

50376
1964
34

50376
1964
34

FACULTÉ DES SCIENCES DE LILLE

DIPLOME D'ÉTUDES SUPÉRIEURES
(Sciences Naturelles)

BERNARD RUDKIEWICZ

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA CROISSANCE ET DE LA RÉGÉNÉRATION
CHEZ AESCHNA CYANEA MULL. (Insecte Odonate).

Présenté le 29 Juin 1964
devant la commission d'examen

Jury d'examen

M. DURCHON

M. DEFRETIN

M. SCHALLER

Président

Examineurs



030 043821 6

S O M M A I R E

INTRODUCTION..... p 4

PREMIERE PARTIE

Etude de la Croissance de la Pyramide anale d'Aeschna cyanea.

- Matériel. Rappels sur le cycle biologique d'Aeschna cyanea... p 5
- Les appendices anaux. Description p 5
- Technique de mesure des appendices de la pyramide anale..... p 6

Etude de la croissance des appendices anaux :

- I° Etude biométrique des cerques p 10
- II° Etude biométrique de l'appendice dorsal..... p 14
- III° Etude biométrique des cercoïdes..... p 18
 - 1°- Etude de l'allométrie de croissance p 19
 - 2°- Etude de l'allométrie de taille..... p 25

Conclusions sur l'étude de la croissance de la pyramide anale.

- 1° Etude du taux de croissance des cerques et des cercoïdes
- 2° Résultats de l'étude comparée des appendices anaux... p 33

DEUXIEME PARTIE:

Régénération des appendices d'Aeschna cyanea.

- Définition de la régénération p 37
- Régénération chez les Arthropodes..... p 38

Etude de la régénération des appendices:

- Matériel et techniques..... p 38
- Pattes et antennes normales..... p 39

I° Résultats des expériences d'ablations..... p 41

II° Comparaison des différents résultats expérimentaux. Etude

critiquè du travail de Janda p 48

1° Régénération de la patte moyenne p 48

2° Régénération des antennes..... p 50

III° Conclusions sur la régénération des pattes et des antennes.. p 51

- Régénération du masque d'Aeschna cyanea p 53
 - Le labium de la larve et de l'adulte normal..... p 53
 - Un exemple de régénération du labium p 54
 - Interprétation..... p 56

I N T R O D U C T I O N

Le développement post-embryonnaire d'*Aeschna cynea*^u Müller a déjà fait l'objet de nombreuses études, tant descriptives qu'expérimentales. La première catégorie de recherches a permis de définir le cycle biologique de l'animal, la seconde d'éclaircir le contrôle endocrine de la mue, de la métamorphose et de la diapause.

Notre travail revêt également cet aspect à la fois descriptif et expérimental.

Dans une première partie, nous ferons une étude biométrique de la croissance de l'extrémité caudale dont les appendices constituent la pyramide anale. La pyramide anale larvaire formée, ventralement de deux cerques, dorsalement de deux cercoïdes et d'un appendice dorsal médian ; va **subir** des transformations profondes ^{au cours} de la métamorphose. Les cerques sont des organes larvaires typiques car on ne les retrouve pas chez l'adulte. Au contraire, les cercoïdes donnent chez l'imag^o les appendices supérieurs, tandis que l'appendice dorsal fournit l'appendice inférieur du σ adulte. Nous essaierons de définir les modalités de la croissance de ces deux catégories d'organes. L'étude biométrique permettra de dégager les caractères de la croissance en fonction des divers types de développement qui chez *Aeschna cynea*, peuvent comporter 10-11-12-13 stades larvaires. Ce travail fait suite à l'étude de la croissance alaire effectuée par SCHALLER (1960)

Dans une deuxième partie, après avoir étudié la formation et la croissance des appendices (antennes, pattes), nous envisagerons leur mode de régénération après section accidentelle ou expérimentalement contrôlée. Cette étude nous permettra de confronter nos résultats avec ceux de Janda, qui le premier a étudié d'une manière systématique la régénération des appendices chez *Aeschna cynea*^u.

PREMIERE PARTIE

ETUDE DE LA CROISSANCE DE LA PYRAMIDE ANALE D'AESCHNA CYANEA

- Matériel. Rappels sur le cycle biologique d'Aeschna cynea :

La larve d'Aeschna cyanea Müller, Odonate Anisoptère, a une morphologie assez différente de celle de l'adulte et vit dans l'eau alors que l'adulte mène une vie aérienne. Cet odonate est un Insecte hémimétabole, mais on peut parler chez Aeschna de véritable métamorphose car le tube digestif et le labium subissent de profondes modifications.

Le nombre de mues a été précisé par SCHALLER (1960) après qu'il eût entrepris l'élevage ab ovo des larves : SCHALLER a mis en évidence quatre types de développement en 10-11-12 ou 13 stades, le type le plus fréquent étant le développement en 11 stades. Ces quatre types peuvent être trouvés dans le développement de larves issues de la ponte d'une femelle unique. Il a même été observé un développement en 14 stades.

Le matériel utilisé comprend des exuvies de larves recueillies après chaque mue et conservées séparément dans du formol à 4 %.

- Les appendices anaux. Description. fig n° 1 et 2

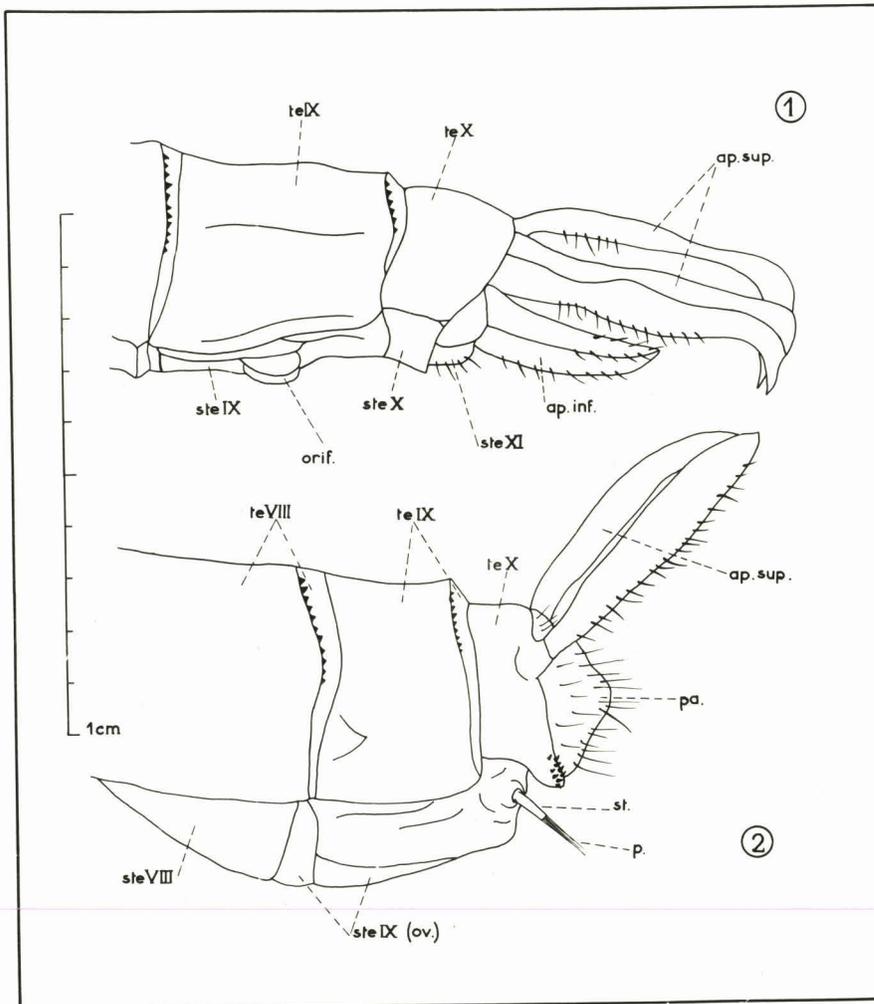
a) chez la larve :

Les appendices anaux de la larve d'Odonate Anisoptère comprennent :

1°) l'appendice dorsal (ap.do.), médian, impair, porté par le Xe tergite, mais faisant partie du XIe segment .

Il apparaît au stade 1 et possède alors une forme subtriangulaire (fig n° 26. I). On pourra examiner l'évolution de sa forme sur la figure n° 26, aspect que nous envisagerons ultérieurement. A l'antépénultième stade, se dessine chez la larve ♂, dans le tiers antérieur de l'appendice dorsal, l'ébauche de l'appendice inférieur adulte qui prend de l'importance au cours des deux derniers stades larvaires. Fig n° 26 VIII . IX. X.

2°) Les cercoïdes (ci), pairs, placés dorsalement de part et d'autre de l'appendice dorsal. Ce sont deux appendices fusiformes, mais dont la forme et le calibre varient avec le sexe : ils sont plus aigus et moins épais chez la femelle que chez le mâle. Les cercoïdes font partie du Xe segment et n'apparaissent qu'au quatrième stade larvaire en même temps que les ptérothèques (ébauches alaires). Au stade 4, les cercoïdes mesurent environ un dixième de millimètre, ce qui représente le quart de la longueur



- Fig n° 1 : Schémas de l'extrémité abdominale adulte d'*Aeschna cyanea*.
 1 : mâle ; 2 : femelle. ap.inf : appendice inférieur; ap.sup.: appendice supérieur ; orif: Orifice; ov.: oviscapte ; p.: poils; pa.: paraprocte; st.: style; ste.: sternite; te.: tergite;

de l'appendice dorsal (fig. n° 26 - IV). Nous verrons par la suite l'évolution de l'importance des cercoïdes par rapport aux autres appendices anaux (fig. n° 26).

3°) Les cerques (ce), pairs, situés sur la face ventrale, apparaissent au premier stade larvaire. Leur section est triangulaire, leur extrémité pointue et fortement chitinisée. Ils font partie de XIe segment et possèdent une taille supérieure à celle des autres appendices anaux.

Chez la larve, les appendices de la pyramide anale, portés par un abdomen très souple, et grâce à leur extrémité pointue forment un organe de défense redoutable. La pyramide anale larvaire constitue en outre, par le canal ménagé entre ses éléments constitutifs, un siphon respiratoire.

b) Chez l'imagos : fig n° 1

Les cerques disparaissent dans les deux sexes.

Les cercoïdes larvaires se transforment chez le σ , comme chez la φ adulte en deux appendices supérieurs ou supra-anaux (ap. sup.). Les appendices supra-anaux du σ sont plus développés que ceux de la φ . Chez le σ ils sont légèrement ondulés, rigides et recourbés vers le bas à leur extrémité, tandis que chez la φ ils sont plats et fortement pigmentés.

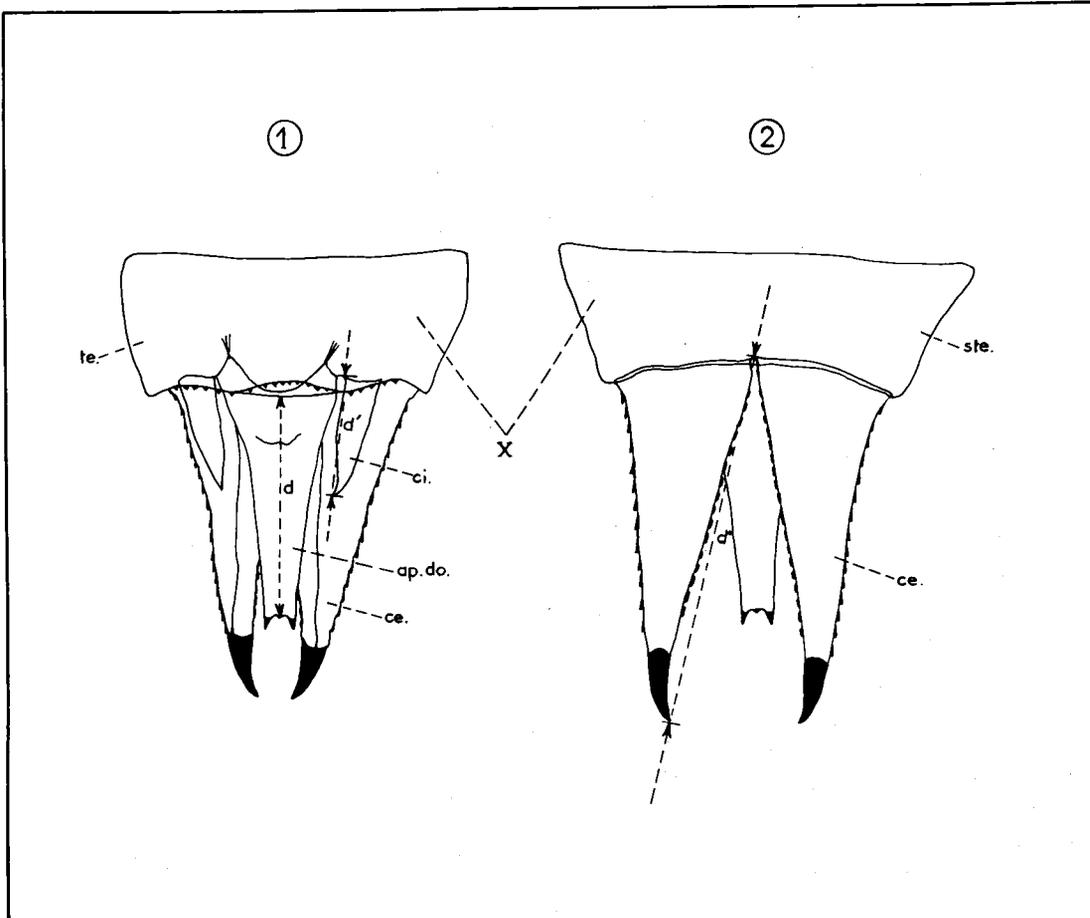
L'appendice dorsal fournit chez le mâle l'appendice inférieur (ap. inf.), organe en forme de cuillère. Cet appendice est absent chez la femelle.

Les appendices supérieurs des imagos, par leur forme et par leur longueur différentes suivant les sexes, de même que l'appendice inférieur par sa présence ou son absence, sont des caractères qui contribuent à établir un dimorphisme sexuel chez l'adulte.

Les appendices de la pyramide anale du mâle adulte sont utilisés lors de l'accouplement. Le mâle saisit la femelle au moyen des appendices supérieurs, ceux-ci s'insinuant comme un collier entre le prothorax et la tête. L'appendice inférieur vient s'appuyer sur l'occiput de la femelle.

- Techniques de mesure des appendices de la pyramide anale :

La mesure des appendices anaux a été effectuée sur les exuvies des stades larvaires successifs. Sur les 57 larves ayant servi de matériel d'étude, 43 provenaient de la ponte d'une femelle unique, dont le dévelop-



- Fig n°2 : Pyramide anale larvaire d'*Aeschna cyanea*. 1 : face dorsale; 2 : face ventrale. Mesure de la longueur de l'appendice dorsal (d), du cercoïde (d'), du cerque (d''). ap.do.: appendice dorsal ; ce.: cerque ci.: cercoïde; ste.: sternite; te.: tergite.

pement s'est déroulé en 10 stades pour 10 larves, en 11 stades pour 17 larves, en 12 stades pour 16 autres larves. 14 larves, issues de femelles différentes, ont suivi le développement en 13 stades.

Nous avons mesuré la longueur de l'appendice dorsal vu par la face dorsale (fig n° 2 (1)). Le segment^d mesuré passe par le plan de symétrie de l'appendice. Les cercoïdes ont été mesurés dorsalement (d') (fig. n° 2 (1)). ¶ sur le bord interne, depuis leur jonction avec l'appendice dorsal jusqu'à leur extrémité libre. Cette mesure n'est appliquée qu'à partir du stade 4, date d'apparition de ces appendices. Les cerques sont mesurés ventralement, par leur bord interne (d'') (fig n° 2 (2)).

Il s'agissait pour nous de prendre un organe de référence : la longueur totale du corps est un des organes les plus utilisés. Nous avons préféré la longueur du mentum qui est pratiquement proportionnelle à la longueur totale de l'animal, avec un coefficient d'allométrie de 0,94, (SCHALLER 1960) et qu'on peut mesurer avec beaucoup plus de précision que cette dernière.

- Utilisation des mesures:

Nous avons effectué les mesures à l'aide d'un micromètre oculaire, les mesures obtenues ont été converties en valeurs métriques pour chaque objectif utilisé, puis en valeurs logarithmiques que nous avons porté sur les graphiques.

Dans un souci de clarté, à chaque petit cercle représenté sur le graphique correspond une classe (x) : les différentes larves possédant un mentum de longueur identique sont réunies pour former une classe, représentée par une valeur x à laquelle nous avons annexé une valeur de l'organe à étudier, constituée par la moyenne arithmétique des mesures correspondantes de cet organe (y). A titre d'exemple, nous donnons une partie du tableau de mesures pour l'appendice dorsal (ap. do.) de larves suivant un développement en 10 stades. Les valeurs données intéressent des larves parvenues au troisième stade larvaire. Les mesures du tableau sont exprimées en valeurs logarithmiques. (voir tableau page suivante).

Mesure du mentum	Classe (x)	Mesures de ap. do	moyenne (y)
2, 134	2,13	1,146	1,146
2,161 } 2,161 }	2,16	1,146 } 1,164 }	1,155
2,171 } 2,166 } 2,171 }	2,17	1,164 } 1,164 } 1,164 }	1,164
2,182 } 2,187 }	2,18	1,181 } 1,182 }	1,181
2,187 } 2,187 }	2,19	1,182 } 1,181 }	1,182



Construction de la droite de régression : Pour définir l'équation de la droite de régression, nous nous sommes inspirés des ouvrages de Ph. L'Héritier et de L. Lison.

Soit x la valeur indépendante, y la dépendante. Pour chaque valeur de x , il existe, en principe, une population infinie de valeurs de y , distribuées, normalement ou non, autour d'une certaine moyenne \bar{y}' . \bar{y}' est donc une fonction de x , la représentation graphique des variations de cette fonction est, par définition, la ligne de régression théorique et idéale de y sur x . Il est en principe, impossible de déterminer quelle est la meilleure estimation d'une ligne de régression, qui s'applique à un tel lot de valeurs expérimentales, si l'on ne fixe, à priori, la forme géométrique que doit représenter la courbe cherchée. Il y a en effet une infinité de formes géométriques, entre lesquelles aucun critère certain ne permet de choisir. Mais, ayant fixé une forme géométrique, nous pouvons calculer la meilleure valeur possible des paramètres qui la déterminent. Le plus souvent on se contente de la forme la plus simple : la droite. La droite a été préférée à la sigmoïde, dont on devine pourtant la forme d'après la répartition des points sur nos graphiques.

L'équation de cette droite est : $Y = a + b(x - \bar{x})$, \bar{x} désignant la moyenne de toutes les valeurs de x , Y est l'estimée de la vraie moyenne \bar{y}' . Considérons la différence $y - Y$, elle serait évidemment toujours nulle si y n'était pas une valeur aléatoire, mais ne dépendait que de x . Nous pouvons, en tous cas, rendre nulle la somme algébrique de toutes les différences de ce type. La condition $S(y - Y) = 0$ s'écrit $S(y - a) - Sb(x - \bar{x}) = 0$.

Comme le deuxième terme est nul, le premier doit l'être aussi et cette condition détermine donc le premier paramètre a , qui se trouve être égal à \bar{y} , moyenne de toutes les valeurs de y . La droite passe donc par le point de coordonnées : moyenne de x (\bar{x}), moyenne de y (\bar{y}).

Il nous reste à déterminer son coefficient angulaire b . Pour le faire, nous allons chercher à rendre minimum la variance de $y - Y$, c'est-à-dire rendre minimum $\sum (y - Y)^2$. Cette condition s'écrit :

$\sum (y - \bar{y} - b(x - \bar{x}))^2$ minimum. Elle est réalisée quand s'annule la dérivée de cette expression par rapport à b , c'est-à-dire lorsque :

$$b = \frac{\sum (y - \bar{y})(x - \bar{x})}{\sum (x - \bar{x})^2}$$

- Pour tracer les courbes, nous avons utilisé, non pas les coordonnées arithmétiques, mais les coordonnées logarithmiques qui permettent :

- 1°) de réduire l'échelle,
- 2°) de comparer entre eux des accroissements relatifs.

(J. S. HUXLEY - Problems of relative growth 1931 p. 11) (G. TEISSIER Dysharmonies et discontinuités 1934 p. 10). Il n'est en effet intéressant de savoir qu'un organe croît de 1 mm que si l'on connaît en même temps le pourcentage de la longueur initiale que représente cet accroissement.

- Cette étude a été entreprise dans le but de comparer le mode de croissance des appendices de la pyramide anale avec celui des ptérothèques (SCHALLER 1960). L'observation de larves d'âge croissant montre une modification progressive de la forme et de la taille relative avec les changements du mode de locomotion et de respiration de la larve.

- Le procédé de recherches le plus fructueux est l'étude de la croissance relative, c'est-à-dire que l'on considère la croissance d'un organe donné par rapport à la croissance de l'organisme entier. Cette méthode écarte l'influence des conditions alimentaires et thermiques. La croissance relative montre donc une certaine indépendance vis-à-vis des contingences. Nous avons vu les raisons qui nous ont fait préférer la mesure de la longueur du mentum.

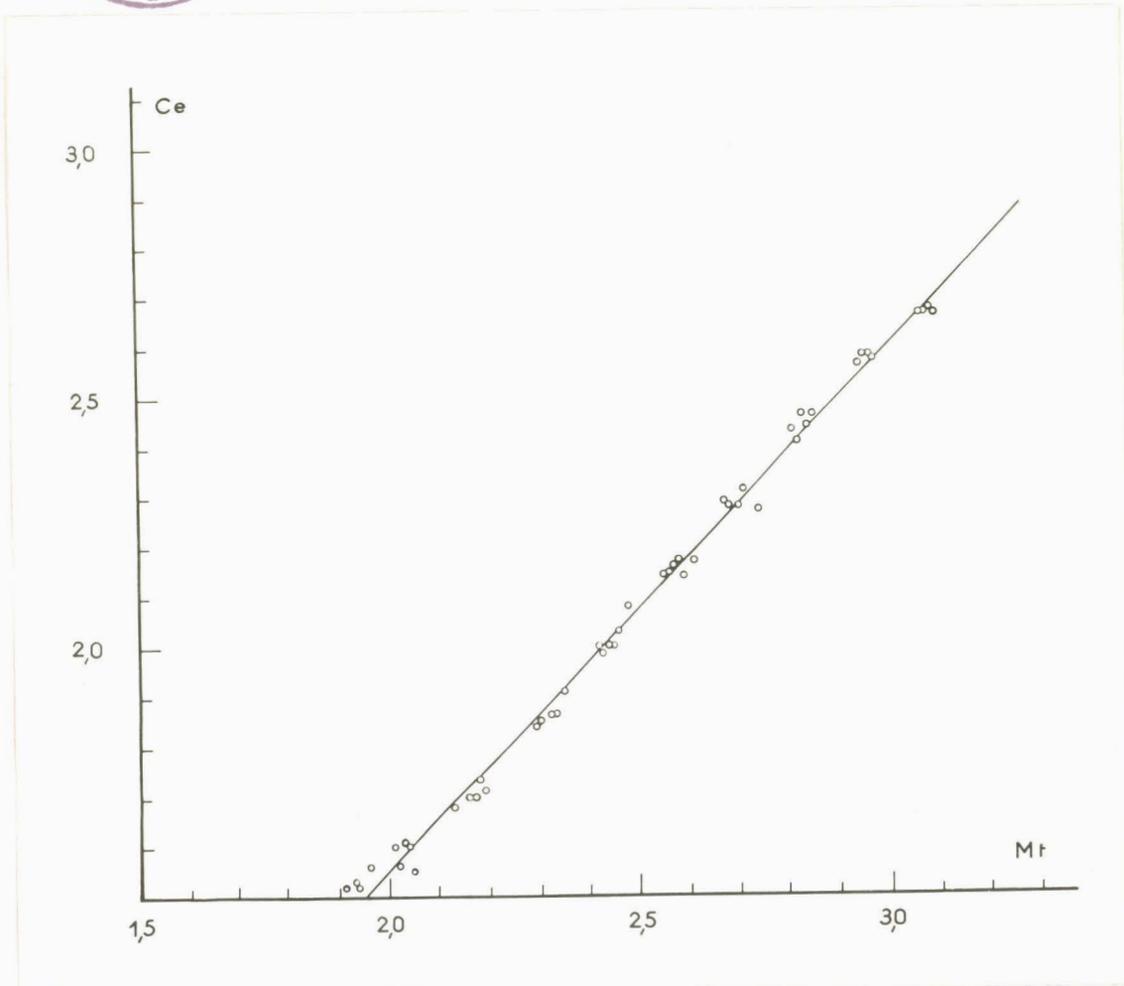


Fig.n°3: Croissance du cerque (Ce) en fonction de la longueur du mentum (Mt). Développement en 10 stades. Coordonnées logarithmiques.

