

50376
1973
39

50376
1973
39

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE I

Laboratoire de Biologie animale

THESE DE 3^e CYCLE
(Biologie Cellulaire)

BROWAEYS - POLY Edith

CONTRIBUTION A L'ETUDE DU DEVELOPPEMENT
ET DE LA REGENERATION DE L'AILE METATHORACIQUE
CHEZ LE PHASME SIPYLOIDEA SIPYLUS WESTWOOD
(INSECTE CHELEUTOPTERE)



Présentée en Février 1973
devant la commission d'examen

Jury d'examen : M. DURCHON Président
 A. BART Rapporteur
 B. BOILLY Examineur
 A. HAGET Membre invité

C. Rapport entre les structures des tergites métathoraciques larvaire et adulte.....	p. 13
II. ULTRASTRUCTURE DE L'AILE NORMALE ET DE LA ZONE PERIALAIRE.	p. 14
A. La cuticule.....	p. 14
1 - Etudes sur coupes.....	p. 14
a. Nomenclature des couches cuticulaires chez les insectes.....	p. 14
b. Couches cuticulaires chez Sipyloïdea.....	p. 14
c. Comparaison entre les faces supérieure et inférieure de l'aile.....	p. 16
2 - Etude de la surface cuticulaire.....	p. 16
a. Tergite métathoracique.....	p. 16
b. Premier tergite abdominal.....	p. 17
c. Face supérieure de l'aile.....	p. 17
d. Face inférieure de l'aile.....	p. 17
e. Comparaison entre les faces supérieure et inférieure de l'aile au cours du développement	p. 17
B. L'épiderme.....	p. 18
1 - Description.....	p. 18
a. La membrane plasmique.....	p. 18
b. Les noyaux.....	p. 18
c. Le cytoplasme.....	p. 18
d. Les pigments.....	p. 19
2 - Evolution des cellules épidermiques au cours d'une intermue.....	p. 20
C. Connexions muscles-tégument.....	p. 20
D. Les trachées.....	p. 21
E. Les hémocytes.....	p. 21
III. ETUDE ULTRASTRUCTURALE DE LA REGENERATION DE L'AILE.....	p. 22
A. Bouchon cicatriciel.....	p. 23
B. Bourgeon de régénération.....	p. 24
1 - Etude au microscope à balayage.....	p. 24
2 - Etude au microscope à transmission.....	p. 24
IV. CONCLUSION.....	p. 25

TROISIEME CHAPITRE : Etude expérimentale de la régénération
de l'aile

I. POUVOIR DE REGENERATION.....	p. 28
A. Ablations de l'aile métathoracique.....	p. 28

B. Transplantations du territoire périalaire dans le 2ème tergite abdominal.....	p. 28
C. Ablations de territoires alaires.....	p. 28
1 - Ablations au niveau de la partie dure.....	p. 29
a. Ablations totales.....	p. 29
b. Ablations partielles.....	p. 30
2 - Ablations au niveau de la partie membraneuse.....	p. 31
a. Ablations partielles du champ anal : persistance des 3 premières nervures.....	p. 31
b. Ablations de la partie du champ anal comprenant les nervures 4, 5 et 6.....	p. 32
3 - Ablations de la partie distale de l'aile.....	p. 32
D. Sections dans l'aile.....	p. 32
1 - Sections antéro-postérieures.....	p. 32
2 - Sections proximo-distales.....	p. 33
E. Conclusion.....	p. 33
II. ANALYSE DU DETERMINISME DE LA REGENERATION.....	p. 34
A. Associations de faces opposées.....	p. 34
B. Rôle des territoires périalaire.....	p. 35
1 - Incisions au niveau antéro-proximal de l'aile.....	p. 35
2 - Ablations de territoires périalaire.....	p. 36
a. Ablations au niveau du tergite métathoracique..	p. 36
b. Ablations de l'aile et du tergite abdominal postérieur à l'aile.....	p. 38
3 - Conclusion.....	p. 38
4 - Greffes de territoires périalaire.....	p. 39
a. Greffes dans le tergite métathoracique.....	p. 39
b. Greffes dans du tergite abdominal.....	p. 42
c. Conclusion.....	p. 44
<u>DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION</u>	p. 46
<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	p. 52

INTRODUCTION

Chez les insectes Holométaboles, MEISENHEIMER (1908), MEGUSAR (1908), UBISH (1911), PAUL (1937), STEINBERG (1938), POHLEY (1957) ont établi que le territoire situé à la périphérie d'un disque imaginal alaire peut régénérer ce dernier. POHLEY a également montré qu'à la suite de certaines ablations ou incisions dans le disque imaginal, l'aile adulte peut présenter une structure anormale, certains champs alaires étant doubles ou triples. Tout récemment, RAHN (1972) a établi que seule la base du disque imaginal intervenait dans le processus de morphogénèse.

Chez les Insectes Hétérométaboles, différents auteurs : REGEN (1911), SELLIER (1954), POISSON et LEFEUVRE (1961, LEFEUVRE (1969) ont montré que l'ablation d'une aile pendant la vie larvaire est suivie d'une régénération. Parmi eux, seul LEFEUVRE a essayé d'analyser les conditions locales qui interviennent dans le déclenchement de la régénération. Chez la Blatte Blabera craniifer, il a constaté que l'inversion orthotope d'une ébauche alaire, qui consiste à placer sa face supérieure en position inférieure, ne provoque aucune morphogénèse multiple, contrairement à ce qui a pu être observé dans le cas des pattes de différents insectes, BODENSTEIN (1937), BART (1965), BOHN (1965), BULLIERE (1970). Ce résultat étant unique et étant donné les résultats obtenus chez les Holométaboles, nous avons cherché à préciser, chez un Hétérométabole : le phasme Sipyloidea sipylius, dans quelles conditions le déclenchement de la morphogénèse alaire peut être obtenu.

Dans un premier temps, nous avons étudié la morphologie de l'aile normale et de l'aile en régénération. Dans un deuxième temps, nous avons eu recours à l'expérimentation pour tenter de mettre en évidence les potentialités régénératrices de l'aile et analyser le déclenchement de la régénération.

PREMIER CHAPITRE

MATERIEL ET METHODES

I - MATERIEL

A. Biologie

Nos études ont été réalisées sur le phasme ailé Sipyloidea sipylus Westwood. Cet insecte Chéleutoptère, d'origine indo-malaise, se reproduit uniquement par parthénogenèse thélytoque.

Le développement post-embryonnaire s'effectue en général en sept mues ; on y distingue deux périodes, larvaire et adulte.

1) La période larvaire s'étend du stade 1 (éclosion de l'oeuf) au stade 7 inclus. Le passage d'un stade ^{au stade} suivant est marqué par une exuviation. La durée d'une intermue est d'environ 20 jours. La taille des animaux croît régulièrement à chaque stade. Chez les individus opérés, les stades larvaires peuvent être plus nombreux (8 ou 9).

2) La période adulte débute en général après la 7e mue et dure de 3 à 4 mois. Dès la fin du premier mois, l'animal pond régulièrement chaque jour.

B. Elevage

Les animaux sont élevés à la température du laboratoire (environ 18-20° C). La nourriture est essentiellement constituée par des feuilles de ronces.

Les stades 1 sont recueillis quotidiennement et placés, par groupe de 25 environ, dans des petites cages ou dans des cristallisoirs dont le fond est recouvert de papier filtre légèrement humidifié. Pour les autres stades, immédiatement après la mue, les animaux sont regroupés de façon à constituer des lots homogènes.

Les animaux opérés sont élevés dans des cristallisoirs jusqu'au stade 7. Ils sont ensuite placés dans des cages, de façon à pouvoir déployer leurs ailes après la mue imaginale.

II - TECHNIQUES

A. Techniques opératoires

1 - Anesthésie

Deux procédés différents ont été utilisés.

a) L'animal est anesthésié par un court séjour dans de l'eau additionnée d'un mouillant, en l'occurrence du teepol. Il est ensuite rincé dans de l'eau distillée, afin d'éliminer les traces de mouillant.

* Nous remercions le professeur POSSOMPES qui nous a fourni la souche d'élevage.

b) L'animal est placé dans une atmosphère de gaz carbonique. L'anesthésie dure moins longtemps que dans le cas précédent.

2 - Opérations

Les opérations sont effectuées sur des animaux ayant mué depuis 2 ou 3 jours, sous loupe binoculaire (grossissement de 16 à 25 fois), à l'aide de ciseaux de Pascheff-Wolff et de fines brucelles.

Les techniques propres à chaque expérience seront précisées en temps voulu.

3 - Observations

Les résultats des expériences ne peuvent être observés qu'après exuviation. Pour faciliter le repérage de la mue, les animaux sont marqués d'une tache de couleur dès le début d'une intermue. Chaque individu est examiné, en général, le jour où la mue a lieu, à l'aide d'un grossissement de 16 à 40 fois. Des schémas sont pris à la chambre claire pour chaque individu opéré et à chaque mue.

Les insectes morts sont conservés dans l'alcool 75° glycéринé à 5 % qui évite un durcissement exagéré de la cuticule.

B. Techniques histologiques

1 - Montages épidermiques in toto

Avec de fins ciseaux on découpe les bords de l'aile. Les faces supérieure et inférieure qui se séparent sont alors fixées au Carnoy, colorées à l'hématoxyline de Groat, et montées au Xam entre lame et lamelle.

2 - Coupes à la paraffine

La technique utilisée est celle de l'histologie classique :

- fixation au Carnoy
- déshydratation par l'alcool éthylique
- imprégnation par l'alcool butylique (afin d'éviter le durcissement des pièces)
- inclusion dans la paraffine
- les coupes de 7μ environ sont colorées à l'hématoxyline de Groat et à l'éosine.

La difficulté à inclure notre matériel de façon satisfaisante (à cause de la cuticule) n'a pas permis la pleine exploitation de cette technique.

3 - Coupes semi-fines

L'inclusion de notre matériel s'est révélée meilleure dans les résines utilisées pour la microscopie électronique. Les coupes de 2 à 3μ

d'épaisseur ont été colorées au bleu azur 2 B à 0,1 %. Les micrographies ont été prises à l'aide d'un microscope Orthomat Leitz.

C. Techniques de microscopie électronique

1 - Microscopie à balayage

La dureté naturelle de nos échantillons nous a permis de les coller directement sur porte-objet.

Toutefois, dans certains cas, nous avons utilisé la méthode de Parducz (PARDUCZ, 1967) : après rinçage à l'eau distillée, les pièces ont été collées sur porte-objet puis lyophilisées pendant 6 heures.

Dans les deux cas, la cuticule est métallisée à l'or-palladium, dans un évaporateur sous vide.

Les observations ont été effectuées à l'aide d'un microscope Stereoscan (Cambridge, Eil).

2 - Microscopie à transmission

a) Fixation

Plusieurs solutions de fixateur (glutaraldéhyde à 6,25 % ou 2,5 %, en tampon phosphate 0,1 M ou tampon cacodylate 0,05 M ou 0,1 M, suivie d'une post-fixation au tétroxyde d'osmium à 1 ou 2 % dans le même tampon) ont été essayées. La technique suivante semble être la meilleure :

- fixation durant 2 heures dans la glutaraldéhyde à 2,5 % en tampon cacodylate 0,1 M à pH 7,2
- lavage rapide dans le même tampon
- post-fixation durant 1 h 30 dans le tétroxyde d'osmium à 2 %.

b) Déshydratation

Suivant le type de résine utilisé pour l'inclusion, la déshydratation a été obtenue par passage dans l'acétone, l'alcool éthylique-oxyde de propylène ou l'alcool seul.

c) Inclusion et coupes

La cuticule s'est révélée être une barrière pour la pénétration de la matière d'inclusion.

L'araldite (GLAUERT A.M., ROGERS G.E., GLAUERT R.H., 1956) donne de médiocres résultats, ceux obtenus avec l'épon (LUFT, 1961) ou le mélange épon-araldite (VOELZ, DWORKIN, 1962) sont meilleurs. Le mélange de Spurr (SPURR, 1969), en solution ferme, permet d'obtenir des coupes correctes qui toutefois se déplissent difficilement. Le styrène-métacrylate (KUSHIDA, 1961 ; STOCKEM, KOMNICK, 1970) imprègne très bien les pièces

traitées. De plus, les coupes peuvent être de grande taille et elles se déplissent facilement en présence de vapeur de chloroforme. (Nous avons donc utilisé régulièrement ce produit). Il faut noter que quelle que soit la résine d'inclusion, les ultrastructures paraissent conservées de la même façon.

Les coupes, effectuées à l'ultramicrotome Porter-Blum, ont été récupérées sur des grilles en cuivre recouvertes d'une membrane de parlodion (à 0,8 %). Les préparations ont été contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb (REYNOLDS, 1963).

Les observations ont été faites au microscope électronique HITACHI HS 7 S.

LISTE DES ABREVIATIONS UTILISEES POUR LES SCHEMAS

A : antérieur
 A 1 : 1ère nervure anale
 Abd : abdominal
 AC : ancienne cuticule
 Av : avant
 Ax₁ }
 Ax₂ } : sclérites axillaires
 Ax₃ }
 Ax 1 G : sclérite Ax₁ du greffon
 C1 : 1ère nervure cubitale
 C2 : 2ème nervure cubitale
 CAx : corde axillaire
 Dis : distal
 e : élytre
 esp. ex. : espace exuvial
 EX : exuviation
 FI : face inférieure de l'aile
 FS : face supérieure de l'aile
 G : greffon
 I : inférieur
 m : plaque médiane proximale
 m' : plaque médiane distale
 M₁ : 1ère nervure médiane
 M₂ : 2ème nervure médiane
 mb ex : membrane exuviale
 Mb ps : membrane parascutale
 Méso : tergite mésothoracique
 Méta : tergite métathoracique
 NC : nouvelle cuticule
 OC : ornementation cuticulaire
 P : postérieur
 P₂ - P₃ : pattes méso et métathoracique
 Pbsc : plaque basi-sous-costale
 Pdure : partie dure
 Ph : plaque humérale

Pl : pleure
Pmb : partie membraneuse
Pna : processus notal antérieur
PnaG : processus notal antérieur du greffon
PnaR : processus notal antérieur du récepteur
Pnp : processus notal postérieur
PnpG : processus notal postérieur du greffon
PnpR : processus notal postérieur du récepteur
Prox : proximal
Psc1 : partie sclérifiée
R : nervure radiale
S : supérieur
Sc : nervure sous-costale
Scl : scutellum
Sct : scutum
SM : sinus marginal
St : stade
TAbd : tergite abdominal
TMéta : tergite métathoracique
TpA : tache pigmentaire antérieure
TpP : tache pigmentaire postérieure

La ligne pointillée correspond à l'axe médian de l'animal.

DEUXIEME CHAPITRE

ETUDE DE L'AILE NORMALE ET DE L'AILE EN REGENERATION.

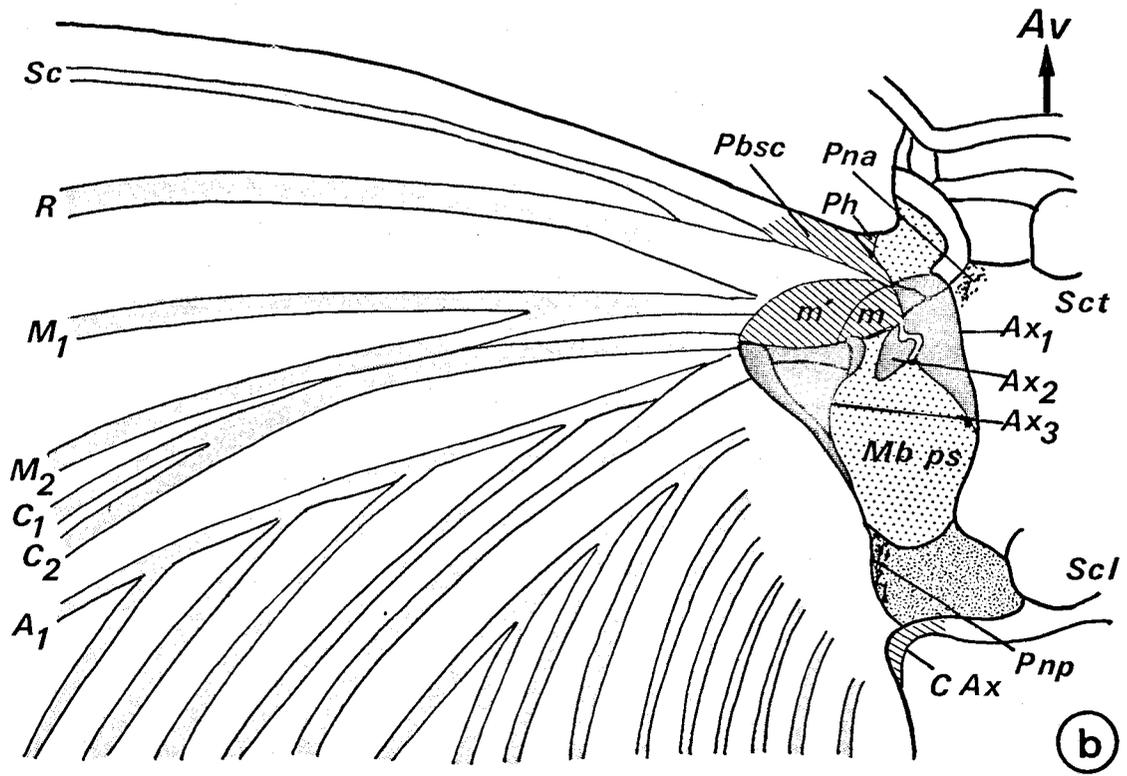
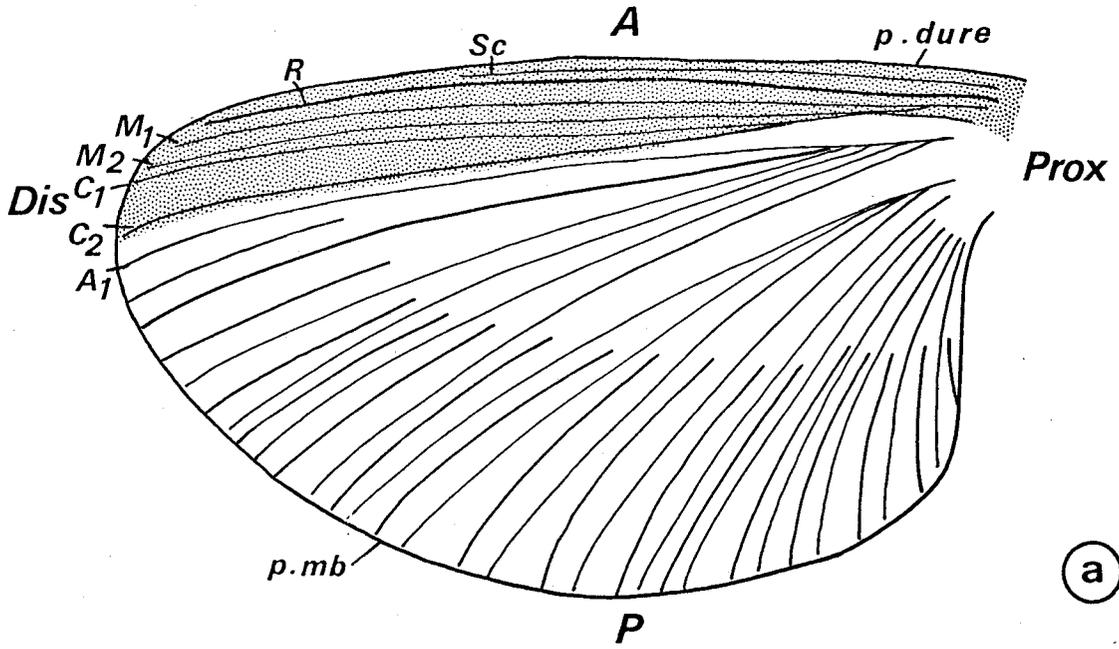


Fig. 1 - Aile métathoracique (a) et son articulation avec le métathorax (b) chez l'adulte.

a. en pointillé : partie dure, en blanc : partie membraneuse.

I - ETUDE MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE DE L'AILE ET DU NOTUM METATHORACIQUES

Sipyloidea sipylus possède : 1 paire d'ailes mésothoraciques, courtes (élytres) et 1 paire d'ailes métathoraciques, longues, auxquelles nous nous sommes intéressé pour ce travail.

A. Période adulte

On distingue dans l'aile deux parties d'inégale rigidité (fig. 1, a) :

- la partie "dure", étroite à mêmes texture et coloration que l'aile mésothoracique,
- la partie membraneuse, transparente, qui constitue la plus grande partie de l'aile.

Au repos, les ailes repliées sur l'abdomen se chevauchent légèrement et recouvrent les six premiers segments abdominaux. Seule la partie dure, apparente, recouvre la partie membraneuse plissée en éventail.

1 - Nervation (fig. 1, a)

L'aile comporte des nervures longitudinales et des nervures transversales ; la répartition de ces nervures délimite de petites plages parallélépipédiques appelées "cellules". Parmi les nervures longitudinales nous distinguerons :

- des nervures principales qui s'étendent de la zone articulaire jusqu'au bord de l'aile ,
- des nervures secondaires présentes entre les nervures principales dans la partie périphérique de la zone membraneuse.

Pour la dénomination des nervures principales, nous nous sommes référés à l'interprétation proposée, pour le phasme Damasippus, par L. CHOPARI (traité de Zoologie, tome IX, P.-P. GRASSE). Depuis le bord d'attaque de l'aile, nous trouvons successivement les nervures sous-costale, radiale, médiane, cubitale et anale. Médiane et cubitale accolées dans la partie proximale se divisent ensuite en deux branches, que nous numérotions m_1 et m_2 , C_1 et C_2 en partant du bord d'attaque de l'aile. La partie distale de la cubitale 2 se situe dans le champ membraneux. Le champ anal est parcouru par deux groupes de nervures, le premier comprend six nervures, le second se compose de onze nervures.

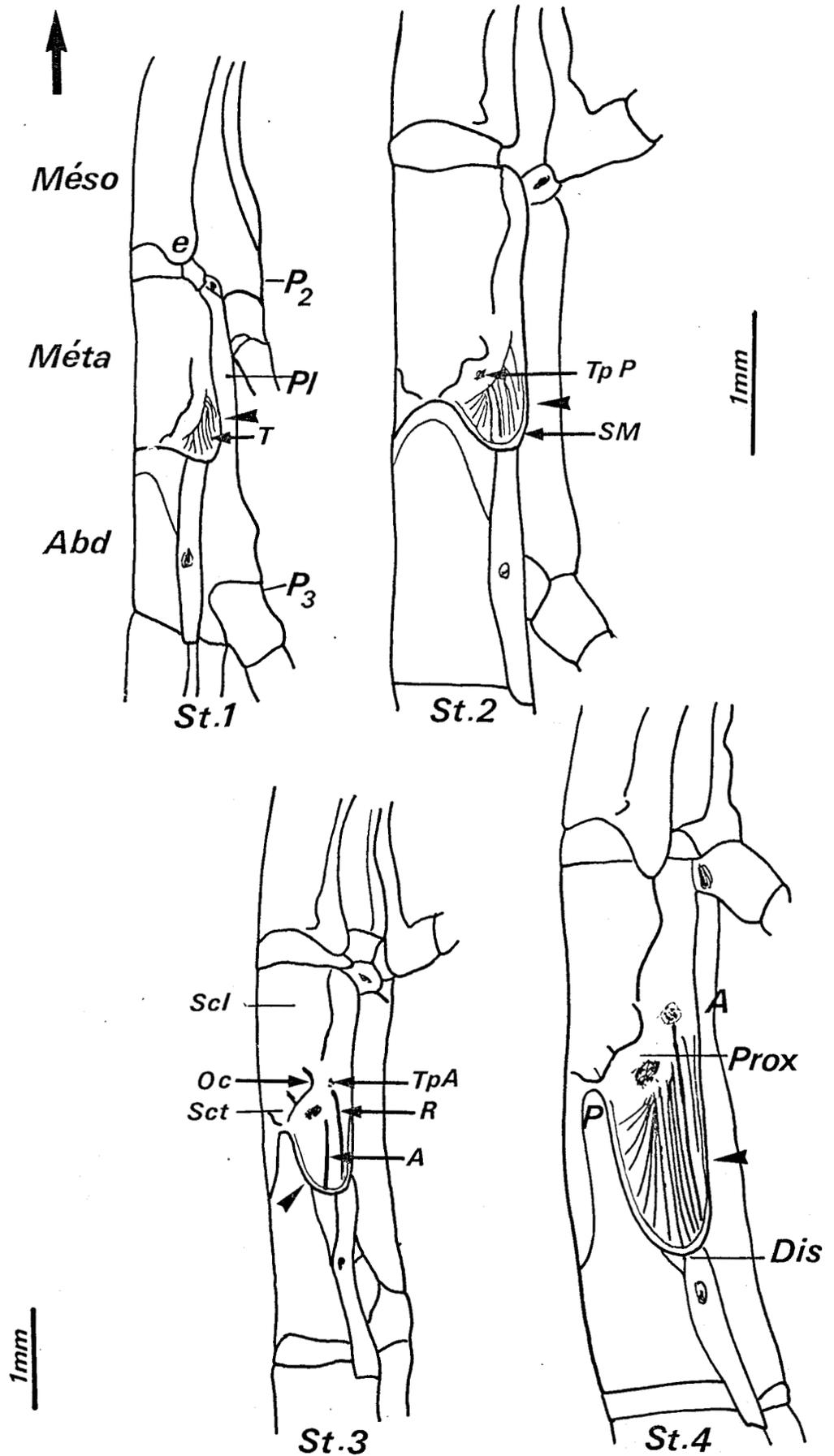


Fig. 2 a - Evolution de l'aile métathoracique (pointes) du stade 1 au stade 4. La flèche indique l'avant de l'animal.

Vue de profil droit

2 - Région articulaire (fig. 1, b)

Sur le tergite métathoracique, scutum et scutellum sont bien délimités. Une région articulaire relie l'aile au tergite qui dans ses parties antérieure et postérieure porte les processus notaux antérieur et postérieur sur lesquels s'articulent les trois sclérites axillaires, Ax₁, Ax₂ et Ax₃.

- Ax₁ et Ax₃ sont respectivement en rapport avec les processus notaux antérieurs et postérieurs. Ax₁ permet à l'aile de pivoter.

- Ax₂ est situé entre Ax₁ et Ax₃.

