

50376
1971
98

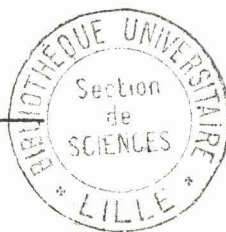
50376
1971
98

UNIVERSITE DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES DE LILLE

THESE DE TROISIEME CYCLE
(Biologie animale)

Michel MOUZE

ETUDE EXPERIMENTALE DES FACTEURS
MORPHOGENETIQUES ET HORMONAUX REGLANT
LA CROISSANCE OCULAIRE DES INSECTES ODNATES



Présentée le 2 juillet 1971
devant la Commission d'examen

Jury d'examen

M. M. DURCHON

Président

M. F. SCHALLER

Rapporteur

M. A. BART

Examineur

M. R. JOLY

Membre invité

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	p. 1
MATERIEL ET TECHNIQUE.....	p. 2
<u>Première partie</u> : Etude descriptive de la croissance post- embryonnaire de l'appareil visuel.....	p. 4
A. Rappel de la structure de l'appareil visuel des Odonates.	p. 4
B. Croissance de l'appareil visuel larvaire depuis l'éclosion jusqu'à la métamorphose.....	p. 8
C. Evolution de l'appareil visuel au cours de la métamorphose.....	p. 16
D. Conclusion de la première partie.....	p. 25
<u>Deuxième partie</u> : Interaction de l'oeil et du lobe optique au cours de la croissance post-embryonnaire.....	p. 27
A. Interposition d'un écran entre l'oeil et le lobe optique. Effets sur le développement de ces organes.....	p. 28
B. Développement de l'oeil privé du lobe optique.....	p. 35
1 - Section des fibres post-rétiniennes.....	p. 35
2 - Ablation élective du massif d'accroissement externe du lobe optique.....	p. 37
3 - Ablation du lobe optique.....	p. 39
C. Développement du lobe optique privé de l'oeil. Effet de la résection partielle de la zone d'accroissement oculaire..	p. 41
D. Développement de l'oeil éloigné de la tête : Transplan- tation hétérotope de la zone d'accroissement oculaire....	p. 45
E. Discussion.....	p. 48
1 - Influence du lobe optique sur la croissance et la différenciation de l'oeil.....	p. 48
2 - Influence de l'oeil sur la croissance et la différenciation du lobe optique.....	p. 49
3 - Croissance des fibres post-rétiniennes.....	p. 52
4 - Etude de cas de morphogenèse surnuméraire ou anormale.....	p. 54
F. Conclusion de la deuxième partie.....	p. 56

<u>Troisième partie</u> : Régulation hormonale de la croissance de l'oeil	p. 58
A. Etude du cycle mitotique au cours d'un stade larvaire et de la métamorphose.....	p. 58
B. Effet de l'ablation des glandes de mue sur le développe- ment de l'appareil visuel.....	p. 63
Technique opératoire.....	p. 63
Résultats.....	p. 64
Discussion.....	p. 68
a. Taux d'ecdysone dans les larves permanentes...	p. 68
b. Relation entre les divisions cellulaires et la présence d'ecdysone.....	p. 69
c. Persistance de l'activité de la zone d'accrois- sment oculaire et du massif d'accroissement externe en l'absence d'ecdysone.....	p. 70
Conclusion.....	p. 71
C. Action d'un mimétique de l'hormone juvénile sur la métamorphose de l'appareil visuel.....	p. 73
Technique opératoire.....	p. 74
Résultats.....	p. 74
Discussion.....	p. 77
a. Zone d'accroissement oculaire. Massif d'accroissement externe.....	p. 78
b. Le tégument céphalique, la cuticule.....	p. 80
c. La lame ganglionnaire.....	p. 80
D. Conclusion. Rôle de l'ecdysone et de l'hormone juvénile dans le contrôle hormonal de la croissance de l'appareil visuel.....	p. 82
CONCLUSION GENERALE.....	p. 84
RESUME.....	p. 86
BIBLIOGRAPHIE.....	p. 87

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

L'appareil oculaire présente dans la classe des Insectes un aspect très polymorphe, depuis l'oeil de certaines fourmis formé de quelques ommatidies jusqu'aux yeux composés d'Odonates ou de Diptères comptant des milliers de facettes. Ces organes présents dès l'éclosion chez de nombreuses espèces, s'accroissent d'une manière continue pendant la vie larvaire, alors que chez la plupart des Insectes Holométaboles ils ne s'organisent que pendant la métamorphose à partir des disques imaginaires larvaires.

Ce polymorphisme a suscité des travaux de nombreux auteurs qui, depuis VIALLANES (1884-1891), BAUER (1905) et KOPEC (1922), se sont intéressés aux problèmes posés par la croissance des différents organes de l'appareil oculaire. Il nous a paru intéressant de reprendre **sous ses différents aspects** l'étude de ce développement chez les Odonates Anisoptères, à la fois du point de vue morphogénétique et hormonal. Ces Insectes Hétérométaboles qui présentent la particularité d'une métamorphose oculaire importante ont, en outre, l'avantage, en raison de la grande taille de leurs yeux, de permettre des interventions chirurgicales difficilement réalisables chez d'autres espèces et de se prêter, grâce à une disposition anatomique particulière des glandes de mue, à une ablation élective de ces glandes endocrines.

Nous étudierons donc dans une première partie concernant l'oeil composé et le lobe optique, à l'exclusion des ocelles, les modifications histologiques de l'appareil oculaire au cours du développement postembryonnaire. Ces données à caractère descriptif serviront de base à une étude de morphogenèse expérimentale, objet de la deuxième partie, au cours de laquelle nous avons réalisé plusieurs types d'opérations dans le but de mettre en évidence les interactions des différents constituants de l'appareil oculaire. Enfin dans la troisième partie nous étudierons le rôle joué au cours du développement par les deux hormones réglant la croissance et la différenciation des Insectes : l'ecdysone et l'hormone juvénile. En prenant comme point de départ les observations du rythme de développement de l'oeil et du lobe optique, le problème du contrôle endocrinien de la croissance oculaire sera abordé par des interventions perturbant l'équilibre hormonal des larves avant ou en cours de métamorphose.

MATERIEL ET TECHNIQUE

MATERIEL

Le matériel est représenté par trois espèces d'Odonates Anisoptères de la famille des Aeschnidae.

La morphogenèse et la croissance des yeux et des centres optiques ont été étudiées sur l'espèce Aeschna mixta (LATREILLE). L'évolution de ces organes à l'avant-dernier stade et pendant la métamorphose a été suivie chez des larves d'Aeschna cyanea (MULL.). L'étude expérimentale a été réalisée sur des larves de cette dernière espèce ainsi que d'Anax imperator (LEACH.).

TECHNIQUE GENERALE

Elevage : Les larves d'Aeschna mixta proviennent d'un élevage ab ovo réalisé à partir de la ponte en laboratoire d'une femelle. Les larves d'Aeschna cyanea et d'Anax imperator ont été capturées dans la nature et élevées dans des récipients contenant de l'eau déchlorée, placées dans une salle à la température moyenne de 22° C et soumises à une photopériode de 16 heures de lumière pour 8 heures d'obscurité. L'alimentation des larves se composait de larves de Chironomes.

Préparation et utilisation du matériel : Les larves ont été sacrifiées par décapitation dans du liquide physiologique, et les têtes incisées légèrement afin de faciliter la pénétration du fixateur, à savoir du Bouin alcoolique ou du Bouin Hollande. Après deshydratation et séjour d'au moins 48 heures dans de l'alcool butylique qui ramollit la cuticule, les pièces ont été incluses dans de la paraffine sous vide. Les coupes de 7 μ d'épaisseur ont été colorées par différentes techniques topographiques (hémalun éosine, rouge nucléaire picro-indigo-carmin, hématoxyline de GROAT) et, pour des usages particuliers, par des techniques spéciales (fuchsine paraldéhyde de GABE pour la recherche des neurosécrétions ; imprégnation à l'argent dérivée de la technique de HOLMES pour la mise en évidence des structures nerveuses).

Le volume des organes a été obtenu, après dessin des coupes à la chambre claire et mesure des surfaces au planimètre, en effectuant le produit de la surface par l'épaisseur et le nombre de coupes. Lorsqu'était envisagée la comparaison du volume de deux organes, nous n'avons pas jugé utile de calculer les valeurs réelles de volume et nous nous sommes contenté de comparer

la surface des dessins obtenus.

Lors des opérations chirurgicales quelques précautions ont été observées afin d'abaisser le taux de mortalité par infection : le tégument des larves a été rendu stérile par bain d'une nuit dans de l'eau contenant des antibiotiques. L'opération effectuée dans des conditions stériles a été suivie de la mise en chambre humide des larves pendant quelques heures.

Certaines techniques particulières seront exposées au cours de ce mémoire, afin de ne pas dissocier : techniques et résultats, intimement liés dans certains cas.

Pour la commodité de l'exposé les abréviations ADS et DS représenteront l'avant-dernier et le dernier stade larvaire respectivement, stades qui ont fait l'objet de l'étude la plus approfondie.

PREMIERE PARTIE

I - ETUDE DESCRIPTIVE DE LA CROISSANCE POST-EMBRYONNAIRE DE L'APPAREIL VISUEL.

Introduction

La structure et le développement de l'appareil visuel des Insectes ont fait l'objet de nombreuses études depuis les travaux classiques de BERGER (1878), de VIALLANES (1884) et de CAJAL et SANCHEZ (1921). Certains auteurs se sont particulièrement attachés à la croissance de l'oeil proprement dit chez de nombreuses espèces d'ordres différents : Hyménoptères, Coléoptères, Orthoptères (BERNARD, 1937), Lépidoptères (WOLSKY, 1949, 1956), Diptères (WHITE, 1961, 1963), Hémiptères (LUDTKE, 1940 ; YOUNG, 1969). D'autres auteurs ont étudié les lobes optiques d'espèces variées : représentants de nombreux ordres (PANOV, 1960), Orthoptéroïdes (PFLUGFELDER, 1947 ; MALZACHER, 1968 ; CLOAREC, 1968), Diptères (SATIJA et coll., 1967), Hyménoptères (LUCHT-BERTRAM, 1962), Lépidoptères (NORDLANDER et EDWARDS, 1968, 1969). Les travaux relatifs aux Odonates sont dûs à ZIMMERMANN (1913) qui a étudié la structure des ommatidies, et à VIALLANES (1884) et ZAWARZIN (1914) qui se sont plus particulièrement intéressés à l'architecture fine des lobes optiques. Ces auteurs en décrivent surtout la structure à un stade donné, sans insister sur l'évolution de ces organes pendant la croissance. C'est pour apporter quelques compléments à ces données déjà anciennes, ainsi qu'à celles de RICHARD et GAUDIN (1959) sur la croissance volumétrique des lobes optiques et à celles de LEW (1934) sur les déplacements d'ommatidies au cours de la croissance que nous avons repris l'étude de l'évolution de certains organes de l'appareil visuel au cours du développement post-embryonnaire. En plus de son intérêt descriptif, cette étude servira de base à des interventions expérimentales relatives à des problèmes de morphogenèse et d'endocrinologie.

A - RAPPEL DE LA STRUCTURE DE L'APPAREIL VISUEL DES ODONATES :

D'après les travaux précédemment cités et que nous pouvons entièrement confirmer, la structure de l'appareil visuel d'une larve d'Odonate Anisoptère peut être schématisée de la manière suivante (Pl. I et II).

Chaque ommatidie (Pl. II, fig. b-c) est formée d'un empilement de cellules que l'on peut grouper, du point de vue de leur fonction, en une partie dioptrique et une partie photosensible. La partie dioptrique se compose de quatre cellules cristalliniennes groupées en un cristallin, de deux cellules

PLANCHES I et II - Structure de l'appareil visuel.

Ia, IIa - Vue d'ensemble (G x 52).

Ib - Zone d'accroissement oculaire. Remarquer les mitoses et le clivage précoce des cellules en deux couches (flèches) (G x 320).

Ic - Lamelle ganglionnaire formée de trois zones superposées (G x 180).

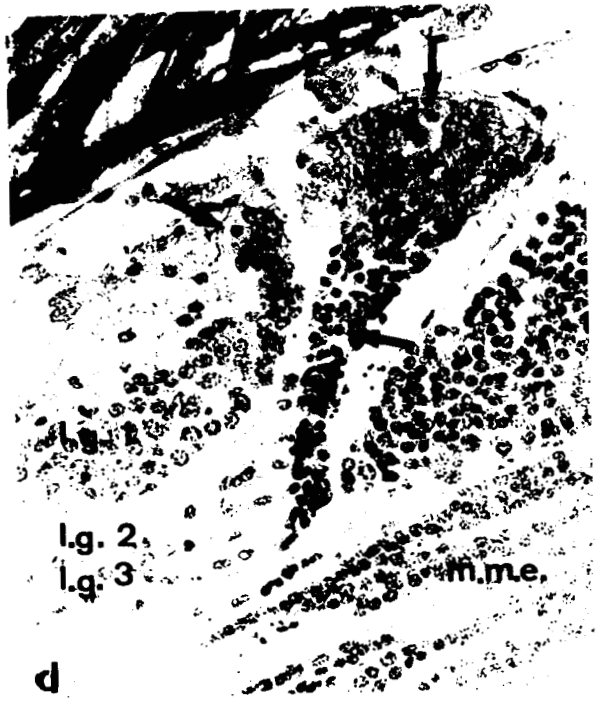
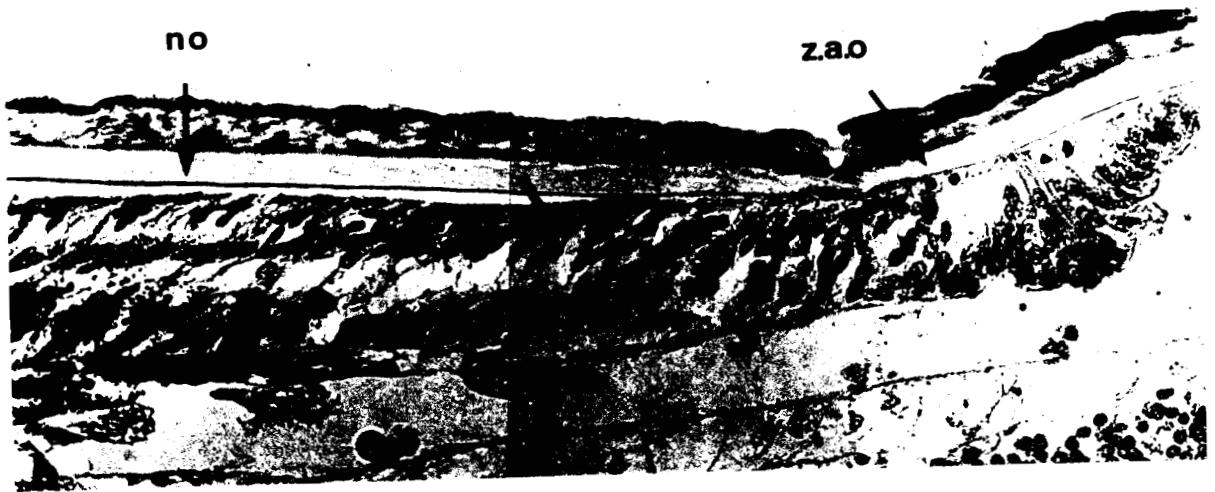
Id - Massif d'accroissement externe ; nombreuses mitoses (flèches) (G x 320).

IIb et c - Structure de l'ommatidie (G x 245).

-
- c.e., c.i. : chiasmas externe et interne.
co. : cornéule.
cr. : cristallin.
f. : fibres post-rétiniennes.
lg1, lg2, lg3 : couches externes, moyenne, interne, de la lame ganglionnaire (lg).
lo. : lobe optique.
m.a.e., m.a.i. : massifs d'accroissement externe, interne.
m.b. : membrane basale.
m.m.e., m.m.i. : masse médullaire externe, interne.
n.c.r. : noyau des cellules cristalliniennes.
no. : néommatidies.
NpI, NpII : Noyau des cellules pigmentaires principales, accessoires.
Nr. : Noyau des cellules rétiniennes.
O. : Œil.
P. : Protocérébron.
r. : cellule rétinienne.
R. : Rhabdome.
t. : trachée.
z.a.o. : zone d'accroissement oculaire.

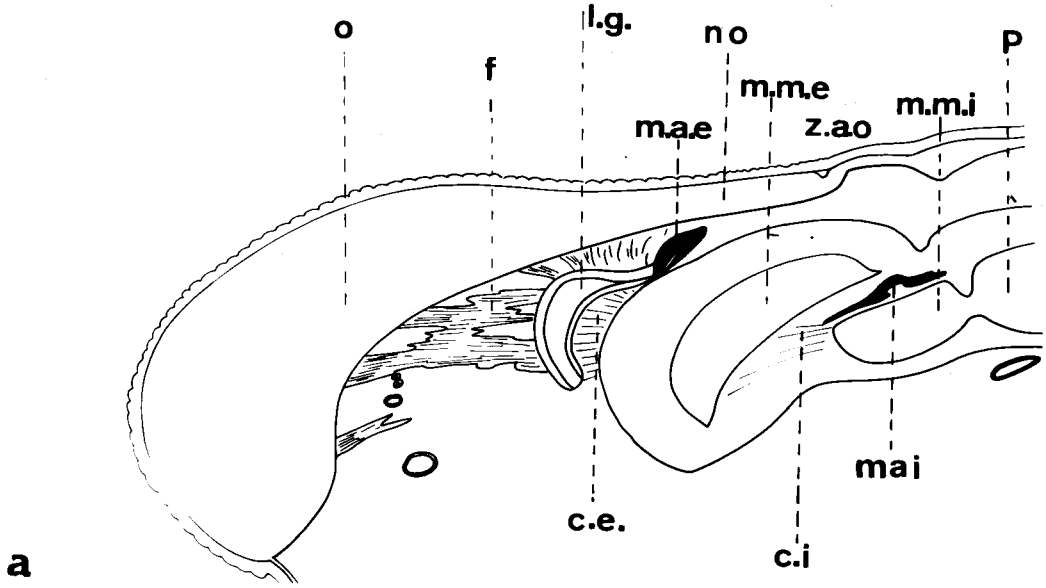


a



d

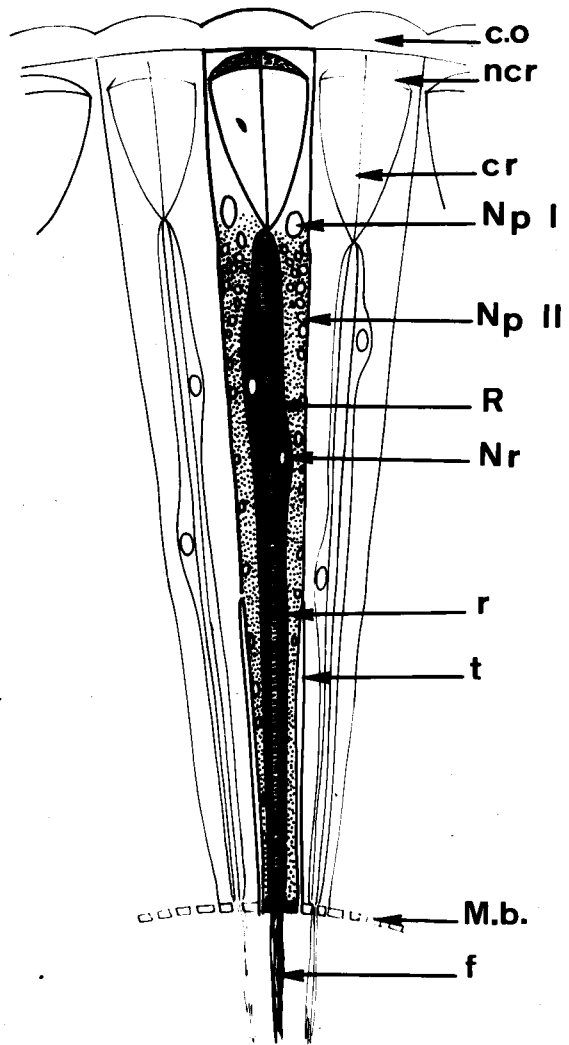
BU
LITE



a



b



c

pigmentaires principales ayant un rôle cornéagène, et enfin de nombreuses petites cellules pigmentaires accessoires étagées à différents niveaux dans l'ommatidie. La partie photosensible est formée d'un nombre assez mal connu de cellules rétiniennes ou retinulae (huit selon ZIMMERMANN, 1913) entourant un rhabdome axial et donnant chacune naissance à une fibre nerveuse sensorielle.

Ces fibres sensorielles "post rétiniennes" issues des ommatidies, après avoir traversé, d'une part la membrane limitante interne de l'oeil, d'autre part la zone de lacunes séparant celui-ci du lobe optique correspondant, pénètrent en faisceaux dans le ganglion optique le plus externe, la lame ganglionnaire (l.g.) ou ganglion optique I. Les fibres y sont relayées une première fois, se croisent (chiasma externe) avant d'aboutir au ganglion optique II, la masse médullaire externe (m.m.e.). De la même façon, après un second relai, la plupart des fibres qui en sortent subissent un second croisement (chiasma interne), pénètrent dans le ganglion III ou masse médullaire interne (m.m.i.) d'où, après une dernière zone synaptique, les fibres parviendront au protocérébron par le nerf optique. L'ensemble de ces trois ganglions optiques superposés constitue le lobe optique. En plus de ces fibres centripètes, existe dans les lobes optiques un petit nombre de fibres centrifuges se relayant également de ganglion en ganglion.

La croissance de l'appareil visuel ébauché chez l'embryon et qui se poursuit pendant tout le développement post-embryonnaire, intéresse l'oeil proprement dit et le lobe optique sous-jacent.

Une région particulière d'hypoderme céphalique, la zone d'accroissement oculaire (z.a.o.) à partir de laquelle se différencie continuellement de nouvelles ommatidies, accroît l'oeil par son bord antérieur et dorsal (Pl. I, fig. b). Dès leur sortie de la zone d'accroissement oculaire, les cellules néoformées se disposent en deux strates, dont les noyaux diffèrent par la taille et la coloration. La filiation et l'origine des différentes cellules constitutives d'une ommatidie à partir d'une cellule hypodermique souche n'ont pas été suivies chez la larve d'Odonate, une telle étude n'ayant été effectuée jusqu'à présent que sur la placode oculaire de l'embryon de fourmi par BERNARD (1937). Nous avons cependant remarqué que dans les ommatidies en voie de différenciation ou "néommatidies" les deux couches superposées correspondent d'une part aux éléments dioptriques pour les cellules les plus externes, d'autre part aux cellules rétiniennes pour les noyaux de la couche interne.

La croissance des lobes optiques résulte, d'une part de l'entrée dans le ganglion I des fibres post-rétiniennes issues des ommatidies nouvellement formées, d'autre part de l'activité mitotique de massifs de neuroblastes. Il existe dans chaque lobe optique deux massifs embryonnaires principaux : le "massif d'accroissement externe" (m.a.e.) situé à la jonction des ganglions I et II, le "massif d'accroissement interne" (m.a.i.) entre les ganglions II et III. Le massif d'accroissement externe (Pl. I, fig. d) est une lame de neuroblastes repliée sur elle-même en forme de gouttière renversée, en continuité, d'une part avec la lame ganglionnaire, d'autre part avec la masse médullaire externe. Les neuroblastes, comme l'ont montré BAUER (1904), PANOV (1960), NORDLANDER et EDWARDS (1969), engendrent par division asymétrique des cellules mères ganglionnaires qui se diviseront elles-mêmes en cellules ganglionnaires.

Les processus histogénétiques de mise en place de la lame ganglionnaire et des masses médullaires ayant fait l'objet d'une étude antérieure (MOUZE - D.E.A., 1967), on n'aura recours à ce travail que dans la mesure où les données apportées ont été indispensables à notre étude expérimentale. En particulier, nous avons pu montrer que les neurones issus du bord externe du massif d'accroissement externe se disposent de façon à former la structure typique de la lame ganglionnaire larvaire. Celle-ci comprend trois couches qui sont de l'extérieur (oeil) vers l'intérieur (cerveau) : (Pl I fig c x d)

- la couche externe nucléée (lg_1) découpée en lobules par la pénétration des fibres post-rétiniennes
- la couche moyenne fibreuse et anhiste (lg_2)
- la couche interne (lg_3) formée d'une mince couche de noyaux.

Par son bord interne le massif d'accroissement externe de la larve d'Odonate émet des files de neurones, qui, après une courte migration en profondeur, viennent accroître la masse médullaire externe. Nos observations qui rejoignent les conclusions de PFLUGFELDER (1958) sur Carausius, de MALZACHER (1968) sur l'embryon de Carausius et de Periplaneta, et de NORDLANDER et EDWARDS (1969) sur Galleria confirment le schéma général de la croissance de l'appareil visuel des Insectes (fig. 1).

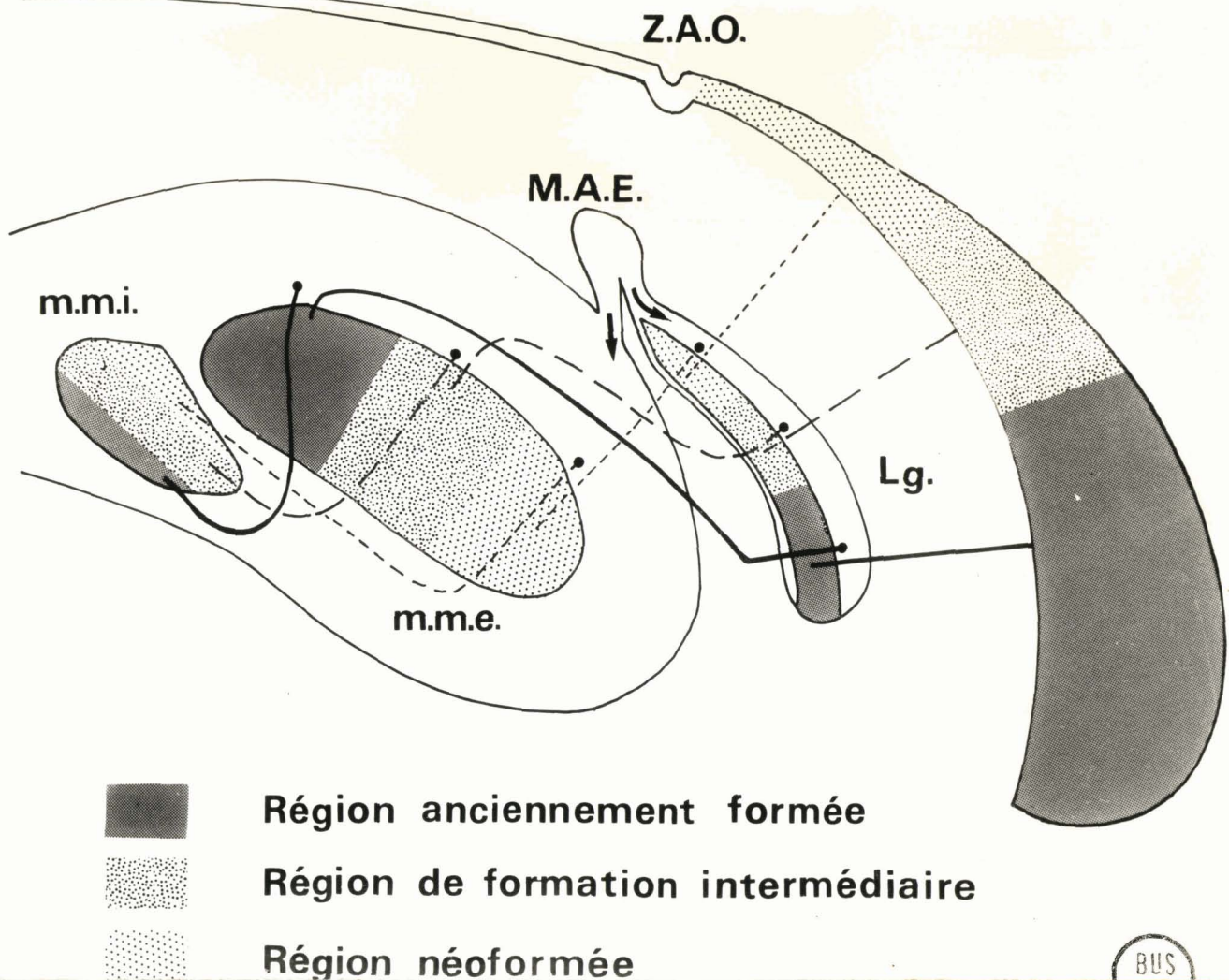


Fig. 1 : Relation entre la chronologie de la mise en place et la position ultérieure des cellules des lobes optiques (d'après PFLUGFELDER - MALZACHER NORDLANDER et EDWARDS).

Dans la présente étude, en plus de la zone d'accroissement oculaire, nous nous sommes particulièrement intéressé au massif d'accroissement externe et à la lame ganglionnaire qui en est issue pour plusieurs raisons :

- d'une part, ces deux formations sont relativement bien individualisées, notamment le massif d'accroissement externe comparé à son homologue plus interne dans le lobe optique, ce qui en permet une étude plus précise.
- d'autre part, leur position externe immédiatement sous-jacente aux yeux permettra d'étudier d'une façon plus directe les relations s'établissant entre l'oeil et le lobe optique au cours de la croissance.
- enfin, l'évolution du massif d'accroissement et de la lame ganglionnaire ayant été peu étudiée chez les autres Insectes, il était particulièrement intéressant de suivre leurs transformations chez les Odonates où l'appareil oculaire est extrêmement développé.

B - CROISSANCE DE L'APPAREIL VISUEL LARVAIRE DEPUIS L'ECLOSION JUSQU'A LA METAMORPHOSE.

1 - Morphogenèse de l'oeil et du lobe optique

Les travaux de VIALLANES (1891) sur l'embryon de Mantis, de PFLUGFELDER (1947) et de MALZACHER (1968) sur l'embryon de Carausius ont montré que l'appareil visuel des Hétérométaboles, constitué au cours du développement embryonnaire, a déjà acquis sa structure typique. L'oeil et le lobe optique dérivent de territoires voisins dans l'oeuf (SEIDEL, 1936), leur différenciation et leur mise en place s'effectuant de manière tout à fait parallèle et coordonnée. Comme il a déjà été signalé (VIALLANES, 1884 ; RICHARD et GAUDIN, 1959), l'appareil visuel d'une larve néonate d'Aeschna cyanea est absolument complet, que ce soit au niveau de l'oeil ou des ganglions optiques, les seules différences avec une larve âgée résidant dans la position et la taille relative de ses constituants.

a) L'oeil et sa zone d'accroissement

Les Odonates Anisoptères possèdent des yeux composés en position latérale, reconnaissables dès le stade embryonnaire par leur pigmentation foncée. Ne comptant que quelques dizaines d'ommatidies chez les larves néonates, ils ont la forme de petites cupules accolées aux côtés de la tête. A la suite des mues larvaires, la région dorsale postérieure des yeux va se rapprocher progressivement de l'axe médian céphalique, et, chez la larve âgée, ceux-ci couvriront une très grande surface de la tête (fig. 2).

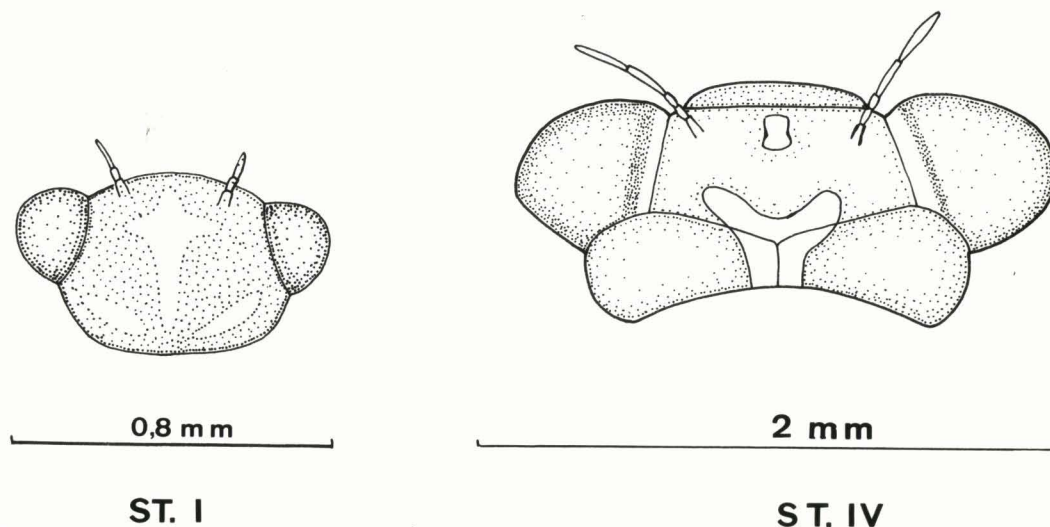


Fig. 2 : Têtes de larves d'Aeschna cyanea aux st. I, IV - Vue dorsale.



L'aspect externe de la croissance de l'oeil des larves d'Odonates a été étudiée pour la première fois par LEW (1934) qui a montré la formation des ommatidies à partir d'une zone hypodermique visible dorsalement et longeant le bord interne et médian de l'oeil ("Budding zone"). Cette zone d'accroissement oculaire des larves d'Odonates, étudiée par SCHALLER (1964) et observée sous une forme plus ou moins différente chez de nombreux Insectes (LUDTKE, 1940 ; SATO, 1953 ; HYDE, 1966) apparaît extérieurement comme une frange de cuticule plissée faisant la transition entre les facettes de l'oeil et la cuticule plus lisse de la tête.

La reconstitution de l'oeil d'Aeschna mixta à différents stades larvaires montre que la zone d'accroissement oculaire remonte progressivement sur le bord interne de l'oeil pour devenir essentiellement dorsale et antérieure à l'approche de la métamorphose (Pl. III).

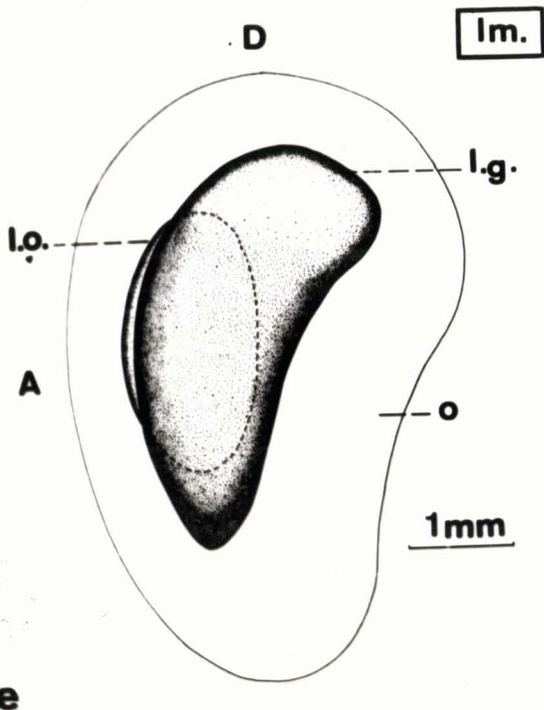
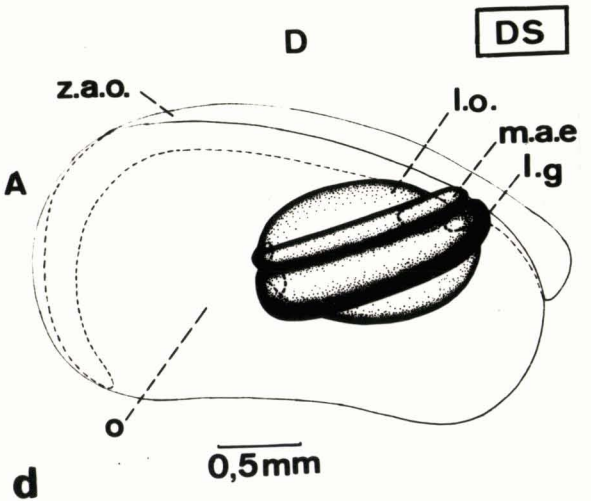
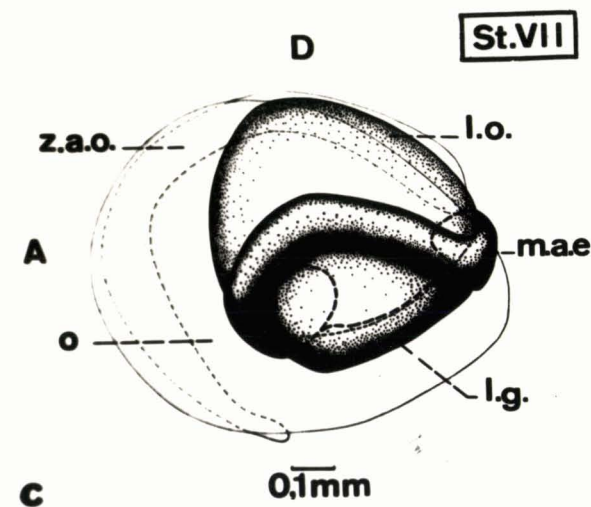
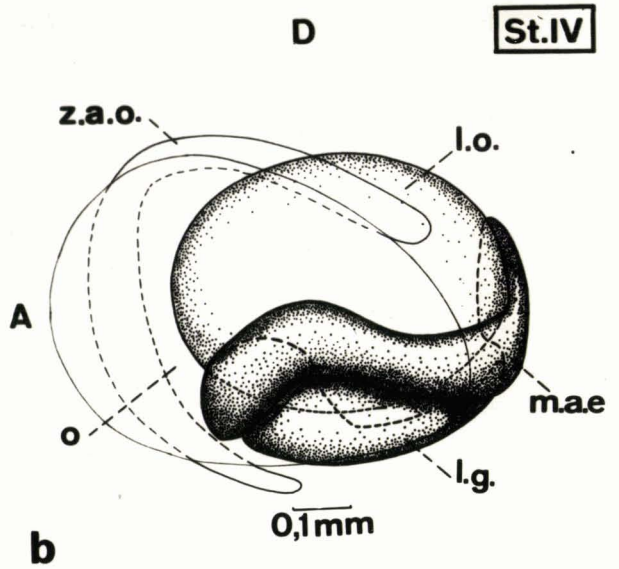
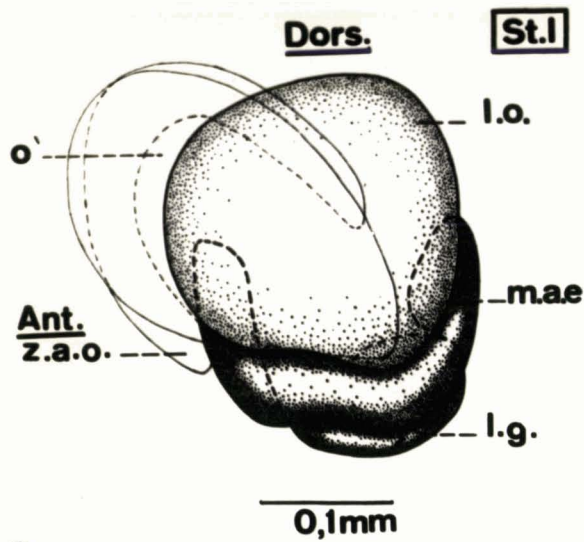
Comme il a été vu chez différents Insectes Hétérométaboles (Orthoptères par VOLKONSKY, 1938 ; Hétéroptères par LUDTKE, 1940 et YOUNG, 1969; Odonates par SCHALLER, 1960) cet accroissement en surface de l'oeil se traduit par l'apparition de stries oculaires foncées correspondant à l'ensemble des ommatidies formées pendant les intermues successives ; le nombre de bandes parallèles au bord interne et frontal de l'oeil augmente par apposition d'une unité nouvelle après chaque mue. En plus du processus d'adjonction de nouvelles ommatidies, l'oeil s'accroît par augmentation de la taille de tous les éléments ommatidiens, en particulier des facettes (TEISSIER, 1926 ; BERNARD, 1937 ; YOUNG, 1969).

Enfin, au cours des derniers stades larvaires une nouvelle zone vient s'adjoindre aux bandes d'ommatidies sur la face dorsale des yeux. Cette formation (zone X de LEW), recouverte d'une cuticule sans facettes, d'aspect godronné et qui présente une pigmentation incomplète chez Aeschna ou nulle chez Anax, jouera un rôle essentiel au cours de la métamorphose.

b) Le lobe optique

Cette formation subit au cours de la vie larvaire des modifications de taille, de position et de structure qui vont de pair avec la croissance de l'oeil.

Les transformations affectant en particulier la taille et la position relative des massifs et organes étudiés apparaissent très nettement sur les modèles de lobe optique et d'oeil, reconstitués à partir de coupes sériées de larves à plusieurs stades du développement. On remarque, en outre, une remontée progressive des lobes optiques par rapport au cerveau, ce mouvement étant parallèle à la croissance en direction dorsale des yeux (Pl. III et Pl. IV).

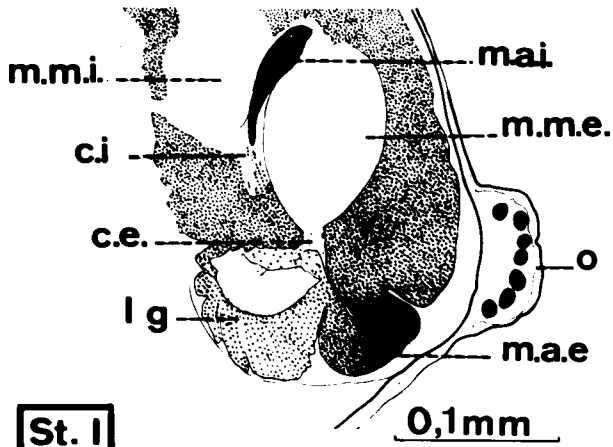


Evolution de la structure de l'appareil visuel au cours de la vie larvaire et chez l'imago.

Pl. III Reconstitution du lobe optique gauche et de l'oeil

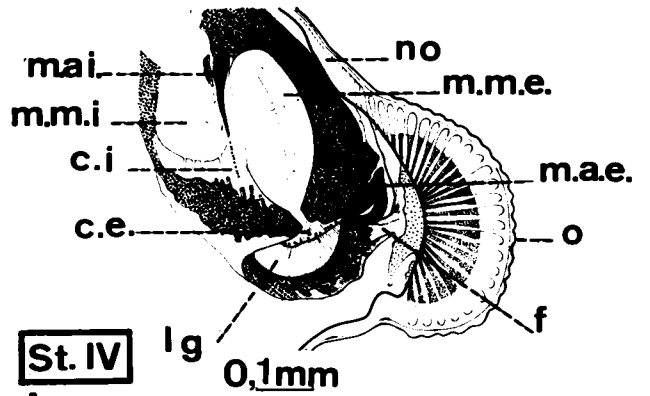
Pl. IV Coupe transversale de l'oeil et du lobe optique droit

(mêmes abréviations que pour les Pl. I et II).



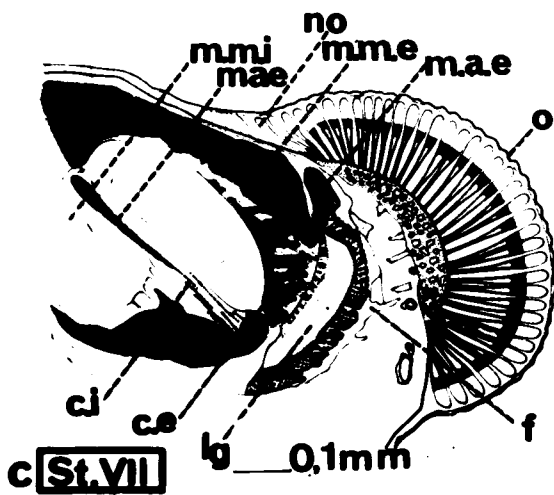
St. I

a



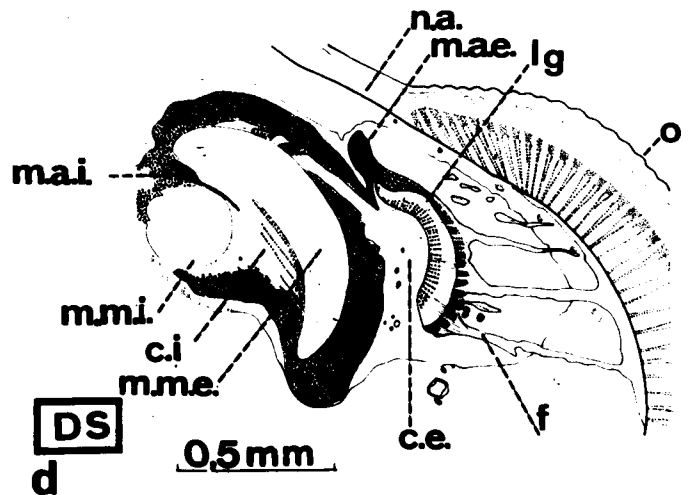
St. IV

b



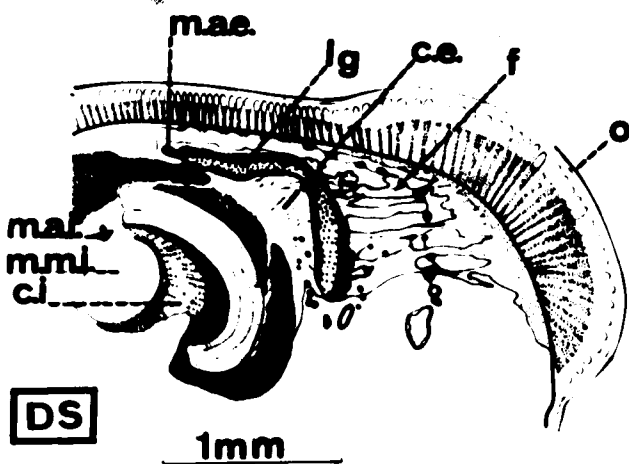
St. VII

c



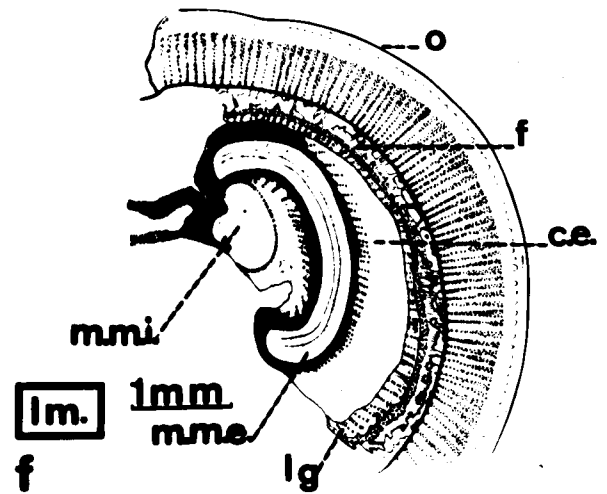
DS

d



DS

e



Im.

f

L'étude biométrique sur Aeschna mixta montre d'une part que l'augmentation de volume des lobes optiques est très importante (taux d'accroissement constant de 1,55 entre chaque mue dans un développement en 10 stades), d'autre part que les lobes optiques présentent une allométrie de croissance fortement majorante (coefficient 1,67 par rapport au cerveau). Celle-ci, comparée à la croissance du cerveau prise comme référence (coefficient 1) et à celle des yeux (coefficient d'allométrie 2,33), occupe une position intermédiaire à rapprocher de la position topographique de l'organe (fig. 3).

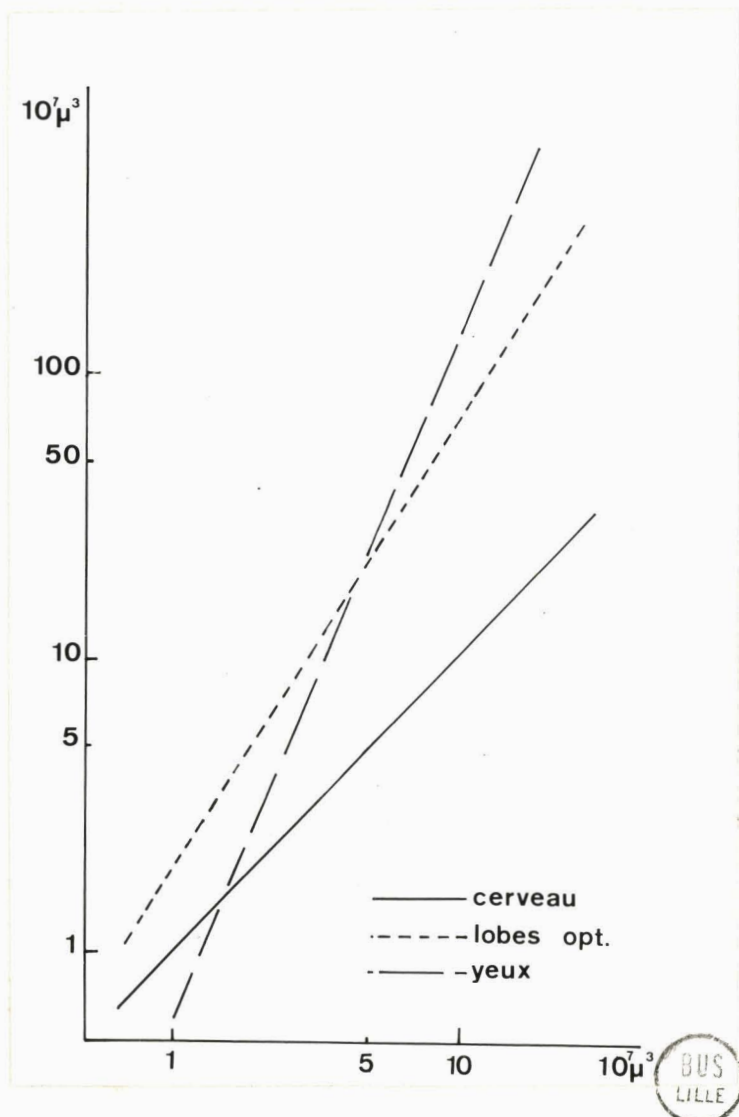


Fig. 3 :
Croissance des yeux et des lobes optiques en fonction du volume du cerveau (coordonnées logarithmiques)

L'activité du massif d'accroissement externe est continue depuis le stade de la larve néonate jusqu'au terme de la métamorphose de l'oeil. La différenciation des cellules du massif d'accroissement externe, qui change lui-même d'emplacement et de forme, conditionne les modifications de forme

et de structure de la lame ganglionnaire, et les connexions de celle-ci avec l'oeil d'une part, avec la masse médullaire ^{externe} d'autre part.