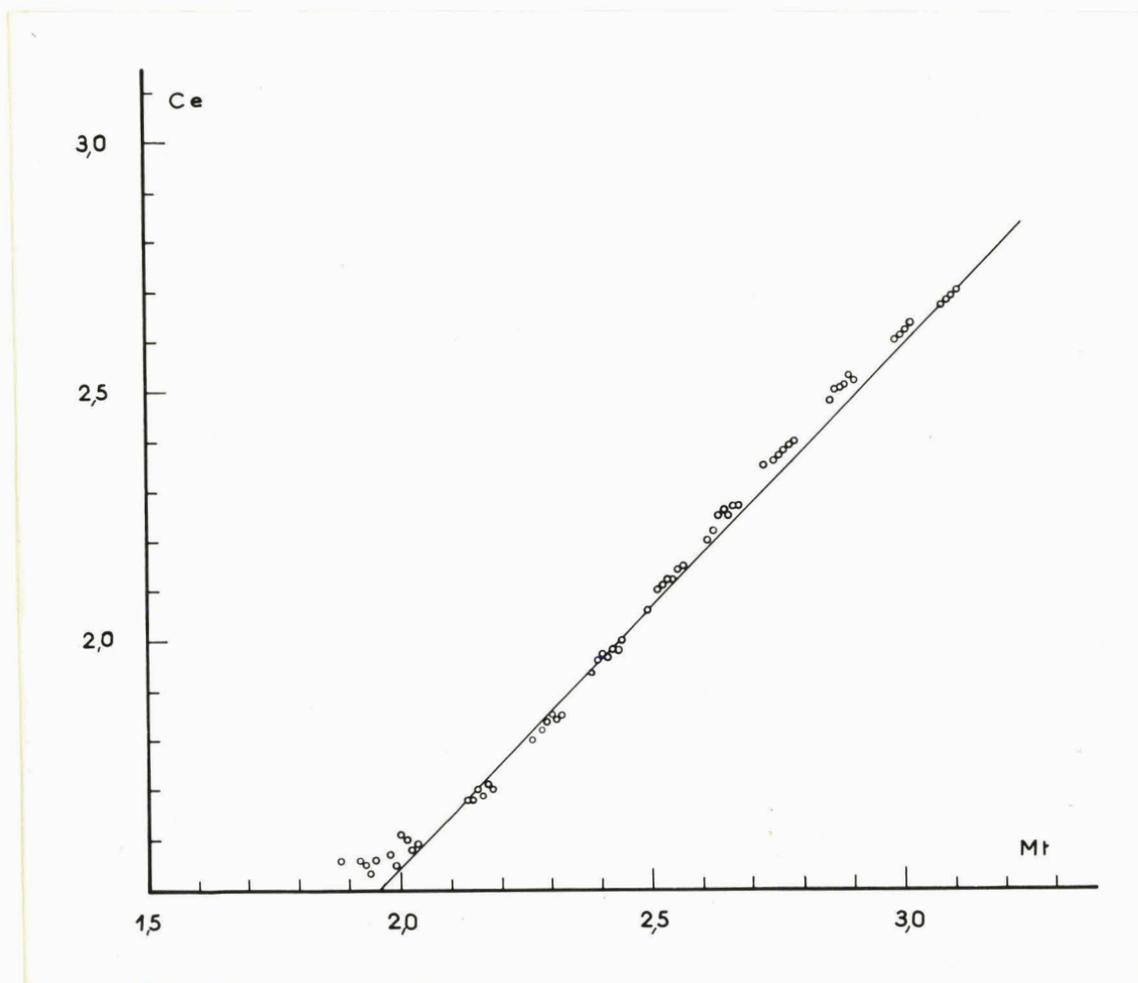


Fig n°4 : Croissance du cerque (Ce) en fonction de la longueur du mentum (Mt). Développement en 11 stades. Coordonnées logarithmiques.

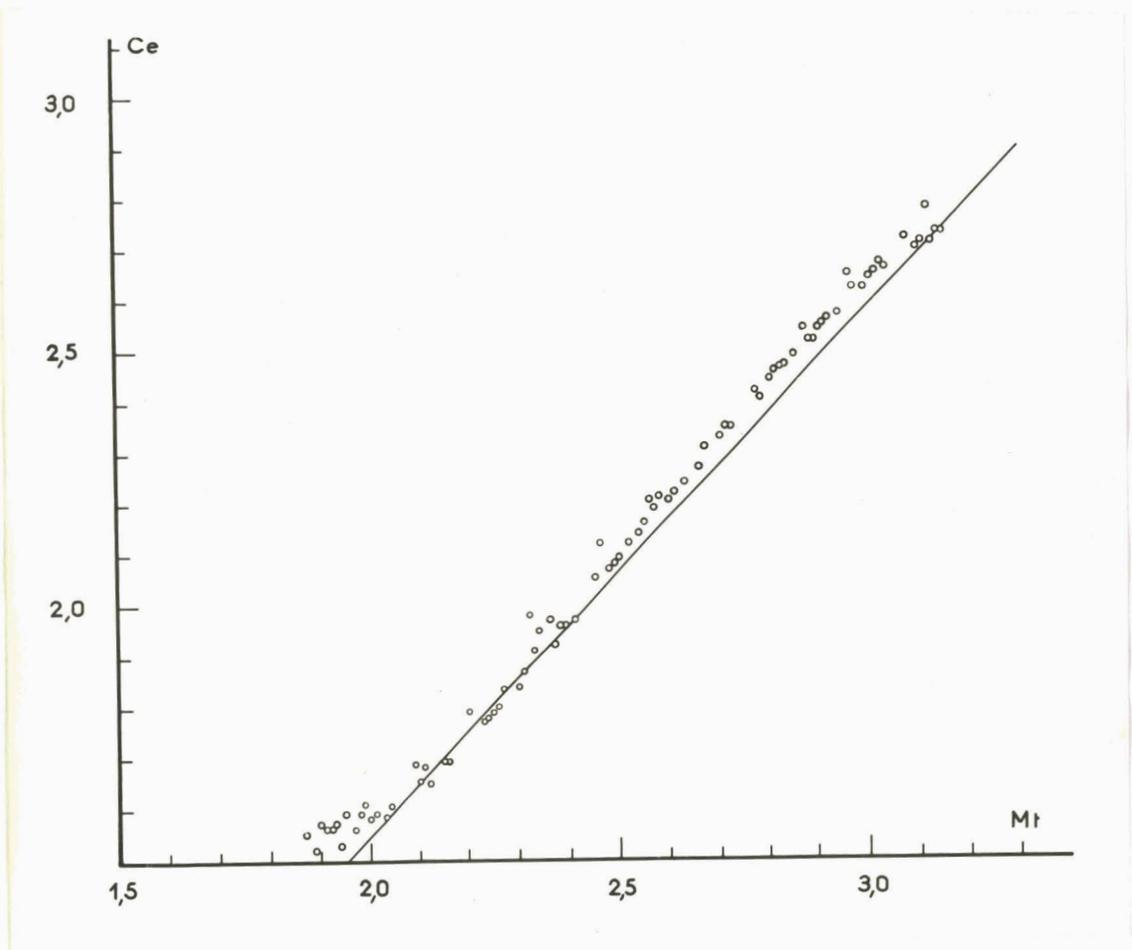


Fig n°5 : Croissance du cerque (Ce) en fonction de la longueur du mentum (Mt). Développement en 12 stades. Coordonnées logarithmiques.

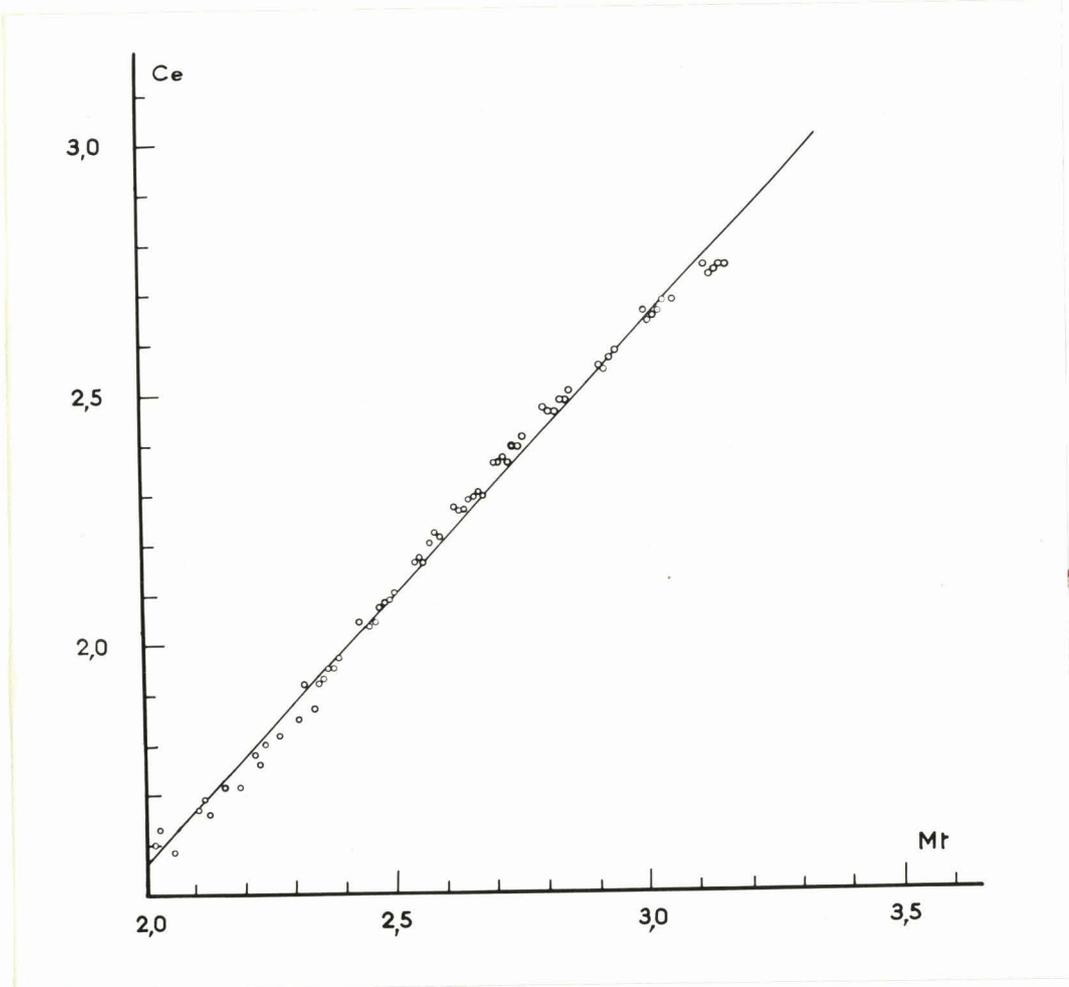


Fig.n°6: Croissance du cerque (Ce) en fonction de la longueur du mentum (Mt). Développement en 13 stades. Coordonnées : logarithmiques.

ETUDE DE LA CROISSANCE DES APPENDICES ANAUX.

- Dans cette étude biométrique de la pyramide anale, nous envisagerons successivement chacun des appendices constitutifs. Nous allons envisager dans l'ordre, la croissance des cerques, organes qui disparaissent chez l'adulte, ensuite la croissance de l'appendice dorsal et finalement la croissance des cercoïdes, organes qui subsistent chez l'imago.

- Il sera intéressant, dans un premier point d'examiner l'allométrie de chaque appendice en fonction du type de développement qui, comme nous l'avons vu, varie même dans la descendance d'une femelle unique. Dans un second point, en considérant le taux de croissance et ses variations pour chaque appendice anal, nous allons essayer de voir si les modalités de la croissance sont les mêmes, d'une part, pour des organes larvaires que l'on retrouve chez l'adulte (appendice dorsal et cercoïdes) et d'autre part, pour des organes qui disparaissent à la métamorphose.

I°) ETUDE BIOMETRIQUE DES CERQUES :

- Nous avons réalisé pour chaque type de développement un graphique représentatif de la croissance globale des cerques. En abscisse, nous avons porté les valeurs logarithmiques de la longueur du mentum, en ordonnée, les valeurs logarithmiques de la longueur des cerques.

- Examinons les graphiques obtenus (Fig. n° 3, 4, 5, 6) et, tout d'abord la répartition des points.

- Les valeurs des cerques sont assez bien groupées, chaque groupe représentant un stade larvaire. Comme ces groupes forment des ensembles bien étagés, on peut retrouver le nombre de stades dans chaque graphique, ceci est particulièrement net dans le développement en 10 stades, alors que les groupes confluent pour les développements en 12 et 13 stades. Ainsi, les valeurs des cerques d'un même animal sont placées sur une courbe "en marches d'escalier" : la croissance linéaire est discontinue, en conséquence de l'existence d'une cuticule chitineuse. La croissance n'a lieu qu'à la faveur de mues ; durant une intermue, la longueur de l'appendice ne varie pas, cependant des divisions cellulaires s'opèrent, l'appendice ainsi agrandi se plisse sous la cuticule. L'organe ne se déplissera qu'à la faveur d'une mue, l'allongement sera alors appréciable.

- Au stade 1, les différences de taille assez importantes, apparues parmi les cerques d'une population de larves, s'estompent au fur et à mesure des mues ; les différences de taille disparaissent ou, pour le moins,

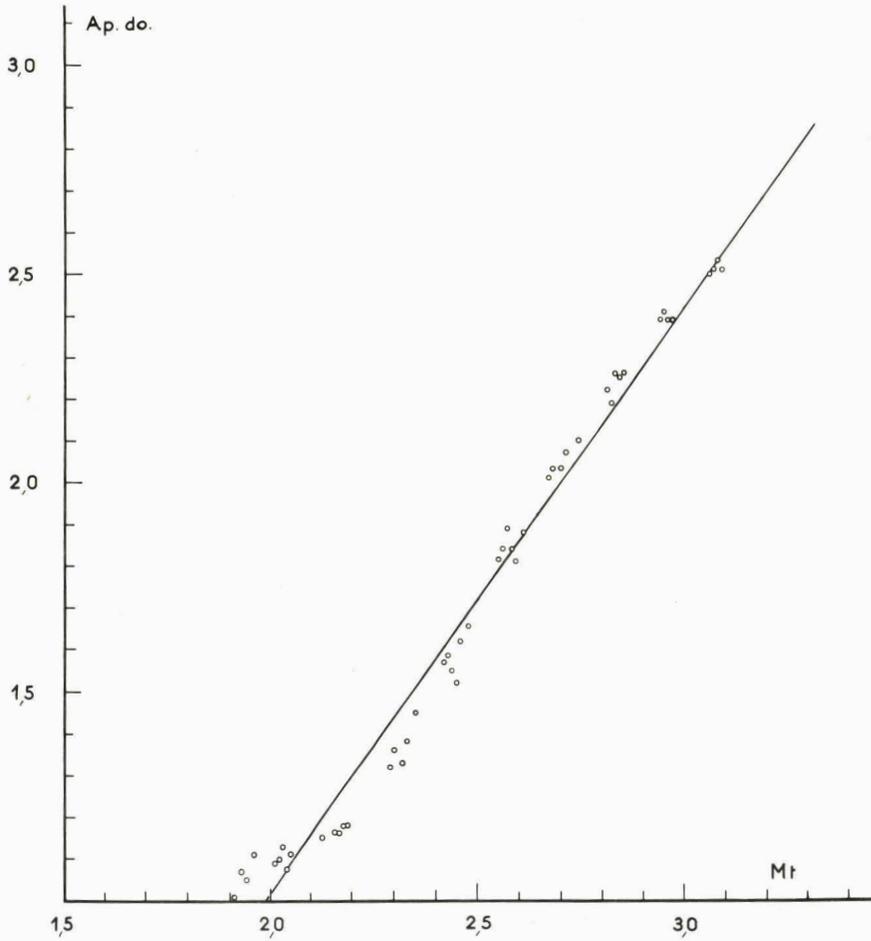


Fig n°7 : Croissance de l'appendice dorsal (ap.do) en fonction de la longueur du mentum (Mt). Développement en 10 stades. Coordonnées logarithmiques.

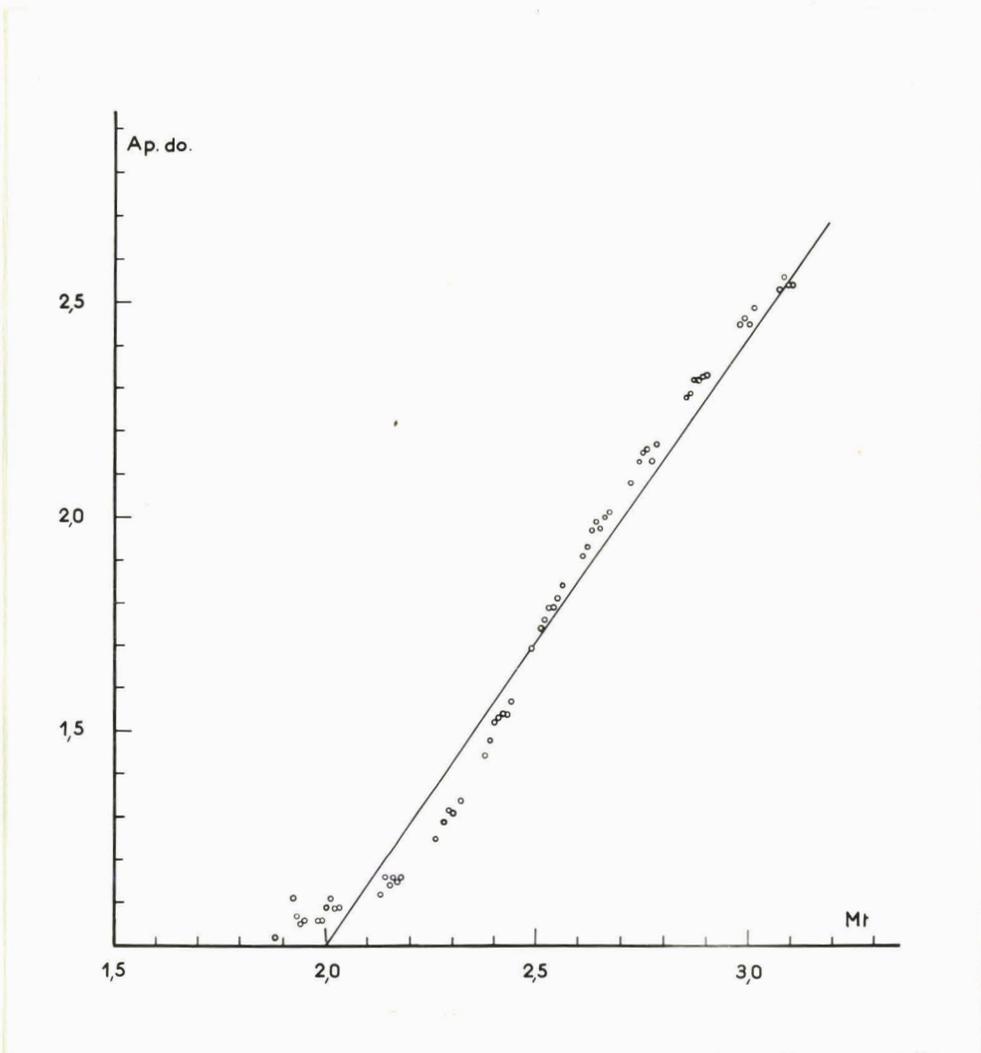


Fig.n°8 : Croissance de l'appendice dorsal (ap.do) en fonction de la longueur du mentum (Mt). Développement en 11 stades.Coordonnées logarithmiques

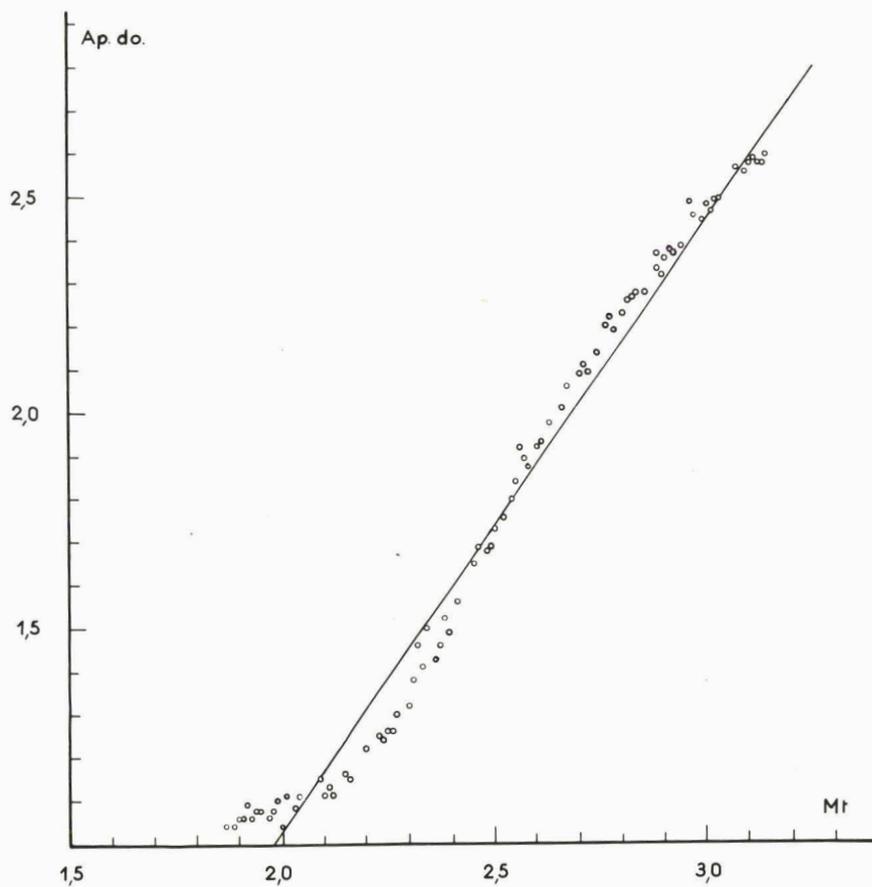


Fig.n°9 : Croissance de l'appendice dorsal (ap.do) en fonction de la longueur du mentum (Mt). Développement en 12 stades. Coordonnées logarithmiques.

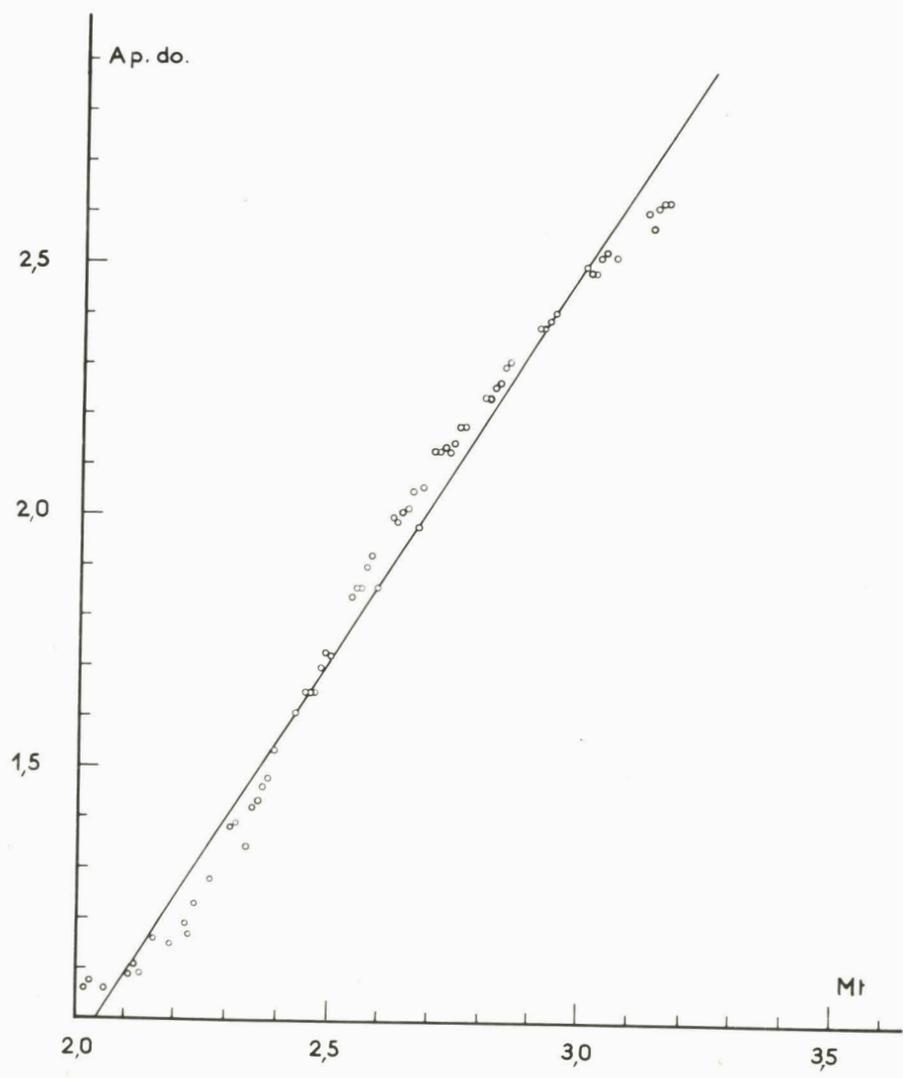


Fig.n°10 Croissance de l'appendice dorsal (ap.do) en fonction de la longueur du mentum (Mt). Développement en 13 stades. Coordonnées logarithmiques.



deviennent minimales pour les trois derniers stades. On ne peut faire appel qu'à un facteur interne pour expliquer cette identité de taille du cerque à la fin de la vie larvaire.

- Les droites de régression ont été construites pour chaque type de développement grâce aux deux paramètres définis précédemment : b, pente de la droite et le point de coordonnées, moyenne de x, moyenne de y.

- Donnons ces paramètres.

- Type X : $\overline{Mt} = 2,50$; $\overline{Ce} = 2,081$; $b = 1,040$
- Type XI : $\overline{Mt} = 2,54$; $\overline{Ce} = 2,110$; $b = 1,041$
- Type XII : $\overline{Mt} = 2,52$; $\overline{Ce} = 2,090$; $b = 1,036$
- Type XIII : $\overline{Mt} = 2,62$; $\overline{Ce} = 2,247$; $b = 1,087$

On remarque tout d'abord que le coefficient d'allométrie est pratiquement identique pour les quatre types de développement .