Entre les sclérites et la base des nervures existent :

a) des plaques sclérifiées :

- une plaque humérale et une plaque basi-sous-costale entre le bord antérieur de l'aile et la base des nervures radiale et sous-costale,
- deux plaques médianes, une proximale et une distale entre les sclérites et la base des nervures radiale, médiane et cubitale.

b) deux zones membraneuses : la lère unit le bord d'attaque de l'aile et le processus notal antérieur, la seconde ou membrane parascutale unit les sclérites au processus notal postérieur et au scutum.

La corde axillaire sclérifiée unit le champ anal au scutum.

Les processus notaux portent chacun une tache pigmentaire noire. Celle du processus notal antérieur a une coloration plus dense que celle du processus notal postérieur.

3 - Orientation

Le grand axe de l'aile dépliée est perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur du corps de l'animal. Tenant compte de cette position nous distinguerons les deux polarités suivantes (fig. 1, a)

a) polarité proximo-distale ; la région proximale est constituée par la zone d'articulation de l'aile avec le métathorax, la partie distale par la pointe de l'aile.

b) polarité antéro-postérieure ; la partie antérieure est constituée par le bord d'attaque (ou bord antérieur) de l'aile.

B. Période larvaire

1 - Morphologie

La croissance du notum et de l'aile métathoraciques au cours du développement larvaire est récapitulée sur la fig. 2 (a et b). Elle est caractérisée, entre autres, par une apparition progressive de la

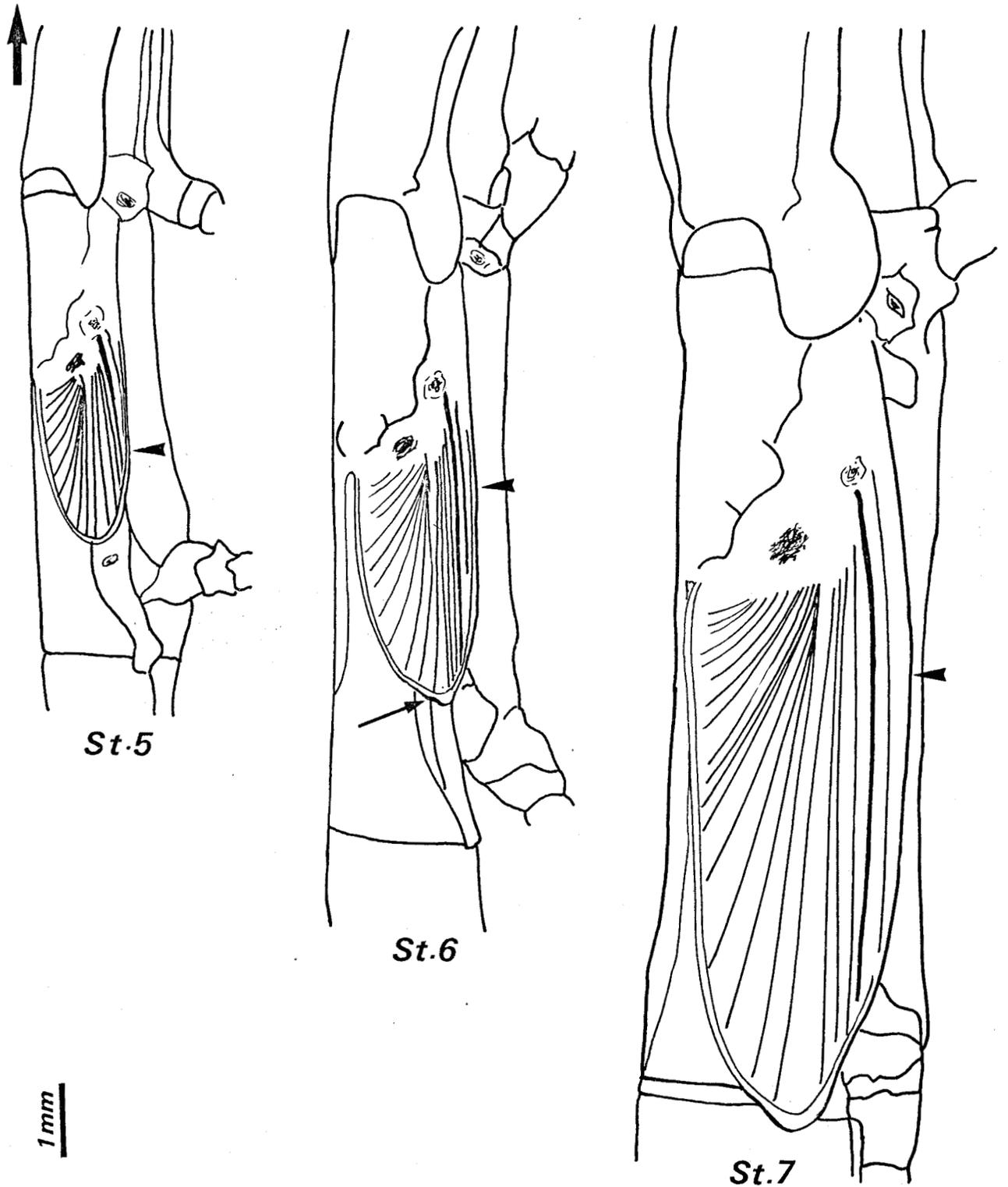


Fig. 2 b - Evolution de l'aile métathoracique (pointes) du stade 5 au stade 7. La grosse flèche indique l'avant de l'animal. Au stade 6, une échancrure (petite flèche) limite les futures parties dure et membraneuse.

nervation et une augmentation du nombre des trachées dans le champ anal. D'autre part, la région articulaire ne se différenciant qu'à la mue imaginaire, l'aile larvaire ne peut donc pas pivoter, son grand axe (polarité proximo-distale) demeure parallèle à l'axe antéro-postérieur de l'animal et sa polarité antéro-postérieure est perpendiculaire à ce même axe.

- stade 1. L'aile est de forme arrondie. Un tronc trachéen principal réunit les stigmates méso et métathoraciques et présente vers l'aile six ramifications. Ces trachées numérotées de 1 à 6 depuis le bord d'attaque de l'aile sont simples, excepté les 3 et 6 respectivement subdivisées en 2 et 4 branches.

- stade 2. L'aile possède un sinus sanguin marginal net. A la partie postérieure du tergite métathoracique et à la base des trachées anales s'individualise une zone pourvue d'une tache pigmentaire noire très dense.

- stade 3. Une ornementation cuticulaire délimite très bien le scutum et le scutellum. Dans l'aile, les nervures radiale et anale sont visibles. A la base de la nervure radiale, dans le métathorax, apparaît une nouvelle tache pigmentaire noire.

- stade 4. A la base de la nervure radiale, la zone qui porte la tache pigmentaire antérieure est devenue saillante. Toutes les nervures, pigmentées de façon discontinue, se distinguent, excepté les nervures anales dont le nombre augmente à chaque stade.

- stade 5. Aucune modification n'est discernable.

- stade 6. Chez la larve, l'aspect des futures parties "dure et membraneuse" est homogène ; néanmoins une échancrure discrète à l'extrémité distale de l'aile indique leur limite.

- stade 7. Toutes les trachées sont présentes. Chez l'adulte, la trachée 1 va se situer dans la nervure sous-costale, la 2 dans la radiale, les 2 branches de la 3 et de la 4 dans la médiane, la 5 dans la cubitale, toutes les autres trachées correspondent aux nervures anales.

2 - Histologie

a) Etude histologique

Les ailes d'individus des stades 1 à 3 ont été prélevées le jour de la mue et sectionnées transversalement.

Au stade 1, la zone alaire est une petite excroissance. Le feuillet épidermique est légèrement plus épais que dans les tergites. A la partie basale du bourgeon alaire se situe le tronc trachéen principal.

Au stade 2, proximatement, les plans épidermiques supérieur et inférieur sont séparés ; cet écartement diminue progressivement en direction distale.

Au stade 3, dans la partie proximale où l'aile s'insère sur le tergite, les faces épidermiques supérieure et inférieure sont nettement séparées ; distalement elles sont presque accolées. Les trachées s'insinuent entre-elles.

b) Multiplication cellulaire

Des préparations de faces d'aile des stades 3 et 4 montrent que pendant une intermue, dont la durée moyenne est de 20 jours, la crise mitotique se produit, dans l'épiderme, entre le 6e et le 10e jour. Le nombre des noyaux en mitose est à son maximum dans la période du 8e au 10e jour (environ 5 fois plus grand qu'au 6e jour). Nous n'avons pas relevé de foyers de mitoses, celles-ci ont lieu partout dans l'aile, aussi bien dans la face supérieure que dans la face inférieure.

C. Rapport entre les structures des tergites métathoraciques larvaire et adulte

La tache noire antérieure, localisée à la base de la nervure radiale chez la larve, correspond chez l'adulte au processus notal antérieur.

La tache noire postérieure se situe chez la larve, entre l'ornementation cuticulaire et la champ anal et chez l'adulte, au niveau du processus notal postérieur.

La tache antérieure est de coloration plus intense chez l'adulte que chez la larve ; en ce qui concerne la tache postérieure le phénomène est inversé.

Chez la larve, à la base des nervures (en particulier de la nervure radiale), on observe un bombement qui, chez l'adulte donne la zone des sclérites. Aucune différenciation ne nous permet de localiser précisément ces sclérites chez la larve.

Chez les stades jeunes, jusqu'au stade 4, la moitié antérieure du tergite correspond à la zone comprise entre la membrane intersegmentaire et les sclérites chez l'adulte. La partie postérieure correspond à la portion de notum qui porte le processus notal postérieur et la membrane parascutale. Au cours du développement cette partie croît davantage que la partie antérieure ; chez l'adulte elle occupe environ les 2/3 du tergite.

jour dans l'intermue		cuticule		épicuticule		exocuticule
		fs	fi	fs	fi	fs
st 2	2e	4	2	0,3	0,3	1,6
	10e	5,5	3	0,3	0,3	1,5
	20e	6,6	3,7	0,3	0,3	1,5 (AC)
		1,5	1,5	0,4	0,4	(NC)
st 3	20e	8	3,8	0,4	0,4	2,4

Tableau I - Epaisseur (en μ) des couches cuticulaires.

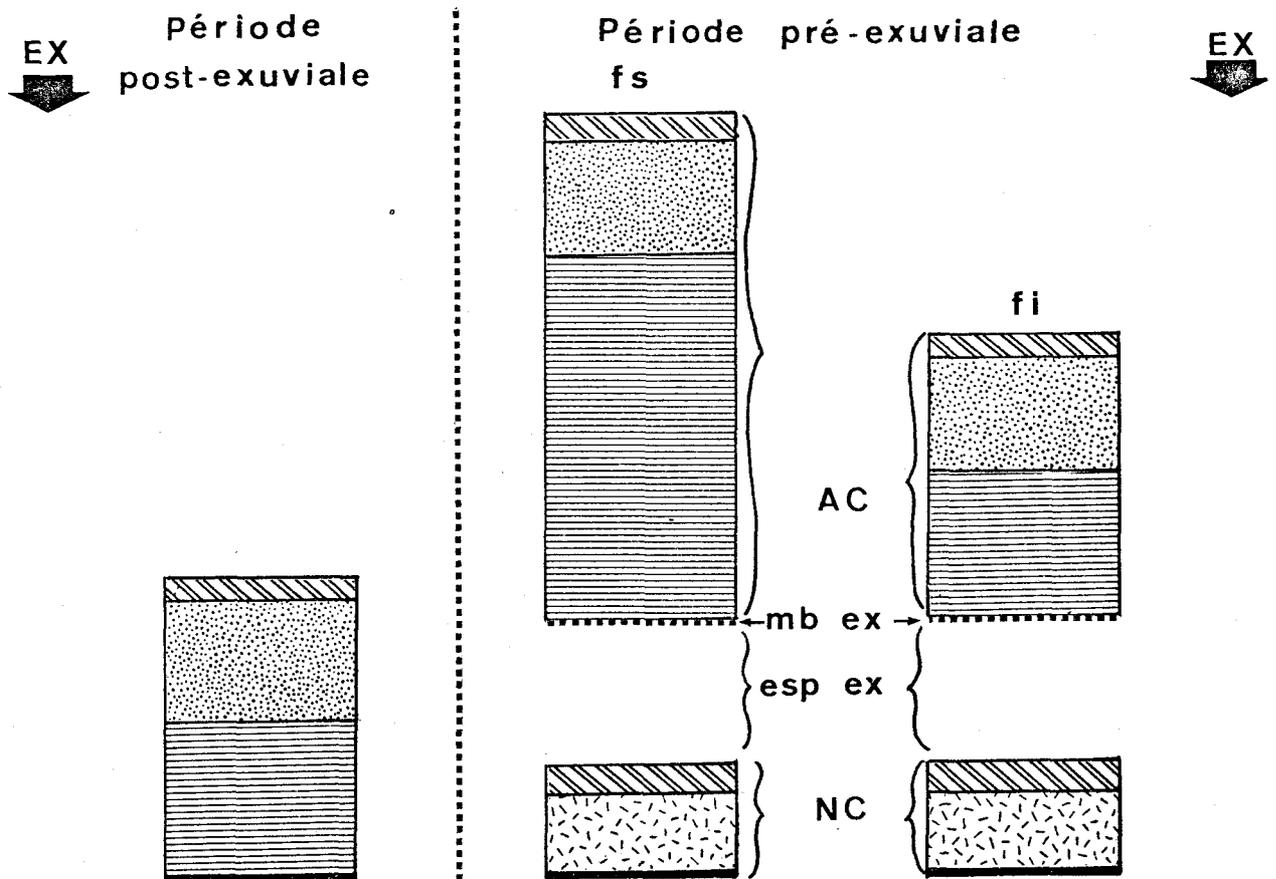


Fig. 3 - Evolution de la cuticule au cours d'une intermue (période pré-exuviale, 10 jours avant l'exuviation).

///// épicuticule *.*.*.*.* exocuticule === endocuticule
 ■ sous-cuticule

II. ULTRASTRUCTURE DE L'AILE NORMALE ET DE LA ZONE PERIALAIRE.

L'épiderme, constitué d'une seule assise de cellules, est limité vers l'intérieur par une basale qui le sépare de l'hémocèle et extérieurement par une cuticule épaisse qu'il secrète et qui, tout en le protégeant, sert de squelette à l'animal.

A. La cuticule

Pour l'étude de la cuticule nous avons eu recours à la microscopie à transmission (étude de coupes ultra-fines) et à la microscopie à balayage (étude de la surface cuticulaire).

1 - Etude sur coupes

a) Nomenclature des couches cuticulaires chez les insectes

En général, la cuticule se compose de trois couches principales. De l'extérieur vers l'intérieur on trouve successivement : l'épicuticule, l'exocuticule et l'endocuticule.

- L'épicuticule, peu épaisse, est elle-même formée de plusieurs couches dont deux sont bien visibles : la cuticuline (la plus externe) et une couche protéique homogène.

- L'exocuticule et l'endocuticule sont formées de lamelles contenant de la chitine et des protéines.

L'exocuticule, tannée, apparaît plus sombre. Non attaquée par le liquide exuvial, elle se trouve rejetée à la mue.

L'endocuticule constitue la zone la plus épaisse de la cuticule, le nombre de lamelles peut être très élevé. Cette couche est digérée avant la mue.

b) Couches cuticulaires chez Sipyloidea (Tableau I, et fig. 3).

Chez Sipyloidea, nous retrouvons les trois couches précédemment citées. L'épaisseur de la cuticule des deux faces de l'aile augmente au cours d'un stade larvaire et d'un stade à un autre. Au cours d'un cycle cuticulaire seule l'épaisseur de l'endocuticule se modifie.

La croissance de l'endocuticule se fait par addition de nouvelles lamelles à sa face interne. D'autre part, nous avons constaté que l'épaisseur des lamelles les plus externes paraît augmenter au cours d'une intermue, ce que CONDOULIS et LOCKE (1966) ont observé chez Calpodes ethlius et interprété comme étant dû à une diffusion de matériel jusqu'aux lamelles de cuticule les plus anciennes. L'endocuticule est fibreuse, les fibres ont une disposition parabolique. Pour BOULIGAND (1971), l'effet de parabole est une illusion d'optique. Chaque lamelle serait constituée d'un ensemble

de strates ; au sein d'une strate, les fibres sont parallèles entre-elles et à la surface cuticulaire, mais l'orientation varie d'une strate à l'autre. Entre les deux strates extrêmes d'une lamelle la rotation est de 180°.

Entre la couche la plus interne de l'endocuticule et la membrane plasmique se trouve la sous-cuticule ("subcuticular layer" de SCHMIDT, 1956) (Pl. I, e). Parfois, elle apparaît granuleuse, mais le plus souvent elle est de structure fibreuse. Pour LOCKE (1964), TAYLOR et RICHARDS (1965) il s'agit d'une couche transitoire qui va acquérir la structure de l'endocuticule.

L'exo et l'endocuticule sont traversées par des canaux cuticulaires ("Pore canal" de LOCKE, 1961) qui sont en relation avec la membrane plasmique et possèdent un filament axial. (Pl. I, e). Pour DELACHAMBRE (1971), ce filament s'attache sur la membrane plasmique dans une zone pourvue de microtubules. Nous n'avons pas pu observer un tel rapport chez Sipylloïdea.

A la fin du stade larvaire, l'espace exuvial apparaît, l'ancienne cuticule se détache de la membrane plasmique. A ce moment l'exocuticule est bien nette puisqu'elle ne subit aucune transformation, contrairement à l'endocuticule qui elle est digérée (Pl. I, b) et dont les produits de digestion sont absorbés par l'épiderme. La membrane exuviale, "ecdysial membrane" de PASSONNEAU et WILLIAMS (1953), sépare la face inférieure de l'endocuticule de l'espace exuvial (Pl. I, b). Elle a pour origine la lamelle la plus interne de l'endocuticule qui résiste à l'action du fluide exuvial (LOCKE, 1964 ; NOBLE-NESBITT, 1967).

Simultanément avec l'apparition de l'espace exuvial débute le dépôt de la cuticule qui revêtira l'animal au stade suivant. Ce dépôt comprend initialement de l'épicuticule. La membrane plasmique externe possède alors de nombreuses villosités (Pl. I, d). La couche de cuticuline est initialement discontinue, ensuite l'espace qui les sépare se comble pour ne donner qu'une couche continue, son dépôt débutant au sommet des villosités (Pl. I, d). Elle jouerait un rôle de barrière perméable et limiterait la croissance de l'animal (LOCKE, 1964). Lorsque toute la membrane plasmique est recouverte de cuticuline, la couche protéique de l'épicuticule est secrétée. Les lamelles de cuticule apparaissent ensuite (Pl. I, c) et constituent une couche de même épaisseur sur les deux faces de l'aile.

Certains auteurs ont pris position en ce qui concerne la dénomination de la couche de cuticule située sous l'épicuticule et apparue avant l'exuviation. WEIS-FOGH (1969), FOGAL et FRAENKEL (1970), BARBIER (1971),

parlent d'exocuticule ; pour NOBLE-NESBITT (1967), il s'agit d'endocuticule qui, après l'exuviation, par tannage donne de l'exocuticule. Pour notre part, l'aspect de ces lamelles ne permet pas de dire si elles sont formées d'exo ou d'endocuticule. Des études histochimiques seront nécessaires pour résoudre cette question.

c) Comparaison entre les faces supérieure et inférieure de l'aile

Comme l'indique le tableau I, la cuticule de la face inférieure est environ deux fois moins épaisse que celle de la face supérieure.

A la loupe binoculaire ou lorsqu'on sépare les deux feuillets épidermiques, le feuillet inférieur n'est pas pigmenté et sa souplesse rappelle celle d'une membrane intersegmentaire, c'est-à-dire d'une zone dépourvue d'exocuticule (WIGGLESWORTH, 1953). Or la cuticule exuviée comporte sur la face inférieure comme sur la face supérieure de l'aile des lamelles peu épaisses de nature apparemment exocuticulaire. Si on examine la structure de la cuticule éliminée lors de l'exuviation, on constate très peu de différences entre les faces supérieure et inférieure de l'aile. Cependant, dans la partie proximale, l'exocuticule n'est pas discernable et toute la cuticule située sous l'épicuticule semble être en voie de digestion. Peut-être l'exocuticule de la face inférieure serait-elle moins tannée ? Des observations complémentaires seront nécessaires pour élucider ce problème.

2 - Etude de la surface cuticulaire. Les observations ont été faites au microscope à balayage.

a) Tergite métathoracique (Pl. II)

On y distingue différentes zones :

- La zone située antérieurement à l'ornementation cuticulaire a une cuticule lisse. Sa partie latérale, proche de la pleure, possède un grand nombre de très petites épines dont la pointe est dirigée vers l'arrière et quelques grandes épines (Pl. II, b). Ailleurs, elle comporte des mamelons (Pl. II, c).

- Au niveau de l'ornementation cuticulaire (Pl. II, a), la cuticule a un aspect gaufré et après cette ligne, en direction latérale, des crêtes pourvues de pointes sont parallèles à la ligne cuticulaire.

- Du tergite vers l'aile, on observe des crêtes cuticulaires parallèles entre-elles et portant des pointes, puis une sorte de renflement à cuticule lisse (Pl. II, d). Latéralement, vers le bord d'attaque de l'aile, ce renflement s'estompe et on trouve une cuticule lisse et mamelonnée.

b) Premier tergite abdominal (Pl. II, e)

La zone directement en continuité avec la face inférieure de l'aile apparaît lisse ; un peu en arrière, la cuticule est également lisse mais est brutalement pourvue de pointes dirigées vers l'avant.

c) Face supérieure de l'aile

La cuticule a le même aspect rugueux au niveau des parties dure et membraneuse (Pl. III et IV).

Jusqu'au stade 5, des mamelons sont visibles dans la future partie dure (Pl. III, a). A partir de ce stade des mamelons apparaissent également entre les nervures anales (Pl. III, c). Sur toutes les nervures on rencontre de petites et de grandes épines (Pl. III, a à c) : les petites se situent le plus souvent sur la future partie dure.

Chez l'adulte, à la limite entre les deux parties dure et membraneuse, la cuticule est formée de crêtes disposées parallèlement à la nervure cubitale 1 (Pl. IV, d). La partie située entre les nervures sous-costale et cubitale 1 ne présente que quelques groupes de petites épines à proximité du bord d'attaque et au niveau des nervures (Pl. IV, a et b). En revanche, le reste de l'aile est couvert de deux types d'épines : des courtes à proximité de la cubitale 1, des longues sur et entre les autres nervures (Pl. IV, c). A proximité de la limite partie dure-partie membraneuse, dans la partie dure ces épines pointent vers le champ membraneux, par contre dans le champ anal, elles semblent orientées vers la partie dure (Pl. IV, d). Dans le reste du champ membraneux, elles n'ont pas d'orientation particulière (Pl. IV, e).

d) Face inférieure de l'aile

Quel que soit le stade larvaire la cuticule est lisse et déprimée par endroits (Pl. III, d et e).

Dès le stade 4, de nombreux mamelons sont présents (Pl. III, f), mais aucune épine n'est visible.

Chez l'adulte, sur la partie dure comme sur la partie membraneuse existent de grandes épines (Pl. IV, f, g et h). Celles-ci ressemblent à celles de la partie membraneuse de la face dorsale.

e) Comparaison entre les faces supérieure et inférieure de l'aile au cours du développement

Les zones situées entre les épines sont différentes s'il s'agit d'une face inférieure ou d'une face supérieure, mais pour une même face l'aspect est le même aussi bien chez la larve que chez l'adulte.

Chez la larve, des mamelons sont visibles mais non chez l'adulte. En revanche, les épines de la face inférieure de la partie dure et des faces supérieure et inférieure de partie membraneuse ne sont présentes que chez l'adulte.

B. L'épiderme

1 - Description

L'aile correspond au repliement du feuillet épidermique qui est en continuité avec le tergite métathoracique et le tergite abdominal. Les faces supérieure et inférieure sont rapprochées, excepté au niveau du sinus marginal (où circule l'hémolymphe) et des trachées (Pl. V, a et b). Par endroits, les cellules des deux faces émettent des prolongements l'une vers l'autre (Pl. V, c). Mais nous n'observons pas de contacts identiques à ceux qui existent entre cellules voisines.

a) La membrane plasmique limite la cellule. Au pôle apical, elle est en contact direct avec la cuticule et possède de nombreuses villosités et invaginations (Pl. VI, a et b). Au pôle opposé, elle est plus lisse et plus ou moins séparée de la basale. Les cellules épidermiques voisines sont liées les unes aux autres par des interdigitations ou par des jonctions. Au pôle apical de la cellule on trouve des "zonulae occludentes", ou des "zonulae adhaerentes" ; ailleurs existent des desmosomes septés.

b) Les noyaux, assez volumineux, occupent en position basale une grande partie de la cellule. Leur contour est irrégulier, parfois lobé, leur grand axe correspond à celui de la cellule (Pl. V).

Les nucléoles (un ou deux) n'ont pas une position bien définie et peuvent être très excentrés (Pl. V, c). La chromatine est dispersée dans le nucléoplasme ou plaquée contre la membrane interne du noyau ou encore associée au nucléole (Pl. V, c et VII, a).

c) Le cytoplasme (Pl. VI, a et b) renferme les organites suivants : mitochondries, dictyosomes, ergastoplasme, corps multivésiculaires et microtubules. Entre les crêtes mitochondriales, la matrice est assez dense aux électrons. Le Golgi est formé de quelques saccules empilés qui à leur extrémité émettent des petites vésicules dont l'importance varie en fonction de l'activité de la cellule. Le réticulum endoplasmique granuleux est plus abondant que le réticulum endoplasmique lisse ; de nombreux ribosomes libres sont présents dans la cellule.

d) Les pigments

Au niveau du tergite métathoracique, on rencontre un très grand nombre de structure à allure de vésicules (Pl. I, a et Pl. VII, a). Elles sont le plus souvent situées à la partie apicale de la cellule, mais il n'est pas rare d'en rencontrer également au pôle basal (Pl. I, a). Elles ressemblent à celles qui ont été décrites par TAYLOR (1969) dans les iridophores d'amphibiens. Ces vésicules oblongues possèdent une membrane bien visible. Parfois, à l'intérieur existe une limite à aspect de membrane (Pl. I, g) appelée par TAYLOR membrane interne. La résolution de nos observations ne nous permet pas de conclure sur l'existence ou non de deux membranes. Cependant, nous avons rencontré un petit nombre de structures rondes ou ovales remplies d'un matériel plus ou moins dense aux électrons (Pl. I, f). Il s'agit vraisemblablement des mêmes vésicules que celles décrites précédemment. L'aspect de ces vésicules nous fait penser à celui des granules eosinophiles rencontrés dans les polynucléaires eosinophiles de vertébrés et où la partie centrale correspond à une zone renfermant des peroxydases et la zone marginale renferme des phosphatases acides. Pour notre matériel, il pourrait s'agir également de deux zones renfermant des substances différentes. Des études histochimiques seront nécessaires pour déterminer la nature du contenu vésiculaire. Lorsqu'une partie simplement du matériel apparaît, il ne semble pas limité par une membrane (Pl. I, f). De plus pour les vésicules apparemment vides, le peu de matériel qui borde la membrane externe n'est peut-être simplement un reste de matériel et non une membrane interne. Pour TAYLOR (1966) et SETOGUTI (1967), le matériel (des purines) disparaît au moment de la réalisation des coupes. Nos observations tendent à montrer qu'il n'y a pas élimination du matériel au moment de la coupe. En effet, une telle élimination laisserait de nombreux trous dans la coupe, or, ces vésicules paraissent au moins contenir de la résine d'inclusion. Nous pensons que l'aspect observé peut correspondre en fait à une dégradation du pigment ou à un état particulier de celui-ci au moment de la fixation. On rencontre également de ces vésicules dans l'aile (Pl. V). Dans la face supérieure, elles sont nettement plus abondantes ; dans la face inférieure leur nombre est faible, excepté du côté proximal, à proximité du repliement sur le tergite abdominal.