Chez une larve du stade I le massif d'accroissement externe, bien que peu individualisé, a déjà sa forme typique en gouttière ; il montre de nombreuses mitoses et sa continuité avec la lame ganglionnaire et la masse médullaire externe est visible. Au cours des stades suivants, le massif d'accroissement externe va s'individualiser peu à peu (Pl. IV). S'appuyant sur la lame ganglionnaire dont il accroît continuellement le bord dorsal, et sur la masse médullaire externe, il amorce en direction dorsale une progression notable surtout dans sa portion moyenne, suivant ainsi le déplacement de la zone d'accroissement oculaire. Parallèlement, la lame ganglionnaire qui s'aplatit en s'écartant des autres ganglions du lobe optique, se rapproche de l'oeil. Au début du dernier stade (avant le déclenchement de la métamorphose), le massif d'accroissement faisant fortement saillie à la surface du lobe optique, se trouve en position très dorsale, et la lame ganglionnaire à mi-distance entre l'oeil et la masse médullaire externe, présente la structure typique en trois couches déjà mentionnée.

Le déploiement et la remontée des lobes optiques, processus très général dans la croissance des Insectes, affecte tout particulièrement la lame ganglionnaire, qui, plaquée contre la masse médullaire externe chez la jeune larve, s'en écarte progressivement pour se rapprocher de l'oeil et constituer chez l'imago une sorte de "doubleur oculaire" (VIALLANES, 1884 ; HANSTROM, 1928 ; GIERYNG, 1965 ; CLOAREC et GOURANTON, 1965).

2 - Croissance de l'appareil visuel durant l'avant-dernier stade. Relations avec le phénomène de la mue.

Bien que la croissance oculaire et les déplacements relatifs du système nerveux céphalique se déroulent d'une manière progressive et continue au cours de la vie post-embryonnaire, il était intéressant de suivre ces modifications dans le détail pendant la durée d'un stade larvaire, afin de voir comment elles s'intègrent dans le processus de croissance discontinue de la capsule céphalique. En contrepartie, même si un stade larvaire ne représente qu'une petite partie du développement post-embryonnaire complet, qui peut compter plus de douze stades chez les Odonates, il est possible de retrouver pendant une intermue les principaux processus de la croissance oculaire, auxquels viennent toutefois se superposer certaines modifications liées au phénomène cyclique de la mue.

Technique :

Le choix s'est porté sur des larves d'Aeschna cyanea de l'avant dernier stade qui précède celui marqué par le phénomène de la métamorphose oculaire. La durée moyenne de ce stade étant approximativement de 14 jours dans des conditions optimales d'élevage, deux ou trois larves ont été sacrifiées tous les deux jours (19 larves au total) afin de couvrir l'intermue d'une manière satisfaisante. Les larves ont été soumises six heures avant la fixation à une injection de colchicine (en solution dans du liquide de Ringer au taux de 50 μ g de colchicine par gramme de poids frais) effectuée à heure fixe pour éviter l'influence d'un éventuel rythme nycthéméral sur le déroulement des mitoses. L'utilisation de la colchicine, dont l'action mitoclasique est bien connue et qui a été employée chez d'autres Arthropodes (Clitumnus par GUILLAUME, 1961), avait un double but : d'une part celui de mettre en évidence dans certains organes les rares mitoses qui auraient pu passer inaperçues, d'autre part de bloquer en métaphase les mitoses dans les zones ou massifs embryonnaires, ce qui en facilite le comptage et permet d'évaluer leur nombre avec une certaine précision.

Résultats :

a) L'oeil :

La zone de croissance oculaire, qui présente une activité mitotique permanente au cours de l'intermue, élabore d'une manière continue des cellules destinées à s'assembler en ommatidies. Celles-ci, s'ajoutant aux éléments précédemment formés, accroissent l'oeil en direction dorsale ; de ce fait, la zone d'accroissement, qui elle-même se trouve refoulée, progresse peu à peu vers l'axe médian céphalique. Les "néommatidies" se différencient progressivement comme le prouve l'apparition continue de nouveaux cristallins et rhabdomes, ainsi que l'extension sous-jacente du pigment rétinien. En plus des mitoses observées continuellement dans la zone d'accroissement oculaire, des divisions sont également visibles dans les cellules superficielles des néommatidies entre le troisième et le dixième jour du stade.

Un décollement cuticulaire très localisé et survenant très précocement au cours de l'intermue entraîne un léger plissement de la zone d'accroissement oculaire (fig. 4 a, b). Ce processus, caractérisé par la forme en

"gouttière" de cette zone, qui permettra un remodelage de la tête à l'issue

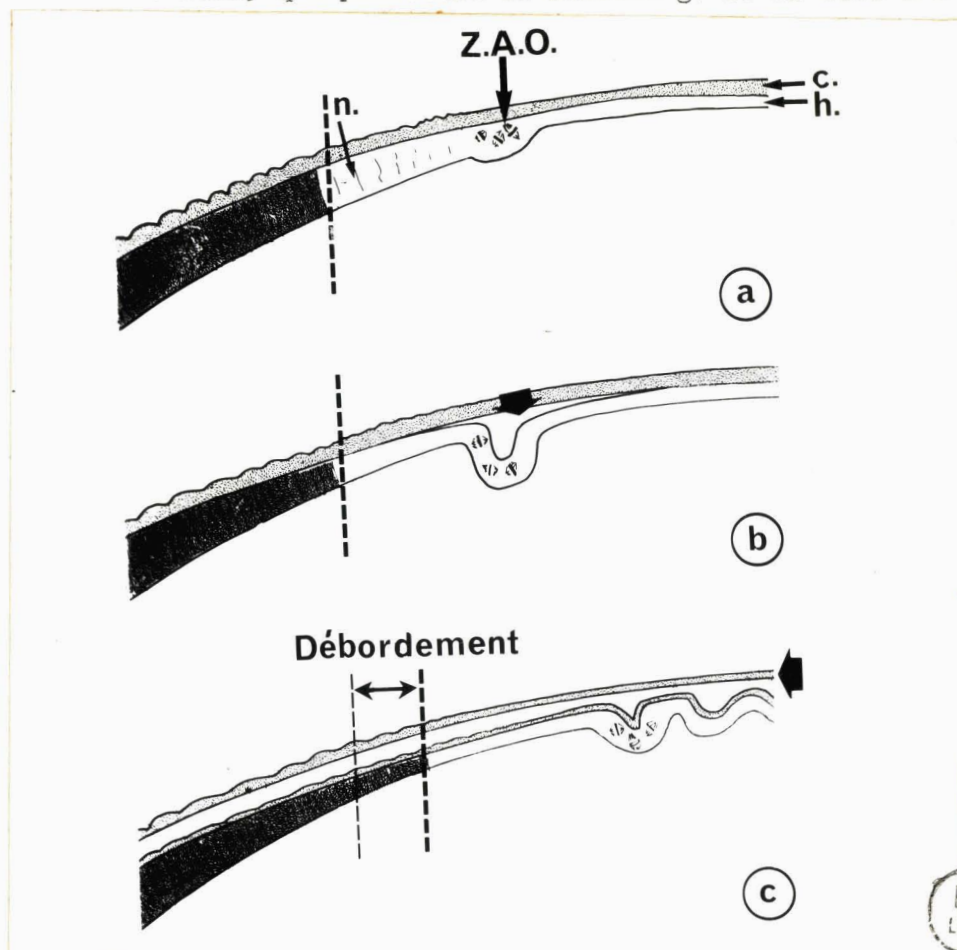


Fig. 4 : Schéma de l'évolution de la zone d'accroissement oculaire (z.a.o.) et de l'hypoderme céphalique (h) d'une larve au début (a), en cours (b) ou en fin de stade (c).

c : cuticule - n : néommatidies - z : zone d'accroissement oculaire -
h : hypoderme céphalique - → : décollement cuticulaire.

de l'exuviation, a également été observé par BOTT (1928) sur le Gyrinus et par LUDTKE (1940) sur Notonecta.

A la suite de ce décollement les yeux, fortement comprimés par l'adjonction continuelle de nouvelles ommatidies, vont pouvoir s'étendre vers la face dorsale de la tête, refoulant devant eux la zone d'accroissement oculaire (fig. 4, c). A ce processus de décollement cuticulaire, limité à la région oculaire, fait suite, en fin de stade, le décollement généralisé de la cuticule qui permet à l'hypoderme de se plisser, augmentant ainsi la surface de la tête, et de sécréter la nouvelle cuticule larvaire. Il en résulte un

glissement de l'oeil hors des limites qu'il avait en début de stade, phénomène bien visible extérieurement et qui permet de reconnaître une larve proche de la mue. Les mesures d'écartement des yeux dans la région postérieure de la tête illustrent le rapprochement progressif des aires oculaires en fonction de l'avancement en âge à l'intérieur du stade.

Age de la larve (en jours)	0	2	3	4	6	10	12	:
Ecartement des yeux (unités arbitraires)	5,4-5,8	5,0-5,0	4,5-4,5	5,0-5,0	5,4-4,0	4,0-4,0	4,6-4,0	:

Ces valeurs seront reprises dans la partie expérimentale et permettront de préciser l'évolution de larves au développement perturbé.

b) Le lobe optique :

Le lobe optique présente au cours de l'ADS une évolution parallèle à celle de l'oeil. L'activité mitotique continue des massifs d'accroissement entraînant une croissance progressive des lobes optiques, ceux-ci vont occuper un volume de plus en plus important à l'intérieur de la capsule céphalique. La lame ganglionnaire, dont la taille augmente, se déplie le long du lobe optique et se rapproche de l'oeil ; sa structure reste toutefois inchangée pendant le déroulement d'un stade larvaire. Enfin le massif d'accroissement externe lui-même va subir une légère ascension vers la face dorsale de la tête, suivant ainsi le déplacement de la zone d'accroissement oculaire.

Conclusion :

Il apparaît donc que les processus généraux de la croissance de l'appareil visuel durant la partie du développement post-embryonnaire précédant la métamorphose se retrouvent, toutes proportions gardées, au cours de chaque stade larvaire. Ceci se vérifie en particulier pour l'ascension en direction médio-dorsale des différentes zones et massifs d'accroissement, ainsi que pour la multiplication continue et la mise en place de nouvelles cellules. Cependant, l'obstacle causé par l'inextensibilité de la capsule céphalique nécessite la formation de replis hypodermiques qui permettent le déploiement des yeux au moment de la mue. De leur côté, les organes internes de la capsule céphalique, en particulier les lobes optiques, subissent un tassement en fin de stade qui plaque véritablement la lame ganglionnaire sous la face interne de l'oeil. Les perturbations causées par la croissance cuticulaire discontinue

disparaissent momentanément lors de la mue, comme le montre la tête de la larve du DS venant de subir l'exuviation et dont la structure est en tout point semblable, à la dimension près, à celle d'une jeune larve de l'ADS.

C - EVOLUTION DE L'APPAREIL VISUEL AU COURS DE LA METAMORPHOSE :

Introduction :

A la fin de la vie larvaire l'Insecte aborde une phase de transformations qui va le mener au stade adulte dont la morphologie et la biologie diffèrent radicalement de celles de la larve. La tête, et en particulier l'appareil visuel dont l'aspect variait relativement peu à chaque mue larvaire, subit une modification de forme et de taille très profonde dont une des plus frappantes est la présence chez l'imago d'Anisoptères d'yeux contigus sur la ligne médiane. Nous étudierons d'une part l'évolution des organes typiquement larvaires, et d'autre part les transformations de ceux qui, existant chez la larve, sont repris chez l'adulte.

Technique :

L'étude des transformations de l'appareil visuel a été effectuée à partir d'une série de larves élevées dans des conditions comparables à celles de l'ADS et traitées aussi à la colchicine, mais avec un temps d'action de 24 heures au lieu de 6 heures.

Le déroulement de la métamorphose peut être divisé en 8 étapes, dont la reconnaissance est basée essentiellement sur l'extension progressive des limites de l'oeil (fig. 5). Ces étapes définies par SCHALLER (1960) correspondent à des repères chronologiques constants dans les conditions habituelles d'élevage.

Résultats :

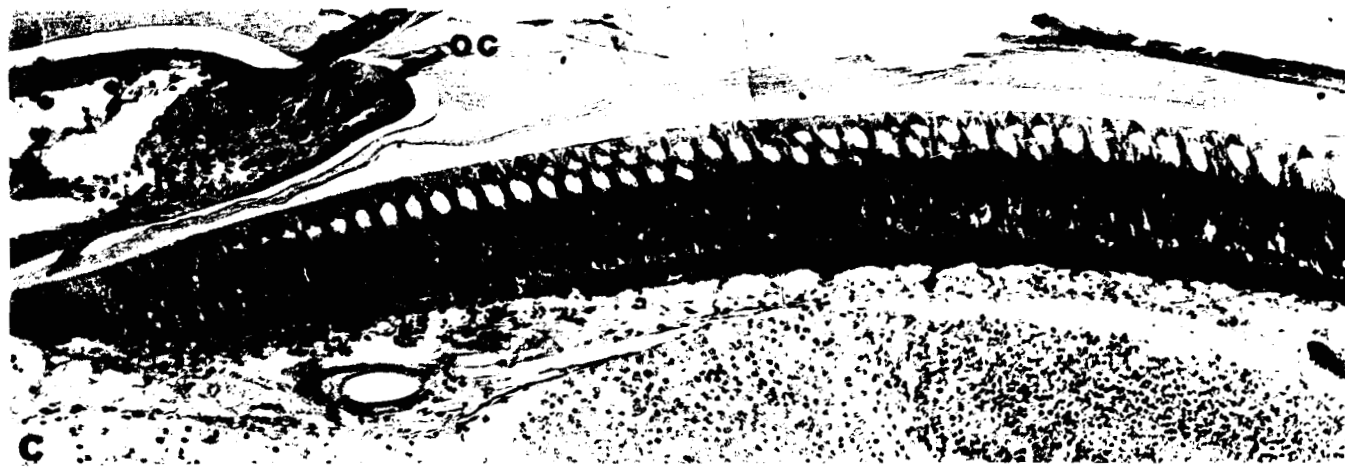
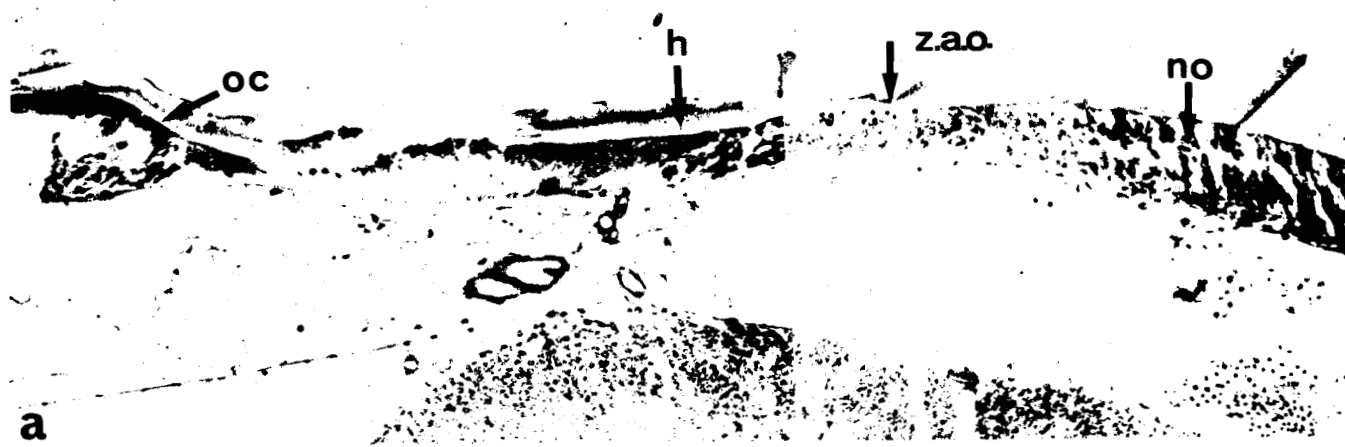
1 - Evolution des formations typiquement larvaire :

Il s'agit de deux zones à activité mitotique intense chez la larve et destinées à disparaître chez l'adulte.

a) La zone d'accroissement oculaire (Pl. V)

Elle présente au début du dernier stade une structure typiquement larvaire. Par un processus identique à celui qui gouverne la croissance oculaire "larvaire", cette zone d'accroissement va progressivement se déplacer vers le plan sagittal de la tête, ce qui se traduira extérieurement par un débordement oculaire croissant. Cependant, la forme en gouttière de cet organe va peu à peu s'estomper ; c'est ainsi qu'à l'étape 3 elle sera remplacée par une zone mal délimitée, de structure intermédiaire entre l'hypoderme et les néommatidies, mais que l'on peut néanmoins assimiler, par la présence de mitoses, à la zone d'accroissement oculaire. Cet aspect transitoire disparaîtra rapidement et, à l'étape 5, la zone d'accroissement oculaire ayant disparu, l'oeil sera pratiquement en continuité avec l'hypoderme céphalique, comme chez la future imago.

PLANCHE V : Evolution de l'hypoderme céphalique (h), de la zone d'accroissement oculaire (z.a.o.) et des néommatidies (no) de l'oeil droit durant la métamorphose - étapes 1 (a), 3 (b), 5 (c), 7 (d). (G x 170).



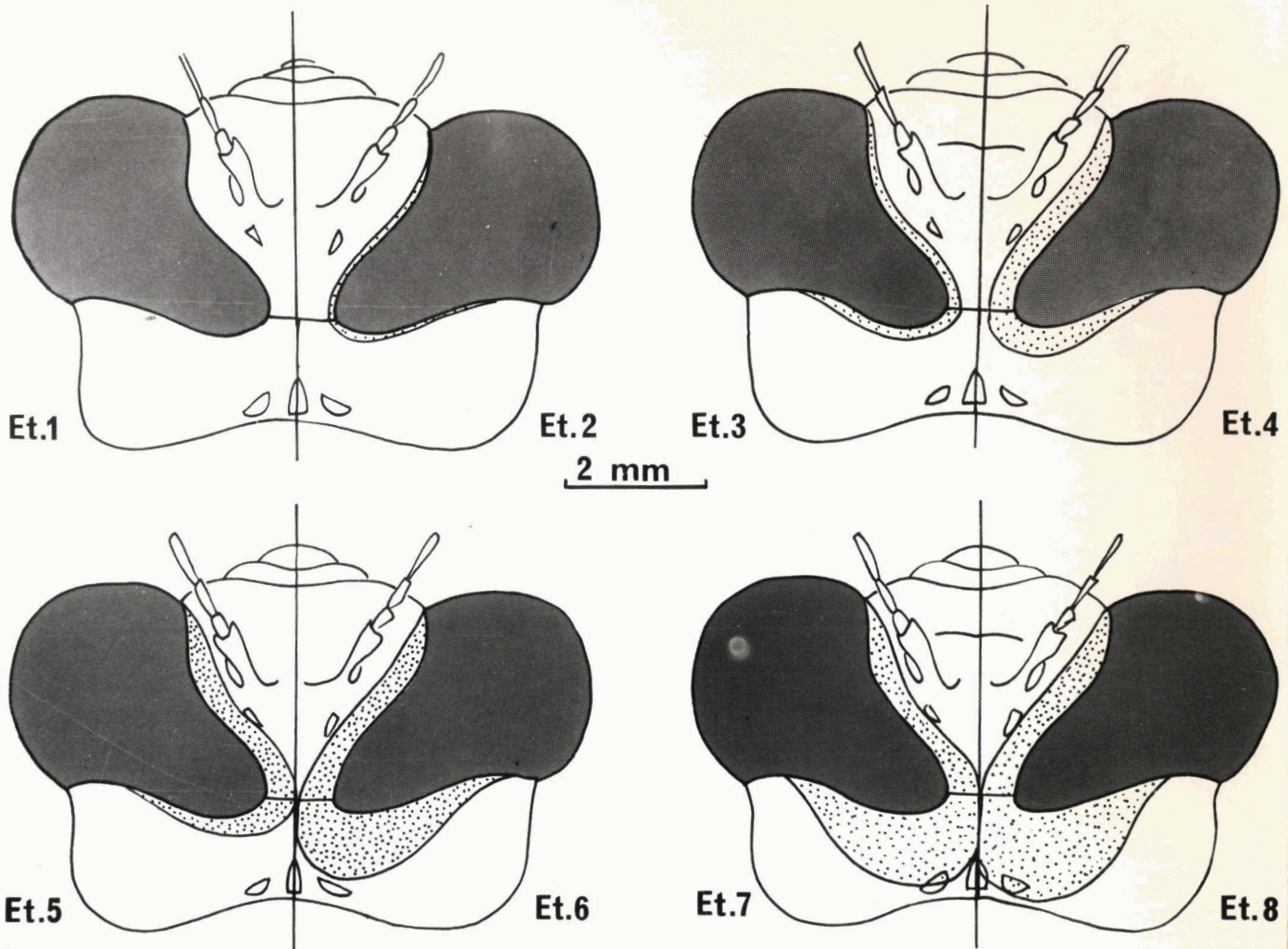


Fig. 5 : Etapes successives de la métamorphose de l'oeil au dernier stade (d'après SCHALLER).



b) Le massif d'accroissement externe (Pl. VI, fig. a-f)

Ce massif embryonnaire, qui occupe peu après la mue une position très dorsale sur le lobe optique et présente une structure typiquement larvaire, va progressivement s'épuiser au cours du DS. Nous avons évalué cette décroissance de volume en fonction de l'âge par estimation de la surface de douze coupes transversales effectuées au même niveau sur neuf larves d'âge croissant, les valeurs obtenues étant consignées dans le tableau et représentées par la courbe ci-dessous (fig. 6).

Age de la larve (en jours)	: 1	: 3	: 5	: 7	: 9	: 11	: 13	: 15	: 17	:
Etape correspondante: du débordement oculaire	: 1	: 1	: 1	: 2	: 3	: 3	: 4	: 5	: 6	:
Surface de 12 sec- tions du massif d'accroissement externe (unités arbitraires)	: 142	: 142	: 143	: 105	: 108	: 92	: 82	: 40	: 0	:

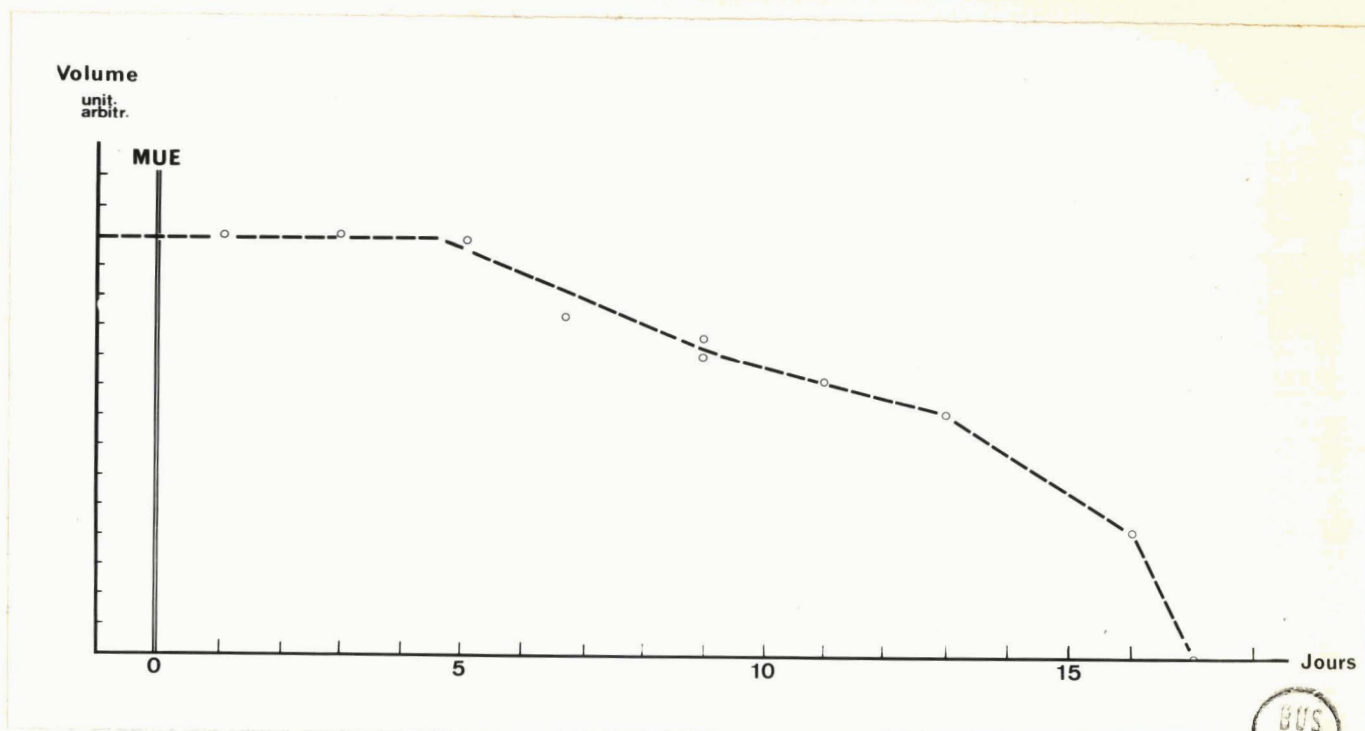


Fig. 6 : Volume du massif d'accroissement externe en fonction de l'âge au cours du dernier stade.

Il apparaît que la diminution de volume commence très tôt puisque la courbe, après un trajet horizontal au début du stade, commence à s'infléchir dès le 5ème jour. Cette décroissance se poursuit ensuite régulièrement et vers l'étape 5 (15ème-16ème jour) le massif d'accroissement est réduit à un mince bourrelet de cellules. La disparition complète de cet organe se produira vers l'étape 6 de la métamorphose oculaire.

Remarquons que le massif d'accroissement interne, dont l'étude est cependant plus malaisée que celle du massif d'accroissement externe, a une évolution et une disparition tout à fait comparable à celle du massif d'accroissement externe.

2 - Transformation des organes existant chez la larve et chez l'adulte :

Il s'agit d'une part de l'oeil, principalement de sa région dorsale qui formera la presque totalité de l'oeil adulte, et d'autre part de la lame ganglionnaire qui, des trois ganglions optiques, est celui qui subira les transformations les plus notables au cours de la métamorphose.

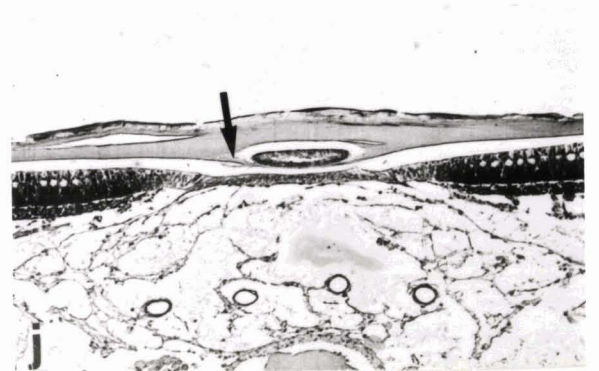
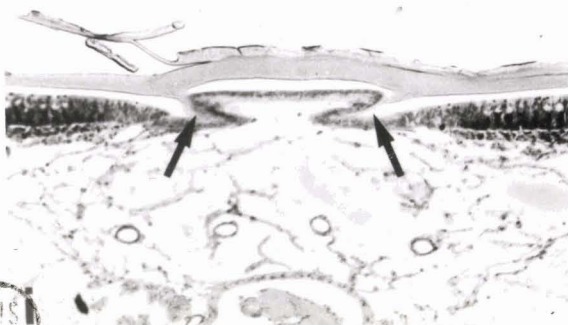
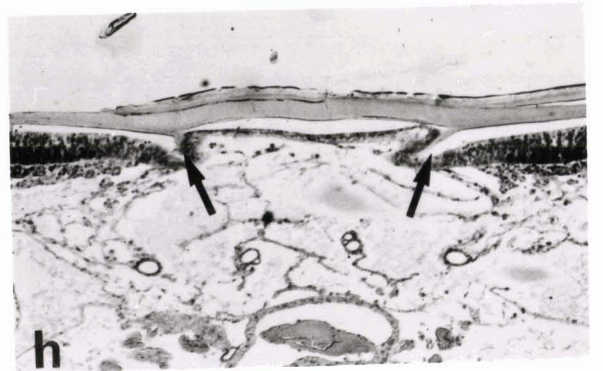
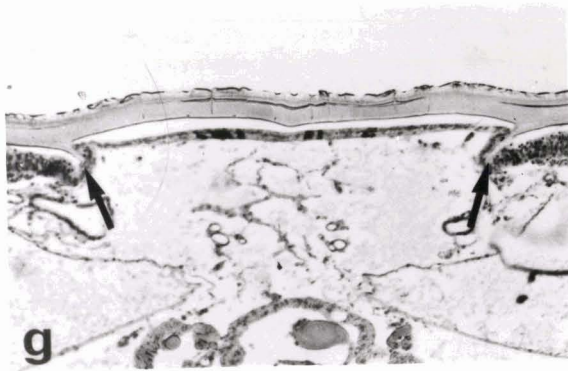
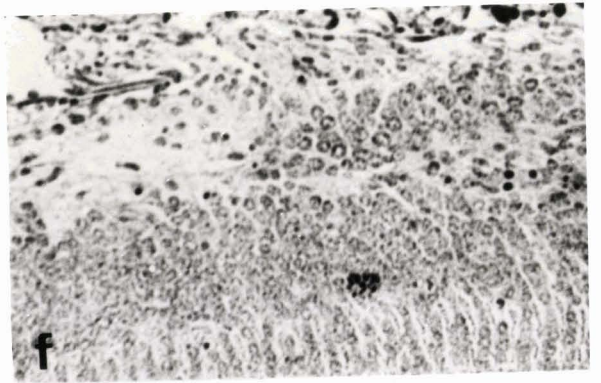
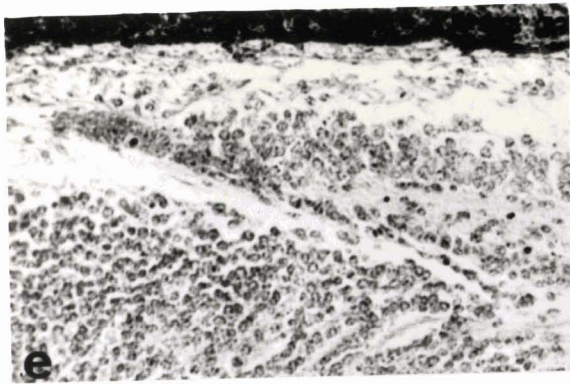
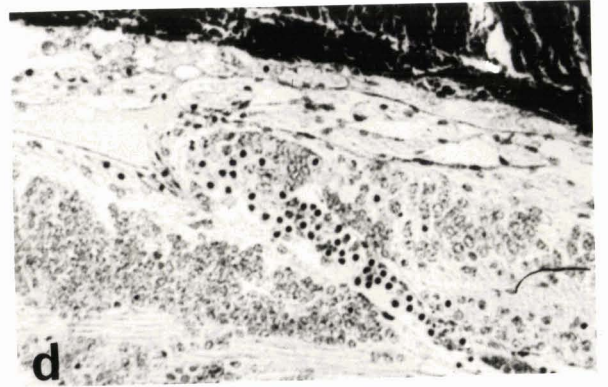
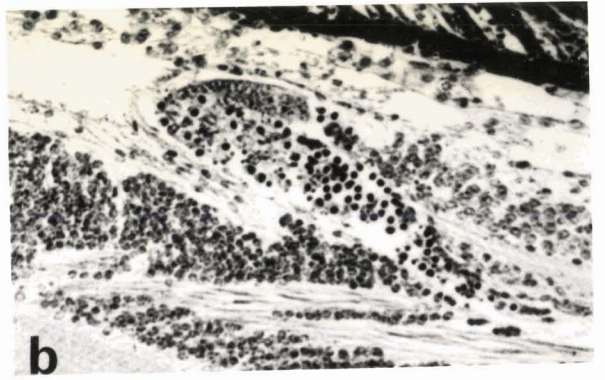
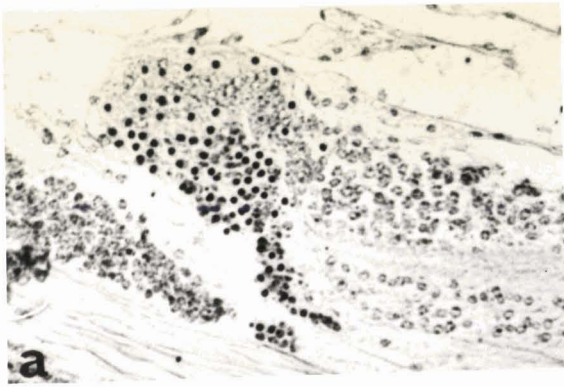
PLANCHE VI, a-f : Evolution du massif d'accroissement oculaire droit durant la métamorphose - étapes 1 (a), 2 (b), 3 (c) " (d), 5 (e), 7 (f) (G x 310).

PLANCHE VI, e-j ; PLANCHE VII, a-h : Evolution des formations cuticulaire (flèches) et de l'hypoderme céphalique en relation avec la métamorphose oculaire.

- Coupes transversales sériées d'avant en arrière (Pl. VI, e-j) dans la région céphalique axiale (étape 3) (G x 50).

PLANCHE VII :

- Coupes transversales au niveau de l'antenne gauche (Pl. VII, a-d) - étapes 1 (a), 3 (b), 4 (c), 7 (d) ; au niveau de l'ocelle latéral gauche (Pl. VII, e-h) - étapes 1 (e), 3 (f), 5 (g), 7 (h) (G x 52).





2500
LINE

2500
LINE

a) L'oeil :

Au début du dernier stade, la structure de l'oeil examiné à partir de son bord interne en direction latérale présente l'aspect suivant :

(Pl. VIII, fig. a, b, c) - (Pl. X, fig. a)

- la zone d'accroissement oculaire en "gouttière" présentant de nombreuses mitoses
- une région assez large composée de cellules dont la différenciation n'est pas encore visible
- une région où les cellules commencent à s'organiser en colonnes préfigurant les ommatidies dont les éléments les plus caractéristiques (cristallins et rhabdomes) ont fait leur apparition
- une zone où la totalité des constituants ommatidiens est reconnaissable, mais sous une forme qui n'est pas définitive
- enfin la portion d'oeil de structure larvaire dont les ommatidies sont bien différenciées.

Par ailleurs on note que l'hypoderme céphalique et les yeux sont étroitement appliqués à la face interne de la cuticule encore mince en début de stade.

Le phénomène le plus spectaculaire, à savoir l'énorme débordement oculaire observable au cours de la métamorphose, peut a priori reposer sur différentes explications :

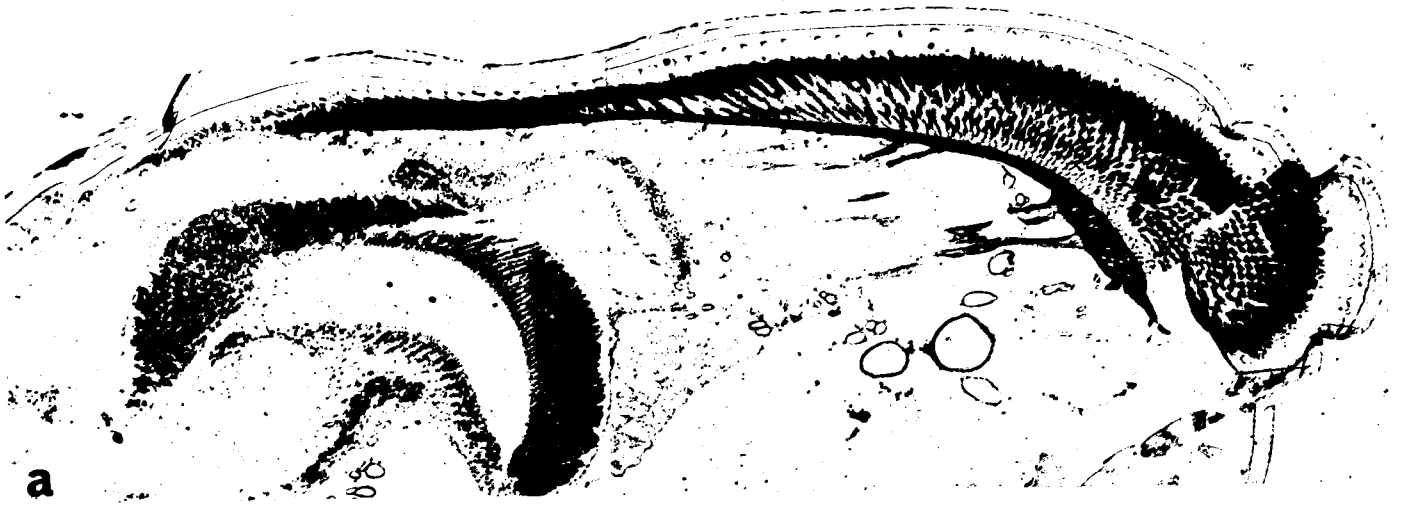
La première et la plus simple serait que, comme au cours des stades précédents, l'oeil s'accroît par adjonction continue de nouvelles ommatidies sur le bord interne. En réalité ce phénomène existe, mais est limité par la disparition précoce de la zone d'accroissement oculaire, de telle sorte que la quantité de nouvelles unités ommatidiennes mises en place au dernier stade n'a aucune commune mesure avec l'extension concomitante des yeux.

En fait, il faut recourir à une autre explication du débordement oculaire des Odonates, due aux travaux de LEW (1934) qui a observé, à chaque stade et pendant la métamorphose, le déplacement des cicatrices provoquées dans l'oeil par des piqûres d'aiguilles rougies au feu. Ses résultats purement morphologiques, que nous confirmons ici pour avoir utilisé la même technique, montrent qu'il s'agit d'un glissement sous la cuticule des ommatidies formées au cours des trois derniers stades larvaires.

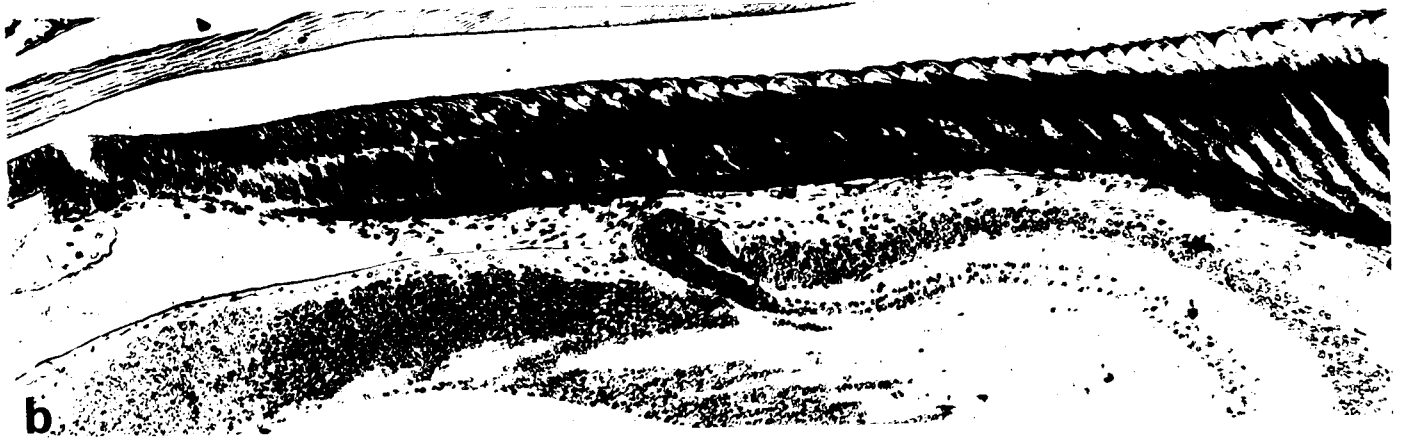
La question qui se pose alors est celle de la nature de ce déplacement qui peut être dû à un étirement dorsal et à une traction purement mécanique de l'oeil entier vers l'arrière. L'étude histologique a cependant

PLANCHES VIII et IX : Métamorphose de l'oeil droit (évolution des néommatidies).

- Deux aspects de l'oeil - étape 1 (Pl. VIII, a), étape 6 (Pl. IX, a) : des néommatidies - Gx50
étape 1 (Pl. VIII, b) ; étape 6 (Pl. IX, b)
(G x 170).
- Portion latérale de l'oeil de type larvaire (Pl. VIII, d) - étape 1 (G x 170) ; oeil de l'imago (Pl. IX, c) avec trachées (flèches) (G x 50).
- Mitoses superficielles (flèches) dans les néommatidies (Pl. VIII, c) - étape 4 (G x 305).



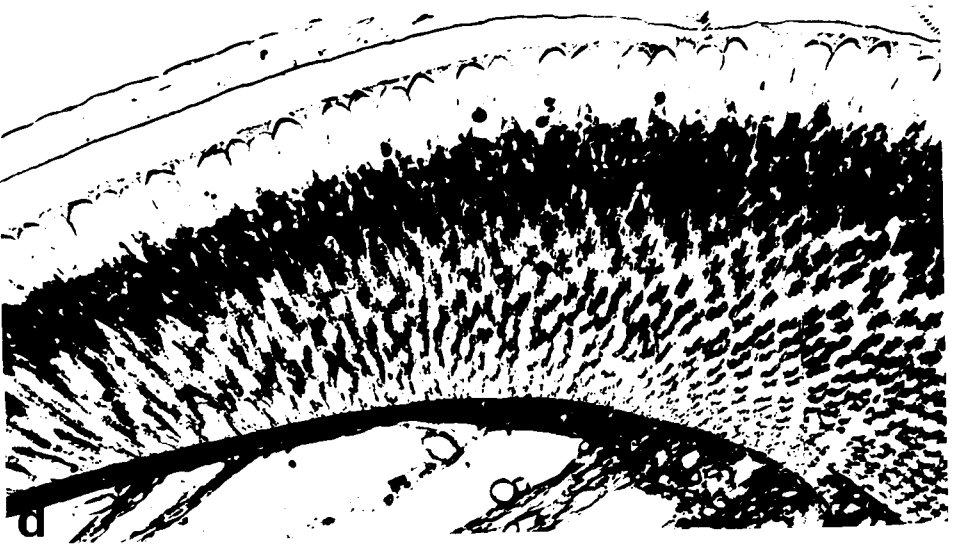
a



b

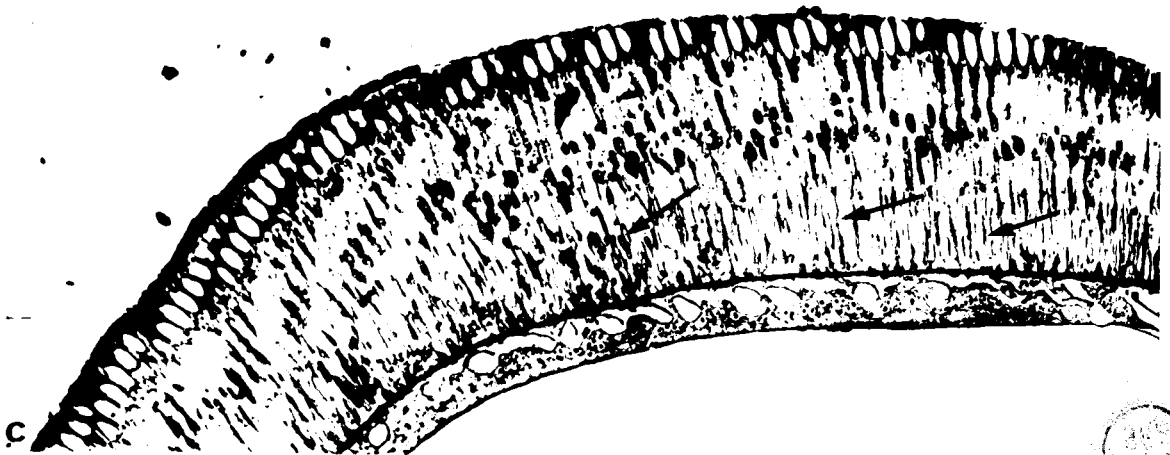
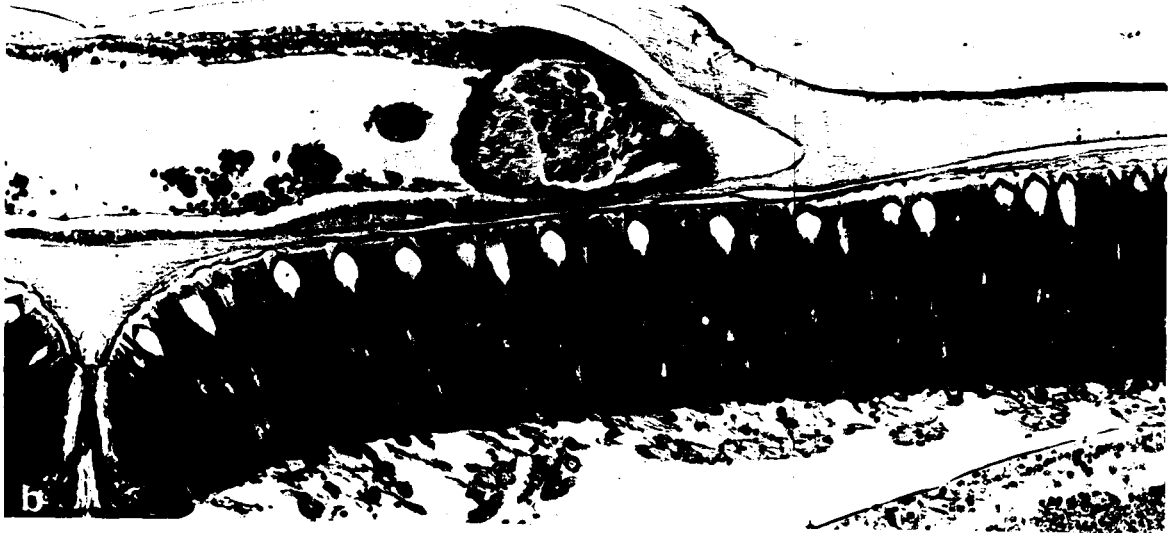


c



d





montré que les structures contractiles ou élastiques invoquées dans cette explication n'existent pas.

Le débordement oculaire résulte donc d'un processus interne inhérent à l'oeil et que l'étude histologique a permis d'interpréter. En conséquence, nous proposons l'explication suivante de la "dynamique" de la métamorphose oculaire :

A partir du cinquième jour du dernier stade les mitoses, qui n'étaient jusque là visibles qu'au niveau de la zone d'accroissement oculaire, gagnent progressivement une région plus étendue à la surface des néommatidies. Affectant les cellules les plus externes de l'oeil placées sous la cuticule et qui renferment souvent des grains de pigment, ces divisions, tout à fait comparables à celles observées pendant les stades larvaires antérieurs, disparaîtront à partir de l'étape 5 (Pl. VIII, fig. c).

Le processus de différenciation des ommatidies se déroule pendant la métamorphose de la même manière qu'aux stades larvaires précédents. Cependant une première différence dans l'évolution oculaire du dernier stade vient de ce que la zone d'accroissement cesse peu à peu de fonctionner (Pl. V). Les phénomènes de différenciation se poursuivent néanmoins, mais la zone de cellules non différenciées ou en voie de différenciation va se réduire progressivement de telle sorte que les ommatidies se trouveront pratiquement au contact de l'hypoderme céphalique. Ces ommatidies, dont la formation se termine au dernier stade, ainsi que celles qui ont été mises en place au cours des deux stades précédents, vont cependant garder une taille assez réduite jusqu'à la fin du DS.

On aura ainsi un oeil qui présentera, en coupes transversales, deux parties bien différentes : (Pl. IX, fig. a, b) - (Pl. X, fig. b).

- une région latérale, globuleuse, constituée de longues ommatidies formées chez l'embryon et au cours de la majeure partie de la vie larvaire, qui constitue l'oeil fonctionnel de la larve

- une région dorsale, aplatie, à ommatidies de longueur très réduite dont les éléments constitutifs sont parfaitement identifiables, mais semblent fortement tassés les uns contre les autres et moins développés que dans les ommatidies les plus âgées.

Chronologiquement, le débordement oculaire commence avant que toutes les ommatidies ne se soient ainsi différenciées. Il s'effectue par un glissement des yeux résultant de la décompression progressive des ommatidies dorsales

PLANCHE X : Représentation schématique de la métamorphose oculaire.

- * a : oeil d'une larve au début du dernier stade (étape 1) on reconnaît les régions successives de la différenciation ommatidienne.

z.a.o. : zone d'accroissement oculaire.
A : cellules non différenciées.
B1 : "colonnes néommatidiennes".
B2 : néommatidies.
C : oeil de structure larvaire.