L'équation de la droite peut s'écrire, puisque nos graphiques portent des coordonnées logarithmiques :

$$\text{Log } y = b \text{ log } x + \text{log } a$$

si nous posons $\text{log. } y = Y$ et $\text{log } x = X$, on obtient :

$$Y = b X + A$$

Différencions : $\Delta Y = b . \Delta X$

Or, les droites de régression ont une pente sensiblement égale à 1. On remarque que si $b = 1$, les accroissements relatifs de x et de y sont égaux : les cerques croissent à la même vitesse que le mentum, donc à la même vitesse que la longueur totale du corps. On dit qu'une telle croissance est harmonique ou isométrique. Les croissances harmoniques sont représentées par des droites inclinées à 45° sur l'axe des x.

II - ETUDE BIOMETRIQUE DE L'APPENDICE DORSAL :

- Les mesures de l'appendice dorsal des larves suivant un type de développement donné ont été portées sur un graphique. Chaque graphique représente un type de développement déterminé. Les abscisses représentent les longueurs du mentum, les ordonnées les longueurs de l'appendice dorsal. Toutes ces longueurs sont exprimées en valeurs logarithmiques (Fig n° 7-8 - 9 -10).

Nous avons calculé les paramètres des droites de régression représentatives de la croissance de l'appendice dorsal par rapport au

mentum. Ces calculs ont été faits pour chaque type de développement :

Type X	:	\overline{Mt}	:	2,50	;	$\overline{Ap. do}$	=	1,724	;	b	=	1,399
Type XI	:	\overline{Mt}	:	2,54	;	$\overline{Ap. do}$	=	1,765	;	b	=	1,414
Type XII	:	\overline{Mt}	:	2,52	;	$\overline{Ap. do}$	=	1,768	;	b	=	1,419
Type XIII	:	\overline{Mt}	:	2;64	;	$\overline{Ap. do}$	=	1,938	;	b	=	1,574

La droite de régression a une allométrie sensiblement égale à 1,4, et elle est à peu près identique pour les quatre types de développement. L'allométrie est cependant égale à 1,57 pour le développement en 13 stades, ceci est sans doute dû au fait que ces larves ne sont pas issues de la ponte d'une femelle unique, et qu'elles ne possèdent donc pas le même patrimoine génétique, comme c'est le cas des larves suivant les développements en 10, 11 et 12 stades.

- En considérant la différentielle $\Delta Y = b \cdot \Delta X$ de la droite d'expression $Y = b X + a$, on remarque que les accroissements de l'appendice dorsal et du mentum sont proportionnels. L'appendice dorsal croît plus vite que le mentum : la croissance de l'appendice dorsal est dite dysharmonique, majorante, car l'allométrie est supérieure à 1. Le terme de dysharmonie est synonyme de celui d'hétérogonie, employé par HUXLEY.

- On peut faire à propos de l'appendice dorsal les mêmes observations sur la répartition des points que pour les cerques :

- . la croissance de l'appendice dorsal est discontinue,
- . les différences importantes entre les longueurs de l'appendice dorsal existant dans les premiers stades larvaires disparaissent progressivement au cours des mues et sont très faibles, à peu de choses près, après les trois dernières mues larvaires,

- . La droite représentative de la croissance de l'appendice dorsal en fonction du mentum est plutôt une sigmoïde qu'une droite.

III - ETUDE BIOMETRIQUE DES CERCOIDES :

J. Th. MATSAKIS (1962) définit la droite représentative de la croissance d'un organe par rapport à un autre comme la droite représentative de l'allométrie de croissance ; si l'étude de la croissance relative porte sur chaque stade larvaire, la droite rend compte de l'allométrie de taille. Nous effectuerons ces deux types d'étude pour les cercoïdes. Notons que pour les cerques et l'appendice dorsal, seule l'étude de l'allométrie de croissance a été entreprise.

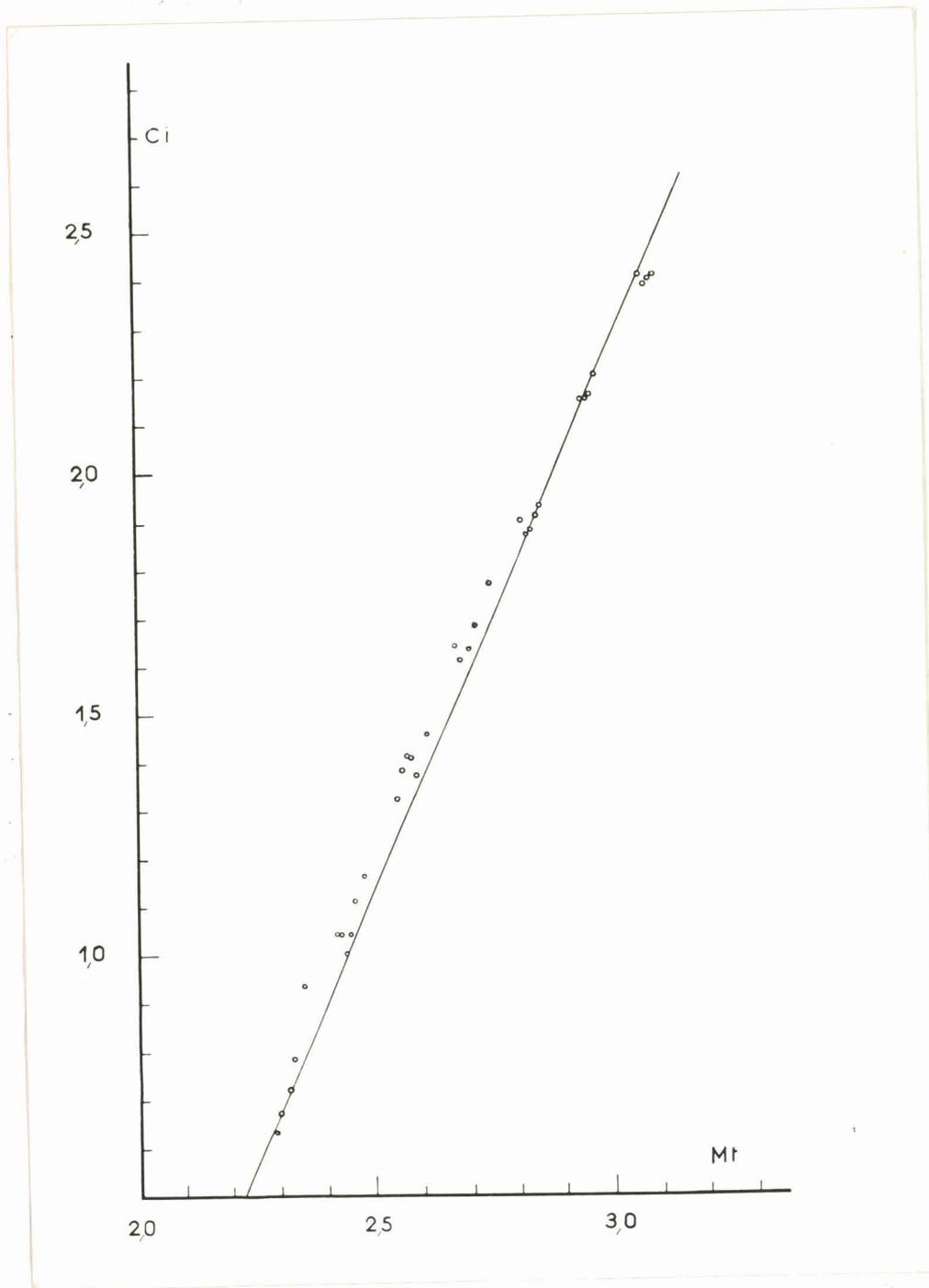


Fig.n°11: Croissance du cercoïde (Ci) en fonction de la longueur du mentum (Mt). Développement en 10 stades. Coordonnées logarithmiques.



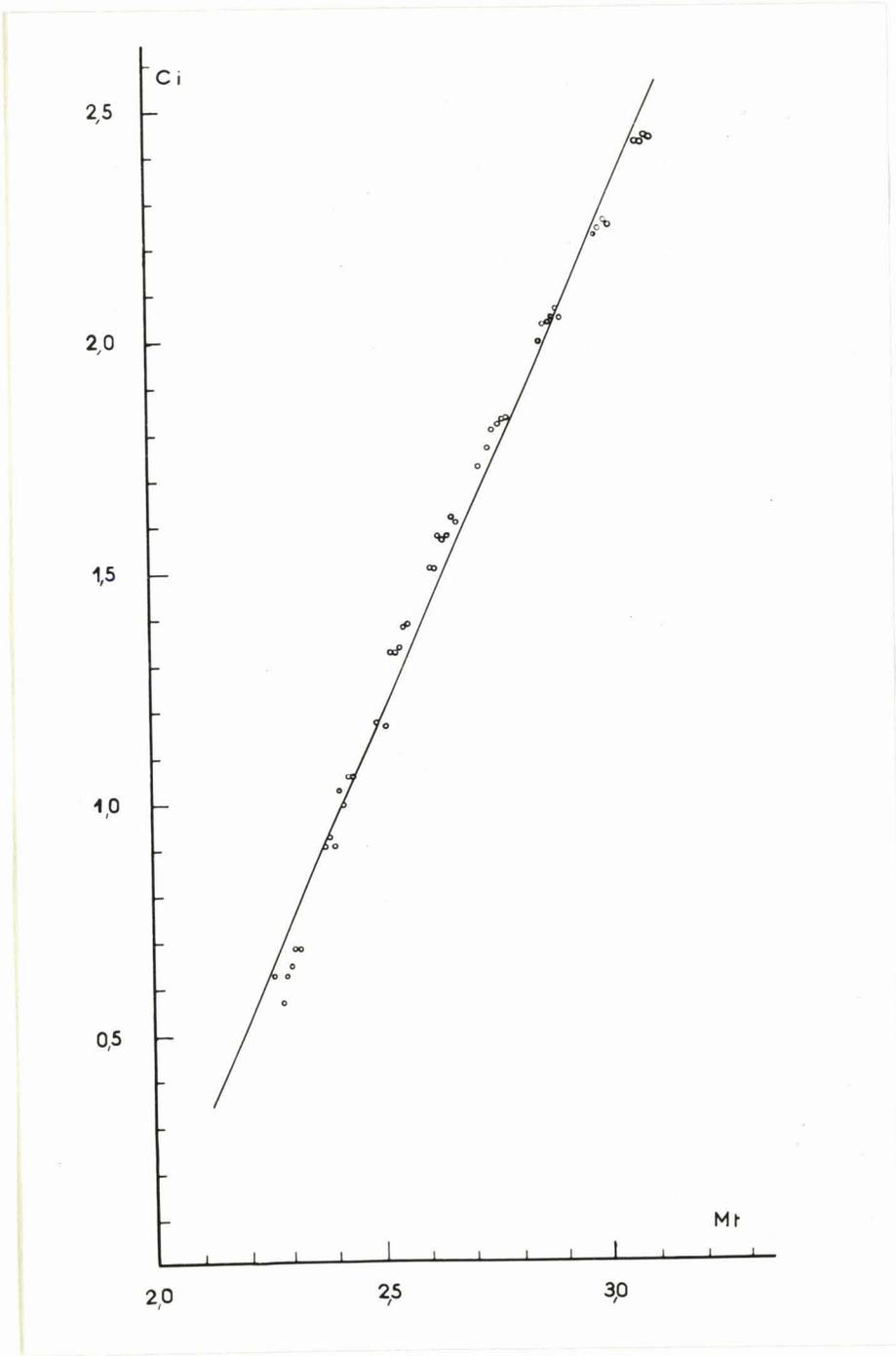


Fig.n°12: Croissance du Cercoïde (Ci) en fonction de la longueur du mentum (Mt). Développement en 11 stades. Coordonnées logarithmiques.

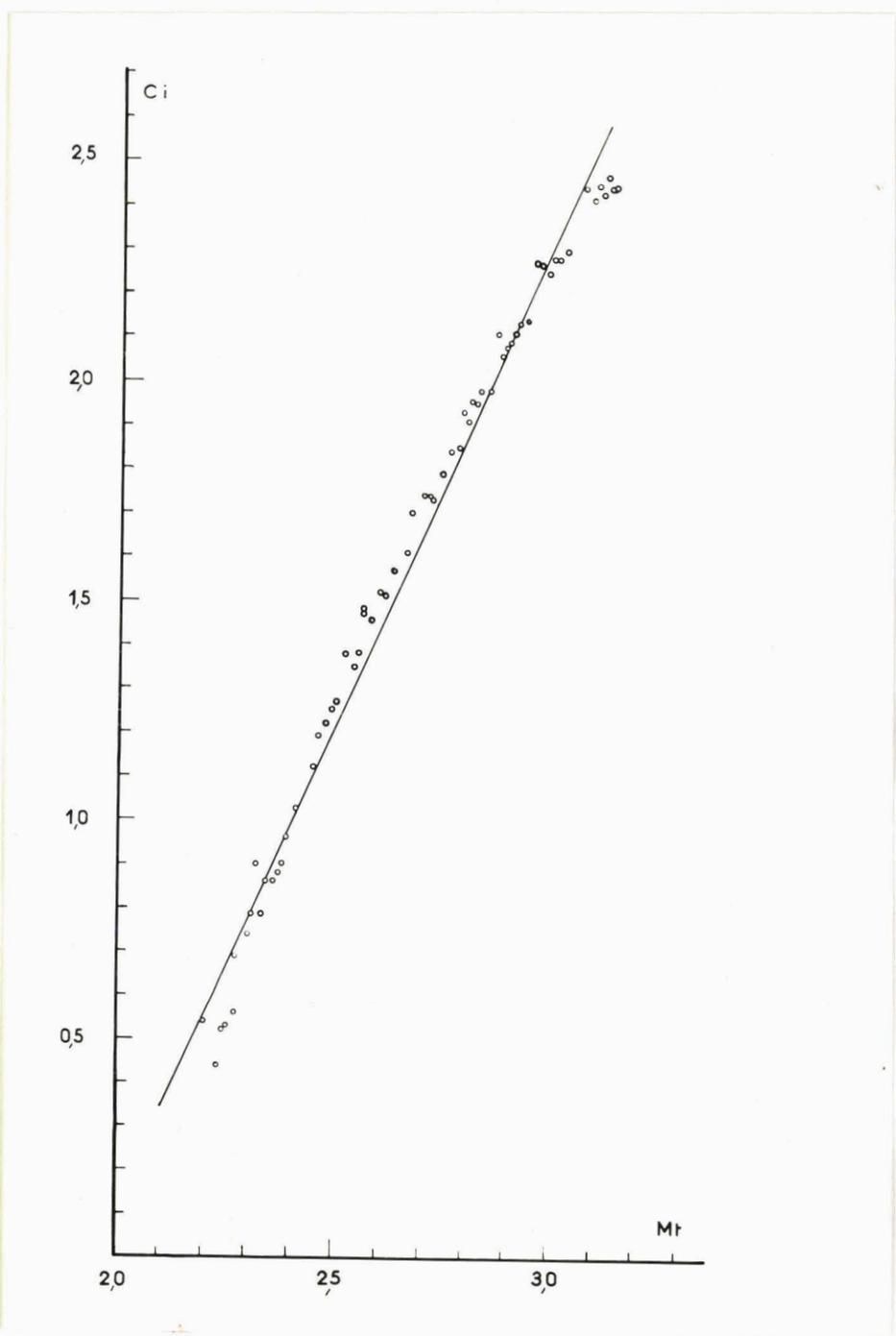


Fig n°13 : Croissance du cercoïde (Ci) en fonction de la longueur du mentum (Mt) Développement en 12 stades. Coordonnées logarithmiques.

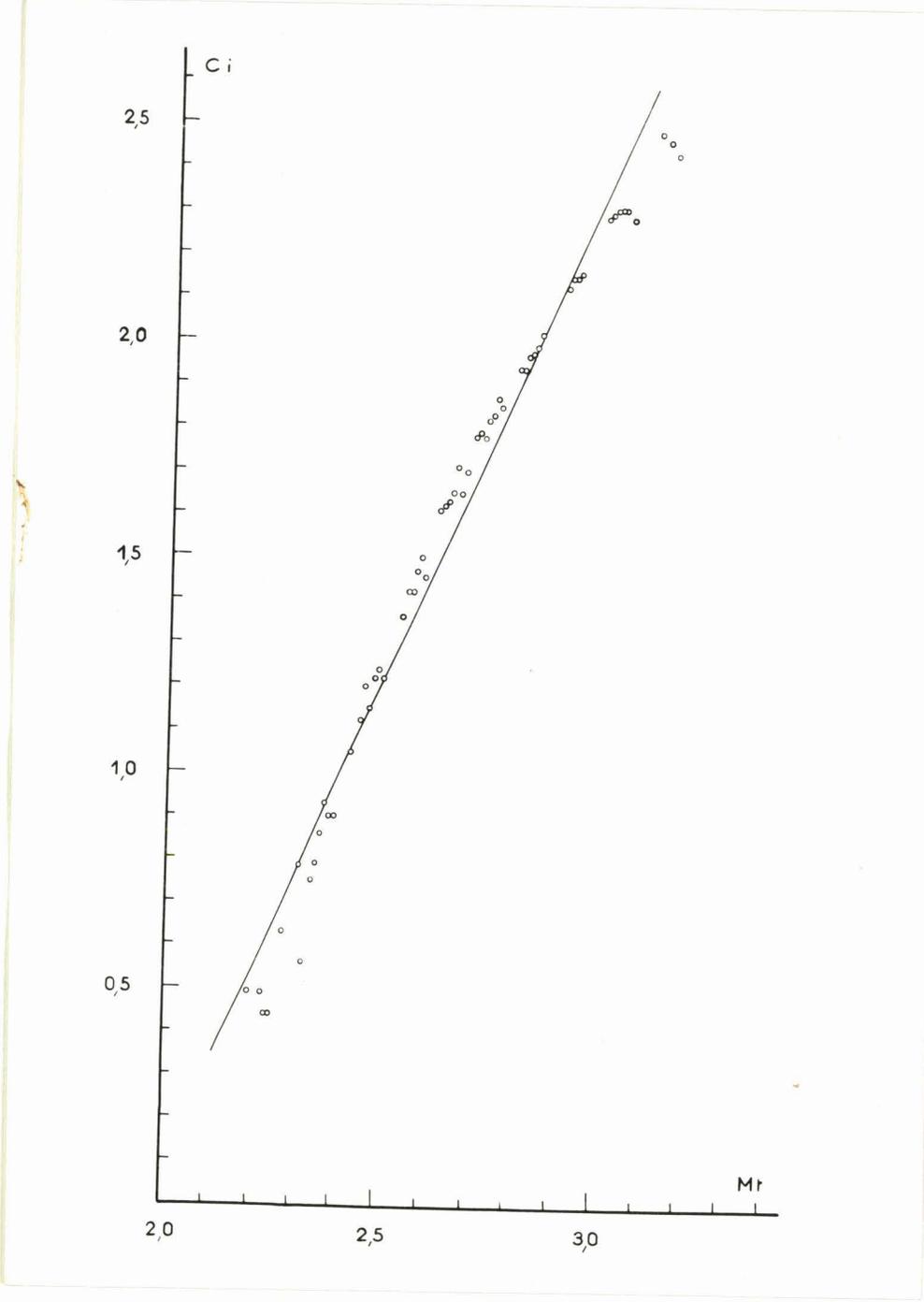


Fig.n° 14: Croissance du cercoïde (Ci) en fonction de la longueur du mentum (Mt) Développement en 13 stades. Coordonnées logarithmiques.

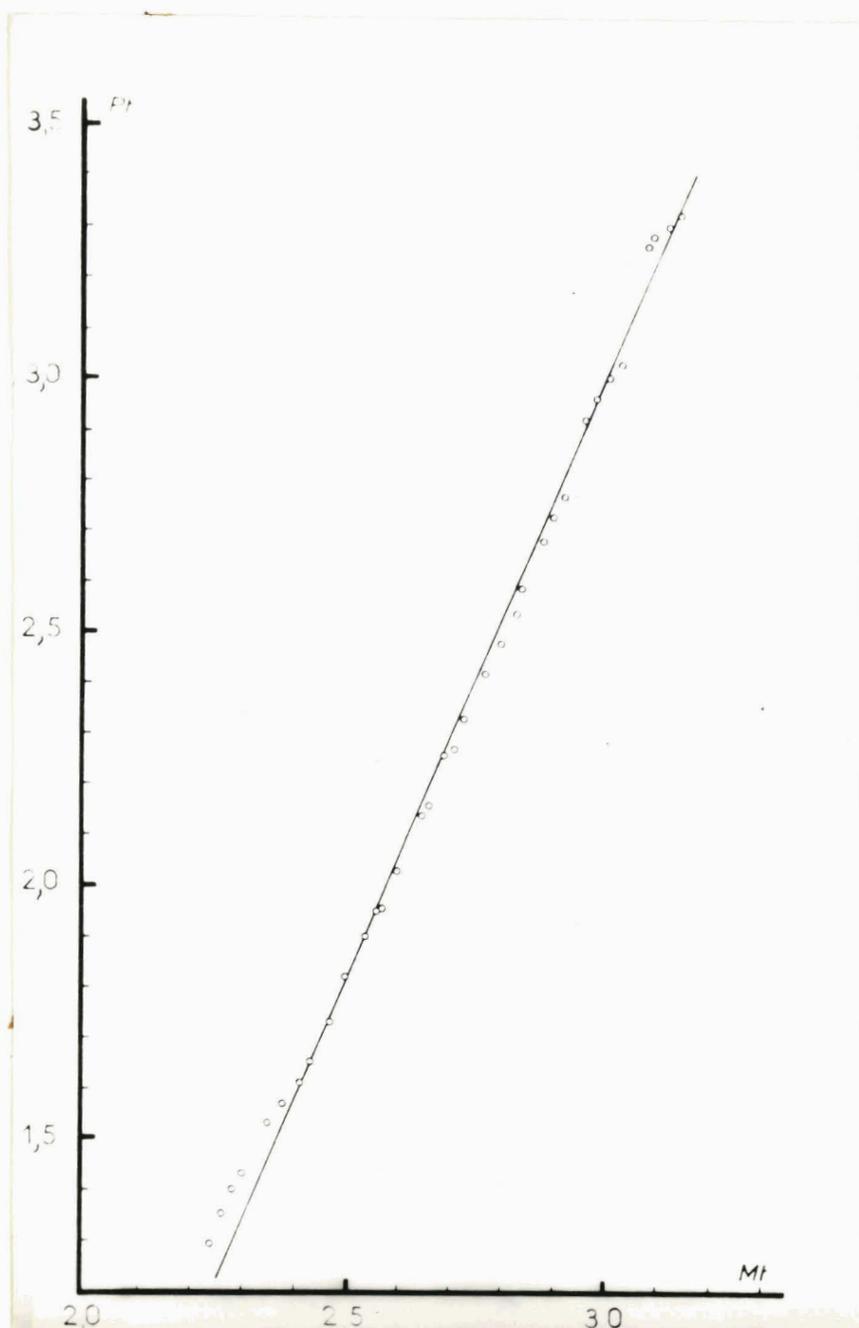


Fig. 15: Croissance de la ptérothèque antérieure (Pt) en fonction de la longueur du mentum (Mt) Coordonnées logarithmiques. (d'après SCHALLER).

1°) Etude de l'allométrie de croissance :

Pour chaque type de développement, nous avons tracé un graphique sur lequel nous avons porté en abscisse, les valeurs logarithmiques de la longueur du mentum, en ordonnée, les valeurs de la longueur du cercoïde. (Fig. n° 11 - 12 - 13 - 14).

Les paramètres utilisés pour construire les droites de régression pour chaque type de développement sont :

Type X	:	\overline{Mt} = 2,71	;	\overline{Ci} = 1,625	;	b = 2,179
Type XI	:	\overline{Mt} = 2,70	;	\overline{Ci} = 1,628	;	b = 2,208
Type XII	:	\overline{Mt} = 2,68	;	\overline{Ci} = 1,610	;	b = 2,179
Type XIII	:	\overline{Mt} = 2,66	;	\overline{Ci} = 1,687	;	b = 2,237

- L'allométrie est pratiquement identique pour les quatre types de développement. La croissance du cercoïde présente une dysharmonie, comme l'appendice dorsal, mais plus fortement majorante, le coefficient de régression atteignant 2,2. Cette croissance dysharmonique majorante signifie :

1°) que le cercoïde croît plus vite que le mentum, mais il croît aussi plus vite que les cerques (coefficient d'allométrie égal à 1,04) et que l'appendice dorsal (b = 1,40),

2°) que les accroissements relatifs des cercoïdes et du mentum sont proportionnels. Ceci est évident en considérant la différentielle de la droite représentative de la croissance du cercoïde : $\Delta Y = b. \Delta X$, où b vaut 2,2.

Notons que l'allure, la pente de ces courbes est semblable à celles de la croissance des ptérothèques en fonction du mentum étudiée par SCHALLER (1960) (Fig n° 15). Le coefficient d'allométrie est de 2,326 pour les ptérothèques. Il est remarquable de constater que les cercoïdes, comme les ptérothèques, font leur apparition au stade 4 sous forme de minuscules ébauches et qu'ils se transforment chez l'adulte en organes bien développés. Il semble que ces deux caractères nécessitent une croissance rapide.