En plus ^{de ces vésicules,} dans la face supérieure de l'aile, on trouve des grains très denses (Pl. I, a), semblables à ceux rencontrés dans les mélanophores et le plus souvent situés à la base de la cellule épidermique. Chez les phasmes, il existe une migration de pigment selon un rythme nycthéral (RAABE, 1959). Nos fixations ont toujours été effectuées le matin et à la lumière, il est possible que la position basale du pigment dans la

cellule soit en rapport avec le moment de fixation.

Excepté en ce qui concerne les pigments il ne semble pas exister de différence notable entre les faces supérieure et inférieure de l'aile.

2 - Evolution des cellules épidermiques au cours d'une intermue

Particulièrement en début d'intermue, la membrane plasmique des cellules épidermiques possède de nombreuses villosités et invaginations (Pl. VI, a et b). A proximité ou à l'extrémité de ces invaginations et des dictyosomes, on trouve des vésicules lisses ou revêtues ("coated vesicles") (Pl. VI, a). En fin de stade, peu avant la mue, ces vésicules disparaissent.

Au cours d'une intermue, le nombre de mitochondries, d'appareils de Golgi, de ribosomes libres et le reticulum ergastoplasmique granuleux augmente. Ce phénomène est en relation avec l'intensification des synthèses au niveau cellulaire et avec la digestion de l'ancienne cuticule.

En fin d'intermue, les corps multivésiculaires, plus nombreux, sont de deux types : les clairs renferment des petites vésicules (Pl. VI, b), les autres, denses aux électrons (Pl. VI, a) sont les plus fréquents (Pl. VI, a). D'autres auteurs tels LOCKE chez *Calpodes* (1969) et DELACHAMBRE (1971) chez *Tenebrio*, ont noté l'abondance de ces corps multivésiculaires. Il est vraisemblable, que comme dans ces autres cas, leur présence est liée à la formation de la nouvelle cuticule mais des observations complémentaires seront nécessaires pour l'assurer.

Avant la mue, lorsque la nouvelle cuticule est en partie secrétée, on observe un grand nombre de microtubules libres ou groupés en faisceaux ; dans ce dernier cas ils sont souvent situés dans l'axe d'un pli (Pl. XII, d). LOCKE (1967) considère qu'il s'agit d'un cytosquelette pouvant avoir un rôle dans le mouvement cellulaire et dans le mouvement des vésicules qui contiennent des précurseurs de cuticule.

Du glycogène en rosette a pu être observé dans les cellules épidermiques du tergite métathoracique avant et peu après l'exuviation. Il entoure un certain nombre de plages claires ou au contraire les remplit (Pl. VII, b). Pour ROMER (1971) celui-ci serait utilisé pour la synthèse de chitine. Dans l'épiderme alaire nous n'avons jamais relevé sa présence.

C. Connexions muscles-tégument (Pl. VIII)

Chez *Sipyloidea*, comme chez tous les arthropodes en général, l'insertion des muscles se fait sur des cellules épidermiques particulières qui possèdent de nombreux microtubules d'un diamètre de 200 à 250 Å (Pl. VIII, b).

Comme cela a déjà été observé chez un crustacé copépode (BOULIGAND, 1962), chez les diptères (AUBER, 1963), chez un lépidoptère et un hémiptère (LAI-FOOK, 1967), chez Sipyloidea les membranes plasmiques interne et sarcoplasmique sont apposées et interdigitées ce qui augmente l'aire de contact et la solidité des connexions (Pl. VIII, a et b). Les microtubules ne prolongent pas les myofibrilles car au niveau d'apposition ("intermediate junction" de LAI-FOOK) aucune continuité n'existe entre les myofibrilles et les microtubules. L'espace entre ces deux membranes est de 600 à 700 Å. Il y a une densification au niveau des membranes, de plus une strate de matériel dense divise l'espace intercellulaire en deux (Pl. VIII, b).

Au voisinage de la cuticule la membrane plasmique s'invagine en cryptes et constitue des hémidesmosomes (Pl. VIII, d). Ceci se rencontre également chez d'autres Insectes (LAI-FOOK, 1967 ; HAGOPIAN, 1970). L'intérieur des cryptes apparaît assez dense aux électrons. BOULIGAND (1962) parle d'"axe assez osmiophile", AUBER (1963) de "substance cuticulaire". Pour LAI-FOOK (1967) il s'agit de tonofibrilles, extracellulaires, secrétées par les cellules épidermiques et pénétrant dans la cuticule. Nos observations semblent en accord avec l'opinion de LAI-FOOK ; d'autres observations seront toutefois nécessaires.

D. Les trachées (Pl. V, c)

Chez les insectes, comme pour le tergite ou l'aile, les trachées, bien étudiées par LOCKE (1957) et BEAULATON (1968), possèdent un épithélium compris entre une basale et une cuticule. La cellule trachéenne possède les mêmes inclusions (excepté les pigments) et les mêmes attaches aux cellules voisines que la cellule épidermique de l'aile ou du tergite.

Les grosses trachées sont plaquées contre la face inférieure de l'aile (Pl. V, a et c) ; elles possèdent des taenidies. Les trachéoles s'insèrent entre les cellules épidermiques et leur section est souvent circulaire.

E. Les hémocytes

3 types d'hémocytes ont été rencontrés dans l'hémolymphe circulante : 2 d'entre-eux correspondent aux granulocytes et coagulocytes décrits par HOFFMANN (1966), le 3ème correspond au type granulocytophage de LAI-FOOK (1970).

1 - Les granulocytes (Pl. IX, a)

Fusifformes, ils contiennent des granulations denses aux électrons. La membrane plasmique présente des villosités ou des invaginations. Le noyau, de forme irrégulière, peut être lobé. Dans le cytoplasme on trouve des dictyosomes, des mitochondries, de l'ergastoplasme, des ribosomes, des corps multivésiculaires, des tubules, un grand nombre de petites vésicules et également du glycogène.

2 - Les coagulocytes (Pl. IX, b)

Ils sont caractérisés par la présence de 2 types de grains opaques aux électrons. Les uns sont homogènes, les autres semblent avoir une certaine structure et ne sont pas complètement homogènes.

Aussi bien dans le bouchon cicatriciel qu'entre les feuillets épidermiques, nous n'avons jamais rencontré d'hémocytes de ce type. En revanche, ces hémocytes sont particulièrement abondants en bordure des zones de section fraîches.

- un ergastoplasme dont les citernes dilatées renferment un matériel moyennement dense aux électrons.

Comme l'ont décrit HOFFMANN et STOECKEL (1968) on observe des modifications des coagulocytes lors de la coagulation. Malgré un contour net de la cellule, la chromatine prend un aspect pycnotique et le matériel cytoplasmique disparaît.

3 - Les granulocytophages (Pl. IX, c)

La presque totalité du noyau apparaît dense aux électrons ; la citerne périnucléaire dilatée est claire. Le cytoplasme homogène est également dense et renferme entre autres des grains opaques analogues à ceux des granulocytes. Ce type d'hémocyte dense aux électrons ressemble aux cellules épidermiques en dégénérescence et aux hémocytes du cal cicatriciel (dont description sera donnée dans le paragraphe suivant).

III. ETUDE ULTRASTRUCTURALE DE LA REGENERATION DE L'AILLE

L'aile du phasme Sipylolidea sipylus sectionnée à sa base régénère (l'étude de la régénération du point de vue expérimental sera traitée plus en détail dans le chapitre III). Après l'excision, un bouchon cicatriciel obstrue la plaie ; il est éliminé à la première mue post-opératoire. Pendant l'intermue suivante, un bourgeon de régénération se forme ; ce n'est qu'à la deuxième mue post-opératoire que le régénérat est visible. Chez les adultes obtenus, l'aile régénérée est de taille légèrement inférieure à celle de l'aile témoin. La région articulaire et le tergite métathoracique ne montrent aucune déficience.

Après avoir supprimé l'aile le jour du passage au stade 2, nous avons entrepris, au microscope électronique, l'étude de l'apparition du

bourgeon de régénération au cours des deux intermues suivant cette ablation.

A. Bouchon cicatriciel

Les bouchons cicatriciels ont été prélevés 2 jours, 10 jours et 20 jours après section de l'aile dans l'intermue opératoire.

Au niveau de la blessure, l'hémolymphe se coagule rapidement et forme un cal cicatriciel (Pl. X, a et c) dans lequel on distingue des hémocytes et des trachées en cours de rétraction (Pl. X, c). Les hémocytes reconnaissables aux granules denses possèdent un réticulum endoplasmique granuleux abondant ; certains saccules sont dilatés et plus ou moins denses aux électrons.

Au cours de la mélanisation du cal, noyau et cytoplasme deviennent très denses aux électrons, tandis que seul l'espace périnucléaire reste bien visible. Un petit nombre de formations à allure de structures myéliniques sont présentes.

1 - 48 heures environ après la section, l'épiderme de la face supérieure de l'aile (reconnaisable à son plus grand nombre de vésicules) semble aller à la rencontre de l'épiderme de la face inférieure. Au point de rencontre des deux plans épidermiques, dans l'un des deux cas étudiés, les membranes plasmiques respectives émettent des villosités, mais aucun contact étroit n'est réalisé (Pl. X, b). Dans l'autre cas, la continuité épidermique est déjà rétablie. Les deux faces de l'aile sont assez éloignées l'une de l'autre.

L'épiderme alaire est constitué de cellules dont le noyau volumineux, de forme irrégulière, et le contenu cytoplasmique sont identiques à ceux de cellules épidermiques normales.

Les cellules épidermiques se détachent de la cuticule surtout du côté inférieur (Pl. X, c).

2 - Vers le 10ème jour de l'intermue, les deux plans épidermiques se sont rapprochés (Pl. XI, a et b), entre les deux, on rencontre un certain nombre de granulocytes (Pl. XII, a). Certaines cellules d'aspect variable paraissent en dégénérescence ; en particulier, en ce qui concerne leur noyau on distingue :

- des petits noyaux pycnotiques dont la chromatine est condensée en une seule masse. Ce type n'a été que très rarement rencontré.

- des noyaux de taille identique à celle des noyaux normaux, mais dont le nucléoplasme, anormalement clair, renferme quelques amas de chromatine principalement marginale. L'espace péri-nucléaire est bien visible (Pl. XI, b).

- des noyaux où la densification aux électrons est presque totale (Pl. XI, a). L'espace péri-nucléaire dilaté apparaît très clair. Dans ce cas, le cytoplasme est généralement opaque aux électrons. Ce type de noyaux a été remarqué également chez Rhodnius par GOLDMISTH (1966). Les organites cytoplasmiques sont également anormaux. Les mitochondries semblent éclatées, leur matrice est claire et leurs crêtes sont peu nombreuses. Les citernes ergastoplasmiques sont dilatées (Pl. VI, c).

Le plus souvent, ces cellules sont insérées entre les cellules normales.

3 - En fin de stade, l'épiderme se plisse et secrète une nouvelle cuticule (Pl. XII, a et d).

Au niveau du tergite métathoracique, l'épiderme se comporte comme dans le cas d'une morphogenèse alaire normale.

B. Bourgeon de régénération

1 - Etude au microscope à balayage

La partie postérieure du tergite métathoracique normalement en continuité avec l'aile est modifiée (Pl. II, f). A la cuticule ridée pourvue de pointes du tergite (Pl. II, g) fait suite vers l'arrière un bourrelet turgescent dépourvu d'épines qui se prolonge par le tergite abdominal. La zone antérieure de ce bourrelet est entrecoupée de sillons (Pl. II, h), postérieurement il est lisse.

2 - Etude au microscope à transmission (Pl. XIII)

Beaucoup de données sont identiques à celles qui ont été décrites précédemment pour l'aile normale et le bouchon cicatriciel.

La cuticule plus épaisse sur la face supérieure que sur la face inférieure (Pl. XIII, a) se décolle plus rapidement du côté inférieur. La digestion de l'endocuticule est plus rapide au niveau du bourgeon alaire (Pl. XIII, b) qu'au niveau du tergite métathoracique (Pl. XIII, c). Dans l'espace qui sépare l'épiderme de la cuticule, on observe des expansions cellulaires (Pl. XIII, b).

Le nombre des cellules en dégénérescence est très important (Pl. XIII, a et b). Ceci tend à confirmer l'idée émise par WIGGLESWORTH (1942) : le nombre de noyaux en dégénérescence est particulièrement abondant dans les tissus où l'activité est particulièrement élevée.

IV. CONCLUSION

Chez la larve, au niveau du tergite métathoracique, on distingue une ornementation cuticulaire et deux taches pigmentaires. L'aile qui prolonge ce tergite a un aspect cuticulaire homogène. Le microscope à balayage nous a montré que seule la face supérieure possède des épines. Cette aile est formée de deux plans épidermiques entre lesquels circule l'hémolymphe et s'insinuent les trachées qui sont plaquées contre le plan épidermique inférieur. Le plan épidermique supérieur est en continuité avec l'épiderme du tergite métathoracique et le plan inférieur avec l'épiderme abdominal.

La taille de l'aile croît à chaque stade. La crise mitotique a lieu entre le 8e et le 10e jour de l'intermue qui dure environ 20 jours. Les mitoses sont réparties dans tout l'épiderme alaire, aucun foyer n'a été observé.

Le passage de la phase larvaire à la phase adulte est marqué par une différenciation cuticulaire au niveau de l'aile et du tergite métathoracique. L'aile adulte se compose de deux régions bien distinctes. Sa face inférieure comme sa face supérieure porte des épines, cependant la cuticule de ces différentes faces a le même aspect que chez la larve. L'aile est reliée au tergite métathoracique par une région articulaire composée en particulier de sclérites qui lui servent de pivot et permettent le mouvement de l'aile qui peut ainsi avoir une direction autre que celle de l'aile larvaire.

La différence entre les cellules épidermiques des deux faces, comme nous le montre la microscopie électronique, porte sur deux caractères :

- la présence dans la face supérieure d'un plus grand nombre de vésicules semblables à celles décrites par TAYLOR (1969) pour les iridophores d'amphibiens.

- l'épaisseur cuticulaire de la face supérieure est plus importante que celle de la face inférieure.

Au cours d'une intermue, on observe un certain nombre de phénomènes : accolement des feuilletts épidermiques qui en début d'intermue sont séparés, séparation de la cuticule et de l'épiderme qui secrète une nouvelle cuticule, tandis que simultanément se produit la digestion endocuticulaire de l'ancienne cuticule. La rétraction de l'épiderme alaire a lieu avant celle du tergite métathoracique. Cette rétraction précoce de l'épiderme alaire est comparable à celle que TAYLOR et RICHARDS (1965) ont observé

chez un lépidoptère pour qui la rétraction de l'épiderme abdominal a lieu plusieurs jours après celle de l'épiderme alaire.

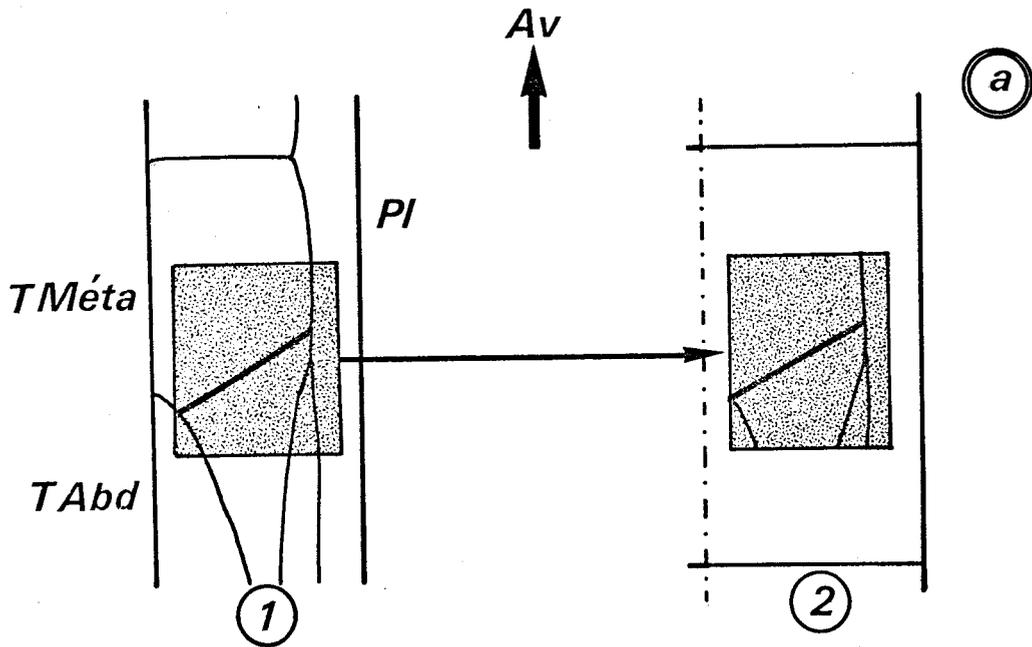
La régénération est caractérisée par une dégénérescence importante parmi les cellules épidermiques issues des crises mitotiques.

Les cellules épidermiques du tergite, des faces supérieure et inférieure de l'aile ont une évolution identique qu'il s'agisse d'un épiderme normal, cicatriciel ou de régénération.

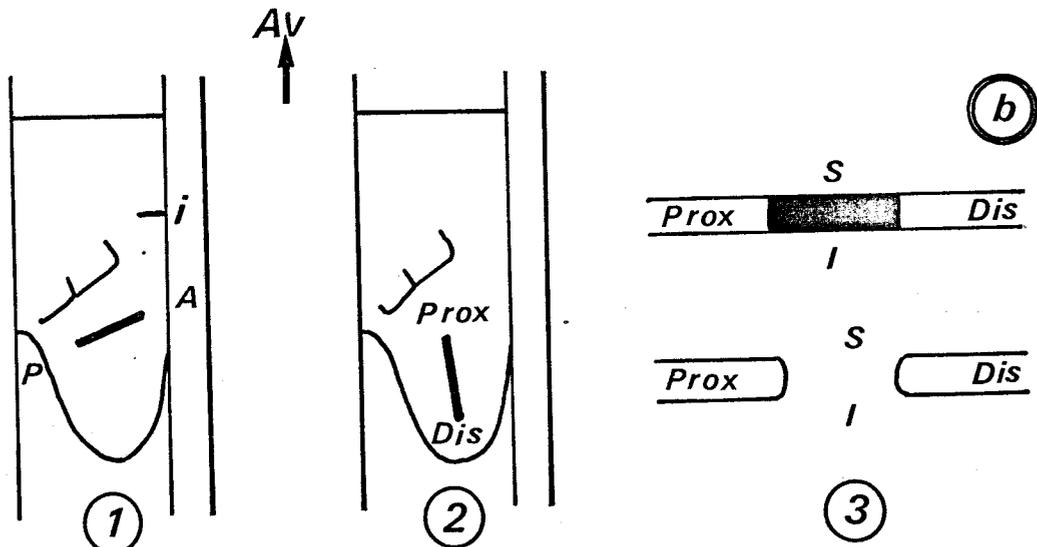
TROISIEME CHAPITRE

ETUDE EXPERIMENTALE DE LA REGENERATION DE L'AILE.

Fig4



a. Ablation de l'aile et transplantaion du territoire périalaire (1) dans l'abdomen (2).



b. Sections dans l'aile.

1. Section antéro-postérieure
2. Section proximo-distale
3. Coupe dans l'aile montrant l'affrontement des faces supérieure et inférieure.



Nous avons, dans un premier temps, mis en évidence les potentialités régénératrices de l'aile et dans un deuxième temps essayé d'analyser le déterminisme de la régénération.

I - POUVOIR DE REGENERATION

Dans cette étude, nous avons eu recours à plusieurs types d'opérations : ablations, transplantations et sections.

A. Ablations de l'aile métathoracique

Sur des stades 1, nous avons sectionné l'aile à sa base.

Chez les 20 opérés, l'aile régénère, le régénérat est discernable dès la 2ème mue post-opératoire. Il se développe chez l'adulte en une aile de taille légèrement inférieure à celle de l'aile témoin. Son articulation avec le métathorax est normale.

B. Transplantations du territoire périalaire dans le 2ème tergite abdominal (fig. 4, a).

Le 2ème jour de l'intermue d'un stade 3, on procède à l'ablation de l'aile, le 4e jour on transplante le territoire comprenant du tergite métathoracique, du tergite abdominal postérieur à l'aile et de la pleure (territoire périalaire).

La formation alaire régénérée (7 cas sur 11) est visible après la 1ère mue post-opératoire (4 cas) ou après la 2ème (3 cas). Tous les champs alaires y sont présents ; toutefois, les nervures anales sont en nombre inférieur à la normale (Pl. XVII, a).

Dans les 4 cas où aucune formation alaire n'est apparue, chez l'adulte le greffon a différencié le sclérite Ax_1 , les processus notaux antérieur et postérieur et la membrane parascutale.

L'aile est donc capable de régénérer dans un environnement autre que celui du thorax.

C. Ablations de territoires alaires (Tableau II)

Les expériences ont été réalisées sur des stades 4. Nous nous sommes intéressés à la partie dure, à la partie membraneuse, puis nous avons procédé à l'ablation de la partie distale qui comprend à la fois de la partie dure et de la partie membraneuse.

TABLEAU II

Ablations de territoires alaires.

Séries opératoires	Nombre de cas	Morphologie alaire	
		Anormale	Normale
1 	10	10	
2 	6		6
3 	10		10
4 	16	16	
5 	13		13
6 	8		8
7 	9		9
8 	25		25



1 - Ablation au niveau de la partie dure

a. Ablations totales

- Champ radial (tableau II, 1)

L'ablation a été faite depuis la zone du sclérite Ax_1 jusqu'à la pointe distale de l'aile en suivant la nervure radiale.

A la première mue post-opératoire, la base antérieure de l'aile est transparente et légèrement turgescence, la plaie est bien cicatrisée. Dès la deuxième mue post-opératoire, des trachées apparaissent dans le régénérat. La morphogenèse a lieu à partir du tergite métathoracique, du côté du bord antérieur de l'aile et dans sa partie proximale (Pl. XIV, b). La partie néoformée recouvre la pleure. Comparativement à l'aile contra-latérale, l'aile est plus grande suivant son axe antéro-postérieur ; dans quelques cas, elle est également plus grande dans le sens proximo-distal.

Chez un adulte obtenu (Pl. XV, a), une nouvelle partie dure s'est formée, une partie ayant l'aspect d'un champ membraneux (présence de nombreuses épines, Pl. XV, d) apparaît sur le bord d'attaque de l'aile entre la nouvelle partie dure et l'ancienne. Cette formation n'a pas un contour régulier et n'est pas reliée à la base de l'aile. Une observation de la face supérieure au microscope à balayage nous montre que ces épines sont rapprochées et que la cuticule est tourmentée. Cette partie ressemble plus à ce qu'on observe sur la face supérieure à la limite entre la partie dure et la partie membraneuse ou à la face inférieure de la partie dure qu'à de la partie membraneuse. Il nous est donc difficile de dire si cette partie est de la partie membraneuse ou de la face inférieure de partie dure.

- Champ radial et médian (tableau II, 2)

Chez les stades larvaires la morphogenèse se déroule de façon identique à celle décrite précédemment.

Les deux adultes obtenus (la nécrose ayant atteint chez les larves dans 1 cas la 2ème nervure médiane et dans l'autre cas la cubitale 1) sont semblables. Seule une partie dure apparaît, toutes les nervures sont présentes mais parfois ramifiées. Cette partie n'atteint pas l'extrémité distale de l'aile ; à ce niveau aucun champ nouveau n'apparaît entre le bord de section et les trachées.

Comme dans les cas d'ablations de la partie proximale du champ radial, les nervures partent de la base antérieure de l'aile en direction du bord d'attaque et non des nervures préexistantes. La poussée morphogénétique paraît provenir comme précédemment de la partie de tergite située

près de la base antérieure de l'aile.

- Champ radial, médian et cubital (tableau II, 3)

Dans ce cas, seule la partie membraneuse, en l'occurrence le champ anal demeure ; toutefois, il n'est pas rare que des nervures anales soient isolées de leur base antérieure. Dès la 2ème mue post-opératoire, la morphogenèse débute au même niveau et s'effectue dans la même direction que précédemment. Les nouveaux champs radial, médian et cubital recouvrent en partie la patte métathoracique, fait qui ne se produit jamais chez un individu jeune. Ils repoussent la pointe distale de l'aile et avec elle, les nervures anales isolées (Pl. XIV, c). A la base antérieure du champ anal, de nouvelles nervures apparaissent et il se reconstitue un 1er groupe anal de 6 nervures. Dans la nouvelle partie dure le réseau de nervures se forme avec parfois quelques dichotomies de la nervure radiale et des nervures médianes et cubitales qui ne perturbent pas vraiment le réseau existant normalement. Le champ anal restant semble donc incapable de déclencher une morphogenèse.

b. Ablations partielles

- Ablations de la zone proximale (tableau II, 4)

L'ablation a été faite en suivant la nervure radiale (trachée 2). La nécrose a atteint la trachée 4 (nervure médiane).

