

50376
1965
81

FACULTE DES SCIENCES DE LILLE

50376
1965
81

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES

(Sciences Naturelles)

Paul GILLIS

ETUDE DU DEVELOPPEMENT DE L'APPAREIL GENITAL MALE
ET DE LA SPERMATOGENESE CHEZ LES INSECTES ODNATES

Présenté en juin 1965
devant la commission d'examen



Jury d'examen

M. DURCHON, Président
E. VIVIER,
F. SCHALLER, Examineurs

S O M M A I R E

INTRODUCTION	p. 1
MATERIEL ET TECHNIQUE	p. 2
ANATOMIE DE L'APPAREIL GENITAL MALE	p. 4
DEVELOPPEMENT DE L'ORIFICE GENITAL CHEZ LES ANISOPTERES AU COURS DES DIFFERENTS STADES LARVAIRES	p. 9
FORMATION DE L'APPAREIL COPULATEUR CHEZ LES ZYGOPTERES	p. 22
HISTOLOGIE ET CYTOLOGIE DU TESTICULE	p. 30
CONCLUSION GENERALE	p. 51
BIBLIOGRAPHIE	p. 53

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

L'appareil génital mâle des Odonates présente parmi les Insectes une remarquable originalité liée au mode particulier de l'accouplement des Libellules.

Le mâle présente à l'avant de l'abdomen un appareil copulateur entièrement indépendant de l'orifice génital. Alors que ce dernier constitue un caractère sexuel primaire, ébauché dès le début du développement post-embryonnaire, l'appareil copulateur représente un caractère sexuel secondaire qui n'apparaît que tardivement chez la larve. Le mode d'apparition et de développement de ces formations mérite donc d'être étudié.

Parallèlement, il est intéressant de connaître le développement des testicules et de leurs voies efférentes et d'envisager si la métamorphose se répercute d'une manière sensible sur la genèse des organes génitaux internes.

Ce problème implique l'étude de la spermatogenèse qui doit nous renseigner sur les étapes cytologiques de ce processus durant les derniers stades de la vie larvaire et chez l'adulte.

Le présent travail comprend un examen de l'anatomie de l'appareil génital mâle, un aperçu du développement de l'orifice génital d'une part et de l'appareil copulateur d'autre part, enfin une étude histologique et cytologique du testicule.

Les espèces étudiées étant choisies tant parmi les Zygoptères que parmi les Anisoptères, il sera possible de confronter les résultats dans les deux sous-ordres d'Odonates.

MATERIEL ET TECHNIQUE

Les observations anatomiques de l'appareil génital mâle ont été faites après dissection dorsale des individus préalablement formolés. L'appareil génital larvaire a été observé chez une larve d'*Anax imperator* Leach peu avant la mue imaginale et l'appareil génital adulte chez *Aeschna cyanea* Müll., espèces appartenant toutes deux à la sous-famille des Aeschnidae.

En ce qui concerne l'étude du développement de l'orifice génital au cours des différents stades larvaires nous avons utilisé des exuvies recueillies après les mues successives d'un même animal de l'espèce *Aeschna cyanea*. L'animal ayant présenté 11 mues larvaires nous avons donc à notre disposition 11 exuvies sur lesquelles ont été prélevées les sternites postérieurs qui, après déshydratation, ont été montés entre lame et lamelle.

L'appareil copulateur a été étudié sur un Zygoptère Agrionide *Enallagma cyathigerum* Charp. Des individus de stades larvaires différents (antépénultième, avant-dernier et dernier stades à des étapes plus ou moins proches de la mue imaginale) ont été fixés "in toto" par le Bouin alcoolique et après déshydratation ont été inclus dans des blocs de paraffine et ces blocs ont été débités au microtome en coupes transversales de 6 à 7 d'épaisseur. Les colorations utilisées sont : l'hémalum acide de Masson pour la coloration nucléaire et l'érythrosine pour la coloration de fond.

Pour ce qui est de l'histologie et de la cytologie du testicule, l'observation a été faite sur des Agrions (*Enallagma cyathigerum*) et des Aeschnes (*Aeschna cyanea*) à différents stades larvaires. L'Agrion a été étudié à l'antépénultième, l'avant-dernier et le dernier stades tandis que l'Aeschne a été étudiée au pré-antépénultième, à l'antépénultième, à l'avant-dernier et au dernier stades. Les Agrions ont été inclus "in toto" dans des blocs de paraffine après fixation

au Bouin alcoolique et déshydratation par contre en ce qui concerne l'Aesche seul le tube digestif et les testicules attenants à celui-ci ont été inclus. Dans les 2 cas, les coupes ont été faites au microtome à une épaisseur de 6 à 7 et les colorations à l'hémalun acide de Masson et à l'érythrosine.

ANATOMIE DE L'APPAREIL GENITAL MALE

Cette étude a été faite chez les Anisoptères par dissection dorsale. Chez la larve d'*Anax* au dernier stade larvaire (fig. 1) l'aninal étant d'ailleurs très près de la mue imaginale, après ablation des tergites et de la musculature, on découvre le système trachéen dorsal représenté par 2 troncs dorsaux qui émettent de nombreuses ramifications au niveau de l'intestin postérieur pour former la corbeille branchiale. Les troncs trachéens cheminent dorsalement au tube digestif de part et d'autre de celui-ci. Le tube digestif se renfle dans la partie postérieure à partir du 7^e segment et acquiert des relations avec le système trachéen donnant ainsi la corbeille branchiale. De part et d'autre des troncs trachéens dorsaux, accolés au tube digestif sont localisés les testicules, masses allongées blanchâtres qui apparaissent comme divisées en nombreux petits lobes: les cystes et s'étendent du début du 5^e segment jusqu'au début du 8^e segment abdominal.

Le reste de la cavité abdominale est rempli d'amas adipeux qui masquent plus ou moins les organes.

Une dissection de la partie postérieure s'est avérée nécessaire pour découvrir canaux déférents et emplacement de l'orifice génital. Après ablation de la corbeille branchiale tout en essayant de respecter le système trachéen, on découvre les canaux déférents et leur débouché au niveau de l'orifice génital (fig. 2).

On remarque que, dans sa partie postérieure, c'est-à-dire dans le 3^e segment abdominal, le testicule s'insinue dans le croisement formé par le tronc trachéen dorsal et le tronc trachéen viscéro-ventral. Les canaux déférents partent peu avant le bord postérieur des testicules et plongent très rapidement à travers les lobes adipeux vers la partie ventrale du 9^e segment où ils cheminent presque au

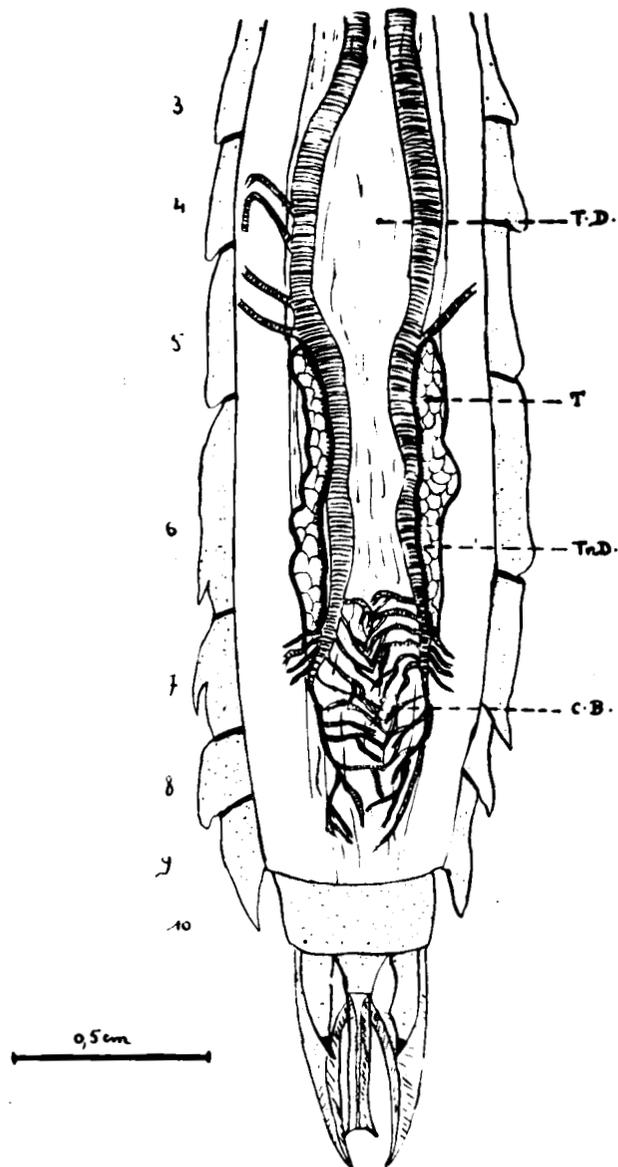


Fig. 1 - Vue dorsale de la larve au dernier-stade larvaire d'*Anax imperator* Leach après ablation des tergites.

T.D. : tube digestif - T : testicule - Tr.D : tronc trachéen dorsal - C.B. : corbeille branchiale

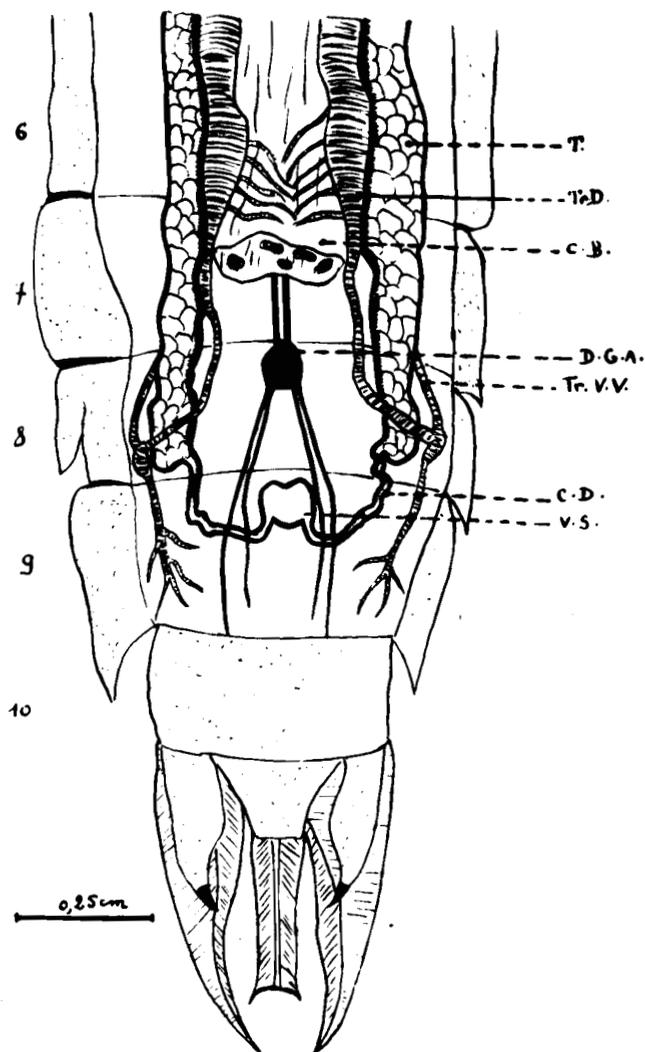


Fig. 2 - Vue de la région postérieure dorsale d'une larve au dernier stade d'*Anax imperator* Leach.

T : testicule - Tr. D : tronc trachéen dorsal - C.B. : corbeille branchiale - D.G.A. : dernier ganglion abdominal - Tr.V.V. : tronc trachéen viscéro-ventral - C.D. : canal déférent - V.S. : vésicule séminale.

contact du sternite pour se jeter dans un organe ovoïde présentant deux renflements antérieurs: la vésicule séminale. On aperçoit également le dernier ganglion abdominal de la chaîne nerveuse qui se prolonge vers l'arrière par 2 paires de nerfs.

Chez l'adulte l'étude a été faite sur un imago d'*Aeschna cyanea* (fig. 3).

On remarque que par rapport à la larve du dernier stade, les testicules prennent une grande extension : ils occupent en effet de part et d'autre du tube digestif une place beaucoup plus importante. Ils s'étendent du début du 5e segment jusqu'au début du 3e segment. Comme tous les organes abdominaux, ils subissent un allongement considérable lors de la mue imaginale. Les mesures ont chiffré un allongement égal à la longueur de la larve. Mais en réalité, cet allongement est tout à fait relatif car on remarque que chez la larve le testicule présente plusieurs courbures sur lui-même il est comme "ramassé sur lui-même" alors que chez l'imago il est tout à fait étendu.

En conséquence, on peut penser que lors des différents stades larvaires, du moins en ce qui concerne les testicules, l'organisation interne de l'adulte est préparée et que lors de la mue imaginale il n'y a que peu d'évolution, il y a simplement extension définitive des organes de l'animal dont l'abdomen s'allonge considérablement.

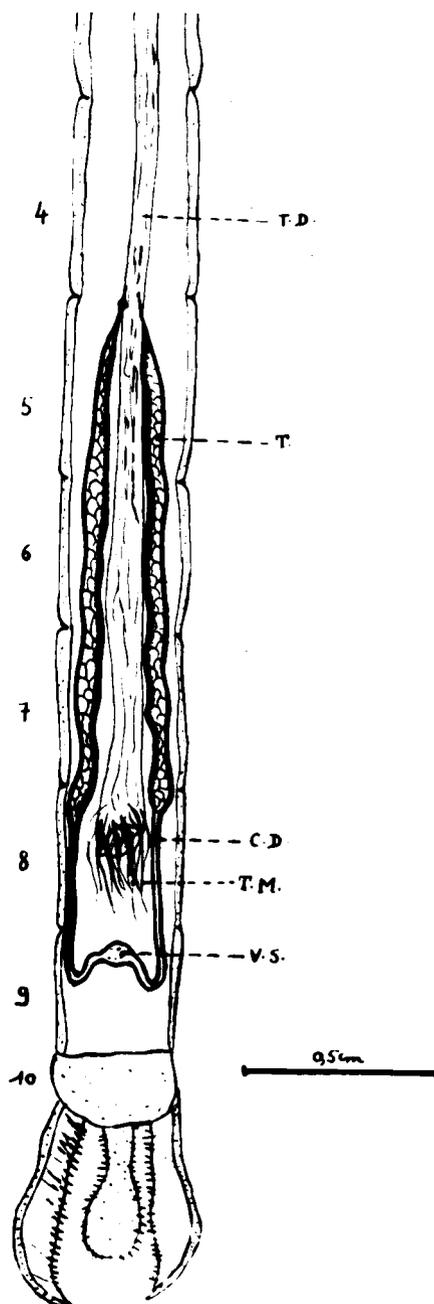


Fig. 3 - Vue dorsale d'un adulte d'*Aeschna cyanea* après ablation des tergites.