Au stade 4, on remarque des différences de taille assez importantes entre les cercoïdes dans la population d'un stade donné. A la faveur des mues, ces différences de taille vont en s'estompant, les valeurs des cercoïdes se groupent autour d'une valeur moyenne. Dans les trois derniers stades larvaires, les différences de taille sont minimales; (fig. n° 11-12-

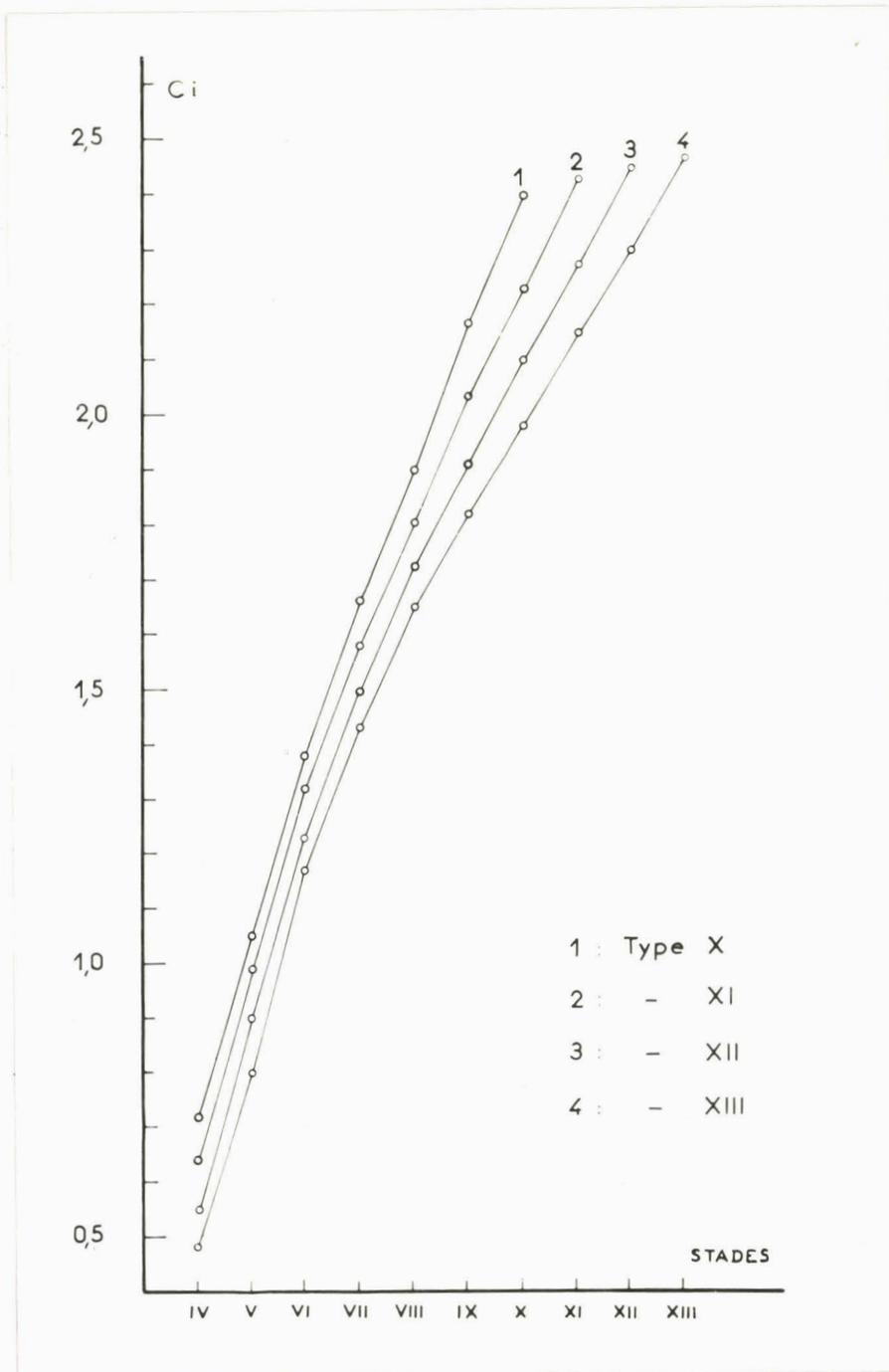


Fig n°16: Graphique mettant en évidence les différences de taille du cercoïde (Ci) pour un stade donné suivant les 4 types de développement. En abscisse : stades larvaires successifs; en ordonnée: valeurs logarithmiques moyennes du cercoïdes (Ci).

13 et 14), fait déjà noté pour l'appendice dorsal et les cerques.

On assiste à une uniformisation de la longueur des cercoïdes à l'intérieur des derniers stades larvaires. Ce fait pourrait jouer un rôle dans la vie de l'adulte où les appendices supérieurs mâles en particulier, servant d'organe d'accouplement, possèdent une longueur qui doit rester à l'intérieur des limites de variabilité de l'espèce.

Nous venons de voir que les cercoïdes des larves d'un type de développement donné présentent, surtout chez les individus jeunes, des longueurs différentes pour un stade donné. On peut se demander si les cercoïdes n'ont pas, pour un stade^{de} rang déterminé, des tailles variant avec le type de développement. Sur un graphique (fig. n° 16), nous avons porté en abscisse, les stades larvaires, en ordonnée les valeurs logarithmiques moyennes correspondantes des cercoïdes pour chaque stade larvaire des quatre types de développement. Chaque type de développement se traduit dès le premier stade larvaire par un point différent. Les quatre points sont échelonnés pour chaque stade et leur position relative ne varie pas : la valeur la plus forte appartient au type 10, la plus faible au type 13. Si on considère les stades larvaires par rapport à la métamorphose, c'est l'inverse : au dernier stade la valeur la plus forte appartient au développement en 13 stades, la plus faible au développement en 10 stades, de même pour l'avant-dernier stade larvaire et l'antépénultième.

On peut conclure que le type de développement suivi par une larve est fixé dès l'éclosion et que les différences de taille ne sont pas dues, comme on l'admet généralement aux conditions externes (toutes les larves ont été soumises en cours d'élevage aux mêmes conditions de température, d'alimentation, d'éclairement), mais sont liées à un facteur interne.

La croissance du cercoïde est discontinue, et en principe, on peut déterminer le nombre des mues sur les figures n° 11 - 12 - 13 et 14, en considérant le groupement des points dans les graphiques. Si cela est très net dans les développements en 10 et 11 stades, il n'en est pas de même dans les développements en 12 et 13 stades. L'interprétation de ce fait sera donné dans l'étude de l'allométrie de taille du cercoïde.

Un examen attentif du groupement des points dans les graphiques de croissance des cerques, de l'appendice dorsal et des cercoïdes montre :
1°) que le développement en 10 et 11 stades a un aspect

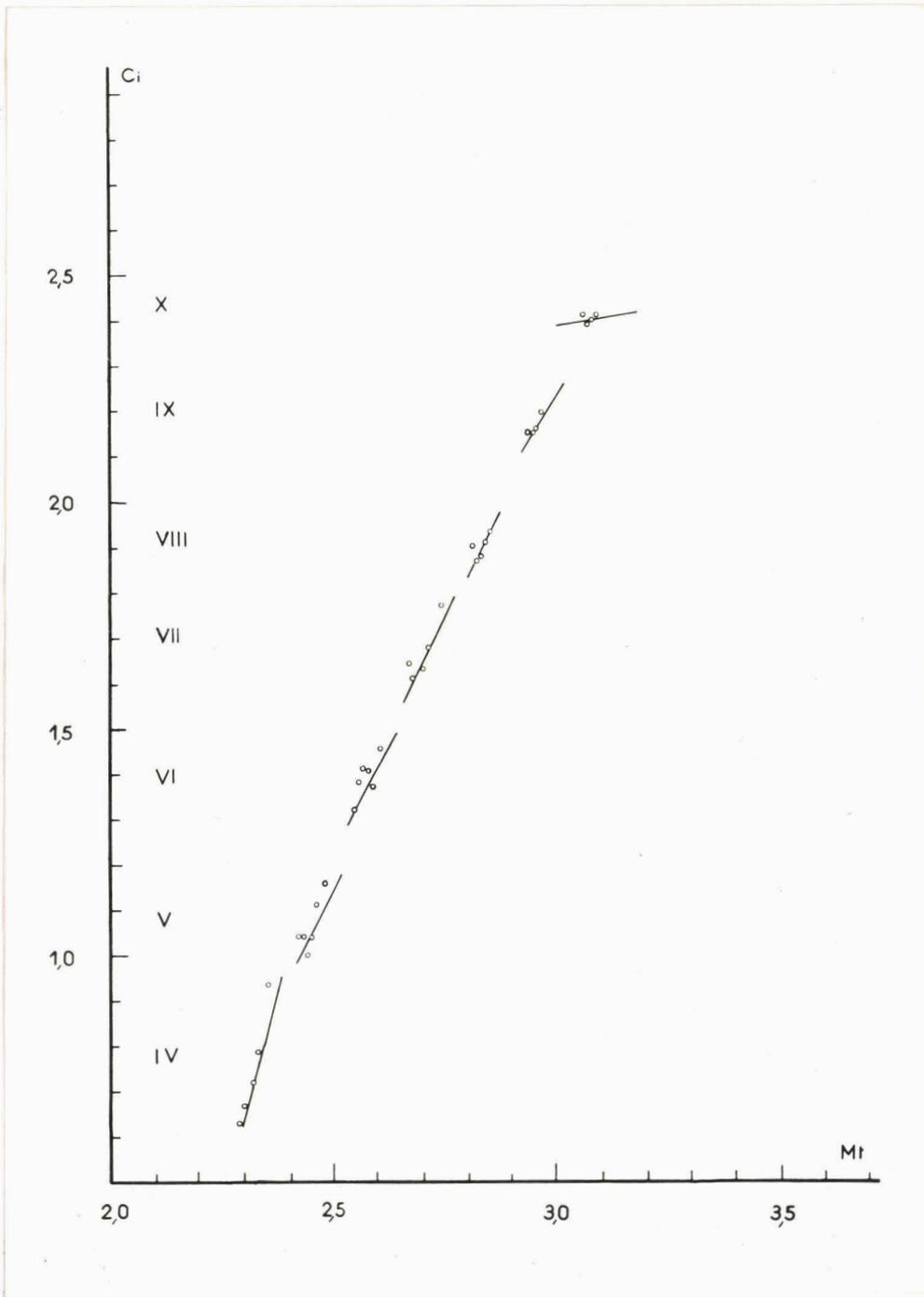


Fig n°17 : Croissance intra-stade du cercoïde (Ci) en fonction de la longueur du mentum (Mt) dans le développement en 10 stades. Coordonnées logarithmiques.



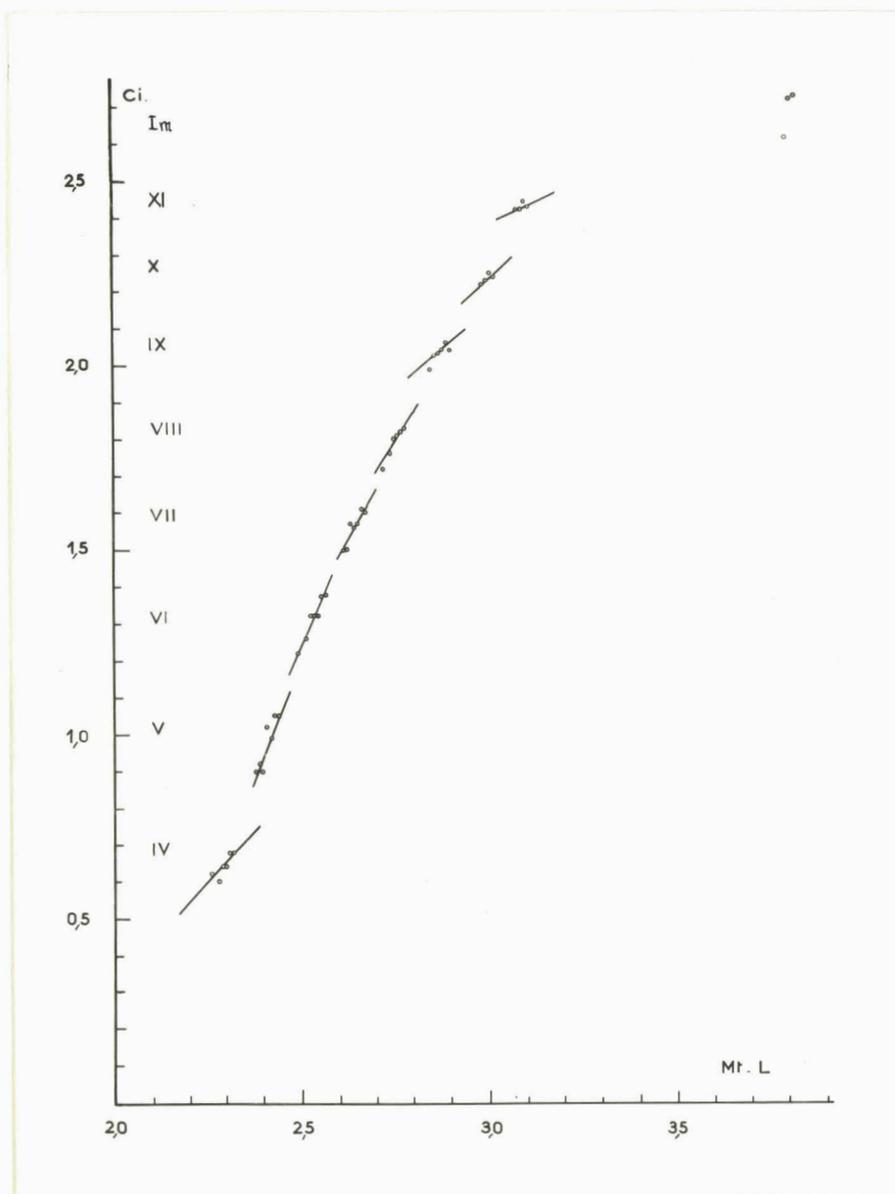


Fig.n°18 : Croissance intra-stade du cercoïde (Ci), en fonction de la longueur du mentum (Mt) dans le développement en 11 stades. En abscisse : valeurs logarithmiques du mentum (Mt) ou de la longueur du corps (L, pour l'imago); en ordonnée : valeurs logarithmiques du cercoïde.

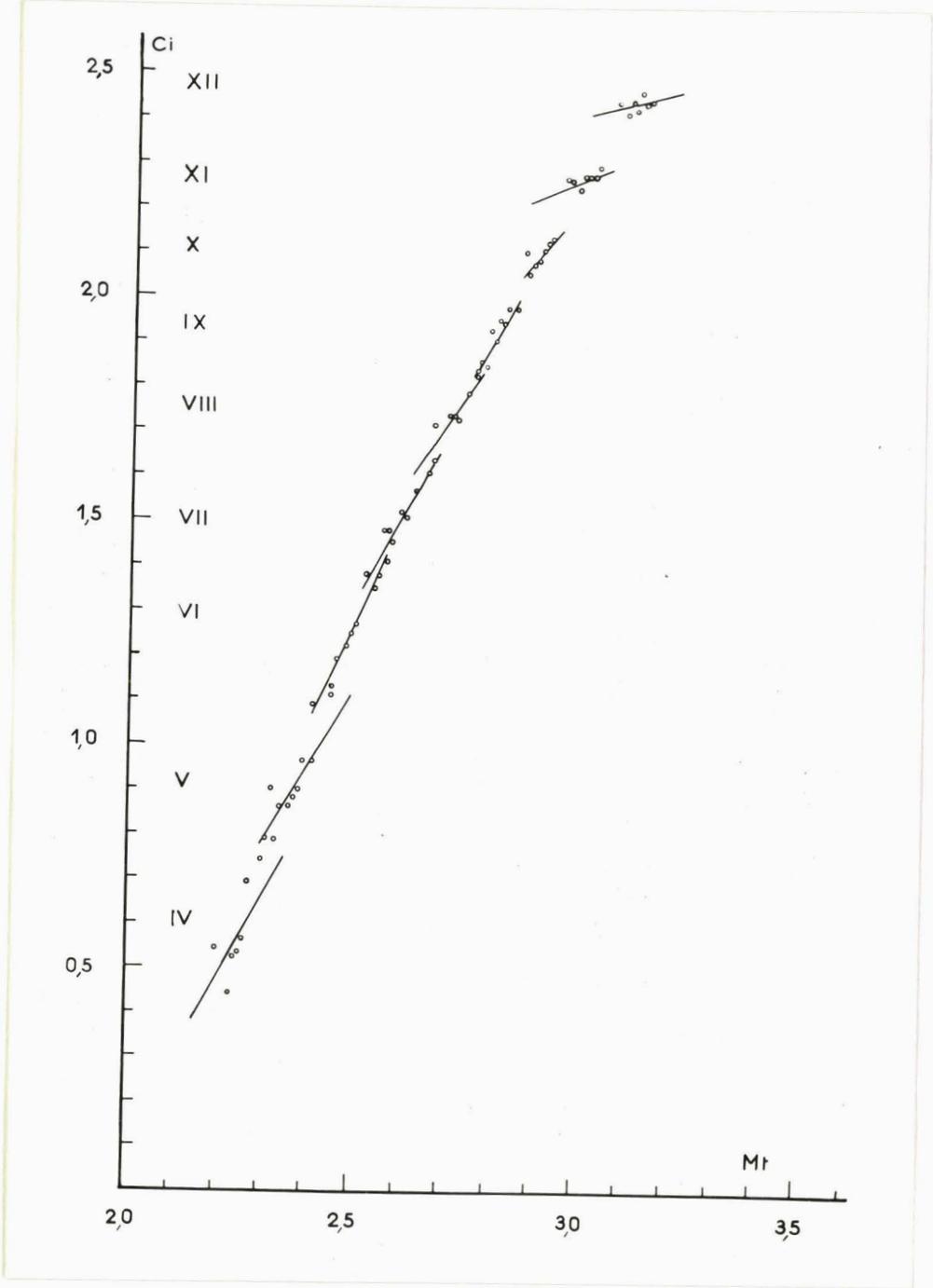


Fig.n°19: Croissance intra-stade du cercoïde (Ci) en fonction de la longueur du mentum (Mt) dans le développement en 12 stades. Coordonnées logarithmiques.

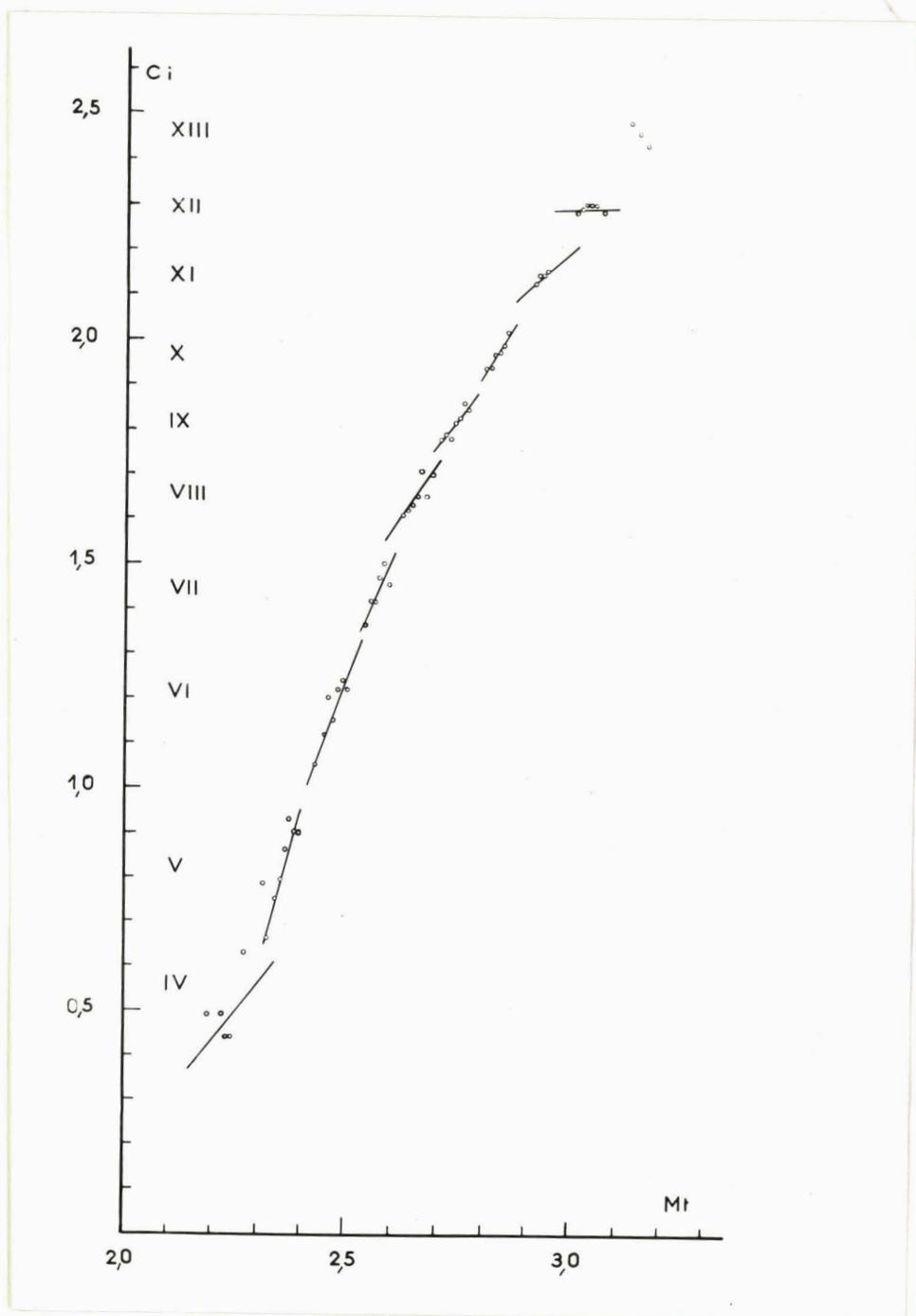


Fig.n°20 :Croissance intra-stade du cercoïde (Ci) en fonction de la longueur du mentum (Mt) dans le développement en 13 stades. Coordonnées logarithmiques.

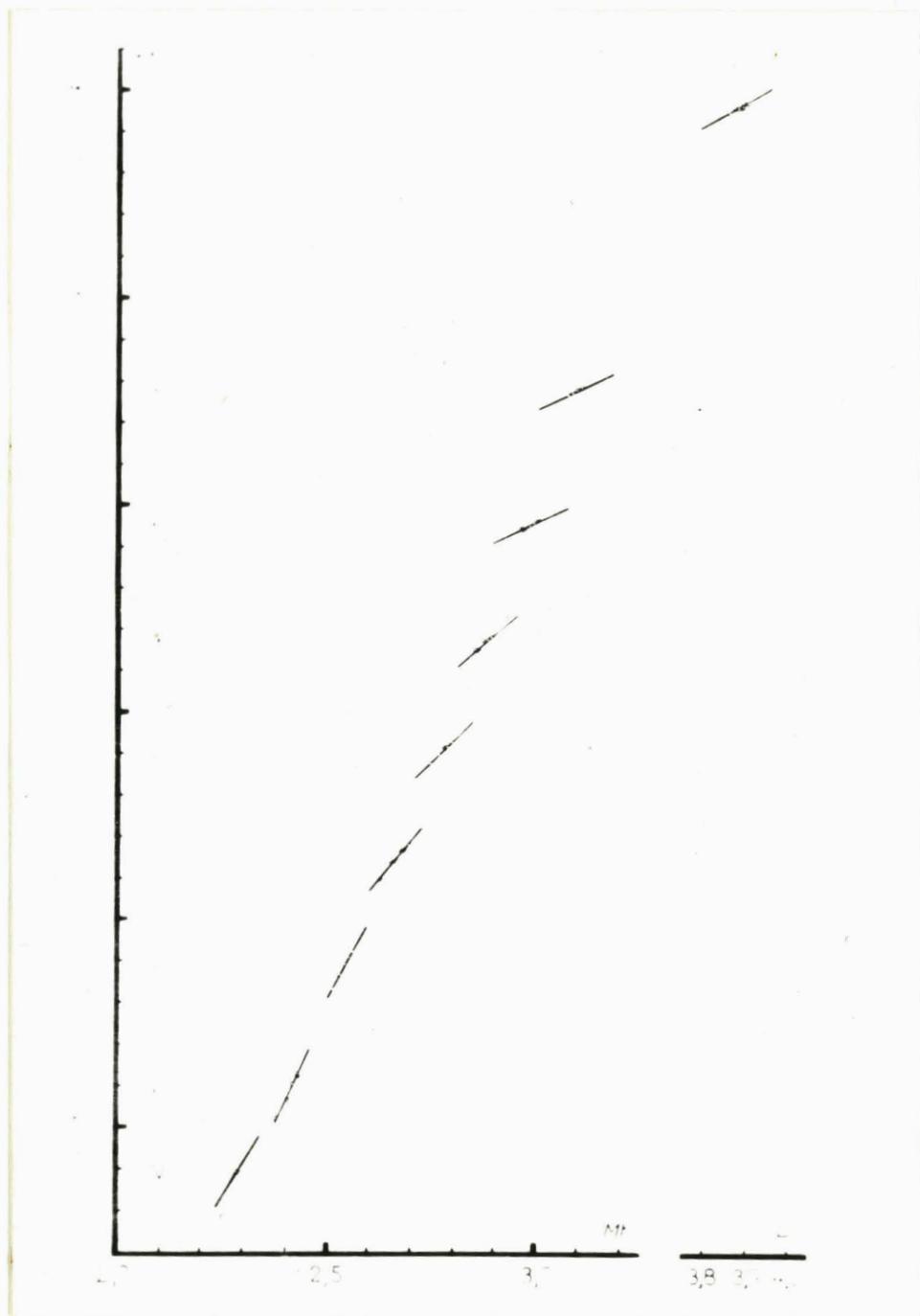


Fig.n°21 : Croissance intra-stade de la ptérothèque antérieure (Pt) en fonction de la longueur du mentum (Mt) dans le développement en 11 stades. Coordonnées logarithmiques. (d'après SCHALLER)

différent de celui en 12 et 13 stades,

2°) que les trois dernières mues larvaires ont un caractère particulier, quelque soit le type de développement suivi. On peut préciser ces deux points en étudiant la croissance intra-stade du cercoïde en fonction du mentum, c'est-à-dire l'allométrie de taille.