Dès la 2ème mue post-opératoire, apparaissent des trachées qui prennent naissance soit au niveau du tronc trachéen principal, soit au niveau de la trachée la plus proche de la plaie ; la morphogenèse débute. Une néoformation se développe en direction latérale (Pl. XIV, a).

a) la nécrose atteint la trachée 4 (nervure médiane), chez les 4 adultes obtenus la partie néoformée est constituée soit de partie dure (1 cas), soit de partie dure et de partie membraneuse (3 cas) ;

b) la nécrose atteint la trachée 5 (nervure cubitale), chez les 2 adultes obtenus la partie néoformée est constituée de partie dure et de partie membraneuse. Les parties membraneuses néoformée et ancienne sont en continuité, ainsi que l'indique indubitablement notre étude au microscope à balayage.

Dans tous ces cas, la partie distale restée en place demeure inchangée et conserve ses nervures sauf, parfois, la nervure sous-costale. Au stade de l'opération sa longueur excède de peu celle du secteur enlevé, aussi une nécrose assez importante entraîne-t-elle sa disparition. Proximale la partie dure se compose de deux régions : d'une part du secteur resté en place après l'ablation, et d'autre part d'une partie néoformée comprenant les nervures sous-costale, radiale, médiane et cubitale. La partie membraneuse néoformée est située entre la nouvelle partie dure,

la partie distale de partie dure restée en place et le champ anal, mais n'atteint jamais la base de l'aile (Pl. XVI, a). On y retrouve le même type de nervures que dans le champ anal. Dans un cas, une partie ayant l'aspect d'un champ membraneux (l'observation au microscope à balayage a révélé qu'elle portait beaucoup d'épines) est située sur le bord d'attaque de l'aile, à sa base antérieure et non entre les parties dures (nouvelle et ancienne) comme précédemment.

Dans tous les cas, la poussée morphogénétique semble se produire depuis la base de l'aile, toutes les nervures partant de cette zone vers le bord antérieur de l'aile. Les nervures de la partie distale qui ont été isolées de leurs base ne se modifient pas et ne croissent pas proximale-ment en direction des parties nouvellement formées.

- Ablations de la partie distale (tableau II, 5)

L'ablation a été faite suivant la radiale ; le niveau le plus proximal de l'ablation se trouve au milieu du champ radial. Les extrémités des nervures de la partie dure et des premières nervures anales prolifèrent distalement en se ramifiant dans une néoformation qui comble partiellement la déficience initiale et régularise la forme de l'aile.

2 - Ablations au niveau de la partie membraneuse

a. Ablations partielles du champ anal : persistance des 3 premières nervures (tableau II, 6)

L'ablation de tout le champ anal entraîne la nécrose du reste de l'aile, sans doute par suite de l'interruption de la circulation dans le sinus marginal. Aussi avons-nous procédé à l'ablation d'une partie du champ anal en laissant en place la partie qui correspond aux trois premières nervures anales et sans léser, proximale-ment, le champ cubital. Dans certains cas, la nécrose supprime la troisième nervure anale. Dès la 2ème mue post-opératoire, la morphogenèse débute dans la partie proximale de l'aile. Au cours des mues successives, l'aile tend à reprendre une forme normale. La partie tout à fait distale n'est pas modifiée. Toutes les nervures sont présentes, mais les premières nervures anales, au lieu d'être normalement courbes et dirigées vers l'axe médio-dorsal de l'animal sont parallèles à cet axe. Il faut toutefois remarquer que l'espace compris entre la dernière trachée restée en place et la première nouvellement apparue est supérieur à la normale (Pl. XIV, c). Chez les adultes obtenus l'aile a une

forme presque normale. La morphogenèse a lieu comme dans une morphogenèse normale, proximo-distalement et non à partir des bords de la plaie.

b. Ablations de la partie du champ anal comprenant les nervures 4, 5 et 6 (tableau II, 7)

L'ablation de tout le premier groupe de nervures anales entraîne des nécroses dans les parties en place. Nous n'avons donc enlevé que la partie de champ anal comprenant les nervures 4, 5 et 6. Une nécrose se produit près de la section sur le bord des champs restants, supprimant ainsi la partie distale de la 3^e anale et des 7^e et 8^e anales.

La partie éliminée est régénérée dès la 2^{ème} mue post-opératoire. Progressivement l'aile retrouve une forme normale. La distance qui sépare les nervures anales 1 et 2 est plus grande que celle de l'aile témoin (Pl. XIV, f).

Le 2^{ème} champ anal ne subit aucune modification. Toutes les nervures sont présentes bien que la distance entre deux nervures soit plus importante. Les champs alaires séparés par l'opération sont incapables d'assurer une morphogenèse isolément : il semble que celle-ci se produise depuis la base proximale de l'aile en direction distale et non à partir des bords de la plaie.

3 - Ablations de la partie distale de l'aile (tableau II, 8)

Dès la 2^{ème} mue post-opératoire, dans tous les cas observés, la morphologie alaire est redevenue normale, c'est-à-dire que dans le sens proximo-distal la partie dure est légèrement plus longue que la partie membraneuse. Le rétablissement de cette morphologie s'effectue sans qu'il ne se constitue un blastème de régénération visible au point de section.

Les ailes imaginales obtenues sont de taille inférieure à celle des ailes témoins. Dans la partie distale, il y a une légère désorganisation du réseau de nervures : les nervures de la partie dure sont ramifiées.

D. Sections dans l'aile (fig. 4, b)

On pratique une fente dont l'orientation est soit antéro-postérieure, soit proximo-distale et qui atteint à la fois la face supérieure et la face inférieure de l'aile (fig. 4, b 3).

1 - Sections antéro-postérieures (fig. 4, b 1)

La section est pratiquée dans la partie proximale de l'aile et affecte environ le 1/3 médian de la largeur de l'aile.

Au fur et à mesure de la croissance, la position de la fente se déplace et atteint finalement le bord postérieur de l'aile, ce qui se traduit par les mêmes résultats que les ablations dans le champ anal.

2 - Sections proximo-distales (fig. 4, b 2)

La fente est réalisée entre les nervures cubitale et anale dans le 1/3 médian de la longueur de l'aile.

La fente se déplace et atteint le bord antérieur de l'aile ou son extrémité distale. Dans 2 cas, avant que la fente n'ait atteint l'extrémité distale de l'aile, les bords de la section ont un peu proliféré et se sont partiellement recouverts ; toutefois on ne peut pas parler de morphogenèse surnuméraire étant donné le faible développement de cette prolifération.

Quelle que soit l'orientation de la fente, l'aile tend à reprendre une forme normale ; une petite partie correspondant à la partie enlevée est absente.

E. Conclusion

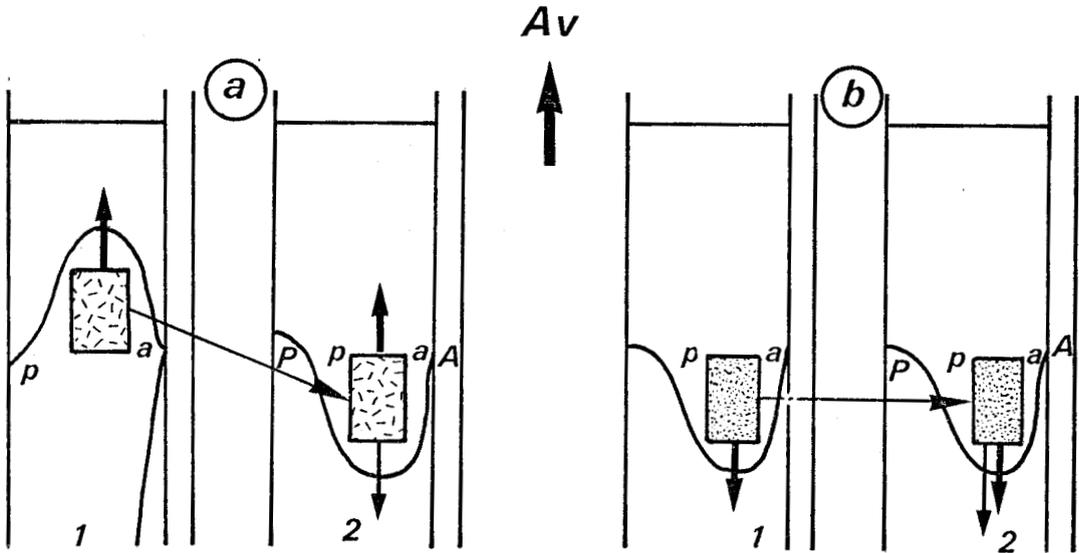
Lors de l'ablation totale de l'aile et dans le cas de transplantation du territoire périalaire, l'aile est capable de régénérer, même dans un environnement autre que celui du thorax. Toute la base de l'aile semble participer à la formation du bourgeon de régénération.

Les ablations dans le champ anal n'entraînent pas la formation de territoires supplémentaires, les parties libres n'évoluent pas séparément et redonnent une aile normale. Il faut toutefois remarquer que la distance qui sépare les nervures de la zone supprimée est anormalement grande.

Les ablations de la partie distale du champ radial ne donnent lieu qu'à une petite morphogenèse. En revanche, après les ablations de la pointe distale de l'aile ou de la partie dure survient une morphogenèse qui restitue une morphologie normale. Seules les ablations de la partie proximale de la partie dure ou l'ablation du champ radial provoquent une morphogenèse anormale comportant du champ membraneux supplémentaire.

L'ablation partielle du champ anal n'entraîne qu'une formation de champ membraneux, alors que l'ablation au niveau antérieur de la partie dure déclenche la formation de partie dure et de partie membraneuse. La partie membraneuse néoformée n'est jamais en contact avec la base de l'aile. Le fait que la nécrose atteigne telle ou telle trachée ne semble pas avoir d'importance puisque les résultats obtenus sont identiques.

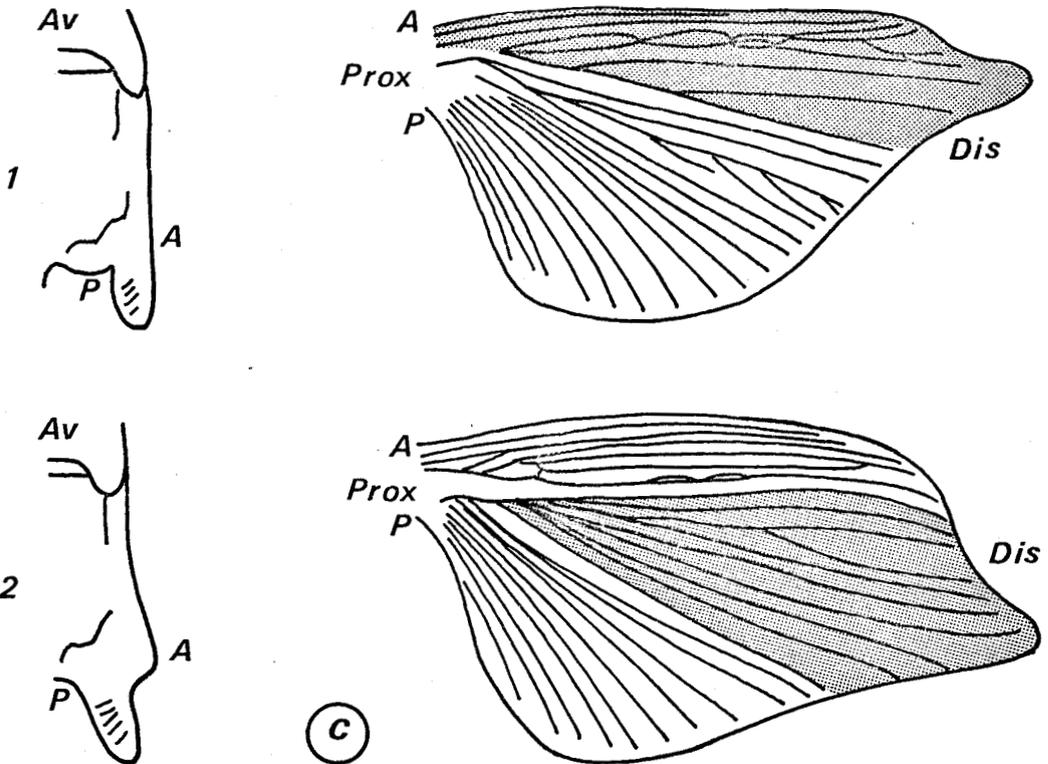
Fig 5



a et b. Greffes de territoires alaires.

a. Greffe de face inférieure d'aile (1) en position supérieure (2), la polarité proximo-distale est inversée.

b. Greffe de face supérieure (1) en position supérieure (2), l'orientation du greffon est conservée.



c. 1 Nécrose de la partie postérieure de l'aile
2 Nécrose de la partie antérieure de l'aile. Dans les deux cas, l'aile est de forme anormale chez l'adulte.

Il est difficile d'expliquer deux cas où du territoire à aspect membraneux apparaît sur le bord d'attaque de l'aile, c'est-à-dire une zone normalement constituée de partie dure. Dans ces deux cas, la nécrose a atteint les nervures médianes. Toutefois, la morphogenèse se produit normalement, seule la structure des territoires néoformés est différente. Pour ces cas, deux possibilités peuvent être considérées :

- des cellules qui normalement donnent de la partie dure subissent une modification et peuvent alors donner de la partie membraneuse.
- des cellules qui normalement participent à la formation de la partie membraneuse sont atteintes par la nécrose et se font entraîner avec d'autres cellules qui normalement participent à l'élaboration de la partie dure.

Nos résultats actuels ne nous permettent pas de prendre position pour l'une ou l'autre de ces deux possibilités.

Dans tous les cas cités précédemment, la morphogenèse, lorsqu'elle a lieu, se produit depuis la base proximale de l'aile en direction distale, les nervures étant toujours dirigées dans ce sens. En revanche, après ablation de la partie distale de l'aile, cette extrémité retrouve sa forme initiale et, dans ce cas, la morphogenèse ne semble pas se produire de la même façon que précédemment, l'aile aurait dû avoir une extrémité tronquée.

II. ANALYSE DU DÉTERMINISME DE LA RÉGÉNÉRATION

Pour les pattes de différents insectes, la mise en présence de deux fragments épidermiques de faces opposées peut provoquer le déclenchement d'une morphogenèse (BODENSTEIN, 1937 ; BART, 1965 ; BOHN, 1965 ; BULLIERE, 1970). En revanche LEFEUVRE (1969) a constaté que l'inversion orthotope d'une ébauche alaire, ne provoque chez la Blatte Blabera craniifer aucune morphogenèse multiple. Nous avons donc entrepris de vérifier ce résultat chez Sipyloidea et de préciser ensuite dans quelles conditions le déclenchement de la morphogenèse alaire peut être obtenu.

A. Associations de faces opposées : greffe d'une partie de face inférieure d'aile dans une face supérieure en inversant la polarité proximo-distale (fig. 5, a)

Les opérations sont effectuées sur des stades 2 et 3.

Chez les 20 opérés aucune morphogenèse alaire n'est apparue. Dans certains cas le greffon est bien visible, sa cuticule est souple et il est dépourvu de nervures contrairement au reste de l'aile. Parfois, il ne se distingue pas, bien qu'en intermue opératoire sa nécrose n'ait

pas été observée. Des coupes semi-fines ont confirmé sa présence et montré que ses cellules ne sont pas particulièrement en dégénérescence. Néanmoins, il n'augmente pas de taille et se fait plus ou moins refouler par l'aile en croissance. La nervation de tous les champs alaires est modifiée ; les nervures longitudinales se dichotomisent ou s'anastomosent, excepté au niveau du 2ème groupe de nervures du champ anal non encore formé au stade où a lieu l'opération.

Des expériences témoins ont été réalisées :

- décollement de la face supérieure et remise en place en position identique. Seule la nervation est modifiée, quelques anastomoses et dichotomies se produisent au niveau des champs alaires de la future partie dure et des premières nervures anales.

- greffe de face supérieure en position supérieure (fig. 5, b). La taille de l'aile greffée est légèrement inférieure à celle de l'aile témoin. Quelques dichotomies apparaissent au niveau des premières nervures anales. Après quelques mues le greffon ne se distingue plus du reste de l'aile.

Dans un cas (fig. 5, c), il y a eu nécrose partielle de l'aile du côté postérieur. L'aile adulte obtenue est plus grande dans le sens proximo-distal et se termine en pointe. Il semble que la partie restée en place se soit fait refouler par un processus de régénération provenant de la partie proximale.

B. Rôle des territoires périalaires

Des expériences d'incisions, d'ablations et de greffes ont été réalisées sur des stades 2 et 3.

1 - Incisions au niveau antéro-proximal de l'aile (fig. 4, b 1, i)

L'épiderme situé dans la zone de transition entre le tergite métathoracique et l'aile est incisé perpendiculairement à l'axe antéro-postérieur de l'animal. Une implantation de cuticule est ensuite faite pour éviter que les bords de l'incision ne se ressoudent rapidement.

Chez 3 des 15 animaux observés une formation apparaît au niveau de la lèvre postérieure de la plaie. Nos observations n'ont porté que sur 2 cas, le 3ème étant mort rapidement.

Dans 1 cas, une formation à cuticule épaisse s'est développée dans le prolongement du bord antérieur de l'aile en direction proximale (Pl. XVII, d et e). Cette partie est détachée du tergite métathoracique, les nervures radiale et sous-costale y sont nettes et prolongent celles qui se trouvent dans la partie dure de l'aile normale.

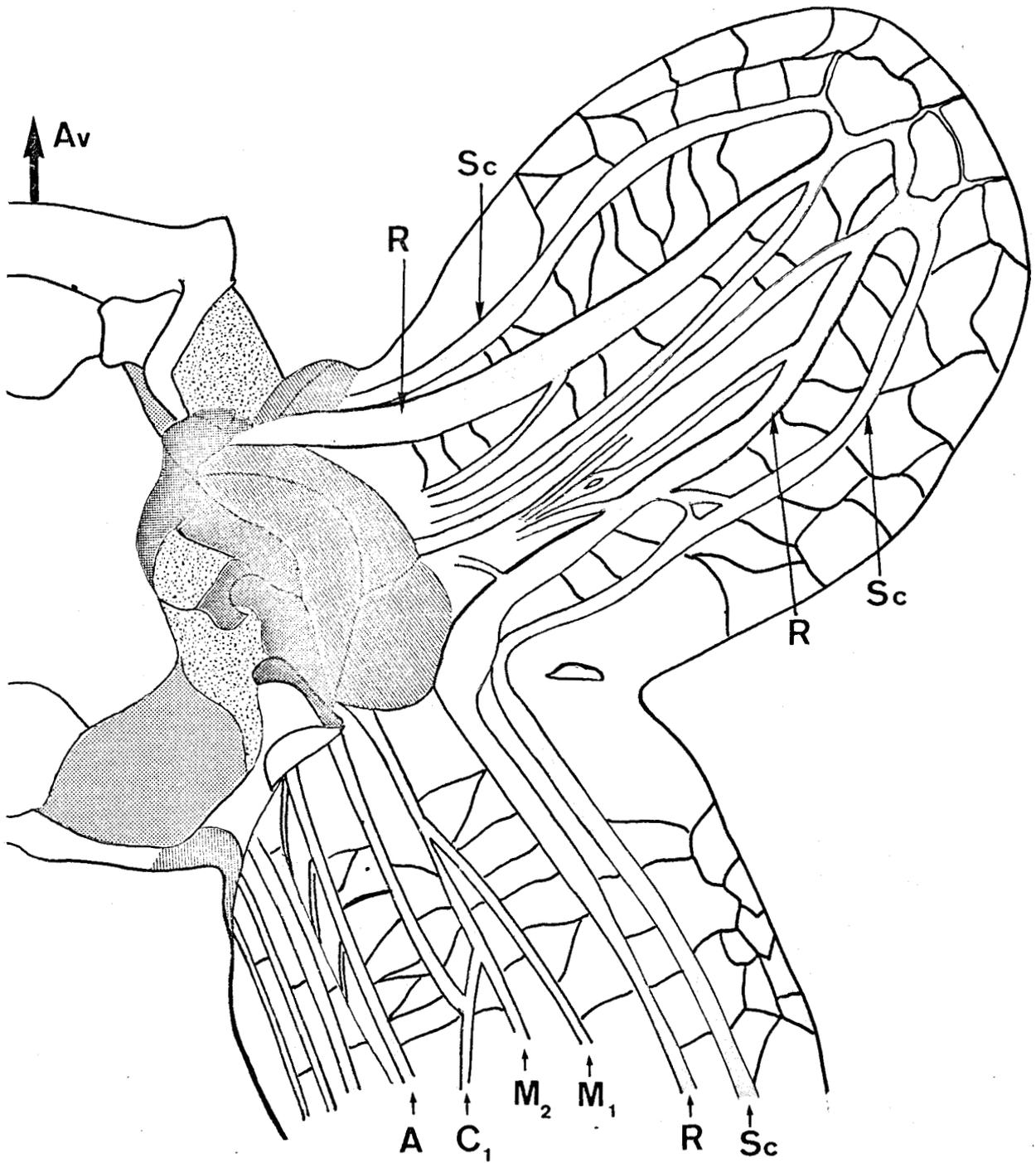


Fig. 6 - Adulte obtenu après incision au niveau antéro-proximal, un secteur surnuméraire est apparu au niveau de l'incision.



Dans le 2ème cas, une formation se développe en direction antérieure et des trachées supplémentaires apparaissent (Pl. XVII, f).

En même temps que ce type d'incision nous avons également procédé à l'ablation du réseau trachéen principal sur environ 1/3 de sa longueur. Cette ablation ne perturbe en rien la morphogenèse. Les trachées régénèrent, de fines trachéoles apparaissent au niveau du tronc trachéen restant situé antérieurement à la rupture et se mettent en rapport avec les nervures primitives. Quelques cas intéressants, apparemment sans rapport avec la perturbation de la trachéation, ont été relevés :

- 1er cas : l'aile, de forme et de taille anormales, recouvre en partie l'aile témoin, ce qui ne se produit jamais pour des ailes normales. La nervation y est très différente. Il semble que l'ancien réseau trachéen ait persisté et se soit fait refouler vers le bord postéro-distal de l'aile par un réseau nouvellement formé.

- 2ème cas : comme lors d'une simple incision antéro-proximale, un secteur surnuméraire est apparu mais sa localisation et son aspect différent. En effet, cette formation est perpendiculaire à l'axe proximo-distal de l'aile normale et est reliée au tergite métathoracique (fig. 6). On observe une symétrie de part et d'autre d'un axe allant du tergite métathoracique à l'extrémité de la formation ; en particulier les nervures radiale et sous-costale se retrouvent de part et d'autre de cet axe. Les nervures radiale et sous-costale de l'aile normale se prolongent dans la partie de la formation qui lui est proche.

- 3ème cas : (fig. 5, c 2). La partie antérieure de l'aile s'est nécrosée. L'aile adulte obtenue est de forme anormale. Ceci rejoint le cas cité lors des greffes de faces opposées (fig. 5, c 1).

2 - Ablations de territoires périalaires (tableau III)

a. Ablations au niveau du tergite métathoracique (tableau III, a).

1) Ablation d'une aile et de la partie latérale du tergite métathoracique comprise entre la pleure et la tache noire postérieure.

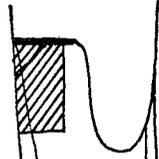
Aucun des 12 animaux ne régénère une aile. Chez les 6 adultes obtenus, le thorax est aussi développé du côté opéré que du côté témoin ; une membrane cicatricielle souple occupe la place de la région articulaire d'une aile normale.

2) Ablation d'une aile et de la partie très latérale du tergite métathoracique .

Chez les 12 animaux opérés, l'aile repousse dans le prolongement de la partie latérale du tergite métathoracique. Chez les adultes obtenus,

TABLERAU III

Ablations de territoires p6rialairea.

S6riea op6ratoirea	Nombre de caa	Morphog6neaa alaie		
		abaente	normale	anormale
<u>a. tergite m6tathoracique</u>				
1 	12	0		
2 	12		12	
3 	13	4	9	
4 	13		6	7
5 	10		10	
6 	12		12	
<u>b. tergite abdominal</u>				
	13		13	

la taille de l'aile varie, mais est toujours inférieure à celle de l'aile témoin. Tous les champs de nervures sont présents, de nombreuses anastomoses existent entre les différentes nervures.

3) Ablation d'une aile et de la moitié postérieure du tergite métathoracique.

9 des 13 adultes obtenus ont régénéré une aile. L'aile néoformée apparaît dans le prolongement de la partie latérale du tergite métathoracique et est toujours de taille inférieure à celle de l'aile témoin. La région articulaire est plus ou moins complète. Dans 3 cas le tergite est normal, dans trois autres cas les sclérites sont absents, dans 10 cas la portion de notum qui porte le processus notal postérieur est absente.

4) Ablation de la moitié antérieure d'un côté de tergite métathoracique ; l'ablation atteint presque latéralement la base du bord antérieur de l'aile qui reste en place.

Une formation surnuméraire apparaît chez 7 des 13 animaux observés ; elle est située à la base antérieure de l'aile (Pl. XVII, b). Chez les 5 adultes obtenus, cette formation est composée soit de partie dure (2 cas), soit de partie dure et de partie membraneuse (3 cas). Dans 4 cas, Ax_1 , Ax_2 sont absents et Ax_3 est dédoublé.

5) Ablation de la partie de tergite comprenant l'ornementation cuticulaire et la tache noire postérieure.

A la lère mue succédant à l'ablation, nous avons supprimé l'aile. Chez les 10 animaux observés, l'aile régénère et se compose de partie dure et de partie membraneuse. Au niveau des nervures principales, dichotomies et anastomoses se produisent.

6) Ablation sur un côté de tergite de la partie située près de l'axe médian de l'animal et ablation de l'aile.

Les 12 animaux opérés régénèrent une aile. Chez 2 des 3 adultes obtenus, les "cellules" du bord postérieur de l'aile ne sont pas régulières. La nervation subit les mêmes modifications que précédemment.

7) Ablation totale d'une moitié, droite ou gauche, du tergite métathoracique ; l'aile reste en place.

Généralement une nécrose totale de l'aile a eu lieu. (C'est pourquoi cette expérience n'est pas signalée dans le tableau). Dans un cas, seule la partie correspondant au champ anal a persisté. La partie antérieure n'a pas régénéré, la partie proximale de l'aile ne s'est pas modifiée. En revanche, l'aile s'est développée dans sa partie distale (Pl. XVII, c). Des nervures nouvelles sont visibles. Chez l'adulte le tergite opéré est dépourvu de sclérites articulaires et de processus notaux.