T.D. : tube digestif - T : testiculé - C.D. : canal déférent
T.M. : tubes de Malpighi - V.S. : vésicule séminale

DEVELOPPEMENT DE L'ORIFICE GENETAL CHEZ LES ANISOPTERES
AU COURS DES DIFFERENTS STADES LARVAIRES.

L'étude du développement de l'orifice génital au cours des différents stades larvaires a été faite chez *Aeschna cyanea* ; sur le même animal dont on a recueilli les exuvies successives (11 au total). Nous pourrions donc voir comment se forme l'orifice génital, quelle position il occupe et quelle est son évolution au cours des différents stades larvaires.

L'exuvie du stade 1 (fig. 4) nous montre le pore génital qui est déjà ébauché dans la cuticule et situé au niveau du tiers postérieur du 9e sternite, donc ventralement par rapport à l'animal.

On peut signaler l'existence de soies tactiles disposées symétriquement par rapport à la ligne médiane. Les deux soies surmontant le pore génital peuvent être retenues car elles sont retrouvées, comme nous le verrons au cours de cette étude, à tous les stades larvaires. Ces soies peuvent être appelées : soies génitales.

Au stade 2 (fig. 5) on s'aperçoit que sur le bord du pore génital se développe un bourrelet cuticulaire.

Le stade 3 (fig. 6) nous laisse apercevoir une acquisition nouvelle : le pore génital commence à prendre une forme ovale et est flanqué de 2 petites plaques apparues de part et d'autre de ce pore. Nous appellerons ces plaques valvules par analogie avec l'adulte (selon TILLYARD). On peut également noter que le pore génital s'est déplacé dans le 9e sternite, il occupe en effet une position centrale.

Le stade 4 (fig. 7) montre que les valvules se sont développées par rapport au stade précédent et qu'ici encore, l'ensemble, pore génital et valvules, s'est rapproché du bord antérieur du 9e sternite.

Au stade 5 (fig. 8), les valvules s'écartent du pore génital qui apparaît porter par une plaque que nous pouvons appeler plaque médiane. On remarque que l'ensemble plaque médiane et valvules se rapproche des soies génitales.

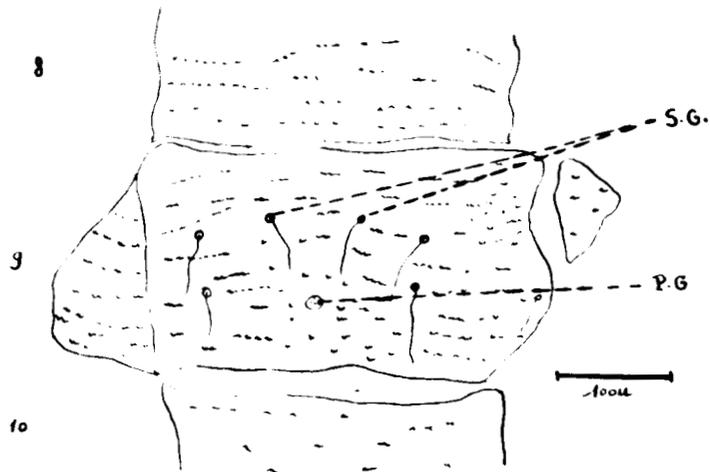


Fig. 4 - Vue du 9ème sternite abdominal d'*Aeschna cyanea* au premier stade larvaire.

S.G : soies génitales - P.G : pore génital

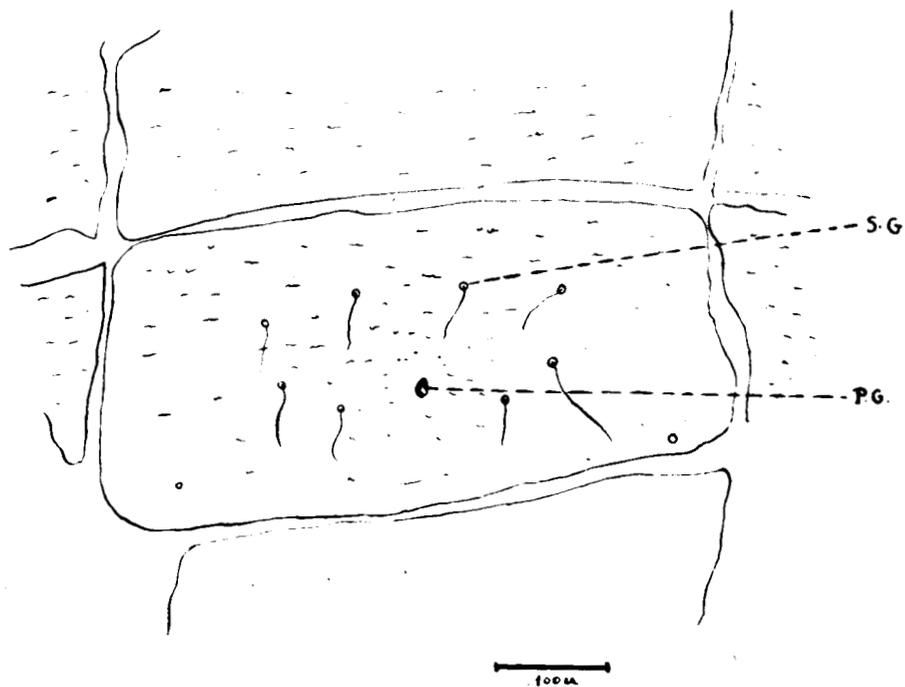


Fig. 5 - 9ème sternite abdominal d'*Aeschna cyanea* au second stade larvaire.

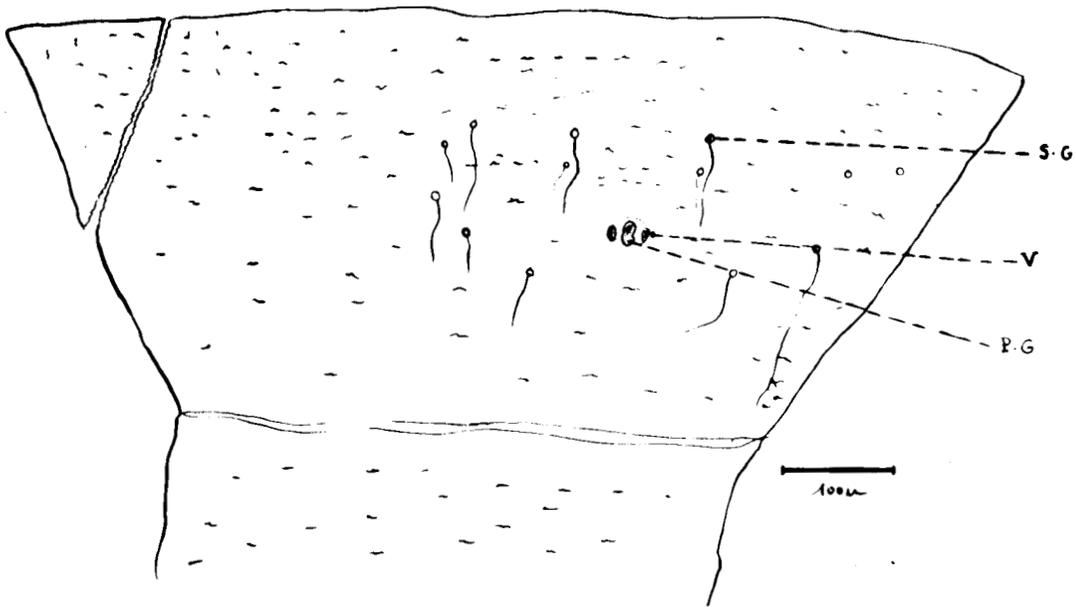


Fig. 6 - 9^{ème} sternite abdominal d'*Aeschna cyanea* au 3^{ème} stade larvaire.
S.G. : soies génitales - V : valvules - P.G. : pore génital.

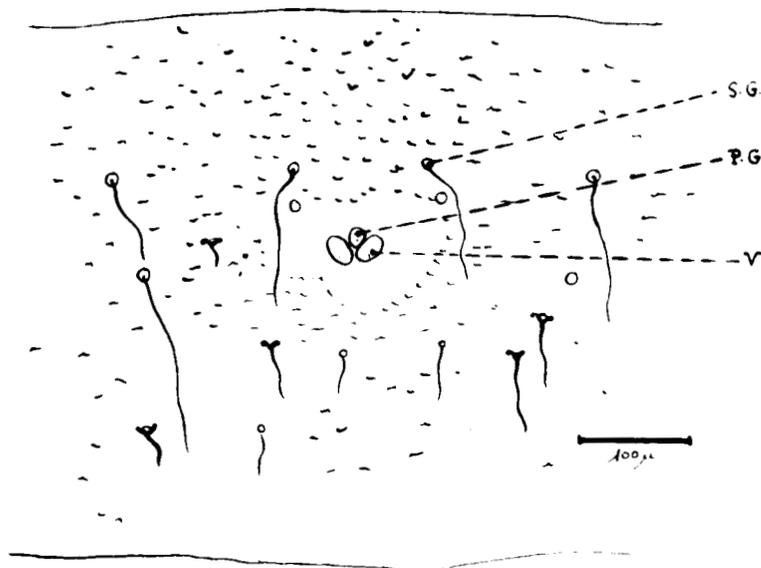


Fig. 7 - 9^{ème} sternite abdominal d'*Aeschna cyanea* au 4^{ème} stade larvaire

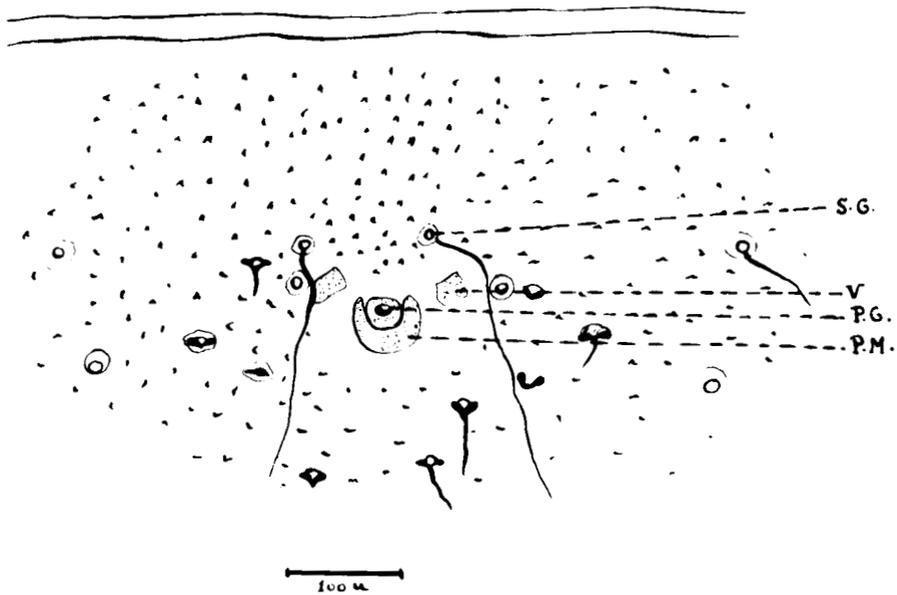


Fig. 3 - 9ème sternite abdominale d'*Aeschna cyanea* au 5e stade larvaire.

S.G : soies génitales - V : valvules - P.G. : pore génital
P.M : plaque médiane .

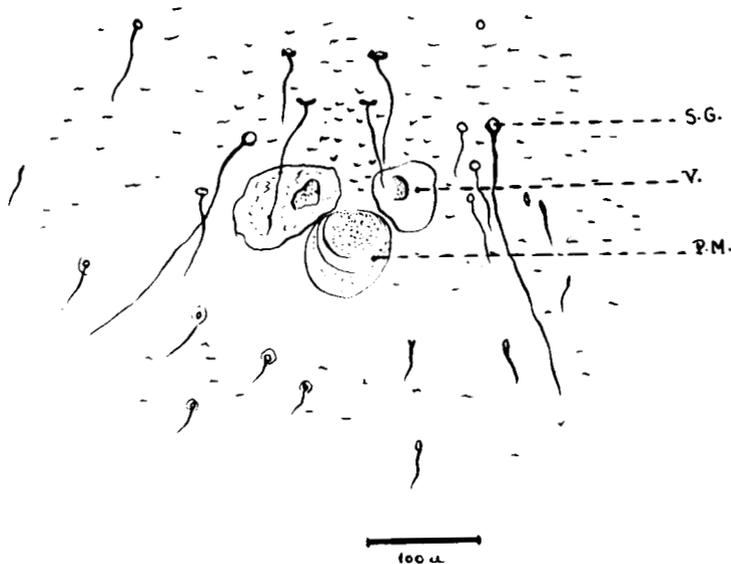


Fig. 9 - 9ème sternite abdominale d'*Aeschna cyanea* au 6e stade larvaire.

Au stade 6 (fig. 9) le développement des valvules se poursuit et elles atteignent une taille équivalente à la plaque médiane.

Le stade 7 (fig. 10) nous révèle que le développement des valvules progresse ; celles-ci viennent d'ailleurs encadrer la plaque médiane qui se différencie et on aperçoit nettement le pore génital.

Au stade 8 (fig. 11) nous retrouvons la même structure qu'au stade précédent. On peut noter cependant que les valvules prennent une grande extension et ont une taille supérieure à la plaque médiane.