2° - Etude de l'allométrie de taille :

Pour tous les stades larvaires et dans chaque type de développement, nous avons établi une droite d'allométrie particulière construite à l'aide des paramètres a et b. (Fig. n° 17 - 18 - 19 -20).

L'examen des droites de régression intra-stade des divers types de développement nous révèle un certain nombre d'analogies et de différences. Nous noterons la grande similitude de nos graphiques avec ceux de SCHALLER (1960), relatifs à la ptérothèque (Fig. n° 21). Les droites d'allométrie successives sont décalées les unes par rapport aux autres, ce qui traduit la discontinuité de la croissance du cercoïde. Suivant le type de développement, les droites d'allométrie sont plus ou moins "décrochées" : elles le sont particulièrement dans le développement en 10 et 11 stades, beaucoup moins dans ceux en 12 et 13 stades, et notamment dans la partie moyenne de la croissance larvaire. La discontinuité réapparaît toujours dans les trois derniers stades larvaires.

Au moment où les larves sont arrivées au milieu de leur croissance, il semble s'intercaler dans le type de développement lent (12 et 13 stades) des stades larvaires supplémentaires qui masquent cette discontinuité. Les droites d'allométrie successives pourraient, dans cette phase du développement, être remplacées par une droite continue et unique.

Les cercoïdes de la larve se transforment en appendices supérieurs chez l'imago. Voyons comment évolue la croissance du cercoïde au moment de la métamorphose. Nous disposons de quelques mesures d'appendices supérieurs (ap. sup.) que nous pourrions placer sur le graphique n° 18 représentant l'allométrie de taille pour la croissance du cercoïde par rapport au mentum de la larve suivant un développement en 11 stades. L'organe de référence ne sera plus le mentum, mais la longueur totale (L) du corps de l'adulte.

Ces mesures sont en valeurs logarithmiques :

L (x)	Ap. sup. (y)	Sexe
3,820	2,708	♂
3,801	2,613	♀
3,832	2,716	♂

Notons que le dimorphisme sexuel existe bien sur la taille des appendices supérieurs imaginaires.

Si on place donc ces quelques mesures sur le graphique n° 18, on s'aperçoit que ce groupe de valeurs est décroché des groupes sous-jacents. La discontinuité est donc assez importante au moment de la métamorphose, mais elle n'égale pas celle atteinte par les ailes, dont la longueur est le quintuple des ptérothèques de la larve du dernier stade.

Dans les graphiques, nous pouvons définir trois parties en considérant l'ensemble des droites d'allométrie intra-stade :

1°) - une partie inférieure, représentée par les stades 4 et 5, où les valeurs des cercoïdes sont les plus aberrantes. Le coefficient de régression tend à augmenter : 1,11 au stade 4, 2,59 au stade 5 (développement de type 11, fig. n° 18).

2°) - une partie moyenne, correspondant aux stades moyens, où les droites d'allométrie sont dans le prolongement l'une de l'autre, en particulier pour les types 12 et 13 : ce fait traduit une constance dans la valeur du coefficient de régression, car la vitesse de croissance de l'organe est constante durant cette période,

3°) - une partie supérieure, représentée par les trois derniers stades, comprenant des droites d'allométrie bien décrochées, dont la pente décroît, semblant annoncer le profond changement que sera la mue imaginaire. Cette décomposition de la croissance du cercoïde en trois parties et l'évolution du taux de croissance dans chacune de ces parties se traduit globalement par une courbe représentative en S ou sigmoïde, dont la forme se devine aisément dans la répartition des points.

La comparaison des quatre graphiques amène à déceler une parenté très étroite dans le tracé des courbes en 10 et 11 stades (fig. n° 17-18) d'une part, et entre le tracé des courbes en 12 et 13 stades d'autre part (fig. 19-20). On peut interpréter l'alignement des droites d'allométrie des développements en 12 et 13 stades à l'aide de stades

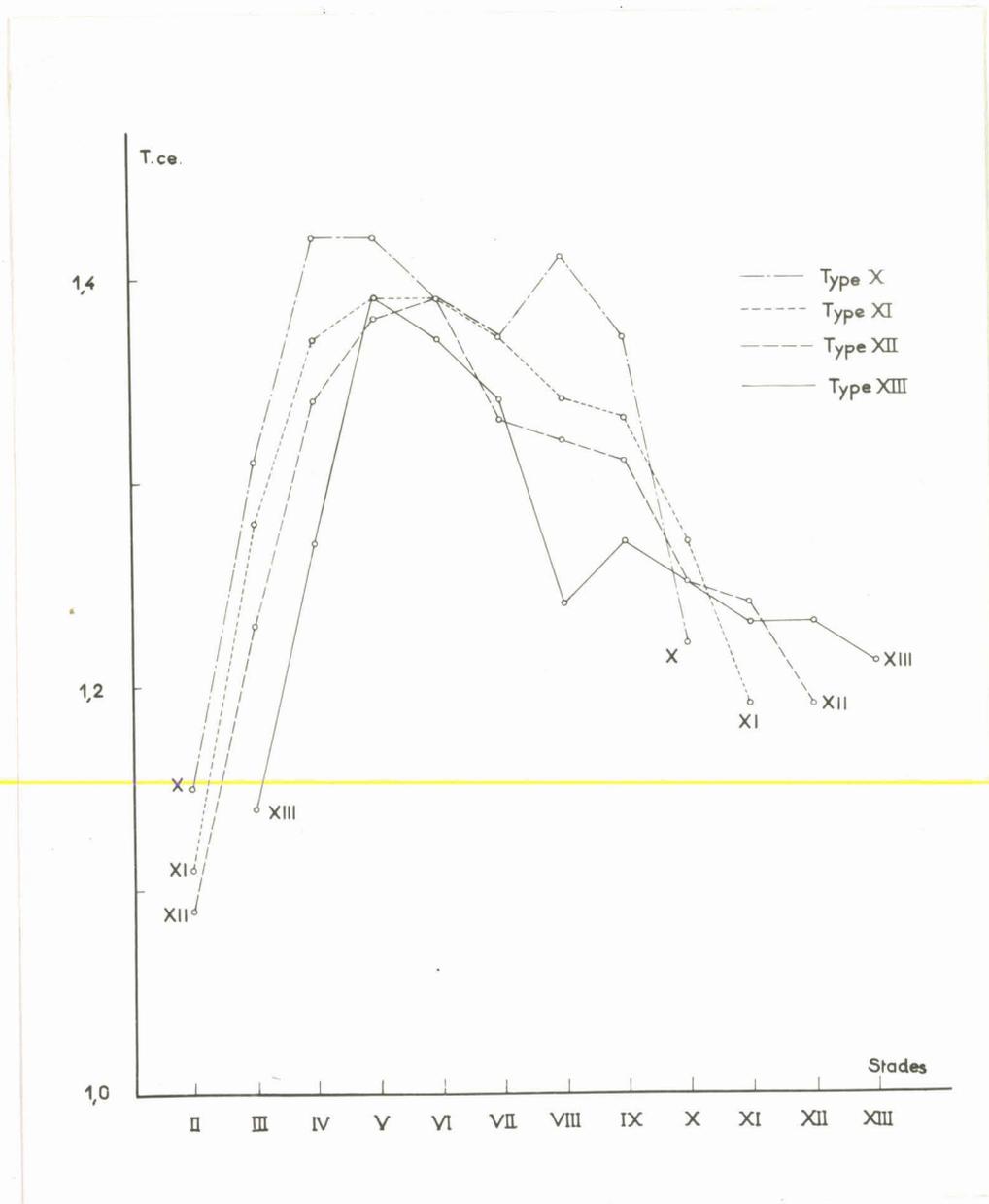


Fig.n°22 : Taux de croissance du cerque (T.ce) en fonction du stade et du type de développement. En abscisse : stades larvaires successifs; en ordonnée : taux de croissance.



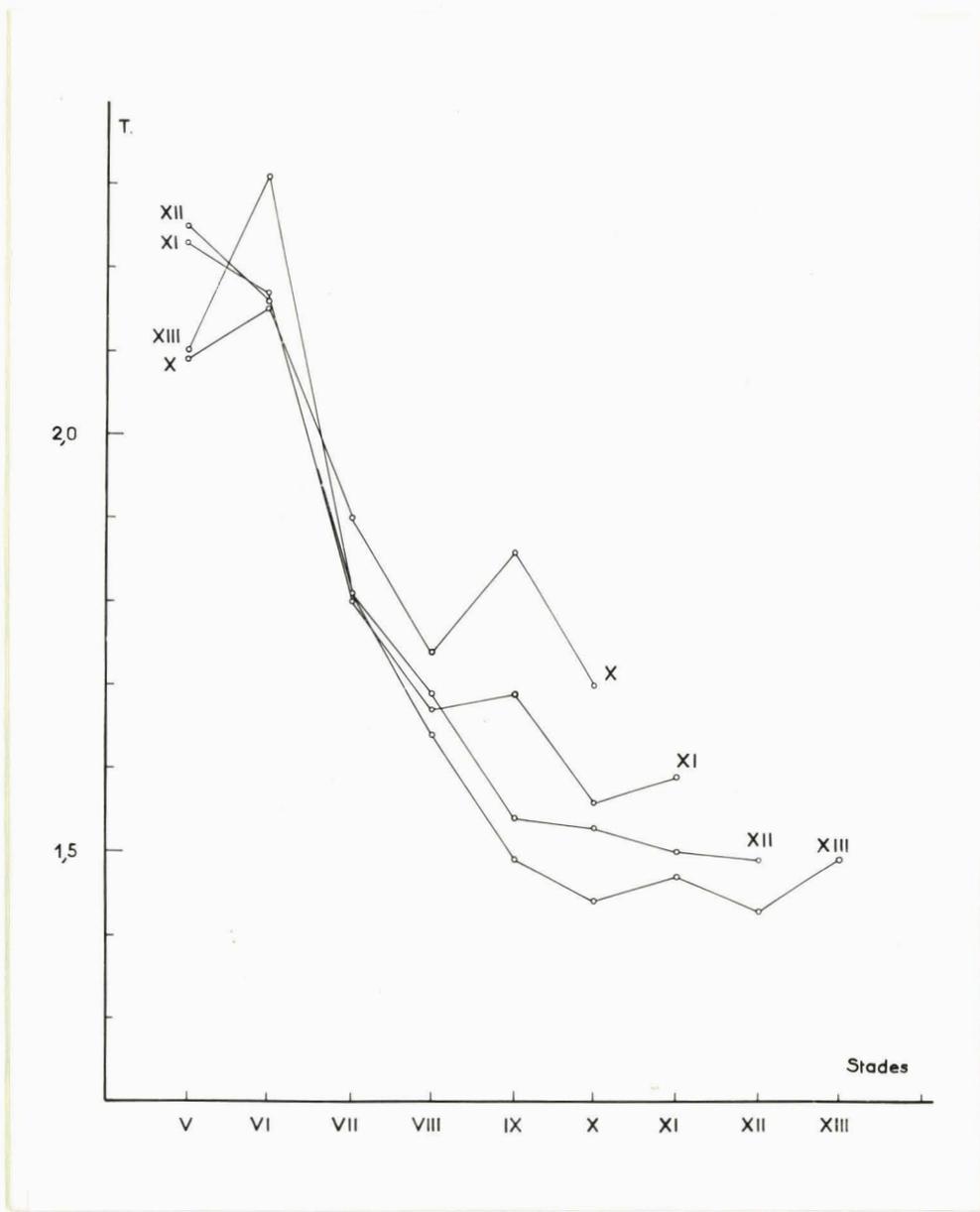


Fig. n°23: Taux de croissance du cercoïde (T) en fonction du stade et du type de développement. En abscisse : stades larvaires successifs ; en ordonnée : taux de croissance.

supplémentaires intercalés. Les développements en 10 et 11 constituent un développement court, ceux en 12 et 13 un développement long. Certaines larves effectuent leur développement larvaire dans l'année même; à d'autres, et l'imago apparaît vers le mois de juillet : c'est en général le cas du développement court. D'autres larves voient leurs intermues s'allonger dès la sixième mue, certaines entrent en diapause à l'avant-dernier stade ou même plus tôt; ainsi la mue imaginale ne peut avoir lieu au cours de l'été qui suit l'éclosion, elle ne se fera que l'année suivante. Ce sont essentiellement les développements lents en 12 et 13 stades qui traduisent cet aspect du cycle biologique. Le développement long semble se réaliser en vue de la régulation saisonnière de l'apparition des imagos par le simple fait de l'allongement de la durée de certains stades larvaires ou de l'apparition d'une diapause frappant certaines larves.

CONCLUSIONS SUR L'ETUDE DE LA CROISSANCE DE LA PYRAMIDE ANALE :

Comparons tout d'abord, le taux de croissance des cerques et des cercoïdes et envisageons l'aspect de son évolution pour chacun des deux organes dans chaque type de développement larvaire.

1°) Etude du taux de croissance des cerques et des cercoïdes.

Les variations du taux de croissance des deux organes ont été portées sur deux graphiques. (Fig. n° 22 - 23). Chaque graphique porte, en ordonnée, le taux de croissance du cerque ou du cercoïde obtenu en faisant le rapport des tailles moyennes en valeurs arithmétiques de deux stades successifs; en abscisse, le nombre de stades larvaires. Nous avons fait ces calculs de taux de croissance pour chacun des types de développement.

Nous pouvons remarquer que le taux de croissance est égal à 1,25 et souvent supérieur. La règle de PRZIBRAM, selon laquelle la longueur d'un organe augmente du quart à chaque mue, n'est pas toujours valable.

Le taux de croissance subit des fluctuations pour un même type de développement, ce qui est en contradiction avec la règle de Dyar qui veut que le taux de croissance soit constant pour une espèce donnée. La règle de Dyar est d'autant plus en défaut que le taux de croissance présente chez *Aeschna cynea* des valeurs différentes suivant les quatre types de développement dans un stade donné : ces différences sont très élevées, par exemple au stade IX, le taux de croissance est de 1,86 pour le développement en X stades, de 1,69 pour le développement en XI stades,

de 1,54	"	"	"	"	"	XII stades
de 1,49	"	"	"	"	"	XIII stades

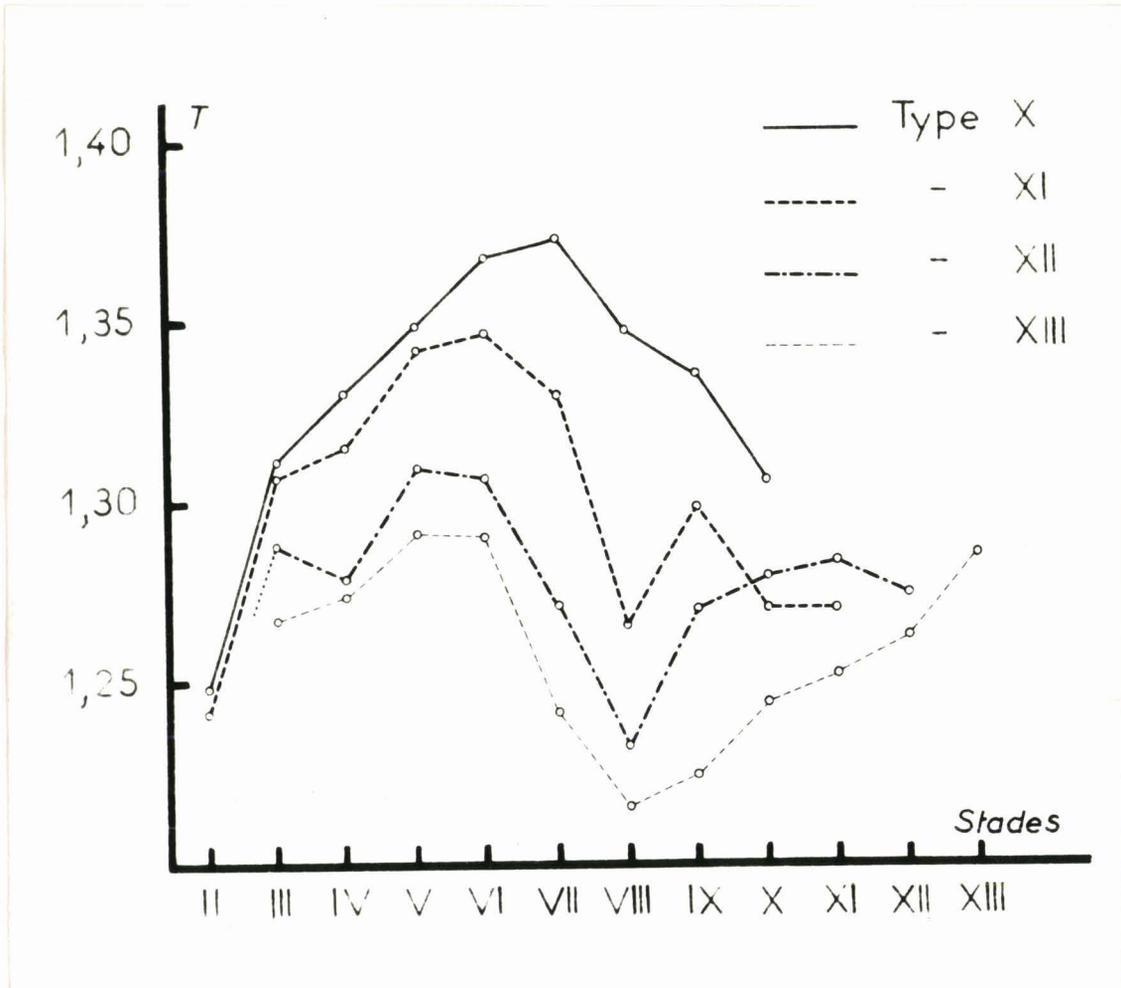


Fig.n°24: Taux de croissance du mentum en fonction du stade et du type de développement. En abscisse : stades larvaires successifs; en ordonnée taux de croissance.

Dans les deux graphiques (fig n° 22 - 23), le taux de croissance le plus élevé se rencontre pour un stade donné dans le développement en 10 stades, le plus faible dans le développement en 13 stades.

- La différence entre le mode de croissance des cercoïdes et des cerques réside, non seulement dans un taux de croissance plus élevé des cercoïdes, mais aussi dans l'évolution du taux de croissance. Dans le cas des cercoïdes, le taux de croissance initialement élevé, 2,2, baisse ensuite en restant toutefois supérieur à 1,5. Quant aux cerques, une augmentation rapide et régulière s'opère dans les premiers stades jusqu'à un maximum, puis le taux de croissance baisse progressivement, une légère augmentation est esquissée au stade 9 dans le développement en 13 stades, et également dans les derniers stades de tous les types de développement pour les cercoïdes.

- En examinant le taux de croissance du mentum étudié par SCHALLER (1960), on est frappé de la similitude entre le mode de croissance de ce dernier et de celui du cerque (Fig. n° 24).

- Interprétons l'allure des courbes des différents types de développement : les courbes représentatives des taux de croissance des différents types de développement se superposent aussi bien pour les cercoïdes et les cerques que pour le mentum. Cet échelonnage peut s'expliquer de la manière suivante : les larves des quatre types de développement ont commencé leur croissance en possédant une taille très voisine, et à la fin du développement les tailles des larves seront assez voisines. La vitesse de croissance très élevée dans les premiers stades est commune aux quatre types. Mais le nombre des mues, de plus en plus élevé suivant le type de développement, nécessite une diminution de plus en plus forte du taux de croissance intra-stade, de façon à amener le dernier stade larvaire à la même taille, ou peu s'en faut, dans les quatre types de développement. (SCHALLER 1960). Une telle interprétation de l'allure des courbes des quatre types de développement relative au taux de croissance du mentum donnée par SCHALLER est parfaitement valable pour cercoïdes et cerques.

2°) Résultats de l'étude comparée des appendices anaux :

L'étude de la croissance relative (allométrie de croissance et allométrie de taille) et du taux de croissance permet de comparer les appendices anaux.

- Nous pouvons dire que chaque appendice de la pyramide anale suit un mode de croissance bien déterminé, une allométrie identique

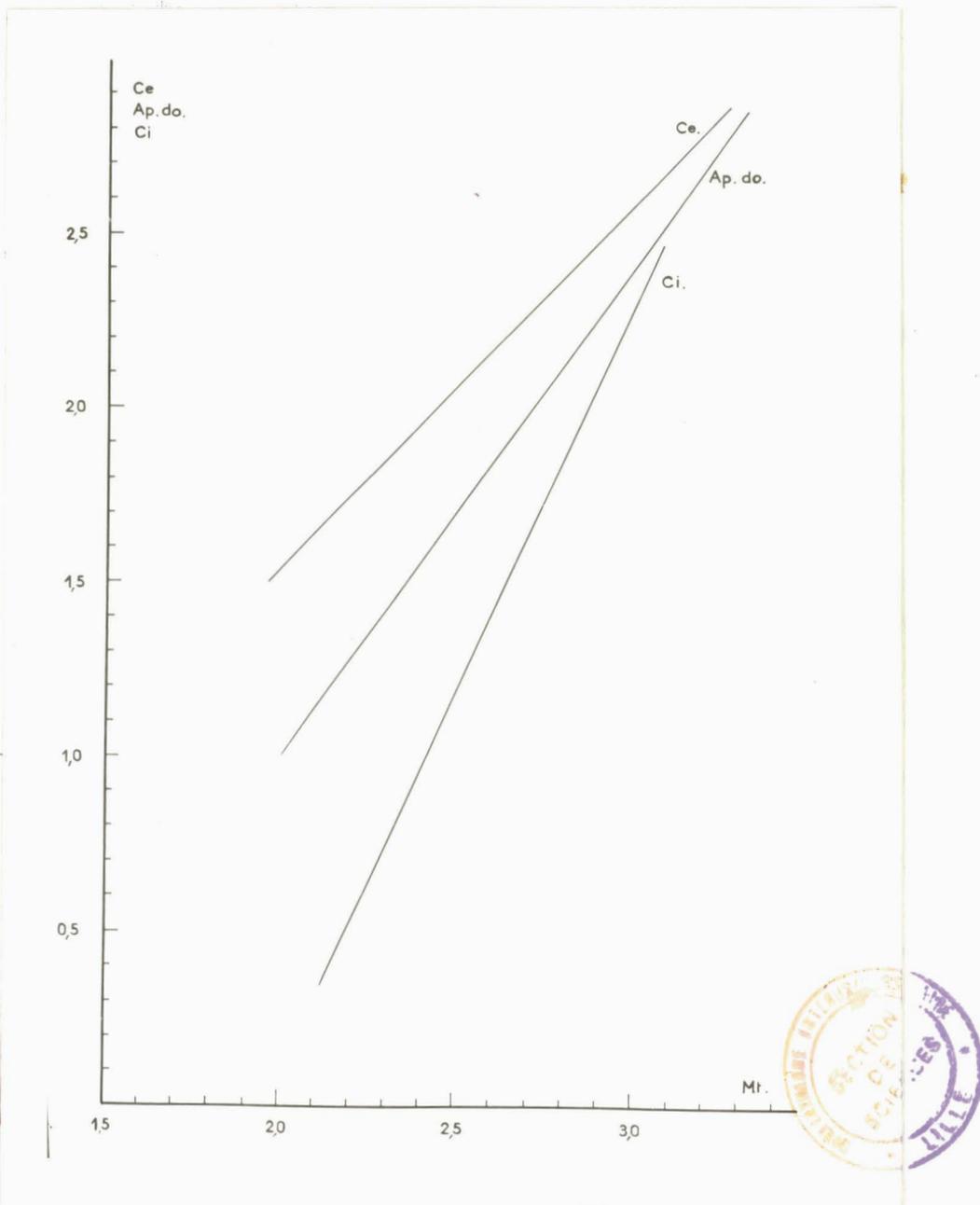


Fig.n°25 : Allométrie de croissance du cercoïde (Ci) de l'appendice dorsal (Ap.do) et du cerque (Ce). Développement en 11 stades. Coordonnées logarithmiques.

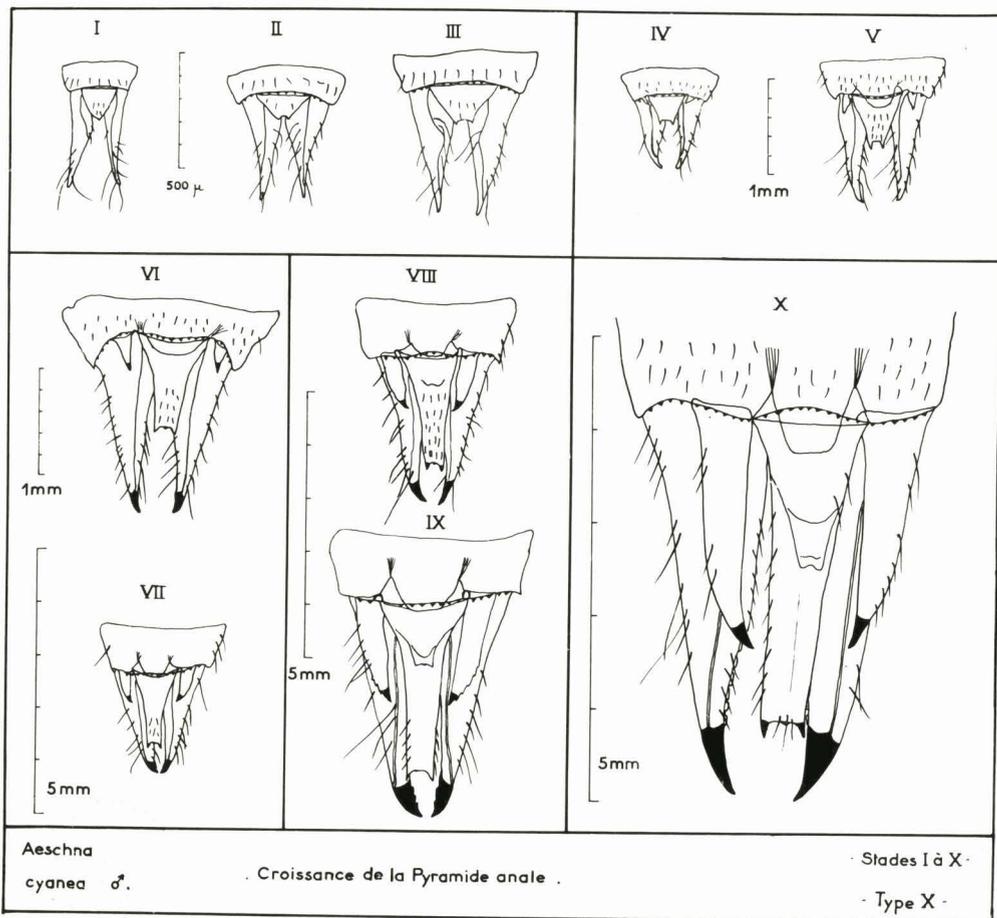


Fig.n°26, Croissance de la pyramide anale d'une larve mâle d'Aeschna cyanea - Stade 1 à 10.