Ablations	Nombre d'adultes	Ax ₁	Ax ₂	Ax ₃
	6	0	0	0
	5	5	5	5
	9	6	4	3
	5	1	1	4 (x2)
	2	2	2	2
	3	3	3	3

Tableau IV - Apparition des sclérites axillaires en fonction des différentes ablations au niveau du tergite métathoracique (X 2 : les sclérites sont dédoublés).

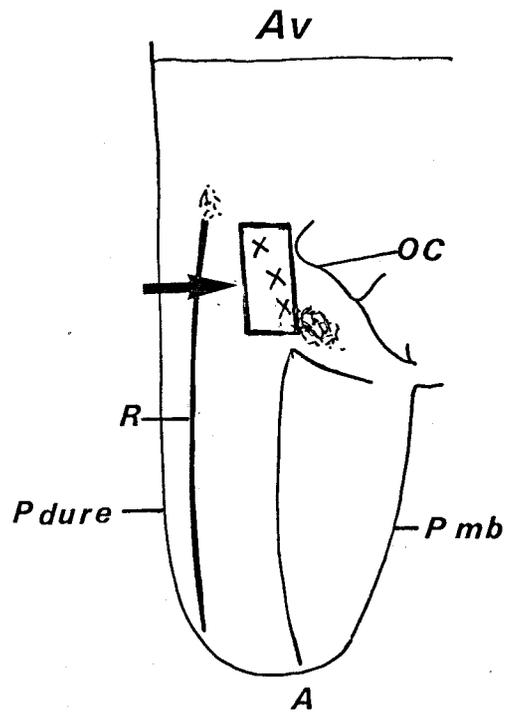


Fig. 7 - Localisation des sclérites axillaires (flèche), de l'avant vers l'arrière on trouve successivement les sclérites Ax₁, Ax₂, Ax₃ (croix).

b. Ablations de l'aile et du tergite abdominal postérieur
à l'aile (tableau III, b)

Le tergite abdominal a été supprimé sur environ le tiers ou les trois-quarts de sa longueur à partir de la base de l'aile et depuis son bord latéral jusqu'à l'axe médian de l'animal.

Dans les deux cas l'aile régénère, sa taille est légèrement inférieure à celle de l'aile témoin. Quelle que soit l'importance de l'ablation, il y a cicatrisation sans allongement notable de l'intermue. La régénération se déroule comme après l'ablation simple de l'aile métathoracique. Le régénérat apparaît initialement dans le prolongement du bord latéral du tergite métathoracique. Le tergite métathoracique et la région articulaire ne sont pas modifiés.

3 - Conclusion

L'aile en elle-même révèle peu de potentialités régénératrices, puisqu'elle n'est capable qu'exceptionnellement d'évoluer seule. C'est pourquoi nous avons cherché à mettre en évidence les potentialités régénératrices des territoires périalaires.

Le rôle du 1er tergite abdominal est difficile à apprécier. Son ablation presque totale n'affecte en rien la régénération. Il faut cependant signaler que quelle que soit l'importance du territoire enlevé, la cicatrisation a lieu sans allongement notable de l'intermue.

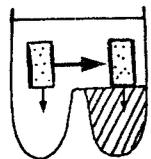
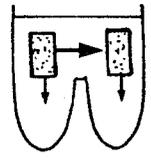
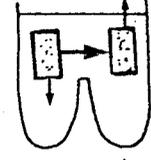
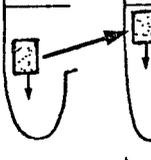
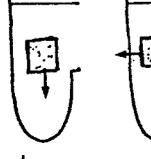
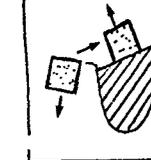
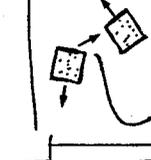
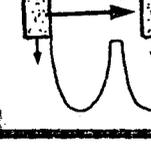
Il semble que seule la partie latérale du tergite métathoracique et en particulier la zone située à proximité de la base antéro-proximale de l'aile joue un rôle déterminant dans le déclenchement de la morphogenèse. En effet, la régénération débute à son niveau et en son absence aucun régénérat ne se forme. Les potentialités de cette zone peuvent s'exprimer dans deux directions ; chez les larves, le grand axe de la formation alaire obtenue est soit parallèle à l'axe antéro-postérieur de l'animal, soit perpendiculaire à cet axe.

Dans les cas d'incisions où aucune morphogenèse ne se produit, il est possible qu'une soudure rapide des bords de la plaie empêche la base du tergite métathoracique de se développer.

Pour les sclérites axillaires se dégage la notion de mosaïque. Des ablations au niveau du tergite métathoracique nous montre que chacun a sa propre détermination (tableau IV, fig. 7). Ceci nous permet également de mieux préciser les rapports entre les territoires larvaire et adulte du métathorax.

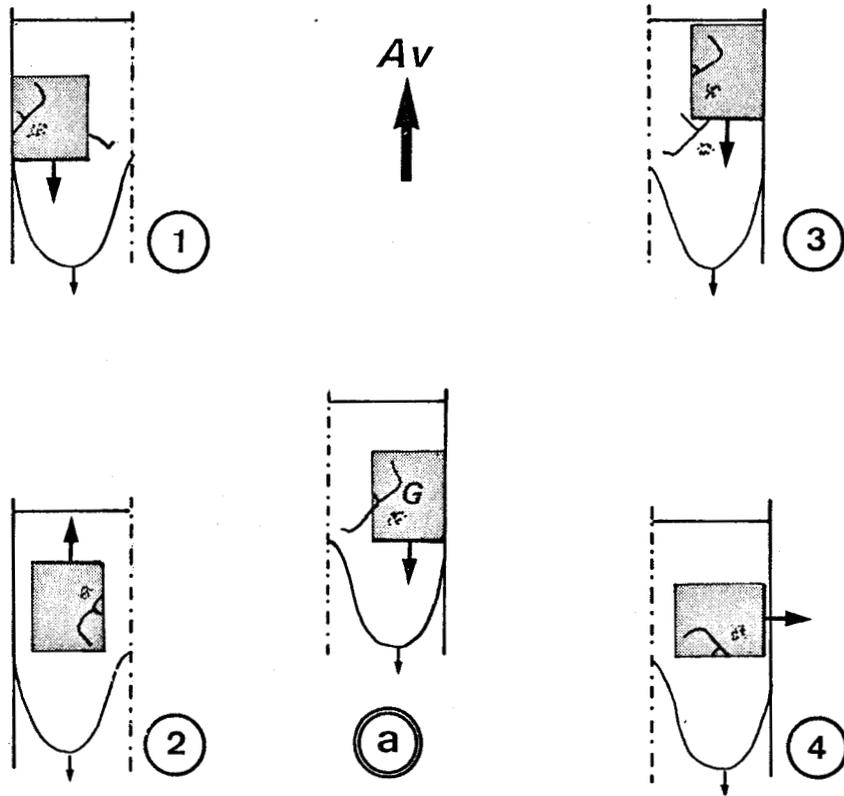
TABLEAU V

Greffes de territoires périalaires dans le tergite métathoracique.

Séries opératoires	nombre de cas	absence de morphogenèse alaire	morphogenèse alaire et son origine
1 	13	5	3 : partie latérale du tergite récepteur 1 : partie postérieure restée en place 2 : greffon 2 : greffon + partie latérale
2 	14	9	5 : morphogenèse anormale
3 	6	3	1 : greffon 2 : greffon (fente)
4 	9	9	
5 	2	1	1 : greffon
6 	12		12 : partie latérale du tergite récepteur
7 	10	10	
8 	13		13 : partie latérale du tergite récepteur

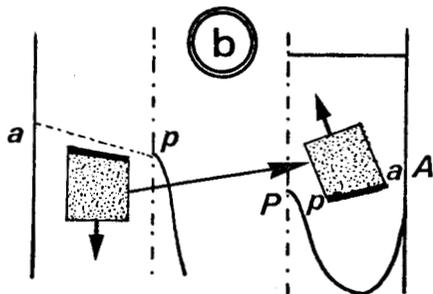
BUS

Fig. 8 - Greffes de territoires périalaires dans le tergite métathoracique.

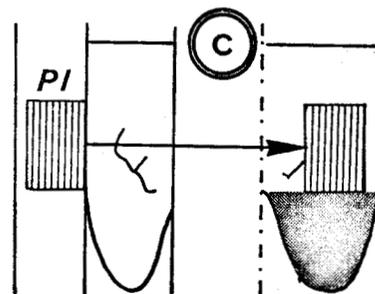


Grefe de la partie latérale de tergite métathoracique (G = greffon)

1. Déplacement contra-latéral du greffon sans inversion de la polarité.
2. Déplacement contra-latéral du greffon avec rotation de 180°.
3. Déplacement homopleural du greffon. Sans inversion de la polarité, entre la membrane intersegmentaire des tergites méso et métathoraciques et l'ornementation cuticulaire du récepteur.
4. Greffe homopleurale du greffon avec rotation de 90°.



Grefe de ler tergite abdominal



Grefe de pleure



4 - Greffes de territoires périalaires

Les greffons sont placés dans le tergite métathoracique ou dans le tergite abdominal.

a. Greffes dans le tergite métathoracique (tableau V)

α Greffes de la partie latérale de tergite métathoracique (fig. 8 a).

- Déplacements contra-latéraux du greffon sans inversion de la polarité

. Avec ablation de l'aile (tableau V, 1)

Chez 5 des 13 animaux observés qui ont subi 2 ou 3 mues post-opératoires, le greffon est bien visible mais aucune formation provenant du greffon ou du porte-grefe n'est discernable.

Dans 3 cas, l'aile régénère à partir de la portion latérale du tergite métathoracique récepteur.

Dans 1 cas, où le bord latéral du tergite récepteur s'est nécrosé, le tergite implanté a bien évolué mais n'a fourni aucune aile. Une aile a été régénérée semble-t-il à partir de la moitié postérieure de la base normale de l'aile puisque la partie latérale est absente (Pl. XVIII, a).

Chez les 4 autres :

- dans deux cas, une aile s'est développée à partir du tergite implanté (Pl. XVIII, b). Son bord d'attaque est proche de l'axe médio-dorsal de l'animal. Au niveau du tergite greffé, tous les éléments de la région articulaire sont présents.

- dans deux cas, l'aile s'est développée également du côté latéral resté en place (Pl. XVIII, c). Chez l'adulte obtenu deux processus notaux antérieurs et deux postérieurs sont présents.

. Sans ablation de l'aile (tableau V, 2)

Chez 9 des 14 opérés, le greffon est visible mais ne différencie pas d'aile. Pendant les stades larvaires la greffe ne semble pas affecter la forme de l'aile ; seule la nervation est légèrement modifiée. Toutefois, dans un cas, chez l'adulte, la région articulaire et la structure de l'aile sont anormales. Le greffon, petit, édifie la partie de notum portant le processus notal postérieur et le processus notal antérieur ; les sclérites articulaires sont absents. La région articulaire de l'hôte est composée de la portion de notum portant le processus notal postérieur, du processus notal antérieur, d'une partie sclérifiée située entre le greffon et le processus notal postérieur de l'hôte et d'une membrane articulaire. La

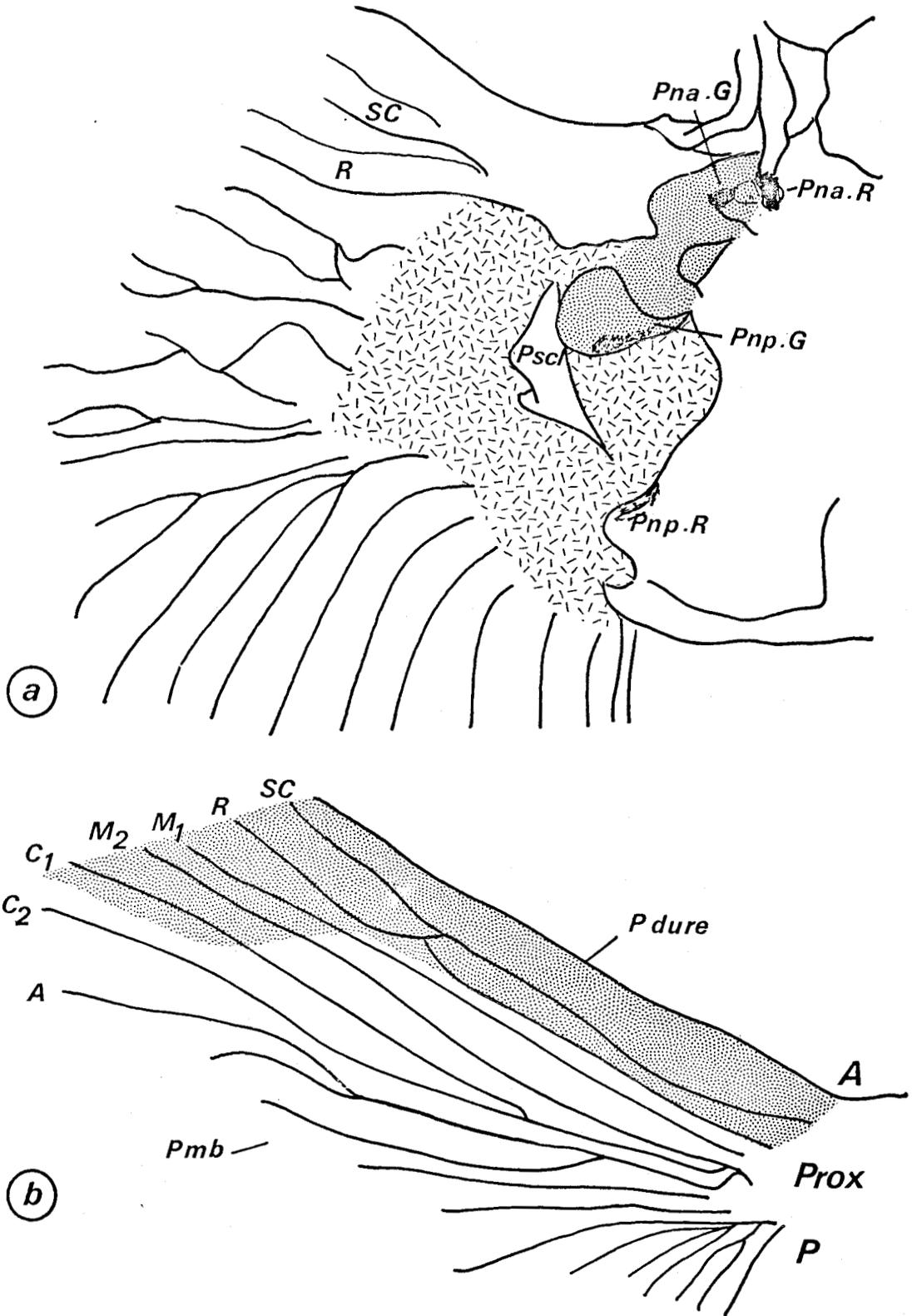


Fig. 9 - Adulte obtenu après déplacement contra-latéral de la partie latérale de tergite métathoracique sans ablation de l'aile. a : région articulaire (présence d'une membrane articulaire anormale). b : aile. La partie dure (pointillé), dans la partie proximale, est moins grande que celle d'une aile témoin.

membrane articulaire, beaucoup plus développée que chez un individu témoin, unit le greffon, le tergite métathoracique du récepteur et la base des nervures qui, dans ce cas, n'est pas proche de la zone sclérifiée (fig. 9, a). D'autre part, dans la région antéro-proximale de l'aile, entre la nervure radiale et le départ de la cubitale 2, la partie dure est remplacée par de la partie membraneuse (fig. 9, b).

Dans les 5 autres cas, l'aile entière demeure, mais des fentes se produisent à la base (2 cas) ou il y a nécrose partielle de l'aile (3 cas):

- persistance de l'aile complète

1er cas : la fente semble avoir été repoussée par la partie proximale de l'aile et s'est ouverte sur le bord postérieur. Dans le champ anal, existe un groupe de nervures supplémentaires (Pl. XVIII, f). Chez l'adulte, la partie proximale du champ cubital est anormale : elle présente une plage supplémentaire qui s'insinue dans la partie membraneuse.

2ème cas : au stade 6, un mamelon apparaît au niveau de la fente du côté de l'aile. Au stade 8, la fente s'étend jusqu'au bord postérieur de l'aile, dont le champ anal comporte des nervures supplémentaires, Ax₃ est dédoublé.

- nécrose partielle de l'aile.

L'aile dont la base antérieure a disparu n'est plus attachée au tergite métathoracique qu'au niveau du champ anal.

1er cas : à la 3ème mue post-opératoire, une nervure principale située dans l'axe proximo-distal, constitue un axe de symétrie pour les autres nervures (Pl. XVIII, d).

2ème cas : il y a prolifération sur le bord d'attaque de l'aile ; la formation apparaît sur l'aile et non à la base antérieure. Dans ce cas, une morphogenèse se produit à partir de l'aile et non du tergite métathoracique (Pl. XVIII, e).

3ème cas : l'aile obtenue est identique à celle de la Pl. XVIII, a.

- déplacements contra-latéraux du greffon avec rotation de 180° (fig. 8, a 2 et tableau V, 3)

Chez un individu où le greffon s'est nécrosé, la structure de l'aile s'est modifiée. En effet, dans sa partie proximale, l'aile est essentiellement constituée de partie dure ; en revanche, dans sa partie distale le rapport partie dure-partie membraneuse est le même que pour une aile normale ; les nervures sont moins abondantes dans la partie membraneuse. Au niveau du tergite métathoracique, aucun des éléments d'une région articulaire normale ne sont présents, excepté une membrane articulaire.

Chez les 6 animaux où la greffe est bonne :

- dans 2 cas, une fente s'est produite à la base de l'aile qui s'est alors détachée. Une petite formation alaire se développe à partir du greffon.

- dans 2 cas, l'aile reste en place, chez 1 seul de ces animaux le greffon^a différencié une petite formation alaire vers l'avant de l'animal.

- dans les deux autres cas, aucune formation alaire n'est apparue.

- déplacements homopleuraux du greffon, sans inversion de la polarité, dans la zone située entre la membrane intersegmentaire des tergites méso et métathoracique et l'ornementation cuticulaire du récepteur (fig. 8, a 3 et tableau V, 4).

Chez les 9 individus observés, le greffon augmente peu de taille et ne développe aucune formation alaire ; cependant la tache noire pigmentaire postérieure est présente. Le développement du tergite métathoracique et de l'aile du récepteur a été nullement perturbé par l'implantation du greffon.

- greffes homopleurales du greffon avec rotation de 90° (fig. 8, a 4 et tableau V, 5).

Seul deux animaux ont pu être observés. Dans 1 cas, le greffon a différencié une aile ; cependant, au niveau du greffon on ne trouve que la tache pigmentaire postérieure, le processus notal postérieur et un sclérite de type Ax₃. Dans l'autre cas, il y a soulèvement du greffon dans sa partie de nature postérieure ; cet individu étant mort au stade 5, il ne nous est pas possible d'affirmer que ce soulèvement aurait donné une formation alaire.

β Greffes de tergite abdominal

2 types de greffes ont été réalisés :

- greffe de 1er tergite abdominal.

Lors de l'ablation de l'aile, les tergites métathoracique (base proximale de l'aile) et abdominal sont en contact, on pouvait donc penser que la mise en contact de ces deux territoires était responsable du déclenchement de la morphogenèse alaire, nous avons essayé de recréer ces conditions en plaçant le greffon à la base de l'aile (fig. 8, b).

- greffe de 2ème tergite abdominal.

A l'aide de cette expérience, nous avons voulu voir si l'aile était capable d'évoluer malgré l'absence du territoire qui semble responsable de son évolution. De plus, lors du déplacement contra-latéral du

TABLEAU VI

Greffes de territoires périalaires dans l'abdomen.

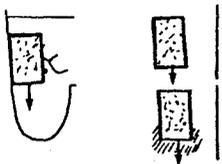
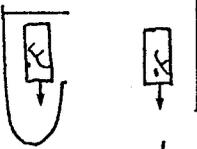
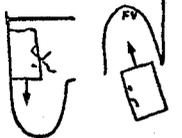
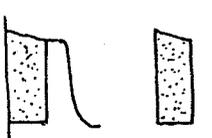
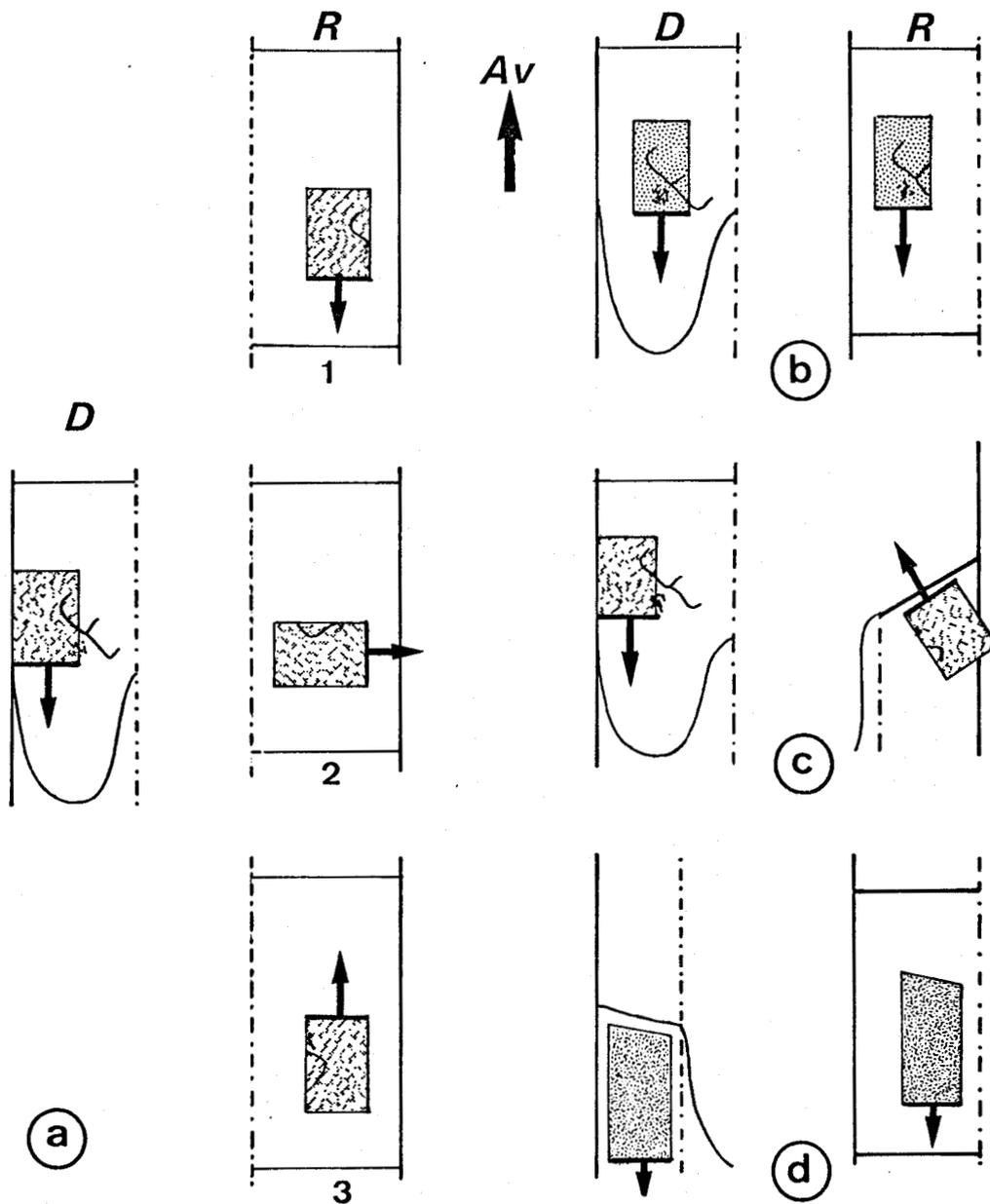
Séries opératoires	nombre de cas	absence de morphogenèse alaire	morphogenèse alaire et son origine
	10	4	6 : greffon
	13	7	6 : greffon
	13	8	5 : greffon
	19	13	6 : greffon
	10	6	4 : greffon
	14	13	1 : greffon
	20	20	



Fig. 10 - Greffes de territoires périalaires dans du tergite abdominal (D, donneur ; R, receveur).



- a. Greffe hétéropleurale de la partie latérale du tergite métathoracique dans le 2ème tergite abdominal.
 1. sans modification de l'orientation du greffon.
 2. rotation de 90° du greffon.
 3. rotation de 180° du greffon.
- b. Greffe dans le 2ème tergite abdominal de la portion de tergite métathoracique comprenant l'ornementation cuticulaire et la tache noire postérieure.
- c. Greffe de partie latérale de tergite métathoracique dans le 1er tergite abdominal.
- d. Greffe de 1er tergite abdominal dans le 2ème tergite abdominal.

tergite métathoracique sans ablation de l'aile, dans un cas, une membrane articulaire anormale s'étant formée, nous avons pensé qu'il était peut-être possible d'obtenir un résultat identique avec cet autre type d'expérience.

1) Greffes de 1er tergite abdominal (fig. 8, b)

+ avec ablation de l'aile (tableau V, 6)

Le greffon et le tergite abdominal de l'hôte se soudent. A partir du bord latéral du tergite métathoracique resté en place, l'aile régénère ; le champ anal est peu développé.

+ sans ablation de l'aile (tableau IV, 7)

L'implantation du greffon perturbe la base du réseau trachéen. Les nervures s'anastomosent au niveau des champs radial, cubital et du 1er groupe anal. Dans 1 cas, le champ anal est plus grand que celui de l'aile témoin. Aucune formation alaire n'apparaît.

2) Greffes de 2ème tergite abdominal

8 animaux ont été observés. Chez les stades larvaires, la base de l'aile, en contact avec le greffon, est transparente et gonflée. Toutes les nervures anales sont présentes et pigmentées malgré l'absence ou la petitesse de la tache noire postérieure. Chez les deux adultes obtenus, les sclérites sont petits, déformés et la membrane parascutale est remplacée par une zone dure correspondant au greffon. La partie de tergite portant le processus notal postérieur est plus grande et en continuité avec le greffon, la tache pigmentaire est absente. Aucune membrane articulaire n'apparaît à la base des nervures.