- b : oeil d'une larve à l'étape 3. On remarque le débordement oculaire (flèche), les mitoses dans les cellules superficielles des ommatidies (m.i.), les ommatidies pratiquement différenciées.
- c : oeil d'une larve à l'étape 7. La taille des ommatidies est identique à celle des ommatidies fonctionnelles de la larve. Les deux yeux s'affrontent sur l'axe médian céphalique.
- d : portion d'oeil d'une larve juste avant l'émergence de l'adulte. On remarque le tapetum trachéal bien développé.

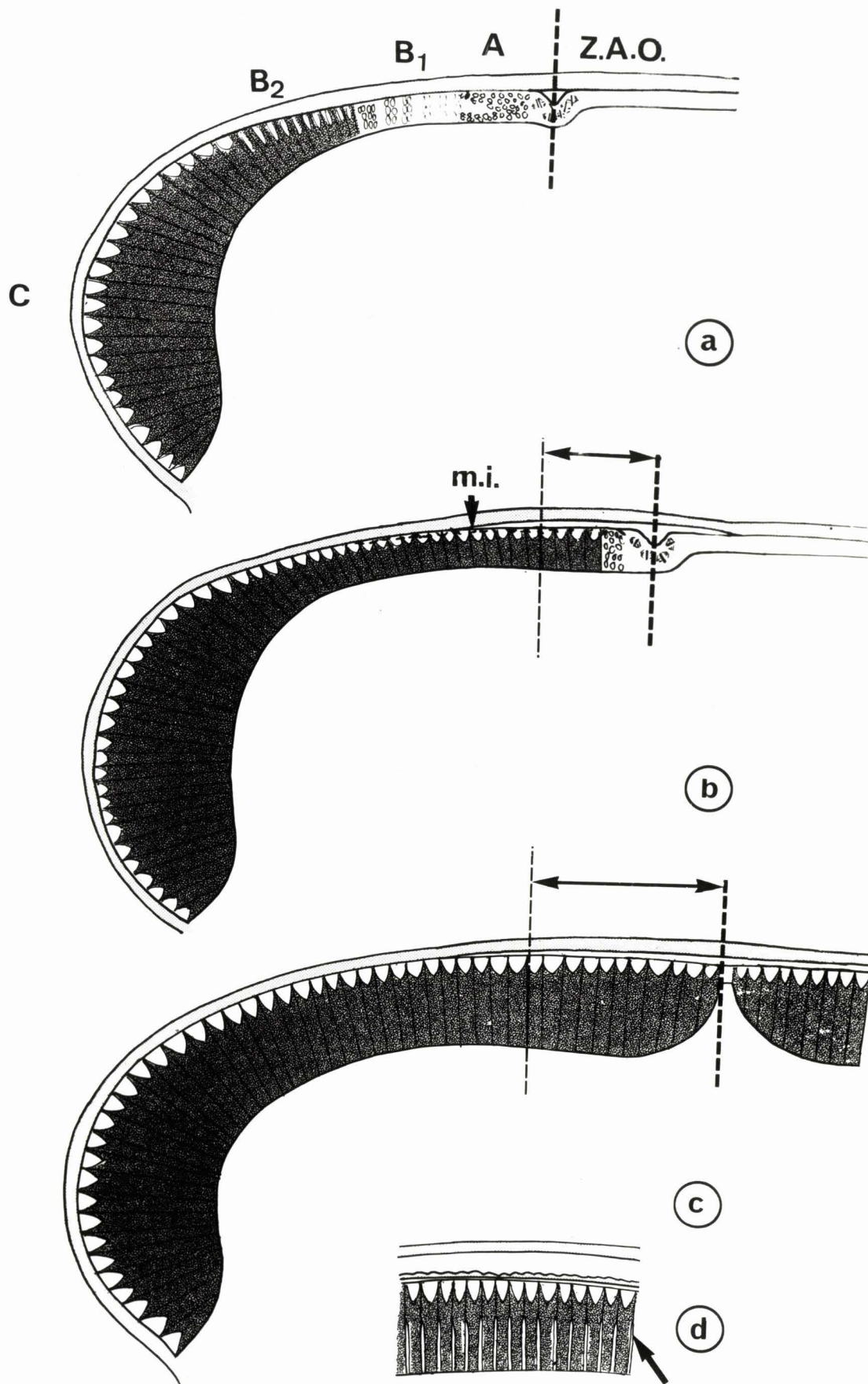




Fig. 7 : Tête d'*Anax imperator* au dernier stade larvaire. Remarquer la zone X de Lew (X) près de la zone d'accroissement oculaire.

dont les différents éléments semblent se gonfler et s'élargir ; en particulier, chaque cristallin s'arrondit jusqu'à devenir sub-sphérique, les cellules cristalliniennes, jusqu'ici assemblées en fuseau, s'aplatissent à leur sommet (Pl. V). Ce phénomène de différenciation est bien visible extérieurement chez Anax imperator, espèce voisine de Aeschna cyanea, où les ommatidies mises en place au cours des 3 derniers stades larvaires restent non pigmentées jusqu'au DS, contrairement à Aeschna. La bande incolore qu'elles forment (zone X de LEW) ne se pigmentera progressivement qu'à la fin de l'étape 1, juste avant le début du débordement oculaire. (fig. 7).

Le décollement cuticulaire, qui permet le glissement des yeux, commence donc très tôt au dernier stade, puisque l'étape 2, témoin du premier débordement oculaire, se situe au septième jour. Par le processus habituel de consolidation de l'exosquelette qui se déroule à chaque stade larvaire, la cuticule de la larve du DS, mince en début de stade, va devenir progressivement plus épaisse. Mais en plus de ce dépôt uniforme d'endocuticule, certaines régions d'hypoderme vont sécréter plus intensément que les régions voisines, ce qui conduira à la formation de protubérances internes d'endocuticule caractéristiques de la métamorphose oculaire (Pl. VI, fig. g-i) (Pl. VII).

L'hypoderme ayant donné naissance à ces formations se trouvera refoulé en profondeur, ce qui entraîne une augmentation de la surface du tégument céphalique. En outre, ces replis cuticulaires internes dotant la capsule céphalique de la larve du DS d'une armature chitineuse supplémentaire, imposeront à l'hypoderme une sorte de moule en vue du dépôt de la cuticule de la future imago. Parmi les protubérances d'endocuticule de la face dorsale de la tête il faut noter la présence de deux arêtes symétriques s'étendant de la base de l'antenne, en passant entre les ocelles latéraux et la zone d'accroissement oculaire, jusqu'à la partie postérieure de la tête où elles finissent par converger (Pl. VI, fig. g - j). Des formations analogues n'ont été signalées que chez Notonecta par LUDTKE (1940) qui n'a pas donné d'interprétation de leur fonction. Ces arêtes qui jouent un rôle à la fois d'obstacle et de glissière semblent, d'une part limiter l'extension de l'oeil en direction médiane en la canalisant vers l'arrière et, d'autre part ont pour effet de soulever les ocelles latéraux sur un vertex bien individualisé. Celui-ci sera d'ailleurs bien limité antérieurement par deux autres protubérances chitineuses paires.

A la suite du décollement cuticulaire généralisé l'hypoderme ne commence à sécréter une cuticule imaginale qu'à partir de l'étape 7 1/2.

Parvenues à leur extension maximale en direction médiane et postérieure (étape 8), les ommatidies subissent les dernières modifications qui les transformeront en ommatidies adultes. Les ommatidies de la zone X augmentent de longueur pour atteindre une taille sensiblement égale à celle des ommatidies larvaires fonctionnelles (Pl. X, fig. c) ; un tapetum tracheal se développe entre la **base** des ommatidies et la membrane basale de l'oeil, et quelques modifications, comme la migration des cellules cornéagènes, affectent l'appareil dioptrique (ZIMMERMANN, 1913) (Pl. IX, fig. c) (Pl. X, fig. d).

Enfin l'émergence de l'adulte se produit, entraînant un gonflement de la portion oculaire de la tête. Comme nous l'avons vérifié en reprenant la méthode de LEW, la plus grande partie de l'oeil imaginal résulte de l'extension de la zone X formée pendant les derniers stades larvaires. La région fonctionnelle de l'oeil de la jeune larve, ainsi que celle des grandes ommatidies latérales de la larve du dernier stade, ne se retrouve que dans la partie ventrale réduite de l'oeil de l'imago. En plus de cette différence d'origine, les ommatidies de ces deux régions de l'oeil imaginal présentent une légère différence de structure caractérisée par une diminution de taille de la face dorsale vers la face ventrale notée déjà par RÜCK (1964 a, 1964 b) et FRITCHARD (1966).

b) La lame ganglionnaire :

VIALLANES (1884) avait constaté une variation de structure de la lame ganglionnaire de la larve d'Odonate en fonction de l'âge. En fait, nous avons observé que cette modification ne se produisait qu'au DS ; il nous a donc paru intéressant d'analyser cette métamorphose d'un point de vue cinétique.

Chez une larve venant d'atteindre le dernier stade, la lame ganglionnaire présente une forme et une organisation typiquement "larvaires" telle qu'elles ont été décrites précédemment (Pl. XI, fig. a). Cet état de chose ne va cependant persister que très peu de temps, puisque dès le cinquième jour de l'intermue on note le premier indice d'une transformation, à savoir l'apparition de mitoses dans la couche la plus interne l.g.₃ (Pl. XI, fig. b et d). Des noyaux en division vont progressivement gagner la couche l.g.₂ sus-jacente, jusqu'alors anhiste et uniquement formée de fibres nerveuses.

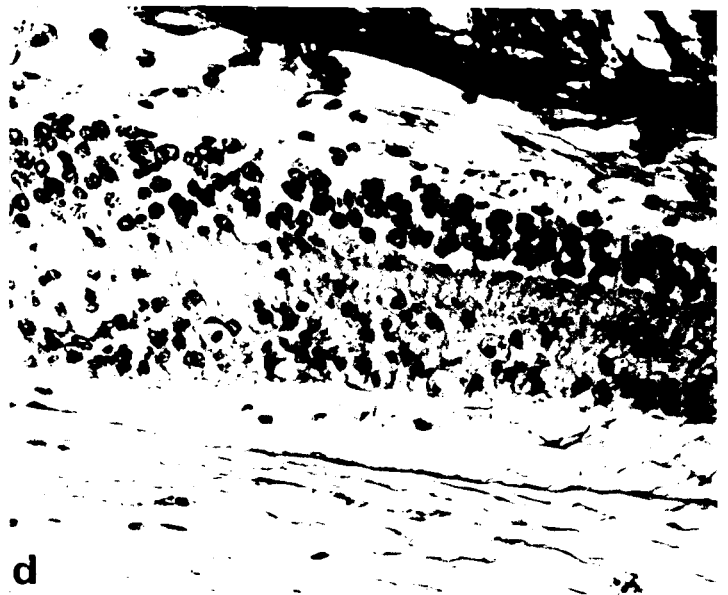
L'invasion "nucléaire" de la couche moyenne (l.g.₂) qui débute le long du massif d'accroissement externe, ne concerne donc que la portion de la lame ganglionnaire formée en dernier lieu. Mais, par la suite, les noyaux vont

PLANCHES XI et XII : Métamorphose de la lame ganglionnaire (lg).
Progression des noyaux dans la zone moyenne
lg2 (flèches).

- Pl. XI, a-c : étape 1 (a), 3 (b) - d : détail,
5 (c) ; Pl. XII, b : étape 7. Coupes passant
à des niveaux identiques.

- Pl. XII, a : étape 5 (région postérieure) ;
c : imago : détail (fibres post-rétiniennes :
f).

(Pl. XI, a, b, c : G x 168) - (Pl. XI, d - G x 310
XII, c : G x 310).





apparaître dans une zone de plus en plus étendue, réduisant la partie de lame ganglionnaire "larvaire" à une région latérale de plus en plus étroite, qui semble néanmoins persister très tard au cours de la métamorphose (Pl. XI, fig. b - Pl. XII, fig. a, b). A cette différence de structure s'ajoute une différence d'orientation entre les deux parties de la lame ganglionnaire, ce qui est très visible sur les coupes transversales où la région à structure nouvelle est parallèle au plan dorso-ventral, l'ancienne lui étant perpendiculaire. Finalement, le reliquat de lame ganglionnaire à structure larvaire qui occupe une position antérieure et très ventrale correspond donc à la région formée dès la vie embryonnaire et au début de la vie larvaire.

En définitive, la lame ganglionnaire néoformée et restructurée au DS, présente à l'étape 7 de la métamorphose les éléments suivants (Pl. XII, fig. b):

- la zone externe l.g.₁ restée pratiquement inchangée
- la zone moyenne l.g.₂ comportant, en plus de ses fibres, de nombreux noyaux assemblés en files radiales
- la zone interne l.g.₃ contrastant par son épaisseur et sa grande densité cellulaire avec la zone correspondante de la larve, à noyaux épais.

Enfin, l'évolution de la lame ganglionnaire s'achève pendant la dernière phase de la métamorphose. Il en résulte chez l'imago l'aspect suivant : (Pl. XII, fig. c)

- la couche externe l.g.₁ à cellules maintenant très vacuolisées
- la couche sous-jacente, issue de la fusion des deux zones l.g.₂ et l.g.₃, comportant de nombreux noyaux disposés en files perpendiculaires à l'épaisseur de la lame ganglionnaire (Une description plus complète de la lame ganglionnaire de l'imago a été donnée antérieurement - MOUZE - D.E.A., 1967).

Conclusion :

La lame ganglionnaire subit au dernier stade un fort accroissement volumétrique ainsi qu'un changement profond de structure. Ces modifications peuvent être interprétées de deux façons différentes :

- la lame ganglionnaire de structure nouvelle est peut-être simplement celle qui a été formée au DS aux dépens d'une prolifération du massif d'accroissement externe, la région conservant la structure larvaire ayant été formée durant les stades précédents. Cependant, le diagramme (fig. 8) traduisant la progression de la zone néoformée de la lame ganglionnaire semble montrer, au contraire, que l'importance de la région conservant la structure

larvaire diminue au cours du DS. Il est vrai que cette interprétation du graphique doit peut être subir une correction car la lame ganglionnaire semble, en

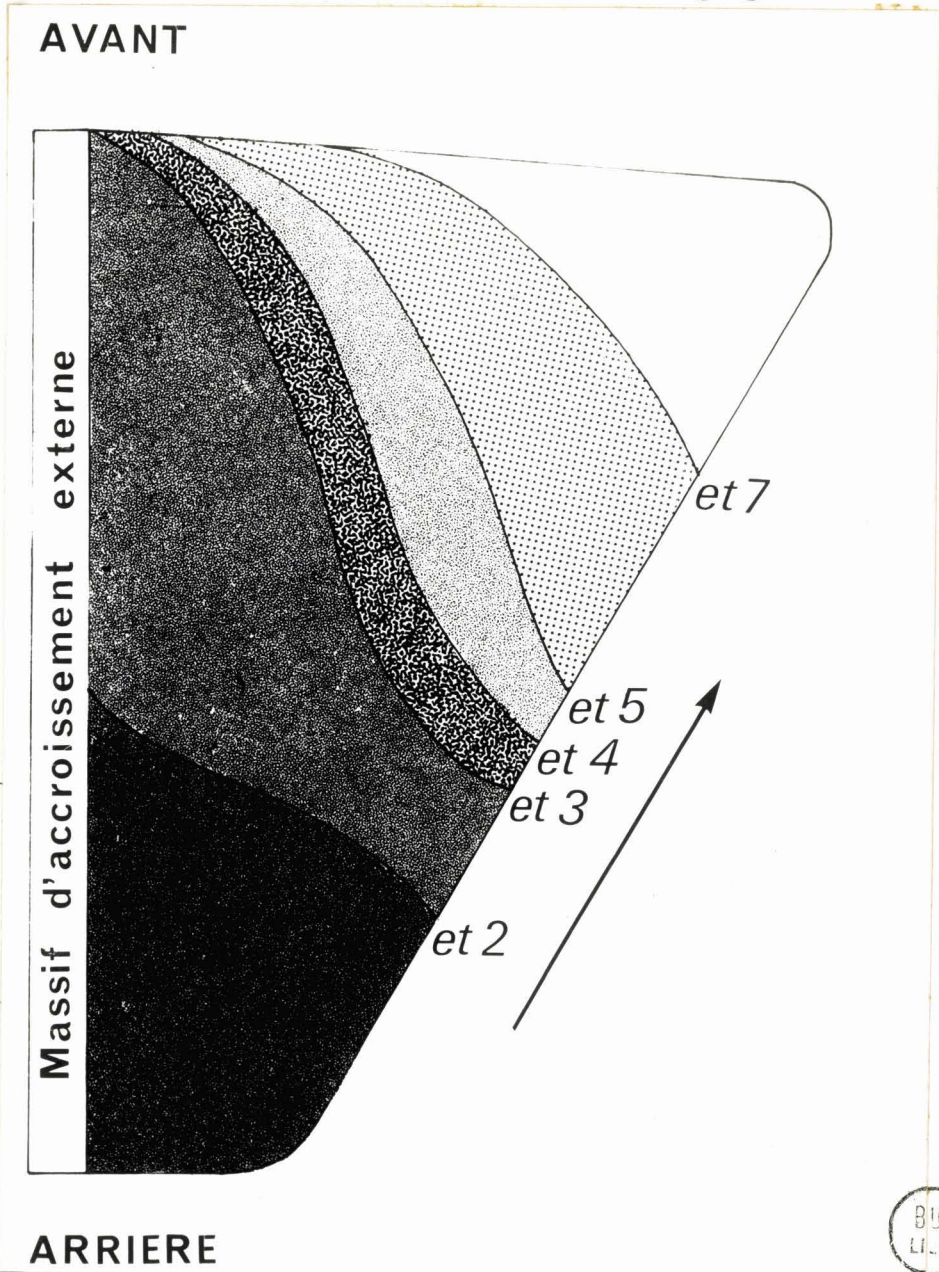


Fig. 8 : Diagramme représentant la progression de l'invasion de la couche l.g.₂ de la lame ganglionnaire (la lame ganglionnaire est ramenée à un plan).

fin de métamorphose, subir un changement d'orientation la faisant basculer vers l'avant, ce qui fausserait légèrement les résultats basés sur l'étude de coupes transversales.

De plus, si le remodelage de la lame ganglionnaire était le seul fait d'une prolifération du massif d'accroissement, on comprendrait mal que ce remaniement corresponde précisément au stade où le massif d'accroissement cesse de fonctionner et disparaît.

Enfin, le fait que la couche l.g.₃ présente des mitoses dans toute son étendue montre que la région anciennement formée de la lame ganglionnaire est concernée par la métamorphose.

- Il apparaît donc plus logique d'expliquer cette métamorphose de la lame ganglionnaire par la seule activité mitotique de certaines cellules de sa couche la plus interne l.g.₃. Ces cellules, mises en place au fur et à mesure de la constitution de la lame ganglionnaire, auraient gardé la faculté de se diviser ; elles constitueraient des sortes de neuroblastes sensibles à l'établissement d'un nouvel équilibre hormonal au moment de la métamorphose. Des mitoses pourraient alors apparaître dans l.g.₃, les cellules filles migrant dans l.g.₂ où elles se multiplieraient de nouveau. L'invasion de l.g.₂ par ces noyaux et la réduction parallèle de la région à structure larvaire de la lame ganglionnaire pourraient en fait résulter d'une différence de sensibilité des cellules aux nouvelles conditions hormonales s'établissant au moment de la métamorphose. Il faudrait alors admettre que les cellules de la l.g.₃, de plus en plus âgées au fur et à mesure qu'elles s'éloignent du massif d'accroissement, deviennent de moins en moins capable de se diviser ; à la limite, la portion de lame ganglionnaire formée chez l'embryon ou chez la très jeune larve n'aurait pratiquement plus cette compétence et resterait donc toujours larvaire, malgré l'établissement d'un nouvel équilibre hormonal.

D - CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE

Ainsi qu'il a été vu, l'appareil oculaire des Aeschnidae subit un développement très important au cours de la vie post-embryonnaire. Celui-ci s'effectue en deux phases successives :

- une phase larvaire au cours de laquelle l'appareil visuel, déjà complet à la naissance, est marqué par une croissance très rapide, ne s'accompagnant toutefois pas d'un changement de structure notable. L'activité mitotique et différenciatrice et la coordination des massifs d'accroissements des lobes optiques et de la zone d'accroissement oculaire est responsable de ces phénomènes.

- une phase de métamorphose, pendant laquelle s'effectuent des modifications de structure de certains organes, alors que d'autres vont disparaître ou prendre naissance.

Cette étude descriptive, en plus des précisions qu'elle apporte à certains travaux relatifs aux Odonates, (VIALLANES, ZAWARZIN, LEW, RICHARD et GAUDIN, SCHALLER, LERUM) a permis de mettre en évidence différents processus non signalés par ces auteurs. Parmi ceux-ci, les plus importants sont le fonctionnement et l'évolution du massif d'accroissement externe, le mécanisme et la cinétique du débordement oculaire au cours du DS, la métamorphose de la lame ganglionnaire éclaircie grâce à l'utilisation d'un agent antimitotique.

Le type de croissance de l'appareil oculaire des Odonates Anisoptères peut être rapproché, en ce qui concerne la période larvaire, des processus étudiés chez d'autres Insectes Hétérométaboles du groupe des Paurométaboles (Notonecta, Periplaneta). Cependant, les profondes modifications subies par les yeux et les lobes optiques au cours de la métamorphose, certainement en rapport avec le changement de milieu et de comportement de l'adulte, rappellent les transformations subies par la nymphe de certains Insectes Holométaboles.

Le parallélisme étroit existant entre le développement et la métamorphose de l'ensemble oeil-lobe optique laisse envisager des corrélations de croissance entre ces deux organes. C'est ce que nous tenterons d'éclaircir dans la deuxième partie de ce travail.

Enfin, les observations montrent d'une part que chez la larve ces organes croissent, en général, à un rythme indépendant du cycle des mues, et d'autre part que certains constituants de l'appareil visuel subissent, au cours de la métamorphose, de profondes modifications. Nous basant sur le rôle important joué par les hormones dans la mue et la métamorphose, il nous a paru intéressant d'aborder dans la troisième partie l'étude du contrôle endocrinien de la transformation de ces organes.

DEUXIEME PARTIE

II - INTERACTION DE L'OEIL ET DU LOBE OPTIQUE AU COURS DE LA CROISSANCEPOST-EMBRYONNAIRE.Introduction

L'attention des auteurs étudiant la morphogenèse de l'appareil oculaire des Insectes a été attirée par les relations s'établissant au cours du développement entre l'oeil et le lobe optique (KOPEC, 1922 et PLAGGE, 1936 sur les Lépidoptères, ALVERDES, 1924 et STEIN, 1954 sur les Odonates, EPHRUSSI et BEADLE, 1937, BODENSTEIN, 1938 et CHEVAIS, 1937 sur les Diptères). Les nombreux points de divergence apparus dans leurs conclusions semblent résulter des différents types d'expériences, du choix des espèces et de l'âge des animaux étudiés, de telle sorte que les interrelations de l'oeil et du lobe optique ne sont encore que partiellement comprises, en dépit des travaux repris par BODENSTEIN (1940), PFLUGFELDER (1958), NUESCH (1968) et EDWARDS (1969), pour ne citer que les auteurs les plus récents. Existe-t-il comme chez les Vertébrés une induction précoce de la part du lobe optique sur le tégument oculaire, ou bien l'induction, venue de l'oeil, s'exerce-t-elle sur le lobe optique, ou enfin y a-t-il simplement croissance concomitante, mais indépendante de ces deux organes ?

Dans le but d'interpréter les conclusions auxquelles ont abouti les différents auteurs, nous avons effectué diverses séries expérimentales chez des larves d'Aeschna cyanea et d'Anax imperator venant de muer. Le principe de ces expériences est la suppression des relations existant entre l'oeil et le lobe optique, suivie de l'étude de l'évolution de ces formations une fois isolées. L'éloignement pourra être rendu fictif par interposition d'un écran inerte, ou réel, soit par ablation d'une des parties, soit par sa transplantation en position hétérotopie. Ces différentes techniques, plus ou moins brutales, ont chacune leurs inconvénients et leurs limites, mais la confrontation des observations permettra une approche plus profonde des interactions. Le compte rendu de chaque type d'opération sera précédé d'un exposé des motifs de l'intervention et des techniques employées. Nous discuterons ensuite des résultats obtenus, et, après comparaison avec les conclusions des autres auteurs, nous tenterons d'établir un modèle du développement organogénétique de l'appareil oculaire des Insectes.

A - INTERPOSITION D'UN ECRAN ENTRE L'OEIL ET LE LOBE OPTIQUE. EFFETS SUR LE DEVELOPPEMENT DE CES ORGANES.

Ce premier type d'opération a consisté à placer entre la zone d'accroissement oculaire et le massif d'accroissement externe du lobe optique un écran inerte jouant le rôle d'un obstacle entre ces deux organes (fig. 9).

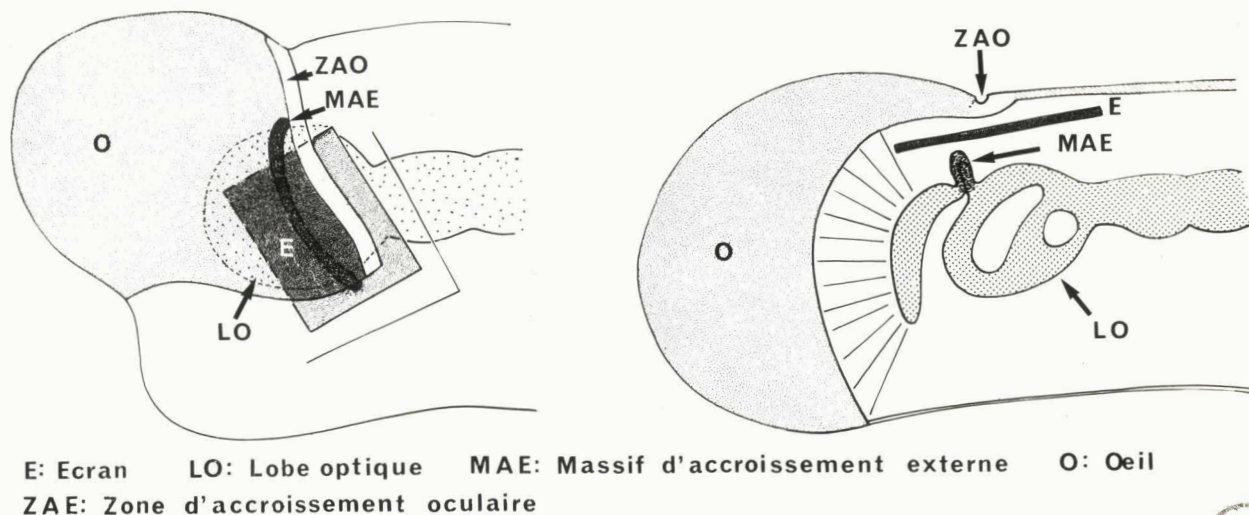


Fig. 9 : Mise en place de l'écran entre l'oeil et le lobe optique.

Nous avons utilisé des petits carrés découpés dans une feuille de matière plastique transparente d'environ 100μ d'épaisseur. Ce matériel a l'avantage d'être insoluble dans les fixateurs et les colorants, ce qui permet de retrouver l'écran sur les coupes. La cellophane préalablement essayée présentait l'inconvénient de s'enrouler sur elle-même au contact de l'hémolymphe. Nous avons également interposé des fragments de filtre millipore à orifices de différent calibre, afin de tester les possibilités de traversée tissulaire ; cependant, comme tout corps étranger introduit dans un organisme d'Insecte, (MATZ, 1965 ; FLANDRE et coll., 1968), le fragment de filtre fut très rapidement enkysté par des hémocytes, obturant ainsi les pores. Nous avons alors utilisé une technique plus grossière qui a consisté à percer l'écran de matière plastique à l'aide d'une épingle entomologique.

L'écran a été glissé dans la capsule céphalique par un orifice en V pratiqué dans l'hypoderme en arrière de l'oeil gauche et poussé vers l'avant jusqu'à sa mise en place définitive. Les animaux opérés, des larves APS et ADS d'Aeschna cyanea et d'Anax imperator venant de muer, ont été sacrifiés en début de DS ou en cours de métamorphose (fig. 10). L'oeil droit du même animal a servi de témoin.

BUS
LILLE

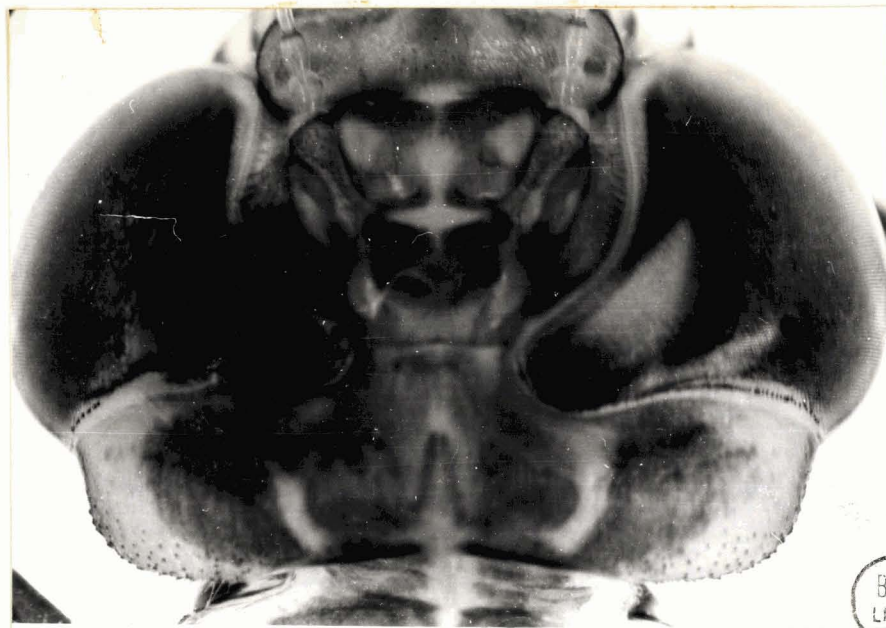


Fig. 10 : Tête d'Anax imperator du dernier stade après mise en place d'un écran dans l'oeil gauche. Noter la légère différence de taille des deux yeux.

Bien que les résultats puissent différer quelque peu en fonction de la position exacte de l'écran, les mêmes faits généraux ont été retrouvés chez les treize larves d'Anax opérées.

1 - L'oeil

- la zone d'accroissement oculaire existe toujours et son activité mitotique persiste. Des mesures du nombre de mitoses dans des régions équivalentes de l'oeil opéré et de l'oeil témoin donnent des résultats pratiquement identiques. La prolifération et la mise en place des cellules destinées à s'assembler en ommatidies ne sont donc pas empêchées.

En prenant comme point de départ la zone d'accroissement oculaire on peut distinguer dans l'oeil opéré (Pl. XIII, a) :

- une région où les ommatidies en voie de différenciation sont de structure identique à celle de l'oeil témoin.

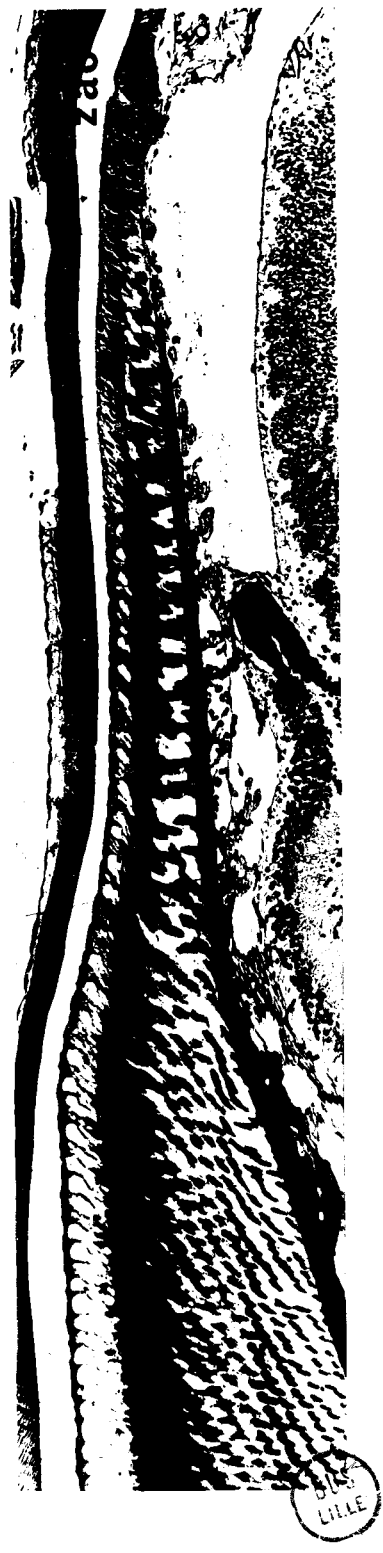
- une région où les ommatidies ont un aspect anormal. En particulier, la rétine est plus ou moins plissée, irrégulièrement pigmentée ; de plus, le cristallin est très mince et mal différencié.

- enfin la région restante de l'oeil, comprenant les ommatidies bien différenciées, les plus ventrales.

Il semble que l'on puisse relier les différences de structure des ommatidies à leur position par rapport à l'écran ; en effet, les ommatidies anormales sont précisément situées au dessus de l'écran dont la mise en place avait entraîné la section des fibres post-rétiniennes correspondantes. Quant aux régions à structure normale, on peut considérer que leurs fibres post-rétiniennes n'ont pas été lésées par l'opération (pour les plus âgées qui sont

PLANCHE XIII :

- a : structure de l'oeil gauche après mise en place d'un écran : A : néommatidies ; B : ommatidies malformées , C : ommatidies normales ; z.a.o. : zone d'accroissement oculaire. (G x 140).
- b : oeil témoin.



les plus latérales) ou n'étaient alors pas encore formées (pour les plus proches de la zone d'accroissement).

2 - Les fibres post-rétiniennes

Il a été vu précédemment (première partie) que ces fibres de nature centripète, émergeant des néommatidies dès la formation des rétinales, gagnent la lame ganglionnaire à proximité immédiate du massif d'accroissement externe. Dans ce type d'opération, suivant la position relative des ommatidies et du massif d'accroissement externe, les fibres post-rétiniennes montrent deux aspects différents :

- si l'écran est interposé entre le massif d'accroissement et leurs ommatidies d'origine, les fibres post-rétiniennes correspondantes se regroupent entre l'oeil et l'écran en un massif fibreux et compact dont la présence semble attirer les fibres post-rétiniennes des régions adjacentes (Pl. XIV, fig. b).

- si l'obstacle formé par l'écran est moins important et que, de ce fait, le massif d'accroissement externe n'est pas très éloigné des ommatidies, les fibres post-rétiniennes en voie de formation rejoignent ce dernier. La jonction peut s'effectuer dans des circonstances différentes selon les modalités opératoires de détail dues le plus souvent au hasard.

. certaines fibres post-rétiniennes, réunies en faisceaux, parviennent à contourner l'écran pour se jeter dans la lame ganglionnaire sous-jacente (Fig. 11 - Pl. XV).

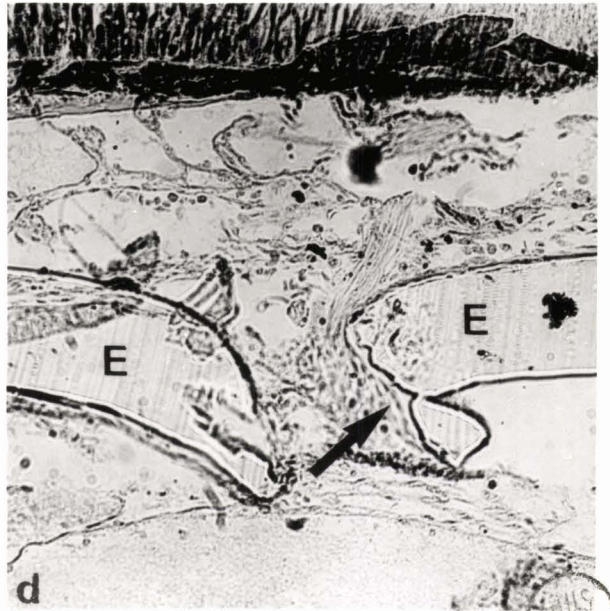
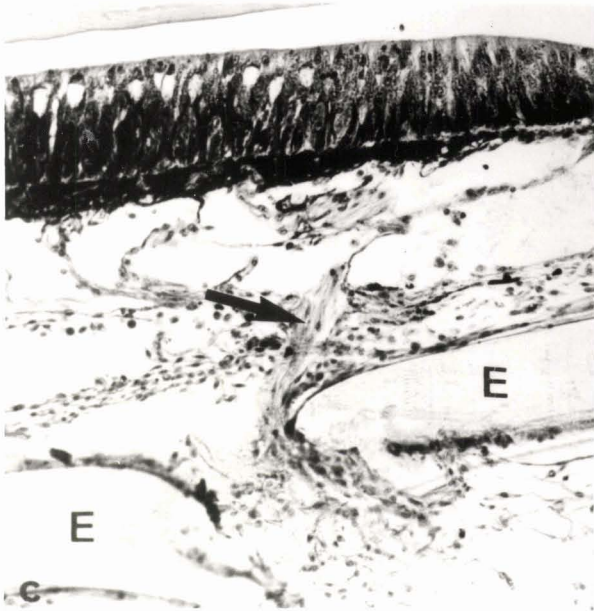
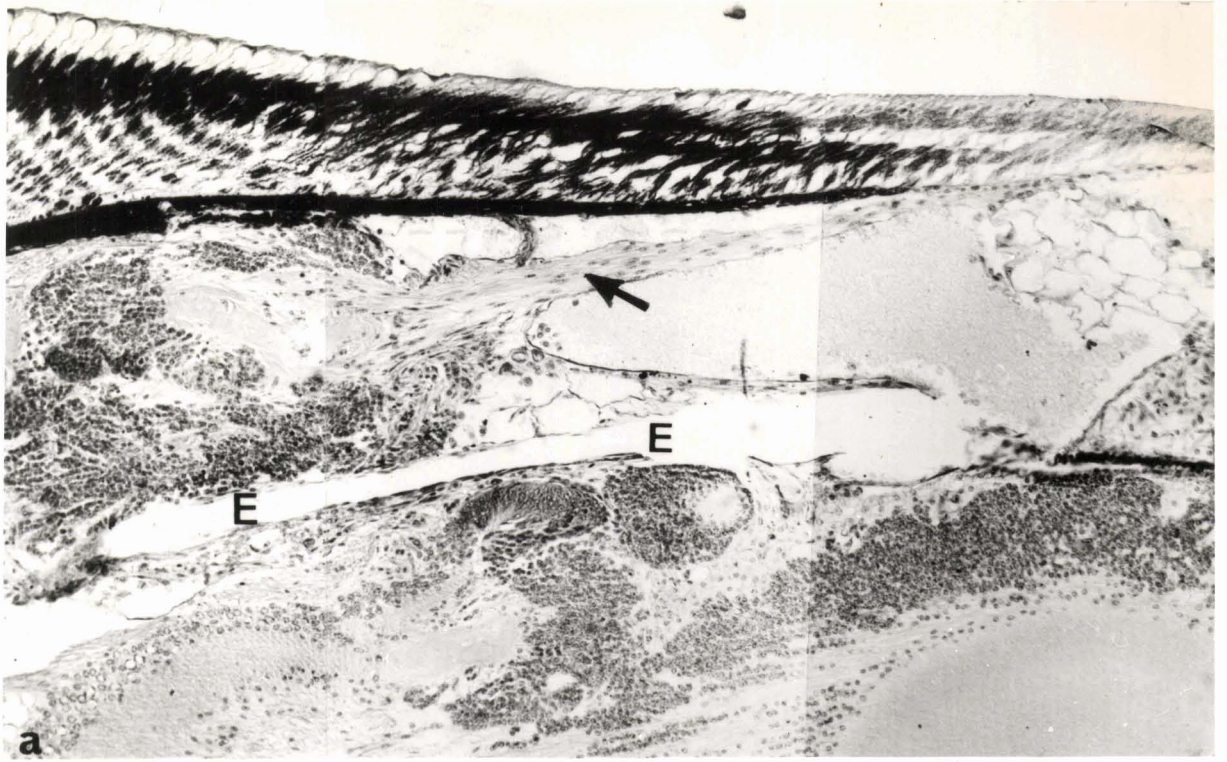
. d'autres faisceaux traversent l'écran lorsque des pores y ont été ménagés, puis se dirigent vers la lame ganglionnaire néoformée (Pl. XIV, fig. c, d).

. dans d'autres cas enfin, lorsqu'une partie du massif d'accroissement vient à se trouver entre l'écran et l'oeil (nous verrons dans quelles circonstances au paragraphe suivant) les fibres post-rétiniennes rejoignent le massif cellulaire ainsi constitué (Pl. XIV, fig. a).

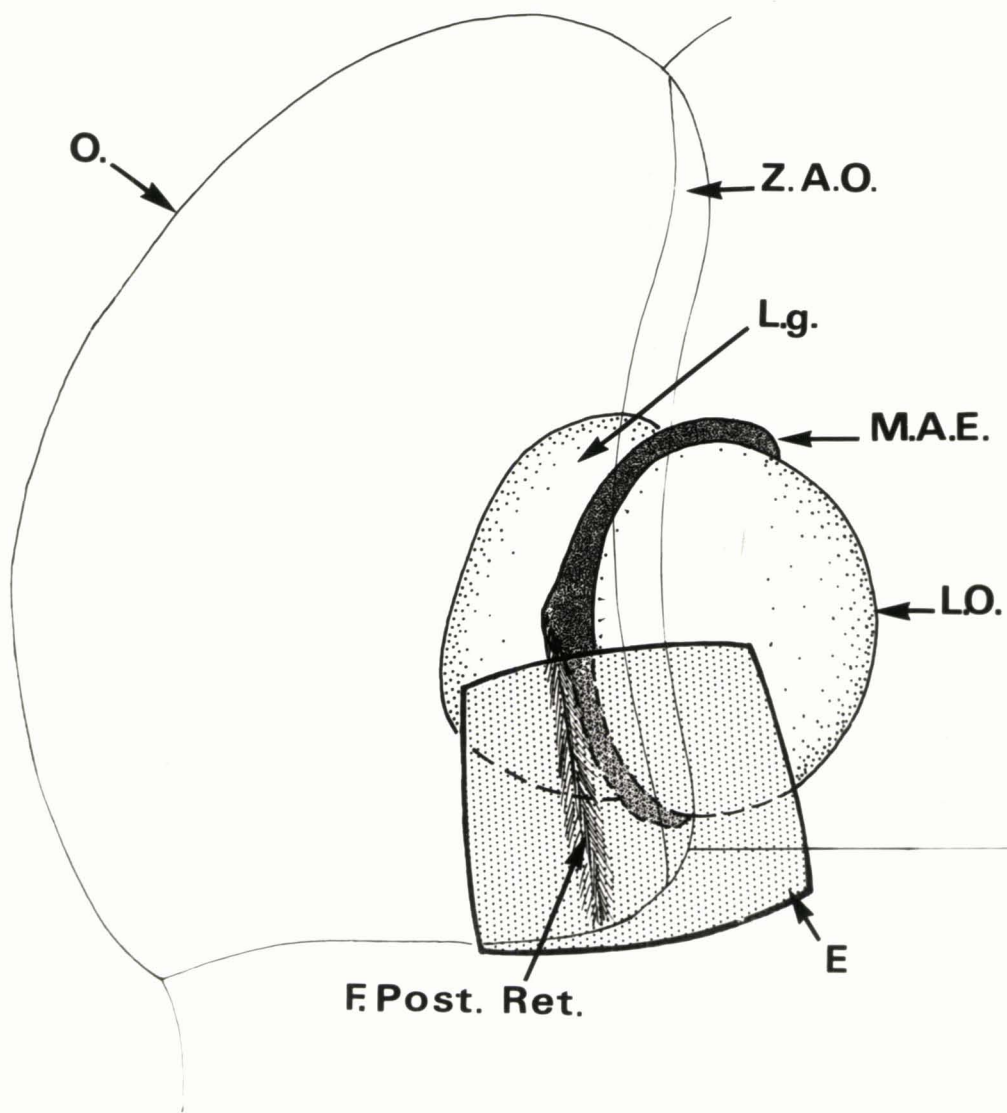
Il ne semble pas exister de différences de structure entre les ommatidies dont les fibres post-rétiniennes ont réalisé la jonction avec la lame ganglionnaire par une voie détournée et celles qui n'y parviennent pas, alors que les ommatidies dont les fibres post-rétiniennes ont été sectionnées deviennent anormales.

PLANCHE XIV : Comportement des fibres post-rétiniennes (flèches) après mise en place d'un écran (E).

- a : jonction des fibres avec un massif nerveux formé entre l'oeil et l'écran (G x 180).
- b : groupement des fibres en un amas non structuré (G x 320).
- c,d : passage d'un faisceau de fibres à travers un orifice de l'écran (G x 320).



WIS
M.I.E.

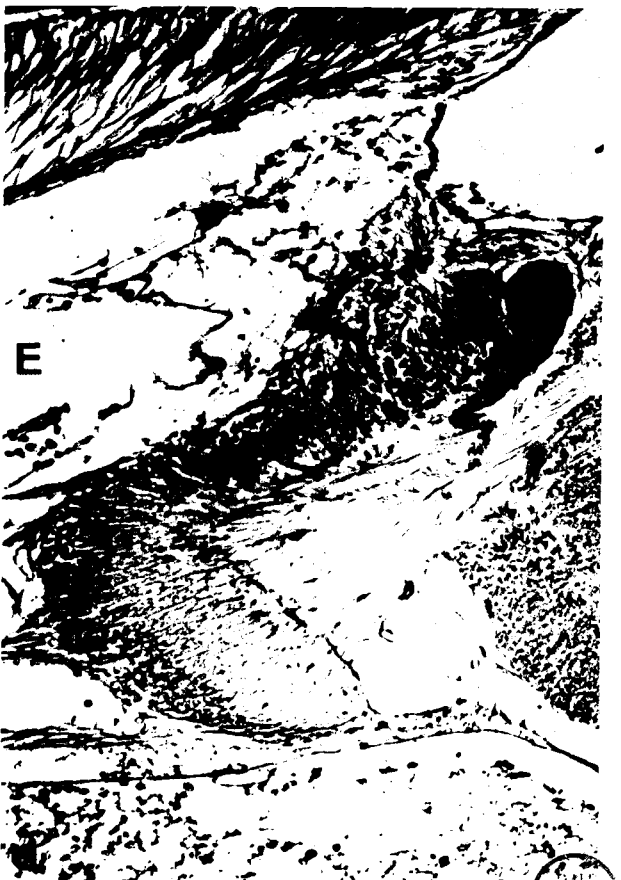


DUS
LILLE

Fig. 11 : Reconstitution de l'oeil opéré (vue dorsale). Remarquer l'augmentation de taille du massif d'accroissement externe au niveau de l'arrivée massive des fibres post-rétiniennes (flèche).

PLANCHE XV : Contournement de l'écran par un faisceau de fibres post-rétiniennes (flèche). Coupes sériées d'arrière en avant (G x 180).

DUS
LILLE



3 - Le massif d'accroissement externe et la lame ganglionnaire néoformée

La région du massif d'accroissement externe située sous l'écran et qui ne reçoit plus de fibres post-rétiniennes présente toujours des mitoses à un taux pratiquement comparable à celui de l'oeil témoin. Cependant, l'interception des fibres post-rétiniennes a une influence non seulement sur le développement et la structure du massif d'accroissement, mais aussi sur la région néoformée de la lame ganglionnaire.

A la simple observation, la taille du massif d'accroissement externe situé sous l'écran semble légèrement plus faible que dans une région plus antérieure non touchée par l'opération ou chez le témoin (Pl. XVI, Fig. a, b). Des courbes cumulatives représentant le volume du massif d'accroissement externe de l'oeil opéré et de l'oeil témoin, établies en commençant par la région antérieure non affectée par l'écran, permettent de préciser ces faits et de les apprécier d'une manière quantitative (fig. 12). En outre, il apparaît que l'arrivée d'un faisceau important de fibres post-rétiniennes dans une zone restreinte du massif d'accroissement externe détermine localement une augmentation de volume appréciable de ce dernier. Ce phénomène est particulièrement visible à l'endroit précis où a lieu cette jonction après contournement de l'écran (Pl. XVI, Fig. c, d). De la même manière, chez les larves munies d'un écran perforé par où peuvent s'engager les fibres post-rétiniennes, le massif d'accroissement présente un développement très important en face des pores. Il arrive même que ce dernier s'engage dans l'orifice pour déboucher de l'autre côté et y constituer quelques massifs fibreux et cellulaires (Pl. XVII, fig. c). Enfin, à l'extrémité postérieure du lobe optique opéré, le massif d'accroissement externe se termine ventralement alors qu'il reste en position dorsale sur le lobe optique témoin (Pl. XVI, Fig. e, f).

Il a été vu qu'au cours d'une morphogenèse normale les cellules ganglionnaires issues du massif d'accroissement externe s'apposent régulièrement aux structures préexistantes, accroissant ainsi la lame ganglionnaire et la masse médullaire externe tout en maintenant l'architecture classique du lobe optique.