Le stade 9 (fig. 12) qui est l'antépénultième nous laisse voir que les valvules sont maintenant bien délimitées et leur bord interne vient épouser les contours de la plaque médiane. Il apparaît aussi que des soies se développent sur ces valvules.

Au stade 10 (fig. 13), l'avant-dernier stade, des bourrelets limitant le pore génital commencent à se former et le nombre des soies valvulaires augmente.

Le stade 11 (fig. 14) qui précède la mue imaginale voit se renforcer les bourrelets entourant le pore génital, les valvules ont atteint une taille assez considérable.

Chez l'Imago (fig. 15) l'observation a été faite sur l'Insecte lui-même. L'orifice génital est logé dans une dépression du 9^e sternite et l'on retrouve les mêmes formations cuticulaires ébauchées au cours des stades larvaires successifs : le pore génital est percé au centre de la plaque médiane et il est limité par des bourrelets formés par cette même plaque ; les valvules viennent recouvrir celle-ci et on peut leur présumer un rôle protecteur.

Nous avons pu voir qu'au cours du développement de l'orifice génital deux phénomènes pouvaient être retenus : la croissance en diamètre de l'orifice génital et sa migration dans le 9^e sternite.

Ces deux phénomènes peuvent être exprimés sur des graphiques en fonction du développement de la larve. Chaque point de la courbe exprime l'état atteint pour un stade donné. Mais pour interpréter ces courbes, il faut se baser sur une courbe de référence, en l'occurrence nous choisirons la croissance du mentum en fonction des stades larvaires, cette pièce a en effet une croissance harmonique.

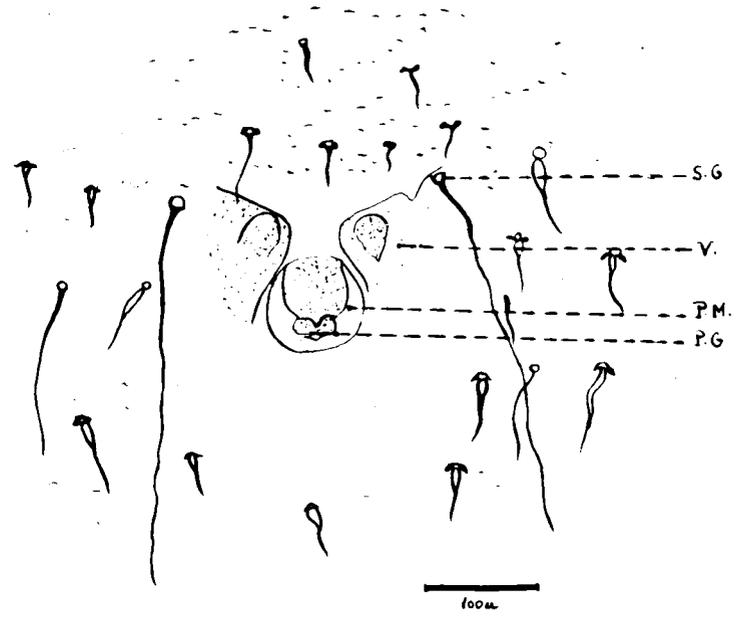


Fig. 10 - Orifice génital d'*Aeschna cyanea* au 7e stade larvaire
S.G : soies génitales - V : valvules - P.M : plaque médiane

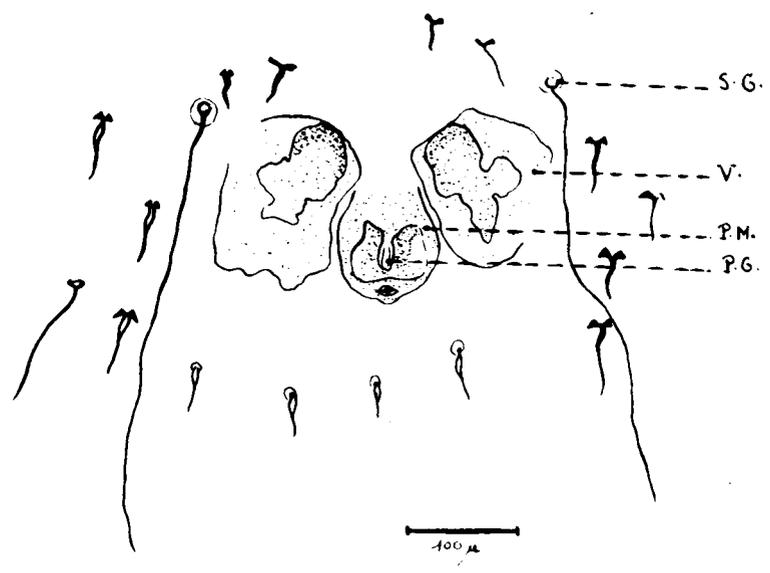


Fig. 11 - Orifice génital d'*Aeschna cyanea* au 8e stade larvaire

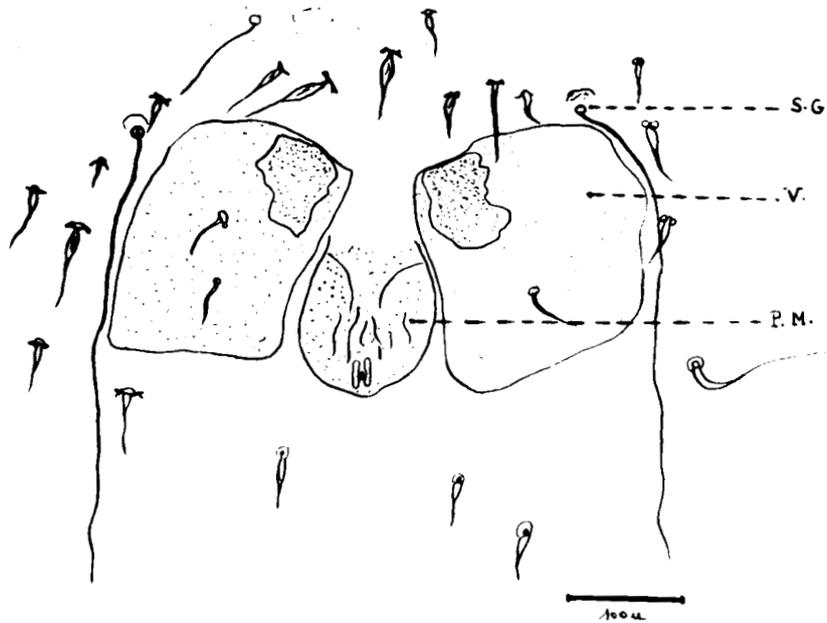


Fig. 12 - Orifice génital d'*Aeschna cyanea* à l'antépénultième stade (9ème stade larvaire).

S.G : soies génitales - V : valvules - P.M : plaque médiane

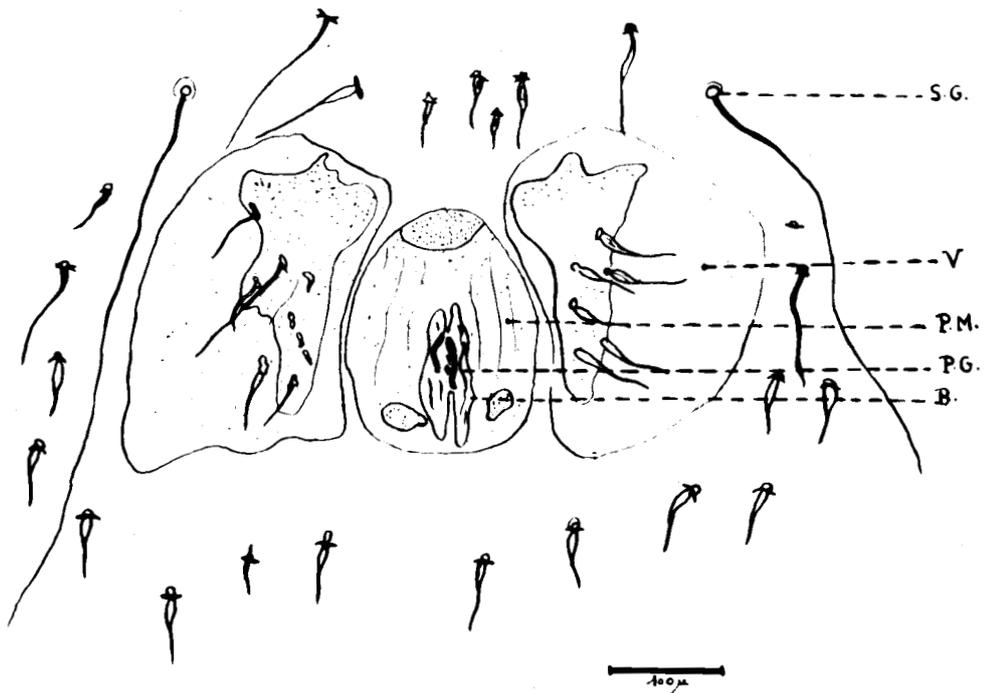


Fig. 13 - Orifice génital d'*Aeschna cyanea* à l'avant-dernier stade (10e stade larvaire)

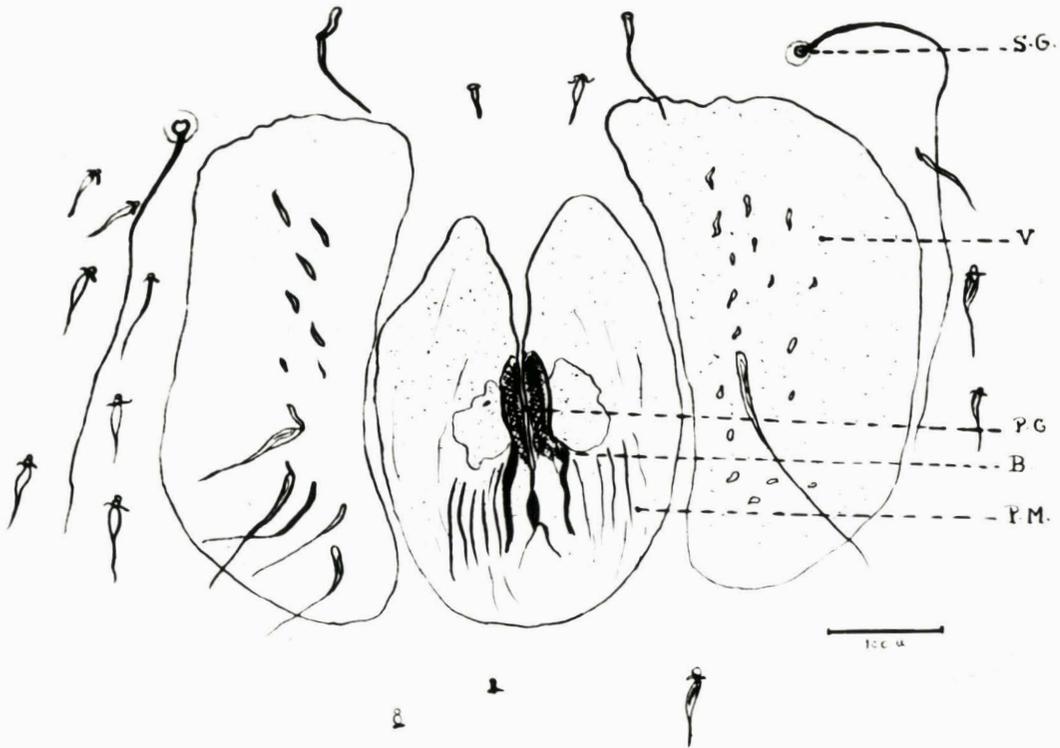


Fig. 14 - Orifice génital d'*Aeschna cyanea* au dernier stade larvaire.
S.G : soies génitales - V : valvules - P.G : pore génital
B : bourrelets - P.M : plaque médiane

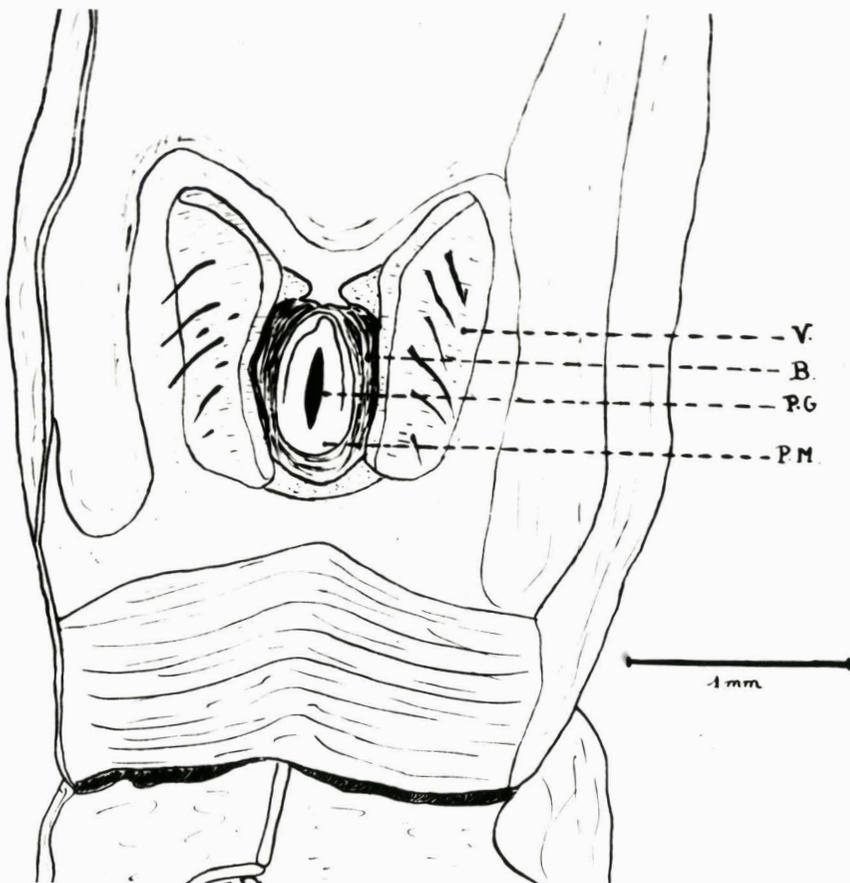


Fig. 15 - Orifice génital d'*Aeschna cyanea* adulte.

