dans les bourrelets basilaires, à côté des gros noyaux ovales, de tous petits noyaux allongés. Ces noyaux très colorés pourraient correspondre à une forme de dégénérescence des noyaux ovoïdes (fig. 39).

En effet ils se retrouveront jusqu'au stade + $\frac{1}{4}$.

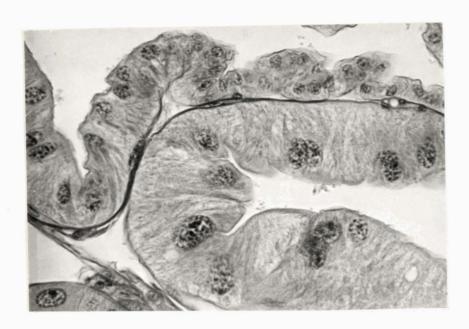




Fig. 97 - Vue de détail du tronçon grêle montrant l'épithélium cubique (en haut sur la figure) et l'épithélium fibrillaire (stade l jour) (grossissement x 560)

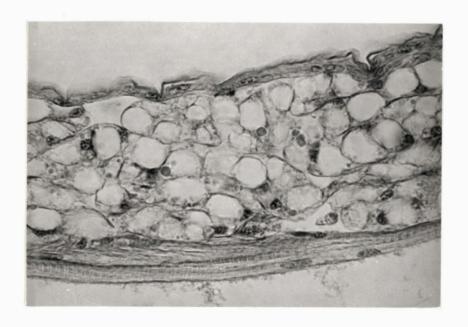


Fig. 98 - Vue de détail du tronçon anal (stade l jour). Les lobules du corps adipeux sont très pauvres en globules graisseux. (grossissement x 560)



Fig. 99 - Rectum (stade -4). Dans les bourrelets basilaires entre les gros noyaux, de petits noyaux allongés sont visibles (grossissement x 560).

En même temps nous constaterons une dégénérescence non seulement des bourrelets basilaires, mais aussi du tissu hypobranchial : c'est à ce stade qu'apparaît la respiration par les stigmates thoraciques. Elle deviendra obligatoire au stade 0 (STRAUB).

A la limite du rectum et du tronçon anal, on voit apparaître des bourrelets longitudinaux à noyaux nombreux et à cytoplasme plus fortement coloré en bleu que celui des bourrelets hasilaires et du tissu hypobranchial. Ce sont les ébauches des futures bandes latérales de l'intestin postérieur de l'adulte. A la partie postérieure du rectum, le tissu hypobranchial apparaît déjà moins développé que dans les stades antérieurs.

Stade -3_

La cuticule commence à se détacher dans le tronçon d'union avec l'intestin moyen et dans le reste de l'iléon, au niveau de l'épithélium aplati, cubique, alors qu'elle est encore adhérente aux bourrelets à épithélium fibrillaire. Dans le rectum, elle a commencé à se détacher mais reste adhérente dans le tronçon anal.

Il est à remarquer dans le rectum : au fur et à mesure que l'on rapproche de la partie postérieure, les bourrelets basilaires décroissent mais leur cytoplasme se colore de plus en plus (fig. 100).

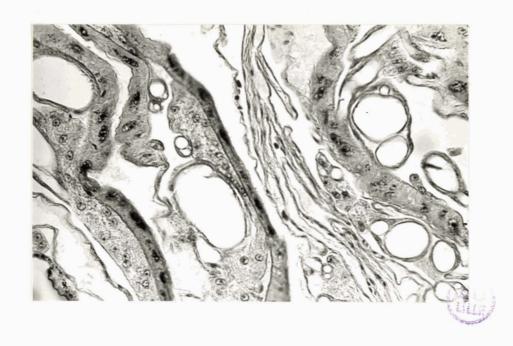


Fig. 100 - Vue de détail du rectum (stade -3). Le tissu hypobranchial et les bourrelets basilaires sont en régression (grossissement x 280).

Les bandes latérales sont plus visibles et plus développées qu'au stade -4.

Stade + $\frac{1}{4}$

L'ancienne cuticule décollée dans tout l'iléon et le rectum, commence à se détacher en certains endroits du tronçon anal.

L'ampoule pré**recta**le présente six replis internes (fig. 101 et 102) : trois dérivant de l'épithélium fibrillaire et trois autres, alternant avec les précédents, formés d'un épithélium cubique.