γ Greffes de pleure (tableau V, 8)

Un fragment de pleure prélevé le long du tergite métathoracique et du bord d'attaque de l'aile est placé dans la portion de tergite métathoracique qui lui est opposée ; de plus, il y a ablation de l'aile (fig. 8, c).

La régénération débute à la 1ère mue post-opératoire. Elle se produit à partir de la zone latérale du tergite métathoracique restée en place. Chez les adultes obtenus, seule la partie dure peu développée est présente (Pl. XVIII, g).

b. Greffes dans du tergite abdominal (tableau VI)

α Greffes hétéropleurales de la partie latérale du tergite métathoracique dans le 2ème tergite abdominal.

. Sans modification de l'orientation du greffon

(fig. 10, a 1)

Deux procédures ont été utilisées (tableau VI, 1).

- transplantation simple
- transplantation et destruction à l'aide de pinces de l'épiderme abdominal en contact avec la partie du greffon normalement en continuité avec l'aile.

Le fait qu'il y ait ou non suppression d'épiderme n'a aucune influence sur la morphogenèse, aussi regrouperons-nous les résultats des deux séries.

Dans 12 cas sur 23, il y a une morphogenèse alaire (Pl. XVIII, h) La région articulaire qui relie l'aile au tergite métathoracique greffé est complète et se compose des trois sclérites axillaires, des processus notaux et de membranes articulaires. Le déploiement de l'aile régénérée lors de la mue imaginale est toujours incomplet, ce qui en rend l'étude délicate. La partie dure correspondant aux champs radial, médian et cubital est toujours présente et la nervure radiale bien visible ; le champ anal est généralement peu développé. Le régénérat paraît posséder les deux faces, supérieure et inférieure. Dans les cas où aucune morphogenèse ne se produit, la région articulaire se compose, en général des processus notaux, des sclérites Ax_1 et Ax_2 principalement et de la membrane parascutale.

+ rotation du greffon de 90° (fig. 10, a 2 et tableau VI, 2).

Chez 5 des 13 animaux observés, une formation alaire est présente.

+ rotation du greffon de 180° (fig. 10, a 3 et tableau VI, 3).

Une formation alaire apparaît chez 6 des 19 animaux opérés. Une membrane articulaire est présente sous l'aile.

β Greffes dans le 2ème tergite abdominal de la portion de tergite métathoracique comprenant l'ornementation cuticulaire et la tache noire postérieure (fig. 10, b et tableau VI, 4).

Une très petite formation alaire apparaît chez 4 des 10 animaux observés. A la lère mue post-opératoire la pointe latéro-postérieure du greffon se soulève. La région articulaire comprend toujours les processus notaux, les sclérites Ax_1 et Ax_2 et la membrane parascutale. Le sclérite Ax_3 est présent dans 5 cas (4 cas de formations alaires et un cas où aucune formation alaire n'est apparue).

Il est difficile de définir la structure des ailes obtenues à cause de leur petitesse et de leur mauvais déploiement.

Y Greffes de partie latérale de tergite métathoracique dans le 1er tergite abdominal sous l'aile (fig. 10, c et tableau VI, 5).

Ce type d'association a pour but d'essayer de recréer les conditions dans lesquelles les deux faces (supérieure et inférieure) s'affrontent à la suite d'une ablation d'aile. La technique de LEFEUVRE (inversion orthotope d'une ébauche alaire) n'a pu être utilisée, l'aile se nécrose ou se fait refouler par la pression sanguine.

Chez les 14 animaux opérés, l'aile restée en place présente après la première mue post-opératoire et même chez l'adulte une taille inférieure à celle de l'aile témoin. D'autre part le greffon évolue en une plage épidermique de petite taille où ne se différencie aucun des éléments caractéristiques de l'insertion de l'aile sur le métathorax. Dans un seul cas, une morphogenèse alaire rudimentaire a pu être observée. Assez fréquemment une fente se forme à la base de l'aile et le greffon se soude alors au tergite métathoracique.

Ø Greffes de 1er tergite abdominal dans le 2ème tergite abdominal (fig. 10, d et tableau VI, 6).

Pour compléter les expériences d'ablation de 1er tergite abdominal, qui ne semblent avoir aucune influence dans la formation de l'aile, nous avons transplanté ce territoire dans le deuxième tergite abdominal afin de voir s'il était capable de différencier une aile.

Chez aucun des 20 animaux opérés, une formation alaire n'a été différenciée ; le greffon augmente peu de taille.

c. Conclusion

Le greffon, quels que soient sa nature et son emplacement, a toujours un développement moindre de celui qu'il aurait dans son environnement normal. Pendant l'intermue opératoire, il y a cicatrisation, aussi les cellules épidermiques ne peuvent-elles peut-être pas exprimer immédiatement leurs potentialités régénératrices, ce qu'elles feront au cours des intermues suivantes. Dans ce cas, il s'agirait d'un retard dans le développement consécutif à l'opération. Il est également possible que les cellules épidermiques transplantées dans un autre milieu perdent une partie de leurs potentialités du fait de la transplantation ou de leur environnement.

Il y a ou non déclenchement de la morphogenèse en fonction des différents secteurs qui entourent la base de l'aile et en fonction de la position de ces secteurs.

Les potentialités régénératrices sont nulles pour :

- la pleure, lorsqu'elle est greffée dans le tergite métathoracique, de plus celle-ci ne paraît pas indispensable à la formation d'une aile normale puisqu'en son absence l'aile régénère.

- le 1er tergite abdominal qu'il soit implanté dans le tergite métathoracique ou dans l'abdomen

- la partie latérale du tergite métathoracique après déplacement contra-latéral sans ablation de l'aile ou après transplantation dans la zone antérieure du tergite métathoracique.

La greffe de partie latérale de tergite métathoracique dans le 1er tergite abdominal n'a donné qu'exceptionnellement une morphogenèse. En revanche dans certains cas, les potentialités ont pu s'exprimer et nous ont donné des formations le plus souvent constituées de partie dure, mais également de partie dure et de partie membraneuse. La partie latérale de tergite métathoracique engendre une morphogenèse dans les cas suivants :

- déplacements contra-latéraux avec ablation de l'aile ;
- déplacement dans le 2e tergite abdominal ;
- déplacement contra-latéral sans ablation de l'aile et modification de l'orientation du greffon.

La partie de tergite en contact avec la base du champ anal peut aussi dans certains cas déclencher une morphogenèse.

Il semble donc que seule la partie latérale de tergite métathoracique en contact avec la base de l'aile soit capable de déclencher une morphogenèse. Cependant, elle en paraît incapable lorsque l'aile du côté opéré reste en place. On peut penser que cette dernière inhibe la formation d'une nouvelle aile.

Les résultats de greffes de territoires périalaires concordent avec ceux obtenus lors des incisions ou ablations de territoires périalaires et ne font que confirmer l'idée que seule la partie postérieure du tergite métathoracique située juste à la base antéro-proximale de l'aile intervient dans le processus de régénération alaire.

DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION

Les travaux que nous avons réalisés sur l'aile ont trait à sa structure et à son pouvoir de régénération. Nous discuterons ici essentiellement les résultats de l'étude expérimentale. Tout d'abord, nous parlerons de la mise en évidence de la régénération, puis des potentialités régénératrices de l'aile elle-même et enfin du déclenchement et du déroulement de la régénération à partir du territoire périalaire.

1 - Mise en évidence de la régénération

Après section à sa base, l'aile du phasme Sipyloidea sipylius est capable de régénération, même si le territoire périalaire est transplanté en position hétérotopie dans l'abdomen. Le champ morphogénétique n'est donc pas confiné à l'aile ; ce résultat concorde avec les faits établis pour les disques imaginaires d'ailes ou de pattes de différents Holométaboles. Chez cette espèce, il est plus étendu que celui de l'antenne, qui, après section tout à fait basale, n'est pas reconstituée (URVOY, 1970). De plus ce territoire périalaire n'est pas influencé par son environnement puisque, même dans l'abdomen, il est capable de donner une aile.

Dans la majorité des cas, la future partie dure de l'aile apparaît la première.

2 - Potentialités régénératrices de l'aile

Le pouvoir de régénération semble très faible dans les territoires alaires. En effet, dans la majorité des ablations ou opérations qui n'affectent pas la base de l'aile, aucune prolifération nette n'a été observée à partir des bords des sections. Il y a cicatrisation et remplacement des parties amputées. RAHN (1972) chez Ephestia kühniella a également observé ce phénomène de cicatrisation. Les champs alaires limitant les zones supprimées s'agrandissent ou s'élargissent parfois, mais bien moins que LEFEUVRE (1969) ne l'a constaté chez la Blatte Blaberus craniifer.

L'organisation de l'aile paraît dans quelques cas susceptible de légers remaniements, en particulier dans les cas d'ablations de partie distale où l'extrémité de l'aile ne demeure pas tronquée.

Des sections et des séparations durables de territoires alaires sont suivies d'une réapparition de la morphologie alaire normale.

Dans ces opérations, comme dans le cas des greffes de face inférieure en position supérieure, l'affrontement des deux faces opposées ne provoque pas de morphogenèse, contrairement aux résultats obtenus pour les pattes (BODENSTEIN (1937), BART (1965), BOHN (1965), BULLIERE (1970)). Nos résultats confirment ceux de LEFEUVRE (1969). Cependant, dans quelques cas,

une prolifération anormale s'est produite. Ainsi est apparue dans le champ anal une formation, comportant plusieurs nervures, comparable aux formations décrites par POHLEY (1957) pour l'aile d'Ephestia kühniella. Dans un 2^e cas, un secteur surnuméraire s'est développé sur le bord d'attaque de l'aile. Enfin dans un 3^e cas, la partie distale de l'aile, qui n'était plus attachée au tergite métathoracique que par un pédoncule assez étroit, s'est élargie et a acquis une nervation atypique, mais n'a cependant pas reconstitué une aile.

Puisque l'aile ne peut qu'exceptionnellement déclencher une morphogénèse, il semble donc que seuls les territoires périalaires puissent intervenir dans la morphogénèse alaire.

3 - Déclenchement et développement de la régénération

Nous discuterons d'abord du rôle des différents territoires périalaires dans la régénération et des mécanismes capables de déclencher la morphogénèse. Puis de la différenciation de l'aile en ses deux faces : supérieure et inférieure.

a) Rôle des territoires périalaires et déclenchement de la morphogénèse

Le 1^{er} tergite abdominal ne semble jouer aucun rôle dans le déclenchement de la morphogénèse alaire. En effet, les greffes de ce territoire ne déclenchent pas de morphogénèse ; les ablations presque totales n'affectent pas les potentialités régénératrices des autres territoires. Mais, il faut souligner que cette ablation est compensée par une cicatrisation qui n'affecte pas notablement la durée d'intermue et qui pourrait éventuellement permettre la participation de ce tergite à la morphogénèse. Ceci impliquerait que les potentialités morphogénétiques soient contenues dans les parties du tergite fort éloignées de la base de l'aile et qu'elles ne puissent s'exprimer que lorsque le tergite est en contact avec la base de l'aile ou le tergite métathoracique.

La pleure ne paraît avoir aucune influence sur la régénération puisque même en son absence l'aile est capable de régénérer normalement. D'autre part, greffée dans le tergite métathoracique, elle n'est pas capable d'induire une morphogénèse, même après ablation de l'aile.

Dans ces conditions seul le tergite métathoracique, plus précisément la partie latérale de tergite, en continuité avec la partie dure, semble impliquée dans la régénération. En effet, en son absence aucune régénération ne se produit. Lorsque les incisions ou les ablations dans l'aile l'atteignent, des formations supplémentaires apparaissent.

Transplantée, elle donne un régénérat qu'elle soit greffée dans le tergite métathoracique, même après modification de son orientation, ou dans l'abdomen. Les ablations au niveau du tergite métathoracique montre que les

potentialités régénératrices vont en décroissant depuis le bord latéral vers l'axe médian de l'animal. Etant donné l'importance des potentialités de cette zone, comparativement aux possibilités faibles sinon nulles de l'aile, il est possible que l'apparition que nous avons constatée d'un champ de nervures anales supplémentaire relève d'une lésion ou nécrose ayant atteint la base de l'aile.

Les expériences tendent à montrer que la partie latérale du tergite métathoracique est responsable du déclenchement de la morphogenèse alaire. Il faut cependant noter que dans les cas suivants aucune morphogenèse n'a lieu : déplacements contra-latéraux sans ablation de l'aile, déplacements dans la partie antérieure du tergite métathoracique, greffes dans le 1er tergite abdominal. Cette absence de morphogenèse serait-elle due à l'existence d'une inhibition qu'exercerait l'aile en place ou encore la partie postérieure du tergite métathoracique ? Examinons les deux possibilités :

- Inhibition par l'aile. Après les déplacements contra-latéraux sans ablation de l'aile, aucune formation alaire ne se développe à partir du greffon, contrairement à ce qui se passe après ablation de l'aile. Les territoires qui sont normalement en continuité : partie latérale du tergite et future partie dure de l'aile, tache noire et base du champ anal, et entre lesquels existeraient d'éventuelles relations d'inhibition spécifique, la partie dure de l'aile inhibant par exemple spécifiquement les potentialités de la partie latérale du tergite, sont séparés les uns des autres dans ces expériences. L'absence de morphogenèse ne nous semble donc pas dépendre d'une inhibition spécifique. C'est peut être, dans ce cas, le rétablissement de la continuité épidermique entre le greffon et la face supérieure de l'aile qui est responsable de cette absence de morphogenèse en gênant les cellules dans leur prolifération. Cependant, lorsqu'on greffe de la partie latérale de tergite métathoracique dans le 1er tergite abdominal le greffon n'est en contact qu'avec la face inférieure de l'aile et il se montre là aussi incapable d'assurer une morphogenèse. Les deux faces de l'aile auraient-elles la même influence sur le greffon ? Des expériences supplémentaires seront nécessaires pour préciser ce problème.

- Inhibition par la partie postérieure du tergite métathoracique.

Rappelons que, l'aile restant en place après l'ablation de la partie antérieure d'un côté du tergite métathoracique, la partie postérieure de ce tergite s'engage dans une morphogenèse incomplète qui s'ajoute à l'aile normale. L'aile ne paraît donc pas capable, à distance, d'inhiber une morphogenèse d'aile. Or, cette partie postérieure, greffée dans la partie antérieure d'un tergite métathoracique n'est pas capable d'exprimer ces capacités morphogénétiques. Bien que la greffe soit homopleurale, par suite d'un déplacement

du greffon en direction antérieure, les territoires semblables du greffon et du porte-greffe ne sont pas exactement en continuité et là non plus une inhibition strictement spécifique ne nous paraît pouvoir être invoquée. Ce type de résultat est à rapprocher de l'inhibition observée dans certains cas de greffe dans le 1er tergite abdominal où une continuité s'établit entre le greffon et le tergite métathoracique, la base de l'aile se séparant partiellement dans cette zone du métathorax.

Par conséquent, les cellules de la partie postérieure du métathorax ne sont capables de s'engager dans une morphogenèse qu'à condition de ne pas être en contact avec de quelconques cellules de la même zone. Il serait très intéressant de pouvoir préciser les différences des rapports existant entre ces cellules d'une part et entre ces cellules et des cellules d'autres secteurs de l'épiderme d'autre part.

Quoi qu'il en soit, la partie postéro-latérale du tergite métathoracique, en contact avec la base de la future partie dure de l'aile est responsable du déclenchement de la morphogenèse.

D'autre part, outre les potentialités régénératrices, le tergite métathoracique contient les futurs sclérites articulaires de l'aile adulte. Les différentes expériences d'ablations localisées ou de transplantations de secteurs précis nous ont permis de situer l'emplacement chez la larve, de ces futurs sclérites. Chacun d'eux occupe, au moins dès le stade 3 (stade de nos expériences), une zone déterminée : la future région articulaire se présente comme une mosaïque. Cette notion de mosaïque, pour les sclérites articulaires alaires, a également été mise en évidence par KROEGER (1959) chez un Holométabole : Ephestia kühniella.

b) Problème de la différenciation des deux faces de l'aile.

La partie latéro-postérieure du tergite métathoracique est capable de déclencher la morphogenèse d'une aile qui possède deux faces. La face supérieure ne diffère de la face inférieure que par son plus grand nombre de vésicules et par son épaisseur cuticulaire. Ce territoire pourrait-il donner les deux faces différentes ? Certaines réserves peuvent être émises : en effet, lorsqu'on implante du tergite métathoracique dans le tergite abdominal et qu'il se forme une aile, sa réalisation a éventuellement pu utiliser des cellules du tergite abdominal récepteur. LENDER et GROBOCOPATELI (1967), à la suite d'une étude de la régénération d'une patte de Tenebrio molitor ont proposé que le territoire de régénération serait capable d'induire de l'épiderme banal à participer à cette régénération. Mais, il est particulièrement délicat de s'assurer de la persistance d'un greffon surtout s'il subit une transformation qui l'intègre au territoire récepteur et leur hypothèse nécessitera donc des vérifications délicates. Dans le cas qui nous intéresse,

dans cette hypothèse, le tergite abdominal subirait une transformation qui l'amènerait à fournir au moins de la face inférieure d'aile à aspect de membrane intersegmentaire.

Chez Galleria mellonella, selon PIEPHO et HINTZE-PODUFAL (1971) une zone intersegmentaire, prise entre deux tergites abdominaux et implantée sous l'épiderme du milieu d'un tergite abdominal, serait capable de convertir cet épiderme en membrane intersegmentaire ; une véritable induction s'exercerait par l'intermédiaire de substances diffusibles. Dans notre cas, le tergite métathoracique pourrait-il induire le tergite abdominal afin que celui-ci soit capable de différencier une face inférieure d'aile ? Cette possibilité fera l'objet d'investigations complémentaires.

Il semble donc que le tergite métathoracique et la face supérieure de l'aile ait un rôle prépondérant dans la morphogenèse. Ceci est confirmé par le fait que de la face inférieure d'aile est incapable d'engendrer une morphogenèse. RAHN (1972) a obtenu un résultat comparable chez Ephestia kühniella.

Nos résultats ne nous permettent pas de conclure de façon définitive, mais semblent montrer que seule la base latérale du tergite métathoracique en continuité avec la future partie dure de l'aile intervient dans la morphogenèse alaire en fournissant les deux faces de l'aile. De plus, cette région est capable de différencier les deux faces de l'aile. En ce qui concerne les potentialités des cellules du tergite, deux hypothèses peuvent être émises.

- Il existerait deux types de cellules à potentialités différentes, les unes capables de donner de la face supérieure et les autres de la face inférieure.

- Les cellules auraient au départ des potentialités identiques et seraient capables ensuite de se différencier dans deux directions.

Des expériences supplémentaires seront nécessaires pour essayer d'élucider ce problème de la différenciation cellulaire, problème que les observations relatives à la mise en place du bourgeon de régénération ne permettent pas non plus, pour l'instant, de résoudre.

En dernier lieu, en fonction de nos observations relatives à la morphogenèse régénératrice, nous pouvons envisager le problème de l'origine locale de l'aile. Est-elle une expansion tergo-pleurale ou simplement une expansion du tergite métathoracique ? Il semble que, conformément à la conception de la majorité des auteurs (IMMS, 1957), l'aile soit une expansion

du tergite métathoracique.

CONCLUSION. Le déclenchement de la morphogenèse alaire semble être assuré uniquement par la partie de tergite métathoracique contiguë à la future partie dure de l'aile larvaire. Ce résultat soulève des problèmes. Comment ces cellules interviennent-elles dans le processus de régénération et comment se différencient-elles ? De même, il nous faudra essayer de préciser quelles corrélations intercellulaires interviennent dans le déclenchement ou l'inhibition de l'activité morphogénétique. Des études ultrastructurales plus poussées et d'autres recherches expérimentales seront nécessaires pour tenter de répondre à ces questions.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBER J., 1963 - Ultrastructure de la jonction myo-épidermique chez les diptères.
J. Microscopie, 2, 325-336.
- BARBIER R., 1971 - Recherches sur la morphogenèse tégumentaire d'un insecte holométabole : Galleria mellonella L. (Lépidoptère Pyralidae).
Thèse doct. Sc. Nat., Rennes.
- BART A., 1965 - Sur l'origine des formations surnuméraires au cours de la régénération des pattes chez Carausius morosus Br.
C. R. Acad. Sc. Paris, 26, 1901-1903.
- BEAULATON J., 1968 - Modifications ultrastructurales des trachées et genèse des petites trachées et trachéoles chez le ver à soie.
J. Microscopie, 7, 621-646.
- BODENSTEIN D., 1937 - Zur Analyse experimentellerzeugter Beinmehrfachbildungen.
Wilhelm Roux Arch. EntwMech.Org., 136, 745-785.
- BOHN H., 1965 - Analyse der Regenerationsfähigkeit der Insektenextremität durch Amputations- und Transplantationsversuche an Larven der afrikanischen Schabe Leucophaea maderae FABR. (Blattaria). II. Mitt. Achsendetermination.
Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org., 156, 449-503.
- BOULIGAND Y., 1962 - Les ultrastructures du muscle strié et de ses attaches au squelette chez le cyclops (Crustacés Copépodes).
J. Microscopie, 1, 377-394.
- BOULIGAND Y., 1971 - Les orientations fibrillaires dans le squelette des arthropodes. I. L'exemple des crabes, l'arrangement torsadé des strates
J. Microscopie, 11, 3, 441-472.
- BULLIERE D., 1970 - Sur le déterminisme de la qualité régionale des régénérats d'appendices chez la blatte Blabera craniifer.
J. Embryol. exp. Morph., 23, 2, 337-357.
- BULLIERE D., 1970 - Interprétation des régénérats multiples chez les Insectes.
J. Embryol. exp. Morph., 23, 2, 337-357.

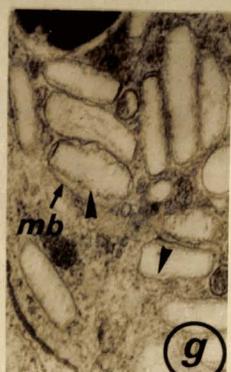
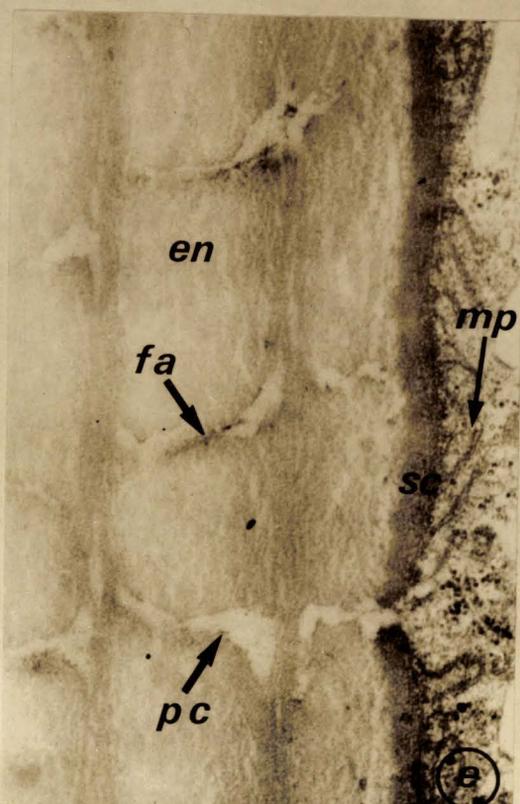
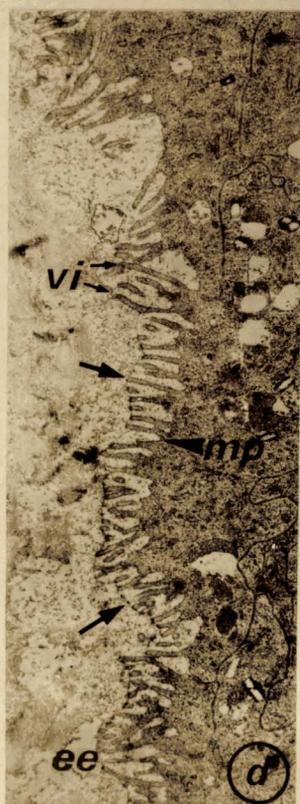
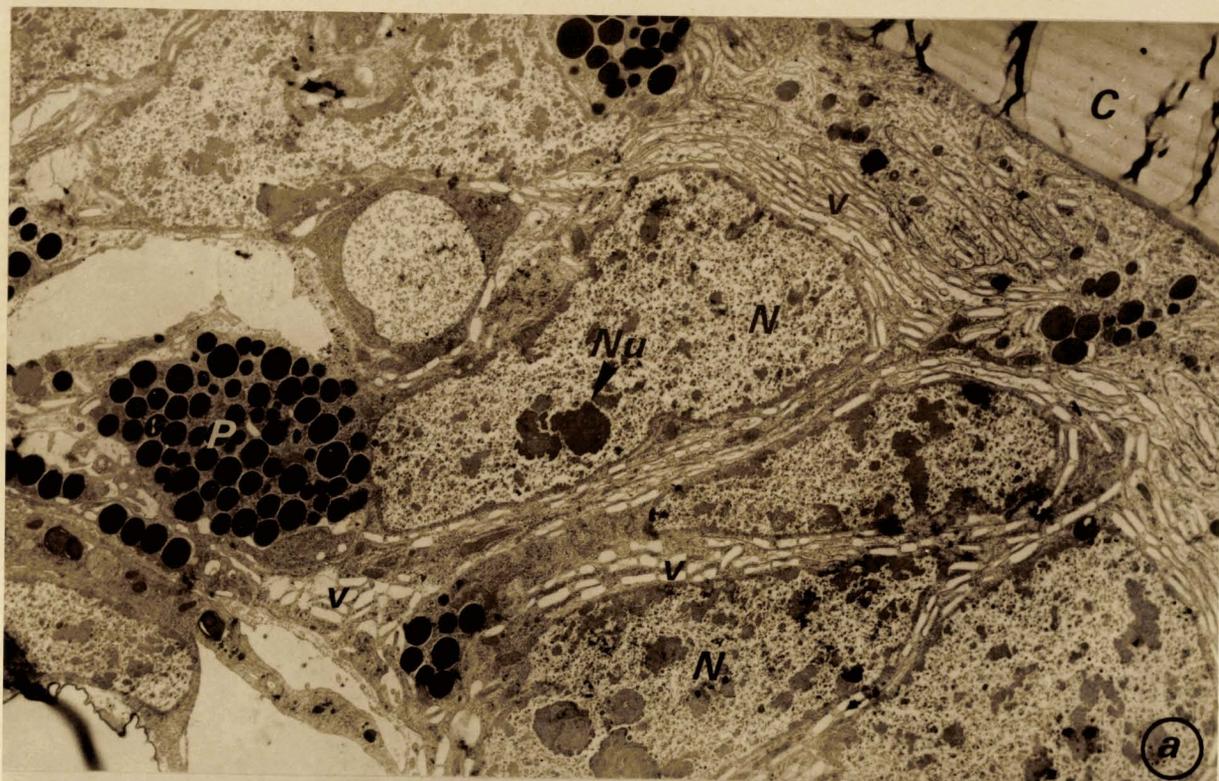
- CONDOULIS W.V., LOCKE M., 1966 - The deposition of endocuticle in an insect, Calpodes ethlius Stoll (Lepidoptera, Hesperidae).
J. Insect Physiol., 12, 311-323.
- DELACHAMBRE J., 1971 - Etudes sur l'épicuticule des insectes. II. Modifications de l'épiderme au cours de la sécrétion de l'épicuticule imaginaire chez Tenebrio molitor L.
Z. Zellforsch., 112, 97-119.
- DELACHAMBRE J., 1971 - La formation des canaux cuticulaires chez l'adulte de Tenebrio molitor L. Etude ultrastructurale et remarques histochimiques.
Tissue and cell, 3, 3, 499-520.
- FOGAL W., FRAENKEL G., 1970 - Histogenesis of the cuticle of the adult flies, Sarcophaga bullata and S. argyrostoma.
J. Morph., 130, 2, 137-150.
- GLAUERT A.M., ROGERS G.E., GLAUERT R.H., 1956 - A new embedding medium for electron microscopy.
Nature, 178, 803.
- GOLDSMITH M., 1966 - The anatomy of cell death.
J. Cell. Biol., 31, 78, 41 A.
- GRASSE P.P., 1949 - Traité de Zoologie. Tome IX, Insectes inférieurs. 594-616.
Masson et Cie, Paris.
- HAGOPIAN M., 1970 - Intercellular attachments of Cockroach nymph epidermal cells.
J. Ultrastruct. Res., 33, 233-244.
- HOFFMANN J.A., 1966 - Etude ultrastructurale de deux hémocytes à granules de Locusta migratoria (Orthoptère).
C.R.Acad. Sc. Paris, 263, 521-524.
- HOFFMANN J.A., STOECKEL M.E., 1968 - Sur les modifications ultrastructurales des coagulocytes au cours de la coagulation de l'hémolymphe chez un Insecte Orthoptéroïde : Locusta migratoria L.
C. R. Soc. Biol., 162, 12, 2257-2259.