En ce qui concerne l'accroissement de l'orifice génital, nous prendrons le diamètre moyen de la plaque médiane. L'étude de la migration de l'orifice génital nécessitait un point de repère qui reste fixe tout au moins relativement à la croissance.

Les soies génitales constituant à cet égard des repères convenables, on a donc mesuré la distance entre le centre de la plaque médiane et la ligne joignant les 2 soies génitales qui surplombent de part et d'autre l'orifice génital.

On peut donc réunir ces mesures dans le tableau suivant :

(Stades (larvaires	(M en	(log M	(Diamètre (moyen de (PM en	(log de (PM	(Distance des (soies au bord (sternite	(log (d.S St	(Rapport (d/m
(1	(440	(2,64	(((57	(1,76	(0,173
(2	(550	(2,74	(12	(1,1	(66	(1,82	(0,154
(3	(790	(2,9	(15	(1,18	(105	(2,00	(0,108
(4	(1 030	(3,0	(18	(1,25	(120	(2,10	(0,072
(5	(1 380	(3,14	(24	(1,38	(150	(2,18	(0,049
(6	(1 850	(3,27	(60	(1,73	(225	(2,35	(0,046
(7	(2 450	(3,39	(75	(1,87	(255	(2,41	(0,036
(8	(3 050	(3,48	(90	(1,95	(345	(2,54	(0,034
(9	(4 100	(3,61	(150	(2,18	(495	(2,70	(0,040
(10	(5 200	(3,72	(210	(2,32	(705	(2,85	(0,040
(11	(6 600	(3,82	(360	(2,55	(840	(2,93	(0,054

M : mesures du mentrum en

PM : plaque médiane

d/m : rapport de la distance du centre de la plaque médiane à la ligne passant par les 2 soies génitales aux mesures du mentum .

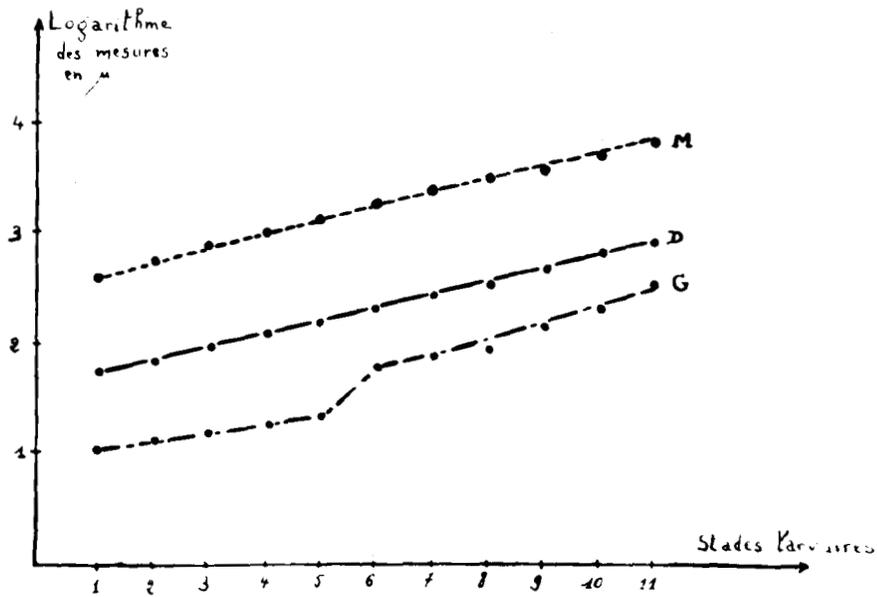


Fig. 16 - La courbe M représente l'accroissement de la longueur du mentum au cours des stades larvaires successifs.

La courbe D représente la distance des soies génitales au bord antérieur du 9e sternite.

La courbe G représente la croissance du diamètre de la plaque médiane.

Toutes les mesures ont été converties en valeur logarithmique.

Toutes les mesures figurant dans le tableau peuvent être traduites par des courbes.

Fig. 16 : la courbe M représente l'accroissement de la longueur du mentum au cours des stades larvaires successifs, les valeurs étant converties en valeur logarithmique afin d'obtenir une droite. On se rend compte que cette croissance est tout à fait harmonique, la courbe peut donc servir de référence pour tout autre courbe représentant une croissance.

La courbe G représente la croissance du diamètre de la plaque médiane (les valeurs étant toujours converties en logarithme) et nous prouve que du stade 1 jusqu'au stade 5 cette croissance est proportionnelle à la croissance générale de l'animal.

Mais brusquement, il y a une accélération de ce phénomène qui se situe pendant le 5ème stade qui s'étend entre la 4ème et 5ème mue larvaire, ce brusque accroissement se traduit sur la courbe par un net relèvement. Par la suite, du stade 6 au stade 11, la croissance redevient normale par rapport au développement général de l'animal.

Comme nous l'avons précisé antérieurement l'étude de la migration de l'orifice génital dans le 9ème sternite a été faite par rapport aux soies génitales. Il s'est avéré nécessaire de vérifier que la position de celles-ci restait fixe au cours des différents stades larvaires successifs. La courbe D qui représente la distance des soies au bord supérieur du sternite en fonction des stades larvaires est parallèle à la courbe M, ce qui nous prouve que la position des soies ne subit pas de variations relatives par rapport à l'ensemble du sternite. Les soies peuvent donc servir pour l'étude du déplacement de l'orifice génital de l'Aeschne au cours de son développement.

Nous avons établi le rapport d sur m c'est-à-dire celui de la distance du centre de la plaque médiane à la droite imaginaire reliant les 2 soies génitales sur la longueur du mentum correspondant.

L'étude de cette courbe (fig. 17) montre que la migration de l'orifice général est très importante du 1er au 5ème stade. L'observation du 9e sternite nous avait en effet révélé que l'orifice génital migre du tiers postérieur jusqu'au tiers antérieur du segment.

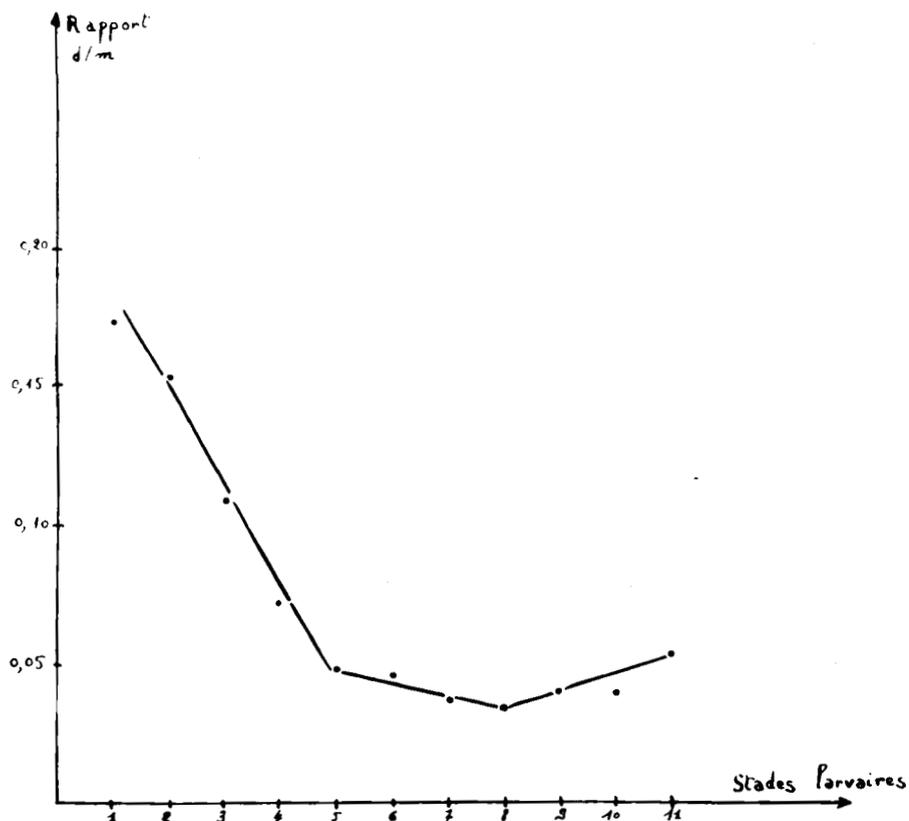


Fig. 17 - Courbe traduisant la migration de l'orifice génital dans le 9ème sternite.

d : distance du centre de la plaque médiane à la droite imaginaire reliant les deux soies génitales.

m : longueur du mentum.

Du stade 5 au stade 8, la migration se ralentit pour devenir nulle au 8e stade. La légère remontée de la courbe entre le 3e et le 11e stade ne signifie pas que l'orifice génital s'éloigne des soies mais est due simplement à ce que le centre de la plaque médiane, à partir duquel les mesures ont été faites, se trouve décalé, la plaque prend en effet une forme ovalaire.

Conclusion

L'étude du développement de l'orifice génital chez les Anisoptères nous révèle plusieurs faits ;

- L'orifice génital est marqué dès le 1er stade larvaire, c'est donc une formation très précoce qu'on peut qualifier de caractère sexuel primaire.

- qu'il a une croissance irrégulière et qu'il augmente brusquement de taille lors de la mue larvaire aboutissant au 6ème stade, cette discontinuité de la croissance se situe donc durant le 5ème stade larvaire

- qu'il migre progressivement du tiers postérieur jusqu'au tiers antérieur du 9ème sternite du stade 1 au stade 5 où il occupe déjà sa position définitive retrouvée chez l'adulte. C'est donc durant le stade 4 que se situe cette acquisition. On peut rapprocher de cette constatation le fait que c'est aussi avant le stade 4 qu'apparaissent les ébauches des ptérothèques.

La formation de la plaque médiane et des valvules se fait progressivement et on arrive petit à petit à l'organisation de l'adulte sans qu'apparaisse une modification brusque au moment de la métamorphose.

FORMATION DE L'APPAREIL COPULATEUR CHEZ LES ZYGOPTERES

L'appareil copulateur chez les Odonates est un organe tout à fait particulier à ce groupe d'Insectes et se différencie sur le 2ème sternite abdominal.

Cette formation est liée à l'accouplement assez particulier et décrit par REAUMUR.

Le mâle amène dans l'organe copulateur le sperme émis à l'extrémité du canal éjaculateur débouchant comme nous l'avons vu précédemment dans le 9ème segment en repliant son abdomen en-dessous.

L'appareil copulateur se trouve ainsi rempli au bout de quelques manoeuvres.

Le mâle après approche, saisit la femelle au moyen des appendices abdominaux qui se fixent à l'avant du corps, soit au cou, soit à la partie antérieure du thorax. La femelle, après le vol nuptial du couple, recourbe son abdomen de façon à en amener l'extrémité au niveau de l'organe copulateur mâle afin que le pénis puisse pénétrer dans le vagin.

L'étude de sa formation et de son évolution a été faite sur un Agrion : *Enallagma cyathigerum* Charp.

BAKHOFF en 1909 a étudié en détail cet appareil copulateur chez Agrion puchellum et SCHMIDT (1917) a publié un travail important de morphologie comparée de l'appareil copulateur dans l'ensemble de l'ordre des Odonates. Nous nous contenterons donc d'une étude sommaire du développement de l'appareil copulateur chez l'espèce envisagée.

La première manifestation de l'appareil copulateur apparaît à l'antépénultième stade au niveau du 2ème segment abdominal (fig. 18 schéma 1). Une coupe transversale montre que, ventralement, la cuticule se bombe légèrement et présente 2 protubérances paires tandis qu'à ce niveau, l'hypoderme sous-jacent s'épaissit et forme deux bourrelets ventraux.

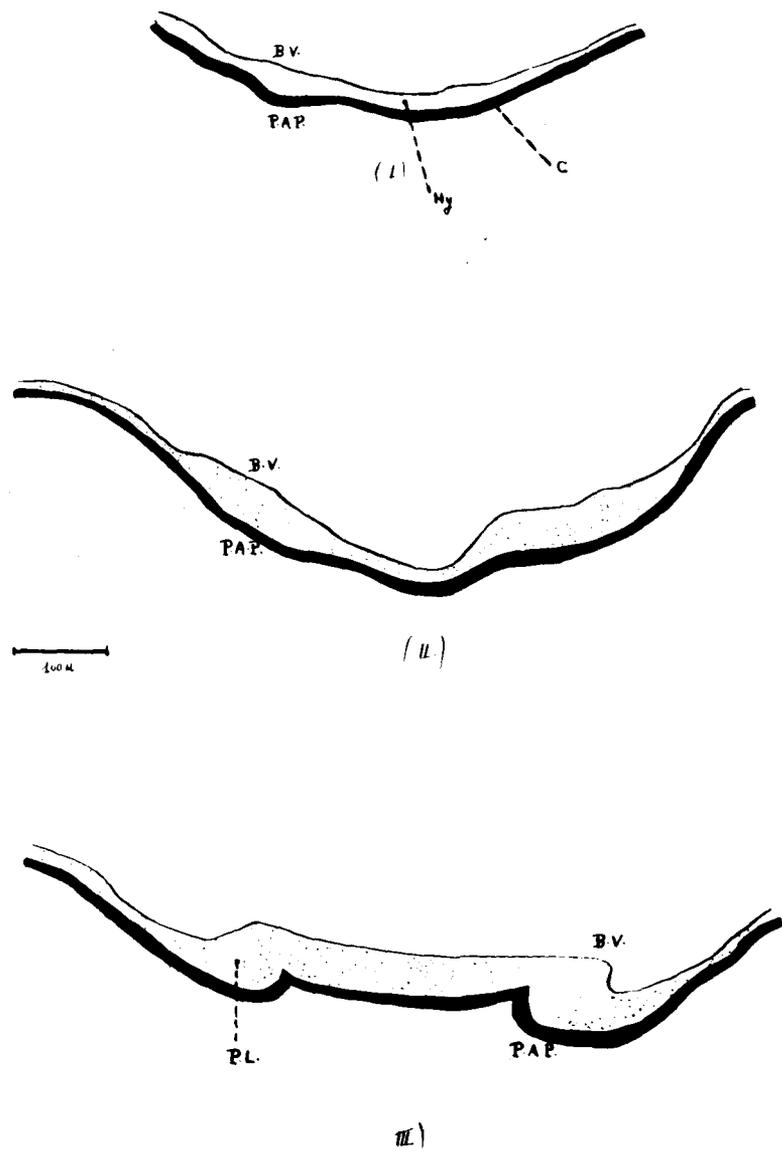


Fig. 13 - Développement de l'appareil copulateur chez *Enallagma cyathigerum*

I - Structure à l'antépénultième stade

II- Structure à l'avant dernier stade

III- Structure au dernier stade peu après la mue

B.V : bourrelet ventral - P.A.P : protubérance annulaire paire
 Hy : hypoderme - C : cuticule - P.L : partie latérale.