Fig. 101 - Ampoule prérectale (stade + $\frac{1}{4}$) (grossissement x 65)



Fig. 102 - Ampoule prérectale (stade + $\frac{1}{4}$) vue de détail de la fig. 101. (grossissement x 280)

Dans le tronçon d'union ampoule prérectale-rectum, nous retrouvons ces six replis ayant acquis une structure identique et une égale importance, séparés eux-mêmes par des replis plus petits (fig. 103).

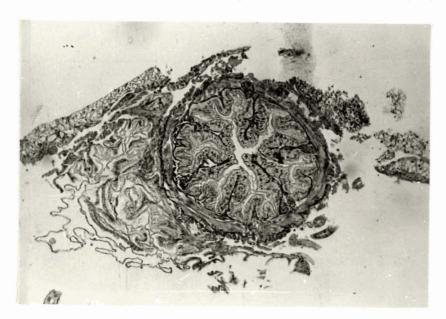


Fig. 103 - Union de l'ampoule prérectale et du rectum (stade + $\frac{1}{4}$) : les replis obturent la lumière (grossissement x 65)

Dans le rectum, la structure typique de la corbeille branchiale larvaire s'atténue : le tissu hypobranchial est très réduit, surtout dans la partie pos**t**érieure du rectum.

Dans celle-ci, on distingue douze bourrelets internes périphériques à cytoplasme très dense, à nombreux noyaux se multipliant abondamment.

Ces bourrelets remontent vers la partie antérieure : ce sont les douze bandes latérales décrites par STRAUB (fig. 104).



Fig. 104 - Limite du rectum et du tronçon anal (stade + $\frac{1}{4}$) : ébauche de deux bandes latérales (grossissement x 560)

Celles-ci fusionneront deux à deux et se trouveront chacune en continuité avec un bourrelet anal (fig. 105). La partie postérieure du tronçon anal



Fig. 105 - Fusion de deux bandes latérales en un bourrelet anal (stade + $\frac{1}{4}$) (grossissement x 280)

montre une structure larvaire typique : six bourrelets à épithélium aplati suivis finalement par les trois valvules anales.

Imago

La cuticule est adhérente à l'épithélium dans tout l'intestin postérieur. Celui-ci commence par un tronçon d'union avec l'intestin moyen à structure de type larvaire et présentant de nombreux replis.

L'iléon n'a plus ses trois vésicules et montre six replis d'égale importance. La section de l'iléon peut être plus ou moins grande et ses plis sont plus ou moins accentués (fig. 106 et 107).



Fig. 106 - Iléon imaginal montrant les six replis invaginés (grossissement x 65)

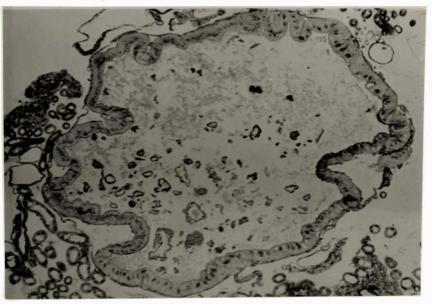


Fig. 107 - Iléon imaginal montrant six replis peu accentués. (grossissement x 65)

L'épithélium de structure uniforme dans les replis et entre ceux-ci, rappelle un peu celle des bourrelets du tronçon grêle et de l'ampoule prérectale larvaire. Les membranes cellulaires sont visibles, les noyaux ovales, chromatiques et à nucléole central sont situés près de la cuticule. De petits noyaux existent près de la basale (fig. 108). La musculature circulaire est faible et bordée extérieurement de cordons musculaires longitudinaux.



Fig. 108 - Iléon imaginal. Vue de détail de la fig. 107 montrant un massif de petits noyaux près de la basale (grossissement x 560).

Le rectum, contrairement à celui de la larve, est nettement plus petit et n'a pas la fonction respiratoire de ce dernier. Nous avons pu suivre au fur et à mesure de l'atude des larves aux stades -4, -3 et $+\frac{1}{4}$ la dégénérescence progressive des branchies et la néoformation des bandes latérales.

Nous avons vu au stade $+\frac{1}{4}$ que les douze bandes latérales ont conflué deux à deux pour donner six larges bourrelets longitudinaux: un dorsal, un ventral, deux latéro-dorsaux et deux latéro-ventraux.

Chez l'imago, sur des coupes xériées, nous voyons que les six bourrelets de l'iléon ont regressé en même temps que d'autres sont apparus atteignant la taille des premiers. Nous sommes à la région de passage iléon-rectum.