Or, la perturbation du développement des fibres post-rétiniennes se répercute également sur la structure des organes formés.

a) Dans les zones situées sous l'écran la différenciation des cellules ganglionnaires semble perturbée à la suite de l'absence de fibres post-rétiniennes ; ainsi, on peut voir de larges plages de cellules incomplètement différenciées au noyau très colorable s'enfoncer de manière irrégulière dans la

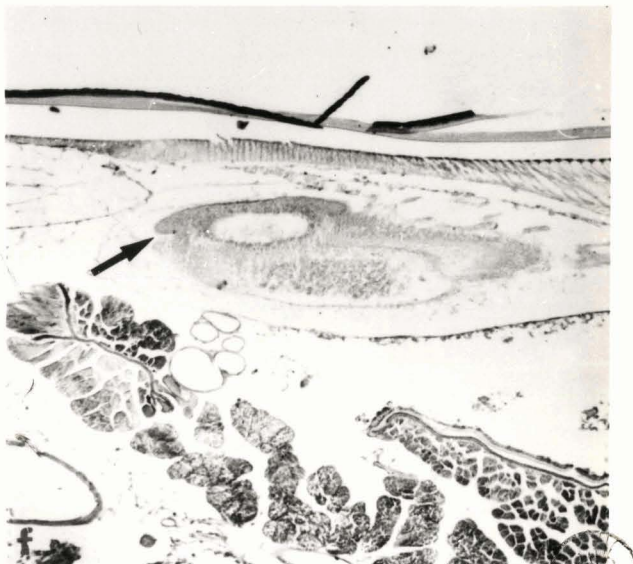
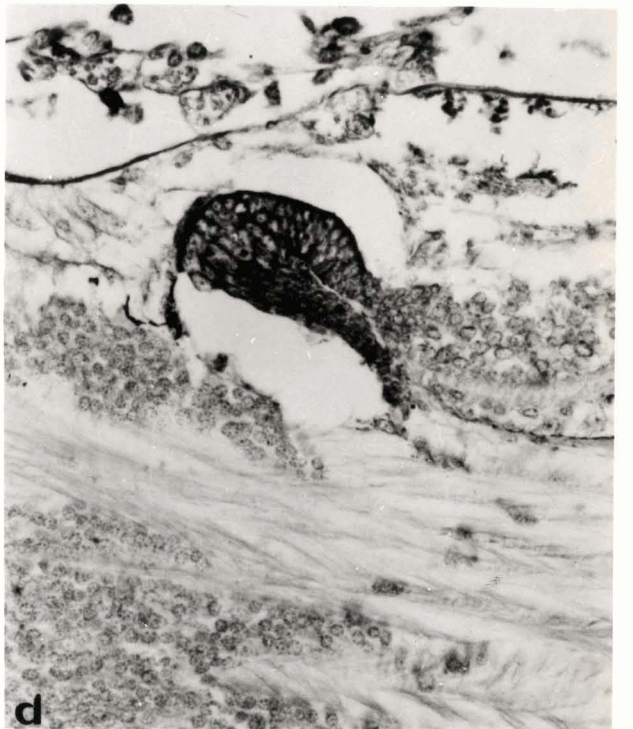
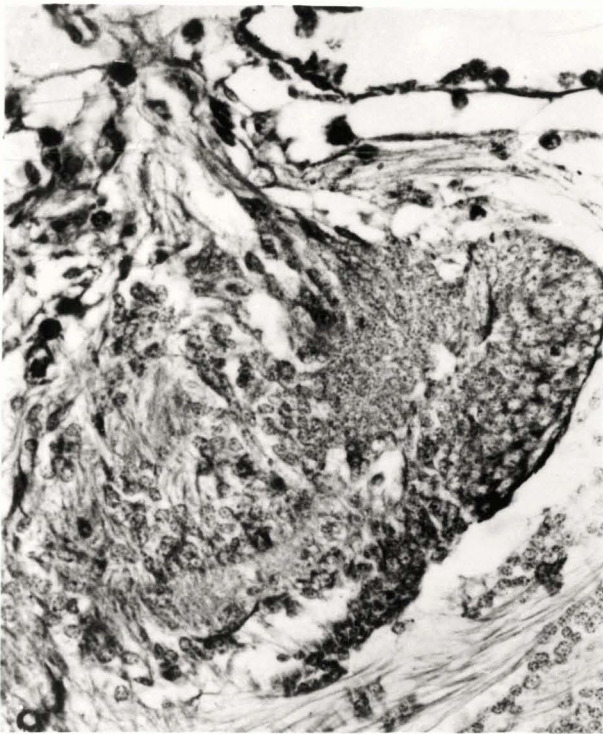
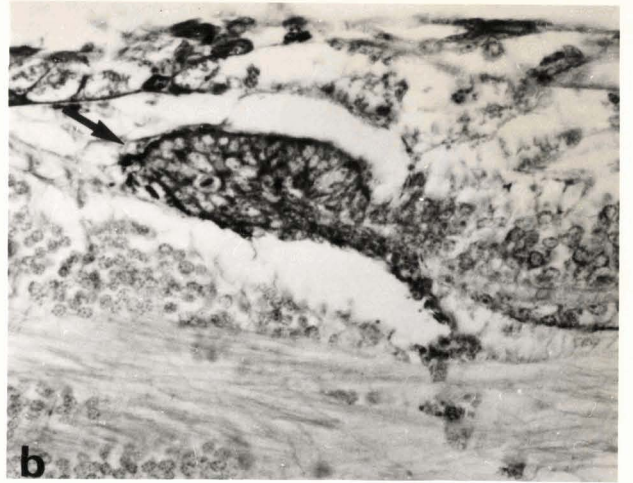
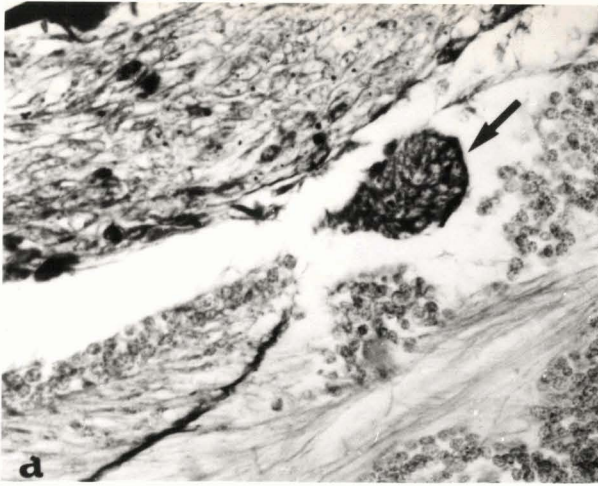
PLANCHE XVI : Comportement du massif d'accroissement externe
(flèche) après mise en place d'un écran.

a, c, e : côté gauche opéré ; b, d, f : côté droit témoin.

- a : massif réduit sous l'écran (G x 320).

- c : massif hypertrophié par arrivée de fibres
post-rétiniennes (G x 320).

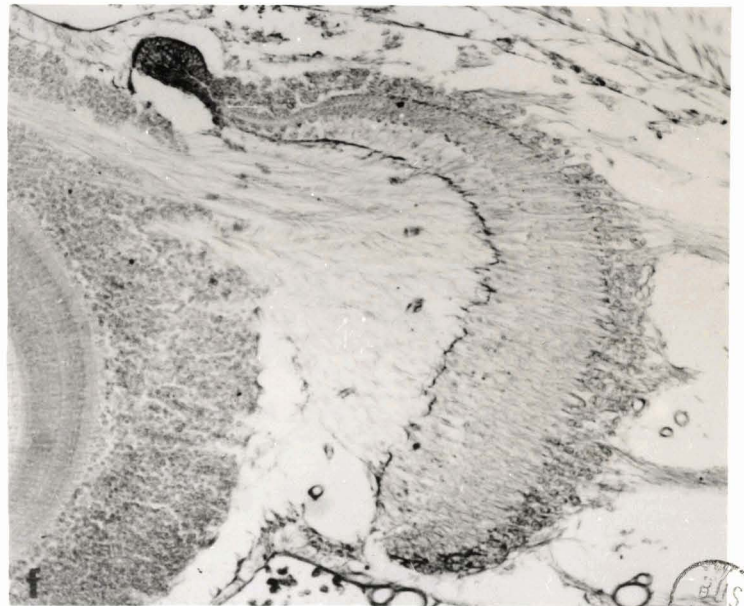
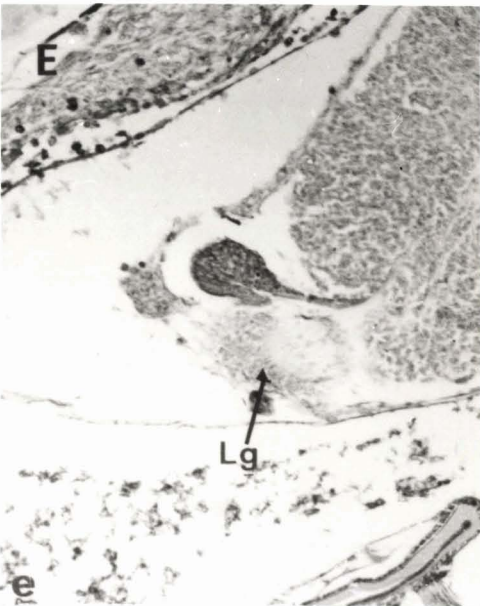
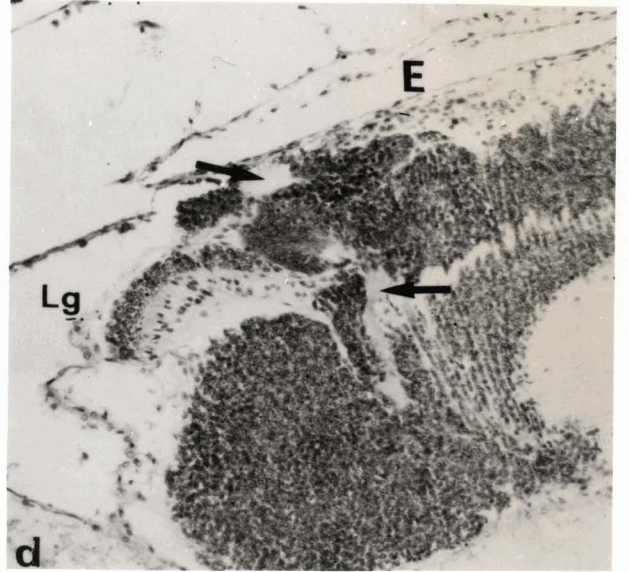
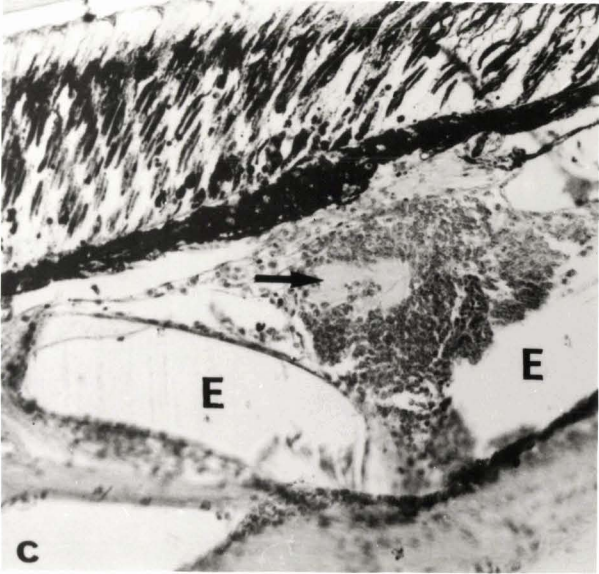
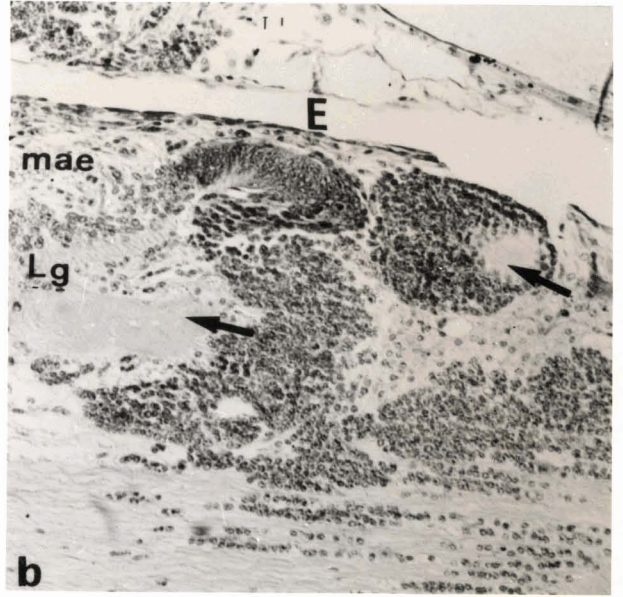
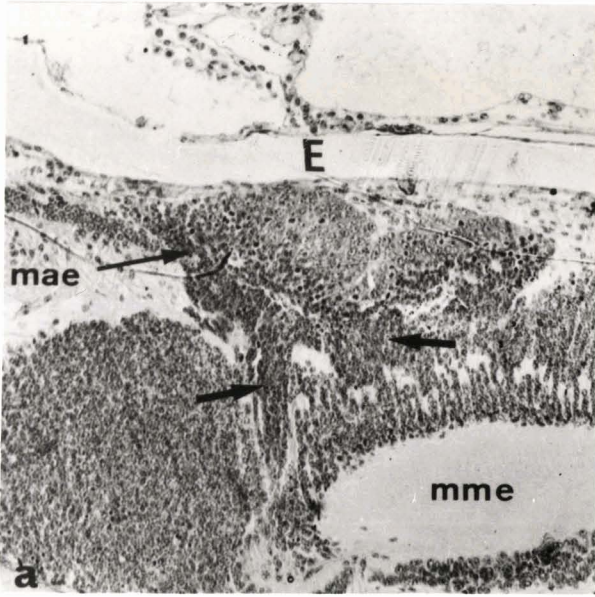
- e : position ventrale du massif sous la partie
postérieure de l'écran (E) (G x 52).



UNIVERSITY OF LILLE

PLANCHE XVII : Evolution du lobe optique (lame ganglionnaire (lg),
masse médullaire externe (m.m.e.) et massif
d'accroissement externe (m.a.e.) après mise en
place d'un écran (E).

- a : files de cellules indifférenciées (flèches)
(G x 180).
- b, d : massifs ganglionnaires surnuméraires
(flèches) (G x 180).
- c : idem, formés après traversée de l'écran par
le massif d'accroissement externe (G x 180).
- e, f : taille de la lame ganglionnaire sous
l'écran (e) comparée à celle de l'oeil
témoin (f) (G x 180).



couronne ganglionnaire (Pl. XVII, a). De plus, de petits massifs fibreux arrondis se forment souvent dans cette même région, alors que normalement les nouvelles plages fibreuses devraient s'ajouter à celles de la lame ganglionnaire ou de la masse médullaire externe (Pl. XVII, fig. b, d). Il semble donc que l'un des rôles des fibres post-rétiniennes soit de régulariser la différenciation et la mise en place des cellules ganglionnaires issues du massif d'accroissement externe.

b) Dans les régions où le massif d'accroissement externe a traversé l'écran à la faveur d'une perforation, on peut observer, au voisinage l'un de l'autre, des massifs de cellules ganglionnaires d'aspect différencié et des massifs fibreux sans aucune ressemblance avec la lame ganglionnaire ou la masse médullaire externe (Pl. XVII, fig. c). Les structures aberrantes dont la formation a suivi la mise en place de l'écran, reçoivent pourtant de nombreuses fibres post-rétiniennes. Des formations identiques sont observées chez des larves où un fragment de massif d'accroissement, arraché lors de l'opération, continue à croître entre l'oeil et l'écran (Pl. XIV, fig. a).

Il semble donc que la croissance harmonieuse de la lame ganglionnaire et de la masse médullaire externe nécessite, d'une part l'arrivée régulière des fibres post-rétiniennes, et d'autre part l'intégrité du massif d'accroissement et la continuité de celui-ci avec la lame ganglionnaire et la masse médullaire externe déjà en place. Lorsque les fibres post-rétiniennes arrivent en trop grand nombre en un point précis du massif d'accroissement externe, provoquant ainsi une augmentation anormale du volume de ce dernier, ou lorsque le massif d'accroissement a été accidentellement séparé du lobe optique, les formations aberrantes observées résulteraient de l'impossibilité pour les structures néoformées de se juxtaposer aux plus anciennes leur servant de point d'appui.

4 - La lame ganglionnaire anciennement formée

La mise en place de l'écran entraîne une forte réduction du volume de la lame ganglionnaire de l'oeil opéré ainsi que le montre le décrochement de la courbe relative à cet organe survenant à partir du niveau de l'écran (Pl. XVII e, f,) (Pl. XIV, Fig. e, f) (Fig. 13).

Vol.

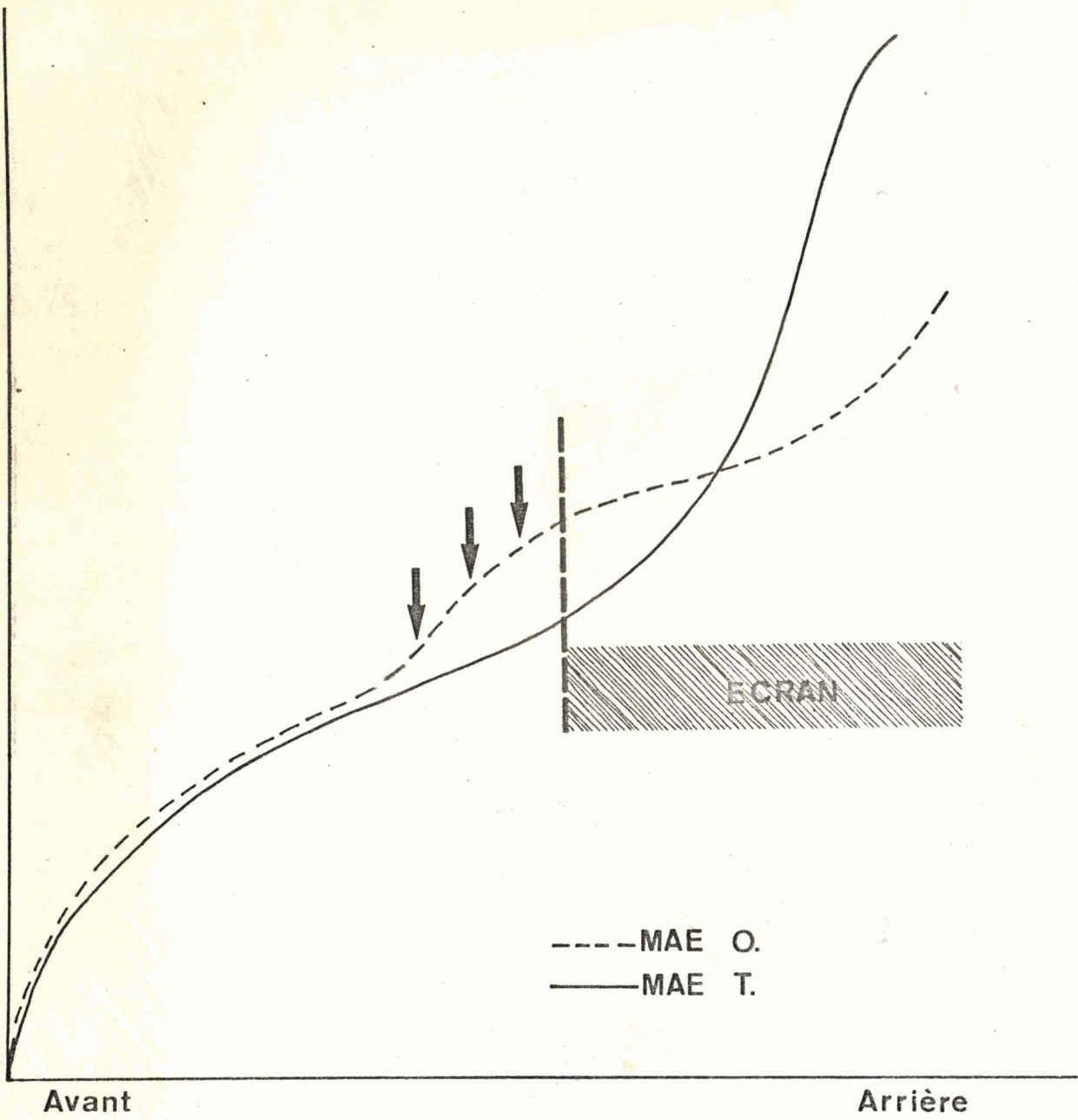


Fig. 12 : Courbes cumulatives représentant le volume des massifs d'accroissement externe des lobes optiques opérés (MAE - O) et témoin (MAE - T). La région hachurée limitée par le trait interrompu vertical représente la région située sous l'écran. L'origine des courbes correspond à la région antérieure des massifs d'accroissement externe. Les flèches indiquent l'arrivée massive des fibres post-rétiniennes.

BUS
LILLE

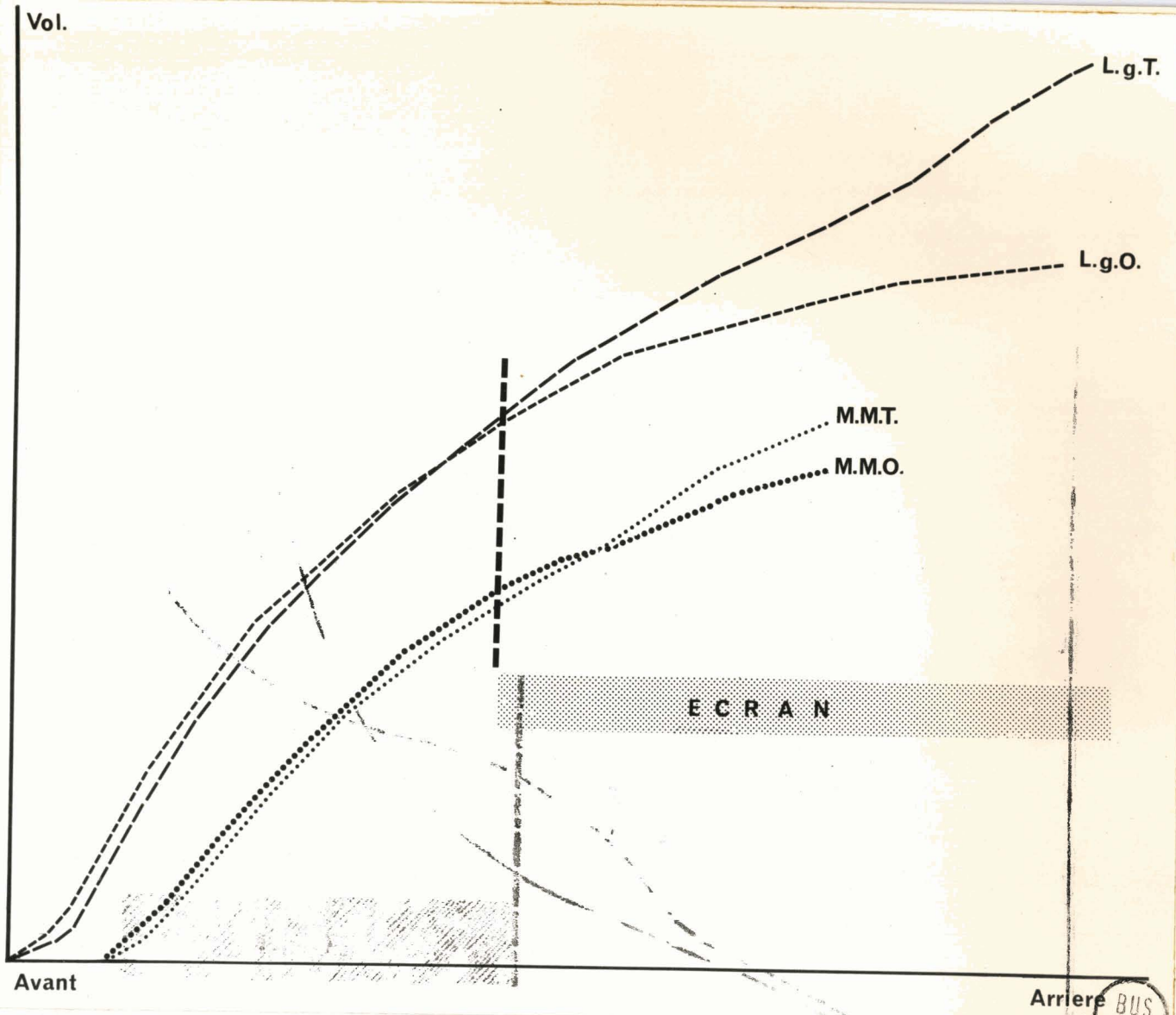


Fig. 13 : Courbe cumulative représentant le volume de la lame ganglionnaire et de la masse médullaire externe.

La portion la plus ventrale de la lame ganglionnaire qui reçoit des fibres post-rétiniennes intactes présente une structure typique. Plus dorsalement dans la région où les fibres post-rétiniennes ont été sectionnées, la lame ganglionnaire montre quelques anomalies : apparition de vacuoles dans la couche fibreuse, gonflement de certains noyaux semblant entrer en dégénérescence. La baisse de volume de la lame ganglionnaire opérée pourrait provenir de la dégénérescence de cellules ganglionnaires formées après mise en place de l'écran et dont la jonction avec l'extrémité des fibres post-rétiniennes n'aurait pu se réaliser. Quoi qu'il en soit, le volume total de la lame ganglionnaire du côté opéré est inférieur de 25 à 45 % (suivant la position de l'écran) à celui de la lame ganglionnaire témoin.

5 - Les autres ganglions optiques

La structure de la masse médullaire externe subit aussi quelques perturbations consécutives à la mise en place de l'écran. En particulier, sa

zone fibreuse présente souvent une forme tronquée et irrégulière notamment à la face postéro-ventrale. Comme nous l'avons vu dans la première partie c'est précisément à cette région que viennent s'adjoindre les nouvelles fibres nerveuses provenant de la lame ganglionnaire néoformée, mettant ainsi la masse médullaire externe en relation avec les ommatidies en cours de différenciation par l'intermédiaire de leurs fibres post-rétiniennes. On comprend ainsi la cause de la déficience ventrale de la masse médullaire externe consécutive à la mise en place de l'écran.

La masse médullaire interne, par contre, ne présente pas d'anomalie de structure du côté opéré.

Afin d'apprécier les répercussions des opérations d'une manière quantitative on a procédé à des mesures de volume des masses fibreuses de ces deux ganglions optiques (fig. 13). La courbe cumulative relative à la masse médullaire externe opérée présente ici aussi un décrochement à partir du niveau de l'écran. D'autre part, le volume de la masse médullaire externe est toujours inférieur de 10 à 30 % à celui de la masse médullaire témoin. Quant à la masse médullaire interne, son déficit, beaucoup plus faible, varie entre 4 et 10 %.

On remarque, en outre, un certain parallélisme entre le déficit volumétrique des 3 ganglions optiques. En effet, plus la lame ganglionnaire est réduite du côté opéré, plus le volume de la masse médullaire externe est faible, et plus celui de la masse médullaire interne diminue. Cependant, la différence entre le côté opéré et le côté témoin s'atténue si l'on envisage successivement les ganglions optiques de l'extérieur vers l'intérieur. Par exemple, si le volume de la lame ganglionnaire opérée est inférieur de 46 % à celui de son témoin, la masse médullaire externe correspondante n'est réduite que de 28 % et la masse médullaire interne de 10 % seulement.

Enfin, les mesures de volume des massifs cellulaires des corps pédonculés du protocérébron (globuli) ont montré qu'il subsistait une petite différence à ce niveau, le côté opéré étant inférieur de 5 à 8 % au côté témoin. Ces centres d'association seraient donc, eux aussi, perturbés par le déficit des fibres post-rétiniennes. Cependant les différences observées entre opérés et témoins, bien que se manifestant toujours dans le même sens, ne sont peut être pas significatives.

B - DEVELOPPEMENT DE L'OEIL PRIVE DU LOBE OPTIQUE :

Nous avons ensuite pratiqué différentes opérations perturbant de plus en plus les relations entre l'oeil et le lobe optique, à savoir section des fibres post-rétiniennes, ablation du massif d'accroissement externe, ablation du lobe optique, ces opérations revenant toutes à étudier le développement de l'oeil privé de son lobe optique.

1 - Section des fibres post-rétiniennes

Il a été vu que l'aspect anormal d'une région ommatidienne semble due à la section des fibres post-rétiniennes consécutive à la mise en place d'un écran. La présente série a pour but de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse.

Nous avons découpé dans la capsule céphalique de trois larves d'Anax de l'ADS un volet s'étendant dans la région de l'oeil gauche. Les fibres post-rétiniennes ont été sectionnées dans toute l'étendue du volet qui a ensuite été rabattu (fig. 14) ; les larves ont été sacrifiées en cours de métamorphose.

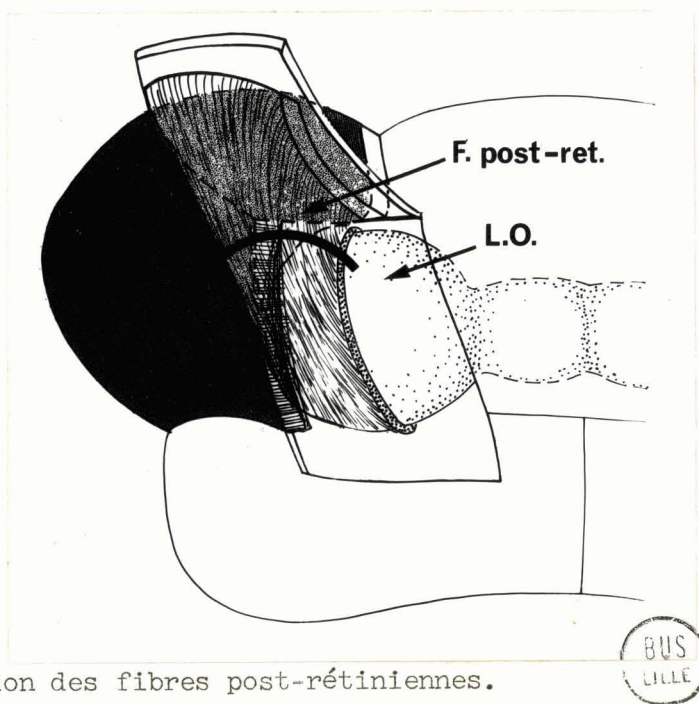


Fig. 14 : Section des fibres post-rétiniennes.

L'aspect de l'oeil est très voisin de celui obtenu par l'interposition d'un écran. De la même manière, trois régions différant par la structure des ommatidies ont été retrouvées :

- ommatidies en voie de différenciation dans la région la plus dorsale, attenante à une zone d'accroissement oculaire typique.

- ommatidies tout à fait normales et complètes dans la région la plus latérale.

- entre ces deux zones, une région qui montre une forte perturbation sinon une dégénérescence des ommatidies. La rétine, dont la fibre post-rétinienne est le prolongement normal, est la portion la plus touchée car elle disparaît presque toujours, le pigment se retrouvant le plus souvent sous la membrane basale de l'oeil. La partie dioptrique de l'ommatidie est, elle aussi, fortement atypique ; le cristallin, en particulier, très déformé et aplati, occupe souvent une position inhabituelle, proche parfois de la membrane basale ; les cornéules enfin sont également malformées à ce niveau. On retrouve dans toute cette région de nombreuses cellules pigmentaires éparses (les figures c, d, e, f, de la planche XVIII, bien que se rapportant à un autre type d'expérience, illustrant parfaitement l'état des ommatidies après section des fibres post-rétiniennes).

Les fibres post-rétiniennes, absentes sous les ommatidies dégénérées, se regroupent postérieurement en un massif fibreux. Au contraire, les fibres des ommatidies anciennement ou dernièrement formées rejoignent la lame ganglionnaire à la sortie du massif d'accroissement externe. Enfin, dans la zone opérée, la lame ganglionnaire présente une épaisseur plus faible et une structure perturbée consécutive à la section des fibres post-rétiniennes.

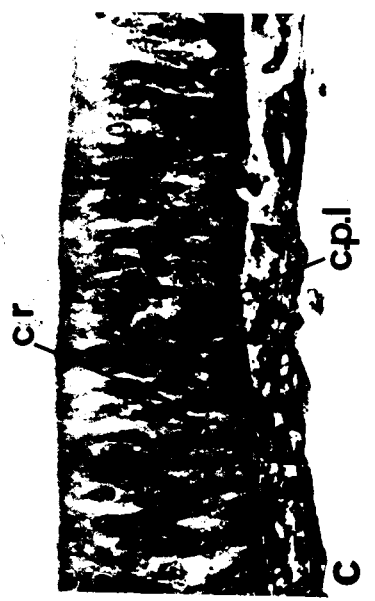
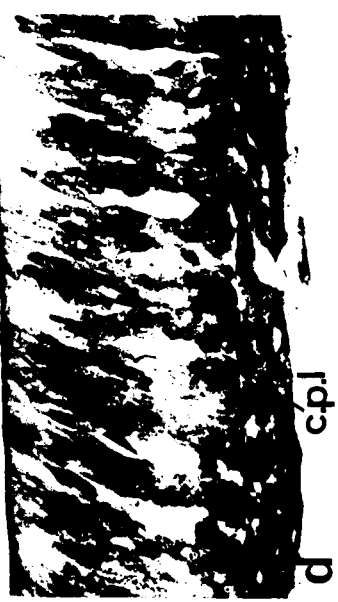
En conclusion il semble donc fort probable que les trois régions ommatidiennes décrites correspondent bien à trois zones ayant réagi différemment à l'opération, comme il avait été supposé lors de l'étude de la première série expérimentale. La seule section des fibres post-rétiniennes entraînerait donc des défauts dans la structure des ommatidies touchées. Ce résultat est surprenant car les corps cellulaires des neurones rétiniens se trouvent justement du côté perturbé. Ce phénomène est donc différent de la dégénérescence wallérienne qui, de son côté, pourrait alors expliquer en partie les modifications de la lame ganglionnaire. Les animaux de cette série seront utilisés comme témoins dans les opérations effectuées ultérieurement.

Il faut remarquer que l'extension moindre de l'oeil opéré, comparée à celle de l'oeil témoin, observée également après mise en place d'un écran, est probablement liée à la présence d'ommatidies dégénérantes qui occupent une place plus réduite que les ommatidies normalement différenciées ; la cicatrice de l'opération, bien qu'éliminée à la faveur d'une mue, doit aussi jouer un rôle dans cette extension réduite.

PLANCHE XVIII : Effet de l'ablation du massif d'accroissement externe sur la structure de l'oeil.

- a : Région oculaire dorsale. A : néommatidies normales ; B : ommatidies malformées ; C : ommatidies normales ; z.a.o. : zone d'accroissement oculaire (G x 162).
- b : Région oculaire dorsale et ganglions optiques I et II (G x 46).
- c, d, e : ommatidies aberrantes (détail) (G x 290).
- f : ommatidies normales (témoin)
cr. : cristallin - cpI : cellules pigmentaires principales.





2 - Ablation élective du massif d'accroissement externe du lobe optique.

Les yeux des larves ayant subi l'interposition d'un écran présentent dorsalement, le long de la zone d'accroissement oculaire, une région où les ommatidies sont normales. Celles-ci étaient cependant séparées et éloignées à ce niveau du massif d'accroissement externe et leurs fibres post-rétiniennes n'ont pas pu rejoindre la lame ganglionnaire. C'est pour vérifier cette indépendance des néommatidies vis à vis du massif d'accroissement externe que nous avons entrepris l'intervention suivante.

L'opération a consisté à enlever électivement le massif d'accroissement externe sur la plus grande longueur possible, après avoir soulevé un volet oculaire de la même façon que précédemment (fig. 15). Les neuf larves

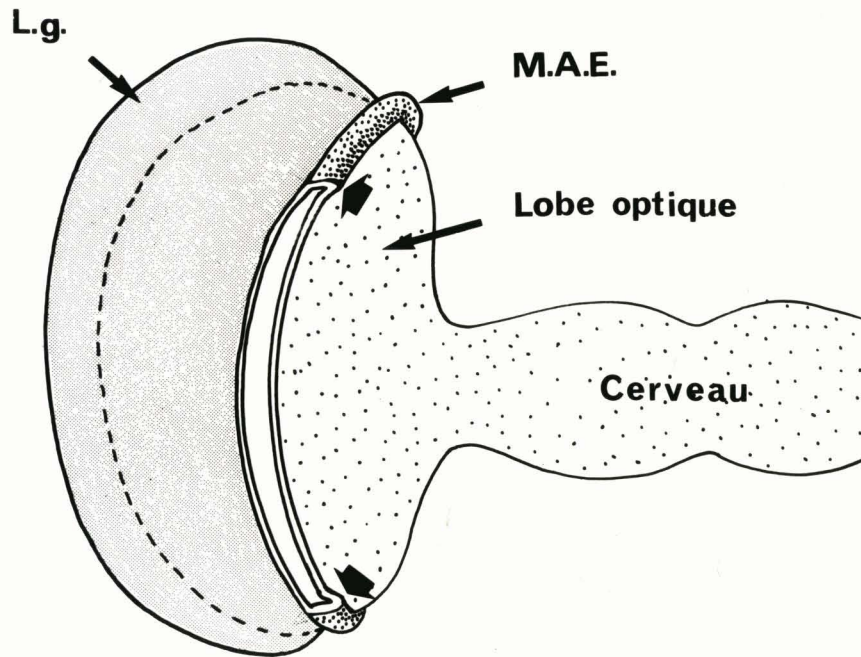


Fig. 15 : Ablation du massif d'accroissement externe.

d'Anax opérées au début de l'ADS ont été sacrifiées en cours de métamorphose. L'étude histologique montre que l'ablation a le plus souvent été suffisamment précise pour ne pas léser la lame ganglionnaire ou la masse médullaire externe.

a) Les ommatidies : L'œil présente un aspect comparable à celui obtenu après interposition d'un écran ou section de fibres post-rétiniennes. On retrouve une zone d'accroissement oculaire typique dont l'activité mitotique est tout à fait semblable à celle de l'œil témoin, ainsi que les trois zones d'ommatidies à structure différente vues précédemment dans l'œil opéré (Pl. XVIII). L'extension postérieure de l'œil du côté opéré est moins importante que du côté témoin, comme il a été vu après interposition d'écrans (Pl. XIX, e).



b) Les fibres post-rétiniennes des ommatidies en dégénérescence ont disparu. Quant aux ommatidies les plus dorsales, différenciées ou en voie de différenciation, leurs fibres post-rétiniennes présentent un comportement rappelant celui qu'entraîne la présence d'un écran.

- les fibres issues des ommatidies situées en avant du niveau d'ablation rejoignent la lame ganglionnaire néoformée.

- celles situées au niveau où le massif d'accroissement externe a été retiré se regroupent sous les ommatidies en massifs fibreux. Certaines d'entre elles, groupées en faisceaux, parviennent à rejoindre à un autre niveau la lame ganglionnaire néoformée, à condition que celle-ci ne soit pas trop éloignée (Pl. XIX, Fig. d).

Il n'a jamais été observé de fibres post-rétiniennes néoformées entrant dans une région de la lame ganglionnaire mise en place avant l'opération. Les fibres nerveuses qui, à la sortie du massif d'accroissement externe, croissent normalement en direction de la lame ganglionnaire, semblent donc n'être attirées que par la zone la plus récemment formée ou même en cours de formation de cette dernière.

c) La lame ganglionnaire :

Au niveau où le massif d'accroissement externe a été retiré, la lame ganglionnaire n'a pu s'accroître et présente donc un certain déficit de volume. Par ailleurs, dans la région correspondant aux fibres post-rétiniennes sectionnées au cours de l'opération, sa structure est anormale et son épaisseur plus faible.

A l'endroit précis où le massif d'accroissement externe disparaît il y a apparition de formations surnuméraires qui sont probablement dues à deux causes (Pl. XIX, Fig. d).

- d'une part, le massif d'accroissement externe est lésé à son extrémité et sa forme anormale entraîne peut être une mise en place irrégulière de cellules ganglionnaires

- d'autre part, comme il a été vu au cours de la première série expérimentale, l'arrivée massive de fibres post-rétiniennes à ce niveau entraîne des irrégularités de mise en place des cellules ganglionnaires.

La lame ganglionnaire de l'oeil opéré occupe postérieurement une position beaucoup plus ventrale que celle de l'oeil témoin.

PLANCHE XIX : Effet de l'ablation du massif d'accroissement externe sur la structure du lobe optique et sur la dimension de l'oeil.

- a : lobe optique à masse médullaire externe tronquée (flèche) (G x 52).
- b : lobe optique témoin.
- c : absence de fibres post-rétiniennes (flèche) dans la région néoformée de la lame ganglionnaire (G x 180).
- d : massif **ganglionnaire** surnuméraire (flèche) provoqué par l'arrivée de fibres post-rétiniennes (G x 180).
- e : coupe transversale de la partie postérieure de la tête (axe céphalique médian figuré par une ligne interrompue). Différence de taille entre l'oeil opéré (O.O.) et l'oeil témoin (O.T.) (G x 52).



O.O.

O.T.



U.S. LIBRARY

d) Le lobe optique :

Le lobe optique opéré présente ventralement de notables anomalies de structure. En particulier, la zone fibreuse de la masse médullaire externe est toujours tronquée, ce qui rappelle fortement les effets de l'interposition d'un écran (Pl. XIX, Fig. a, b). Ces anomalies ne résultent pas d'une mise en place anormale de nouvelles cellules ganglionnaires et de fibres nerveuses, du simple fait que le massif d'accroissement externe n'existe plus ; elles sont probablement causées par la dégénérescence de certaines fibres nerveuses issues de la région de la lame ganglionnaire correspondant aux fibres post-rétiniennes sectionnées.

En conclusion, les résultats obtenus dans cette série permettent de retrouver les observations précédentes relatives à la dégénérescence des ommatidies dont les fibres post-rétiniennes ont été sectionnées, et aux anomalies de la lame ganglionnaire correspondant à cette même région. De même, les différences dans le comportement des fibres post-rétiniennes en rapport avec la distance entre leurs ommatidies d'origine et le massif d'accroissement externe confirment ce qui a été observé après interposition d'écran.

Enfin, de nouveaux résultats sont mis en évidence par cette série expérimentale :

- d'une part, la zone d'accroissement oculaire présente une activité mitotique non perturbée, les ommatidies qu'elle forme pouvant se différencier normalement même en l'absence du massif d'accroissement externe.

- d'autre part, seule la région néoformée de la lame ganglionnaire semble attirer les nouvelles fibres post-rétiniennes.

3 - Ablation du lobe optique :

Ce type d'opération consiste à retirer complètement le lobe optique d'un côté et à suivre l'évolution ultérieure de la croissance oculaire.

Un volet est découpé dans la capsule céphalique en arrière et sur le bord interne de l'oeil. Le nerf optique une fois sectionné, ainsi que les fibres post-rétiniennes, le lobe optique tout entier est extirpé (fig. 16). Ce type d'opération très brutal, qui élimine un organe important adjacent au cerveau, entraîne une mortalité énorme, de telle sorte que les résultats obtenus ne proviennent que d'un seul individu ayant survécu. La larve d'Anax, opérée en début d'ADS, a été sacrifiée en fin de métamorphose à l'étape 7. L'étude histologique montrera que l'ablation du lobe optique a été complète.

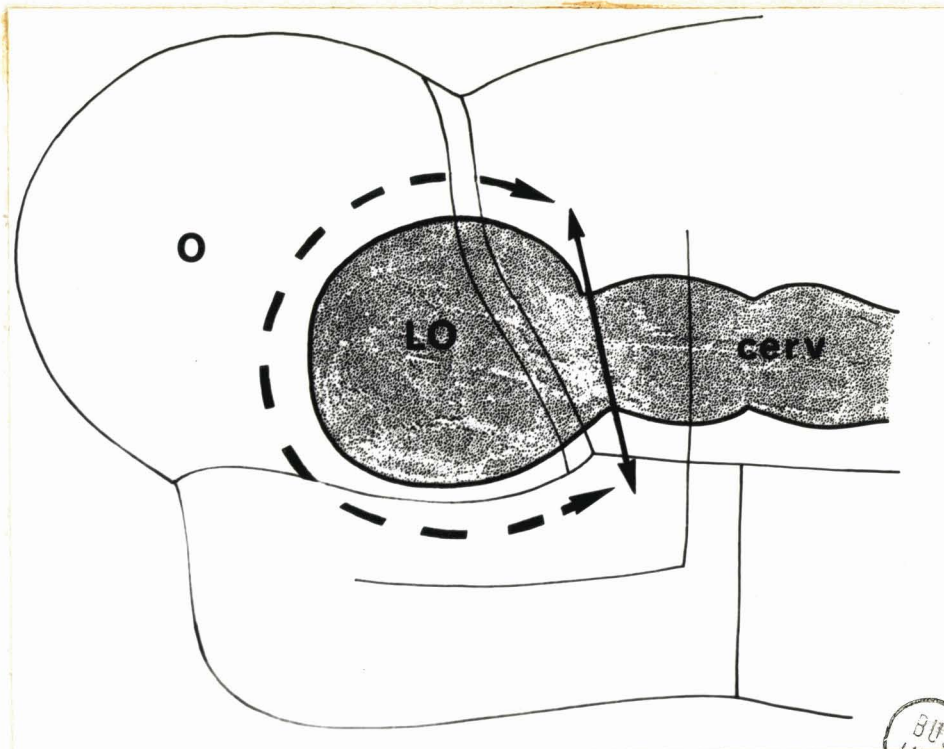


Fig. 16 : Ablation du lobe optique.

L'aspect morphologique de l'oeil opéré était comparable à celui de l'oeil témoin notamment en ce qui concerne l'état du débordement oculaire. (fig. 17)

OEIL
OPERE

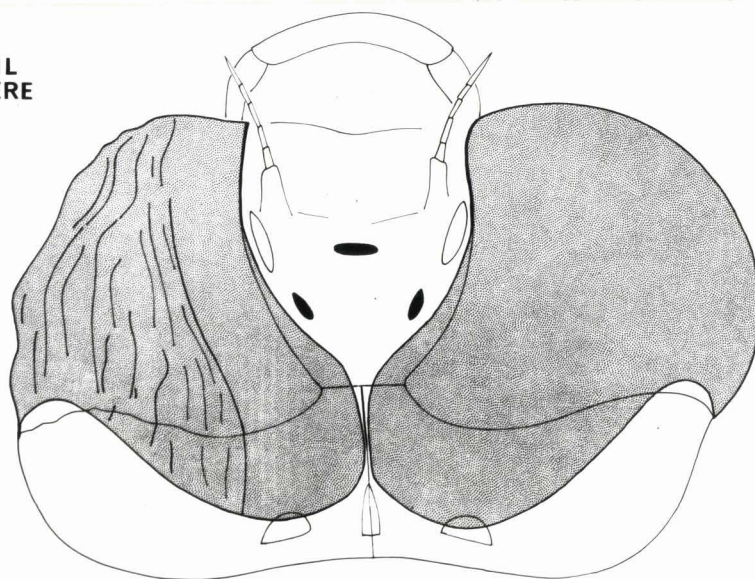


Fig. 17 : Tête de larve d'*Anax imperator* du dernier stade privée du lobe optique gauche. Etape 7 de la métamorphose.