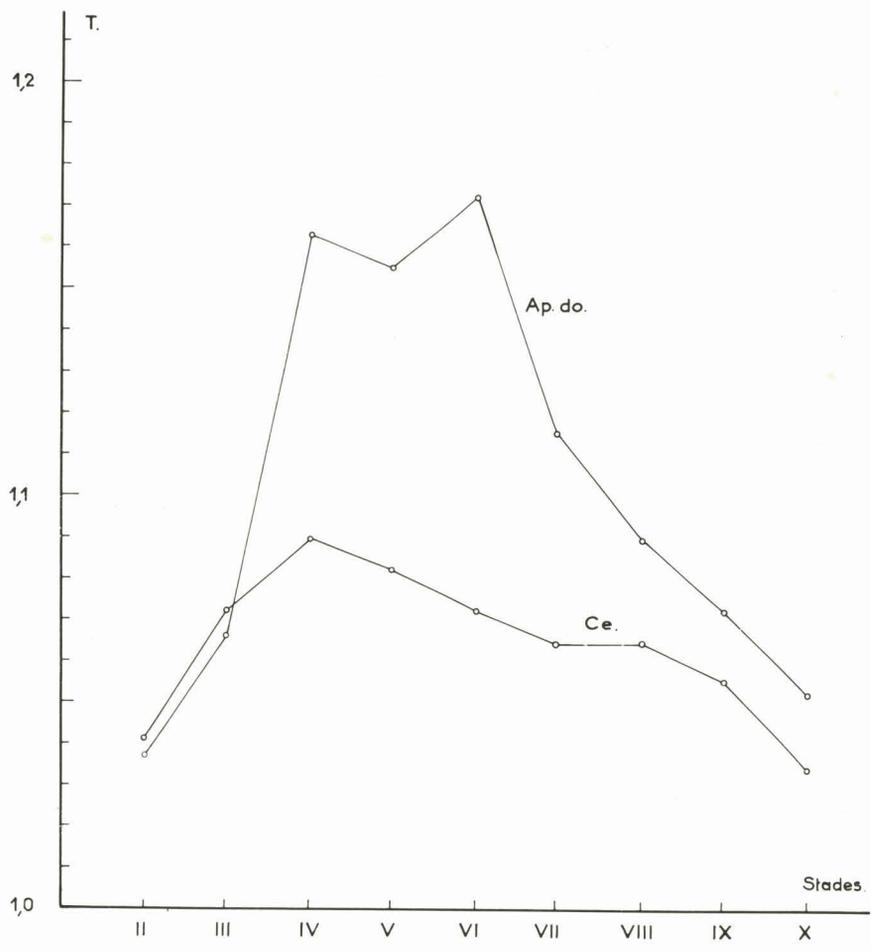
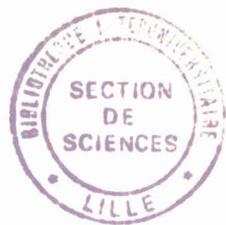


Fig.n°27 : Comparaison du taux de croissance de l'appendice dorsal et du cerque dans le développement en 10 stades. En abscisse : stades larvaires successifs; en ordonnée : taux de croissance. Valeurs logarithmiques.

quelque soit le type de développement considéré : cercoïdes et appendice dorsal ont une dysharmonie majorante, plus marquée pour les cercoïdes, alors que la croissance des cerques est harmonique. La pyramide anale constitue donc un ensemble hétérogène au point de vue croissance (Fig n° 25).

- Cette hétérogénéité de la croissance des divers appendices anaux nous permet d'expliquer l'évolution morphologique de la pyramide anale. (Fig n° 26). Au stade 1, on note une très grande différence dans la taille des parties constitutives de la pyramide anale. Mais ces appendices vont acquérir des dimensions beaucoup plus voisines au cours des mues par le jeu d'une croissance différentielle. Il est évident que les cercoïdes pourront rattraper (en partie) la taille des cerques du fait de la croissance dysharmonique majorante du cercoïde par rapport au cerque, et d'un taux de croissance supérieur pour les cercoïdes (Fig. n° 22 - 23) ; par contre l'écart entre le taux de croissance de l'appendice dorsal et celui du cerque est moindre, ainsi que le met en évidence le graphique ci-contre (Fig n° 27). Ici, le taux de croissance est obtenu en faisant le rapport des tailles moyennes en valeurs logarithmiques de deux stades successifs.

Notons que les taux de croissance ont été exprimés par des rapports de valeurs logarithmiques, différents du taux de croissance (1,25) défini par PRZIBRAM lequel est établi avec des rapports de valeurs arithmétiques.

Le taux de croissance du cerque, après avoir été supérieur à celui de l'appendice dorsal dans les premiers stades, devient nettement inférieur à ce dernier par la suite. L'augmentation du taux de croissance de l'appendice dorsal lors des mues 4, 5, 6 (fig. n° 27) se répercute sur son importance relative par rapport aux cerques. Cerques, cercoïdes et appendice dorsal formeront vers la fin de la croissance larvaire une sorte de pyramide, d'où le nom donné à l'ensemble des appendices anaux.

La construction de cette pyramide anale permettra à la larve :

- tout d'abord, d'avoir une nage plus efficace ; l'eau expulsée par le rectum sera guidée par la pyramide anale, ce qui minimise les pertes d'énergie ; et ensuite, une utilisation de l'air atmosphérique pour la respiration. On voit souvent les larves écarter les appendices anaux, le canal ainsi ménagé fait fonction de siphon respiratoire.

Cependant, il ne faut pas voir dans cette évolution de la forme de la pyramide anale qu'une adaptation en vue de la respiration aérienne. En évitant de faire du finalisme, on peut penser que, si les cercoïdes et l'appendice dorsal croissent plus vite que les cerques, c'est que ces organes donnent les appendices supérieurs de l'imago et chez le mâle l'appendice inférieur de l'adulte. Les ptérothèques larvaires, qui donnent les ailes imaginales, ont également une dysharmonie majorante. Il semble donc exister des différences entre les organes qui se retrouvent après la métamorphose et ceux qui disparaissent chez l'adulte. Ces deux catégories d'organes, qui s'opposent dans l'allométrie de croissance, diffèrent également dans la valeur et l'évolution de leur taux de croissance. Les cerques ont un taux de croissance égal, en gros, à 1,25 ; qui augmente dans les premiers stades larvaires jusque 1,4 ; pour baisser ensuite jusqu'à 1,20. Le taux de croissance des cercoïdes est toujours supérieur et de loin à 1,25, il est très élevé dans les tout premiers stades larvaires et baisse progressivement par la suite pour valoir 1,50. Ceci est aussi le schéma de l'évolution du taux de croissance des ptérothèques.

DEUXIEME PARTIE

REGENERATION DES APPENDICES D'AESCHNA CYANEA.

Nous allons, dans cette seconde partie, observer l'évolution de la régénération d'appendices, pattes ou antennes, à la suite d'une ablation expérimentale ou accidentelle.

1 - Définition de la régénération :

Le terme de régénération est actuellement employé pour désigner l'ensemble des phénomènes de croissance et de différenciation accompagnant la reconstitution d'un organe ou d'une partie d'organisme à la suite d'une blessure, ou encore aboutissant à la formation de ces parties lors d'un processus de rénovation.

Le pouvoir de régénération est à séparer de certains phénomènes généraux, tels que la régénération physiologique ou rénovation des tissus et organes, l'autotomie, la réduction morphologique aboutissant à des formes d'hibernation ou d'estivation, et enfin la reproduction asexuée. Dans un organisme, il faut distinguer deux types de régénération : celle qui relève du fonctionnement physiologique normal de l'individu (rénovation cellulaire et remplacement d'un organe ou sa totalité) appelée régénération

physiologique et celle qui répare les blessures, nommée régénération de réparation ou régénération post-traumatique. Il ne sera question dans ce qui suit que de régénération de réparation.

2 - Régénération chez les Arthropodes :

Les premières études de la régénération chez les Arthropodes remontent au XVIII^e siècle, époque à laquelle Réaumur étudia l'écrevisse (1712).

En comparant les Arthropodes aux représentants des autres groupes, il apparaît qu'ils ne possèdent pas la capacité de régénérer un animal entier à partir d'un fragment du corps. Les Arthropodes, et parmi eux les Insectes, ne sont capables que de régénérer certains appendices : yeux, antennes, pièces buccales, pattes, trachées, trachéo-brachies. Cependant il a été observé la régénération du segment terminal de la larve d'Ephémère, d'un ou de deux segments postérieurs avec leurs appendices chez Pantopoda. Les Aeschnes présentent également des phénomènes de régénération. Nous nous sommes proposé ici de réaliser quelques ablations sur les pattes et les antennes et d'observer l'évolution du régénérat. Nous développerons ensuite une comparaison entre la croissance de l'appendice normal et la vitesse de régénération de l'appendice correspondant, chez le même animal ce qui permettra de comparer les lois de croissance dans ces deux cas. Nous confronterons nos résultats avec ceux de Janda obtenus en 1909 sur la même espèce.

Nous décrirons également une régénération originale du masque larvaire d'*Aeschna cyanea*.

ETUDE DE LA REGENERATION DES APPENDICES :

Matériel et Techniques :

Nos expériences ont eu lieu sur le stade précédent l'antépé-
multième stade (AAPS).

Il est important de fixer les conditions d'élevage des animaux en expérimentation. Les larves ont été placées dans des bocaux individuels de 500 centimètres cubes remplis d'eau et dont le fond est garni de sable grossier. Des mousses aquatiques, du genre *Fontinalis*, servent à favoriser l'oxygénation de l'eau. Les larves ont été soumises à la photopériode naturelle à partir de février 1964 et à la température du laboratoire égale à 18° en moyenne, mais qui à la suite d'un printemps assez froid

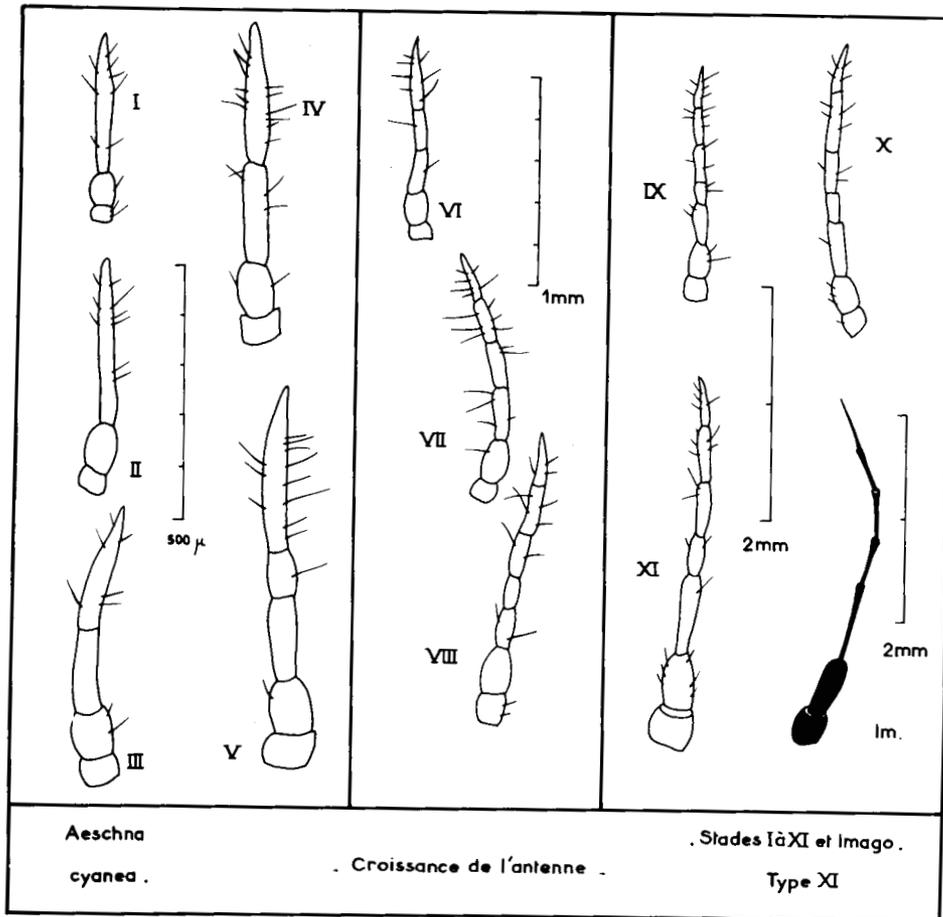


Fig.n°28: Croissance de l'antenne d'Aeschna cyanea. Stades 1 à 11 et Imago.

et de l'absence de chauffage dans la pièce est tombée à 10 ° au début du mois d'avril. L'alimentation des larves était surtout constituée de vers de fumier, *Eisenia foetida*. Pour faciliter la mue imaginale, nous avons placé les animaux en instance de métamorphose dans des bocaux garnis de petits galets recouvert de très peu d'eau. Ce bocal est surmonté d'une petite cage de grillage souple à petites mailles, en tronc de cône et dont le sommet est obturé. La base de cette cage doit arriver à la surface de l'eau pour que la larve puisse grimper, et s'agripper au grillage; la mue imaginale se faisant hors de l'eau.

Les ablations expérimentales effectuées sont de plusieurs types et les appendices sectionnés sont les suivants :

-1° antenne droite, nous avons sectionné celle-ci à son insertion sur la tête, on enlève ainsi totalement l'antenne, c'est-à-dire les deux articles basaux, scape et pédicelle, et le fouet formé de cinq articles;

-2° fouet antennaire droit, seul ;

-3° patte moyenne droite, entre trochanter et fémur; nous avons ôté la patte moyenne pour gêner le moins possible la stabilité de la larve dans ses déplacements.

-4° tarse moyen droit;

-5° tarse moyen droit et son apodème.

Aussitôt la section opérée, nous avons replacé la larve dans l'eau; le sang, de couleur verdâtre, s'échappe. Mais une fois celui-ci coagulé, un bouchon s'est formé et l'hémorragie s'arrête. Le bouchon ou cal prend une couleur noirâtre due à l'oxydation du sang. Le cal empêche la perte massive de sang et constitue une barrière contre l'infection bactérienne ou fongique. Ceci constitue le phénomène de la cicatrisation.

Les larves ont, dans l'ensemble, bien supporté les ablations. Une larve est cependant morte à la suite d'une blessure à la tête lors de l'intervention.

Pattes et Antennes normales :

-1° Antennes : (Fig.n°28)

Les antennes sont au nombre de deux, et placées latéralement sur l'épicrâne. Chacune d'elle est sertie à sa base dans une petite fossette : le torulus. L'antenne est formée de trois à sept articles suivant le stade larvaire considéré. Le premier article ou pièce basale,

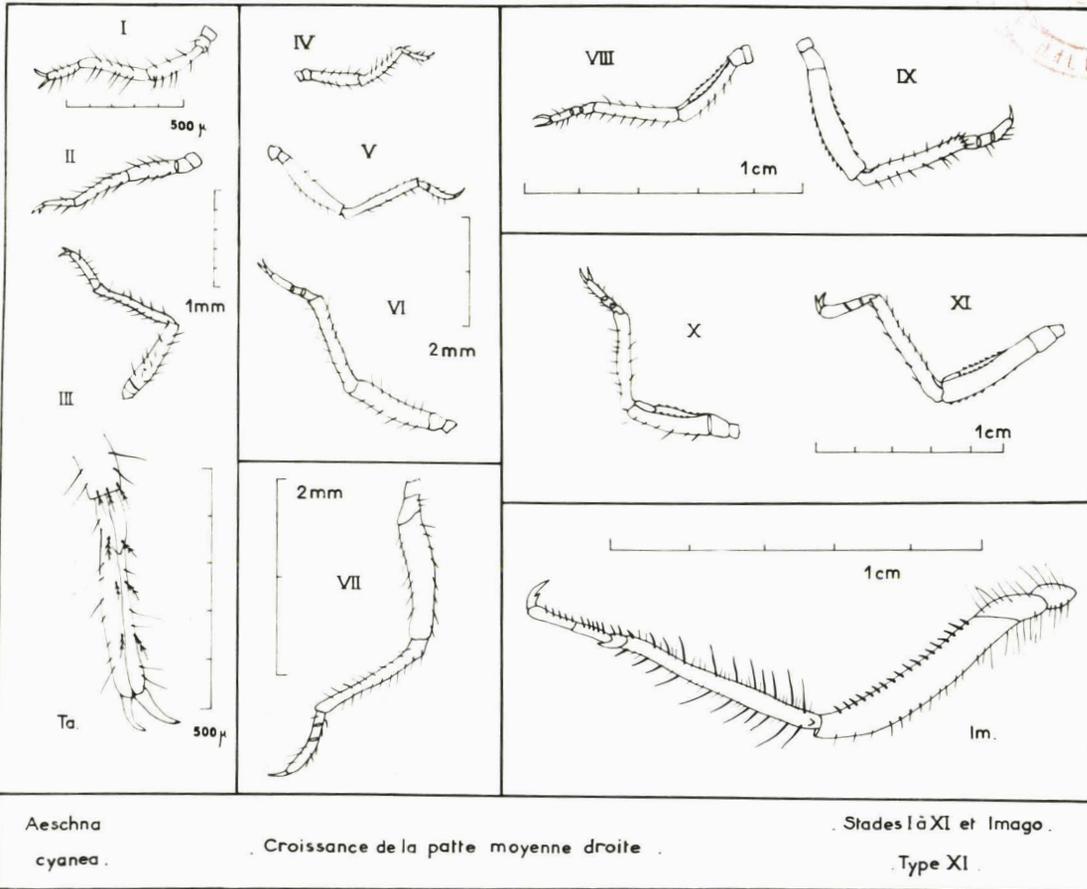


Fig.n°29: Croissance de la patte moyenne droite d'Aeschna cyanea. Stades 1 à 11 et Imago.

appelé scape, est court et épais. Le second article ou pédicelle est plus long et assez épais. Sur ces articles basaux est attaché le fouet dont le nombre des articles augmente au cours des mues successives (fig.n°28). Le flagelle apparaît aux stades 1 et 2 comme formé d'un seul article, le distal portant des poils dans sa moitié terminale. Au stade 3 apparaît à la limite d'insertion de ces poils, une cloison transversale qui divise le fouet en deux articles égaux. Au stade 5, une nouvelle articulation divisera l'article basal du flagelle. L'antenne possède alors cinq articles. Une division ultérieure partagera le segment le plus basal du flagelle en deux articles. Finalement, l'article le plus distal du fouet sera divisé en deux. Ainsi, au stade 8, l'antenne comprendra sept articles, nombre définitif et caractéristique de la larve âgée. Ce système de découpage est sujet à quelques variations. Nous avons observé des anomalies, particulièrement des incisions peu nettes ou incomplètes, persistant chez l'adulte et limitant la mobilité de l'antenne.

Les antennes imaginales (Fig.28 Im) sont beaucoup plus fines que celles de la larve, et différent surtout par leur pigmentation : elles sont très noires chez l'adulte alors qu'elles sont brunes ou grises chez la larve. Les antennes de l'imago portent très peu de poils sensoriels sur le fouet à l'inverse des antennes larvaires. L'antenne semble jouer un rôle plus important chez la larve que chez l'imago, palliant ainsi la moins grande importance des yeux composés. L'antenne larvaire a surtout un rôle dans l'odorat et le toucher.

- 2° - Pattes : (fig.29)

Chaque patte comprend cinq segments, appelés de la base vers l'extrémité : coxa, trochanter, fémur, tibia, tarse. Il n'y a pas de trochantin. Le coxa est court, logé dans une dépression : l'acetabulum. Le trochanter est également court, et possède une surface d'articulation oblique avec le fémur.

Le fémur est l'article le plus fort de la patte, de section cylindrique dans les premiers stades larvaires devenant quadrangulaire par la suite, les arêtes sont indiquées par la présence de denticules triangulaires. Le fémur de l'imago est noir, contrairement à celui de la larve, qui porte deux larges anneaux foncés. Il est garni de deux rangées d'épines courtes sur les arêtes inférieures. Ce nombre d'épines varie avec la position de la patte et même entre les pattes d'une même paire ; il est de dix-huit sur la patte moyenne.

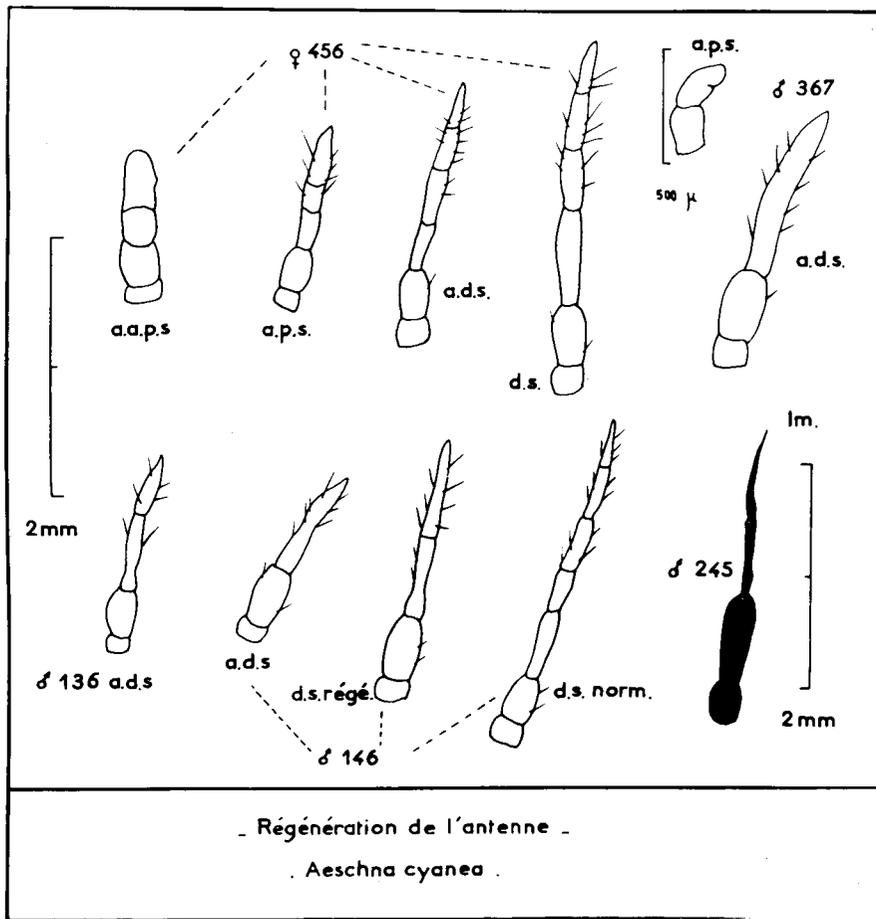


Fig.n°30 : Régénération de l'antenne chez *Aeschna cyanea*. a.a.p.s.: stade précédant l'antépénultième stade; a.p.s.: antépénultième stade; a.d.s.: avant-dernier stade; d.s.: dernier stade larvaire; Im : Imago.

Le tibia est le plus long des articles de la patte, il est plus grêle que le fémur. Le tibia porte dès le stade I des épines fourchues à cinq denticules disposées sur deux rangées au niveau de son articulation avec le tarse, en plus de nombreuses petites épines simples. Les épines à cinq denticules n'existent que dans les premiers stades larvaires, ensuite les épines n'en possèdent plus que trois : il semble que ce sont les deux denticules inférieurs qui disparaissent. Chez l'adulte, (Fig 29 Im) le tibia est noir et porte deux rangées de dix longues épines dont la longueur décroît en direction du tarse pour la patte moyenne; on dénombre deux rangées de dix-huit épines pour le tibia de la patte antérieure, mais les dix dernières paires sont en palettes et moins chitinisées.

Le tarse porte dès le stade I deux petites griffes terminales, cinq à six épines à cinq denticules disposées en deux rangées sur la face inférieure. Au stade 2, le segment distal du tarse se divise en un segment proximal court et un segment distal long. Chaque segment est muni d'épines à cinq dents, mais plus nombreuses sur le segment distal. Au stade 6 ou 7, quelque soit le **type** de développement, le nombre définitif de trois articles tarsaux est atteint par la division du segment distal en deux articles inégaux. Le découpage se fait suivant une ligne qui, au stade 4 et 5 déjà partageait celui-ci en deux zones munies d'épines. Dans les derniers stades larvaires, les épines tarsales n'ont plus que trois dents. Le tarse de la patte adulte est terminé par deux longues griffes noires dont chacune porte une dent latérale (Fig.29). Le premier article de tarse imaginal est couvert de deux rangées de trois épines simples, le second ou article intermédiaire porte deux rangées de cinq épines, le troisième ou article terminal est garni de deux rangées de six épines.