Postérieurement, six bourrelets vont de nouveau se soulever, prendre de l'importance au-dessus d'un tissu conjonctif très lâche. L'épithélium de ces six bourrelets se développe alors que l'épithélium entre les bourrelets est nettement plus aplati.

Les noyaux sont en position médiane entre cuticule et basale, ont des grains de chromatine périphériques et un nucléole central.

Les bourrelets apparaissent de la partie antérieure vers la partie postérieure dans l'ordre : 10, 12 et 8, 2 et 6, et enfin 4.

Il faut noter que la taille de l'épithélium des bourrelets situés aux positions 2, 4 et 6 n'atteindra jamais celle des trois autres (fig. 109 et 110). Il existe d'ailleurs également une différence de coloration du cy-

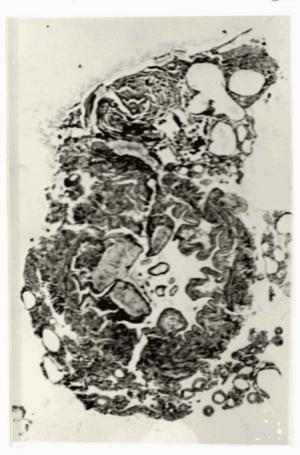


Fig. 109 - Rectum imaginal montrant trois bourrelets à épithélium élevé et trois autres à épithélium plus aplati. (grossissement x 65)



Fig. 110 - Rectum imaginal montrant six bourrelets d'importance presque égale ; le côté dorsal correspond au bourrelet en position 12 (gross. x 65)

toplasme : l'épithélium élevé est beaucoup plus clair, plus pâle que l'épithélium aplati (fig. 111). Dans les trois grands bourrelets, l'épithélium est



Fig. 111 - Rectum imaginal. Vue de détail des précédentes montrant à gauche de la photo un bourrelet à épithélium élevé et à droite un bourrelet à épithélium aplati. (grossissement x 280)

si volumineux que sa basale se rattache directement à la musculature alors que pour les trois autres il existe entre la basale et la musculature circulaire un espace contenant quelques cordons musculaires longitudinaux, quelques fibres laches peut être de nature conjonctive et de rares noyaux. A la partie postérieure du rectum, le premier bourrelet à disparaître est le 4, puis le 10, le 2 et le 6 et finalement le 8 et le 12.

Le bourrelet le moins important est celui qui est en position 4 alors que les bourrelets en position 8, 10 et 12 sont non seulement très volumineux mais persistent dans l'espace les plus longtemps. Ceci est surtout valable pour le bourrelet en position 12, c'est-à-dire le bourrelet dorsal.

L'épithélium des six bourrelets s'aplatit, redevient cubique, reste détaché de la musculature circulaire par un tissu que nous croyons être du tissu adipeux bien que nous n'ayons pu mettre en évidence des globules graisseux. C'est un tissu formé de nombreux lobules juxtaposés, à un ou plusieurs noyaux. Dans ce tissu, nous avons trouvé des trachéoles. Nous

retrouverons la structure larvaire type : six bourrelets à épithélium aplati, à musculature circulaire, oblique et longitudinale externe (fig. 112). Comme chez les larves trois bourrelets régressent et trois autres prennent de l'importance pour donner la structure larvaire type de la valvule anale.



Fig. 112 - Tronçon anal imaginal. Vue de détail montrant l'épithélium aplatiet les musculatures oblique et circulaire (grossissement x 560)

En conclusion, dans l'intestin postérieur, nous assistons au courc de la métamorphose à la dégénérescence des branchies larvaires et à la néoformation de bandes latérales. Cette évolution de la structure histologique est liée étroitement au changement du mode de vie de l'Aeschna dont la respiration aérienne par les stigmates supplante la respiration branchiale larvaire.

CONCLUSION

PREMIERE PARTIE

Notre étude, censacrée en premier lieu à la structure histologique du tube digestif d'Aeschna cyanea Müll., a permis de trouver chez cette espèce les principaux faits signalés antérieurement chez des Odonates de genres différents.

Cette étude a précisé quelques données particulières à Aeschna cyanea et permet de tirer des conclusions pouvant être étendues à d'autres espèces d'Anisoptères.