A l'avant-dernier stade (fig. 13 schéma II) les protubérances et les bourrelets ventraux s'accroissent, l'hypoderme à ce niveau est en effet formé de plusieurs couches de cellules en rapport très certainement avec de nombreuses mitoses.

Au dernier stade larvaire, pris peu après la mue (fig. 18 schéma III) les bourrelets ventraux se sont encore accrus et forment les parties latérales (BACKOFF) délimitées par une circonvolution de la cuticule.

Un dernier stade plus avancé nous montre un appareil copulateur beaucoup plus différencié (fig. 19 schéma I). L'hypoderme s'est décollé complètement de la cuticule, forme deux replis dorsaux et délimite une cavité occupée par le pénis, la coupe passe d'ailleurs au niveau de la partie glandulaire.

A un dernier stade, très près de la mue imaginale, l'appareil copulateur a une structure proche de celle de l'appareil adulte décrit par BACKOFF (fig. 20).

Il est logé dans une dépression du 2^e sternite et le pénis et la vésicule séminale occupent cette dépression.

Le pénis est un organe creux, allongé, non segmenté et recourbé ; il peut être considéré comme composé de 2 segments :

- un segment dorsal court inséré au fond de la dépression sternale (fourreau pénien selon BACKOFF) et articulé avec un segment ventral plus long qui masque la portion dorsale.

Cette partie du pénis est allongée et se dirige vers l'arrière de l'animal. Le pénis se termine par une formation appelée gland par RATHKE.

L'extrémité postérieure du pénis recouvre ventralement la partie antérieure du 3^{ème} segment où se localise la vésicule séminale. Le pénis est protégé vers l'avant par 2 formations appelées hameçons antérieurs de par leur forme ; il existe également 2 formations analogues médianes : les hameçons postérieurs.

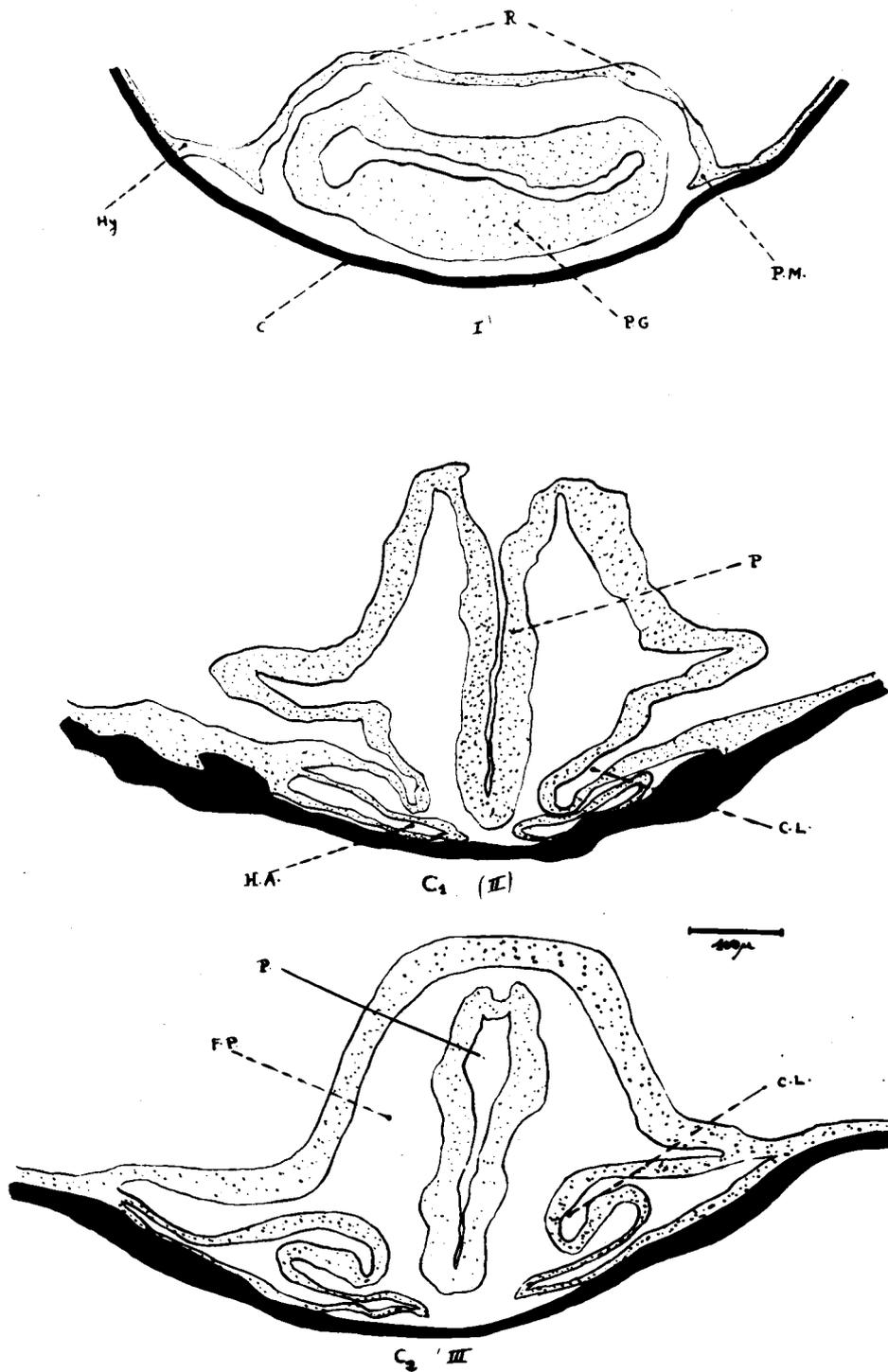
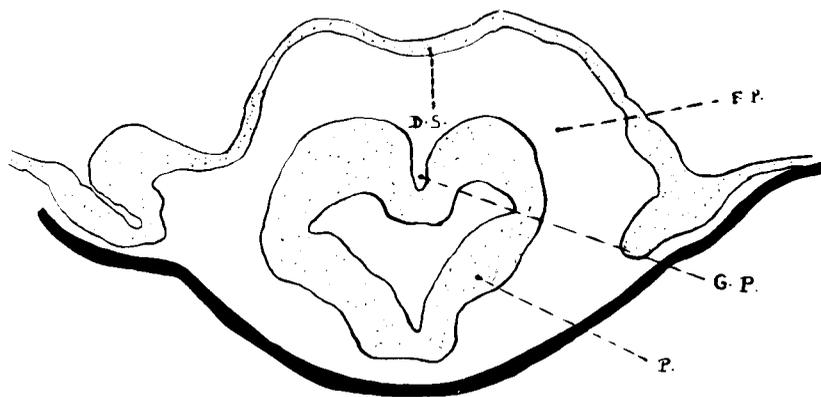


Fig. 19 - Développement de l'appareil copulateur chez *Enallagma cyathigerum*.

I - dernier stade peu après la mue

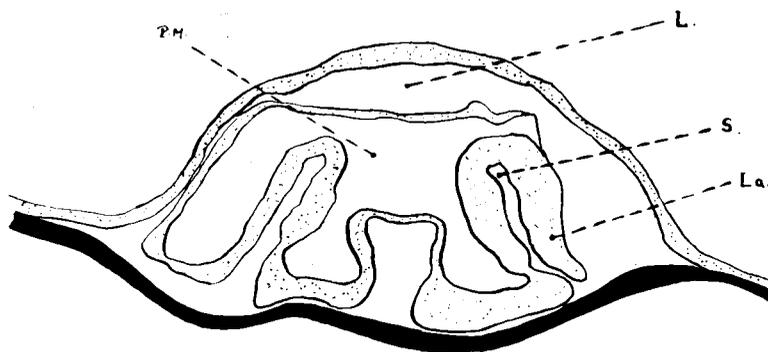
II et III - dernier stade peu avant la mue imaginale.

R : replis - P.M : partie médiane - P.G : portion glandulaire
C : cuticule - Hy : hypoderme - P : pénis - H.A : hameçon
antérieur - C.L : crêtes latérales - F.P : fourreau pénien



(IV) C₃

100μ



(V) C₄

Fig. 20 - Organisation de l'appareil copulateur chez un Agrion. puchellum (d'après BACKOFF)

A - vue ventrale

B - vue latérale

D.M.A : dépression médiane antérieure

H.A : hameçon antérieur

H.P : hameçon postérieur

P : pénis

F.P : fourreau pénien

G : gland

V.S : vésicule séminale

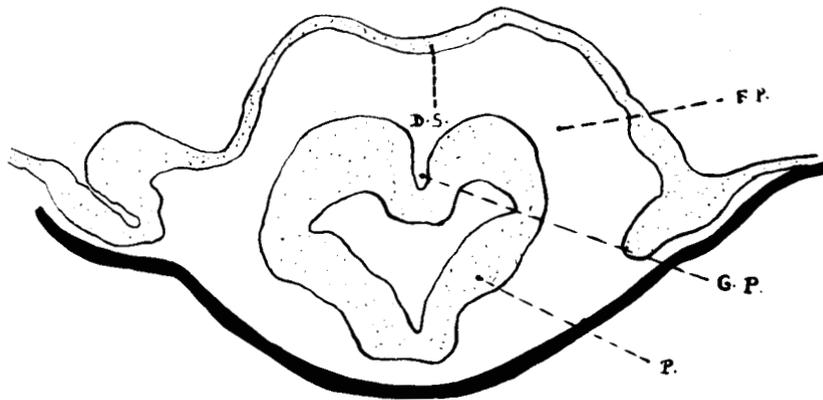
Des coupes effectuées à différents niveaux nous permettent de retrouver la structure générale de l'appareil copulateur. Une coupe au niveau du segment ventral du pénis (fig. 19 schéma II) montre que cet organe est rattaché à l'hypoderme délimitant la dépression sternale qui est d'ailleurs plus ou moins resserrée par les crêtes latérales offrant ainsi une protection à l'appareil copulateur. La coupe passe au niveau des hameçons antérieurs qui sont également des formations protectrices. Une coupe au niveau du segment ventral du pénis (fig. 19 schéma III) révèle que le pénis de forme aplatie transversalement est creusé d'un canal et est logé dans la cavité formée par l'hypoderme de l'animal, cavité appelée fourreau pénien par BACKOFF. Par ailleurs, les crêtes latérales présentent à ce niveau une double expansion. Une coupe plus postérieure (fig. 21 schéma IV) montre que à ce niveau le pénis présente une gouttière dorsale et que les crêtes latérales s'amenuisent pour laisser passer le gland. La vésicule séminale (fig. 21 schéma V) est formée d'un sac dont la paroi présente deux expansions latérales ou lamelles et elle est logée dans une dépression sternale qui laisse une lumière entre elle et l'hypoderme de l'animal.

Chez les Anisoptères, l'appareil copulateur est compliqué par rapport à celui des Zygoptères : le pénis est formé de 3 articles, l'article basal qui est grand et courbé, le 2ème porte un orifice sur sa face ventrale et le 3ème est plus petit et de forme très variable selon les espèces.

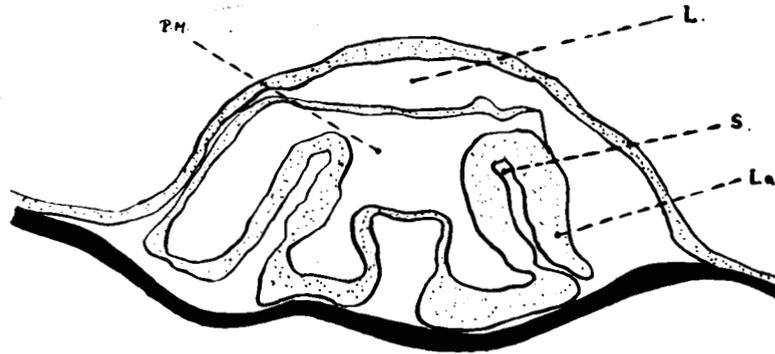
Conclusion

Les structures imaginales définitives s'édifient au dernier stade durant la métamorphose. Il s'agit donc bien de l'acquisition d'un caractère sexuel secondaire.

Mais en fait l'appareil copulateur est ébauché dès l'antépénultième stade, donc bien avant la métamorphose.



(IV) C₃



(V) C₄



Fig. 21 - Développement de l'appareil copulateur chez *Enallagma cyathigerum* au dernier stade larvaire, très près de la mue imaginale.

- D.S : dépression sternale
- F.P : fourreau pénien
- G.P : gouttière péniale
- P : pénis
- P.M : portion médiane
- L : lumière
- S : sillon
- La : lamelle

Cette constatation est à rapprocher d'observations de SCHALLER montrant que l'apparition de l'appendice supra-anal du mâle adulte, autre caractère sexuel secondaire et sa métamorphose, se manifeste de même dès l'antépénultième stade.

HISTOLOGIE ET CYTOLOGIE DU TESTICULE

L'étude histologique et cytologique du testicule a été faite chez une espèce de Zygoptères : *Enallagma cyathigerum* et chez une espèce d'Anisoptères : *Aeschna cyanea*. Cette étude a été conduite dans le but de déterminer à quels stades larvaires ont lieu les différents stades de la spermatogenèse et de la spermiogenèse et d'établir une comparaison entre Anisoptères et Zygoptères.