Chez la larve, les pattes servent à la fois aux déplacements sur le fond et à la nage en agissant à la manière de rames par des mouvements latéraux. Chez l'adulte, les pattes ne peuvent favoriser la marche du fait de leur position très antérieure, elles permettent à l'animal de grimper et les deux premières paires sont capables de tenir une proie durant le vol.

I° - RESULTATS DES EXPERIENCES D'ABLATION :

Donnons maintenant les **résultats** obtenus pour chaque larve. Ceux-ci sont trop variés pour être résumés. Il paraît même difficile de les grouper en un tableau sous peine de passer sous silence un des caractères primordiaux de la régénération, la variété. Comme toute la suite constitue une énumération qui pourrait être fastidieuse, il importe d'être aussi

laconique que possible, dans ce but, la date des mues successives est suivie de la désignation du stade consécutif à la mue :

- AAPS : stade se plaçant avant l'antépénultième,
- APS : antépénultième stade,
- ADS : avant-dernier stade,
- DS : dernier stade.

Toutes les ablations ont été effectuées le 5-2-1964

♂245 - a) Evolution du régénérat de l'antenne :

5-2-1964 (AAPS) : Section de l'antenne droite

24-2-1964 (APS) : Un bourgeon de régénération s'est développé au point d'insertion de l'antenne. On ne peut distinguer ni articles basaux, ni ébauche de fouet antennaire.

11-3-1964 (ADS) : L'antenne droite comprend deux articles basaux scape et pédicelle, et un fouet parsemé de poils. Le fait important à signaler, est que le pédicelle en régénération est bien plus allongé que le pédicelle de l'antenne intacte.

2-4-1964 (DS) : Le fouet s'est divisé en deux articles, le plus basal porte une constriction.

12-5-1964 (Imago) : (fig 30): L'antenne ne comprend que quatre articles ; elle est plus courte que l'antenne intacte, le pédicelle régénéré a une taille supérieure à son symétrique. Le fouet est glabre.

b)- Evolution du régénérat de la patte moyenne (fig.n°31)

5-2-1964 (AAPS) : Section de la patte moyenne droite entre le trochanter et le fémur.

24-2-1964 (APS) : il y a eu formation d'une patte en miniature, très peu chitinisée où des constriction permettent de deviner le fémur, le tibia et un tarse minuscule déjà terminé par deux petites griffes noires, recourbées. Très peu de poils couvrent le régénérat. Le fait important est que le trochanter, lui-même épargné par la section, a acquis après la première mue qui a suivi l'intervention une pigmentation plus claire et une sclérification moins prononcée que son symétrique. Il semble y avoir eu dans le trochanter, partie la plus proche de la section, un remaniement du matériel cellulaire et en tous les cas, perte de substance car le trochanter, qui porte le régénérat, est plus petit que le trochanter intact. Signalons que le régénérat de patte n'est pas mobile.

11-3-1964 (ADS) : Chaque segment a grandi. Des poils plus nombreux sont apparus sur chacun d'eux, notamment des épines en trident sur l'extrémité distale du tibia alors que le tarse n'en porte pas encore. La taille du régénérat est égale au tiers de la longueur de la patte normale environ.

2-4-1964 (DS) : Le régénérat s'est allongé. Le fémur possède maintenant une section quadrangulaire. L'extrémité du tibia est dotée d'épines en trident et de nombreux poils. La tarse a enfin acquis deux rangées d'épines à cinq dents, mais parfois les denticules latéraux inférieurs sont à peine visibles.

12-5-1964 (Imago) : La patte régénérée reste plus courte que la patte intacte. Le fémur est muni de deux rangées de dix épines courtes, au lieu des deux rangées de dix-huit épines de la patte moyenne normale. Le tibia possède une partie proximale très fortement pigmentée en noir alors que la partie distale est peu pigmentée et verdâtre; il porte deux rangées de treize épines à la place des deux rangées de dix. Ces épines sont plus petites. Quant au tarse, il est uniarticulé et les griffes n'ont pas de dents latérales caractéristiques des griffes du tarse imaginal. Une seule épine est visible sur le tarse.

♀ 368

a) Evolution du régénérat antennaire :

5-2-1964 (AAPS) : Section de l'antenne droite totale.

20-2-1964 (APS) ; Un cal couvre le torulus. Ce cal subsiste à la mue suivante (ADS.13-3-1964). L'évolution ultérieure ne put être observée car la larve mourut le 9-5-1964, tout le corps était couvert de petites taches blanches.

b) Evolution du régénérat de la patte :

5-2-1964 (AAPS) : Section de la patte moyenne droite entre le trochanter et le fémur.

20-2-1964 (APS) : Une patte en miniature est apparue, sans qu'il y ait de séparation entre les articles que l'on devine pourtant. Les griffes sont déjà présentes à l'extrémité du régénérat.

13-3-1964 (ADS) : Fémur, tibia, tarse sont nettement distincts.

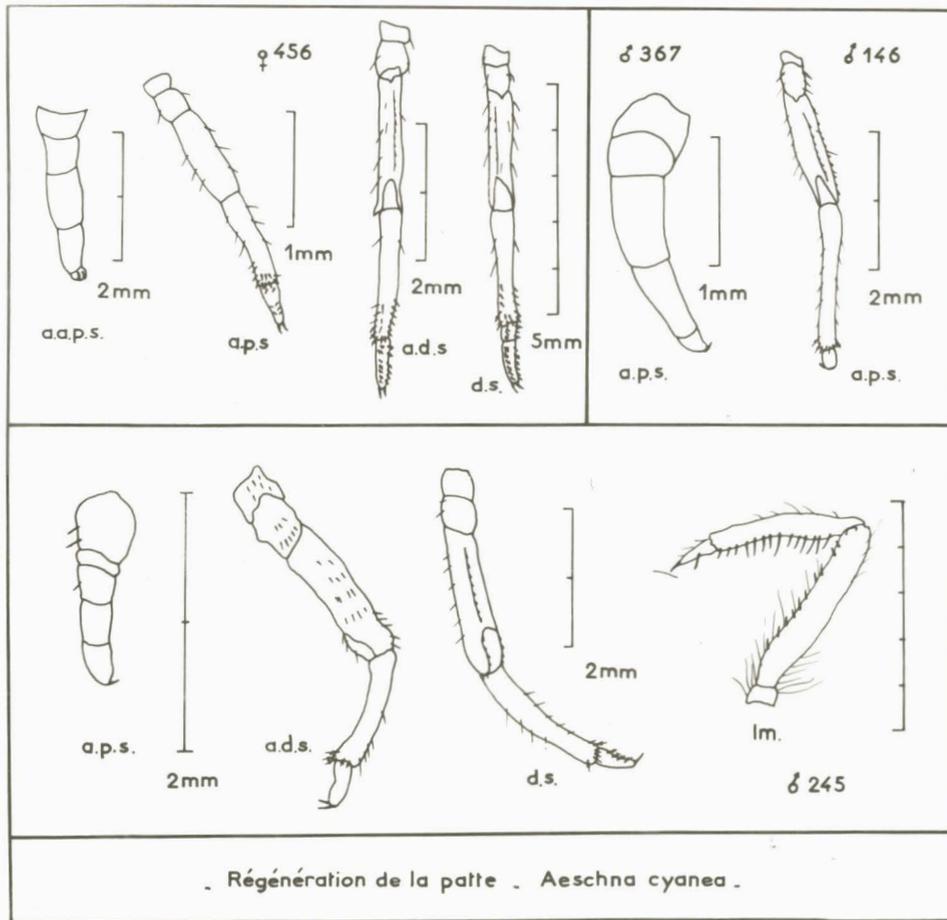


Fig.n°31 : Régénération de la patte chez *Aeschna cyanea*. a.a.p.s: stade précédent l'antépénultième stade; a.p.s.: antépénultième stade; a.d.s. : avant-dernier stade; d.s.: dernier stade larvaire; Im.: imago.

♂ 367

a) Evolution du régénérat antennaire:

5-2-1964 (AAPS) Section de l'antenne droite. La larve a été blessée à la tête au cours de l'opération, mais elle a supporté sans inconvénient cette blessure.

24-2-1964 (APS) : Un régénérat s'est formé à l'endroit du cal, on distingue une masse, équivalent du scape et du pédicelle, portant le fouet (Fig.30).

3-5-1964 (ADS)(Fig.30) : Les articles basaux sont apparus, le pédicelle a un développement supérieur à son symétrique. Le fouet s'est considérablement allongé, il est couvert de poils.

20-5-1964 (DS) : La larve est morte.

b) Evolution du régénérat de la patte :

5-2-1964(AAPS) : Section entre trochanter et fémur de la patte moyenne droite.

24-2-1964 (APS) (Fig.31) La patte est préfigurée : fémur, tibia, tarse sont individualisés. Les griffes du tarse sont déjà présentes.

3-5-1964 (ADS) Chaque segment de la patte s'est allongé. Le tarse est uniarticulé. On distingue deux groupes d'épines tarsales : des épines distales fourchues et d'autres, proximales moins nombreuses.

♀ 378

a) Evolution du régénérat antennaire:

5-2-1964 (AAPS) Section de l'antenne droite entièrement.

26-2-1964 (APS) ; Scape et pedicelle ont été régénérés et portent une petite masse plissée : le fouet antennaire, uniarticulé et couvert de poils.

3-5-1964(ADS) Le fouet antennaire a maintenant deux articles.

19-5-1964 (DS): le plus basal des articles du fouet s'est divisé.

L'antenne comprend donc 5 articles.

b) Evolution du régénérat de la patte moyenne :

5-2-1964 (AAPS) Section de la patte moyenne droite entre de trochanter et le fémur.

26-2-1964 (APS) : La patte est ~~préfigurée~~ comme dans les cas précédents, mais le régénérat est de loin le plus petit que nous ayons observé.

3-5-1964 (ADS) : Chaque article de la patte a grandi. Le tarse est uniarticulé et glabre. La partie distale du tibia est armée d'épines à cinq et trois dents.

19-5-1964 (DS) : Le tarse est toujours uniarticulé, mais porte des épines à 5 dents dans sa partie distale.

♀ 456

a) Evolution du régénérat antennaire (Fig. 30)

5-2-1964 : Section de l'antenne droite totale.

26-2-1964 (AAPS) : Le régénérat, formé de deux articles basaux et d'un fouet, mieux développé que celui des deux larves précédentes, ne dépasse pas au longueur le cinquième de l'antenne normale.

22-4-1964 (APS) : Le fouet comprend trois articles. L'antenne ainsi régénérée mesure la moitié de l'antenne normale.

5-5-1964 (ADS) : L'article distal du fouet s'est divisé. L'antenne comprend donc six articles.

18-5-1964 (DS) : L'article basal du fouet s'est allongé. On note un développement important du pédicelle de l'antenne régénérée .

b) Evolution du régénérat de la patte (Fig. 31)

5-2-1964 : Section de la patte moyenne droite entre le trochanter et fémur.

26-2-1964 (AAPS) : Fémur, tibia, tarse sont présents et bien individualisés. Le tarse est muni de deux griffes terminales. La patte régénérée mesure déjà le tiers de la patte entière.

22-4-1964 (APS) : Chaque partie de la patte s'est considérablement développée. Mais ici, le tarse porte déjà deux rangées d'épines fourchues, peu abondantes sur la partie distale tarsale et encore plus rares sur la partie proximale. Le tibia porte des épines fourchues et simples dans sa partie distale.

5-5-1964 (ADS) : Le fémur, comme le tibia ont acquis une section quadrangulaire soulignée par de petites dents triangulaires sur les arêtes inférieures. Les épines fourchues à trois et cinq pointes sont plus nombreuses à ce stade sur la partie distale du tibia. Le tarse comprend des épines fourchues et simples, en nombre plus important que précédemment.

18-5-1964 (DS) : Le tarse est biarticulé. L'article distal est long, il équivaut à peu près à deux articles terminaux normaux, portant des épines fourchues ; l'article basal est plus court, avec des épines simples sur sa face inférieure.

♀ 268

a) Evolution du régénérat de l'antenne :

5-2-1964 (AAPS) : Section de l'antenne droite.

24-2-1964 (APS) : Un fouet déjà assez long a été régénéré, Le pédicelle

a été remanié, il est plus clair et plus long que le pédicelle symétrique, normal.

15-3-1964 (ADS) : Le fouet comprend trois articles et une constriction sur l'article proximal.

11-5-1964 (DS) : L'antenne a toujours cinq articles, mais le fouet s'est allongé; de ce fait l'antenne régénérée est presque aussi longue que la normale.

b) Evolution du régénérat du tarse de la patte moyenne ;

5-2-1964 (AAPS) : Section du tarse de la patte moyenne droite.

24-2-1964 (APS) : Le tarse a été régénéré, il est uniarticulé, n'a pas d'épines, ni de poils, mais possède déjà deux griffes bien visibles.

15-3-1964 (ADS) : Des épines simples sont apparues sur la partie proximale du tarse en régénération. A la base du tarse, on note une zone plissée visible seulement sur le vivant.

11-5-1964 (DS) : Le tarse est biarticulé. Sur la face inférieure de l'article distal s'étalent deux rangées bien nettes d'épines fourchues, de même sur l'article basal, mais en moins grande quantité.

♂ 235

a) Evolution du régénérat tarsal :

5-2-1964 (AAPS) : Section du tarse de la patte moyenne droite.

7-2-64 (APS) : Le tibia est terminé par une masse, qui doit représenter le tarse, mais sans griffes. C'est la seule fois que nous n'avons pas observé de griffes sur une régénération de patte. Ce régénérat est moins important que celui de la larve précédemment étudiée.

22-2-1964 (ADS) : Le tarse droit a acquis deux griffes, mais n'a pas encore d'épines.

16-3-1964 (DS) : Le tarse est uniarticulé, mais une construction est marquée à la base. Des épines fourchues s'alignent surtout dans les deux-tiers distaux du tarse.

18-5-1964 (Imago) : Le tarse imaginal n'a qu'un article et ne porte que huit épines courtes en deux rangées.

♂ 136

a) Evolution du régénérat de l'antenne droite :

5-2-1964 (AAPS) : Section du fouet de l'antenne droite.

20-2-1964 (APS) : Le fouet est bien régénéré en comparaison des larves qui ont subi la même opération.

13-3-1964 (ADS) : (Fig. n° 30). Le fouet est maintenant formé de deux articles dont le plus basal porte une constriction.

A D D I T I F

24-5-1964 (D.S) : Le tarse est composé de deux articles inégaux sur lesquels les épines sont plus nombreuses qu'au stade précédent.

♂ 146

a) Evolution du régénérat du fouet antennaire droit :

5-2-1964 (AAPS) : Section du fouet droit.

15-2-1964 (APS) : le fouet régénéré est petit, comparé à celui de la larve précédente.

1-3-1964 (ADS) : On note une constriction sur le fouet, qui s'est allongé (Fig.n°30)

19-3-1964 (D.S) : Le fouet comprend deux articles. L'antenne est donc formée de quatre articles, le pédicelle a pris un développement important (Fig n°30).

b)- Evolution du régénérat tarsal :

5-2-1964 (AAPS) : Section du tarse de la patte moyenne droite.

16-2-1964 (APS) (Fig.n°31) : Le tibia porte une petite masse terminée par deux griffes noires. Cette masse est l'équivalent du tarse.

1-3-1964 (ADS) : Le régénérat a grandi, les griffes sont bien visibles. Il n'y a pas encore d'épines.

24-5-1964 (DS) : Le fouet est composé de quatre articles avec une constriction sur le basal.

b) Evolution du régénérat du tarse.

5-2-1964 (AAPS) : Section du tarse de la patte moyenne droite.

20-2-1964 (APS) : Le tarse régénéré comprend un article, deux griffes terminales. Le régénérat est supérieur, et de loin, à celui de la larve précédemment étudiée.

13-3-1964 (ADS) ; Le tarse est ~~biarticulé~~, des épines fourchues s'alignent sur les deux articles, surtout sur l'article distal. La patte en régénération à l'aspect de celle de la ♀ 456 (Fig. n° 31) **Additif p 47**

19-3-1964 (DS) : Le tarse est ~~biarticulé~~ et chaque article porte deux rangées d'épines fourchues.

II° COMPARAISONS DES DIFFERENTS RESULTATS EXPERIMENTAUX. ETUDE CRITIQUE DU TRAVAIL DE JANDA.

Janda a pratiqué sur *Aeschna*, *Libellula depressa*, et sur les *Agrionidae* des expériences nombreuses et variées d'ablation de pattes, d'antennes et d'ailes.

Nous effectuerons **des** comparaisons entre nos **propres** expériences sur les antennes et les pattes moyennes et celles de Janda.

- La première remarque relative aux expériences de Janda est que cet auteur n'a pas indiqué avec précision le stade durant lequel les ablations ont été pratiquées : il parle de **section** faite à des larves sans ptérothèques passablement développées et de larves à ~~ébauches~~ d'ailes peu visibles, alors que nous avons noté exactement l'âge de la larve, nous référant aux données de SCHALLER (1960).

1°) Régénération de la patte moyenne :

La section d'un appendice est suivie de la formation d'un cal. A la première mue qui suit la section, il y a régénération d'une patte miniature avec préfiguration des articles : fémur, tibia, tarse doté de **griffes**. Ces différentes parties sont, soit simplement indiquées par des constriction, soit nettement individualisées.

Janda n'a pas noté le **remaniement** subi par le trochanter après la première mue qui fait suite à l'opération lorsque la section passait entre le trochanter et le fémur. En effet, le trochanter est peu pigmenté comme le régénérat, contrastant ainsi avec la couleur foncée du coxa. Le

régénérat est donc à ce stade peu pigmenté et également peu sclérifié, mais à la première mue déjà existent des points d'articulation chitinisés entre trochanter et fémur d'une part, fémur et tibia d'autre part. Le régénérat est caractérisé également par l'absence de poils et d'épines, alors que Janda en observa déjà. La patte régénérée est fonctionnelle, bien que les articles soient peu mobiles entre eux : elle esquisse les mouvements de nage et de marche. La régénération de la patte s'est faite avec un remaniement morphologique et histologique. On désigne l'ensemble de ces remaniements par le terme de morphallaxis.

Nous avons pratiqué la section de l'articulation trochantéro-fémorale sur plusieurs larves d'un stade donné et nous avons été frappés par la différence dans l'importance du régénérat. Ainsi, le régénérat du ♂ 245 est supérieur à celui de la ♀ 368. En considérant la date de la mue ayant suivi l'intervention de chacune de ces larves, on s'aperçoit que l'importance du régénérat est fonction du moment de l'opération par rapport à la mue suivante, c'est-à-dire que le régénérat sera d'autant plus important que la section a été pratiquée tôt au cours de l'intermue, fait déjà remarqué par Janda.

À la seconde mue, le régénérat s'allonge. Janda observe à ce moment deux articles au tarse, déjà muni d'épines. Pour notre part, nous n'avons vu que des torses uni articulés et sans épines (Fig. n° 31). Notons que la ♀ 456 (Fig. n° 31 -APS) possédait cependant quelques épines sur le tarse, ce qu'il faut attribuer au fait que cette larve a subi la section à un stade larvaire antérieur à celui des autres larves, et très tôt au début de l'intermue. L'évolution du régénérat serait donc plus rapide pour les individus jeunes. Il est à remarquer que le fémur et le tibia se ~~couvrent~~ de poils et ce dernier, en plus, d'épines fourchues, particulièrement à son extrémité distale.

C'est à la troisième mue, que le tarse, toujours uniarticulé sauf chez la ♀ 456, acquiert des épines en trident disposées sur deux rangées et en deux zones, distale et proximale.

Nous voyons la diversité des résultats concernant les expériences de régénération sur la simple considération de la présence ou de l'absence d'épines sur le tarse et sur le nombre d'articles tarsaux. Les résultats de Janda, comme les nôtres, illustrent cette diversité.

La quatrième mue est, pour la plupart des larves étudiées, la mue imaginale. Les observations de Janda concordent en général avec les

nôtres, mais il a obtenu des régénérats plus évolués que ceux que nous avons observés : Janda a obtenu des pattes régénérées adultes sensiblement identiques aux pattes normales avec des tarse triarticulés. Ce n'est pas notre cas, la **patte** régénérée est toujours plus petite que sa **symétrique**, et le tarse est uniarticulé. En accord avec Janda, nous avons constaté que le nombre des épines fémorales, tibiales, tarsales est inférieur à celui des épines des différentes parties de la patte normale. Les épines des pattes régénérées sont souvent plus petites que celles des pattes intactes. Les différences les plus marquantes résident dans le nombre des épines tarsales : le tarse régénéré du ♂ 245 adulte comprend deux épines alors que le tarse normal en porte deux rangées de douze (fig. n° 29 Im-et-31 ♂ 245 Im). Comme Janda, nous avons noté l'absence de dents latérales sur les griffes du tarse adulte.

2°) Régénération des Antennes :

A la mue suivant la section, nous avons observé, comme l'avait déjà fait Janda, un régénérat minuscule formé de deux articles basaux trapus, scape et pédicelle et d'une excroissance plus ou moins allongée suivant les larves : le fouet, déjà couvert de soies.

L'importance du régénérat antennaire est fonction du moment de l'opération et de la date de la mue suivante, comme nous l'avons déjà noté pour la régénération de la patte.

Janda n'a pas signalé que la régénération du fouet antennaire se fait, comme celle de la patte, par morphallaxis : l'article épargné par la section - la pédicelle - possède une pigmentation plus claire que le pédicelle intact et surtout des dimensions plus importantes (fig. n° 30), phénomène à rapprocher du remaniement subi par le trochanter à la suite d'une section au niveau de l'articulation trochantéro-fémorale.

Au cours des mues suivantes, le fouet va se diviser en plusieurs articles, quatre au maximum. Le nombre d'articles du fouet semble dépendre de la longueur qu'avait le fouet à la mue faisant suite à l'opération : les deux larves qui possédaient à ce moment les fouets les plus longs montrent une antenne régénérée, composée de six articles (fig n° 30 ♀ 456-DS), la larve qui possédait un régénérat de très petite taille, ne possède qu'un fouet uniarticulé au dernier stade. Il semble ressortir de ces observations que l'antenne doit avoir atteint une certaine longueur pour se diviser. Le découpage se fait alors de la même manière que pour l'antenne normale .

III - CONCLUSIONS SUR LA REGENERATION DES PATTES ET DES ANTENNES :

Les larves d'*Aeschna cyanea* sont capables de régénérer les pattes et les antennes sectionnées. Mais l'importance de la régénération est très variable selon les cas. Si nos résultats sont assez semblables à ceux de Janda, il faut dire que cet auteur obtient en général, une évolution plus complète du régénérat. Il est regrettable que Janda n'ait pas spécifié les conditions de l'expérience et en particulier les conditions d'élevage des larves, ainsi que l'âge des larves qui ont subi les sections, la comparaison des résultats aurait été plus rigoureuse.

Régénération et multiplication cellulaire normale de l'hypoderme au cours de l'intermue.

Si les progrès de la régénération de ces organes ne sont visibles qu'à la faveur des mues, la régénération par elle-même s'accomplit au cours des intermues sans que le processus puisse être observé par transparence.

L'importance du régénérat des pattes et des antennes est fonction du temps écoulé entre le moment de l'opération et la date de la mue suivante. Le régénérat a le plus de chance de prendre un développement important si la section a été effectuée avant la crise mitotique, qui se produit dans les premiers jours de l'intermue. Un appendice amputé à la fin de l'intermue n'aura pratiquement aucune chance de régénérer avant la mue suivante. Plus l'amputation a lieu précocement au cours de l'intermue, plus la taille du régénérat apparaîtra importante après la première exuviation. Il semble que, lorsque la crise mitotique normale de l'hypoderme est achevée, les cellules de ce dernier retrouvent au niveau de l'amputation la faculté de se diviser et de se multiplier.

Régénération et remaniement du moignon d'amputation.

Le premier régénérat de patte est une patte miniature portant déjà deux griffes. Le raccourcissement du régénérat n'est pas dû à l'absence d'une portion de l'appendice, mais bien à un raccourcissement régulier et proportionné de la totalité de l'appendice.