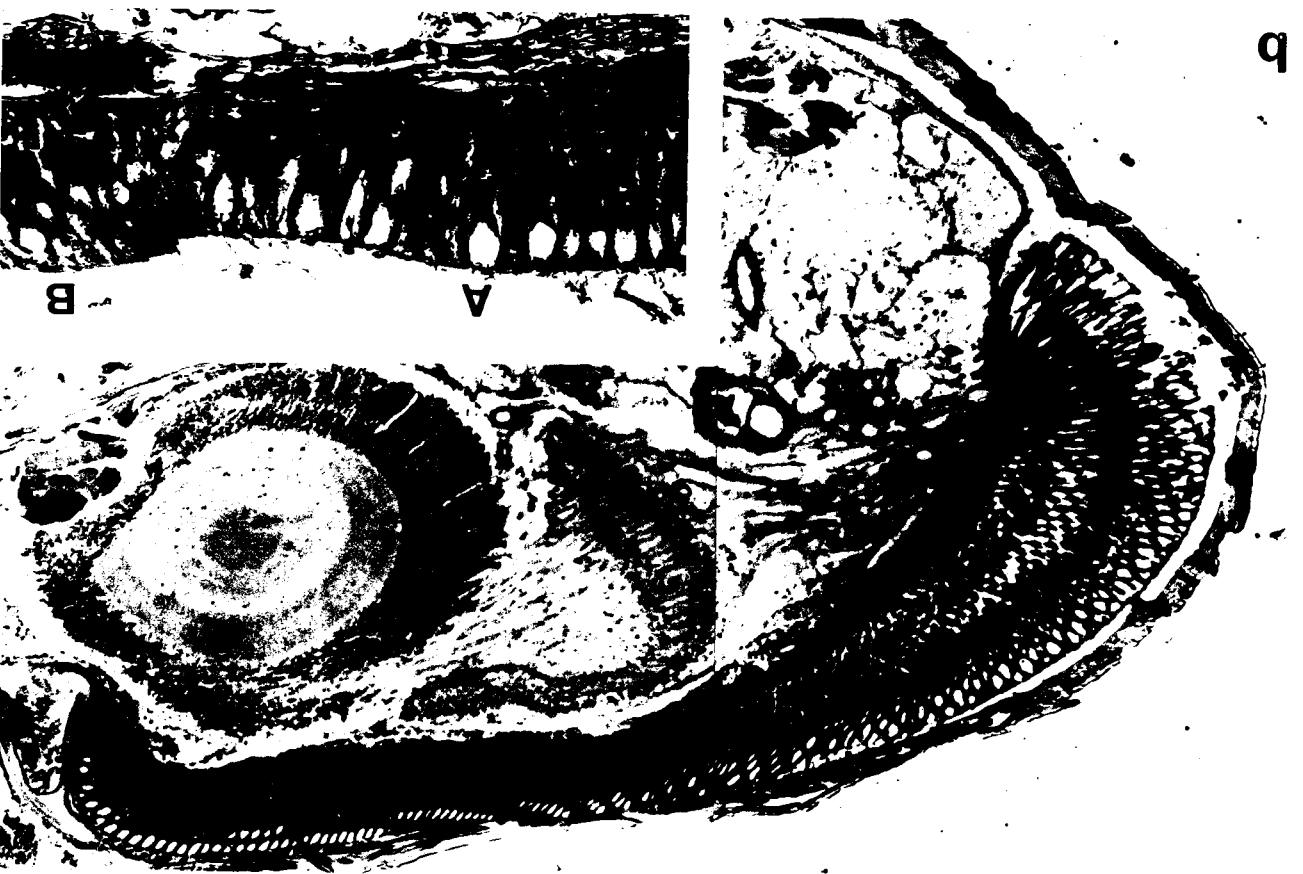
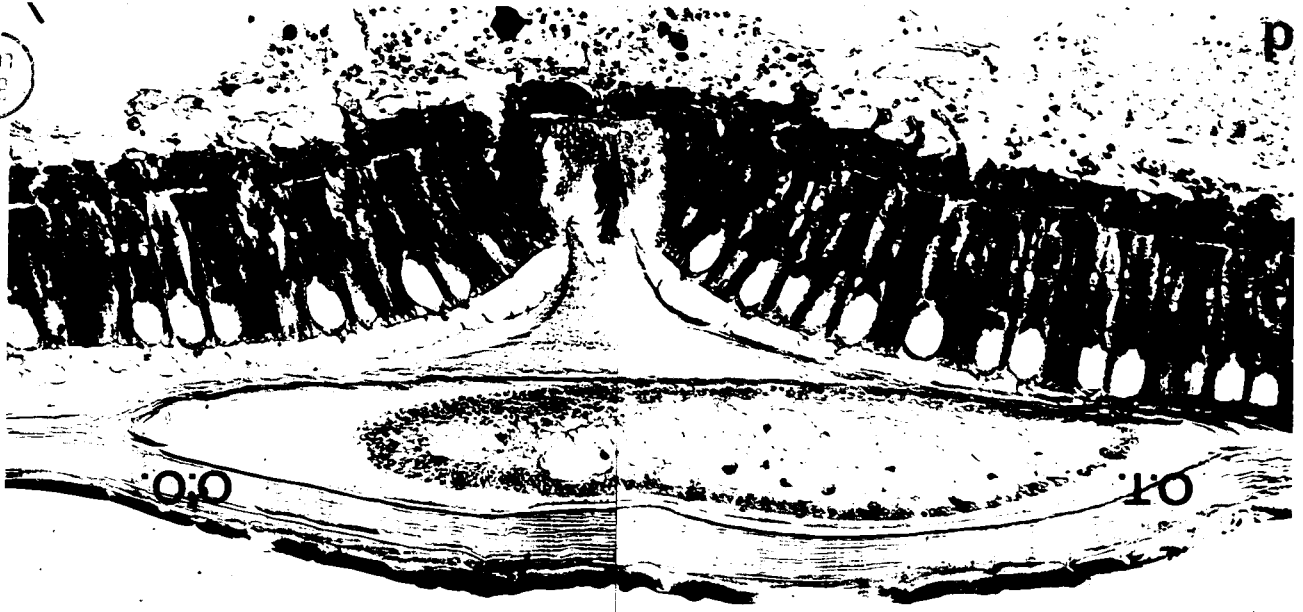
Seule la région la plus latérale de l'oeil montrait un aspect anormal avec des facettes malformées et non ordonnées.

A l'étude histologique on retrouve dans l'oeil opéré deux régions de structure différente (Pl. XX, Fig. a, b, c). Dans la partie latérale, la plus ancienne, les ommatidies dégénérées sont pratiquement méconnaissables ; quelques cristallins restent encore visibles ainsi que de nombreuses cellules pigmentaires.

PLANCHE XX : Effet de l'ablation du lobe optique sur la structure de l'oeil.

- a : oeil opéré : A : néommatidies normales ; B : ommatidies dégénérées ; f. : fibres post-rétiniennes (G x 52).
- b : oeil témoin.
- c : zone de transition entre A et B (G x 180).
- d : région oculaire dorsale. Affrontement de l'oeil témoin (O.T.) et de l'oeil opéré (O.O.) dont toutes les néommatidies sont normales (Gx 180).

3777
SAP



XX

Par contre, la région la plus dorsale de l'oeil qui s'est mise en place à la fin de la vie larvaire (ADS et DS) est formée d'ommatidies absolument normales, d'un degré de différenciation comparable à celui des témoins. On remarque donc que seules les ommatidies déjà différenciées au moment de l'opération ont été altérées par l'ablation du lobe optique, vraisemblablement à la suite de la section de leurs fibres post-rétiniennes.

Les fibres post-rétiniennes sectionnées dans la partie "larvaire" de l'oeil se rassemblent sous leurs ommatidies d'origine en massifs vers lesquels confluent les fibres post-rétiniennes issues des ommatidies différenciées après l'opération (Pl. XXX, a). Une fois de plus on retrouve la forte attraction qui semble s'exercer entre les fibres post-rétiniennes.

Ce type d'opération montre également que la zone d'accroissement oculaire peut présenter une activité mitotique en l'absence, non seulement du massif d'accroissement externe, mais du lobe optique tout entier, et que les ommatidies néoformées peuvent se différencier normalement sans entrer en relation avec la lame ganglionnaire par leurs fibres post-rétiniennes. Cependant, on remarque ici encore que la section des fibres post-rétiniennes entraîne une forte perturbation de la structure et une dégénérescence des ommatidies différenciées.

Par ailleurs, il a été vu que la mise en place d'écrans entraîne un déficit volumétrique des différents ganglions optiques du côté opéré, et qu'une légère différence de volume pouvait même être retrouvée au niveau des cellules ganglionnaires des corps pédonculés. L'ablation d'un lobe optique complet devait donc logiquement avoir un effet comparable sur le développement de ces centres d'association. Les mesures montrent, en effet, que le déficit du corps pédonculé est très important du côté opéré, puisqu'il atteint 33 % du volume du corps pédonculé témoin.

C - DEVELOPPEMENT DU LOBE OPTIQUE PRIVE DE L'OEIL. EFFET DE LA RESECTION PARTIELLE DE LA ZONE D'ACCROISSEMENT OCULAIRE

Les résultats de la mise en place d'écrans semblent montrer que l'absence de fibres post-rétiniennes a eu des répercussions sur la croissance du lobe optique. Afin de vérifier ces observations, nous avons cherché à supprimer complètement ces fibres en retirant une partie de la zone d'accroissement oculaire (fig. 18). Celle-ci a été remplacée par un fragment de tégument céphalique de mêmes dimensions pris dans la région occipitale (Pl. XXI, e), ou bien nous avons laissé la blessure se cicatrifier d'elle-même ; dans ce cas,

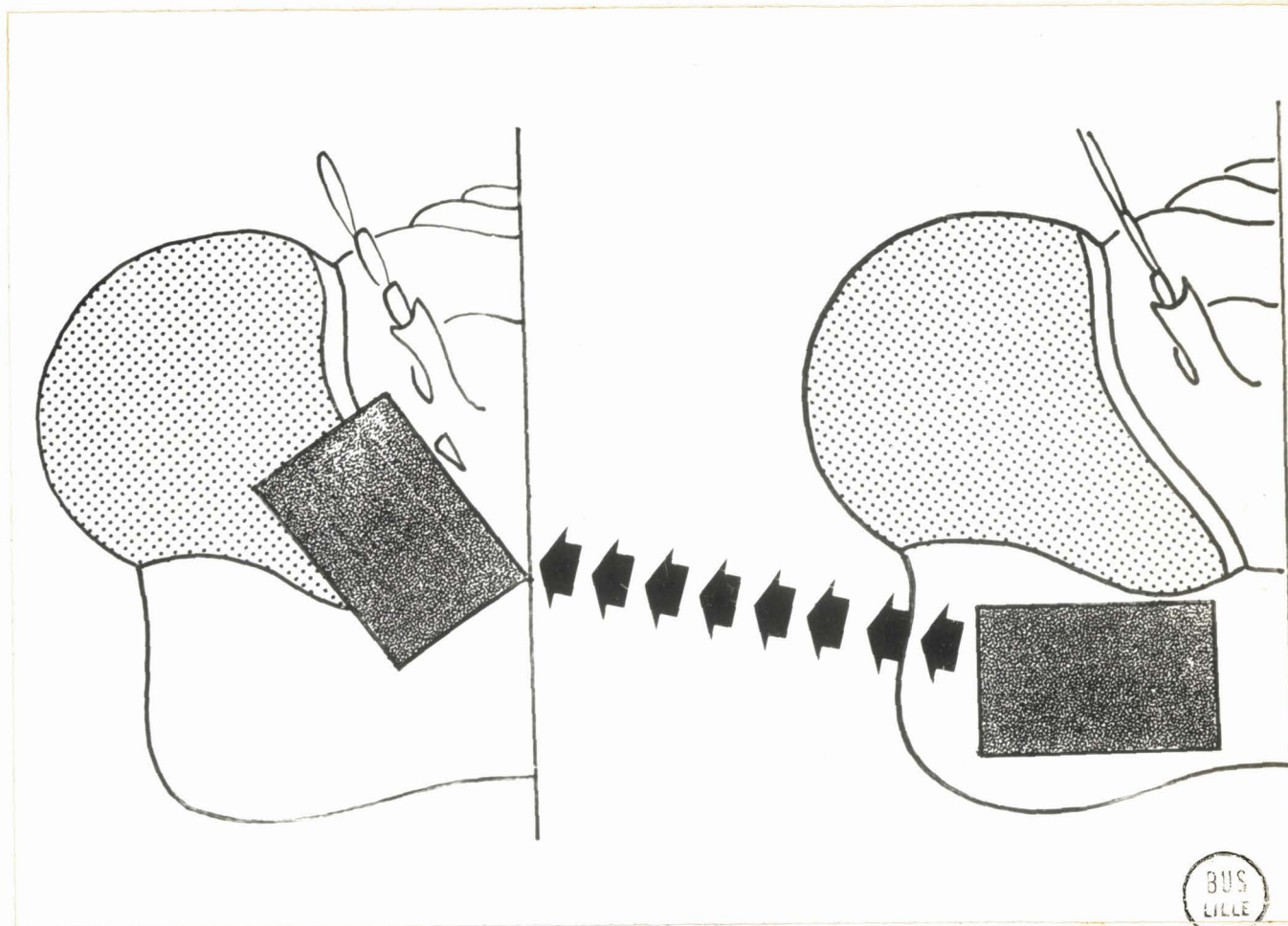


Fig. 18 : Résection partielle de la zone d'accroissement oculaire et remplacement de l'hypoderme enlevé par de l'hypoderme céphalique non oculaire.

afin de freiner l'hémorragie et de favoriser la coagulation, des fragments de papier filtre stérile ont été appliqués sur la blessure juste après l'opération. Celle-ci a été effectuée sur dix larves d'Anax relativement jeunes (précédant la métamorphose de 3 ou 4 stades) qui furent sacrifiées au cours du DS.

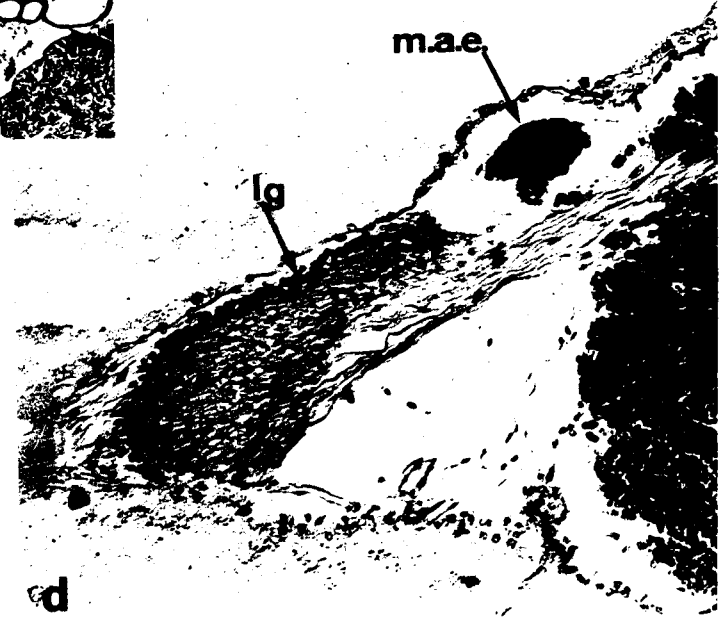
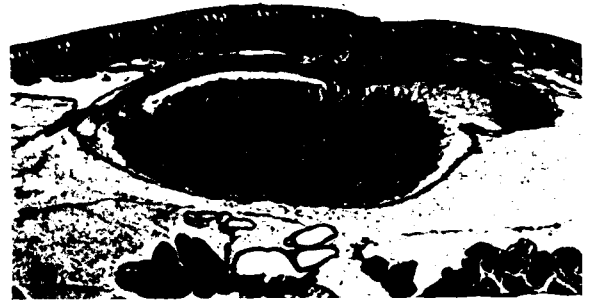
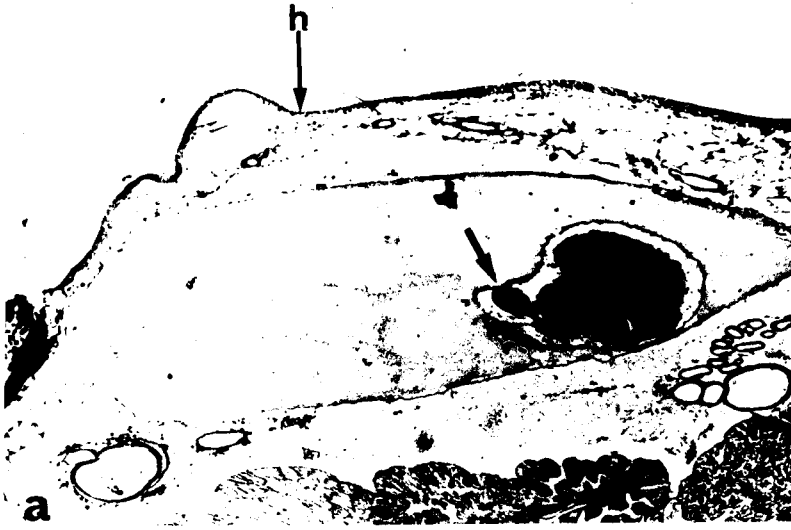
a) Le massif d'accroissement externe :

L'ablation d'une partie de la zone d'accroissement oculaire semble avoir assez peu d'effets sur le massif d'accroissement externe. En particulier, son volume reste pratiquement identique à celui de l'œil témoins ; des différences de volume ne se présentent que dans le cas où l'opération a visiblement lésé le lobe optique. Cependant, à l'extrémité postérieure du lobe optique le massif d'accroissement externe occupe toujours une position beaucoup plus ventrale du côté opéré que du côté témoin, comme cela a été vu après les opérations précédentes (Pl. XXI, fig. a, b).

L'effet le plus visible de l'absence d'arrivée de nouvelles fibres post-rétiniennes se fait sentir du côté proximal du massif d'accroissement externe, à la fois sur la face où prend naissance la lame ganglionnaire, et du côté opposé formant le ganglion optique II.

PLANCHE XXI : Effet de l'ablation de la zone d'accroissement oculaire sur la structure du lobe optique.

- a : Opération suivie de la greffe d'un fragment d'hypoderme céphalique (h). Remarquer la position ventrale du massif d'accroissement externe (flèche) (G x 45).
- b : témoin. Position dorsale du massif d'accroissement externe (flèche).
- c : malformation de la lame ganglionnaire (lg) et apparition de massifs surnuméraires (m.s.) (G x 151).
- d : discontinuité entre la lame ganglionnaire (lg) et le massif d'accroissement externe (m.a.e.) (G x 151).
- e : tête de larve d'Anax imperator opérée, en vue dorsale. Remarquer le greffon d'hypoderme dans l'œil gauche (G x 8).



b) La lame ganglionnaire présente, du côté opéré, un net déficit de taille par rapport au côté témoin. En effet, l'examen des courbes volumétriques cumulatives montre que, comme dans les séries expérimentales précédentes, cette différence de taille n'est visible qu'à partir du niveau de la région opérée ; la lame ganglionnaire montre, en effet, une extension postérieure beaucoup plus réduite que dans l'oeil témoin. Ce résultat est à rapprocher des observations de STEIN (1954) qui a montré que la cautérisation complète de l'oeil de larves d'Odonates entraîne une dégénérescence de la lame ganglionnaire et des autres ganglions optiques, se traduisant par l'apparition de vacuoles à l'intérieur de ces ganglions. On peut penser que dans notre cas la diminution de volume de la lame ganglionnaire provient de phénomènes semblables provoqués par l'opération, mais l'étude d'animaux sacrifiés peu de temps après l'ablation de la zone d'accroissement externe (10 jours, durée optimale d'après STEIN pour observer ces vacuoles) ne permet pas de retrouver de tels signes de dégénérescence.

Cette différence de volume peut être attribuée, en outre, à l'absence de fibres post-rétiniennes dans la région intéressée, mais une mesure des différentes parties de la lame ganglionnaire montre que c'est surtout la zone externe nucléée qui est réduite, beaucoup plus que la zone fibreuse. La densité cellulaire semblant identique côté opéré et côté témoin, le nombre des cellules doit donc être plus faible du côté opéré (fig. 19). De plus, l'épaisseur de la lame ganglionnaire à la sortie du massif d'accroissement externe est souvent plus faible du côté opéré, et on observe très fréquemment une discontinuité bien marquée entre le massif d'accroissement externe et le ganglion optique I (Pl. XXI, fig. d). Dans un oeil non perturbé cette région correspond précisément au point d'arrivée des nouvelles fibres post-rétiniennes. Enfin, des mesures d'activité mitotique sembleraient montrer un taux de division légèrement plus faible dans le massif d'accroissement externe du côté opéré; cependant, ces comptages, effectués sans colchicination préalable, sont d'une signification incertaine.

En conclusion, les anomalies observées dans la lame ganglionnaire opérée pourraient être expliquées par un manque de différenciation et par l'absence d'une partie des cellules ganglionnaires néoformées, à laquelle se superposerait peut-être une activité mitotique légèrement abaissée du massif d'accroissement externe. En définitive, il semble bien se confirmer que ces anomalies seraient causées par le manque d'arrivée de nouvelles fibres post-rétiniennes dans la zone de formation de la lame ganglionnaire.

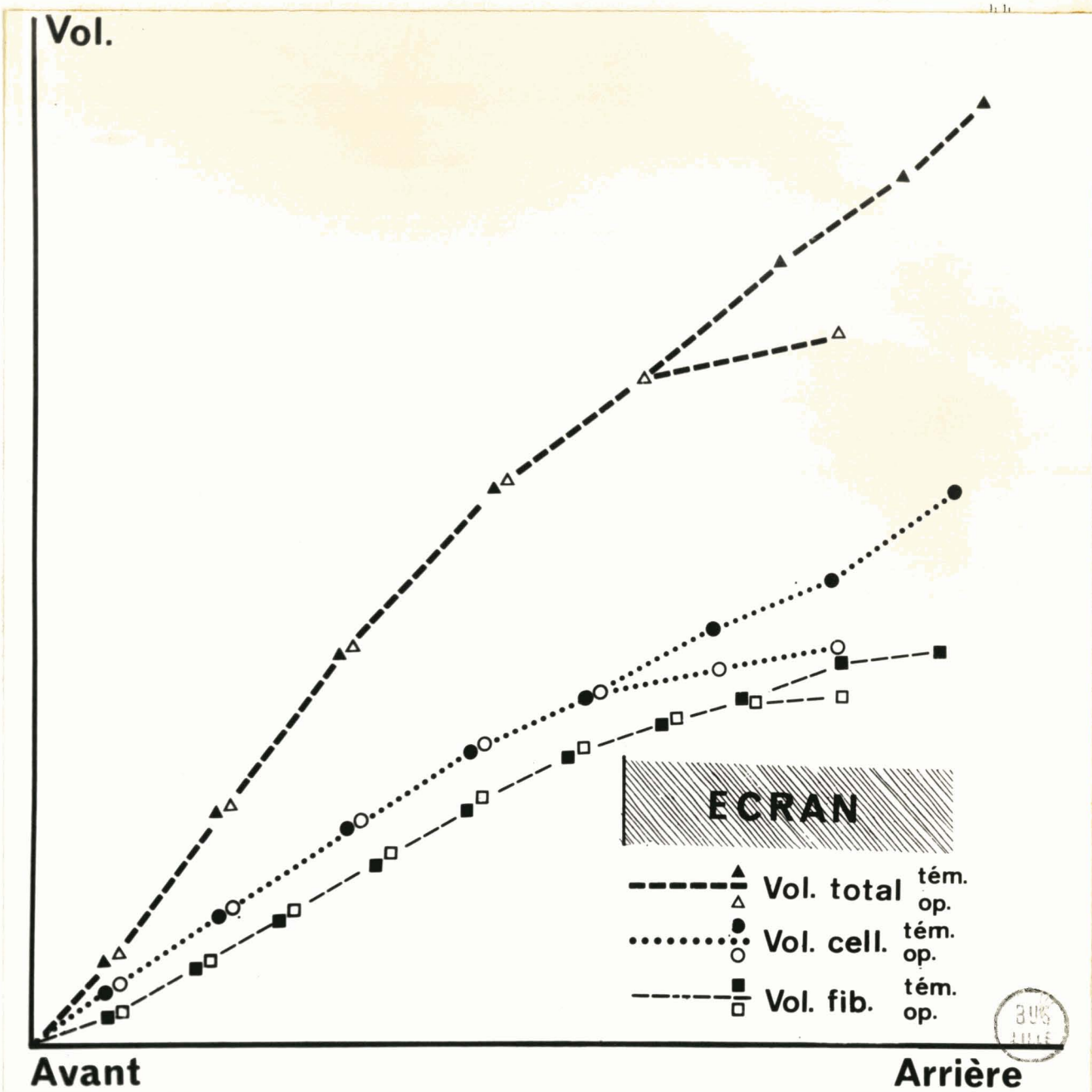


Fig. 19 : Courbe cumulative représentant le volume de la lame ganglionnaire entière, de sa région cellulaire et de sa région fibreuse.

(Erreur: Remplacer "Ecran" par "Niveau de l'opération.")

c) La masse médullaire externe subit également une croissance défectueuse consécutive à l'opération. De nombreux massifs surnuméraires se forment sous la région opérée à la sortie du massif d'accroissement externe (Pl. XXI, fig. c). Ces formations, comprenant des plages fibreuses entourées de nombreuses cellules ganglionnaires, comparables à celles observées dans les séries précédentes, sont l'indice d'une mise en place anormale des cellules ganglionnaires néoformées. De plus, des mesures montrent un déficit volumétrique dans les masses médullaires externe et interne du côté opéré par rapport au côté témoin. Cette différence de volume, quoique plus réduite qu'à la suite

de l'ablation du massif d'accroissement externe, concerne à la fois les régions fibreuses et les régions ganglionnaires ; en outre, on retrouve, ici aussi, une masse médullaire externe tronquée dans sa partie ventrale. Comme il a été observé dans la lame ganglionnaire, le nombre de cellules mises en place dans les masses médullaires externe et interne semble donc plus faible du côté opéré. Enfin, de même que pour les séries précédentes, l'absence de fibres post-rétiniennes entraînerait une mise en place anarchique des cellules ganglionnaires. Ce mode de formation incontrôlé des neurones de la masse médullaire externe pourrait expliquer la position exagérément ventrale du massif d'accroissement externe à l'extrémité postérieure du lobe optique.

D - DEVELOPPEMENT DE L'OEIL ELOIGNE DE LA TETE : TRANSPLANTATION HETEROTOPE DE LA ZONE D'ACCROISSEMENT OCULAIRE

Il a été vu précédemment que la croissance de l'oeil pouvait se poursuivre après ablation d'une partie ou de la totalité du lobe optique sous-jacent. Cependant, comme l'hypothèse en a été émise (SCHALLER, 1964), il pouvait exister une induction d'origine céphalique agissant directement sur l'hypoderme sus-jacent pour le transformer en oeil. Nous avons donc étudié le comportement de la zone d'accroissement externe transplantée hors de la tête sur un sternite abdominal.

L'opération a été effectuée sur quinze larves d'Anax relativement jeunes, précédant de 3 ou 4 stades la métamorphose, ce qui permet une croissance post-opératoire assez longue. La région oculaire transplantée comprenait la zone d'accroissement oculaire, une partie (la plus réduite possible) d'ommatidies en voie de différenciation et le tégument céphalique contigu à la zone

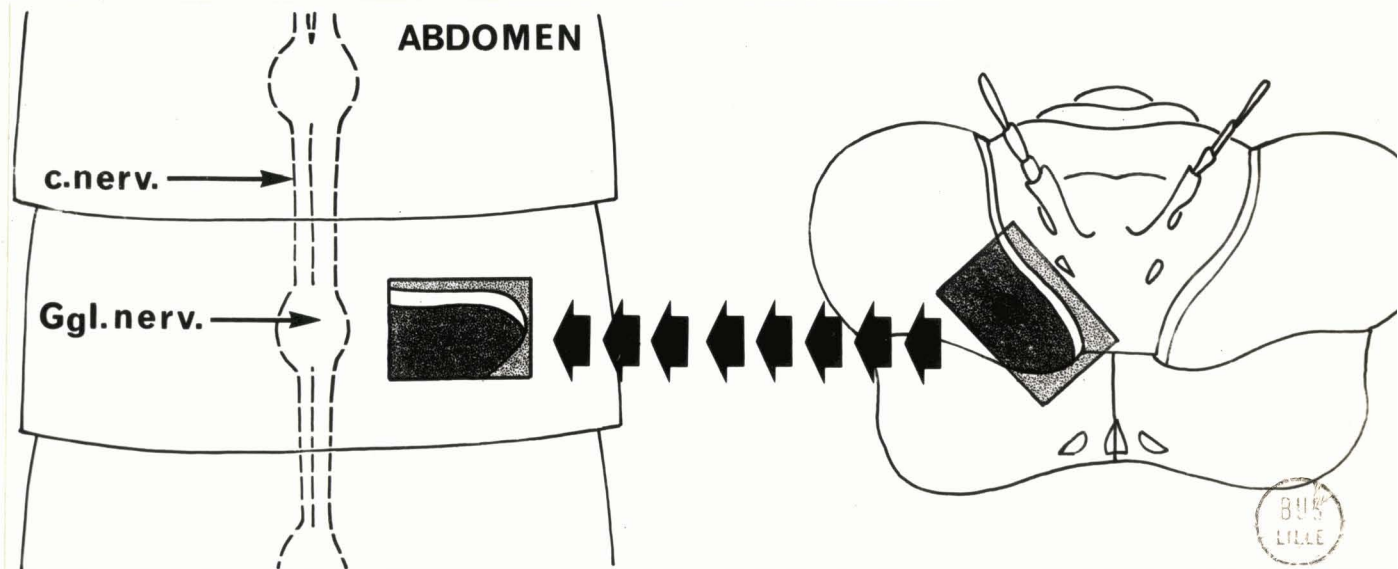


Fig. 20 : Transplantation hétérotopes de la zone d'accroissement oculaire.

d'accroissement oculaire. Ce fragment tégumentaire a été soit transplanté en surface, soit implanté sous l'hypoderme d'un sternite abdominal antérieur (Fig. 20). La destinée des greffons a été suivie à chaque stade, et les hôtes ont été sacrifiés au DS ou après leur émergence à l'issue de la métamorphose.

a) Aspect morphologique du greffon : Lors des greffes en surface, l'hypoderme céphalique du greffon et l'hypoderme abdominal de l'hôte se sont parfaitement soudés l'un à l'autre après cicatrisation. Cependant, très fréquemment, il s'est produit au cours des stades successifs une élimination progressive du greffon ; en effet, celui-ci commençait à former une petite saillie en surface, puis à chaque mue se pédiculisait davantage et était finalement éliminé avec une exuvie. Une implantation sous l'hypoderme a donné des résultats plus utilisables, car au cours des mues ultérieures, le greffon sort peu à peu du sternite et se pédiculise ensuite, ce qui repousse de quelques stades son expulsion.

Les différentes régions du greffon gardent leur aspect typique (Pl. XXII, fig. a, b, c) ; on reconnaît en particulier l'hypoderme céphalique délimité du sternite par une légère dépression. La zone d'accroissement oculaire repérable en surface par sa cuticule plissée, existe toujours ; elle a une extension accrue à chaque stade, et fait parfois le tour complet de l'explant. Enfin, à partir de la zone d'accroissement oculaire partent des files de petites facettes indiquant l'existence de néommatidies ; la région la plus ancienne de l'explant montre des facettes irrégulières ou une surface lisse, ce qui semble indiquer une structure perturbée des ommatidies sous-jacentes. Chez un hôte devenu imago quelques indices comme la couleur jaune et la disparition de la zone d'accroissement externe montrent que le greffon a, lui aussi, subi la métamorphose (Pl. XXII, Fig. d, e).

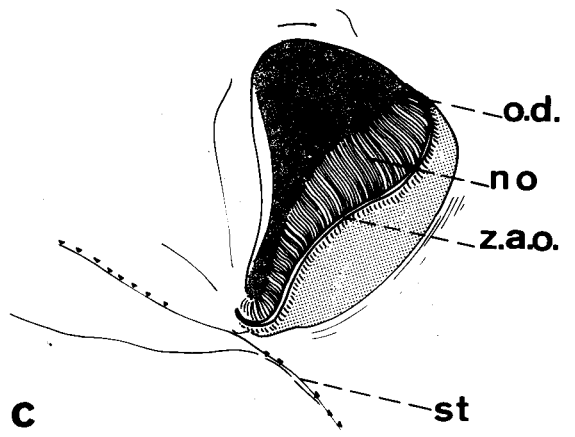
b) Structure histologique du greffon

Malgré sa tendance à se pédiculiser, le greffon semble s'être assez bien intégré dans cette position hétérotope (Pl. XXIII, b). En particulier, les hypodermes d'origine différente se raccordent, de nombreuses trachées de l'hôte envahissent le greffon, et des muscles abdominaux semblent également rattachés à l'hypoderme d'origine céphalique.

- Comme le suggérait la morphologie externe du greffon, la zone d'accroissement externe existe encore, présente sa structure typique et montre toujours une forte activité mitotique (Pl. XXIII, fig. b, c). Cette zone fonctionne exactement comme dans un oeil non perturbé ; elle produit des

PLANCHE XXII : Résultats de la greffe d'un territoire oculaire sur un sternite abdominal. Aspect du greffon chez un hôte parvenu au dernier stade larvaire (a, b, c), à l'état imaginal (d, e).

- a, d : vue d'ensemble. a : (G x 5,5), d : (G x 7).
- b, e : détail (h : hypoderme céphalique ; o : oeil) b : (G x 16,5), e : (G x 18).
- c : représentation schématique du greffon figuré en a et b (no : néommatidies ; od : ommatidies en dégénérescence ; st. : bord postérieure du sternite ; z.a.o. : zone d'accroissement oculaire).



a

c



d

e

cellules qui se disposent en deux couches superposées, comme dans le cas normal (Pl. XXIII, fig. b, d). Puis ces cellules se regroupent en unités ommatidiennes qui se différencient progressivement avec apparition du cristallin, du pigment, etc... Un greffon dont l'hôte est devenu adulte montre une structure oculaire imaginaire présentant en particulier un tapetum développé raccordé aux trachées abdominales de l'hôte.

- Les fibres post-rétiniennes émises par les unités ommatidiennes venant d'être formées par la zone d'accroissement oculaire peuvent présenter des comportements différents :

- certaines se rassemblent sous le greffon et constituent des massifs nerveux non structurés auxquels s'agglomèrent quelques cellules d'origine probablement hémocytaires (Pl. XXIII, Fig. b).

- d'autres fibres post-rétiniennes s'unissent en faisceaux bien distincts qui se perdent ou se terminent entre les tissus de l'hôte. Certains de ces faisceaux parviennent même à pénétrer dans le ganglion nerveux du segment sur lequel l'hôte a été greffé. Ces cas sont assez rares, mais ne permettent aucun doute (Pl. XXIII, fig. a, Pl. XXIV). La distance considérable entre les fibres post-rétiniennes néoformées et le ganglion nerveux segmentaire semble être en rapport avec cette capacité de jonction : l'attraction exercée par le ganglion nerveux sur les fibres en croissance, qui semble diminuer avec l'éloignement, n'est pas sans rappeler le comportement réciproque des fibres post-rétiniennes et des massifs nerveux à la suite de certaines opérations précédentes.

Cette série expérimentale a montré l'apparition de formations surnuméraires dont l'interprétation sera envisagée dans la discussion de ce deuxième chapitre.

En conclusion, la transplantation de la zone d'accroissement oculaire a donc montré que :

1 - La croissance de l'oeil (ainsi que sa métamorphose), c'est-à-dire la multiplication cellulaire dans la zone d'accroissement oculaire et la différenciation des néommatidies, peuvent très bien se poursuivre en position hétérotopes, c'est-à-dire qu'elles sont indépendantes du système nerveux céphalique.

2 - Alors que chez un Insecte intact les fibres post-rétiniennes rejoignent la lame ganglionnaire à la sortie du massif d'accroissement externe, certains faisceaux semblent ici attirés par un ganglion nerveux abdominal qu'ils arrivent à rejoindre dans certains cas. Cette observation parle en faveur d'une

PLANCHE XXIII et XXIV : Résultat de la greffe d'un territoire oculaire sur un sternite abdominal (hôte parvenu au dernier stade larvaire).

c.n. : chaîne nerveuse ventrale, ca. : cornéule, f : fibres post-rétiniennes, G : greffon, g.n. : ganglion nerveux, no. : néommatidies, n.s. : nerf segmentaire, z.a.o. : zone d'accroissement oculaire.

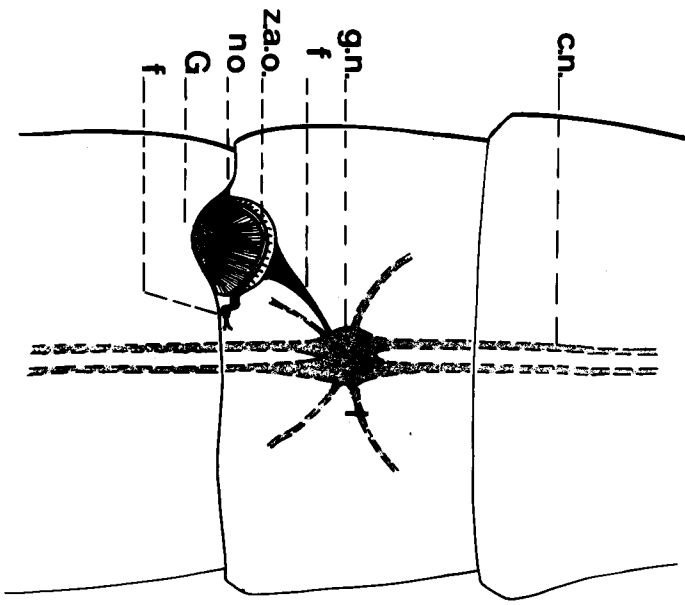
Planche XXIII : Structure du greffon.

- a : représentation schématique du greffon et des relations contractées entre celui-ci et le ganglion nerveux correspondant.
- b, c, d : coupes du greffon.
 - b : vue d'ensemble (G x180).
 - c : détail-zone d'accroissement oculaire (flèche) (G x320).
 - d : détail - clivage cellulaire en deux couches (flèches) (G x320).

Planche XXIV : Coupes transversales sériées du sternite abdominal de l'hôte, passant par le greffon.

- a, b, c, d : mise en évidence du rapprochement et de la jonction (flèches) des fibres post-rétiniennes avec le ganglion nerveux (f. schéma Pl. XXIII, a) (G x180).

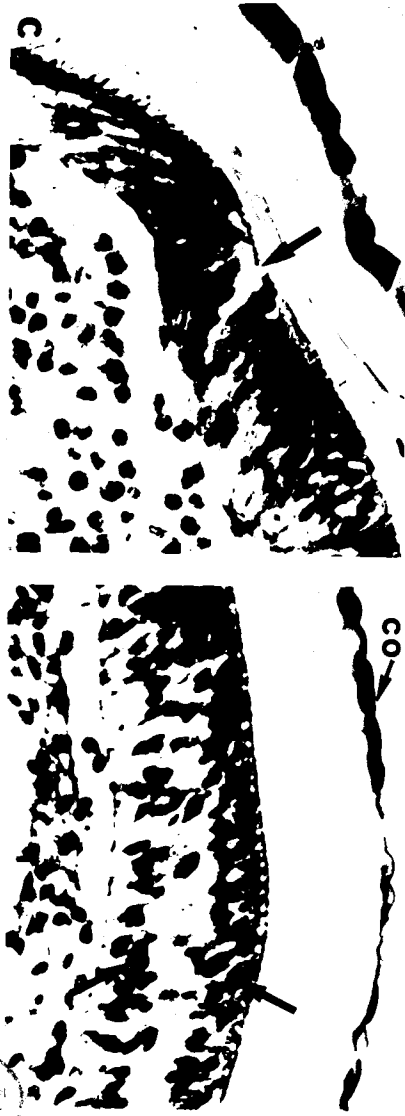
a

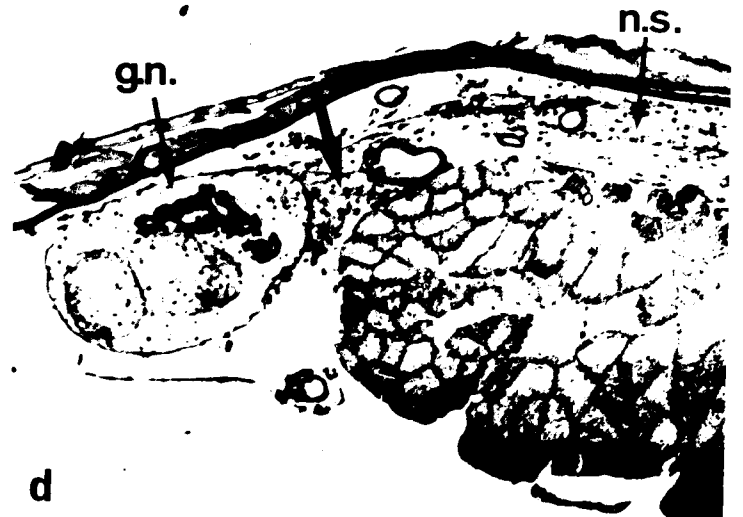


b



c





FILE
NO.

nature unitaire des facteurs réglant l'attraction des fibres post-rétiniennes.

E - DISCUSSION

1 - Influence du lobe optique sur la croissance et la différenciation de l'oeil.

Les différentes opérations effectuées montrent une certaine indépendance du développement de l'oeil par rapport au système nerveux sous-jacent. Cette indépendance devient évidente lorsque l'oeil est séparé du lobe optique. Dans ce cas la zone d'accroissement oculaire persiste et présente la même activité mitotique dans l'oeil opéré et dans l'oeil témoin. De la même manière, la différenciation progressive des néommatidies, ainsi que la croissance des nouvelles fibres post-rétiniennes se poursuivent sans être apparemment perturbées. Ces résultats ne confirment donc pas l'hypothèse de SCHALLER (1964) qui supposait une action inductrice du massif d'accroissement sur la zone d'accroissement oculaire.

Une telle indépendance de l'oeil vis à vis du système nerveux sous-jacent n'a cependant pas toujours été vérifiée après expérimentation chez les Insectes. Alors que KOPEC (1922) sur Lymantria dispar, BODENSTEIN (1938-40-43), CHEVAIS (1937), EPHRUSSI et BEADLE (1937), STEINBERG (1941), ILLMENSEE (1970) chez la Drosophile, PFLUGFELDER (1936, 1937) chez Pentatoma, SCHOELLER (1964) chez Calliphora, ont observé que des ébauches oculaires ou des yeux privés de système nerveux optique par section ou transplantation, se développent en structures oculaires parfaitement normales, comme chez Aeschna et Anax, d'autres auteurs comme WOLSKY (1938), WOLSKY et HUXLEY (1936) chez Bombyx, PLAGGE (1936) chez Ephestia, ont constaté que l'éloignement du système nerveux oculaire provoquait des altérations dans le développement des ommatidies. Ainsi que nous l'avons remarqué pour les ommatidies dont les fibres post-rétiniennes étaient sectionnées par l'opération, ils observent des malformations affectant avant tout les cellules rétiniennes ; le cristallin semble au contraire moins touché, et les cellules pigmentaires ont pris une grande extension. Par ailleurs, PFLUGFELDER (1947) montre que chez le jeune embryon de Carausius le contact entre l'ébauche oculaire et le lobe optique est indispensable pour la différenciation des ommatidies ; chez l'embryon plus âgé la séparation de l'ébauche oculaire et du lobe optique perturbe beaucoup moins le développement de l'oeil. De même, PLAGGE (1936) avait vu que des disques oculaires de Ephestia implantés avec une partie du ganglion auquel ils sont attachés se développent mieux que

les disques détachés du système nerveux, résultats que confirment les travaux de SCHRADER (1938).

Il semble, en fait, que les différences observées sont dues avant tout au stade de développement auquel les animaux ont été opérés. On peut penser qu'au début de sa formation l'oeil devrait subir l'influence du système nerveux oculaire pour effectuer correctement la différenciation des premières ommatidies. Par la suite, le développement de l'oeil deviendrait progressivement autonome une fois dépassée une certaine période critique dont l'incidence varierait suivant que l'animal est hétéro- ou holométabole, et qui serait conditionnée par la plus ou moins grande précocité du développement oculaire. Chez Aeschna, comme chez Carausius, cette période critique se situerait certainement chez l'embryon, l'oeil de la larve ayant alors un développement autonome.

L'altération des ommatidies, consécutive à la section des fibres post-rétiniennes, observation faite chez Bombyx et Ephestia et retrouvée chez Aeschna et Anax, ne peut toutefois que difficilement s'expliquer. En effet, si l'on imagine un transport de substances morphogénétiques du lobe optique en direction de l'oeil par l'intermédiaire des fibres post-rétiniennes, comme l'hypothèse en a été émise par GOTTSCHEWSKI et QUERNER (1961), on comprend mal comment les ommatidies dont les fibres post-rétiniennes ont été empêchées, au cours de leur croissance, de rejoindre le lobe optique, peuvent se différencier normalement.

2 - Influence de l'oeil sur la croissance et la différenciation du lobe optique :

Toutes les larves chez lesquelles l'oeil a été éloigné du lobe optique montrent des perturbations portant sur le volume et la structure du système nerveux. Du côté opéré, le lobe optique présente une taille plus petite que son symétrique, le ganglion optique le plus perturbé étant le plus externe, à savoir la lame ganglionnaire.

Contrairement aux nombreuses études réalisées sur le développement de l'oeil et montrant certaines différences suivant l'espèce ou l'âge de l'Insecte étudié, les observations relatives au développement du lobe optique confirment d'une part un développement anormal ou nul des ganglions optiques en l'absence d'oeil, d'autre part une corrélation de croissance entre le lobe optique et l'oeil. Ces conclusions sont basées sur l'observation de faits naturels et sur des données expérimentales.

Données naturelles :

Il apparaît que les lobes optiques des Arthropodes dont l'appareil oculaire est régressé, sont toujours fortement réduits. Ainsi qu'il ressort d'une analyse bibliographique, c'est le cas des espèces vivant à l'obscurité, qu'elles soient abyssales ou hypogées. On note que l'évolution réductrice procède toujours des voies périphériques vers les voies centrales, ainsi qu'il a été également observé sur des espèces mutantes de *Drosophile* à yeux Bar ou absents (KRAFKA, 1924 ; JOHANSEN, 1924 ; RICHARD et FURROW, 1925 ; EL SHATOURY, 1956). POWER (1943) a mesuré le volume des ganglions optiques de *Drosophiles* à yeux plus ou moins réduits, et trouve même une proportionalité dans le nombre des facettes et le volume des différents ganglions optiques ; dans le cas extrême, chez une *Drosophile* "eyeless" le 1er ganglion a complètement disparu, le 2ème est réduit de 85 % et le 3ème de 58 %.

Cette dépendance de plus en plus marquée et de nature centrifuge des ganglions optiques vis à vis de l'oeil se fait sentir également dans l'apparition de différents ganglions optiques au cours de la croissance de certains Insectes ; par exemple GIERYNG (1964) a observé que chez *Calliphora* la lame ganglionnaire est le dernier ganglion à se former. NORDLANDER et EDWARDS (1969) confirment cette observation chez *Danaus* et remarquent que la phase de croissance la plus active de la lame ganglionnaire débute au moment où les ommatidies commencent à se différencier.

Données expérimentales :

Que ce soit par des techniques d'ablation élective d'ébauches oculaires (KOPEC, 1922 chez *Lymantria* ; SCHOELLER, 1964 chez *Calliphora*) par des cautérisations d'oeil suivies ou non de régénération (ALVERDES, 1924 et STEIN, 1954 chez les Odonates ; HELLER et EDWARDS, 1968 chez les Orthoptères) ou par des cultures in vivo de lobe optique (SCHRADER, 1938 ; PFLUGFELDER, 1947 chez le Phasme), tous les résultats montrent, que, comme chez *Aeschna* et *Anax*, les ganglions optiques présentent une altération d'autant plus forte qu'ils sont plus périphériques et plus proches de l'oeil. Cette altération affecte à la fois le volume et la structure du lobe optique.

Le volume du lobe optique

La réduction de taille est due en partie à la dégénérescence ou à l'absence de fibres post-rétiniennes qui auraient dû normalement occuper un certain volume dans les lobes optiques. Dans ce cas on comprend que le déficit volumétrique soit de moins en moins important de l'extérieur vers l'intérieur, puisque le nombre de fibres post-rétiniennes pénétrant dans les ganglions

diminue avec l'éloignement de l'oeil. Mais en dehors de ce déficit du volume neuropilaire, des mesures nous ont montré que les cellules ganglionnaires étaient également réduites en nombre. Cette réduction peut avoir deux causes entre lesquelles nous avons cherché à choisir :

a) d'une part, une prolifération moins abondante des neuroblastes du massif d'accroissement externe du côté où les fibres post-rétiniennes arrivent en nombre réduit ou nul

b) d'autre part, une dégénérescence plus forte des cellules ganglionnaires néoformées du côté opéré

- D'après les comptages effectués pour vérifier la première hypothèse, il ne semble pas exister de différence sensible dans le taux de multiplication des neuroblastes entre le côté opéré et le côté témoin. Il se peut cependant que, comme MAY (1932) l'admet pour les Vertébrés, les fibres nerveuses, ici les fibres post-rétiniennes, aient une certaine action mitogène ; cela expliquerait par exemple que, comme nous l'avons observé, le massif d'accroissement externe est plus développé lorsqu'il reçoit une surcharge de fibres post-rétiniennes, alors qu'il est un peu moins volumineux sous l'écran ou lorsqu'il ne reçoit plus de fibres post-rétiniennes.

- A l'appui de la seconde hypothèse, l'étude de la morphogenèse normale nous a montré que parmi les cellules ganglionnaires nouvellement formées par le massif d'accroissement externe, existe toujours un certain nombre de cellules en dégénérescence. NORDLANDER et EDWARDS (1968, 1969) faisant la même observation sur Danaus pensent qu'il s'agit de cellules ganglionnaires formées en excès par le massif d'accroissement et qui n'ont pu contacter de synapses avec les fibres post-rétiniennes. On peut donc imaginer que lorsque l'arrivée des fibres post-rétiniennes dans le lobe optique est réduite ou nulle, la prolifération des neuroblastes dépasse fortement les besoins, et qu'ainsi l'élimination des cellules en excès serait la cause du déficit volumétrique des différents ganglions optiques. La discontinuité existant parfois entre le massif d'accroissement externe et la lame ganglionnaire, ainsi que l'épaisseur très réduite de celle-ci, seraient alors aisément compréhensibles.

En tout état de cause, il n'est pas possible de déterminer laquelle des deux hypothèses doit être retenue, ou d'affirmer que les deux processus évoqués sont complémentaires. De telles hypoplasies ou hyperplasies en rapport avec la déficience ou la surcharge en fibres nerveuses sensorielles ont déjà été observées chez les Vertébrés (MAY, 1932 ; HAMBURGER et LEVI-MONTALCINI, 1949 ; LONG et SIDMAN, 1962). Dans le même ordre d'idées, CHIARODO (1963) a

montré que l'extirpation d'une patte mésothoracique de la larve de Calliphora provoquait la réduction de 37 % du volume du ganglion correspondant. De même HINKE (1961) a observé une réduction des corps pédonculés chez Drosophila et Culex à yeux réduits, ce que confirment les résultats de certaines de nos mesures.

La structure du lobe optique

En plus de ce déficit volumétrique nous avons observé une structure presque toujours anormale des ganglions optiques du côté opéré. Celle-ci se traduit, en particulier, par la présence fréquente de massifs fibreux surnuméraires, une réduction de la portion ventrale de la masse médullaire externe, l'existence de gros massifs de cellules imparfaitement différenciées, issues du massif d'accroissement externe, et enfin une position anormalement ventrale de ce dernier, ainsi que de la lame ganglionnaire, à l'extrémité postérieure du lobe optique. Il semble que cette organisation défectueuse soit due à l'absence des fibres post-rétiniennes qui auraient une action régulatrice dans la mise en place des éléments constitutifs du lobe optique. On observe en effet qu'un lobe optique présente toujours une organisation moins régulière lorsque les fibres post-rétiniennes n'y parviennent pas. PFLUGFELDER (1958) émettait une hypothèse semblable pour expliquer, chez l'embryon du Phasme, l'absence de différenciation observée dans de gros massifs de cellules mères des neurones au sein de lobes optiques privés de l'arrivée des fibres post-rétiniennes.