C'est ainsi que nous avons reconnu

- le nombre constant des 16 replis du gésier antérieur

8 replis du tronçon d'union de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen

- les trois bourrelets de l'ampoule prérectale
- la structure particulière du tronçon anal
- la symétrie de l'intestin antérieur, basée sur le type 4 (16 replis du gésier, 4 dents, 8 replis du tronçon d'union)
- la symétrie de l'intestin postérieur, basée sur le type 3 (3 bourrelets fibrillaires de l'ampoule prérectale, 6 branchies rectales, 6 puis 3 bourrelets dans le tronçon anal)

DEUXIEME PARTIE

De l'étude consacrée à l'évolution du tube digestif de l'avant dernier stade, nous retiendrons

- dans l'ectoderme le décollement progressif de l'ancienne cuticule et le remplacement par une nouvelle cuticule. Nous avons mentionné le synchronisme existant entre les phénomènes observés dans l'intestin antérieur et postérieur et ceux déjà connus pour le tégument.

Le décollement cuticulaire, très précoce dans le gésier, est au contraire très tardif au niveau des différents bourrelets à épithélium fibrillaire dans l'intestin portérieur.

- dans l'endoderme, les cellules usées de l'épithélium sont remplacées régulièrement durant toute l'intermue par des cellules issues des
nids de régénération. L'activite mitotique est ainsi continue dans tout
l'avant dernier stade : les mitoses sont plus nombreuses dans l'épithélium
en période de préparation ou de sécrétion que dans l'épithélium en repos.
Ces trois périodes : repos, préparation et sécrétion sont en rapport étroit
avec l'alimentation de la larve (absence plus ou moins longue ou présence
de nourriture dans l'intestin moyen).

TROISIEME PARTIE

L'étude consacrée à l'évolution du tube digestif du dernier stade nous a permis de constater :

- dans l'intestin antérieur, le décollement progressif de la cuticule de l'oesophage vers la partie postétieure ; au cours de la métamorphose la néoformation d'un gésier rudimentaire sans dents.
- dans l'intestin moyen, une crise mitotique comparable à l'activité mitotique continue vue à l'avant dernier stade. Cette crise mitotique se poursuit jusqu'à la fin du dernier stade, même lorsque la larve ne s'alimente plus (jeune physiologique) et correspond alors à la néoformation de l'épithélium imaginal.
- dans l'intestin postérieur, la dégénérescence des branchies, la disparition des vésicules de l'iléon et en même temps la néoformation des douze bandes latérales à la limite du rectum et du tronçon anal.

Ces résultats histologiques confirment les résultats anatomiques déjà connus.

Les transformations histologiques de l'intestin postérieur sont en rapport avec le changement du mode de vie : le rectum imaginal n'a plus la fonction respiratoire de la corbeille branchiale larvaire et n'a donc plus la même importance au point de vue teille et le même rôle physiologique.



BIBLIOGRAPHIE

- GUILLAUME (M.) 1961 La multiplication cellulaire au cours de l'intermue dans divers types du phasme Clitumnus extradentatus Br. (Bull. Soc. Zool., t 136, n° 2-3, p. 361-371)
- NEEDHAM (J.G.) 1897 The digestive epithelium of Dragonfly nymphus. (Zool. Bull., vol. 1, n° 2)
- SADONES (J.) 1895 L'appareil digestif et respiratoire des larves des Odonates. (La cellule, vol. 11, p. 273-324, 3 pl.
- SCHALLER (F.) 1960 Etude du développement post-embryonnaire d'Aeschna cyanea Mull. (Ann. Sc. nat. Zool., Biol. ani., 2, p. 751-868)
- STRAUB (E.) 1943 Stadien und Darmkanal der Odonaten in Metamorphose und Häutung, sowie die Bedeutung des Schlüpfaktes für die systematische Biologie. (Arch. Natur., vol. 12, p. 1-93)
- TCHANG YUNG TAI, 1929 La structure et les rénovations successives de l'épithélium du mésoentéron chez l'embryon du Lépidoptère Galleria mellonella (C. R. Soc., vol. 100, p. 809-812)
- TILLYARD (R.J.) 1917 The biology of the dragonflies (Odonata or Paraneuroptera) (Cambridge Univ. Press, 8°, 356 p., 4 pl.)
- VOINOV (D.N.) 1897 Epithélium digestif des nymphes d'Aeschna. (Bull. Soc. de Scünte, p. 49 à 52 et 472 à 493, 2 pl.)