L'étude des coupes transversales faites chez l'Agrion nous révèle l'anatomie de l'abdomen de cet animal (fig. 22).

Il présente quatre champs musculaires principaux : 2 ventraux et 2 dorsaux.

Les deux troncs trachéens dorsaux sont logés à l'extrémité ventrale des champs musculaires dorsaux. Sous chacun des troncs trachéens dorsaux cheminent deux troncs trachéens plus petits, ce sont les troncs viscéraux et les troncs ventraux.

Les deux testicules sont situés sous l'aorte entre les faces en regard des troncs ventraux.

Plus vers le centre de la coupe, le tube digestif est entouré d'amas adipeux et tout à fait ventralement entre les deux champs musculaires ventraux, on aperçoit la section de la chaîne nerveuse double. Les testicules sont des organes plus ou moins cylindriques dont le bord externe épouse la forme des trachées dorsales. Chaque testicule est composé de cystes plus ou moins globuleux qui contiennent les cellules germinales. Le canal déférent est accolé au tronc trachéen dorsal dans la partie ventrale du testicule.

La cytologie du testicule au cours des différents stades larvaires chez l'Agrion montre que à l'antépénultième stade les testicules n'ont un développement que peu important (fig. 23) et les cystes contiennent au plus 15 cellules germinales (fig.24) qui ont un

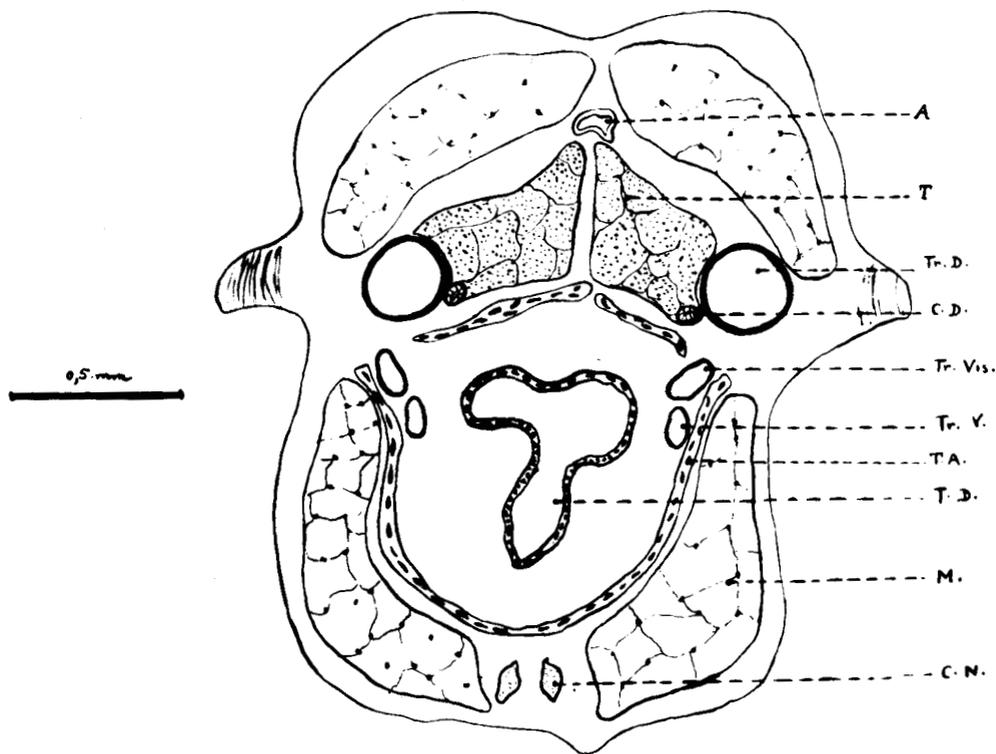


Fig. 22 - Coupe transversale chez *Enallagma cyathigerum*.

A : aorte - T : testicule - Tr.D : tronc trachéen dorsal -
C.D. : canal déférent - Tr.Vis. : tronc viscéral -
Tr.V : tronc ventral - T.A : tissu adipeux - T.D : tube
digestif - M : muscles - C.N : chaîne nerveuse.

diamètre moyen de 8 et présentent une pellicule assez fine de cytoplasme entourant le noyau à l'intérieur duquel on distingue un nucléole assez important et de la chromatine diffuse. Ces cellules peuvent être interprétées comme étant des gonies (fig. 25).

Certains cystes en formation ne contiennent que 2 à 3 cellules. Cependant dans certains cystes quelques cellules présentent une chromatine en paquets et nous font penser à une prophase de mitoses goniales (fig. 26). D'ailleurs de telles mitoses ont pu être observées, on a relevé des figures de métaphase, anaphase et télophase (fig. 27 et 28).

L'examen des coupes provenant d'un Agrion à l'avant-dernier stade (fig. 29) nous a révélé des cystes où les cellules germinales sont en plus grand nombre et ayant une structure analogue aux gonies rencontrées au stade précédent à savoir un noyau présentant un nucléole apparent et un réseau diffus de chromatine ; mais ces cellules n'ont qu'un diamètre de 6 à 7 et ont pu être répertoriées comme gonies secondaires provenant de la division des gonies primaires. On trouve d'ailleurs dans les cystes situés à l'opposé du canal déférent des gonies que l'on peut qualifier de primaires (fig. 30 et 31). Ce stade se caractérise par ailleurs par de nombreuses divisions qui augmentent le nombre des cellules germinales : c'est la phase de multiplication de la spermatogenèse.



Fig. 23 - Coupe transversale dans l'abdomen d'un *Enallagma cyathigerum*
à l'antépénultième stade. Gr x 40 fois



Fig. 24 - Testicule gauche à l'antépénultième stade vu à un grossissement de 400 fois environ



Fig. 25 - Gonies primaires au repos. Gr : x 2 000

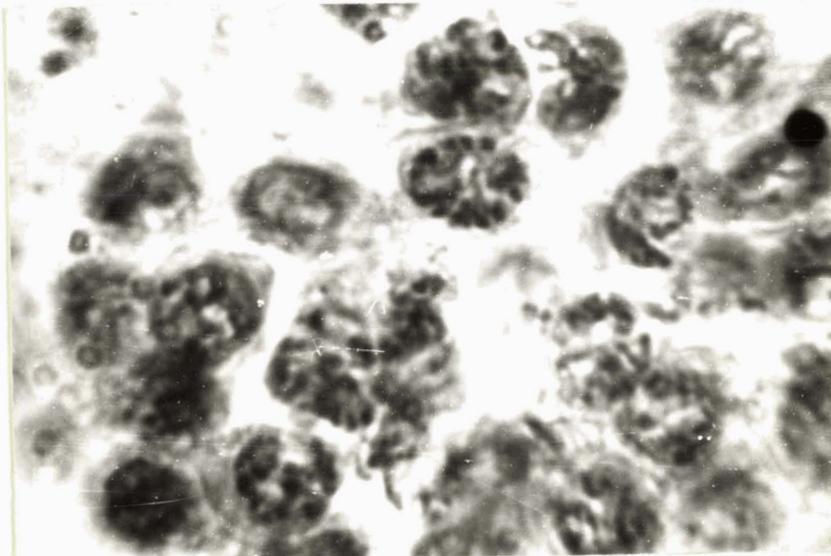


Fig. 26 - Gonies primaires en prophase. Gr : x 2 000



Fig. 27 - Métaphase de divisions goniales. Gr : x 2000



Fig. 28 - Télaphase de divisions goniales. Gr : x 2000

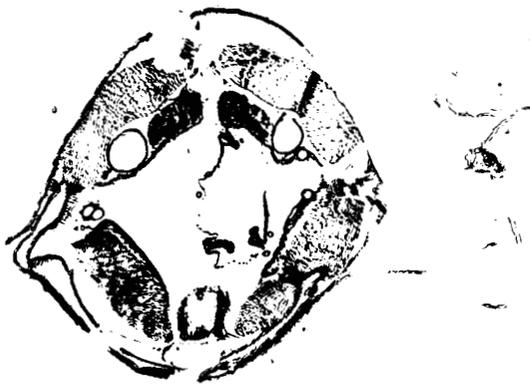


Fig. 29 - Coupe transversale de l'abdomen d'une larve d'Enallagma cyathigerum à l'avant-dernier stade.

Gr : x 40

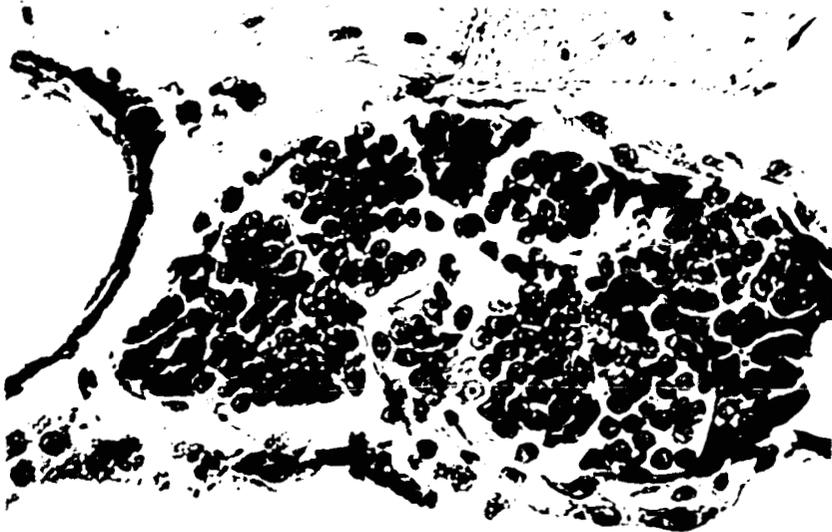


Fig. 30 - Testicule gauche d'une larve à l'avant-dernier stade.

Gr : x 400



Fig. 31 - Cystes présentant des gonies primaires (G_1) des métaphases de divisions goniales (M) et des gonies secondaires (G_2)

Gr : x 800

On peut également remarquer qu'au voisinage du canal déférent, les follicules contiennent un nombre encore plus important de cellules germinales d'une taille plus petite que les gonies secondaires (4 à 5), leur structure nucléaire est d'ailleurs différente : la chromatine se situe ici à la périphérie du noyau et le nucléole plus ou moins central. Ces cellules germinales nous font penser à des spermatoctes de premier ordre (fig. 32) mais peu de préméioses sont enregistrées. L'observation de ces coupes nous conduit à dire que les cellules germinales les plus évoluées (dans ce cas, les spermatoctes de premier ordre) sont localisées à proximité du canal déférent et que, à mesure que l'on s'éloigne de ce canal déférent vers le pôle du testicule opposé à celui-ci on rencontre des stades de plus en plus jeunes de la spermatogenèse.

Ceci peut s'expliquer par le fait que au fur et à mesure de leur maturation les cystes sont refoulés mécaniquement en direction oblique vers le canal déférent et d'une manière générale en direction de l'extrémité distale du testicule.

Les cellules germinales les moins évoluées se trouvent donc à l'opposé du canal déférent et au fur et à mesure que l'on se rapproche de celui-ci, on trouve des cystes contenant des cellules plus évoluées.

Cette disposition est d'ailleurs retrouvée au dernier stade larvaire que l'on peut situer à mi-temps entre la dernière mue larvaire et la mue imaginale.

Mais une observation d'un dernier stade très près de la mue imaginale (fig. 33) nous a permis de rencontrer tous les stades successifs de la méiose avec ses deux divisions de maturation et la spermiogenèse (fig. 34 et 35), les stades les plus avancés étant trouvés comme précédemment dans les cystes au voisinage du canal déférent. On rencontre des cellules ayant un noyau décrit par DASGUPTA comme à moitié vide, c'est-à-dire où la chromatine s'est ramassée sur elle-même à un pôle du noyau en forme de croissant de lune : ces cellules sont au stade leptotène (fig. 36).



Fig. 32 - Spermatocytes de premier ordre.

Gr : x 2000



Fig. 33 - Coupe transversale dans l'abdomen d'une larve d'*Enallagma cyathigerum* au dernier stade larvaire mais très près de la mue imaginale.

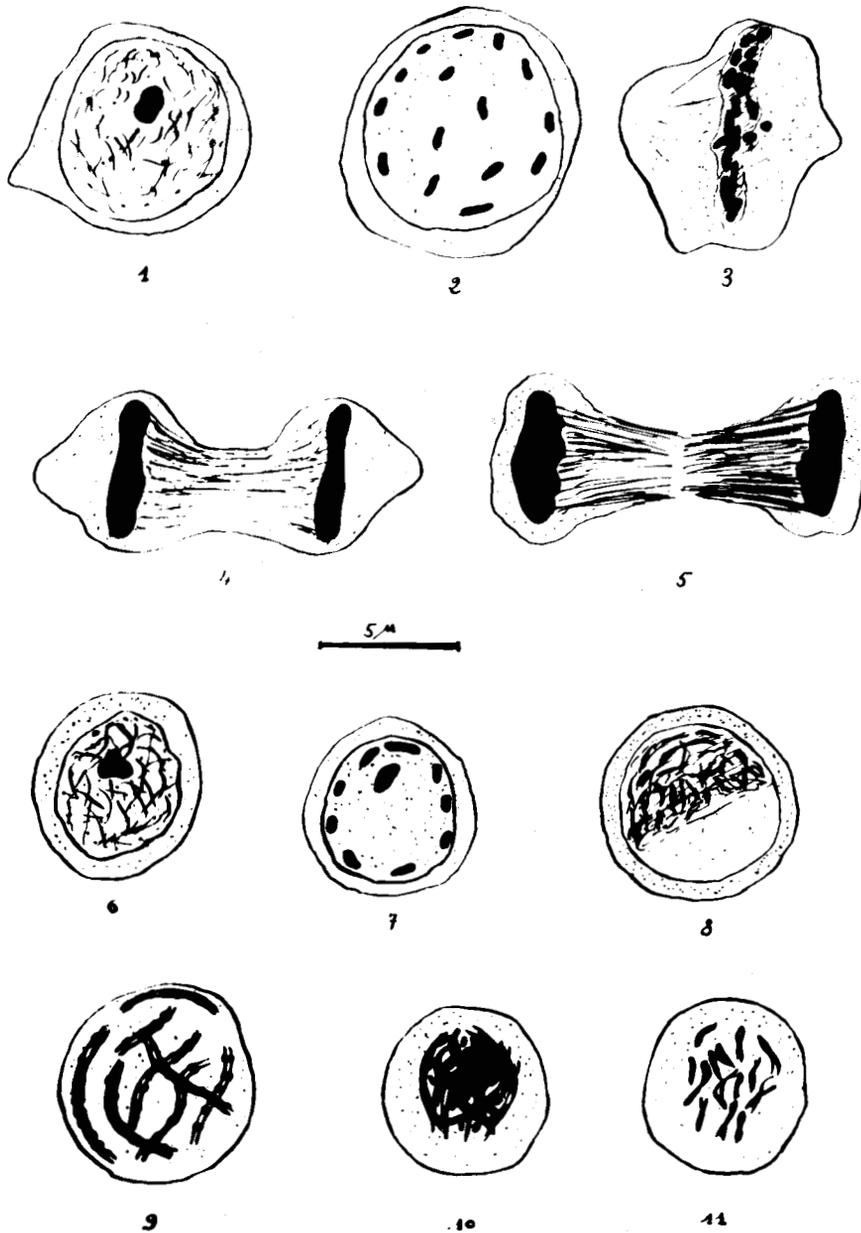


Fig. 34 - Différents stades de la spermatogénèse chez *Enallagma cyathigerum*.