- IMMS A.D., 1957 - A General Text Book of Entomology.
Methuen and Co , LTD, London.
- KROEGER H., 1959 - Determinationsmosaik aus Kombiniert implantierten Imaginalscheiben von Ephestia kühniella.
Wilhelm Roux Archiv. EntwMech. Org., 151, 113-135.
- KUSHIDA H., 1961 - A styrene-metacrylate resin embedding method for ultra-thin sectioning.
J. Electron Microsc., 10, 16-19.
- LAI-FOOK J., 1967 - The structure of developing muscle insertions in Insects.
J. Morph., 123, 4, 503-528.
- LAI-FOOK J., 1970 - Haemocytes in the repair of wounds in an Insect (Rhodnius prolixus).
J. Morph., 130, 3, 297-314.
- LEFEUVRE J.Cl., 1969 - Recherches sur les organes alaires des Blattaria.
Thèse doct. Sc. Nat., Rennes.
- LENDER Th., GROBOCOPATELI A., 1967 - Etude du territoire de régénération de la patte larvaire de Tenebrio molitor (Coléoptère).
Bull. Soc. Zool. France, 92, 1, 213-222.
- LOCKE M., 1957 - The structure of insect tracheae.
Q. Jl. microsc. Sci., 98, 487-492.
- LOCKE M., 1961 - Pore canals and related structures in insect cuticle.
J. Biophys. Biochem. Cytol., 10, 589-618.
- LOCKE M., 1964 - The structure and formation of the integument in insects.
In : "the physiology of Insecta".
ROCKSTEIN Ed., 3, 379-470.
- LOCKE M., 1967 - What every epidermal cell knows.
In : "Insects and Physiology". BEAMENT J.W.L. et TREHERNE Ed., 69-82.

- LOCKE M., 1969 - The structure of an epidermal cell during the development of the protein epicuticle and the uptake of moulting fluid in an insect. *J. Morph.*, 127, 1, 7-40.
- LUFT J., 1961 - Improvements in epoxy resin embedding methods. *J. biophys. biochem. Cytol.*, 9, 409-414.
- MEGUSAR F., 1908 - Die Regeneration der Coleopteren. *Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org.*, 150-234.
- MEISENHEIMER J., 1908 - Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen. *Zool. Anz.*, 33, 689.
- NOBLE-NESBITT J., 1967 - Aspects of the structure, formation and function of some insects cuticles. In "Insect and Physiology". BEAMENT et TREHERNE Ed., 1-16.
- PIEPHO V.H., HINTZE-PODUFAL C., 1971 - Zur Polarität des Insektensegments. *Biol. Zbl.*, 90, 419-431.
- PARDUCZ B., 1967 - Ciliary movement and coordination in ciliates. *Int. Rev. Cytol.*, 21, 91-128.
- PASSONNEAU J.V., WILLIAMS C.M., 1953 - The moulting fluid of the Cecropia silk worm. *J. exp. Biol.*, 30, 545-560.
- PAUL H., 1937 - Transplantation und Regeneration der Flügel zur Untersuchung ihrer Formbildung bei einem Schmetterling mit Geschlechtsdimorphismus Orgyia antiqua L. *Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org.*, 136, 64-111.
- POHLEY H.J., 1957 - Ein Beitrag zum Problem der Dreifachbildungen. Untersuchungen am Hinterflügel der Mehlmotte Ephestia kühniella Z. *Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org.*, 150, 146-161.
- POISSON R.A., LEFEUVRE J.Cl., 1961 - La régénération alaire chez les Blattides (Insectes Blattopteroïdes Dictyoptères). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 253, 2177-2179.

- RAABE M., 1959 - Neurohormones chez les Insectes.
Bull. Soc. Zool. France, LXXXIV, 4, 272-316.
- RAHN P., 1972 - Untersuchungen zur Entwicklung von Glanz- und Teilimplantaten der Flügelimaginalscheibe von Epehestia kühniella Z.
Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org., 170, 1, 48-82.
- REGEN J., 1911 - Regeneration der Vorderflügel und des Tonapparates bei Gryllus campestris L.
Zool. Anz., 38, 158-159.
- REYNOLDS E.S., 1963 - The use of lead citrate at high PH as an electron opaque stain in electron microscopy.
J. Cell. Biol., 17, 1, 208-212.
- ROMER F., 1971 - Veränderungen des Integuments von Gryllus bimaculatus (Saltatoria) während des 1. Larvenstadiums.
Z. Naturforsch., 26 b, 1386-1388.
- SCHMIDT E.L., 1956 - Observations on the subcuticular layer in the insect integument.
J. Morph., 99, 211-226.
- SELLIER R., 1954 - Recherches sur la morphogenèse et le polymorphisme alaires chez les Orthoptères Gryllides.
Ann. Sc. Nat. Zool., 11ème Série, 16, 595-742.
- SETOGUTI T., 1967 - Ultrastructure of guanophores.
J. Ultrastruct. Res., 18, 324-332.
- SPURR A.R., 1969 - A low viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy.
J. Ultrastruct. Res., 26, 31-43.
- STEINBERG D.M., 1938 - Regulationsprozesse während der Metamorphose der Insekten.
J. Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Flügel Bei einigen Schmetterlingen. Biol. Z., 7, 295.

- STOCKEM W., KOMNICK H., 1970 - Erfahrungen mit der Styrol-Methacrylat.
Einbettung als Routinemethode für die licht-und Elektronenmikroskopie.
Mikroskopie, 26, 199-203.
- TAYLOR R.L., RICHARDS A.G., 1965 - Integumentary changes during moulting of
Arthropods with special reference to the subcuticle and ecdysial mem-
brane.
J. Morph., 116, 1-22.
- TAYLOR J.D., 1966 - Electron microscopy of iridophores in hypophysectomized
Rana pipiens larvae.
Ann. Zool., 6, 587.
- TAYLOR J.D., 1969 - The effects of intermedin on the ultrastructure of Amphi-
bian iridophores.
Gen. Comp. Endocrinology, 12, 405-416.
- UBISCH L.V., 1911 - Über Flügelregeneration beim Schwammspinner Lymantria dispa
Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org., 31, 637-653.
- URVOY J., 1970 - Etude des phénomènes de régénération après section d'antenne
chez le phasme Sipyloidea sipyilus W.
J. Embryol. exp. Morph., 23, 719-728.
- VOELZ H., DWORKIN M., 1962 - Fine structure of Myxococcus xanthus during
morphogenesis.
J. Bact., 84, 943-952.
- WEIS-FOGH T., 1969 - Structure and formation of insect cuticle. Insect ultra-
structure symposia of the royal entomological society of London, 5,
165-185.
- WIGGLESWORTH V.B., 1942 - The significance of "chromatic droplets" in the growth
of Insects.
Q. Jl. microsc. Sci., 83, 141-152.
- WIGGLESWORTH V.B., 1953 - Principles of Insect Physiology.
Methuen and Co, LTD, London.



BUS
LIFE

Pl. I.

a : x 5500. Tergite métathoracique en milieu d'intermue. Il faut noter ici l'abondance de structures à allure vésiculaire (v), le plus souvent situées à la partie apicale des cellules, près de la cuticule (C). En plus, de ces vésicules semblables aux vésicules d'iridophores, il existe des grains de pigment ressemblant aux mélanophores (P).

Les noyaux (N) sont de forme irrégulière et les nucléoles (Nu) bien visibles.

b à e. Aspects de la cuticule à différents moments dans l'intermue.

- b et c : x 18000.

+ b. Cuticule pré-exuviale, l'endocuticule (en) est en voie de digestion contrairement à l'épicuticule (ep) et à l'exocuticule (ex). Une membrane exuviale^(me) sépare la cuticule de l'espace exuvial (ee).

+ c. Cuticule post-exuviale. La cuticuline (flèche) est bien visible, sous l'épicuticule (ep) des lamelles de cuticule sont apparues (NC)

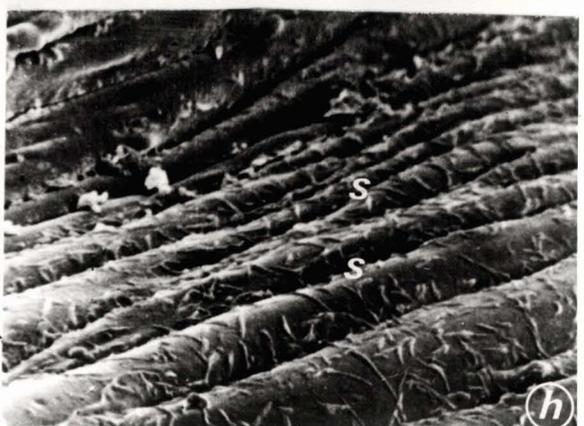
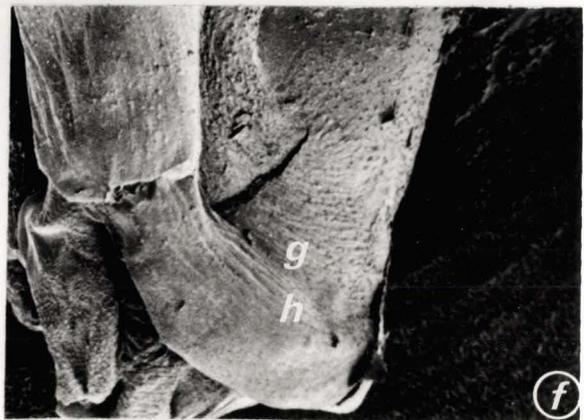
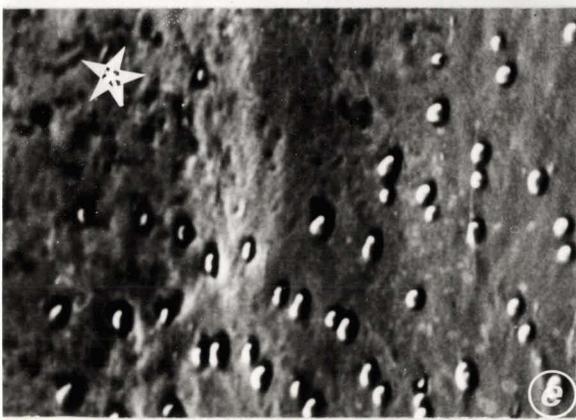
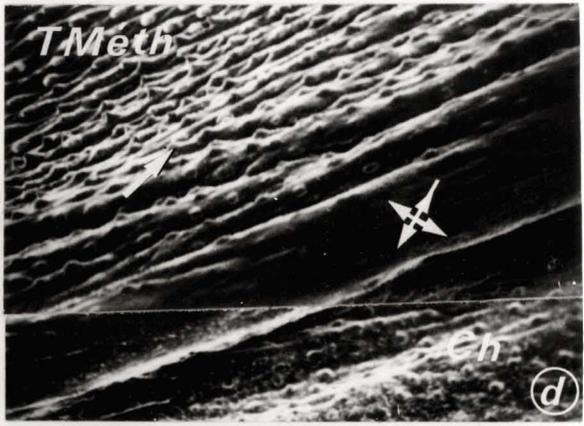
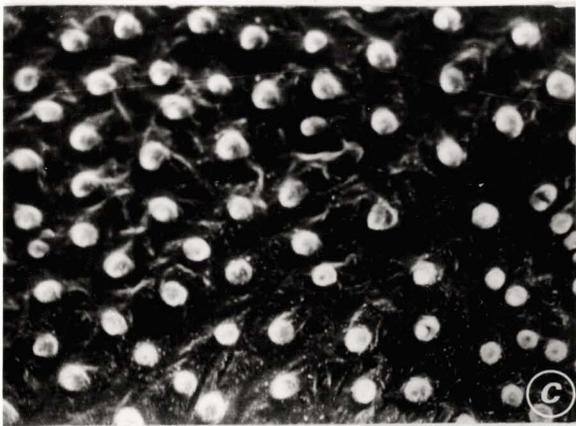
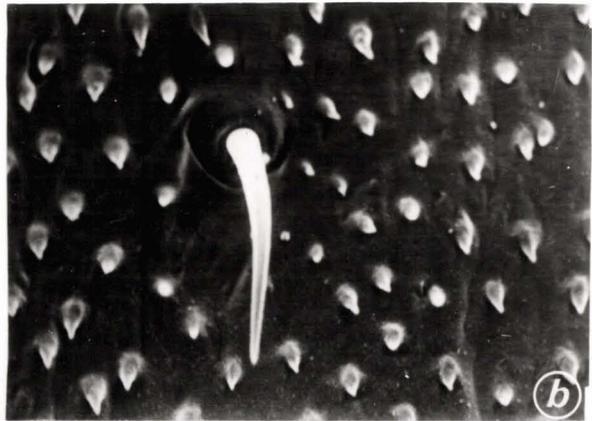
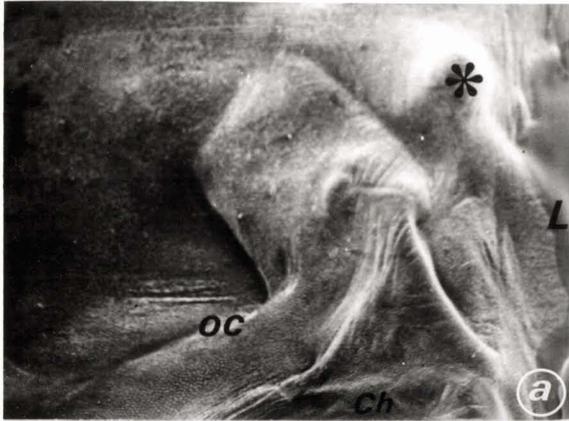
- d : x 8400. La membrane plasmique externe (mp) présente de nombreuses villosités (vi), le dépôt de cuticuline (flèches) a commencé.

- e : x 40 000. L'endocuticule (en) est séparée de la membrane plasmique (mp) par la sous-cuticule (SC). Cette endocuticule est traversée par des pores cuticulaires (pc) possédant un filament axial (fa).

f et g : Pigments.

f : x 18 000. Certaines vésicules sont plus ou moins remplies d'un matériel dense aux électrons.

g : x 27 000. La membrane de la vésicule (mb) est bien nette ; à l'intérieur une autre limite moins visible (pointes) est présente.



805
LEGE

Pl. II. Etude au microscope à balayage de la surface cuticulaire des tergites métathoracique et abdominal et du bourgeon de régénération (lère intermue suivant l'ablation de l'aile). La partie supérieure de la planche indique l'avant de l'animal.

- a à d : Tergite métathoracique.

. a : x 300. On y distingue l'ornementation cuticulaire (oc), la zone saillante () située à la base de la radiale et la base de l'aile avec le champ anal (ch.). L, bord latéral du tergite.

. b et c : x 2 700. Zone située antérieurement à l'ornementation cuticulaire. La partie latérale proche de la pleure (b) possède des épines et des denticules cuticulaires dont les pointes sont dirigées vers l'arrière. Ailleurs le tergite porte des mamelons (c).

. d : x 1460. Passage du tergite (T Méth.) vers l'aile (ch, champ anal). A des crêtes pourvues de pointes (flèche) fait suite vers l'arrière une sorte de renflement lisse ().

- e : x 2 800. Le tergite abdominal a une cuticule lisse ; la zone directement en continuité avec la face inférieure de l'aile () est dépourvue de pointes.

- f, g et h : Bourgeon de régénération au 2ème jour de l'intermue post-opératoire.

. f : x 320. Vue d'ensemble . g et h : désignent les emplacements grossis sur les figures suivantes g et h.

. g et h : x 5 400. Partie postérieure du tergite métathoracique. g, à une zone ridée pourvue de pointes (flèche) fait suite, h, un bourrelet à cuticule lisse possédant des sillons (s).

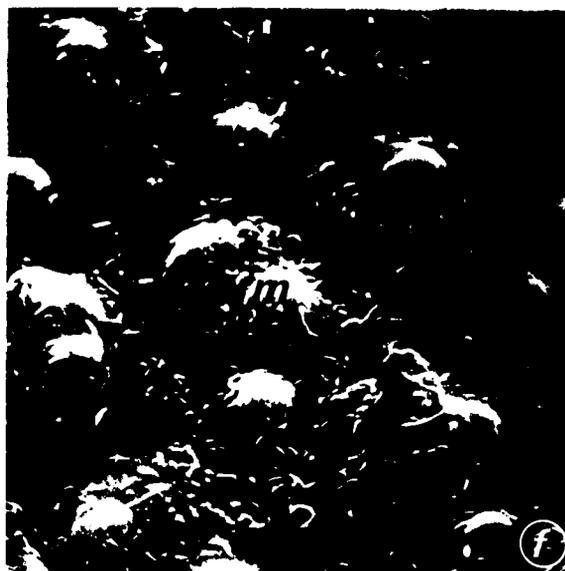
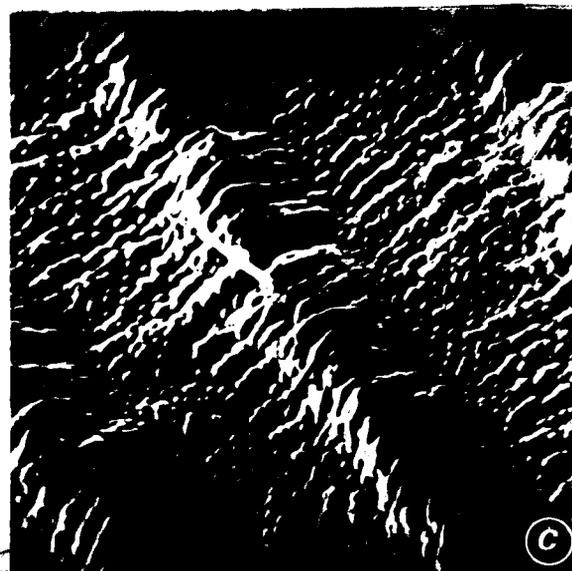
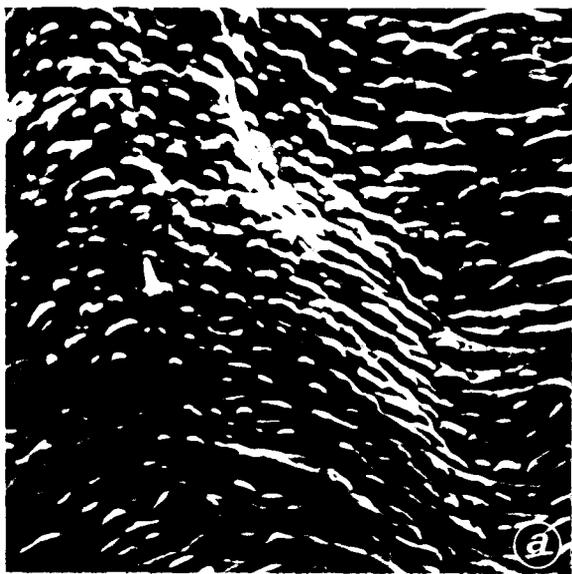


PHOTO
MILLE

Pl. III. Faces supérieure et inférieure d'aile larvaire de différents stades examinées au microscope électronique à balayage.

La partie supérieure de la planche correspond à l'avant de l'animal et le bord gauche, au bord d'attaque de l'aile.

- a, b et c : face supérieure. La cuticule a un aspect rugueux.

+ a : x 2 600. Stade 3, partie située à proximité du bord antérieur de l'aile (future partie dure). Des mamelons sont visibles et une petite épine est présente sur la nervure radiale (R).

+ b : x 2 600. Stade 4, champ anal. Présence d'épines sur les nervures anales (A).

+ c : x 930. Stade 7, champ anal. Les parties situées entre les nervures (A) sont mamelonnées. De grandes épines sont également présentes sur les nervures.

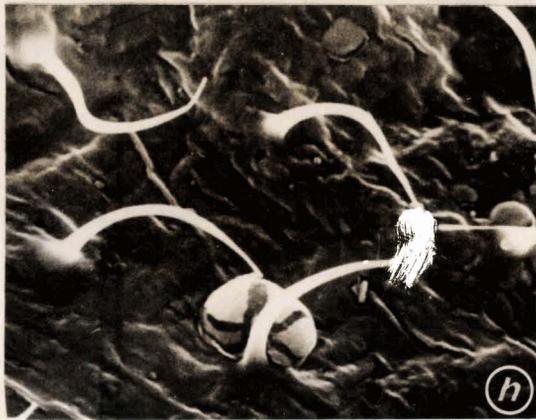
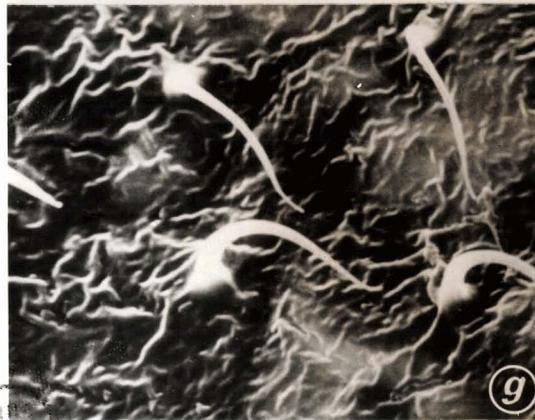
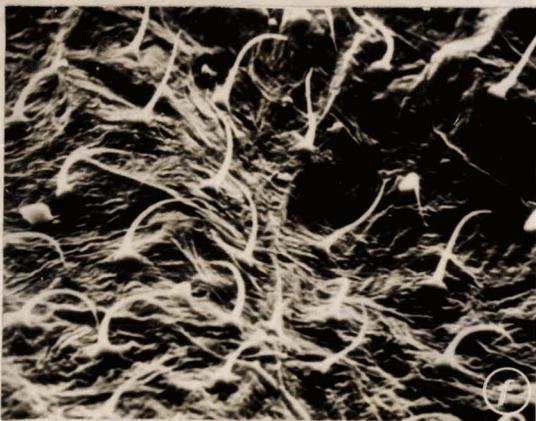
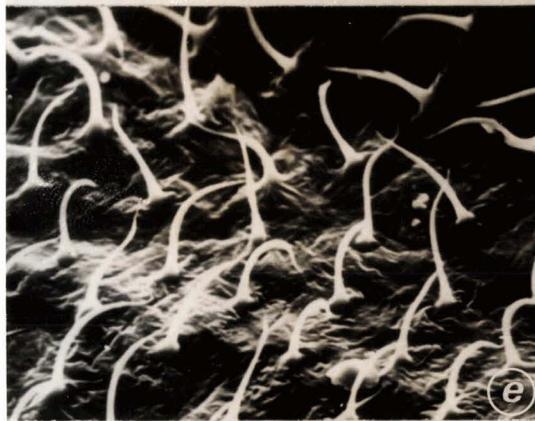
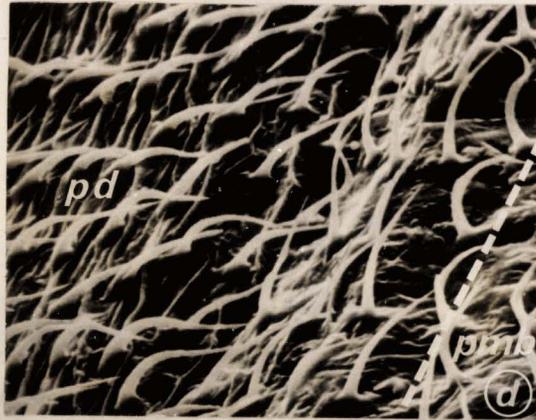
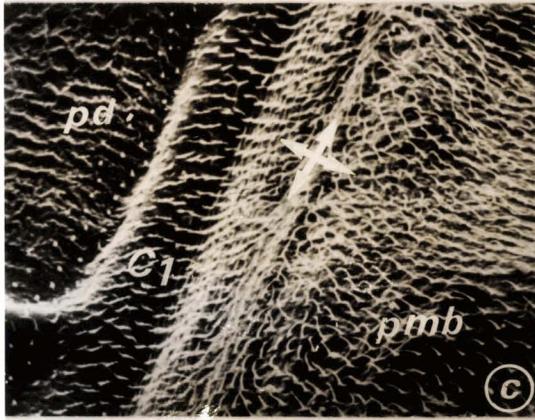
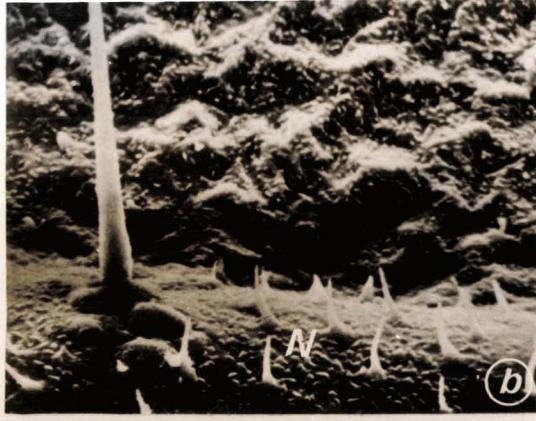
- d, e et f : face inférieure.