En résumé, il semble que l'on puisse conclure à deux actions régulatrices des fibres post-rétiniennes sur le lobe optique :

- d'une part une influence sur la prolifération des neuroblastes et sur la différenciation de leurs cellules filles
- d'autre part un rôle dans la mise en place des cellules et des fibres dans les ganglions optiques

Le lobe optique, coupé de ses fibres post-rétiniennes, présenterait donc un fonctionnement désordonné de son massif d'accroissement externe et une mise en place irrégulière des ganglions optiques externe et moyen. L'architecture beaucoup plus régulière du ganglion optique interne résulte certainement de ce que les fibres post-rétiniennes parvenant jusqu'à ce niveau sont en nombre très réduit.

3 - Croissance des fibres post-rétiniennes

Au cours du développement non perturbé les fibres post-rétiniennes, dès leur différenciation, s'allongent en direction de la lame ganglionnaire nouvellement formée, à la sortie du massif d'accroissement externe. L'étude des

larves opérées n'a jamais permis d'observer des fibres post-rétiniennes pénétrant dans une région de la lame ganglionnaire d'âge sensiblement différent. Il semble que les fibres post-rétiniennes néoformées ne puissent entrer en contact qu'avec des cellules ganglionnaires nouvellement différenciées et qu'il existe un certain synchronisme dans le comportement de ces deux types d'éléments.

Les fibres post-rétiniennes ont présenté divers comportements suivant la manipulation effectuée :

- dans certains cas, les fibres post-rétiniennes, en se regroupant en massifs informes sous la membrane basale des ommatidies, font ainsi preuve d'une véritable interattraction. En effet, on voit fréquemment des faisceaux de fibres post-rétiniennes, venues d'une région relativement éloignée de l'oeil, parcourir un trajet assez important et se joindre aux autres fibres nerveuses pour constituer des massifs informes. SCHOELLER (1964) a observé des amas comparables de fibres post-rétiniennes chez Calliphora après ablation du lobe optique, et y voit une preuve de leur croissance centripète. Dans le cas de greffes abdominales nous avons observé que certaines fibres nerveuses s'assemblaient en faisceaux, qui se perdent ensuite en profondeur sans rejoindre aucun tissu nerveux.

- dans d'autres cas, les faisceaux de fibres post-rétiniennes formés après l'opération parviennent à entrer en contact avec un massif nerveux structuré ou non. Certains parcourent un trajet relativement long avant de pénétrer dans un massif d'accroissement externe qui a été déplacé, ou dont l'accès est difficile. Rappelons que cela a été le cas notamment des faisceaux contournant un écran ou traversant une perforation ménagée dans celui-ci, ou enfin se jetant dans un massif nerveux formé entre l'oeil et l'écran, lorsque le massif d'accroissement externe avait lui-même franchi un pore de l'écran.

Il apparaît donc, comme l'avait vu KOPEC (1922) que le cerveau, ou plus exactement les cellules néoformées de la lame ganglionnaire, exercent une attraction sur les fibres post-rétiniennes. Il est cependant étonnant que des ganglions abdominaux soient capables d'attirer les fibres post-rétiniennes émises dans leur voisinage. Cette absence de spécificité, contraire à ce que nous venons de voir au sujet du lobe optique, a d'ailleurs été signalée par WOLBARSH et coll. (1966) qui observent, chez la Blatte, une jonction comparable des fibres post-rétiniennes d'oeil transplanté sur le coxa d'une patte mésothoracique, avec le ganglion nerveux du même segment. Après rotation de 180° d'un oeil de Locusta, HORRIDGE (1968) note également une spécificité relativement

faible des fibres post-rétiniennes vis à vis de leurs connections primitives, mais son type d'expérience n'est pas très évident et il est difficile d'en tirer des conclusions. D'autres auteurs, comme BHASKARAN et coll. (1969), HELLER et coll. (1968), EDWARDS (1969), ont également rencontré des connexions nerveuses aberrantes après transplantation de pattes ou de cerques en différents endroits du corps.

MURRAY et TIEGS (1935) avaient vu chez un Lépidoptère une masse de fibres entre le disque imaginal et le cerveau, ces fibres devant diriger la marche des faisceaux nerveux et les porter vers le cerveau. WEISS (1941) émettait chez les Vertébrés l'hypothèse de "voies préétablies" pour expliquer la migration ordonnée des fibres nerveuses au cours de l'organogenèse. Cependant ces structures hypothétiques n'ont jamais été retrouvées ou mises en évidence ni chez les Insectes, ni chez les Vertébrés. Les observations faites chez Aeschna et Anax suffiraient à montrer que les fibres nerveuses peuvent se passer de voies préétablies, car elles sont parfaitement capables de s'accomoder de toutes sortes d'obstacles. Il faut donc invoquer l'existence d'un neurotropisme guidant les fibres en croissance comme l'ont supposé CAJAL (1893, 1919) et GIROUD (1968).

4 - Etude de cas de morphogenèse surnuméraire ou anormale

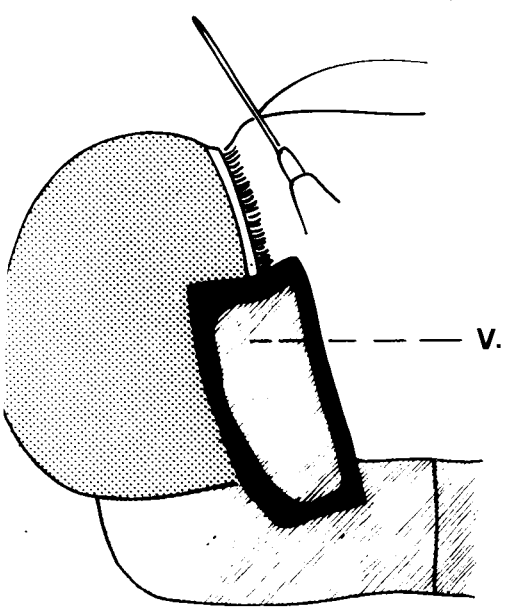
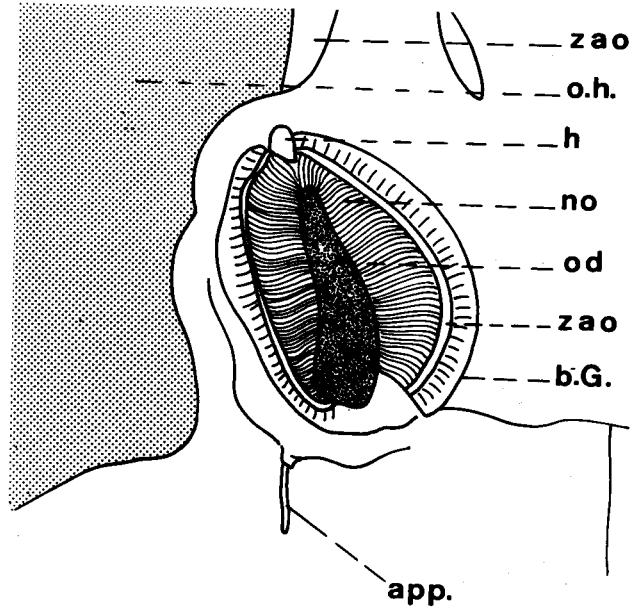
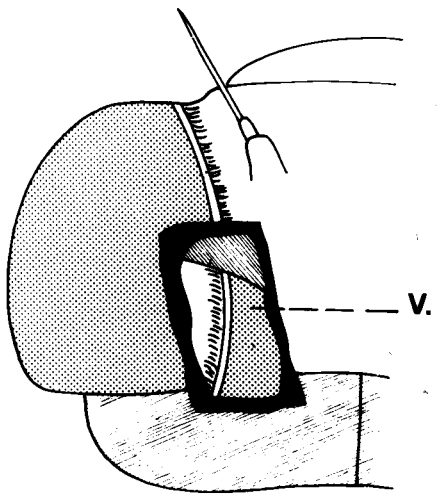
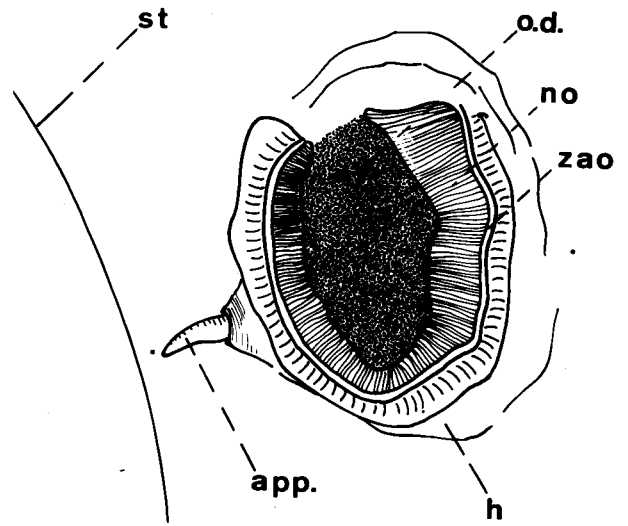
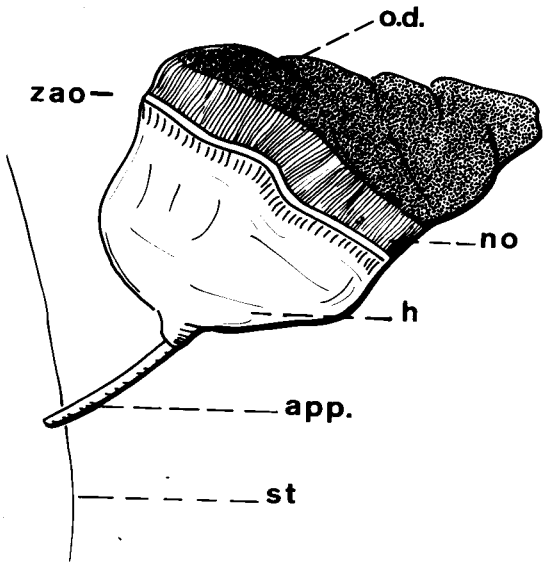
En dehors des résultats permettant d'analyser la part revenant au lobe optique ou à l'oeil lui-même dans la croissance de cet organe, certaines expériences ont montré que des territoires oculaires, placés en position atypique ou partiellement excisés, peuvent devenir le point de départ de morphogenèses régénératrices. L'interprétation de ces résultats débouche peut-être sur une conception nouvelle du mode de la croissance oculaire.

a) Dans nos expériences de transplantation de territoires étendus comportant des ommatidies différenciées, une portion de zone d'accroissement oculaire et du tégument céphalique, nous avons observé très fréquemment la croissance de petits appendices en bordure de ces greffons (Pl. XXV, a, b). Ces formations, apparues sous forme de petites éminences pointues, devenaient plus apparentes au cours des mues successives et se présentaient chez la larve âgée sous la forme d'appendices articulés garnis d'une légère pilosité. Ces appendices, fréquents dans les cas de greffes abdominales, étaient situés à la limite du tégument céphalique non oculaire et du tégument sternal. Des formations analogues ont également pris naissance après retournement de 180° d'un volet céphalique comprenant de l'oeil et de l'hypoderme céphalique, ou après greffe d'un fragment de tégument céphalique non oculaire ; mais dans ce cas

PLANCHE XXV : Résultats de différents types de greffe d'un territoire oculaire. Morphogenèses surnuméraires ou anormales chez un hôte parvenu au dernier stade larvaire.

- a, b : exemple de greffe sur un sternite abdominal ; remarquer l'appendice apparu du contact des hypodermes céphalique et abdominal
- c, d : effet de la rotation de 180° d'un volet oculaire. Schéma opératoire (c) ; aspect du greffon après 3 mues de l'hôte (d) : Remarquer la présence d'une zone d'accroissement oculaire néoformée
- e, f : effet du remplacement du territoire oculaire enlevé par de l'hypoderme céphalique. Schéma opératoire (e) ; aspect de la tête de l'hôte après 3 mues (f) : remarquer la région oculaire régénérée et l'appendice surnuméraire (G x 10).

app. : appendice néoformé.
b.G. : bord du greffon.
h. : hypoderme céphalique.
no. : néommatidies.
o.d. : oeil dégénéré.
●.h. : oeil de l'hôte.
o.r. : oeil régénéré.
St. : bord du sternite.
v. : volet.
z.a.o. : zone d'accroissement oculaire.



elles sont apparues au point de contact des portions d'hypoderme céphalique antérieur et postérieur (Pl. XXV, c, d, e, f).

De telles apparitions d'appendices sont à rapprocher des hétéromorphoses génératrices d'antennes à la place d'yeux après ablation de ceux-ci, formations fréquemment rencontrées chez les Arthropodes : HERBST (1896), STEELE (1905) et VERNET (1966) chez les Crustacés, JOLY et HERBAUT (1968) chez un Myriapode, EDWARDS (1969), URVOY (1969) chez les Insectes. On peut comprendre la néoformation de ces appendices chez Aeschna et Anax si l'on reprend l'explication que donne BART (1969) des formations surnuméraires obtenues par mise en contact de deux hypodermes de nature différente. L'affrontement entre un hypoderme abdominal ou céphalique postérieur d'une part, et un hypoderme céphalique antérieur proche d'une antenne d'autre part, induirait au bord de contact la formation d'un centre morphogénétique générateur d'un appendice. Il faudrait dans ce cas supposer que le champ morphogénétique de l'antenne est très étendu.

b) Il a été parfois observé, après ablation d'un volet céphalique comprenant des ommatidies, de la zone d'accroissement oculaire et de l'hypoderme céphalique, qu'une nouvelle zone d'accroissement oculaire de taille réduite apparaissait après une ou deux mues (Pl. XXV, c, d, e, f) ; cette néoformation est en mesure de constituer de nouvelles ommatidies à chaque mue, mais elle occupe le plus souvent une position atypique. De plus, au cours de manipulations mettant en contact des ommatidies différenciées avec de l'hypoderme céphalique proche de l'oeil, une zone d'accroissement oculaire est également apparue à la limite entre ces deux territoires.

Chez les Myriapodes le système nerveux, et en particulier le nerf optique, semble nécessaire à la régénération des cupules oculaires (JOLY et HERBAUT, 1968). Cependant, contrairement aux Insectes, le nerf optique doit être composé de nombreuses fibres centrifuges non sensorielles puisqu'il régénère à partir du cerveau. Chez les Crustacés les ganglions optiques, en particulier le plus interne, semblent également indispensables à la régénération de l'oeil composé (STEELE, 1905 ; PASTRE, 1960 ; VERNET, 1966).

Il semble que chez les Insectes le système nerveux n'ait que peu d'influence sur la formation de la zone d'accroissement oculaire. En effet, WOLSKY (1949-56), WHITE (1961, 63) et WACHMANN (1965) ont montré que la croissance de l'oeil s'effectue par l'intermédiaire d'une onde de détermination suivie d'une onde de différenciation, ondes successives ayant pour origine les ommatidies déjà différenciées jouant le rôle de véritable centre différenciateur.

De même HYDE (1966) aboutit à la conclusion que la différenciation normale de l'oeil de Periplaneta semble provenir d'un processus d'induction de l'hypoderme céphalique à partir des ommatidies fonctionnelles.

Il nous paraît donc très séduisant de rapprocher le mode de croissance de l'oeil des Insectes de ce qui a été vu plus haut à propos des cas de morphogenèse surnuméraire ou du phénomène de régénération en général. Les deux hypodermes ici en présence seraient d'une part les ommatidies différenciées ou en voie de différenciation, d'autre part l'hypoderme céphalique de la région oculaire. Tout le long du bord d'affrontement de ces deux tissus se formerait un centre morphogénétique qui ne serait autre que la zone d'accroissement oculaire. La disparition de cette zone d'accroissement au cours de la métamorphose serait peut être due à sa mise en contact avec un hypoderme de nature incompétente ou rendue telle par la disparition de l'hormone juvénile.

La régénération des yeux composés des Crustacés pourraient s'expliquer à la lumière de cette interprétation si l'on considère, non pas la portion de système nerveux enlevé, mais la quantité d'ommatidies retirées au cours de l'opération et la nature de l'hypoderme qui, en se cicatrisant, vient au contact de la portion d'oeil restant. Le cas des Myriapodes semble trop particulier en raison de la nature de leurs yeux, de celle des fibres du nerf optique et enfin par suite de l'absence de zone d'accroissement oculaire pour qu'une comparaison utile puisse être faite avec les Insectes.

Quoi qu'il en soit, nos observations n'ont été faites que fortuitement sur des animaux opérés dans un autre but, et des recherches plus orientées devront être effectuées dans ce sens.

F - CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE

On peut à présent tenter de dresser un modèle explicatif de la croissance de l'appareil oculaire :

L'ébauche de l'oeil quichez l'embryon des Hétérométaboles est très proche de celle des ganglions optiques, semble induite au départ par le système nerveux oculaire. Par la suite, la croissance de l'oeil, devenant progressivement indépendante du lobe optique, résulterait de l'action inductrice des ommatidies différenciées s'exerçant à la manière d'un véritable centre différenciateur au niveau de rencontre avec l'hypoderme compétent. Le lobe optique, de son côté, grossit grâce à la prolifération de ses massifs d'accroissement formés de neuroblastes, mais la différenciation et la mise en place de ses ganglions constitutifs est conditionnée par l'arrivée des fibres post-rétiniennes issues

des ommatidies néoformées. Le lobe optique subit donc une influence en retour de la part de l'organe qu'il attire.

Cette interprétation du processus de croissance de l'appareil visuel, pour séduisante qu'elle soit, demande cependant confirmation sur un grand nombre de points de détail.

La croissance oculaire n'est achevée qu'à l'issue de la métamorphose, une fois qu'est réalisé l'appareil visuel de l'imago. Cette transformation ultime pose un certain nombre de problèmes en particulier celui de l'épuisement et de la disparition des zones et massifs d'accroissement, ainsi que celui du mode de transformation d'organes et de structures mises en place durant la vie larvaire. Il est bien connu que la métamorphose est la conséquence d'une rupture de l'équilibre hormonal de l'Insecte. Nous allons voir dans la troisième partie de ce travail comment celle-ci va s'exercer sur l'appareil oculaire des Odonates.

TROISIEME PARTIE

III - REGULATION HORMONALE DE LA CROISSANCE DE L'OEIL.

Introduction

La première partie de ce travail nous a montré que l'appareil oculaire, comme tout organe d'Insecte, présente des modifications périodiques en rapport avec la mue, les transformations les plus importantes ayant lieu au cours de la métamorphose. En dépit du caractère cyclique du développement, la zone d'accroissement oculaire et le massif d'accroissement externe présentent une activité mitotique permanente, ce qui rejoint les observations d'autres auteurs sur la croissance continue de l'oeil et de certaines régions du système nerveux des Insectes (POWER, 1952 ; BODENSTEIN, 1953 ; PANOV, 1962). Afin de distinguer la part qui revient aux propriétés intrinsèques de chaque tissu de celle qui relève du contrôle hormonal, nous avons entrepris l'étude d'une éventuelle régulation endocrinienne de la croissance de l'appareil oculaire.

Dans ce chapitre nous étudierons successivement le cycle mitotique des organes de l'appareil oculaire au cours d'un stade larvaire et de la métamorphose. Puis nous envisagerons le rôle de l'ecdysone dans la croissance oculaire par l'étude de larves privées de leurs glandes de mue. Enfin nous essayerons de comprendre le rôle joué par l'hormone juvénile en soumettant des larves du DS à un mimétique de cette hormone. Au cours de cette étude nous nous efforcerons d'établir un rapport entre le mode de différenciation observé (larvaire ou imaginal) et le moment de l'action de l'hormone sur la multiplication cellulaire, puisqu'il est connu actuellement (KRISHNAKUMARAN et coll., 1967 ; CHASE, 1970) que c'est essentiellement au moment de la synthèse de l'ARN et de l'ADN que se détermine ce processus.

A - ETUDE DU CYCLE MITOTIQUE AU COURS D'UN STADE LARVAIRE ET DE LA METAMORPHOSE.

La croissance des Insectes se manifeste par des multiplications cellulaires qui, pour la majorité des tissus, sont considérées comme résultant d'une modification de l'équilibre hormonal. Les nombreux travaux relatifs au cycle mitotique de tissus variés montrent que les mitoses sont généralement dues à la libération d'ecdysone dans l'hémolymphe. Les différentes portions de l'appareil oculaire présentant des divisions cellulaires, tant au cours de l'intermue larvaire que de la métamorphose, nous avons étudié d'une manière systématique les modifications éventuelles du taux de ces mitoses. L'activité

mitotique de la zone d'accroissement oculaire et du massif d'accroissement externe a fait l'objet d'une étude antérieure chez la larve de l'ADS d'Aeschna cyanea (SCHALLER, 1964). Nous avons repris cette étude et l'avons étendue au DS en utilisant cette fois la colchicine selon la technique décrite précédemment. Les figures de métaphase ont été comptées sur 60 coupes transversales successives choisies dans des régions bien définies de l'oeil et du lobe optique. Afin de s'assurer de l'homogénéité des zones de comptage chez les larves étudiées, on a choisi des coupes se répartissant également de part et d'autre d'un repère précis du protocérébron.

1 - Zone d'accroissement oculaire et oeil

Les résultats relatifs à l'ADS (Pl. XXVI, fig. a) sont comparables à ceux obtenus par SCHALLER (1964), c'est-à-dire que le nombre de mitoses subit une augmentation notable peu après le début du stade pour descendre ensuite à son niveau initial.

Au DS les résultats sont peu différents, mais, après une activité mitotique intense, le nombre des divisions tombe progressivement à zéro, traduisant ainsi la disparition de la zone d'accroissement oculaire au cours de la métamorphose (Pl. XXVI, fig. b).

La courbe représentant d'une part l'activité mitotique de la zone d'accroissement oculaire proprement dite, d'autre part celle de la portion oculaire jeune formée par les cellules superficielles des néo-ommatidies, montre un pic de division propre à chacune de ces régions, mais en coïncidence parfaite. L'activité mitotique commence à se manifester à partir du jour 5 du DS, est à son maximum vers les 8ème-10ème jours, puis le nombre des divisions cellulaires diminue pour disparaître à l'étape 5 de la métamorphose oculaire.

2 - Massif d'accroissement externe

L'activité de cette formation est exprimée par le nombre de mitoses rapporté à la surface de sections transversales du massif d'accroissement, mesurées par planimétrie d'après des dessins effectués en chambre claire. Les taux de mitoses ainsi obtenus n'ont pas de signification réelle, l'unité de surface étant le cm², mais leur valeur relative permet de comparer l'activité mitotique d'animaux différents.

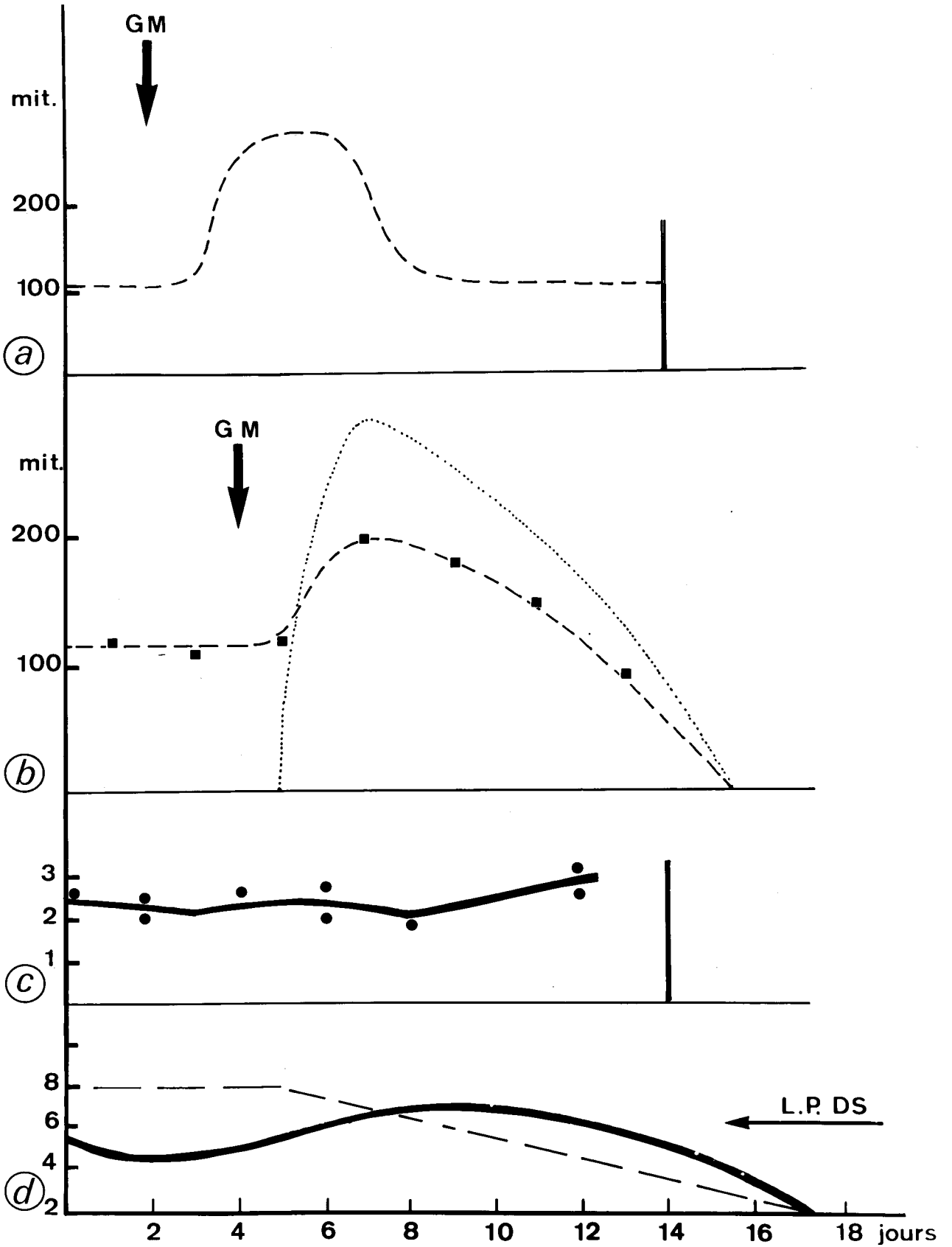
a) Les valeurs obtenues chez l'ADS (Pl. XXVI, fig. c) appellent les commentaires suivants :

Comme pour la zone d'accroissement oculaire, il apparaît que les mitoses sont toujours présentes dans le massif d'accroissement externe, même aussitôt après la mue, lorsque la sécrétion d'ecdysone n'a vraisemblablement

PLANCHE XXVI : Représentation graphique du cycle mitotique au cours d'un stade larvaire (avant-dernier stade : durée 14 jours) et de la métamorphose (dernier stade : durée 24 jours).

- a et b : courbes d'activité mitotique dans la zone d'accroissement oculaire en fonction de l'âge à l'ADS (a) et au DS (b). La courbe en pointillés représente une approximation du nombre des mitoses dans les néommatidies. La flèche CM indique l'activité mitotique maximum de la glande de mue.
- c : variations du taux mitotique (unités arbitraires) dans le massif d'accroissement externe à l'ADS.
- d : variations du taux mitotique (unit. arb.) dans le massif d'accroissement externe au DS (trait plein). En tirets : décroissance volumétrique du massif d'accroissement externe au DS. Flèche : taux mitotique calculé chez une larve permanente du dernier stade âgée de 30 jours.





pas encore commencé.

Toutefois, contrairement à ce que nous avons noté pour la zone d'accroissement oculaire, le taux de mitoses reste dans des limites assez étroites (de deux à trois mitoses par unité de surface) au cours du cycle entier sans que l'on parvienne à distinguer de "crise mitotique" proprement dite à aucun moment de l'intermue. Les ondulations de la courbe, dues probablement à des différences individuelles, n'ont en effet rien de commun avec les pics très tranchés d'activité mitotique que présentent de nombreux autres tissus (tels l'hypoderme, les muscles intersegmentaires, etc...).

b) Les résultats obtenus au cours de la métamorphose (Pl. XXVI, fig.d) sont comparables à ceux de l'ADS.

En effet, les mitoses ont lieu tant que le massif d'accroissement existe, et le taux mitotique ne varie que dans des limites assez restreintes (5,4 - 8,7 cm²), sans montrer de pic traduisant une activité accrue. Lorsque la taille du massif d'accroissement externe commence à se réduire le nombre des mitoses existant diminue parallèlement, ce qui a pour effet de maintenir pendant un certain temps un taux mitotique relativement constant.

Ainsi qu'il a été vu, le volume du massif d'accroissement diminue après le cinquième jour du DS, c'est-à-dire très tôt au cours de la métamorphose. Le maintien d'un taux mitotique relativement constant au cours de la dégénérescence du massif d'accroissement externe pose le problème du mécanisme de la disparition de ce dernier, qui pourrait se comprendre soit par perte progressive du pouvoir de multiplication des neuroblastes, soit par dégénérescence subite de ces cellules embryonnaires les unes après les autres. En fait, cette disparition s'étend sur dix jours, mais l'observation histologique ne permet pas de voir par quel phénomène précis le massif d'accroissement dégénère, de sorte que l'on peut imaginer la combinaison de ces deux processus. Nous verrons plus loin à quelle modification de l'équilibre hormonal peut être rapportée cette dégénérescence des neuroblastes.

3 - Lame ganglionnaire

Le ganglion optique ne présente de mitoses qu'à partir du cinquième jour du dernier stade. Bien que le taux des multiplications cellulaires, dont l'extension progressive a été décrite dans la première partie, n'ait pas été évalué, l'interprétation de ce processus du point de vue hormonal sera reprise ultérieurement.

4 - Glandes ventrales

Nous avons repris l'étude du cycle mitotique des glandes de mue au cours des deux derniers stades larvaires et confirmé les résultats obtenus à l'ADS par SCHALLER (1960, 1964).

Les glandes ventrales montrent en début de stade une "crise mitotique" très nette, puis toute division cesse pendant le reste de l'intermue. Cette activation des multiplications cellulaires de la glande ventrale, pratiquement synchrone de la mue, s'observe déjà chez des larves sur le point de muer. L'activité mitotique, qui connaît un maximum au 2ème jour de l'ADS et au 5ème jour du DS, décroît et cesse relativement tôt, vers le 5ème jour et le 8ème jour respectivement (Pl. XXVI, fig. a, b). Nous verrons plus loin l'importance qu'il faut attribuer à cette chronologie.

Conclusion

L'étude du cycle mitotique de l'oeil et du lobe optique ainsi que des glandes ventrales pendant les deux derniers stades pose un certain nombre de problèmes relatifs au déterminisme et à la régulation endocrinienne de ces processus. Les questions qui paraissent les plus importantes sont les suivantes :

- pourquoi existe-t-il pendant la vie larvaire une activité mitotique continue de la zone d'accroissement oculaire et du massif d'accroissement externe, alors que presque tous les tissus d'Insecte ne montrent qu'une phase de multiplication cellulaire restreinte par intermue ? On peut évoquer une insensibilité totale ou partielle à l'ecdysone de la part de ces tissus dont la prolifération pourrait ainsi se poursuivre quel que soit le taux d'hormone dans l'hémolymphe, ou au contraire, une sensibilité extrême qui les ferait réagir à des traces d'ecdysone persistant en tout moment de l'intermue. Si ces organes sont insensibles à l'ecdysone, d'autres processus induisent peut être leurs mitoses, comme la présence d'un certain taux d'hormone juvénile, ou des propriétés intrinsèques de leurs tissus. Parmi celles-ci, rappelons le rôle hypothétique de la zone d'accroissement à valeur de centre morphogénétique dû à l'affrontement de deux tissus différents ou bien la poursuite des multiplications cellulaires dans le massif d'accroissement externe qui, comme l'a suggéré WIGGLESWORTH (1963b) a propos du corps gras, tendrait à maintenir une certaine densité cellulaire dans cette formation.

- pourquoi la lame ganglionnaire ne présente-t-elle de multiplication cellulaire qu'au DS, et enfin, quel processus détermine la disparition de la zone d'accroissement oculaire et du massif d'accroissement externe au cours

de la métamorphose ?

- en définitive faut-il voir dans la régulation de la croissance de l'appareil visuel une activité sui generis ou bien un rôle prépondérant de l'ecdysone et de l'hormone juvénile ?

C'est pour tenter de répondre à ces questions qu'ont été entreprises deux séries expérimentales relatives à la croissance de l'appareil visuel de larves dont l'équilibre hormonal naturel a été perturbé.

B - EFFET DE L'ABLATION DES GLANDES DE MUE SUR LE DEVELOPPEMENT DE L'APPAREIL

VISUEL

Ainsi qu'il a été vu précédemment, la zone d'accroissement oculaire et le massif d'accroissement externe présentent continuellement des mitoses, ce qui parlerait en faveur d'une insensibilité de ces tissus envers l'ecdysone. Cependant, de nombreux auteurs (KRISHNAKUMARAN et coll., 1967 ; BERREUR, 1965) ont montré que la synthèse d'ADN et les multiplications cellulaires nécessitent l'hormone de mue. D'autres résultats relatifs à quelques tissus particuliers comme le corps gras (WIGGLESWORTH, 1963b) indiquent un déterminisme différent des mitoses. SCHALLER (1960) a observé un débordement oculaire chez des larves permanentes d'Aeschna, ce qui parlerait en faveur d'une activité mitotique et d'un reliquat de croissance de l'appareil oculaire en l'absence d'ecdysone.

Reprenant les expériences d'ablation des glandes de mue en collaboration avec Mr le Professeur SCHALLER, nous avons entrepris l'étude histologique de l'évolution des larves permanentes.

TECHNIQUE OPERATOIRE

Les larves d'Aeschna cyanea, élevées dans des conditions empêchant toute diapause, ont subi l'ablation des glandes de mue selon une technique précédemment utilisée (SCHALLER, 1960). Après avoir préalablement découpé un volet hypodermique dans l'occiput, les glandes de mue ou glandes ventrales adhérentes aux troncs trachéens ventraux sont extirpées à l'aide de pinces fines. La larve est remise en aquarium après un séjour de quelques heures en chambre humide.

L'opération, effectuée sur des ADS ou des DS le jour même ou le lendemain de la mue, empêche toute nouvelle exuviation lorsque l'ablation a été complète. Certaines des larves permanentes ainsi obtenues ont été sacrifiées à des intervalles de temps réguliers après que les témoins aient subi leur mue. D'autres larves permanentes ADS, restées au moins six mois dans cet état, furent implantées de deux à trois paires de glandes ventrales actives, puis sacrifiées après différents laps de temps. Un contrôle histologique a permis de vérifier si l'ablation des glandes de mue de toutes les larves avait été complète.

RESULTATS

1 - Larves permanentes de l'avant-dernier stade :

Les quatre larves étudiées ont été sacrifiées entre 146 j et 173 j après la mue précédente. Comme il a été vu par SCHALLER (1960) les larves permanentes présentent un débordement oculaire plus accentué qu'une larve ADS intacte parvenue en fin de stade.

a) L'oeil

La zone d'accroissement oculaire, qui existe toujours, est restée en activité mitotique, aussi bien chez les larves permanentes de 140 j que chez celles de 170 j (Pl. XXVIII, fig. e, f). Cette région a fortement progressé vers l'axe médian de la tête, mais semble alors buter contre une région d'hypoderme qui ne devient jamais "oculaire" formée par l'insertion dorsale du tentorium et les ocelles latéraux. Vers l'arrière, au contraire, (Pl. XXVII, fig. a, d) ce débordement oculaire a été moins freiné, comme le montrent les mesures suivantes de l'écartement des yeux (tableau et Pl. XXVIII, fig. a).

Age des larves permanentes (jours écoulés depuis l'opération)	:	146 j	:	146 j	:	171 j	:	173 j	:
Ecartement des yeux (valeurs arbitraires)	:	3 1/2	:	3 1/2	:	3	:	2 1/2	:

Ce rapprochement croissant des yeux en fonction de l'âge des larves s'explique par l'activité constante de la zone d'accroissement oculaire. On remarque d'ailleurs que les ommatidies formées en dernier lieu sont normalement différenciées, et que cette différenciation semble même plus avancée que chez les témoins. Les yeux ne présentent pas l'invagination cuticulaire marginale observée chez les larves témoins dès le jour 6. Par contre, la cuticule oculaire atteint une épaisseur supérieure à celle des larves témoins, comme cela a été noté pour le tégument banal (SCHALLER, 1960).

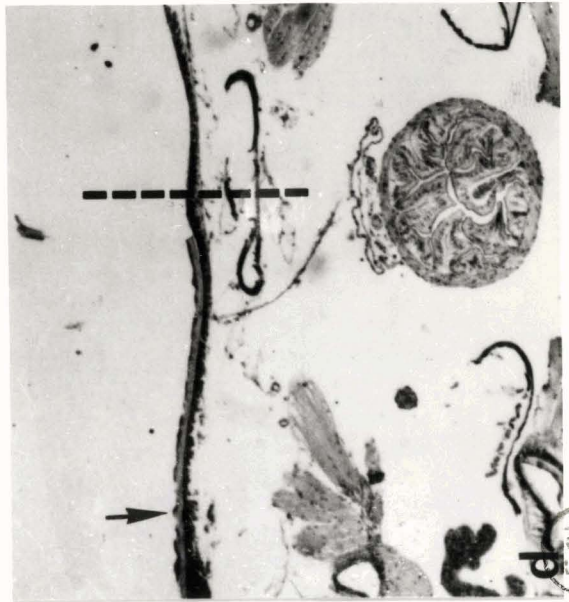
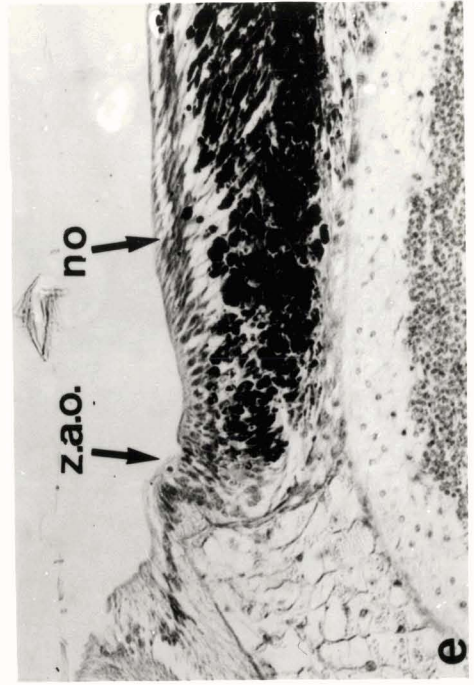
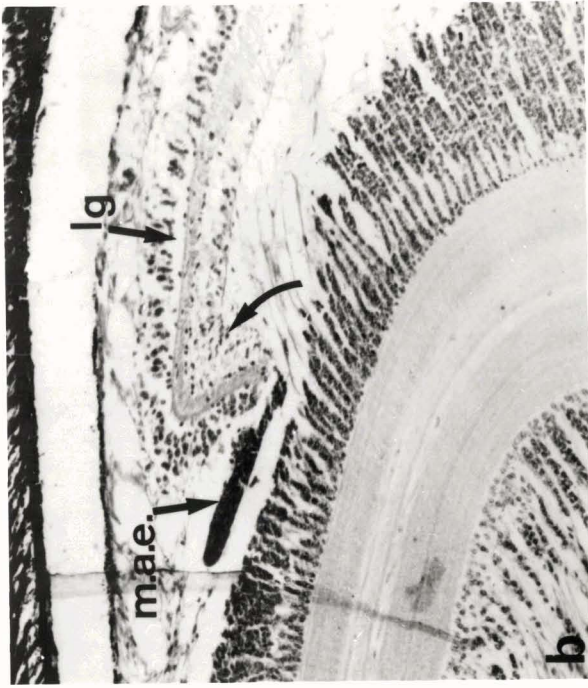
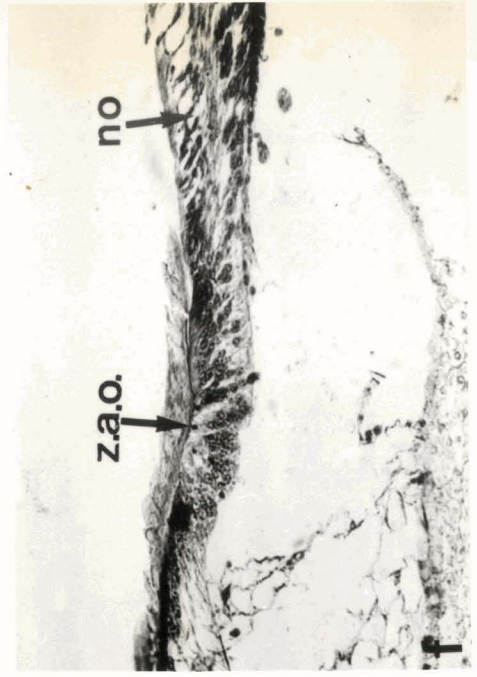
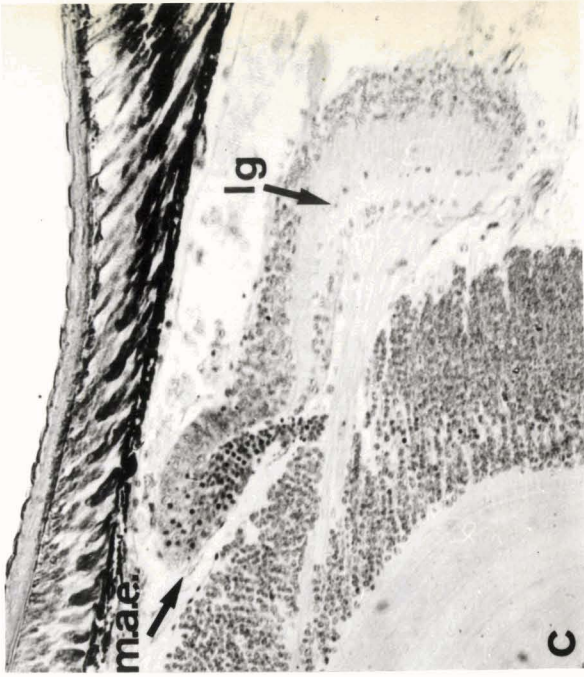
b) Le lobe optique

Le massif d'accroissement externe des larves permanentes (Pl. XXVII, fig. b, c) est très aplati, et sa taille, évaluée par mesure de la surface de sections transversales (tableau) a commencé à décroître fortement (Pl. XXVIII, fig. b).

PLANCHE XXVII : Effet de l'ablation des glandes de mue sur la structure de l'appareil visuel de larves de l'avant dernier stade.

- a : Débordement oculaire (flèche) en direction de l'axe médian de la tête (trait discontinu). Larves permanentes (171 jours) (G x 50).
- b : Massif d'accroissement externe (m.a.e.) et lame ganglionnaire (L.g.). Larve permanente (171 jours) à repli très prononcé (flèche) (G x 180).
- e : zone d'accroissement oculaire (z.a.o.) et néommatidies (no). Larve permanente (146 j) (G x 180).
- c, d, f : témoins (avant-dernier stade larvaire, jour 0)
Noter l'aspect des zones correspondantes (a, b, e) chez les larves permanentes (c : G x 180 - d : G x 50 - f : G x 180).





355
EMLE

PLANCHE XXVIII : Evolution de l'appareil oculaire des larves permanentes en comparaison des témoins.

- a : Ecartement des yeux des larves permanentes de l'avant dernier stade (L.P. ADS) et d'un témoin (T. ADS : durée de l'intermue 14 j) (Ordonn. Valeurs arbitraires).
- b : Décroissance volumétrique (val. arbit.) du massif d'accroissement externe des larves permanentes (L.P. ADS) et d'un témoin (T. ADS).
- c : Décroissance volumétrique (val. arbit.) du massif d'accroissement externe des larves permanentes du dernier stade (L.P. DS) et d'un témoin (T. DS) (durée de l'intermue 24 jours).



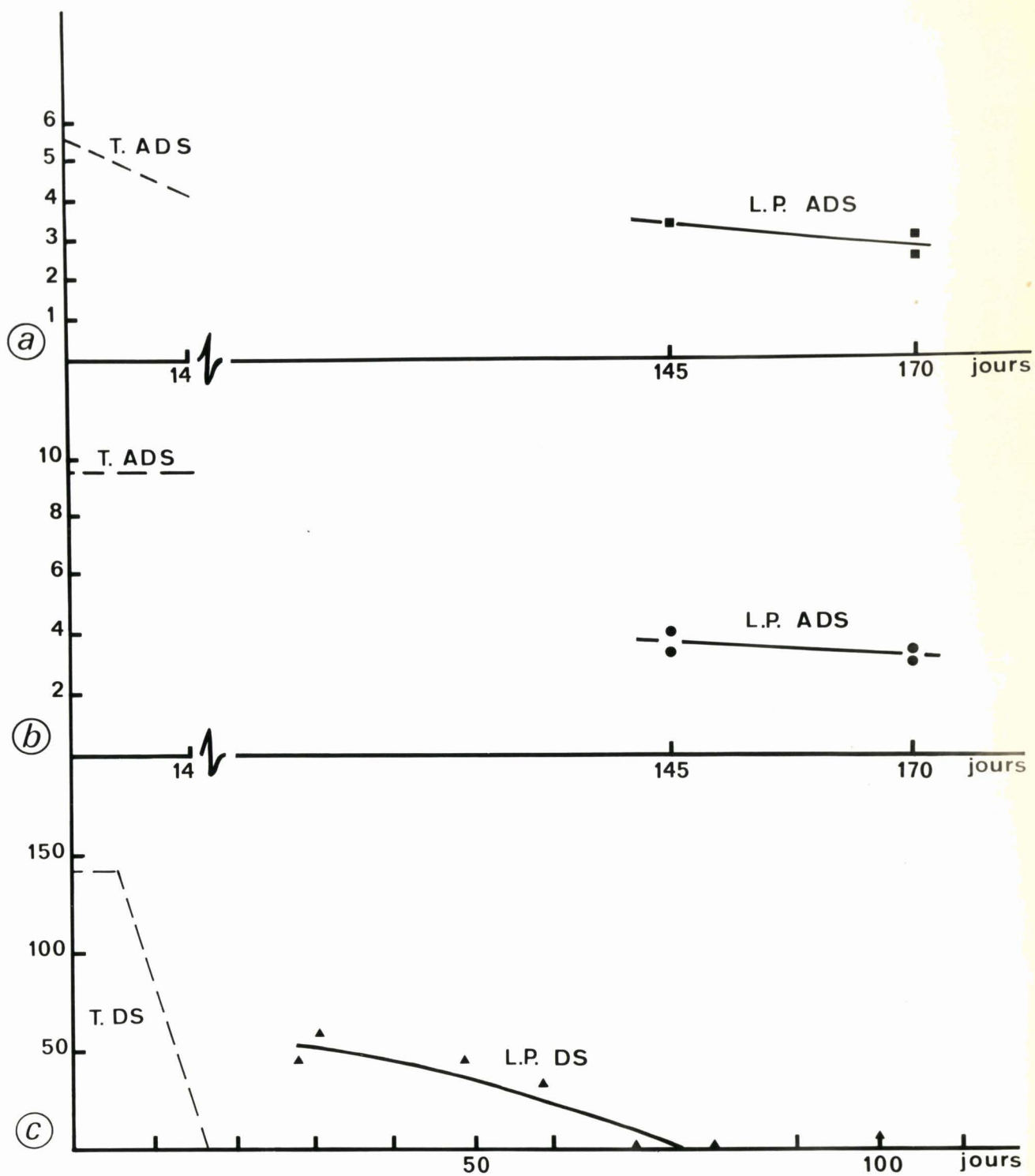
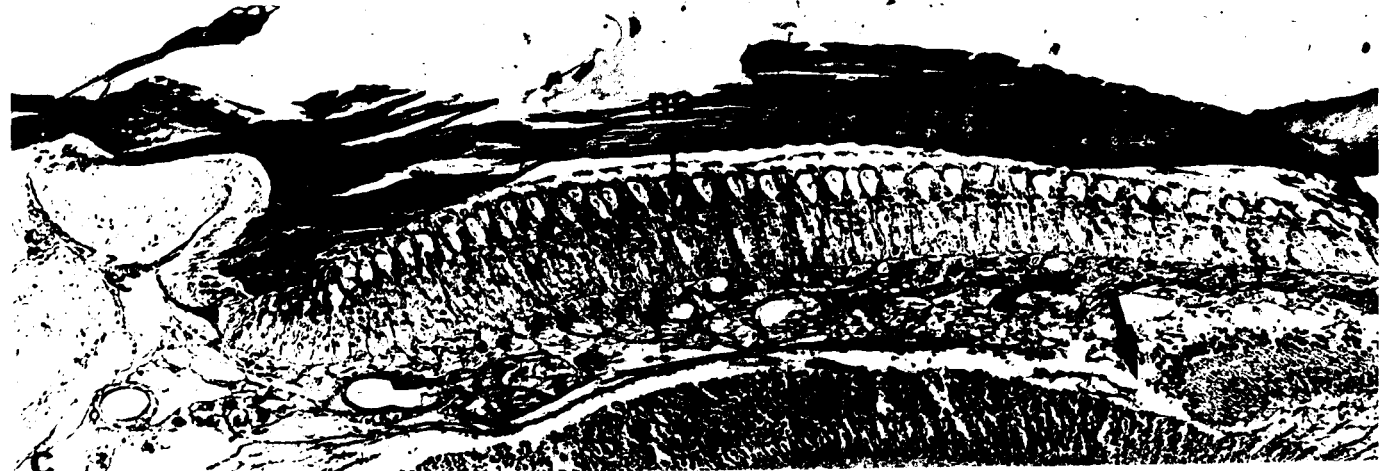
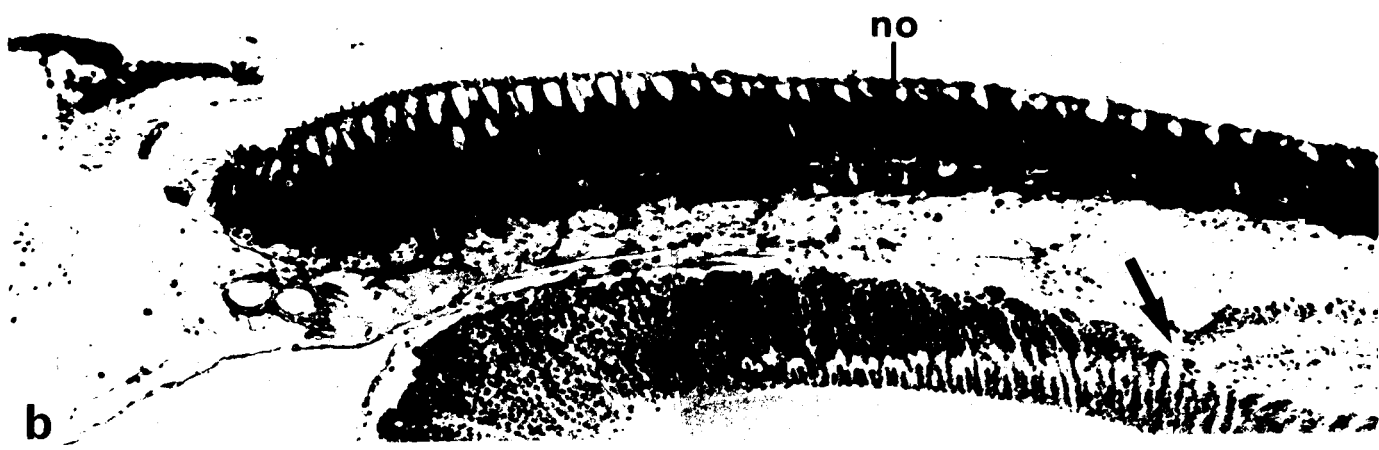


PLANCHE XXIX : Effet de l'ablation des glandes de mue sur la structure de l'appareil visuel de larves du dernier stade.