1- Spermatogonie primaire ; 2- spermatogonie en prophase ;
3- spermatogonie en métaphase ; 4- anaphase ; 5- télaphase ;
6- spermatogonie secondaire ; 7- spermatoocyte de premier
ordre ; 8- stade leptotène ; 9- zygotène ; 10- pachytène ;
11- diplotène.

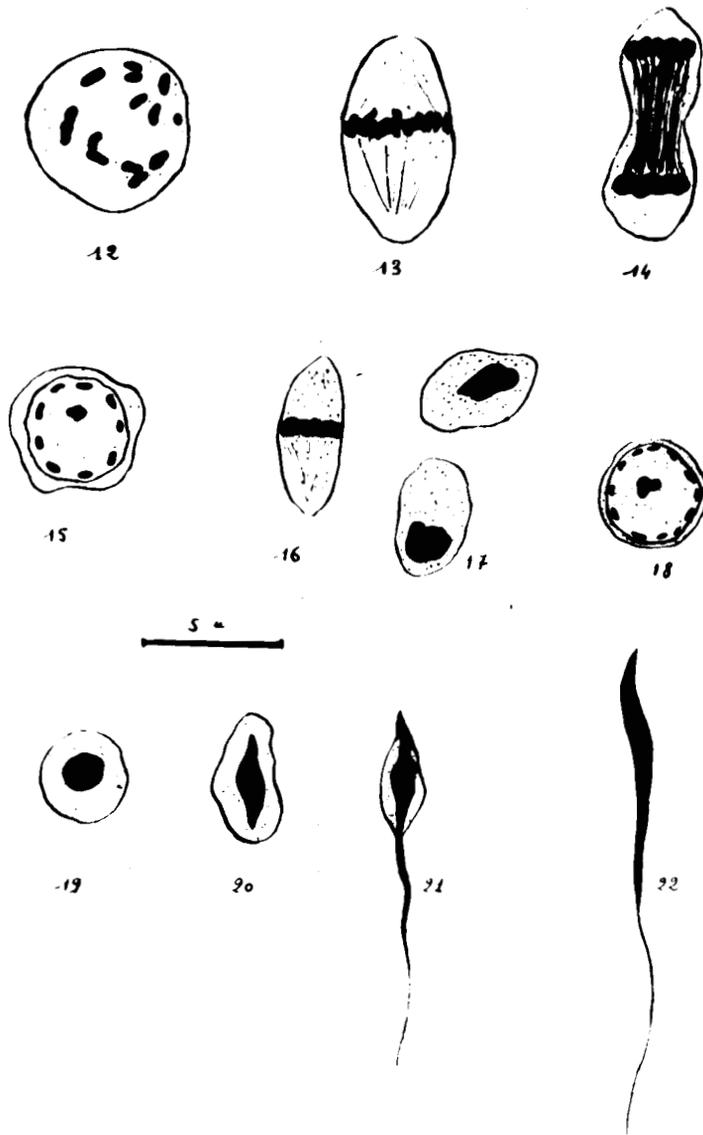


Fig. 35 - Différents stades de la spermatogenèse chez *Enallagma cyathigerum*.

12- diacynèse ; 13- métaphase de 1ère division de maturation ;
14- anaphase ; 15- spermatocytes de 2ème ordre ; 16- méta-
phase de 2ème division de maturation ; 17- fin de télôphase ;
18- spermatide. ; 19, 20 et 21- spermiogenèse ;
22- spermatozoïde.

Au stade zygotène, les chromosomes s'apparient et commencent à s'épaissir ; on distingue sur les coupes les filets chromosomiques doubles.

Le stade pachytène est représenté par des cellules dont les chromosomes sont groupés au centre du noyau et très épaissis de sorte qu'ils forment un amas très colorable par l'hémalum utilisé comme coloration nucléaire (fig. 37).

Des stades diplotènes ont pu être observés et montrent les chromosomes raccourcis et en chiasmas parsemés dans le noyau.

Le stade diacinèse nous montre des chromosomes très ramassés sur eux-mêmes formant des tétrades (fig. 38) et, c'est à ce stade que nous avons pu évaluer le nombre chromosomique chez l'espèce étudiée soit $2n = 28$, nombre en concordance avec le nombre donné par OKSALA en 1945. Nous avons également relevé des métaphases de première division où l'on aperçoit le fuseau chromatique ; cette première division de maturation aboutit à la formation des spermatocytes de 2ème ordre, cellules de 3 à 4 de diamètre présentant un noyau avec la chromatine périphérique et un nucléole apparent. Nous pouvons donc affirmer qu'il existe une phase de repos entre la première et la deuxième division de maturation étant donné que l'on rencontre des spermatocytes de 2ème ordre au repos (fig. 39). Mais celle-ci doit être courte car dans le même cyste on peut trouver les deux divisions de maturation (fig. 40).

La deuxième division de maturation aboutit à la formation de spermatides, petites cellules de 3 de diamètre possédant une pellicule cytoplasmique réduite autour du noyau présentant une chromatine périphérique et un nucléole central (fig. 41). Par la suite le noyau de ces spermatides semble se réduire et devient alors très colorable par l'hémalum ; la cellule s'allonge, le cytoplasme est progressivement éliminé et ainsi se forme le spermatozoïde qui a 11 de longueur de la tête à l'extrémité du flagelle et un diamètre de 0,5 environ en ce qui concerne la tête (fig. 42).

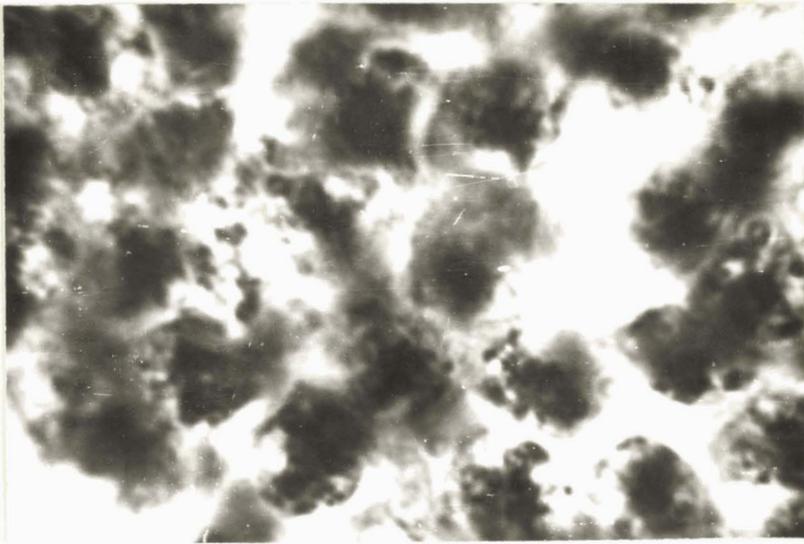


Fig. 36 - Stade leptotène de la préméiose. Gr : x 2 000

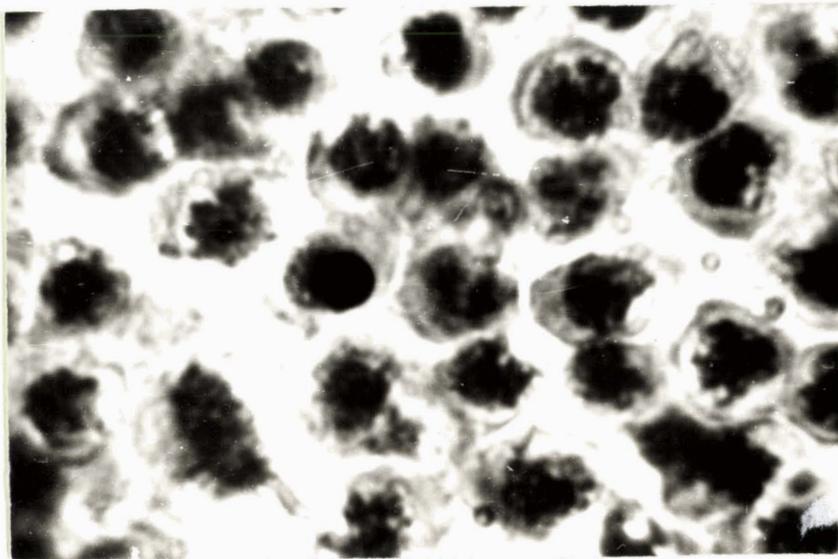


Fig. 37 - Stade pachytène de la préméiose. Gr : x 2000

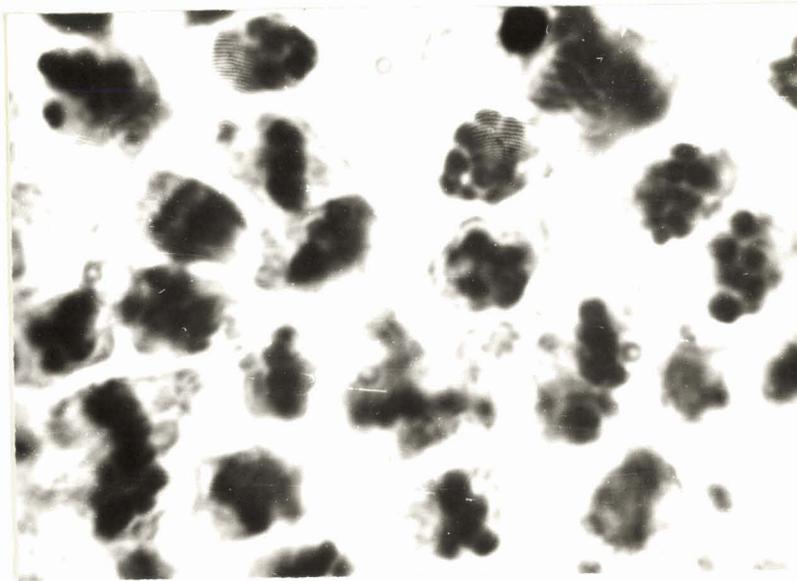


Fig. 38 - Plaques équatoriales montrant les tétrades. Gr : x 2000

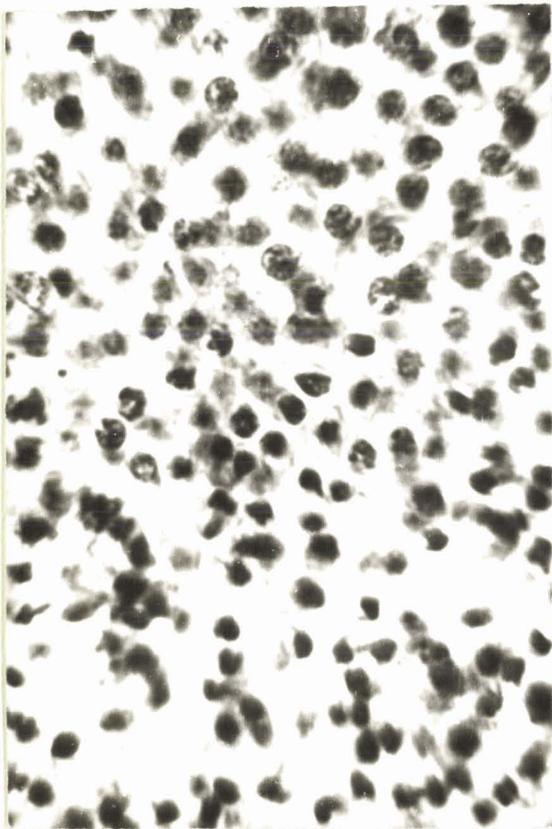


Fig. 39- Spermatocytes de 2^{ème} ordre et 2^{ème} division de maturation Gr : x 1 300