La régénération des appendices s'accompagne toujours d'un remaniement des parties épargnées par la section le trochanter change de pigmentation et se raccourcit, le pédicelle antennaire prend une pigmentation plus claire et s'allonge. Ce remaniement ou morphallaxis a déjà été décrit dans la régénération des pattes autotomisées des Orthoptères mantides par E. BORDAGE en 1905. Au fur et à mesure des mues, l'appendice

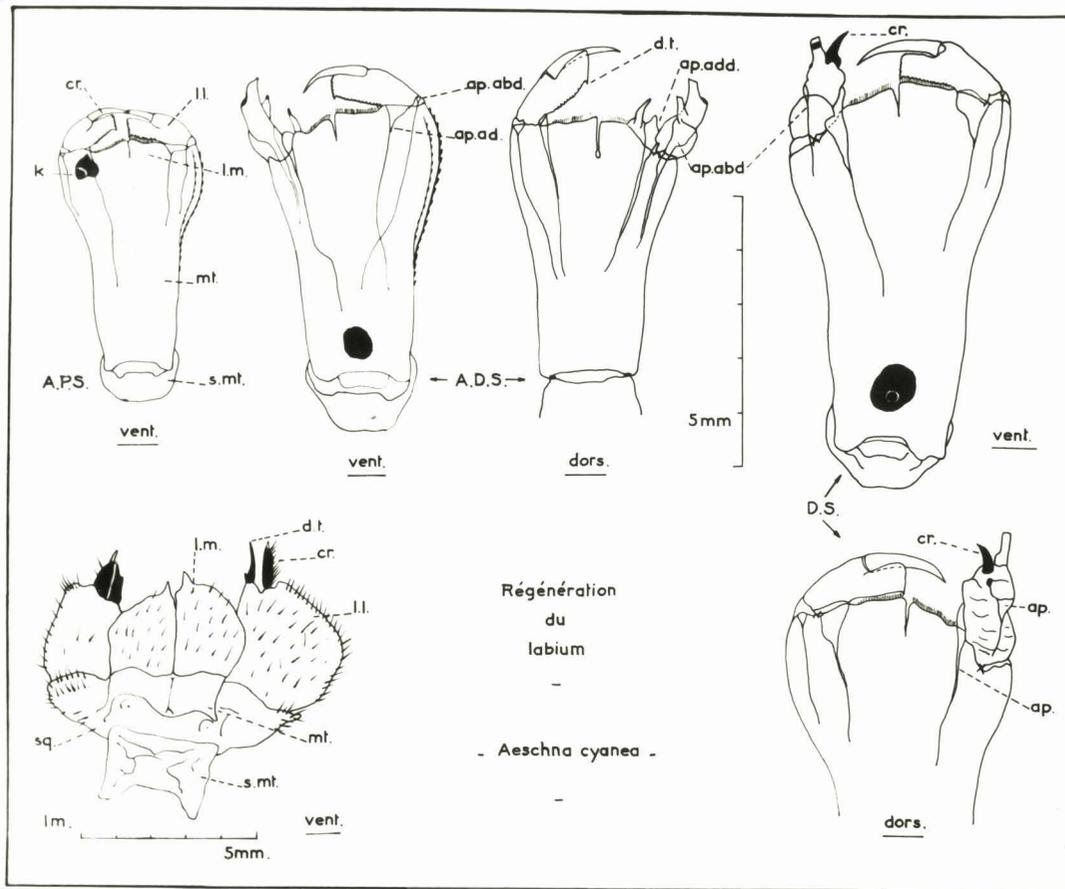


Fig n°33 : Régénération du labium d'*Aeschna cyanea* parasité par un kyste de *Prosothocus confusus*. A.P.S.: antépénultième stade ; A.D.S. avant - dernier stade ; D.S.: dernier stade larvaire ; Im.: imago. ap.abd.: apodème abducteur ; ap.add.: apodème adducteur ; cr.: crochet mobile ; dors.: dorsalement ; d.t.:dent terminale ; k.: kyste ; l.l.: lobe latéral l.m.: lobe médian ; mt.: mentum ; s.mt.: sub-mentum ; sq.: squama ; vent.: ventralement.

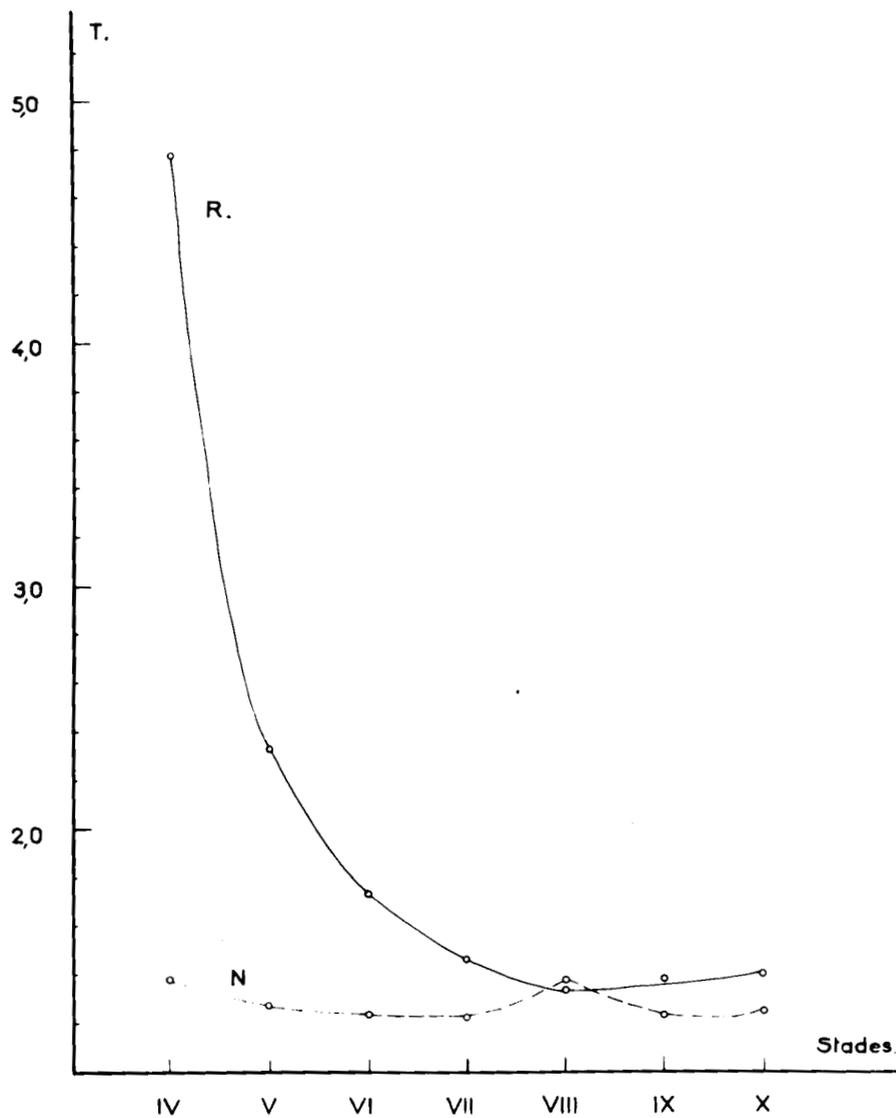


Fig.n°39 : Taux de croissance de l'antenne normale (N) et de l'antenne correspondante en régénération (R). En ordonnée: taux de croissance (T) en abscisse : stades larvaires successifs.

s'allonge, se complète : tarse et fouet antennaire multiplient leurs articles, mais leur nombre est généralement inférieur à celui des appendices normaux. La régénération des poils et épines est également assurée. Chez l'imago, les appendices régénérés diffèrent des appendices normaux par une taille plus petite, par une pigmentation différente, par une chétotaxie moins complète.

Régénération et morphogénèse .

On peut dire que la régénération suit les processus de la morphogénèse normale ; en effet, elle respecte les proportions entre les différentes parties de l'appendice, de plus elle reconstitue fidèlement l'évolution morphogénétique des appendices, en particulier en ce qui concerne le découpage du fouet antennaire (Fig n° 28 et 30) et du tarse (fig. n° 29 et 31) Ainsi le premier régénérat tarsal est uniaarticulé, le tarse est d'abord représenté par sa partie distale. Une division isole bientôt un article distal à peu près aussi long que deux articles terminaux normaux. En fait, si nous avons rarement observé un tarse régénéré biarticulé, c'est que l'article distal régénéré est constitué par la fusion du deuxième et du troisième article du tarse normal. D'autre part, la patte régénérée prend la forme quadrangulaire de la patte entière.

La régénération apparaît comme un phénomène organisé, comme un second processus de croissance. Tous deux présentent des similitudes : le résultat des deux procédés est similaire, voir même identique, de plus les caractères structuraux de la croissance d'un organe évoluent dans un ordre identique dans la régénération et dans la croissance normale.

Régénération et taux de croissance.

L'étude descriptive de la croissance des régénérats montre que la croissance régénératrice obéit à des lois analogues à celles qui président à la croissance normale d'un organe. Lorsqu'une amputation est pratiquée sur une larve, le fait que l'organe régénéré arrive à atteindre approximativement chez l'imago la taille normale, permet de prévoir que la croissance régénératrice doit être plus rapide que la croissance normale. La comparaison de la croissance normale et de la croissance régénératrice peut être effectuée aisément dans un organisme à symétrie bilatérale. Un appendice est sectionné, on peut admettre que l'autre continue à croître normalement . Or l'appendice sectionné, qui apparaît avec une taille considérablement réduite à la mue suivant l'amputation, atteint à peu près au cours des mues suivantes, la taille de son symétrique. La croissance

régénératrice est donc, par rapport à la croissance normale, une croissance accélérée. Nous avons rassemblé sur un graphique les taux de croissance régénératrice (R) pour l'antenne, et les taux de croissance normale (N) de l'antenne symétrique intacte. Le taux de croissance est égal au rapport des longueurs de l'organe régénéré ou normal de deux stades successifs en valeurs arithmétiques (fig. n° 32). On remarque que le taux de croissance régénératrice est élevé dans les stades suivant la section, puis décroît pour devenir sensiblement égal au taux de croissance normale. La croissance régénératrice est, à tous les stades de la régénération, plus rapide que la croissance normale.

REGENERATION DU MASQUE d'AESCHNA CYANEA :

Le labium de la larve et de l'adulte normal :

Le labium revêt chez les Odonates une forme très particulière et hautement spécialisée que l'on retrouve dans aucun autre groupe d'Insectes.

a) Chez la larve, (fig. 33) cet organe ou masque est un organe adapté à la capture des proies, unique dans le règne animal. Ce labium différencié est appelé masque parce qu'il cache les autres pièces buccales; sa configuration est principalement due à un fort allongement du mentum (mt) et du sub-mentum (s.mt). Le sub-mentum, en position de repos, est dirigé vers l'arrière, contre la face ventrale du thorax entre les bases des pattes. Le mentum est articulé au sub-mentum par une forte charnière, il repose ventralement sous le sub-mentum. Ces deux pièces sont articulées l'une sur l'autre à la façon de l'avant-bras sur le bras. Galéa et lacinia sont absentes. La base de la ligula, qui fait partie de l'endopodite, est représentée par le lobe médian, qui est d'ailleurs fusionné avec le mentum. Sur les côtés du lobe médian sont articulés les deux lobes latéraux (l.l.) qui sont très spécialisés et qui forment le véritable organe de préhension. Chacun d'eux porte un crochet mobile (cr). Les bords internes des lobes latéraux sont denticulés et l'angle postérieur est muni d'une dent terminale, petite et fixe. Les lobes latéraux représentent les exopodites. Ils sont actionnés par une musculature puissante qui s'insère sur deux paires d'apodèmes : les apodèmes abducteurs (ap.abd), externes, déclenchant l'écartement des lobes latéraux et les apodèmes adducteurs (ap.add), internes, leur permettant de se rabattre. Pour la capture des proies, le masque se développe avec une grande rapidité et est projeté en avant; les lobes latéraux sont écartés par des muscles extenseurs, les crochets mobiles sont également

écartés car ils sont solidaires des lobes latéraux bien qu'ils soient articulés avec ceux-ci. Une pression sur l'abdomen provoque l'extension du masque tout entier, grâce à la contraction d'un diaphragme, situé entre le quatrième et le cinquième segment abdominal, qui augmente la pression sanguine dans la région antérieure. Aussitôt la pression relâchée, le masque se replie et amène ce dernier à sa position de repos.

b) Chez l'adulte : (Fig.33.Im) . On peut reconnaître les mêmes parties principales. Le masque imaginal se compose d'une base large, mais courte, formée de la fusion du submentum (s.mt), du mentum (mt) et de deux squames latérales (sq). Toutes ces pièces proviennent du protopodite. Dans le prolongement du mentum se trouvent les lobes médians imparfaitement soudés à leur extrémité. Les squames supportent les lobes latéraux. Le lobe latéral a le bord interne concave, il se termine par une dent terminale fixe (d.t), homologue de la dent terminale du lobe latéral larvaire; le bord externe porte un crochet mobile, denticulé, couvert de poils, qui ^{est} l'homologue du crochet mobile larvaire. Lobes latéraux et médians sont velus alors que le mentum, submentum et squames sont glabres.

Un exemple de régénération du labium (fig.33.)

Dans le masque d'une larve de l'antépénultième stade (APS), nous avons noté la présence d'un kyste de *Prosotocus confusus* Lss, Trématode digénétique. Ce kyste était situé sur le côté droit contre la face ventrale du lobe médian et placé entre l'apodème adducteur et l'apodème abducteur (Fig n°33.APS).

Au stade suivant, alors que le lobe latéral gauche était tout-à-fait normal, le lobe latéral droit était profondément modifié, le lobe médian droit également, mais à un degré moindre. Le kyste a été rejeté en même temps que l'exuvie. Le parasite a bouleversé l'édification du lobe latéral, alors que le reste du mentum reste normal (fig.n°33 ADS). On remarque que les apodèmes sont séparés; de plus l'adducteur a conservé une taille normale alors que l'abducteur a pris un développement important. Cet apodème abducteur est relié à un organe dont la forme et l'aspect font penser à un lobe latéral : présence d'une petite dent terminale (d.t) et de denticulations sur deux de ses côtés, cicatrisation à l'emplacement du crochet mobile. Nous appellerons cet organe, lobe latéral normal ou composant normal. Ce composant normal porte, par ailleurs, sur le côté une petite excroissance que l'on pourrait assimiler à un second

lobe latéral. Une deuxième excroissance est visible, à côté de l'apodème adducteur. Il y aurait apparition de trois lobes latéraux. La présence du kyste a déclenché la formation d'organes multiples ou organes surnuméraires, ce sont les "Eruch-Dreifachbildung" de PRZIBRAM (1919). Nous n'avons pu observer les denticules caractérisant ordinairement les lobes latéraux sur les excroissances attenantes au composant normal, mais nous avons assimilé ces formations à des lobes latéraux surnuméraires car ils suivent les lois morphologiques définies par BATESON (1894). Celles-ci régissent les formations multiples qui comprennent :

1°- un composant, normal par son orientation et conforme par son asymétrie au côté du corps sur lequel il s'insère, et qu'on peut considérer comme l'organe primitif;

2°- deux appendices surnuméraires, situés du même côté par rapport au composant primitif et qui sont considérés comme dérivés de celui-ci. Les formations triples conformes à cette définition sont régies par les deux lois suivantes :

1°- Les axes de l'appendice normal et des deux appendices surnuméraires sont situés dans un même plan,

2°- l'appendice surnuméraire le plus proche de l'appendice normal est l'image réfléchie de celui-ci par rapport à un miroir plan perpendiculaire au plan des trois axes, et bissectant l'angle des deux appendices. Le second appendice surnuméraire est, de même, symétrique du premier surnuméraire par rapport à un plan bissectant l'angle de leurs deux axes.

HARRISON, en 1921, a été conduit à formuler des lois plus générales que celles de BATESON et susceptibles de s'appliquer également aux formations doubles et triples :

1°- les axes des appendices multiples sont dans un même plan,

2°- deux appendices voisins sont symétriques l'un de l'autre par rapport à un plan, perpendiculaire au plan des axes et bissectant l'angle de leurs deux axes.

Ces lois de Bateson et Harrison sont reprises par M. Abeloos dans son ouvrage : *La Régénération et les problèmes de la Morphogénèse* (1932). Elles s'appliquent aux appendices surnuméraires du masque de l'avant-dernier stade larvaire (ADS).

Sur l'exuvie du dernier stade larvaire, on remarque que l'apodème adducteur n'est toujours pas solidaire de l'organe primitif, l'apodème

abducteur s'est considérablement atrophié. Les organes surnuméraires du stade précédent ont disparu. La dernière mue larvaire a donc donné naissance à une larve dont le lobe latéral du masque est moins modifié et plus complet que précédemment. Le lobe latéral porte un crochet, mais non mobile. La partie du mentum très plissée, qui se trouve sous l'apodème abducteur, peut être considérée comme partie intégrante du lobe latéral, car on remarque des points d'articulation chitinisés à la partie inférieure (Fig.n°33 DS).

Chez l'Imago, le lobe médian, qui porte le lobe latéral modifié est moins développé que son symétrique, tandis que le lobe latéral l'est encore moins, la dent terminale et le crochet sont modifiés dans leur forme, le crochet droit est peu velu et non mobile (Fig.n°33 IM).

Interprétation :

On peut essayer d'interpréter cette anomalie de la manière suivante. A l'antépénultième stade, un kyste de *Proctococcus*, amené par le courant sanguin, s'est installé dans le masque. L'hypoderme de celui-ci subissait la crise mitotique et était entrain de se reconstituer en vue de la mue suivante. La présence du kyste a perturbé l'organogénèse du labium, et a déclenché une multiplication cellulaire anormale dans le champ morphogénétique du lobe latéral. Ceci a amené la formation de lobes latéraux surnuméraires, d'un apodème abducteur de taille anormale à l'avant-dernier stade. Le kyste a également désolidarisé l'apodème adducteur du composant normal, de ce fait le lobe latéral ne pouvait fonctionner. La larve s'est nourrie malgré cet handicap, la capture des proies se faisant à l'aide du lobe latéral intact. Les taches noires, que l'on trouve sur le lobe latéral modifié (fig n° 33 - ADS), proviendraient de déchirures survenues lors de l'exuviation à cause de la présence du kyste. Ces déchirures se seraient cicatrisées et pigmentées de noir. Si à l'avant-dernier stade, le lobe latéral est manifestement anormal par ses organes surnuméraires, au dernier stade, il se rapproche de l'aspect normal : les organes surnuméraires sont en dégénérescence, en particulier le plus interne d'entre eux, le composant normal est même terminé par un crochet, certes - mais non mobile. Ce caractère de correction est marqué encore plus nettement à la mue imaginale, l'animal a réussi à édifier à partir d'un matériel anormal un labium adulte nettement structuré, où l'on reconnaît facilement les parties constitutives bien que l'on ne retrouve pas les dimensions normales.

Quel mécanisme peut-on invoquer pour la réalisation d'organes multiples?

- A l'antépénultième stade, le kyste aurait déterminé la ramification du nerf se rendant dans le lobe latéral en plusieurs tronçons dont un très important. Chaque rameau de nerf aurait induit un lobe latéral, le rameau le plus important étant responsable du composant normal. Mais cette hypothèse, vérifiée pour les Vertébrés, est peu valable, car on dénie au système nerveux des Arthropodes toute influence spécifique sur la détermination morphogénétique des régénérats, mis à part quelques cas d'homéose.

- On peut aussi imaginer que le parasite, par l'intermédiaire de substances excrétées, déclencherait une multiplication active des cellules dans le champ morphogénétique du lobe latéral qu'il découpe en plusieurs territoires, et dont chacun donnera un lobe latéral.

- Il est aussi possible que le kyste ait lésé à l'antépénultième stade, le lobe latéral droit en formation, et a déterminé ainsi plusieurs blessures. Le processus de régénération intervient alors et construit, à côté du composant normal, des formations surnuméraires ; comme elles sont assez indifférenciées, on peut penser que le kyste s'est installé assez tard dans le lobe latéral : une différenciation peu nette d'un régénérat, nous l'avons vu dans la deuxième partie de ce mémoire, est bien le signe d'un traumatisme survenant tardivement. Nous pouvons remarquer que les formations surnuméraires se produisent toujours sur les extrémités d'appendices : Carl N. Shuster, Jr., David H. B. Ulmer, Jr. et Williard A. Van Engel ont décrit chez le crabe bleu-Callinectes sapidus Rathbun - une vingtaine de formations multiples intéressant les pinces ("claw deformities"). Pour interpréter ceci, ils ont supposé que la blessure entraînait la perte d'un "mécanisme de contrôle", certainement de nature chimique - hormonal peut-être - rendant la formation d'organes supplémentaires possible sur les extrémités. Cette interprétation paraît peu applicable au cas du mentum, car la blessure est interne, donc la perte de l'hormone, si l'hormone il y a, ne se produit pas : le "mécanisme de contrôle" se retrouve dans le courant sanguin et pourra agir sur les extrémités.

- Au cours de l'intermue suivante, le champ morphogénétique du lobe latéral droit tend à nouveau à s'intégrer au système harmonieux du mentum tout entier, ce qui a pour but de réduire les anomalies. On dégage de cette interprétation une certaine notion de régulation exercée

par les territoires voisins intacts.

- Les remaniements, qui se déroulent durant la dernière intermue larvaire, sont beaucoup plus profonds que les précédents. Ils aboutissent à la formation d'un organe régénéré adulte dont l'aspect diffère peu de l'organe intact. La taille a cependant été affectée, ce que nous avons mis en évidence à la suite de régénération des appendices.

R E S U M E

L'étude biométrique de la pyramide anale larvaire d'*Aeschna cyanea* Müller permet de considérer cet organe comme un ensemble hétérogène au point de vue croissance : cercoïdes et appendice dorsal suivent une loi de dysharmonie majorante tandis que les cerques subissent une loi d'harmonie. Cette différence, apparue lors de l'établissement de la loi de croissance de la pyramide anale, a été confirmée par l'étude du taux de croissance. Celui-ci est plus élevé pour les cercoïdes et l'appendice dorsal que pour les cerques, et subit une évolution différente chez les cerques et le cercoïdes .

Il a été possible de dégager les caractères de la croissance des cerques et des cercoïdes. Les cerques, qui ne se retrouvent pas chez l'adulte, suivent une croissance harmonique et présentent un taux de croissance peu différent de 1,25. Les cercoïdes, se transformant en appendices supérieurs chez l'imago, suivent une croissance dysharmonique et diffèrent des premiers par une évolution particulière du taux de croissance : celui-ci est élevé et dépasse largement 1,25.

Les quatre types de développement, que l'on rencontre chez *Aeschna cyanea*, suivent tous, pour un appendice donné la même loi de croissance harmonique ou dysharmonique. L'étude biométrique des appendices de la pyramide anale a permis de montrer que les développements en 10 et 11 stades sont des développements courts et ceux en 12 et 13 stades des développements longs réalisant la régulation saisonnière de l'apparition des imagos. Chacun de ces développements est caractérisé par un taux de croissance particulier pour un organe donné, d'autant plus faible que le nombre de mues est grand, ce qui conduit à la formation d'organes aux longueurs à peu près semblables, quelque soit le type de développement suivi.

L'étude de la régénération des appendices d'*Aeschna cyanea* concerne les antennes et les pattes. L'appendice régénéré a l'aspect de

l'appendice normal, mais doté d'une taille réduite. L'importance du régénérat est fonction du temps écoulé entre le moment de l'opération et la date de la mue suivante : le régénérat sera d'autant plus important que l'ablation a été effectuée tôt au cours de l'intermue. Même si cette crise mitotique normale est achevée, les cellules de l'hypoderme retrouvent la faculté de se multiplier.

La régénération des appendices s'accompagne d'un phénomène de remaniement des parties épargnées et proches de la section (morphallaxis) le trochanter de la patte se raccourcit tandis que le pédicelle antennaire s'allonge.

La régénération des appendices étudiés aboutit à la formation d'organes semblables à ceux édifiés au cours de la morphogénèse normale, différant cependant par quelques détails : une taille plus petite, une pilosité moins importante et une pigmentation moins prononcée. Le taux de croissance des régénérats est cependant plus élevé que celui observé au cours de la morphogénèse : la régénération apparaît donc comme une croissance accélérée.

L'observation d'une larve parasitée par *Prosotocus*, *confusus* Lss. a montré l'apparition sur le masque d'une malformation due à un kyste de métacercaire. L'analyse de celle-ci a permis de confirmer la loi morphogénétique relative aux formations multiples. A la faveur des mues successives, un phénomène de régulation a réduit l'anomalie observée.

6

B I B L I O G R A P H I E

- ABELOOS M. - 1932 - La régénération et les problèmes de la morphogénèse
Gauthier-Villars. Paris.
- BATESON W. - 1894 - Material for the study of variation treated with
especial regard to discontinuity in the origin of species,
p. 525 - 543 Macmillan.
- GRASSE P.P. - 1949 - Traité de Zoologie : Insectes (T.9) Masson Paris.
- HARRISON R.G. - 1921 - J.E.Z. t. 32
- HUXLEY J.S. - 1931 - Problems of relative growth. Methuen. Londres
- JANDA V. - 1909 - O regeneracnich dějich u clenovcu. Cast II. (Odonata).
Sitzber. d. königlichen böhmischen Ges. Der Wissensch. Math-
Naturw. Kl.21 Prag 1910; 2 pl. h. t. 36 fig.
-1910 - Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration
der Odonaten. Zool.Anz. 35, p.602-8.
- KORSCHULT. E - 1927 - Regeneration und **T**ransplantation. Tome 1 et 2.
Gebrüder Borntraeger. Berlin.
- LAMOTTE M. -1948 - Introduction à la biologie quantitative. Masson.Paris.
- L'HERITIER Ph. - 1949 - Les méthodes statistiques dans l'expérimentation
biologique C.N.R.S.
- LISON L. - 1958 - Statistique appliquée à la biologie expérimentale.
Gauthier- Villars. Paris.
- MATSAKIS J. TH. -1962 - Contribution à l'étude du développement post-
-embryonnaire et de l'évolution de la forme chez quelques crus-
tacés isopodes. Bull.Biol. France Belgique t.36. (1962)
- NEEDHAM A.E. - 1952 - Regeneration and wound-healing. Methuen. Londres.
- PRZIBRAM H. - 1919 - Die Bruch-Dreifachbildung im Tierreiche Arch. Entw.
Mech. 1921 p.205-446.
- SCHALLER F.E. - 1960 - Etude du développement post-embryonnaire d'Aeschna
cyanea Müller. Ann.Sc. Nat. Zool. Biol.anim. 2, p.751- 868.
- SCHMIDT E. -1933 - Uber die wahren Gerci der Odonaten- Imagines. Zool.
Anz.(1933). 103, p.263-266.
- SHUSTER C.N., ULMER D.H.B, VAN ENGEL W.A. -1963 - A commentary on claw
deformities in the blue crab.Estuarine bulletin. University
of Delaware. p. 15-23

- 6
- TEISSIER G. - 1934 - Dysharmonies et discontinuités dans la croissance.
Hermann. Paris.
- TILLYARD R.J. - 1917 - The biology of dragonflies (Odonata or Baraneuro-
ptera). Cambridge Univ.Press. 8°, 356 p.
- VORONTSOVA M.A., LIOSNER L.D. - 1960 - Asexual propagation and regenera-
tion. Pergamon Press. Londres.
- WIGGLESWORTH V.B. - 1951 - The principles of insect physiology. Methuen
Londres.