- a, b, c : Evolution de la zone d'accroissement oculaire (z.a.o.), des néommatidies (no) et du massif d'accroissement externe (m.a.e.) chez des larves permanentes âgées respectivement de 27,72 et 84 jours. Noter l'épaisseur de la cuticule sur les figures a et c. (La disparition du pigment sur ces figures est due à la technique de coloration utilisée)(G x 200).
- d : massif d'accroissement d'une larve permanente âgée de 30 jours. Noter les nombreuses mitoses (flèches) et la structure de type larvaire de la lame ganglionnaire (L.g.) (G x 355).
- e : tête de larve permanente en vue dorsale montrant le débordement oculaire bloqué à l'étape 3 (flèches) (G x 9).



Massif d'accroissement externe	
Surface moyenne d'une coupe transversale (cm ² /coupe)	
Opérés	Témoins
4,2	
2,9	
3,3	9,6
3,6	

Cependant, des mitoses dont le nombre n'a toutefois pas été évalué, restent toujours visibles à l'intérieur du massif d'accroissement. La poursuite de l'activité de ce dernier chez les larves permanentes a pour conséquence une croissance importante des lobes optiques qui présentent alors une extension postérieure anormalement prononcée ; ceux-ci parviennent ainsi au contact des troncs trachéens dorso-postérieurs, ce qui n'est jamais le cas chez un ADS, même en fin de stade. Des mesures de volume montrent que la masse médullaire externe des larves permanentes s'est accru de 20 % depuis l'opération, et qu'elle dépasse de 10 % le volume moyen atteint à la fin de l'intermue par un ADS normal.

La forme et la structure de ces lobes optiques, notamment celle de la lame ganglionnaire, sont de type larvaire. La région néoformée de cette dernière présente cependant un fort repli n'existant pas chez les témoins (Pl. XXVII, fig. b, c).

Remarques

1) Chez les larves permanentes ADS ayant subi une réimplantation de glandes ventrales, la structure oculaire reste celle de larves permanentes, qu'elles aient été sacrifiées 24 h, 48 h ou 23 jours après la réimplantation. La seule différence s'observe chez la larve permanente sacrifiée 23 jours après réimplantation ; son tégument plissé présente une nouvelle cuticule secrétée après décollement de l'ancienne cuticule, ce qui prouve bien que la larve avait repris son développement et était proche de la mue.

2) Certaines larves chez lesquelles l'ablation des glandes ventrales a été incomplète (l'étude histologique ultérieure l'a prouvé) ont montré les premiers indices d'une mue après 170 j - 200 jours, c'est-à-dire que leur développement a été très ralenti. Cependant il est très étonnant de constater que ces larves "passagèrement permanentes" dont le développement a repris avec un grand retard, présentaient de fortes analogies avec les véritables larves permanentes ; en particulier, les yeux sont très rapprochés (2,5 - 2,5 - 3 - 2

unités), les lobes optiques présentent une extension anormale vers l'arrière, et les massifs d'accroissement externe très affaiblis (5,1 - 4,8 - 5,1 unités) sont même partiellement absents chez la larve la plus âgée. Il semble que ces larves aient d'abord subi une évolution parallèle à celles des larves permanentes vraies et que ce n'est qu'à la faveur d'une sécrétion tardive d'ecdysone que les processus tégumentaires généraux ont pu se dérouler.

2 - Larves permanentes du dernier stade :

Les larves permanentes du DS ne montrent aucun signe de métamorphose dans les ptérothèques, ni dans le masque. Par contre, toutes ces larves présentent au bout d'un certain temps un débordement oculaire plus ou moins marqué qui ne dépasse toutefois pas les étapes 3 à 4 (Pl. XXIX, fig. e). Ces observations morphologiques concordent en tous points avec celles effectuées précédemment (SCHALLER, 1960).

a) Les yeux

La zone d'accroissement a pratiquement disparu : chez les larves permanentes âgées, ce qui ne se produit, chez un DS non perturbé, qu'à l'étape 5 1/2-6 au plus tôt ; on n'y trouve donc plus de mitoses (Pl. XXIX).

Les ommatidies, encore peu différenciées chez une larve de l'étape 3-4, sont pratiquement achevées chez les larves permanentes avec tous leurs éléments constitutifs : pigment, cristallin, rhabdomes (Pl. XXIX, fig. a, b, c). Par contre, aucune mitose n'est visible dans les ommatidies, alors que c'est le cas à l'étape 3-4 des témoins. Les yeux ont la structure qu'ils présentent naturellement à l'étape 6-7, c'est-à-dire que, mises à part les ultimes modifications subies habituellement quelques jours avant l'émergence de l'imago, on peut considérer leur formation comme complètement achevée (comparer l'état des yeux sur les planches XXIX et V).

Cette différence de synchronisation entre le développement des ommatidies (correspondant à l'étape 6-7) et le débordement oculaire peu avancé (équivalent à l'étape 3-4) paraît en relation avec l'évolution de la cuticule des larves permanentes. D'une part, il semble bien que le décollement cuticulaire ne soit que peu important dans la région oculaire ; d'autre part on constate que les protubérances secrétées à la face interne du tégument, néoformations cuticulaire qui jouent probablement un rôle essentiel dans la cinétique du débordement oculaire au cours d'une métamorphose non perturbée, n'apparaissent pas chez les larves permanentes (Pl. XXIX et Pl. V). Il faut remarquer toutefois que chez ces dernières la sécrétion cuticulaire généralisée s'est poursuivie sur toute la surface de l'hypoderme, atteignant alors une épaisseur anormale.

b) Le lobe optique

Le massif d'accroissement externe subit une diminution de taille comparable à celle observée pendant la métamorphose (Pl. XXVIII, fig. c).

Age des larves permanentes (jours écoulés depuis l'opération	:	30	:	27	:	49	:	57	:	72	:	84	:	84	:	102	:
Surface moyenne d'une coupe transversale (en cm ²)	:	56,4	:	40	:	42,5	:	29	:	0	:	0	:	0	:	10	:

La comparaison de ces valeurs avec celles obtenues au cours d'une métamorphose non perturbée montre que le massif d'accroissement externe des larves permanentes disparaît beaucoup plus lentement que celui des témoins. Lorsque celui-ci subsiste encore (chez les larves permanentes "jeunes"), il présente toujours des mitoses, ainsi que le montre un individu colchiciné dont le taux de mitoses de 5,9 par unité de surface est très voisin de celui obtenu chez une larve en métamorphose normale (Pl. XXVI, fig. d et Pl. XXIX, fig. d).

De même que chez les larves permanentes de l'ADS, la taille des lobes optiques des larves permanentes du DS semble avoir augmenté après l'ablation des glandes ventrales. Des reconstitutions de lobe optique montrent, par comparaison avec une larve normale du DS en début de stade, une situation plus dorsale du massif d'accroissement externe et de la lame ganglionnaire qui, en outre, présente toujours un repli anormal près de la jonction de ces deux organes. Ce repli pourrait résulter d'une traction des fibres post-rétiniennes sur cette région, le léger déplacement de leurs ommatidies d'origine étant contre-carré par la mise en place continue en sens inverse de la lame ganglionnaire.

Par ailleurs, il n'existe pratiquement pas de mitoses dans la lame ganglionnaire ; l'invasion de la région latérale de cette dernière par les noyaux de la couche interne étant à peu près nulle, son aspect correspond à celui d'une étape 2 normale.

En résumé, on assiste chez les larves permanentes du DS au décalage dans le temps entre le dérculement de deux processus, ce qui provoque la coexistence inhabituelle de deux types de structures, à savoir :

- une morphologie céphalique marquée par le degré de débordement oculaire, l'aspect de la cuticule et la structure de la lame ganglionnaire, qui correspond à un stade relativement peu avancé dans la métamorphose (étape 2-3).

- un degré d'évolution du massif d'accroissement externe et une structure des ommatidies et de la zone d'accroissement tout à fait comparables à l'état d'une larve arrivée en fin de métamorphose (étape 6/7).

DISCUSSION

a) Taux d'ecdysone dans les larves permanentes

Lorsque les glandes ventrales ont été retirées un ou deux jours après la mue, on a toujours obtenu des larves permanentes, à condition que l'ablation ait été complète. Par ailleurs SCHALLER (1960), opérant des larves de l'ADS en diapause très longtemps après la mue ou des DS à l'étape 3 de la métamorphose, obtient également des larves permanentes. De plus, nous avons vu que les glandes de mue montrent une activité mitotique intense en début de stade et même dans les quelques heures précédant la mue. NAISSE (1966) considère cette phase de multiplication cellulaire des glandes de mue comme une période d'inactivité sécrétrice. Il semblerait donc que les glandes de mue n'ont pas eu le temps de sécréter de l'ecdysone avant le moment de l'ablation.

Au contraire, CLARK et LANGLEY (1962, 1963) pensent que la multiplication cellulaire des glandes de mue témoigne de leur activation par l'hormone cérébrale, et que cette activation des cellules en division n'empêche pas la sécrétion d'ecdysone par les cellules qui ne se multiplient pas. Nous avons vu également que des glandes de mue prélevées un ou deux jours après la mue DS (donc en pleine crise mitotique) sont capables d'induire la mue des larves permanentes. Il a, par ailleurs, été montré que les nids de régénération intestinale de ces dernières réagissent à la présence d'ecdysone dans un délai relativement bref : 24 à 48 heures après l'implantation de glandes ventrales (SCHALLER et ANDRIES, 1970 b). Il reste à savoir, dans ce dernier cas, si les glandes implantées avaient été activées et avaient commencé à sécréter avant leur transplantation, ou si elles n'ont été activées qu'après transplantation par l'hormone cérébrale circulant dans le sang des larves permanentes.

Cependant, même si de l'ecdysone a pu être émise avant l'ablation des glandes ventrales chez les futures larves permanentes, le temps de sécrétion a été si court que le taux d'hormone a dû rester bas, sans comparaison avec la concentration de l'hormone de mue chez une larve intacte. De plus, cette ecdysone a dû être très vite métabolisée et éliminée, comme le montrent les travaux de OHTAKI et coll. (1968, 1970), BERREUR et coll. (1969), KARLSON et BODE (1969), CHERBAS et CHERBAS (1970), montrant une disparition très rapide

(en quelques heures) de l'ecdysone exogène injectée.

Si les larves permanentes semblent donc ne pas renfermer d'ecdysone provenant de leurs propres glandes de mue, il subsiste néanmoins un doute sur l'absence totale d'ecdysone, puisqu'il a été démontré récemment que l'hormone de mue pourrait être sécrétée par des organes autres que les glandes de mue, LOCKE (1969), CASSIER et FAIN-MAUREL (1969) voient dans les oenocytes une ultrastructure typique de cellules sécrétant des stéroïdes, et LOCKE décrit un cycle de différenciation de ces cellules au cours de l'intermue. D'autre part, WEIR (1970) montre sur le Lépidoptère Calpodes qu'il existe probablement une interaction entre les oenocytes abdominaux et les glandes prothoraciques dans la sécrétion d'ecdysone. Ce même auteur rapporte aussi que JANDA (1933) et STELLWAAG-KITTLER (1954) ont montré que des abdomens larvaires isolés de Tenebrio se nymphosent et peuvent devenir adultes; cet insecte a de gros oenocytes tout le long de l'abdomen, et on peut imaginer que ceux-ci seraient maintenus en activité sans interaction avec les glandes de mue.

Nous pensons, cependant, que ces cas particuliers doivent être bien différents de celui des Odonates, et que les larves permanentes obtenues par ablation des glandes ventrales peuvent certainement être considérées comme ayant un milieu intérieur dépourvu d'ecdysone.

b) Relation entre les divisions cellulaires et la présence d'ecdysone

La majorité des tissus d'Insectes (hypoderme, tubes de Malpighi, etc...) ne présentant de mitoses que pendant une courte période bien définie à chaque stade, il est tentant de relier le début de cette activité mitotique avec le déclenchement de l'émission d'ecdysone. Cependant, dans d'autres tissus comme l'intestin moyen, les mitoses existent à des moments très variés ou montrent des divisions pendant toute l'intermue, quoiqu'à un taux plus fort lorsqu'ils commencent à réagir à l'ecdysone (KRISHNAKUMARAN et coll., 1967 ; SCHALLER et ANDRIES, 1970 a). Enfin, d'autres tissus ont une multiplication cellulaire constante et tout à fait indépendante du cycle de mue (disques imaginaires alaires : BODENSTEIN, 1957 ; certains muscles, certaines cellules nerveuses : POWER, 1952 ; PANOV, 1962 ; ROMER, 1969) ou en relation avec l'activité métabolique de l'Insecte (corps gras : WIGGLESWORTH, 1963b)

KRISHNAKUMARAN et coll. (1967) ont montré chez les Lépidoptères Saturniides que la synthèse de l'ADN nécessaire à chaque mitose ne peut se faire qu'en présence d'ecdysone. Il est donc possible d'expliquer toutes les différences observées dans la chronologie des crises mitotiques par une sensibilité variable des tissus à l'hormone de mue, à moins de faire intervenir

(ROMER, 1969) un facteur supplémentaire particulier à chaque organe qui modifierait temporairement la réponse à l'ecdysone.

Cependant, il est des conditions où des cellules se multiplient et se différencient en absence d'ecdysone : chez l'embryon jeune des Insectes (JONES, 1956), lors de la cicatrisation de blessures d'adultes ou de pupes en diapause (WIGGLESWORTH, 1937 ; KRISHNAKUMARAN et coll., 1967), dans les hémocytes d'Insectes adultes (HOFFMANN, 1970). URSPRUNG (1962) montre que des disques imaginaux de *Drosophila* croissent et se différencient en culture in vivo chez l'adulte. De même, il est connu (O'FARREL et STOCK, 1953, 1954) que la régénération d'appendices suspend momentanément l'émission d'ecdysone.

c) Persistance de l'activité de la zone d'accroissement oculaire et du massif d'accroissement externe en l'absence d'ecdysone

Chez des larves permanentes de Diptères, POSSOMPES (1953) et BERREUR (1965) observent, quelques temps encore après l'opération, une croissance résiduelle des disques alaires, et STRICH-HALBWACHS (1959) montre une croissance continue des ovaires chez les larves permanentes de *Locusta*. De même, SCHALLER (1960) observe un débordement oculaire chez les larves permanentes d'*Aeschna cyanea*.

Notre étude des larves permanentes nous a montré que l'activité mitotique persistante de la zone d'accroissement oculaire est, dans une certaine mesure, indépendante de l'ecdysone, ce que peut expliquer le taux de base constant des multiplications cellulaires pendant une intermue. En rapprochant ce résultat des observations de POHLEY (1961) qui obtient une régénération d'ailes normales chez les larves permanentes d'*Ephestia*, et des conclusions de WIGGLESWORTH (1964) selon lequel la régénération et la cicatrisation ne nécessitent pas d'ecdysone, nous retrouvons des arguments en faveur de l'hypothèse de la formation de la zone d'accroissement oculaire par affrontement de deux hypodermes de nature différente. L'indépendance de la zone d'accroissement oculaire vis à vis de l'ecdysone appuie donc fortement l'hypothèse expliquant la croissance de l'oeil par un phénomène d'induction et de régénération continue.

Comme cela a été précédemment supposé (WHITE, 1961, 1963 ; SCHALLER, 1964), l'élévation du nombre des mitoses au-dessus du niveau de base, qui est observée à chaque stade, semble cependant représenter la sensibilité à l'ecdysone des cellules de l'hypoderme céphalique ; ces cellules, déjà conditionnées par leur position dans la zone d'accroissement oculaire, seraient activées par l'émission d'ecdysone plus facilement que l'hypoderme banal, ce qui expliquerait

l'antériorité observée par SCHALLER (1964) du pic mitotique de l'oeil par rapport à la crise mitotique de l'hypoderme.

Les cellules mises en place par la zone d'accroissement oculaire chez les larves permanentes se différencient en éléments ommatidiens parfaits. Les larves permanentes de l'ADS ayant vécu beaucoup plus longtemps à ce stade que les témoins, il est compréhensible que leur débordement oculaire soit supérieur à celui de ces derniers. Chez les larves permanentes du DS les néo-ommatidies sont parfaitement différenciées, et, comme il a été vu précédemment, on peut attribuer leur structure différente de celle de l'adulte à deux causes : d'une part l'inexistence d'un décollement cuticulaire suffisant, d'autre part, l'absence de sécrétion localisée d'endocuticule sous forme d'un moule interne qui favoriserait le débordement oculaire. Cependant, comme cela a déjà été remarqué (SCHALLER, 1960), les larves permanentes ont continué à sécréter de l'endocuticule sur toute la surface du corps.

Dans le massif d'accroissement externe des larves permanentes les divisions mitotiques se sont poursuivies sans ecdysone. Comme la stabilité du taux mitotique au cours de l'intermue le laisse supposer, cet organe semble donc insensible au taux d'ecdysone. La nature embryonnaire de ses neuroblastes en est certainement la cause, ce qui rejoint l'observation de mitoses continues chez les jeunes embryons d'Insectes. De même que les cellules issues de la zone d'accroissement oculaire entrent en différenciation, les cellules ganglionnaires sortant du massif d'accroissement externe continuent à se différencier et à se mettre en place malgré l'absence d'ecdysone. Des phénomènes différents ont cependant été observés dans les nids de régénération de l'intestin moyen (BERREUR, 1965) chez Calliphora, (SCHALLER et ANDRIES, 1970 a) chez Aeschna où l'ablation des glandes de mue entraîne une baisse du taux mitotique et une absence de différenciation cellulaire.

CONCLUSION

En considérant, d'une part la poursuite des multiplications cellulaires et les différenciations normales de l'oeil et du lobe optiques, d'autre part le blocage des phénomènes tégumentaires relatifs à la mue chez les larves permanentes, nous rejoignons les conclusions de STRICH-HALBWACHS (1959) selon lesquelles l'ecdysone ne doit pas être considérée comme l'hormone de croissance et de

différenciation invoquée par B. SCHARRER, mais simplement comme l'hormone de mue.

Les processus gouvernant la disparition de la zone d'accroissement oculaire des larves permanentes du DS, celle du massif d'accroissement externe des larves permanentes ADS et DS, ainsi que l'évolution de la lame ganglionnaire chez les mêmes larves seront discutés à la suite de la série expérimentale ayant trait à l'action de l'hormone juvénile.

D'après nos expériences relatives à l'action de l'ecdysone, il apparaît donc que l'oeil et le lobe optique peuvent parfaitement croître et se différencier sans cette hormone. Cependant de nombreux auteurs (KURODA et coll., 1956, 1970 ; SENDEL et MANDARON, 1969 ; COURGEON, 1969, 1970 ; MARKS, 1970) montrent, en cultivant in vitro des disques imaginaires oculaires de Lépidoptères et de Diptères, l'effet bénéfique et indispensable à la croissance et à la différenciation des ommatidies de la présence de complexes céphaliques. Ces complexes comprenant les lobes optiques, le cerveau avec pars intercerebralis, l'anneau de Weismann et le ganglion ventral, il est difficile de savoir à quel organe ou à quelle hormone est dû ce développement. BURDETTE et coll. (1968) et MANDARON (1970) ont bien montré que l'ecdysone favorise fortement la survie des disques imaginaires, mais tous ces résultats sont difficilement comparables aux nôtres, pour la simple raison que les disques imaginaires oculaires d'Holo-métaboles sont bien différents des organes correspondants d'Aeschna. Il n'en reste pas moins que le pic de mitoses observable à chaque stade dans la zone d'accroissement oculaire est certainement en rapport avec l'émission d'ecdysone. Nous avons également effectué quelques cultures in vitro de zones d'accroissement oculaires isolées sans jamais y observer de multiplication cellulaire, mais ces résultats peuvent être dûs à une inadaptation du milieu à la culture du tégument. Cependant, en ce qui concerne le massif d'accroissement du lobe optique, SCHALLER et MEUNIER (1967) y ont signalé de nombreuses mitoses après quinze jours de culture (les lobes optiques restant reliés au cerveau), ce qui va dans le sens des résultats obtenus chez les larves permanentes et confirmerait l'insensibilité du massif d'accroissement externe à l'ecdysone.

Comme il a été vu, les larves de l'ADS chez lesquelles de petits fragments de glande ventrale sont restés en place après l'opération, ont néanmoins réussi à effectuer leur cycle de mue après un délai très long (150 au lieu de 14 j chez les témoins). Compte tenu de sa rapide inactivation dans le corps, l'ecdysone émise par ces vestiges de glande n'a certainement pas

pu parvenir à un taux élevé dans l'hémolymphe, comme les données classiques en admettent la nécessité pour conduire à la mue. Cette observation est, au contraire, tout à fait en accord avec les résultats de OHTAKI et coll. (1968), POSTLETHWAIT et coll. (1968), BERREUR et coll. (1969), qui montrent que l'ecdysone agit sur l'organe cible plutôt par sommation temporelle de ses effets tout au long du stade que par sa concentration.

C - ACTION D'UN MIMÉTIQUE DE L'HORMONE JUVÉNIILE SUR LA MÉTAMORPHOSE DE L'APPAREIL VISUEL

De nombreux auteurs ont montré une action juvénilisante de l'hormone des corps allates ou de ses mimétiques sur l'hypoderme des Insectes. Cependant, peu de recherches concernent les effets de cette hormone sur les organes internes, les résultats les plus intéressants ayant été obtenus par PIEPHO et coll. (1959) sur l'intestin, HLINAK (1968) sur le cerveau et SEHNAL (1965, 1968) sur le cerveau et d'autres organes internes. Ces auteurs ont montré que, selon le taux d'hormone juvénile, la structure interne des individus obtenus, à l'égal de leur formations tégumentaires, était intermédiaire entre celle de la larve et de l'adulte. SCHALLER (1960, 1962) a obtenu par implantation de corps allates à des larves du DS d'Aeschna cyanea des larves surnuméraires géantes dont les yeux n'étaient apparemment pas métamorphosés ou des formes adultes incomplètement transformées.

En collaboration avec A. DEFOSSEZ, nous avons repris l'étude de la métamorphose de l'appareil visuel de Aeschna cyanea en utilisant un mimétique de l'hormone juvénile. Cette technique a un net avantage sur l'implantation des corps allates, car elle permet de connaître de manière précise la dose de mimétique injectée, alors que l'activité des corps allates implantés reste inconnue. En effet, non seulement le degré d'activité de ces glandes n'est pas connu avec certitude, mais, ainsi qu'il a été vu par JOLY et coll. (1969) même si ces corps allates sont capables d'émettre encore une certaine quantité d'hormone juvénile, ils ne tardent pas à se mettre au niveau d'activité des corps allates de l'hôte).

Notre étude portera d'une part sur les modifications histologiques subies par les organes internes de l'appareil visuel larvaire après injection du mimétique, d'autre part sur les effets comparés de doses variées, injectées à différents moments de l'intermue. Cette série expérimentale porte sur une centaine de larves.

TECHNIQUE OPERATOIRE

L'éther méthylique du farnésol (E.M.F.) connu pour sa forte activité mimétique de l'hormone juvénile (WIGGLESWORTH, 1961) a été administré en solution huileuse (huile de tournesol) à des larves du DS d'Aeschna cyanea par injection à travers la membrane intersegmentaire séparant les 2ème et 3ème tergites abdominaux. Neuf concentrations différentes ont été utilisées, le volume de solution injectée étant constant, à savoir de 10 μ l/g de poids frais, afin d'éviter une inactivation plus rapide de la substance pour les volumes les plus faibles, comme l'a montré WIGGLESWORTH (1963a).

Ces injections ont été réalisées chez des larves du DS d'âge de plus en plus avancé. Ainsi qu'il a été vu par SCHALLER (1960, 1962) après implantation de corps allatés, les larves obtenues furent toutes incapables de sortir de leur exuvie. Elles ont été soit colchicinées et sacrifiées à l'approche de la mue (indice utilisé : sclérification des griffes), soit gardées jusqu'à leur mort afin de pouvoir suivre leurs ultimes transformations.

RESULTATS

Nous n'examinerons que les résultats relatifs à la tête, les observations portant sur le reste du corps devant faire l'objet d'un autre travail, et nous passerons en revue la morphologie des formes obtenues, puis nous ferons l'étude histologique de leurs yeux et de leurs lobes optiques.

a) Etude morphologique

En ce qui concerne le développement des yeux, nous avons obtenu une série continue d'intermédiaires entre la larve et l'imago. Le débordement oculaire observé en fin de stade peut être très réduit (comme pour un stade larvaire normal), ce qui correspond alors à un stade surnuméraire de type larvaire. Mais la plupart des larves présentent un débordement plus prononcé, variant entre l'étape 2 ou 3 et celle marquée par une métamorphose achevée, réalisant ainsi une gamme complète d'adultoïdes.

En dehors de l'aspect de leurs yeux ces larves présentent d'autres particularités intéressantes :

- la tête des larves dont les yeux ont amorcé leur débordement est garnie d'une pilosité sur l'occiput, le vertex et le front. Cette chétotaxie de type imaginal est cependant beaucoup moins fournie que chez les adultes (Pl. XXX, fig. c et d).

- le masque, qui subit de profondes modifications au cours de la métamorphose naturelle, peut, lui aussi, présenter un mélange de caractères larvaires et adultes. Par contre, le masque des larves surnuméraires a une morphologie typiquement larvaire. Cependant, chez les individus à caractères intermédiaires (débordement oculaire figurant l'étape 3) le masque est soit hybride (déjà observé par SCHALLER, 1960), soit le plus souvent de type adulte.

Nous avons étudié les conditions d'apparition de larves surnuméraires ou adultoides à différents degrés, et d'imagos normales en fonction de la dose de mimétique de l'hormone juvénile utilisée et du moment de l'injection par rapport à la mue donnant le DS (Pl. XXXI).

A l'examen du tableau deux constatations relatives à la métamorphose oculaire s'imposent :

- Plus la dose d'EMF augmente, plus important sera le degré d'inhibition de la métamorphose. Toutefois, la dose de mimétique injecté devient rapidement létale.

- A dose égale d'EMF, plus l'injection est tardive, plus le degré de métamorphose sera avancé. L'insensibilité à l'action du mimétique se manifeste très tôt, puisqu'à partir de l'étape 2 (6-7 j) il ne sera plus possible d'obtenir d'adultoides, toutes les larves se métamorphosant complètement.

b) Etude histologique

Les larves injectées réalisent donc toutes les étapes du débordement oculaire depuis l'oeil typiquement larvaire, jusqu'à l'oeil complètement métamorphosé.

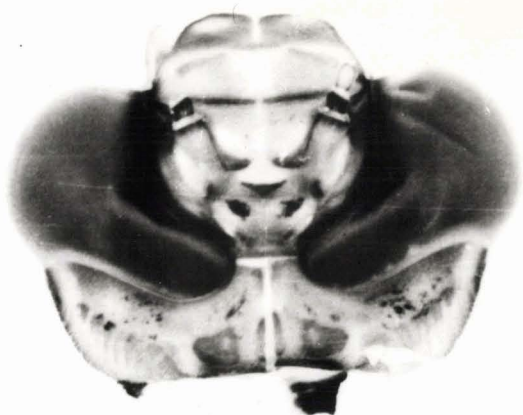
On se souvient que l'étude des larves permanentes du DS nous avait montré qu'un débordement oculaire de l'étape 3 ou 4 correspondait, en fait, chez ces animaux à des yeux et à des lobes optiques pratiquement métamorphosés. C'est pourquoi nous avons examiné la structure des yeux et des lobes optiques de types intermédiaires obtenus dans la présente série afin de préciser s'il s'agissait d'étapes caractéristiques du développement oculaire conformes à la normale, d'yeux pratiquement métamorphosés comme ceux des larves permanentes, ou de structures véritablement intermédiaires, mélangeant à la fois les caractères larvaires et adultes.

1 - L'oeil

L'oeil des larves surnuméraires a une structure typiquement larvaire. Chez les adultoides elle est tout à fait comparable à celle rencontrée chez une larve à métamorphose naturelle parvenue à la même étape. En particulier,

PLANCHE XXX : Effets de l'injection d'éther méthylique de farnésol (mimétique de l'hormone juvénile) à des larves du dernier stade sur l'évolution de l'appareil visuel.

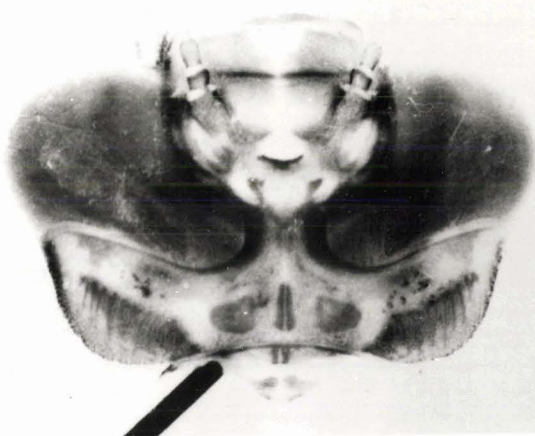
- a : tête de larve surnuméraire (G x 9).
- b, c, e : têtes d'adultoïdes ayant atteint l'étape 3 (b) - e : fort grossissement (G x 36) montrant une pilosité céphalique de type imaginal (flèches) - et. 5 (b) de la métamorphose oculaire.
- d : zone d'accroissement externe (z.a.o.) avec mitoses au voisinage de néommatidies d'un adultoïde (étape 3) (G x 160).
- f : massif d'accroissement externe (m.a.e.) et lame ganglionnaire (lg) d'un adultoïde (étape 3). Noter la progression des noyaux dans la lame ganglionnaire (flèche) (G x 36).



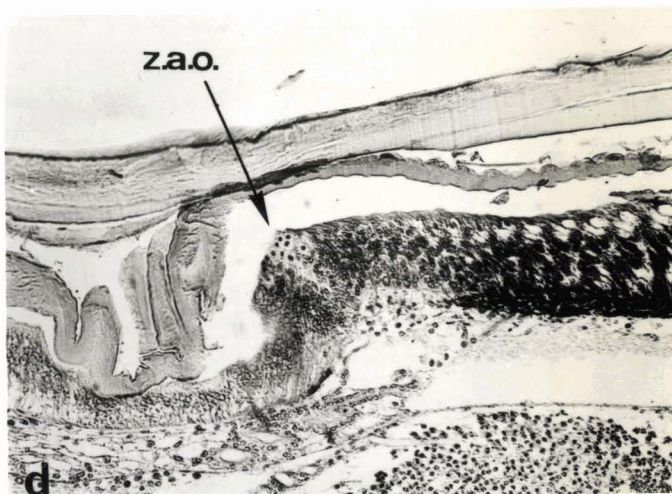
a



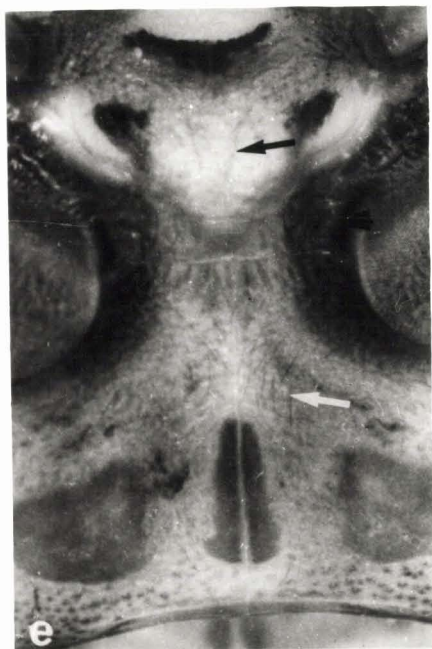
b



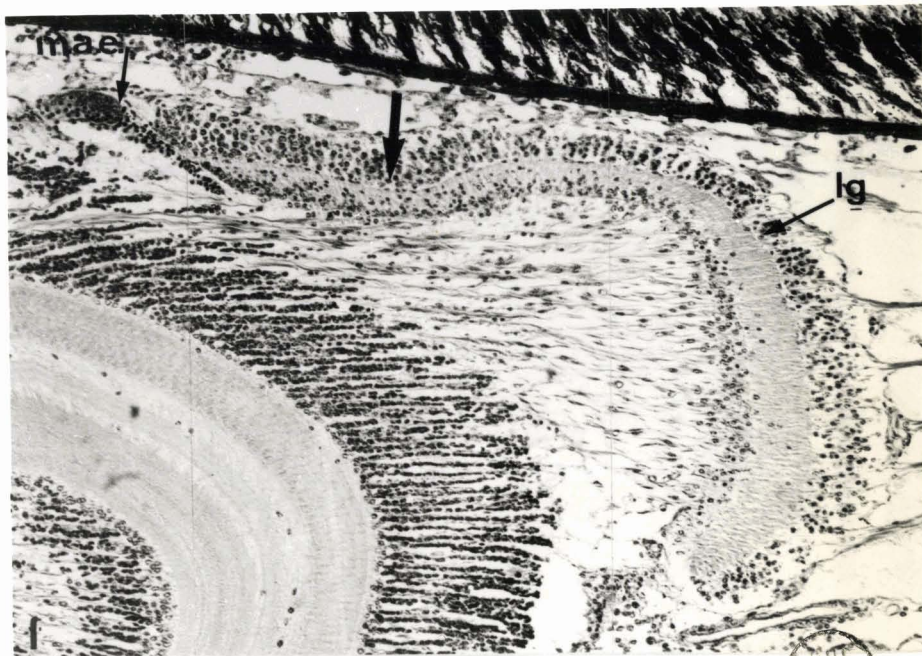
c



d



e



BUS
LIBLE

PLANCHE XXXI : Tableau groupant les résultats de l'injection d'éther méthylique de farnésol (EMF), mimétique de l'hormone juvénile, à des larves du dernier stade.

Degré d'évolution des individus en fonction de la dose (en μ ml) injectée et de l'âge (en jours) de la larve au moment de l'injection.



EMF AGE	0	150	200	250	300	400	700	800	900	1000
0 j.		ét. 5	ét. 3	ét. 3	ét. 3	ét. 2	larve surnum.	DOSES LETALES		
3 j.				ét. 6	ét. 4	ét. 3				
5 j.					ét. 6	ét. 6				
7 j.										
9 j.										

I M A G O S



la zone d'accroissement existe encore chez les adultoïdes présentant un débordement oculaire inférieur ou égal à l'étape 4-5 ; on y observe également la série continue d'ommatidies en voie de différenciation, comme dans un oeil non achevé. Enfin, chez les larves injectées qui muent en imagos parfaites l'oeil est complètement métamorphosé.

Chez les adultoïdes la cuticule céphalique du DS, qui n'a pu être éliminée, présente vers l'intérieur des protubérances chitineuses dont la forme et la taille sont conformes à celles observées chez un témoin arrivé à la même étape de la métamorphose. La seule différence est la présence d'une deuxième cuticule secrétée sous l'ancienne, alors que chez un témoin la nouvelle cuticule n'apparaît normalement qu'à partir de l'étape 7. Une autre différence tout aussi capitale s'établit entre les adultoïdes et les larves permanentes du DS : à ~~étape~~ de développement égal (étape 4) on n'observe chez ces dernières aucune protubérance interne dans la région oculaire.

2 - Le lobe optique

- Le massif d'accroissement externe présente une évolution parallèle à celle de l'oeil, c'est-à-dire qu'à un débordement oculaire donné correspond un massif d'accroissement externe de forme et de volume voisins de ceux qu'il a habituellement à cette étape. Ce massif embryonnaire fait toujours preuve d'une activité mitotique ; des mesures effectuées sur des adultoïdes présentant des yeux à l'étape 3 donnent des taux mitotiques de 7,2/cm² et 7,6/cm², ce qui est très proche des valeurs obtenues à la même étape au cours d'une métamorphose non perturbée (moyenne 7,0/cm²).

- La lame ganglionnaire : L'étude de la répartition des cellules en division et des modifications de structure de la lame ganglionnaire montre que celle-ci présente également un degré de métamorphose conforme à l'étape oculaire de l'Insecte.

En résumé, la structure de l'oeil et des lobes optiques des adultoïdes est pratiquement identique à celle qui existe chez une larve à métamorphose non perturbée, sacrifiée à la même étape. Les seules différences observables portent sur la cuticule : à savoir, la présence chez les adultoïdes de l'ancienne cuticule céphalique décollée placée au-dessus d'une cuticule nouvellement secrétée.

DISCUSSION

Dans la plupart des ordres d'Insectes l'implantation de corps allates, ou bien l'injection d'hormone juvénile ou de ses mimétiques, a permis d'obtenir des formes intermédiaires entre la larve et l'adulte. Ces diverses opérations ont été à la base des théories sur le mode d'action de l'hormone juvénile qui activerait les gènes larvaires (WIGGLESWORTH, 1959) ou inhiberait les caractères imaginaires (WILLIAMS, 1961) ou encore relayerait chez la larve le facteur de gradient (NOVAK, 1967). Il a été montré que les mimétiques de l'hormone juvénile ont tous les effets de cette hormone, en particulier les effets juvénilisants, gonadotropes et prothoracotropes (SCHNEIDERMAN et coll., 1965) et, en dépit des hypothèses de SLAMA (1961) et de NOVAK (1966) attribuant à ces substances une action pseudo-juvénilisante, nous assimilerons dans cette étude l'EMF à l'hormone juvénile naturelle.

Les études relatives à la croissance globale du cerveau et des lobes optiques chez des adultes de Galleria (SEHNAL, 1965 ; ^{PERIPLANETA} HLINAK, 1968) ont montré que la taille et la forme de ces organes étaient intermédiaires entre ceux de la larve et ceux de l'adulte. Ces auteurs en concluent que l'hormone juvénile agit sur les organes internes de la même façon que sur le tégument, c'est-à-dire en inhibant le développement imaginal. Nos résultats généraux sont comparables à ceux qu'ils ont obtenus, mais l'étude histologique que nous avons faite, mise en parallèle avec la dose de l'EMF injectée et le moment de son injection, permettent de mieux comprendre, à la lumière des résultats d'ablation des glandes de mue, le déterminisme endocrinien de la croissance et de la métamorphose de divers tissus. En effet, l'existence d'organes plus ou moins indépendants vis à vis de l'action de l'ecdysone nécessite une interprétation particulière de leur développement.

Trois constatations importantes se dégagent de l'étude morphologique et de la chronologie du développement des larves injectées (Pl. XXXI).

1° Pour une injection de plus en plus tardive, à dose égale de mimétique, la structure de l'appareil visuel devient de plus en plus imaginaire, la conservation des caractères larvaires s'avérant très rapidement impossible. Ces observations rejoignent celles de nombreux auteurs (JOLY, 1960 ; WIGGLESWORTH, 1963^a; GEYER et coll., 1968) qui notent que le maximum d'efficacité de l'hormone juvénile se fait sentir juste avant la différenciation des caractères imaginaires, et que, plus l'EMF est appliqué tardivement au cours du DS, plus ses effets juvénilisants sont réduits.

2° Pour une injection de doses de moins en moins élevées d'EMF, à âge égal, les adultoïdes auront un type de plus en plus imaginal.

3° Pour ce qui est du déclenchement de la métamorphose, les larves injectées montrent en général un temps de latence supérieur à celui des témoins, celle-ci se déroulant ensuite à un rythme plus lent que normalement (ainsi 9 à 11 jours sont nécessaires pour atteindre l'étape 2 au lieu de 5-6 jours chez les témoins).

A la lumière de ces observations et nous appuyant plus particulièrement sur l'étude de la zone d'accroissement de l'oeil, sur celle du massif d'accroissement externe et de la lame ganglionnaire dans le ganglion optique, et enfin sur le comportement de la cuticule céphalique, nous proposons l'hypothèse suivante pour expliquer le mode d'action de l'hormone juvénile.

a) Zone d'accroissement oculaire - Massif d'accroissement externe

Il est connu qu'au cours d'un DS normal l'hormone juvénile décroît très rapidement au début de l'intermue pour atteindre une concentration pratiquement nulle dans l'hémolymphe (Pl. XXXII, fig. a). La zone d'accroissement oculaire et le massif d'accroissement externe, qui peuvent être considérés comme insensibles à l'ecdysone, ne persisteraient qu'au dessus d'une concentration minimale d'hormone juvénile. D'une façon plus précise, nous avons remarqué (première partie) que le volume du massif d'accroissement externe commence à décroître à partir du jour 5, au moment même où débute le débordement oculaire. Cette coïncidence pourrait s'expliquer par un taux d'hormone juvénile inférieur au taux minimum nécessaire au maintien de la zone d'accroissement oculaire et du massif d'accroissement externe (ligne m, Pl. XXXII). Ces structures subiraient à partir de ce moment une diminution régulière qui s'achèverait vers l'étape 5.

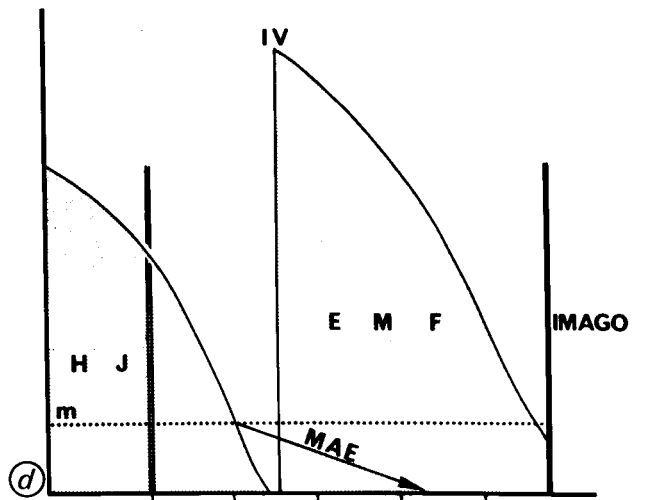
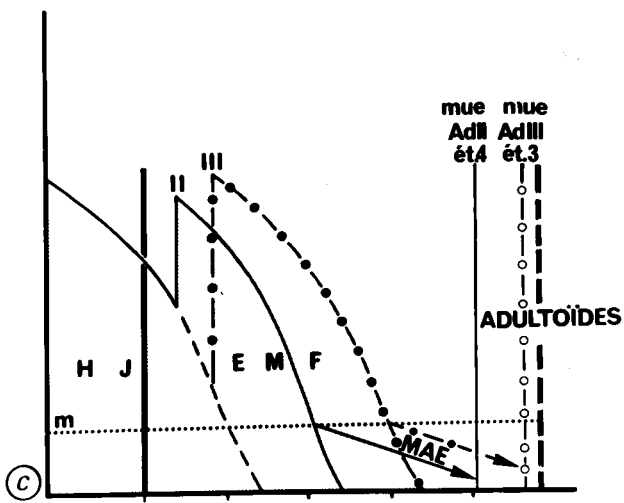
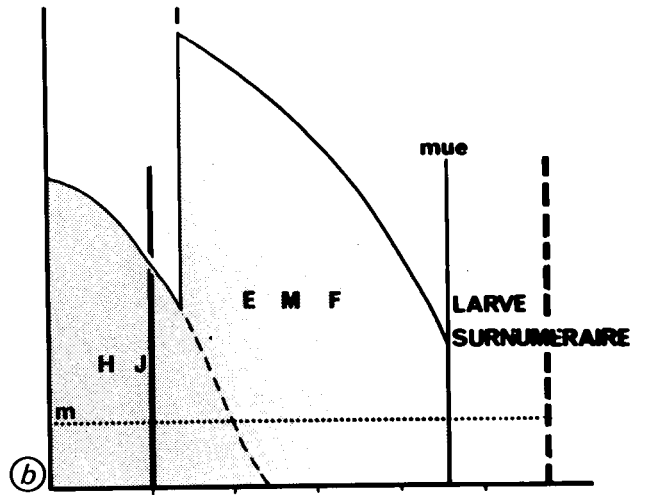
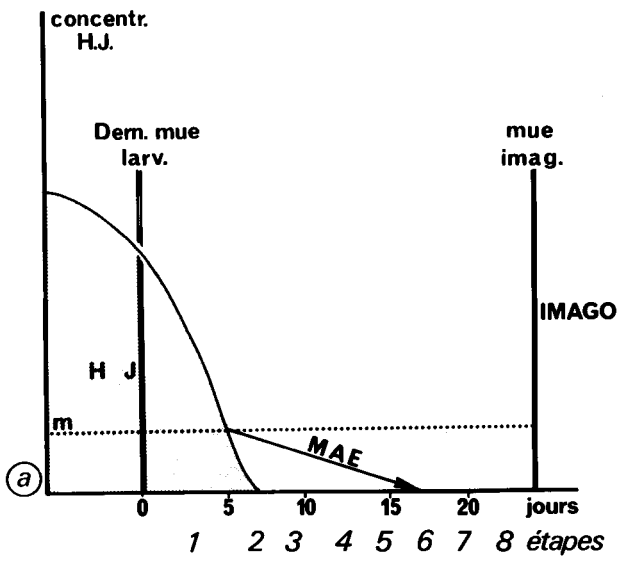
Une telle hypothèse permettrait d'expliquer les résultats obtenus par l'injection d'EMF :

- une injection forte d'EMF (Pl. XXXII, fig. b) juste après la dernière mue larvaire correspond à un taux d'hormone inhabituel au DS. En supposant que ce mimétique soit éliminé par l'organisme à la même allure que l'hormone juvénile endogène (GILBERT et coll., 1960 ; WIGGLESWORTH, 1964 ; ROLLER et coll., 1968 ; JOLY et coll., 1969), le taux d'EMF présent dans l'organisme n'aurait pas le temps, au cours du DS, de descendre au-dessous du seuil minimal déclenchant la disparition de la zone d'accroissement oculaire et du massif d'accroissement externe. La mue suivante surviendrait à un moment où ces organes sont encore de structure typiquement larvaires, et leur degré

PLANCHE XXXII : Représentation graphique illustrant l'hypothèse du mode d'action de l'éther méthylique du farnésol (E.M.F.), mimétique de l'hormone juvénile, sur la zone d'accroissement oculaire et le massif d'accroissement externe.

- a : Dernier stade larvaire non perturbé. L'épuisement du massif d'accroissement (flèche MAE) commence au jour 5, dès que le taux d'hormone juvénile (H.J.) est descendu sous un seuil minimum (ligne m.).
- b : Effet de l'injection d'une forte quantité d'EMF (I) avant le jour 5 du dernier stade larvaire. Obtention d'une larve surnuméraire. (La durée réduite de l'intermue est due à l'action "prothoracotrope" du mimétique).
- c : Effet d'une injection faible d'EMF (II) peu après la dernière mue larvaire, ou forte (III) peu avant le jour 5 du dernier stade larvaire. Obtention d'un adulte (l'avancement de la mue est en rapport avec la quantité du mimétique ou la précocité de l'injection).
- d : effet d'une injection forte d'EMF (IV) après le jour 5 du dernier stade larvaire. Obtention d'imagos.





de développement larvaire serait d'autant plus important que la mue serait déclenchée plus précocement par rapport à celle des témoins.

La précocité de la mue des larves surnuméraires et des adultoïdes, déjà notée par SCHALLER (1960) après implantation de corps allates et retrouvée dans cette série expérimentale utilisant l'EMF, s'expliquerait par le fait que l'hormone juvénile et ses mimétiques montrent une nette action "prothoracotrope" favorisant l'émission d'ecdysone et, de ce fait, le raccourcissement de la durée du stade, comme cela a été trouvé chez d'autres Insectes (GILBERT et coll., 1959, 1962 ; KRISHNAKUMARAN, 1965 ; SCHNEIDERMAN et coll., 1965). Seule une très forte injection au jour 0 a permis d'obtenir des larves surnuméraires typiques sans aucun caractère imaginal, ce qui rejoint les résultats de JOLY et coll. (1970) et de SEHNAL et coll. (1968) qui concluent que les véritables larves surnuméraires sont très difficiles à obtenir ; signalons, cependant, que SCHALLER (1960) a obtenu 5 larves surnuméraires sur 10 larves implantées de corps allates au jour 0. En ce qui concerne l'oeil, WILLIAMS (1959), EMMERICH (1968) et WILLIS (1969) trouvent que de très fortes doses d'hormone juvénile sont nécessaires pour en inhiber le développement.