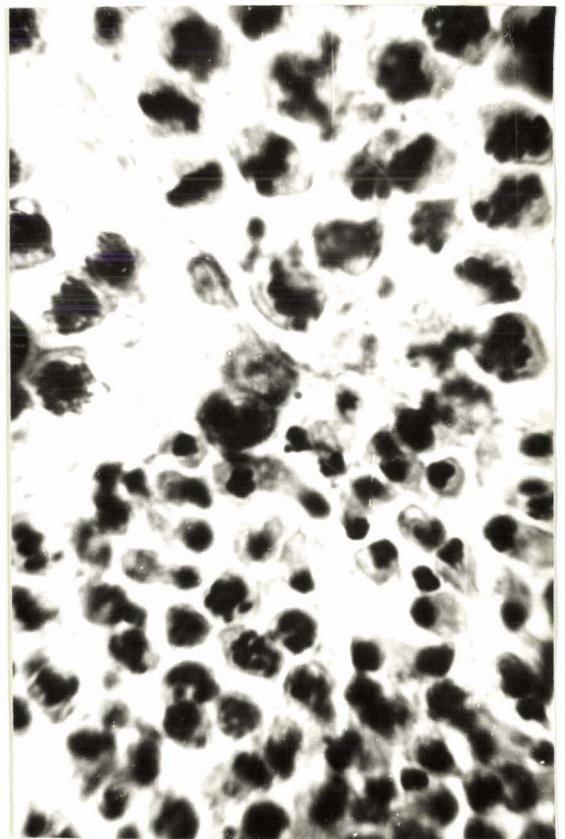


Fig. 40 - 1^{ère} et 2^{ème} divisions de maturation Gr : x 1 300

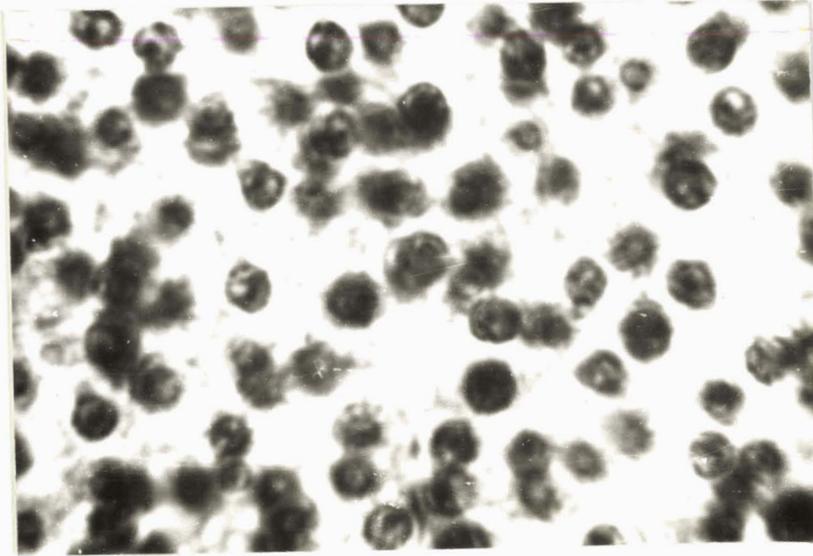


Fig. 41 - Spermatides vus à un grossissement de 2 000 fois environ



Fig. 42 - Spermatozoïdes vus à un grossissement de 2 000 fois environ.

Dans le testicule au dernier stade près de la mue imaginale on rencontre surtout des cystes contenant des cellules germinales au stade pachytène, des spermatides et des spermatozoïdes, ce qui nous indiquerait que les autres stades de la préméiose et les deux divisions de maturation sont assez fugaces.

On peut également signaler la présence d'un tissu interstitiel présentant un noyau de part en part.

Le canal déférent subit également une évolution progressive au cours des différents stades larvaires.

A l'antépénultième stade, il se présente simplement comme une lame cellulaire aucunement creusée d'un canal (fig. 42 schéma 1 et fig. 43).

A l'avant-dernier stade, le canal est ébauché ; on y aperçoit une lumière mais la paroi externe de ce canal est encore mal précisée surtout la partie au contact du testicule (Fig. 42 schéma 2 et fig. 44). Au dernier stade (fig. 42 schéma 3 et fig. 45) le canal prend une forme bien définie avec une large lumière mais on peut remarquer que la paroi reste unicellulaire.

On a pu remarquer que le canal déférent à ce stade et vers l'extrémité caudale du testicule présentait une lumière ouverte vers le testicule ; on s'explique ainsi comment à ce niveau les spermatozoïdes mûrs peuvent entrer dans ce canal. Cette étude histologique et anatomique du testicule chez une espèce de Zygoptères a été complétée par une étude parallèle chez un Anisoptère (*Aeschna cyanea*) mais elle n'a apporté que peu de faits différents.

La structure et la position du testicule sont en effet analogues à celles relevées chez l'Agrion ; une seule différence à signaler : la position centrale du canal déférent, ce qui entraîne que les cellules germinales les plus évoluées sont situées dans les **cystes** testiculaires centraux, c'est-à-dire au voisinage du canal déférent (fig. 46 et 47).

Comme chez l'Agrion, la majeure partie de la spermatogenèse et de la spermiogenèse commence au dernier stade et se poursuit bien entendu chez l'imago.

Nous avons pu également déterminer le nombre chromosomique chez *Aeschna cyanea* et l'on trouve $2n = 28$ résultat en accord avec les travaux d'OKSALA (1943).



1



2



3

Fig. 42 - Développement du canal déférent chez *Enallagma cyathigerum*.

1 : antépénultième stade

2 : avant-dernier stade

3 : dernier stade.

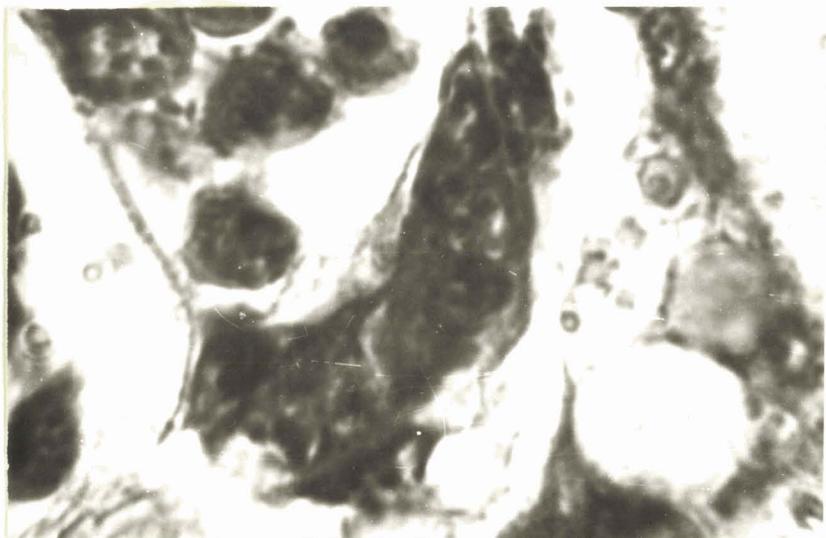


Fig. 43 - Vue du canal déférent à l'antépénultième stade.

Gr : x 2 000

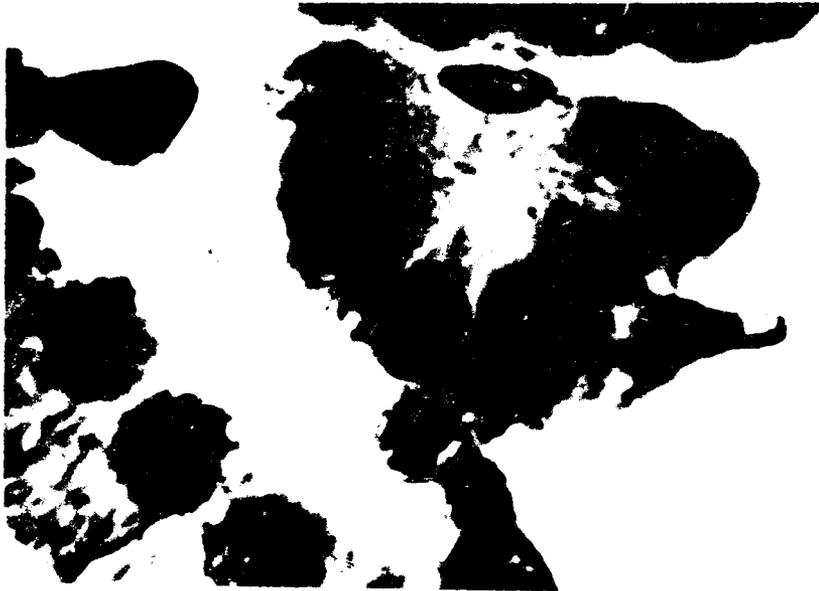


Fig. 44 - Vue du canal déférent à l'avant-dernier stade

Gr : x 2 000



Fig. 45 - Vue du canal déférent au dernier stade.

Gr : x 2 000



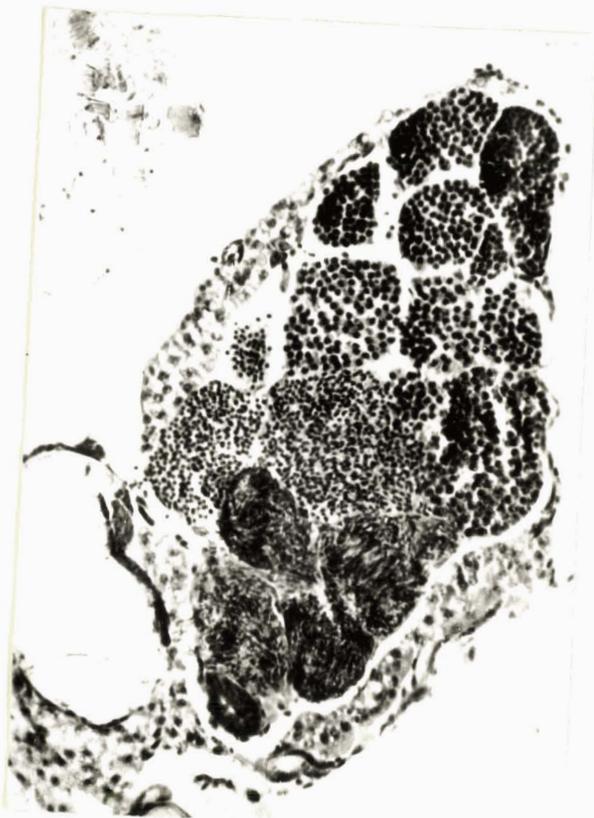


Fig. 46 - Vue du testicule d'*Enallagma cyathigerum* (Zygoptère)

Gr : x 160



Fig. 47 - Vue du testicule d'*Aeschna cyanea* (Anisoptère)

Gr : x 160



Conclusion

D'une manière générale, on peut conclure de cette étude de la spermatogenèse des Odonates que la phase de multiplication a commencé dès l'antépénultième stade, peut-être plus tôt.

A ce moment toutefois, le testicule est encore de petite taille et ne renferme que peu de cystes.

La phase d'accroissement peu marquée commence à l'avant-dernier stade alors que la phase de maturation ne débute qu'au dernier stade.

Le testicule de l'adulte bien que pourvu d'une majorité d'éléments cellulaires parvenus en fin de spermatogenèse présente encore des éléments plus jeunes tenus en réserve.

CONCLUSION GENERALE

La réalisation d'un appareil génital fonctionnel nécessite un développement qui s'étend sur toute la durée de la vie post-embryonnaire des Odonates.

- L'orifice génital mâle apparaît dès l'éclosion de l'oeuf et son aspect caractéristique est le seul critère qui permette de distinguer les sexes des larves néonates.

Il constitue un caractère sexuel primaire dont la croissance est marquée par une discontinuité durant le 5ème stade larvaire, c'est-à-dire à un stade très précoce.

C'est à ce stade également que l'orifice génital a acquis sa situation définitive dans le tiers antérieur du 9ème sternite.

- L'appareil copulateur, qui sert au prélèvement, par le mâle lui-même, du spermatophore formé au niveau de l'orifice génital et à son transfert à la femelle, est un caractère sexuel secondaire. Bien que réalisé durant la métamorphose, il est ébauché dès l'antépénultième stade larvaire à l'égal de l'appendice supraanal du mâle situé à l'extrémité de l'abdomen.

- La structure anatomique et histologique du testicule proprement dit, extrêmement simplifié chez les Odonates, répond au schéma général des Insectes. Formé d'un follicule unique avec canal déférent excentrique chez les Zygoptères ou central chez les Anisoptères, il renferme de nombreux cystes.

L'arrangement en cystes à l'intérieur desquels tous les éléments se trouvent au même stade d'évolution facilite l'étude de la spermatogenèse.

Celle-ci progresse non seulement de l'extrémité distale du testicule en direction de l'orifice génital mais présente aussi une polarité observée dans un plan transversal : les éléments à l'origine de la lignée spermatogénétique se trouvent à l'opposé du canal déférent, les éléments plus évolués sont situés à proximité immédiate de ce dernier.

Les phases de multiplication, d'accroissement et de maturation débutent à l'antépénultième, à l'avant-dernier et au dernier stade larvaire respectivement.

Mais aucune de ces phases ne peut être considérée comme achevée au moment de la mue imaginale, car on trouve des représentants cellulaires de toutes les étapes de la spermatogenèse chez l'adulte.

Ce fait est à mettre en relation avec la vie assez longue des imagos et explique que les mâles restent fertiles durant toute leur existence d'adulte.

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

- BACKOFF P. - 1910 - Die Entwicklung des Copulationsapparates von Agrion.
Ein Beitrag zur postembryonalen Entwicklungsgeschichte der
Odonaten. (Z. Wiss. Zool., 95, n° 4, p. 645-689)
- DESGUPTA J/ - 1957 - Cytological studies on the Indian dragonflies. II. A
study of the chromosomes during meiosis in thirty species
of Indian Odonata (Insecta). (Proc. Zool. Soc. Calcutta,
10, n° 1, 1-65)
- OKSALA T. - 1943 - Zytologische studien an Odonaten. I. Chromosomenverhalt-
nisse bei der gattung Aeschna mit besonderer Berücksichtigung
der Fastreduktionellen Teilung der Bivalente. (Ann. Acad.
Sc. Fenn. -A, IV- 4, 1-64)
- OKSALA T. - 1945 - Zytologische studien an Odonaten. III. Die Ovogenese.
(Ann. Acad. Sc. Fenn -A, IV- 9, 1-32)
- SCHALLER F. - 1960 - Etude du développement post-embryonnaire d'Aeschna
cyanea Müll. (Ann. Sc. nat. Zool. Bio. ani., 2, 751-868)
- SCHMIDT E. - 1916 - Vergleichende Morphologie des 2 und 3. Abdominalsegments
bei männlichen Libellen. (Zool. Jahrb., Abt, Anat. 39, 87-200)
- TILLYARD R.J. - 1917 - The biology of Dragonflies. Cambridge, Univ. Press,
p. 212-228
-