- Une injection moins forte de EMF ou plus forte, mais pratiquée plus tardivement (entre le jour 0 et le jour 5 du DS), n'entretiendrait un taux hormonal supérieur au seuil minimum nécessaire au maintien des organes étudiés que pendant un laps de temps inférieur à la durée du stade (Pl. XXXII, fig. c). La diminution de la zone d'accroissement oculaire et du massif d'accroissement externe ne commencerait donc qu'une fois atteint ce seuil, c'est-à-dire bien après les jours 5-6. Ainsi, la mue suivante surprendrait ces formations à un certain degré de la métamorphose. Ce décalage dans le temps expliquerait la période de latence anormalement longue au terme de laquelle commencent chez ces larves les processus de métamorphose.

- Une injection forte d'EMF (Pl. XXXII, fig. d) pratiquée lorsque le taux d'hormone juvénile naturelle se trouve déjà en-dessous du seuil minimum ne pourrait plus maintenir la zone d'accroissement oculaire et le massif d'accroissement externe, dont les tissus seraient déjà "programmés" en vue de leur disparition. Ceci expliquerait que l'injection d'EMF après le jour 5 ne donne naissance à aucun adultoïde, seules des imagos pouvant être obtenues. Il faut noter que de très fortes doses ont provoqué une mortalité importante, ce qui n'a pas permis de compléter le tableau.

b) Le tégument céphalique, la cuticule

Il est connu que l'hypoderme entre dans une phase de multiplication cellulaire lorsqu'un certain taux d'ecdysone est atteint, ou plutôt lorsque les effets cumulés de cette hormone sont suffisants. On sait, d'autre part, que c'est le taux d'hormone juvénile présent dans l'hémolymphe au moment même où s'effectuent les synthèses d'ARN et d'ADN nécessaires aux mitoses, qui détermine le type de différenciation ultérieure des cellules de l'hypoderme, soit dans le sens larvaire, soit dans le sens imaginal (KRISHNAKUMARAN. et coll., 1967). On comprend donc que l'hypoderme puisse rester de type larvaire chez les larves injectées suffisamment tôt avec l'EMF, c'est-à-dire avant la phase de multiplication cellulaire. De plus, certaines régions de l'hypoderme ont des sensibilités différentes à l'hormone juvénile, ou montrent des mitoses plus ou moins précoces, ce qui expliquerait, par exemple, la présence d'une pilosité de type imaginal sur le vertex et le front des adultes.

Par ailleurs, l'action "prothoracotrope" induite précocement et à un degré élevé par l'EMF chez les larves dont l'hypoderme s'est engagé dans une différenciation de type imaginal permet de comprendre pourquoi celle-ci n'a pu s'extérioriser complètement. POSTLETHWAIT et coll. (1968), MADHAVAN et coll. (1969), SHAYYA et coll. (1965) ont montré qu'une faible concentration d'ecdysone favorise la différenciation des cellules hypodermiques et l'histogenèse des tissus, alors qu'un taux élevé inhibe cette différenciation en déviant le métabolisme de l'hypoderme au profit de la sécrétion de cuticule. On peut donc penser qu'un hypoderme de DS ayant commencé à sécréter de l'endocuticule pour former le "moule interne" de la tête imaginale soit bloqué dans sa différenciation morphogénétique, et s'engage, après décollement de la cuticule larvaire, dans le dépôt de la cuticule du stade suivant. Ceci expliquerait que les adultes d'un degré donné présentent un type de sécrétion endocuticulaire correspondant exactement à l'étape équivalente de la métamorphose oculaire. De même, WILLIS (1969) considère que les yeux incomplètement différenciés d'un intermédiaire nymphe-adulte de Cecropia seraient dus, en partie, à la sécrétion précoce de cuticule.

c) La lame ganglionnaire paraît très sensible à l'hormone juvénile dont l'absence déterminerait en son sein des multiplications cellulaires. En effet, seule une injection forte au jour 0 inhibe complètement sa métamorphose. Dans la première partie nous avons rapporté qu'une vague de mitoses originaire du massif d'accroissement externe gagnait progressivement la lame ganglionnaire toute entière, ce qui avait été attribué à une sensibilité différente

à l'hormone juvénile. Cette hypothèse semble se vérifier, car, à l'égal de la zone d'accroissement oculaire et du massif d'accroissement externe, la métamorphose de la lame ganglionnaire est bloquée à des degrés différents selon la dose d'EMF utilisée ou du moment de l'injection.

Remarque :

On peut mentionner le résultat de quelques expériences de greffe en position orthotope de portions oculaires de larves du DS d'Anax (zone d'accroissement et néommatidies) sur des larves de l'ADS. Ces implants se sont métamorphosés en même temps que l'oeil de l'hôte, moyennant un stade supplémentaire, montrant ainsi que de l'hypoderme à compétence oculaire, différencié en ommatidies au niveau de la zone d'accroissement, peut poursuivre sa croissance au-delà du terme fixé initialement. Ces résultats qui rejoignent les observations de PIEPHO (1938) sur le synchronisme de la métamorphose d'un territoire transplanté et de son hôte, renforcent le point de vue selon lequel l'arrêt de l'activité de la zone d'accroissement oculaire est régi par les conditions hormonales, plutôt que par la proximité d'un territoire n'ayant pas de compétence oculaire.

En conclusion de nos expériences utilisant l'EMF, il semble que l'action de l'ecdysone et de l'hormone juvénile au cours de la métamorphose puisse être schématisée de la manière suivante :

- pour les tissus subissant une crise mitotique due à l'ecdysone (l'hypoderme et ses cellules trichogènes), les multiplications cellulaires ne se produisent qu'une fois dépassé un certain seuil hormonal (celui-ci peut être atteint plus précocement dans le cas où l'hormone juvénile peut exercer son effet "prothoracotrope"). Le taux d'hormone juvénile alors présent déterminera le type de différenciation ultérieur (larvaire ou imaginal).

- au contraire pour les organes dont l'activité mitotique est indépendante de l'ecdysone, seul intervient le moment à partir duquel le taux d'hormone juvénile tombe en-dessous du seuil minimum nécessaire au maintien de ces formations.

Pour expliquer l'origine des adultoïdes ou des larves surnuméraires, notre hypothèse invoque donc d'une part, un mode d'action de l'hormone juvénile qui règle le type de différenciation des organes et le déclenchement de leur métamorphose, d'autre part, l'action précoce de l'ecdysone qui arrête la différenciation de l'hypoderme. Cette manière de voir rejoint l'hypothèse de WIGGLESWORTH (1966) qui pense que la croissance différentielle de certains

organes externes de la larve pourrait être le résultat d'un équilibre entre les divisions cellulaires et la croissance des tissus d'une part, le dépôt de la nouvelle cuticule d'autre part. Cet auteur s'appuie pour cette interprétation sur ses propres expériences (1952) et celles de JOLY et coll. (1956), HALEWACHS et coll. (1957) qui obtiennent des animaux à caractères intermédiaires entre larve et adulte en les faisant muer très rapidement au DS. Des observations comparables ont été effectuées par LUSCHER et coll. (1958) qui obtiennent des mues de larves de termites sans différenciation, et par WILLIAMS (1968) qui perturbe le développement imaginal de H. cecropia par injection d'ecdysone.

D - CONCLUSION - ROLE DE L'ECDYSONE ET DE L'HORMONE JUVENILE DANS LE CONTROLE HORMONAL DE LA CROISSANCE DE L'APPAREIL VISUEL

L'activité de la zone d'accroissement oculaire et du massif d'accroissement externe, dont l'indépendance vis à vis de l'ecdysone semble prouvée, n'est probablement conditionnée et stimulée que par le taux d'hormone juvénile présent dans l'hémolymphe. Contrairement à l'opinion de SEHNAL (1968) qui pense que l'hormone juvénile diminuerait le taux de multiplication dans les disques oculaires de Galleria, nous avons montré que l'injection d'un mimétique de l'hormone juvénile ne perturbe pas le taux de mitoses dans les organes visuels. Il faut toutefois ajouter que l'activité mitotique et différenciatrice de la zone d'accroissement oculaire qui se poursuit sans ecdysone chez les larves permanentes, et qui se maintient à un palier constant durant l'intermue normale, subit au moment de la décharge d'ecdysone dans l'organisme une poussée se traduisant par un pic dans la courbe des divisions cellulaires.

La dégénérescence de la zone d'accroissement oculaire et du massif d'accroissement externe serait due à la baisse progressive du taux d'hormone juvénile qui, au cours de la métamorphose normale, tombe en-dessous d'un seuil critique vers le jour 5. Les neuroblastes du massif d'accroissement externe perdraient progressivement la faculté de se multiplier, alors que les cellules de l'hypoderme céphalique proche de la zone d'accroissement oculaire se différencieraient en cellules de type imaginal réfractaires à toute induction de la part des ommatidies différenciées. Cette perte de sensibilité qui pourrait peut-être expliquer le débordement oculaire de l'oeil se produisant à la fin de chaque stade larvaire, serait simplement due à la baisse périodique du taux d'hormone juvénile (WILLIAMS, 1961).

Chez les larves permanentes la disparition du massif d'accroissement externe et de la zone d'accroissement oculaire seraient aussi due à la baisse

du taux d'hormone juvénile. Il s'agirait d'une sorte de métamorphose oculaire se produisant à un rythme beaucoup plus lent lié probablement au métabolisme très ralenti de ces larves ; en réalité, les corrélations endocrines sont très mal connues chez les larves permanentes (SCHALLER et CHARLET, 1970 c) et il est délicat de préjuger du comportement des corps allates.

En ce qui concerne la lame ganglionnaire, on peut admettre que celle-ci resterait à l'état quiescent tant que le taux d'hormone juvénile est suffisamment élevé. Au cours du DS, vers le jour 5, la quantité d'hormone étant très réduite dans l'hémolymphe, les noyaux de la couche interne de la lame ganglionnaire se multiplieraient et gagneraient progressivement l'ensemble ~~de premier~~ ganglion. Par contre, une action de l'ecdysone semble nécessaire à ces multiplications car la lame ganglionnaire ne subit pratiquement pas de métamorphose chez les larves permanentes.

Il est bien connu, et nous l'avons retrouvé chez les adultes par l'étude du masque et de la pilosité céphalique, que les différentes régions hypodermiques ne réagissent pas d'une manière synchrone à la baisse du taux d'hormone juvénile. Cette différence de sensibilité, en rapport avec la chronologie des synthèses de l'ADN et ARN nécessaires aux mitoses de ces formations, doit être rapprochée de l'observation d'un gradient de métamorphose décroissant de la tête à l'extrémité de l'abdomen. (EMMERICH, 1969 ; GEYER et coll., 1968 ; WILLIAMS, 1961 ; SRIVASTAVA et coll., 1968 ; ROSE et coll., 1968). Il est intéressant de remarquer que les trois régions de l'oeil (zone d'accroissement oculaire, massif d'accroissement externe et lame ganglionnaire) sont sensibles pratiquement au même moment (jour 5-6 du DS) à une décroissance du taux d'hormone juvénile, ce qui explique que chez les adultes ces trois **organes** restent toujours bloqués à la même étape.

D'un point de vue général, nous confirmons donc que l'EMF possède les activités juvénilisantes et "prothoracotropes" de la véritable hormone juvénile (SCHNEIDERMAN et coll., 1965), et que le développement des Insectes pourrait être partiellement interprété comme résultant d'un équilibre : différenciation-mue. Le fait que nous ayons rencontré dans cette étude le cas particulier de tissus pouvant se multiplier et se différencier sans ecdysone nous oblige donc à nuancer la conception classique du contrôle du développement par les deux hormones ecdysone-hormone juvénile.

CONCLUSION GENERALE

La croissance de l'appareil visuel des Insectes est un processus complexe résultant de l'interaction de nombreux facteurs. Deux tissus de nature différente, responsables de deux organes constitutifs, sont en présence : l'hypoderme pour l'oeil, le système nerveux pour le lobe optique, chacun présentant un mode de croissance particulier. La croissance de l'oeil est marquée, dans une certaine mesure, par le cycle des mues, alors que le lobe optique s'accroît de façon continue pendant la vie larvaire. Ces deux organes réagissent cependant l'un sur l'autre au cours du développement embryonnaire et post-embryonnaire. Leur évolution, coordonnée par le jeu de deux hormones, l'ecdysone et l'hormone juvénile, aboutit à la suite d'une morphogenèse de type larvaire, puis d'une métamorphose, à la constitution d'un appareil visuel propre à l'imago.

A la lumière des résultats obtenus sur les Odonates, le déterminisme de la croissance oculaire peut être compris de la manière suivante :

Au cours de la vie larvaire l'oeil s'accroît par l'activité mitotique et différenciatrice d'une zone d'accroissement, celle-ci pouvant être comparée à un centre de différenciation résultant de l'affrontement de deux hypodermes de nature différente. Ce mode de croissance de l'oeil expliquerait l'insensibilité quasi totale de cette zone formatrice à l'égard de l'ecdysone. La métamorphose de l'oeil serait due uniquement à la disparition de l'hormone juvénile, l'ecdysone n'intervenant que pour faciliter le processus dynamique de la réalisation de l'oeil adulte par sécrétion d'endocuticule en certains points du tégument céphalique et par décollement cuticulaire. La différenciation des ommatidies ne serait pas absolument autonome, mais nécessiterait l'intégrité des fibres post-rétiniennes correspondantes.

Comme la zone d'accroissement oculaire, le massif d'accroissement externe du lobe optique présente une activité mitotique indépendante de l'ecdysone. La prolifération cellulaire imputable à la nature embryonnaire de ses cellules serait favorisée par l'arrivée des fibres post-rétiniennes, mais surtout par la présence d'hormone juvénile dans l'hémolymphe. La différenciation et la mise en place de la lame ganglionnaire et de la masse médullaire externe semblent étroitement liées à l'action régulatrice des fibres post-rétiniennes, elles-mêmes attirées par la lame ganglionnaire néoformée. Ce ganglion semble conserver dans sa couche

interne des noyaux dont le pouvoir de multiplication ne se manifestera en présence d'ecdysone que lorsque le taux d'hormone juvénile sera tombé en dessous d'un certain minimum.

La présence constante de mitoses non contrôlées par l'ecdysone dans les deux principales formations responsables de la croissance de l'appareil oculaire nous a amené à nuancer le schéma du mode d'action de l'ecdysone et de l'hormone juvénile sur les tissus, afin d'expliquer le rôle de ces hormones ^{sur la morpho-} ^{surtout} ^{genèse oculaire.} En effet, l'action de l'hormone juvénile, envisagée sur des tissus présentant une "crise mitotique" brève et localisée au cours de l'intermue, n'avait pas, jusqu'à présent, été abordée sur ces formations non sujettes (ou très peu) à de telles crises périodiques de multiplication cellulaire. Dans notre hypothèse, l'épuisement de ces formations interviendrait dès que le taux d'hormone juvénile serait tombé en dessous du seuil minimum responsable de leur maintien.

Enfin, en ce qui concerne les relations entre le cycle biologique et la croissance oculaire des Odonates, on peut constater que la formation de l'appareil visuel de ces Insectes Hémi-métaboles s'opère en deux phases marquées successivement par leur vie aquatique, puis par leur vie aérienne. A l'oeil très latéral de la jeune larve offrant un champ visuel assez restreint, s'adjoignent constamment de nouvelles ommatidies. La larve, qui chasse à l'affût, subira ensuite une métamorphose qui transformera ses yeux en organes volumineux, au champ visuel très étendu, et dont la structure, adaptée à la vision aérienne, confère à l'Imago un remarquable comportement de capture en vol.

RESUME

- La croissance post-embryonnaire de l'appareil visuel des Odonates, suivie stade par stade depuis l'éclosion, est un processus qui ne modifie que peu l'architecture des yeux et des lobes optiques. La métamorphose qui s'accompagne de changements morphologiques profonds au niveau de l'appareil visuel, nécessitant la formation d'un moule cuticulaire interne sur lequel pourront se modeler les yeux de l'adulte, s'achève par l'épuisement des formations de nature embryonnaire qui ont assuré l'accroissement des yeux et des lobes optiques et par l'acquisition d'une structure nouvelle de la lame ganglionnaire nécessitée sans doute par le mode différent de vision de l'adulte.

- Des expériences de greffe, d'ablation et de transplantation de territoires variés ainsi que de mise en place d'écrans, ont permis de montrer les interactions de l'oeil et du lobe optique au cours de la croissance. L'oeil se développe d'une manière pratiquement autonome, la zone d'accroissement oculaire pouvant être comparée à un centre morphogénétique de régénération. Le lobe optique croît, lui aussi, de manière autonome, mais subit une influence différenciatrice et régulatrice de la part des fibres post-rétiniennes.

- La zone d'accroissement oculaire et le massif d'accroissement externe du lobe optique qui ont une activité mitotique et différenciatrice indépendante de l'ecdysone, ne semblent soumis qu'à l'hormone juvénile. Les expériences sur le contrôle hormonal de ces structures (suppression de la source d'ecdysone ; action d'un mimétique de l'hormone juvénile au dernier stade larvaire) conduisent à nuancer la conception classique du mode d'action de ces hormones.

BIBLIOGRAPHIE

- ALVERDES A., 1924 - Die Wirkung experimenteller Eingriffe, insbesondere der Blendung auf den histologischen Bau des Insektengehirns. Z. Morphol. Ukol. 2, 189-216.
- BART A., 1969 - Recherches expérimentales sur le déclenchement et le développement de morphogenèses de type régénératrices chez un insecte : Carausius morosus (B.R.). Thèse, Faculté de Lille.
- BAUER V., 1905 - Zur inneren Metamorphose des Centralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb., 20, 123-152.
- BERNARD F., 1937 - Recherches sur la morphogenèse des yeux composés d'Arthropodes. Bull. Biol., Fr. Belg., suppl. 23, 1-162.
- BERGER E., 1878 - Untersuchungen über den Bau des Gehirnes und der Retina der Arthropoden. Arb. d. Zool. Inst. Wien., 1, 173-220.
- BERREUR P., 1965 - Etude expérimentale de l'action de l'hormone de mue sur l'évolution des acides nucléiques au cours de la métamorphose de Calliphora e. (Meig). Arch. Zool. Gen. et Exp., Thèse.
- BERREUR P., FRAENKEL, 1969 - Puparium formation in flies : contraction to puparium induced by ecdysone. Science, U.S.A., 164, n° 3884, 1182-1183.
- BODENSTEIN D., 1938 - Untersuchungen zum Metamorphosenproblem. 1 Kombinierte Schnürrungs und Transplantationsexperimente an Drosophila. 2 Entwicklungsrelationen in verschmolzenen Puppenteilen. Arch. Entw. mech. Org., 137.
- BODENSTEIN D., 1940 - Growth regulation of transplanted ~~eye~~ and leg discs in Drosophila. J. Exp. Zool., 84, 23-37.
- BODENSTEIN D., 1943 - A study of the relationship between organ and organic environment in the postembryonic development of the yellow fever mosquito. Conn. Agr. Sta. Bull., 501, 100-114.

- BODENSTEIN D., 1953 - Post-embryonic Development. In : Insect Physiology.
K.D. ROEDER, ed. John WILEY & SONS, Inc., New-York p. 822-865.
- BODENSTEIN D., 1957 - Humoral dependence of growth and differentiation
in insects. In : Recent Advances in Invertebrate Physiology
(Ed By SCHEER B.T.), 197-211, Oregon University Press.
- BOTT R., 1928 - Beiträge zur Kenntnis von Gyrinus natator substriatus
steph. I Lebensweise und Entwicklung. II Der Sehapparat. Zeit. Morph.
Ökol. Tiere, 10, 207-306.
- BURDETTE W.J., HANLEY E.W., GROSCH J., 1968 - The effect of ecdysones
on the maintenance and development of ocular imaginal discs
in vitro. Texas report Biol. Medicine, 26, n° 2, 173-180.
- CAJAL R.Y., 1893 - La rétine des vertébrés. La cellule, 9, 121-255.
- CAJAL R.Y., 1919 - Accion neurotropica de los epithelios. Trab. lab. invest.
biol., Univ. Madrid, 17, 181-228.
- CAJAL R.Y., SANCHEZ D., 1921 - Sobre la estructura de los centros opticos
de los insectos. Rev. Chil. Hist. nat., Santiago, 25, 1-18.
- CASSIER P., FAIN-MAUREL M.A., 1969 - Sur l'abondance d'un reticulum endo-
plasmique agranulaire et tubulaire dans les oenocytes de Locusta
migratoria migratoïdes (R. et F.). C. R. Acad. Sci., 269, 1979-1981.
- CHASE A.M., 1970 - Effects on antibiotics on epidermal metamorphosis and
nucleic synthesis in Tenebrio molitor. J. Ins. Physiol., 16,
865-884.
- CHERBAS L., CHERBAS P., 1970 - Distribution and metabolism of Δ -ecdysone
in pupae of the silkworm Antheraea polyphemus. Biol. Bull., mar.
Biol. Lab. Woods Hole, 138, 115-128.

- CHEVAIS S., 1937 - Sur la structure des yeux implantés de Drosophila melanogaster. Arch. Anat. Microsc., 33, 1, 107-112.
- CHIARODO T., 1963 - The effects of mesothoracic leg disc extirpation on the post-embryonic development of the nervous system of the blow-fly Sarcophaga bullata. J. Exp. Zool., 153, 263-78.
- CLARKE K.V., LANGLEY P.A., 1962 - Factors concerned in the initiation of growth and moulting in Locusta migratoria L. Nature, vol. 194, n° 4824, 160-162.
- CLARKE K.V., LANGLEY P.A., 1963 - Studies on the initiation of growth and moulting in Locusta m. m. R & F. I The time and nature of the initiating stimulus. J. Ins. Physiol., 9, 287-292.
- CLOAREC A., GOURANTON J., 1965 - Contribution à l'étude de l'organogénèse des centres nerveux protocérébraux du Criquet Locusta migratoria mig. (R. & F.). Bull. Biol. Fr. Belg., 99, 3, 357-368.
- CLOAREC A., 1968 - Contribution à l'étude du lobe optique et des voies optiques de l'imagos de Mantis religiosa (Orth. mantidae). Ann. Soc. Entomol., Fr., 4, 329-338.
- COURGEON A.M., 1969 - L'activité mitotique, en culture organotypique, dans des disques oculo-antennaires de larves de Calliphora erythrocephala Meig. (Insectes Diptères). C.R. Acad. Sci., D. Fr., 268, 6, 950-952.
- COURGEON A.M., 1970 - Influence de l'anneau de Weismann sur la croissance de disques oculo-antennaires de larves de Calliphora e. en culture. C.R. Acad. Sci., 270, 1815-1818.
- EDWARDS J.S., 1969 - Postembryonic development and regeneration of the insect nervous system. Adv. Insect. Physiol., U.S.A., 6, 97-137.
- EL SHATOURY H.H., 1956 - Differentiation and metamorphosis of the Imaginal optic glomeruli in Drosophila. J. Embryol. exp. Morph., 4, 3, 240-247.

- EMMERICH H., 1969 - Beeinflussung der Imaginalentwicklung von Tenebrio molitor durch Farnesyl-methyl-äther und Actinomycin. Zool. anz. suppl., Dtsch., 32, 519-526.
- EPHRUSSI B., BEADLE G.B., 1937 - Revue des expériences de transplantation. Bull. Biol. Fr. Belg., 71, 54-90.
- FLANDRE O., VAGO C., SECCHI J., VEY A., 1968 - Les réactions hémocytaires chez les Insectes. Rev. pathol. comp., Fr., 5, 2, 101-6.
- GEYER A., HERDA G., SCHMIALEK P., 1968 - Beeinflussung der Metamorphose von Tenebrio molitor L. durch juvenilhormon wirksame Isoprenoide. Acta ent. bohemoslov., 65, 161-165.
- GIERYNG R., 1965 - Veränderungen der histologischen Struktur des Gehirns von Calliphora vomitoria (L) (Diptera) während der postembryonalen Entwicklung. Z. wiss. Zool., 171, 80-96.
- GILBERT L.I., SCHNEIDERMAN H.A., 1959 - Prothoracic gland stimulation by juvenile hormone extracts of insects. Nature, Lond., 184, 171-173.
- GILBERT L.I., SCHNEIDERMAN H.A., 1960 - The development of a bioassay for the juvenile hormone of insects. Trans. Am. microsc. Soc., 79, 38-67.
- GILBERT L.I., 1962 - Maintenance of the prothoracic gland stimulation by juvenile hormone. Nature Lond., 193, 1205-1207.
- GIROUD A., 1968 - Migration des fibres nerveuses. Arch. Anat. Histol. Embryol. norm. Exper. Fr., 51, 1-4, 255-265.
- GOTTSCHEWSKI G., QUERNER W., 1961 - Beobachtungen an explantierten frühen Entwicklungsstadien der Augenanlage von Drosophila mel. Arch. Entw. Mech. Org., 153, 168-175.

- GUILLAUME M., 1961 - La multiplication cellulaire au cours de l'intermue dans différents tissus du phasme Clitumnus extradentatus B.R. Bull. Soc. Zool. Fr., 86, 2-3, 361-371.
- HALEWACHS M.C., JOLY L., JOLY P., 1957 - Résultat d'implantation de glande ventrale à Locusta mig. L. J. Ins. Physiol., 1, 143-149.
- HAMBURGER V., LEVI MONTALCINI R., 1949 - Proliferation, differentiation and degeneration of the spinal ganglia of the chick embryo under normal and experimental conditions. J. Exp. Zool., 111, 457-501.
- HANSTRÖM B., 1928 - Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere. Berlin, Verlag von Julius Springer.
- HELLER R., EDWARDS J.S., 1968 - Regeneration of the compound eye in Acheta domesticus. Am. Zool., 8, 786.
- HERBST C., 1896 - Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. Arch. Entw. Mech. Org., 2, 544.
- HINKE W., 1961 - Das relative postembryonale Wachstum der Hirnteile von Culex pipiens, Drosophila melanogaster, und Drosophila Mutanten. Z. Morph. Ukol. Tiere, 50, 81-118.
- HLINAK Z., 1968 - Influence of the Juvenile Hormone on the morphogenesis of Cerebral Ganglion during metamorphosis in Periplaneta americana. Acta ent. bohemoslov., 65, 166-176.
- HOFFMANN J., 1970 - Régulations endocrines de la production et de la différenciation des hémocytes chez un Insecte Orthoptère : Locusta migratoria migratoroides (R. et F.). Gen. Comp. Endocr., 15 (2), 198-219.
- HORRIDGE G.A., 1968 - Affinity of neurons in development. Nature, London, 219, 737-740.

- HYDE C.A.T., 1966 - Normal growth and regeneration in the compound eye of Periplaneta americana. Dissert. Abstr. B, U.S.A., 27, 10, 3715.
- ILLMENSEE K., 1970 - Imaginal structures after nuclear transplantation in Drosophila melanogaster. Naturwissenschaften, 11, 550-551.
- JANDA V., 1933 - Acta Soc. Entomol., Cechoslovenia, Rec. 30.
- JOHANNSEN O.A., 1924 - Eye structure in normal and eye mutant Drosophila. J. Morph., 39, 337-349.
- JONES B.M., 1956 - Endocrine activity during insect embryogenesis, function of the ventral head glands in locust embryos (Locustana pardalina and Locusta migratoria Orthoptera). J. exp. Biol., 33, 685-696.
- JOLY L., 1960 - Fonction des corpora allata chez Locusta migratoria L. Thèses Fac. Sci. Strasbourg, 1-103.
- JOLY L., JOLY P., PORTE A., GIRARDIE A., 1969 - Analyse ultrastructurale de l'activité des c.a. de Locusta m. L et ses conséquences sur la structure que l'on doit attribuer au mécanisme humoral contrôlant la métamorphose. Arch. Zool. exp. et gén., 110, 4, 617-628.
- JOLY P., HALEWACHS M., 1956 - Contrôle humoral du développement chez Locusta migratoria L. Ann. Sc. Nat. Zool. 11e série, 2, 257-261.
- JOLY P., MEYER A.S., 1970.- Action de l'hormone juvénile sur Locusta migratoria (Orthoptère) en phase grégaire. Arch. Zool. exp. gen., 111, 1, 51-63.
- JOLY R., HERBAUT C., 1968 - Sur la régénération oculaire chez Lithobius forficatus L. (Myriapode chilopode). Arch. zool. exp. et gén. 109, 4, 591-612.
- KARLSON P., BODE C., 1969 - Die Inaktivierung des Ecdysons bei der Schmeissfliege Calliphora erythrocephala M. J. Insect Physiol., G.B., 15, 1, 111-118.

- KOPEC S., 1922 - Mutual relationship in the development of the brain and eyes of Lepidoptera. J. exp. Zool., 36, 459-465.
- KRAFKA J., 1924 - Development of the compound eye of Drosophila melanogaster and its Bar-eyed mutant. Biol. Bull., 47 (143), 146.
- KRISHNAKUMARAN A., SCHNEIDERMAN H.A., 1965 - Prothoracotropic activity of compounds that mimic juvenile hormone. J. Insect Physiol., 11, 1517-1532.
- KRISHNAKUMARAN A., BERRY S.J., OBERLANDER H., SCHNEIDERMAN H.A., 1967 - Nucleic acid synthesis during insect development. II Control of DNA synthesis in the cecropia silkworm and other saturniid moths. J. Insect Physiol., 13, 1-57.
- KURODA Y., YAMAGUCHI L., 1956 - The effects of cephalic complex upon the eye discs of Drosophila melanogaster. Jap. J. Genet., 31, 98-103.
- KURODA Y., 1970 - Differentiation of ommatidium forming cells of Drosophila melanogaster in organ culture. Exper. Cell Res., U.S.A., 59, 3, 429-439.
- LERUM J.E., 1968 - The postembryonic development of the compound eye and optic ganglia in dragonflies. Proc. Iowa Acad. Sci., 75, 416-438.
- LEW G.T.W., 1934 - Head characters of the Odonata with special reference to the development of the compound eye. Entomologica Americana, 14, 2, 41-98.
- LOCKE M., 1969 - The ultrastructure of the oenocytes in the molt/intermolt cycle of an insect. Tissue & cell, 1, (1), 103-153.
- LONG (De) G.R., SIDMAN R.L., 1962 - Effects of Eye Removal at Birth on Histogenesis of the Mouse superior Colliculus : An Autoradiographic Analysis with tritiated Thymidine. J. Comp. Neurol., 118, 205-224.

- LUCHT-BERTRAM E., 1962 - Das postembryonale Wachstum von Hirnteilen bei Apis mellifica (L) und Myrmeleon europaeus (L). Z. morph. Ökol. Tiere, 50, 543-575.
- LJDTKE H., 1940 - Die embryonale und postembryonale Entwicklung des Auges bei Notonecta glauca (Hemiptera Heteroptera). Zeitsch. Morph. Ökol. Tiere, 37, 1, 1-37.
- LUSCHER M., KARLSON P., 1958 - Experimentelle Auslösung von Häutungen bei der Termitenart Kaloterme flavicollis (Fabr.). J. Insect Physiol., 1, 341-345.
- MADHAVAN K., SCHNEIDERMAN H.A., 1969 - Hormonal control of imaginal disc regeneration in Galleria mellonella. Biol. Bull. mar. Biol. Lab., Woods Hole 137, 2, 321-331.
- MALZACHER P., 1968 - Die Embryogenese des Gehirns paurometaboler Insekten. Untersuchungen an Carausius morosus und Periplaneta americana. Z. Morph. Ökol. Tiere, 62, 103-161.
- MANDARON P., 1970 - Development in vitro des disques imaginaux de la Drosophile. Aspects morphologiques et histologiques. Devl. Biol., 22 (2), 298-320.
- MARKS E.P., 1970 - The action of Hormones in Insect cell and Organ cultures. Gen. & Comp. Endocr., 15, 2, 289-302.
- MATZ G., 1965 - Implantation de fragments de cellophane chez Locusta m. (Orthopt.). Bull. Soc. Zool. Fr., 90, 4, 429-433.
- MAY R.M., 1932 - La transplantation animale. Gauthier-Villars et Cie, Editeurs, Paris.
- MOUZE M., 1967 - Etude de la croissance de l'oeil et du système nerveux céphalique chez Aeschna mixta L. (Odonate Anisoptère). D.E.A. Lille.

- MURRAY F.V., TIEGS O.W., 1935 - The metamorphosis of Calandra oryzae.
Q. Jl. microsc. Sci., 77, 405-495.
- NAISSE J., 1966 - Contrôle endocrinien de la différenciation sexuelle
chez Lampyris noctiluca (Coléoptère Lampyridae). II Phénomènes
neurosecrétaires et endocrines au cours du développement post-
embryonnaire chez le mâle et la femelle. Gen. & comp. Endocrinol.,
7, 1, 85-104.
- NORDLANDER R.H., EDWARDS J.S., 1968 - Morphological cell death in the
post-embryonic development of the insect optic lobes. Nature,
G.B., 218, 5143, 780-781.
- NORDLANDER R.H., EDWARDS J.S., 1969 - Postembryonic brain development in
the monarch butterfly, Danaus plexippus plexippus L. II The optic
lobes. Arch. Entwickl. Mech. Org., 163, 3, 197-220.
- NOVAK V.J., 1966 - Les effets morphogénétiques de l'hormone juvénile
chez les Insectes. Ann. Endocrinol., Fr., 27, 3 bis, 371-376.
- NOVAK V.J., 1967 - The juvenile hormone and the problem of animal morphogenesis.
In "Insect and Physiology" par Beament & Treherne, Oliver & Boyd.
Edinburgh & London, 119-132.
- NUESCH H., 1968 - The role of the nervous system in insect morphogenesis
and regeneration. Ann. Rev. Entomol., 13, 27-44.
- O'FARREL A.F., STOCK A., 1953 - Regeneration and the molting cycle in
Blattella germanica L. Austral. J. Biol. Sci., 6, 485-500.
- O'FARREL A.F., STOCK A., 1954 - Regeneration and the molting cycle in
Blattella germanica L. III Successive regeneration of both
metathoracic legs. Austral. J. Biol. Sci., 7, 525-536.
- OHTAKI T., MILKMAN R., WILLIAMS C., 1968 - Dynamics of ecdysone secretion
and action in the Fleshfly Sarcophaga p. Biol. Bull. mar. Biol. Lab.
Woods Hole, 135, 322-334.

- OHTAKI T., WILLIAMS C.M., 1970 - Inactivation of α -ecdysone and Cyasterone by larvae of the fleshfly Sarcophaga peregrina and pupae of the silkworm Samia cynthia. Biol. Bull. mar. Biol. lab., Woods Hole, 138, 3, 326-333.
- PANOV A.A., 1960 - Ban des Insektengehirns während der postembryonalen Entwicklung III Sehlappen. Ent. Obozrenie, t. 39, 86-105.
- PANOV A.A., 1962 - En russe : Caractère de la multiplication cellulaire dans le système nerveux central de la nymphe de Gryllus domesticus L. (Orthoptera Insecta). Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R., 143, 2, 471-474.
- PASTRE S., 1960 - Sur la régénération de l'oeil de l'isopode Idotea baltica (Aud). C.R.Acad. Sci., Fr., 250, 3738-3739.
- PIEPHO H., 1938 - Wachstum und metamorphose an Hautimplantaten bei der Wachsmotte Galleria mellonella L. Biol., Zbl. 58, 356-366.
- PIEPHO H., HOLZ I., 1959 - Verjüngung des Mitteldarmes von Schmetterlingen. Biol. Zbl., 78, 417-424.
- PFLUGFELDER O., 1936-1937 - Vergleichend-anatomische, experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinneorgane der Rhynchoten. Z. Wiss. Zool., 93, 102.
- PFLUGFELDER O., 1937 - Die Entwicklung der optischen Ganglien von Culex pipiens. Zool. Anz. 117, 31-36.
- PFLUGFELDER O., 1947 - Die Entwicklung embryonaler Teile von Carausius (Dixippus) morosus in der Kopfkapsel von Larven und Imagines. Biol. Zbl. 66, 372-387.
- PFLUGFELDER O., 1958 - Entwicklungsphysiologie der Insekten. Akademische Verlagsgesellschaft Leipzig, GEEST et PORTIG K.G.
- PLAGGE E., 1936 - Transplantation von Augenimaginalscheiben zwischen der schwarz und rötäugigen Rasse von Ephesia kühniella. Z. Biol., Zb., 56, 406-409.

- POHLEY H.J., 1961 - Interaction between the endocrine system and the developing tissue in Epehestia kühniella. Arch. Entw. Mech. Org. 153, 443-458.
- POSSOMPES B., 1953 - Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose de Calliphora erythrocephala (Meig.). Arch. Zoo. exp. gen., 89, 203-363.
- POSTLETHWAIT J.H., SCHNEIDERMAN H.A., 1968 - Effects of an ecdysone on growth and cuticle formation of Drosophila imaginal discs cultured in vivo. Biol. Bull. mar. Biol. Lab. Woods Hole, 68, 135, 431-432.
- POWER M.E., 1943 - The effect of reduction in numbers of ommatidia upon the brain of Drosophila melanogaster. J. Exptl. Zool., 94, 33-71.
- POWER M.E., 1952 - A quantitative study of the growth of the central nervous system in the metabolous insect, Drosophila melanogaster. J. Morph. 91, 389-411.
- PRITCHARD G., 1966 - On the morphology of the compound eyes on dragonflies (Odonata : Anisoptera) with special reference to their role in prey capture. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 41 (1-3) 1-8.
- RICHARD G., GAUDIN G., 1959 - La morphologie du développement du système nerveux chez divers insectes. Cas plus particulier des centres et des voies optiques. Acta symposii de Evolutione insectorium, Praha, 82-88.
- RICHARDS M.H., FURROW E.Y., 1925 - The eye and optic tract in normal and "eyeless" Drosophila. Biol. Bull. mar. Biol. Lab. Woods Hole, 243-258.
- ROLLER H., DAHM K.H., 1968 - The chemistry and biology of JH. Recent Progr. Hormone Res. U.S.A., 24, 651-680.
- ROMER F., 1969 - DNS Synthesismuster bei einem Käfer während eines Häutungszyklus. Naturwiss. Dtsch., 56, 8, 420-421.

- ROSE M., WESTERMANN J., TRAUTMANN H., SCHMIALEK F., KLAUSKE J., 1968 - Juvenilhormonwirksame Verbindungen . I Juvenilhormonwirkungen bei Tenebrio molitor L. in Abhängigkeit von der Konzentration der hormonalen Substanz. Z. Naturforsch., B, Dtsch. 23, 9, 1245-1248.
- RUCK P., 1964 (a) - Retinal structures and photoception. A. Rev. Ent. 9, 83-102.
- RUCK P., 1964 (b) - The diversified visual system of the dragonfly. Am. Zool., 4, 227.
- SATIJA R.C., AGGARWAL V., 1967 - Postembryonic development of the eye and its ganglia of Drosophila melanogaster. Res. Bull. Panjab Univ., vol. 18, I-II, 79-93.
- SATŌ S., 1953 - Structure and development of the compound eye of Aedes (Finlaya) japonicus Theobald (Morphological studies of the compound eye in the mosquito III). Sci. Reports of the Tohoku Univ. 4e sect., XX, 1, 33-44.
- SCHALLER F., 1960 - Etude du développement post-embryonnaire d'Aeschna cyanea Müll. Ann. Sci. nat. Zool., 12, 755-868.
- SCHALLER F., 1962 - Phénomènes d'inhibition de la métamorphose chez des larves âgées de Aeschna cyanea Müll. (Insecte Odonate). Bull. Soc. Zool. Fr., 87, 582-600.
- SCHALLER F., 1964 - Croissance oculaire au cours de développements normaux et perturbés de la larve d'Aeschna cyanea Müll. (Insecte Odonate). Ann. Endocrinol., 25, 5, 122-127.
- SCHALLER F., MEUNIER J., 1967 - Résultats de cultures organotypiques du cerveau et du ganglion sous-oesophagien d'Aeschna cyanea Müll. (Insecte Odonate). Survie des organes et évolution des éléments neurosécréteurs. C. R. Acad. Sci., Paris, 264, 1441-1444.

- SCHALLER F., ANDRIES J.C., 1970 (a) - Effets d'une inhibition de la métamorphose sur l'activité des nids de régénération dans l'intestin moyen d'Aeschna cyanea Müll. (Insecte Odonate). C. R. Acad. Sci. Paris, 270, 3079-3082.
- SCHALLER F., ANDRIES J.C., 1970 (b) - Rôle de l'ecdysone dans la multiplication des cellules de régénération de l'intestin moyen chez la larve d'Aeschna cyanea Müll. (Insecte Odonate). C. R. Acad. Sci. Paris, 271, 426-429.
- SCHALLER F., CHARLET M., 1970 (c) - Evolution du système neurosécréteur de larves d'Aeschna cyanea Müll. (Insecte Odonate) privées d'ecdysone. C. R. Acad. Sc. Paris, 271, 2004-2007.
- SCHNEIDERMAN A., KRISHNAKUMARAN A., KULKANI V., FRIEDMAN L., 1965 - Juvenile hormone activity of structurally unrelated compounds. J. Insect Physiol., 11, 12, 1641-1649.
- SCHOELLER J., 1964 - Recherches descriptives et expérimentales sur la céphalogenèse de Calliphora erythrocephala au cours des développements embryonnaire et post-embryonnaire. Archs. Zool. exp. Gen., 103, 1-216.
- SCHRADER K., 1938 - Untersuchungen über die Normalentwicklung des Gehirns und Gehirntransplantationen bei der Mehlmotte Ephetia kühniella nebst einigen Bemerkungen über das Corpus allatum. Biol. Zbl. 58, 52-90.
- SEHNAL F., 1965 - Einfluss des Juvenilhormons auf die Metamorphose des Oberschlundganglions bei Galleria mellonella L. Zool. Jb. (Physiol.) 71, 659-664.
- SEHNAL F., 1968 - Influence of C.a. on the development of internal organs. J. Insect Physiol., 14, 73-85.
- SEHNAL F., MEYER S., 1968 - Larval-Pupal transformation control by juvenile hormone. Science, 159, 981-984.

- SEIDEL F., 1936 - Der Anlagenplan im Libellenei. Arch. Entw. Mech. Org. 132, 671-751.
- SENGEL P., MANDARON P., 1969 - Aspects morphologiques du développement in vitro des disques imaginaux de la Drosophile. C. R. Acad. Sc. Paris, 268, 405-407.
- SHAAYA E., KARLSON P., 1965 - Der Ecdysontiter während der Insektentwicklung II Die postembryonale Entwicklung des Schmeisfliege Calliphora erythrocephala meig. J. Insect Physiol., II, 65-69.
- SLAMA K., 1961 - The pseudojuvenilizing effects in insects. Acta Soc. Ent. CsL., 58, 117-120.
- SRIVASTAVA V., GILBERT L.I., 1968 - Juvenile hormone : effects on a higher dipteran. Science, U.S.A., 3836, 161-162.
- STEELE M.I., 1905 - Regeneration in compound eyes of Crustacea. J. Exp. Zool., 5, 2, 164-243.
- STEIN J., 1954 - Veränderungen am histologischen Bau der Sehzentren von Libellenlarven nach Blendung. Oester. Zool. 5, 161-171.
- STEINBERG A., 1941 - A reconsideration of the mode of development of the Bar eye of Drosophila melanogaster. Genetics, 26, 325-346.
- STELLWAAG KITTLER F., 1954 - Zur Physiologie der Käferhäutung. Untersuchungen am Mehlkäfer Tenebrio molitor L. Biol. Zbl. 73, 1-2, 12-49.
- STRICH-HALEWACHS M.C., 1959 - Contrôle de la mue chez Locusta migratoria L. Ann. Sci. nat. Zool., Biol. anim. 1, 4, 483-570.
- TEISSIER G., 1926 - Sur la biométrie de l'oeil à facettes des Insectes. Bull. Soc. Zool. Fr., 51, 501-502.
- URSPRUNG H., 1962 - Einfluss des Wirtsalters auf die Entwicklungsleitung von Sagittalhälften männlicher Genitalscheiben von Drosophila melanogaster. Develop. Biol. U.S.A., 4, 1, 22-39.

- URVOY J., 1969 - Sur la production d'une antenne surnuméraire chez Agrion virgo L. (Insecte Odonate). Bull. Soc. Scientif. Bretagne, XLIV, 97-100.
- VERNET G., 1966 - Premiers résultats sur la régénération du pédoncule oculaire du crabe Pachygrapsus marmoratus Fabricius. C.R. Acad. Sci. D, Fr., 263, 674-675.
- VIALLANES H., 1884 - Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. II Le ganglion optique de la Libellule (Aeschna maculatissima). Ann. Sci. Nat. Zool., 18, 4, 1-34.
- VIALLANES H., 1891 - Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la mante religieuse. Anns. Sci. nat., 7e série, 11, 282-328.
- VOLKONSKY M., 1938 - Sur la formation des stries oculaires chez les Acridiens. C.R. Soc. Biol., 129, 154-157.
- WACHMANN E., 1965 - Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Komplexauges der Wachsmotte Galleria mellonella L. Arch. Entw. Mech. Org., 156, 145-183.
- WEIR B.S., 1970 - Control of moulting in an insect. Nature, 228, 580-581.
- WEISS P., 1941 - Nerve patterns : the mechanics of nerve growth. Growth, 5, 163-203.
- WHITE R.H., 1961 - Analysis of the development of the compound eye in the mosquito Aedes argypti. J. Exp. Zool., 148, 223-240.
- WHITE R.H., 1963 - Evidence for the existence of a differentiation center in the developing eye of the Mosquito. J. exp. Zool., 152, 139-148.
- WIGGLESWORTH V.B., 1937 - Wound healing in an Insect (Rhodnius prolixus Hemiptera). J. exp. Biol. Edimburgh, 14, 364-381.

- WIGGLESWORTH V.B., 1952 - The prothoracic gland in Rhodnius prolixus (Hemiptera) and its role in molting. J. Exp. Biol., 29, 561-570.
- WIGGLESWORTH V.B., 1959 - The control of growth and form : a study of the epidermal cell in an insect. Cornell University, Press. Ithaca.
- WIGGLESWORTH V.B., 1961 - Some observations on the juvenile hormone of Farnesol in Rhodnius prolixus Stal (Hemiptera). J. Insect Physiol., 7, 73-78.
- WIGGLESWORTH V.B., 1963 (a) - The juvenile hormone effect of farnesol and some related compounds : quantitative experiments. J. Insect Physiol., 9, 105-119.
- WIGGLESWORTH V.B., 1963 (b) - The action of moulting hormone and juvenile hormone at the cellular level in Rhodnius prolixus. J. exp. Biol., 40, 1, 231-245.
- WIGGLESWORTH V.B., 1964 - The hormonal regulation of growth and reproduction in insects. Adv. Insect Physiol., 2, 247-344.
- WIGGLESWORTH V.B., 1966 - Hormonal regulation of differentiation in insects. In "Cell differentiation and morphogenesis". Internat. Lecture Course, Wageningen 1965, Amsterdam, North Holland Publishing Co 23,5 x 15,5, 180-209.
- WILLIAMS C.M., 1959 - The juvenile hormone. I Endocrine activity of the corpora allata of the adult Cecropia silkworm. Biol. Bull. mar. Biol. Lab., Woods Hole, 116, 2, 323-338.
- WILLIAMS C.M., 1961 - The juvenile hormone : II its role in the endocrine control of molting, pupation, and adult development in the Cecropia silkworm. Biol. Bull. mar. Biol. Lab. Woods Hole, 121, 3, 572-585.
- WILLIAMS C.M., 1968 - Ecdysone and ecdysone-analogues : their assay and action on diapausing pupae of the Cynthia silkworm. Biol. Bull. mar. Biol. Lab., Woods Hole, 134, 2, 344-355.

- WILLIS J.H., 1969 - The programming of differentiation and its control by juvenile hormone in saturniids. *J. Embryol. exp. Morphol.*, 22, 1, 27-44.
- WOLBARSH M.L., WAGNER H.G., BODENSTEIN D., 1966 - Origin of electrical responses in the eye of Periplaneta americana. In "the functional organization of the compound eye". Werner gren Symposium 7, CG, Bernhard ed. Pergamon Press, 207-217.
- WOLSKY A., HUXLEY J.S., 1936 - Zur Frage der Entwicklungsphysiologischen Determination des Arthropodenauges. *Biol. Zentralbl.* 56, 571-572.
- WOLSKY A., 1938 - Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierung der zusammengesetzten Augen des Seidenspinners (Bombyx mori). *Arch. Entw. Mech. Org.*, 138, 335-344.
- WOLSKY A., 1949 - The growth and differentiation of reticular cells in the compound eyes of Bombyx mori. *Exp. Cell Res.*, 1, 549-554.
- WOLSKY A., 1956 - The analysis of eye development in insects. *Trans. N.Y. Acad. Sci.*, 18, 7, 592-596.
- YOUNG E.C., 1969 - Eye growth in Corixidae (Hemiptera - Heteroptera). *Proc. R. ent. Soc. London*, 44 (4-6), 71-78.
- ZAWARZIN A., 1914 - Histologische Studien über Insekten. IV. Die optischen Ganglien der Aeschna Larven. *Z. wiss. Zool.*, 108, 2, 175-257.
- ZIMMERMANN K., 1913 - Über die Facettenaugen der Libelluliden, Phasmiden, und Mantiden. *Zool. Jahrb. Anat.*, 37, 1-33.