Partie correspondant à la future zone membraneuse. La cuticule est lisse et déprimée par endroits (flèches), aucune présence d'épines.

+ d : x 2 600. Stade 3.

+ e : x 2 600 et f : x 8 600. Stade 7.

en f, des mamelons (m) sont présents.



Pl. IV. Aile adulte examinée au microscope électronique à balayage.

Le bord supérieur de la planche indique la zone proximale de l'aile et le bord gauche, le bord d'attaque.

- a à e : face supérieure.

La cuticule a un aspect rugueux au niveau des parties dure et membraneuse.

. a et b : partie dure ; a : x 230 et b : x 2300.

Présence de petites et de grandes épines uniquement sur les nervures.

. c et d : passage de la partie dure à la partie membraneuse.

- c : x 450. De courtes épines sont visibles à proximité de la nervure cubitale 1, sur la cubitale 1 et vers le champ membraneux (dont la limite est indiquée par un pointillé), les grandes épines sont orientées vers ce champ membraneux ; en revanche dans le dernier, elles sont orientées vers la partie dure.

- d : x 2300. Détail de la zone marquée par X.

. e : x 2500. Champ membraneux, les épines n'ont pas d'orientation particulière.

- f, g et h : face inférieure. La cuticule est plus lisse que sur la face supérieure et déprimée.

. f : x 2500. Champ membraneux, grandes épines sans orientation particulière, cette zone ressemble à celle de la face supérieure (cf e).

. g et h : x 6000. g, partie dure et h, partie membraneuse. En h, on retrouve le même aspect cuticulaire que chez la larve (cf Pl. III, d).

C₁, nervure cubitale 1 ; N, nervure ; pd, partie dure ; p mb, partie membraneuse.

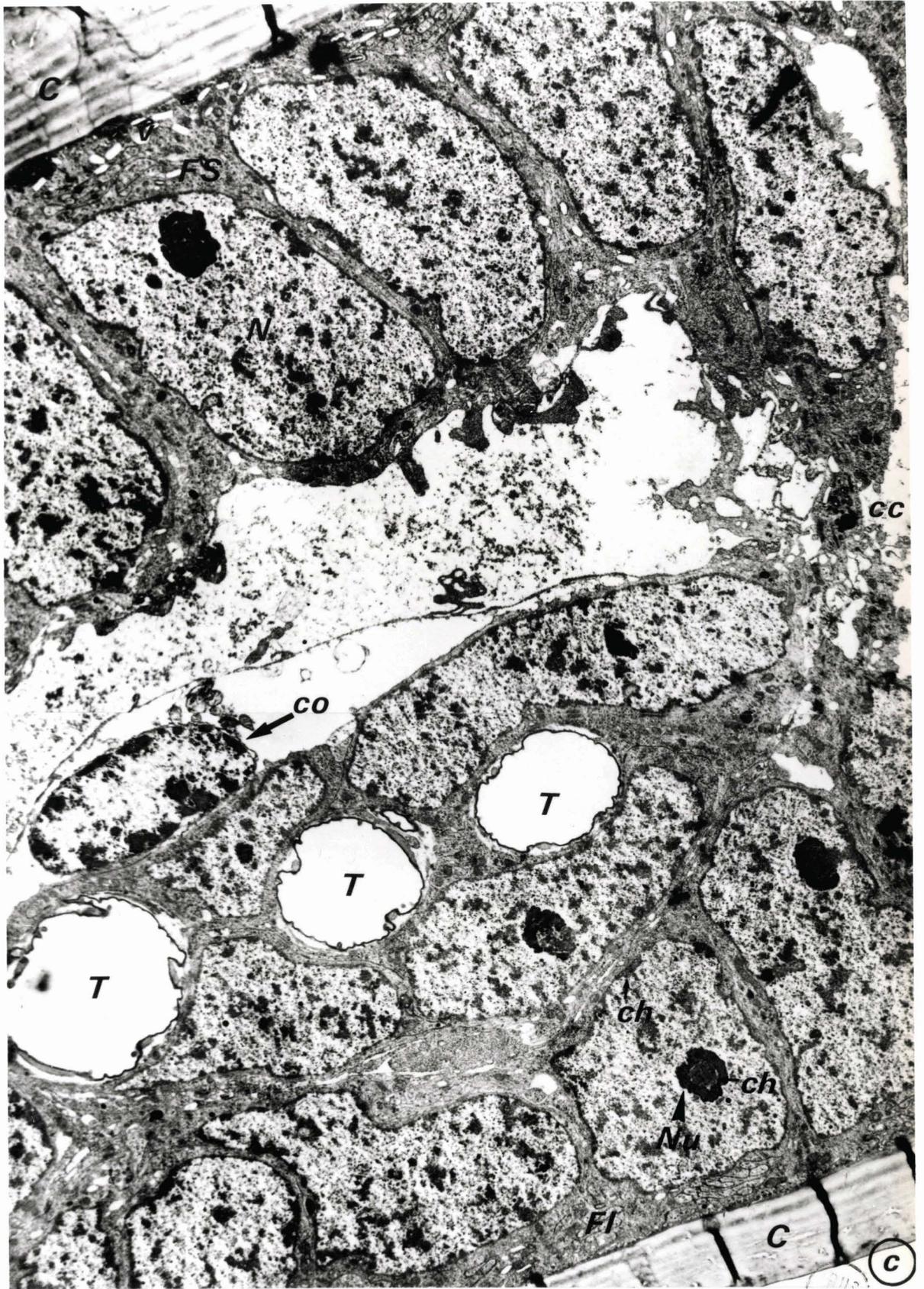
Pl. V. Aile d'un stade 3 en milieu d'intermue.

a : x 140. Coupe semi-fine dans l'aile.

b : x 31 50 et c : x 5 700. Ultrastructure de l'aile à un niveau distal (b) et à un niveau proximal (c).

Au niveau du sinus marginal (SM), les plans épidermiques supérieur (FS) et inférieur (FI) sont séparés. Les images mettent bien en évidence la différence d'épaisseur de cuticule (c) entre les faces supérieure et inférieure de l'aile et la direction des noyaux (N) par rapport à la surface. Ces noyaux sont de forme irrégulière et leur nucléole (Nu) peut être excentré. La chromatine (Ch) est dispersée dans le nucléoplasme, on en trouve également associée au nucléole ou contre la membrane interne de l'enveloppe nucléaire. Les cellules trachéennes (T) sont plaquées contre la face inférieure de l'aile. Présence d'un coagulocyte (co) entre les feuillets épidermiques.

CC, contacts cellulaires ; En, endocuticule ; Ep, épicuticule ; Exo, exocuticule.



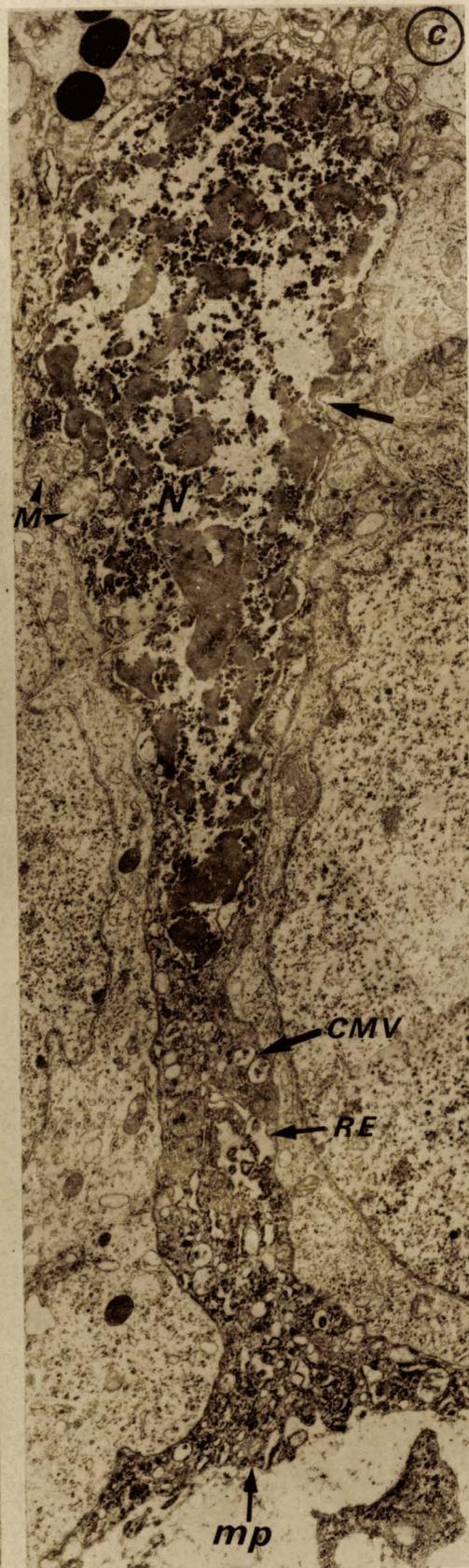
Pl. VI. Aspects de cellules épidermiques normales (a et b) et en dégénérescence (c).

a : x 23 000 et b : x 14 000. Nous sommes ici au milieu d'une intermue. La membrane plasmique présente des invaginations (a) ou des villosités (b) et n'est plus attenante à cette membrane plasmique (b).

On trouve 2 types de vésicules à proximité des invaginations : des vésicules lisses (flèche) et des vésicules "revêtues" ("coated vesicles").

c : x 12 000. Dans le nucléoplasme on observe des amas de chromatine. L'espace périnucléaire (flèche) et l'ergastoplasme sont dilatés. La matrice des mitochondries est claire et les crêtes peu nombreuses.

C, cuticule ; CMV, corps multivésiculaire ; G, dictyosomes ; i, invaginations ; M, mitochondries ; m p, membrane plasmique ; N, noyau ; Rċ, reticulum ergastoplasmique granuleux ; t, tubules ; v, vésicules revêtues ; vi, villosités.



BUS
WILLE

Pl. VII. Tergite métathoracique 48 heures après la mue.

a et b : x 33 500.

a . Une sous-cuticule (sc) est présente entre l'endocuticule (en) et l'épiderme. La cellule épidermique est séparée de l'hémocèle par la basale (B). La chromatine dispersée dans le nucléoplasme est aussi plaquée contre la membrane interne de l'enveloppe nucléaire (ch). On observe un certain nombre de vésicule (v) ressemblant à celles des iridophores. La flèche indique un desmosome.

b . Du glycogène en rosette (Gy) est présent dans une plage claire.

N, noyau ; t, tubules ; V, vésicules.



BUS
MILE

Pl. VIII. Connexions muscles-tégument.

Dans ce cas, les cellules épidermiques possèdent de nombreux tubules.

a et b. Jonctions muscles-épiderme.

- a : x 17 500 et b : x 41 000.

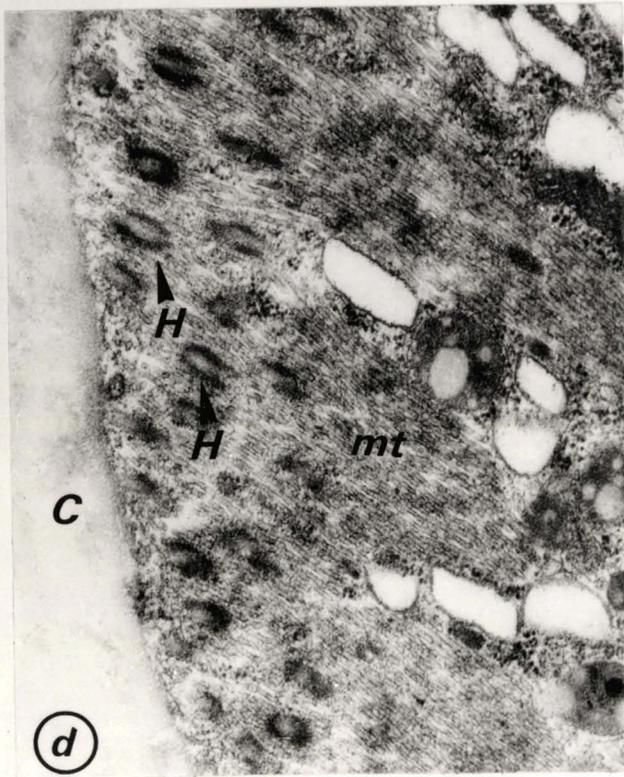
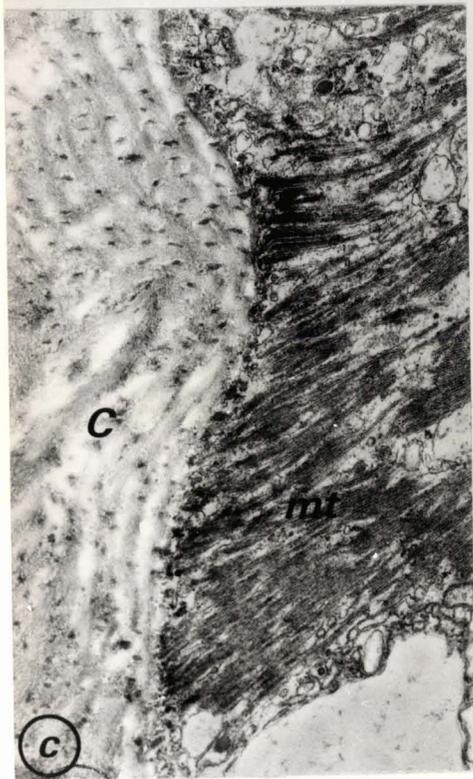
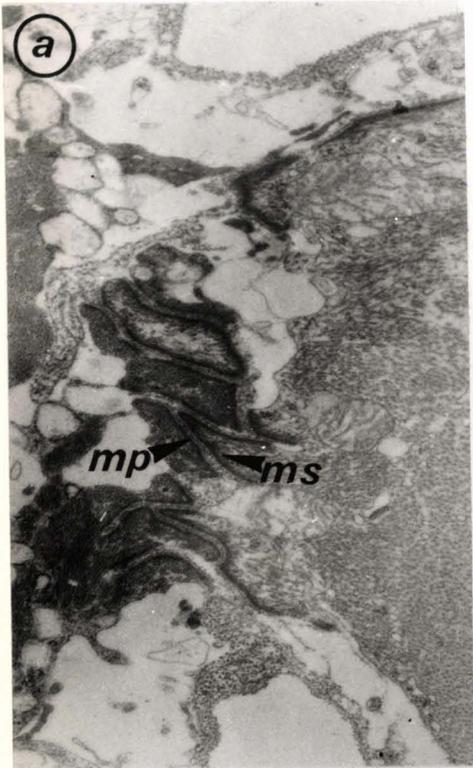
La membrane sarcoplasmique (m s) et la membrane plasmique (m p) sont apposées et interdigitées. Ces membranes sont denses aux électrons et un matériel dense (flèches) divise l'espace intercellulaire (b).

c et d. Jonctions tubules-cuticule.

- c : x 13000 et d : x 38 000.

Des faisceaux de tubules (mt) sont dirigés vers la cuticule (c).

La membrane plasmique s'invagine en cryptes et donne des hémidesmosomes (H).



BUS
LITTLE

Pl. IX. 3 types d'hémocytes rencontrés dans l'hémolymphe circulante.

a et b. Granulocyte et coagulocyte identiques à ceux décrits par HOFFMAN

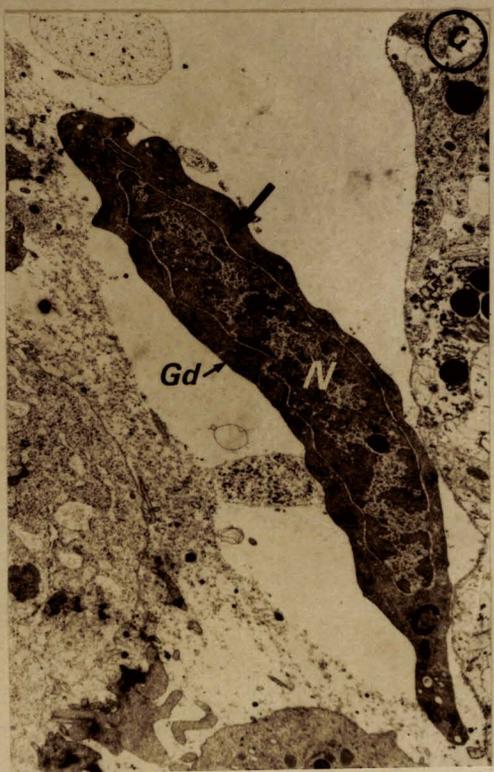
- a : x 17500. Granulocyte.

La membrane plasmique présente des villosités (vi). Le noyau (N) est de forme irrégulière. Le cytoplasme (C) renferme des grains denses (Gd), des mitochondries (M), des dictyosomes (G), de l'ergastoplasme (Er), du glycogène (Gy) et des petites vésicules (v).

- b : x 20 000. Coagulocyte.

Le cytoplasme contient 2 types de grains denses, les uns homogènes (1), les autres structurés (2). Les saccules ergastoplasmiques (Er) sont dilatés et renferment un matériel dense aux électrons. L'appareil de Golgi (G) est bien développé.

c : x 6000. Type "Granulocytophage" de LAI-FOOK. La presque totalité du noyau (N) et le cytoplasme (C) apparaissent denses aux électrons, seule la citerne périnucléaire (flèche) est claire. Le cytoplasme renferme des grains opaques (Gd).



100
2E

Pl. X. Aspect d'un bouchon cicatriciel 48 heures après l'ablation de l'aile (stade 2).

a : x 290. Coupe semi-fine.

b : x 7 000 et c : x 4 300. (vue d'ensemble).

La face supérieure (présence de petites vésicules) va à la rencontre de la face inférieure, le contact n'étant pas encore réalisé (flèche) (b). Ces vésicules sont nombreuses au niveau du tergite métathoracique (c).

Le Cal est encore accolé à l'épiderme (pointe) (c) ; en revanche le plan épidermique inférieur est déjà décollé de la cuticule. Le Cal est peu mélanisé et des trachées y sont encore visibles. Les plans épidermiques supérieur et inférieur sont séparés, mais il existe quelques contacts ; entre les deux faces des hémocytes sont présents.

C, cuticule ; CAL, cal cicatriciel ; cc, contact cellulaire ; FS, face supérieure de l'aile ; FI, face inférieure ; H, hémocyte ; T, trachée ; T Abd, tergite abdominal ; T Méth, tergite métathoracique.



Pl. XI. Bouchon cicatriciel au 10 ème jour d'intermue (l'ablation de l'aile ayant eu lieu le jour du passage en stade 2).

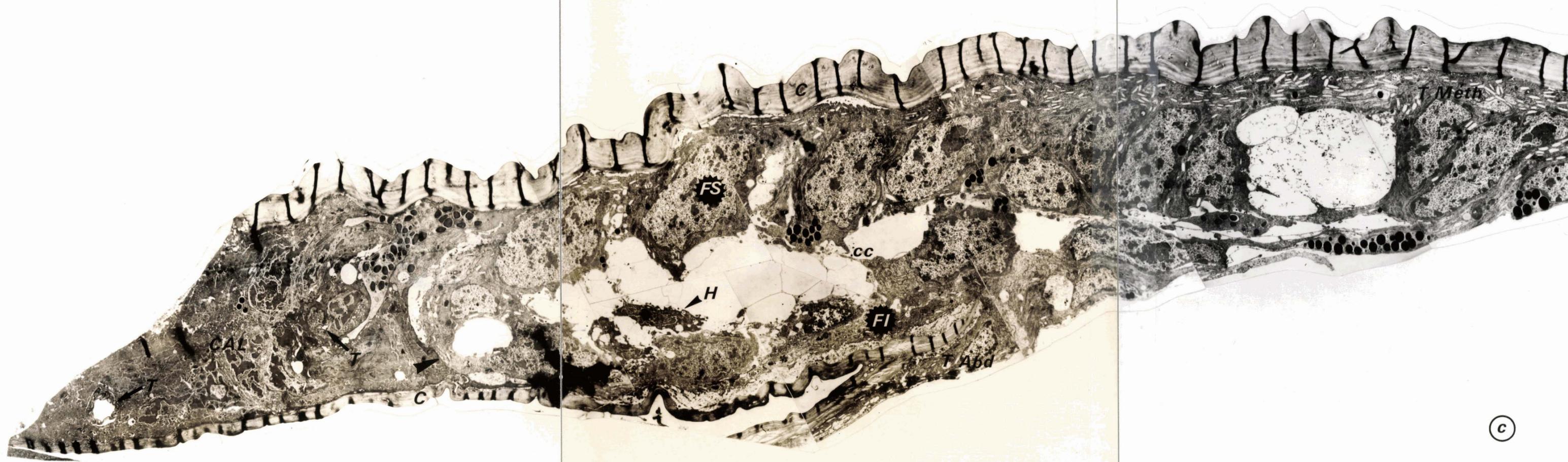
a : x 5 000, extrémité distale.

b : x 6 250, partie proximale.

Les faces alaires supérieure (FS) et inférieure (FI) sont très rapprochées, des hémocytes (H) s'insinuent entre elles. Cal et cuticule (C) sont bien décollés. Une cellule est en mitose (Mit) et quelques-unes en dégénérescence (flèches). Des petites vésicules (v) sont plus nombreuses dans l'épiderme tergal (T méth) et dans celui de la face supérieure de l'aile.

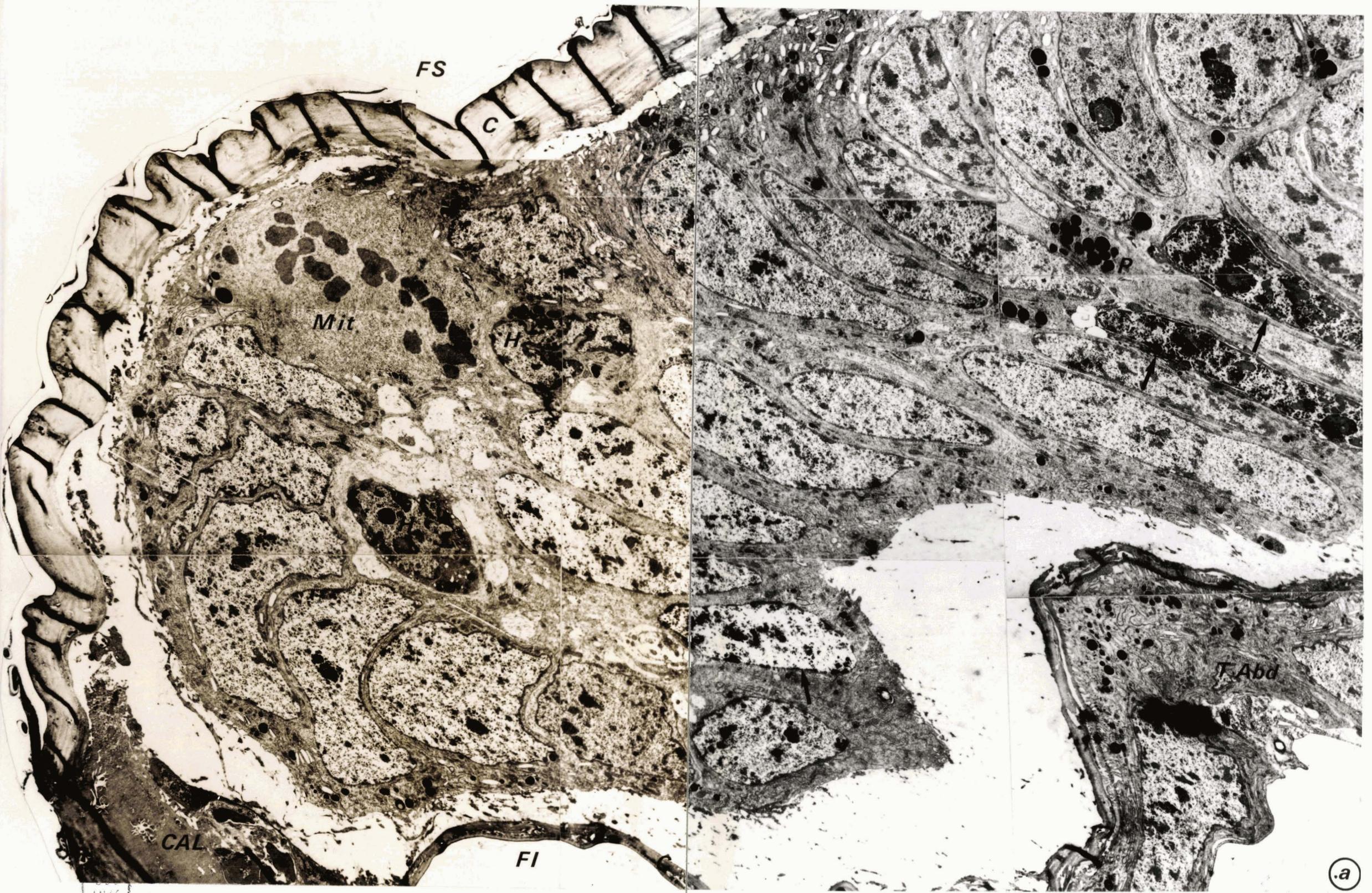
Des grains de pigments (P) sont visibles.

T. abd, Tergite abdominal.



©

BHS
1944



Pl. XIII. Etude au 20ème jour d'intermue.

L'ablation de l'aile ayant eu lieu le jour du passage au stade 2.

- a : x 255 . Coupe semi-fine. Une nouvelle cuticule (NC) est sécrétée, l'épiderme (EPI) est plissé. L'endocuticule de l'ancienne cuticule (AC) est digérée.

- b à d. Etude ultrastructurale.

+ b : x 14 500. Tergite métathoracique.

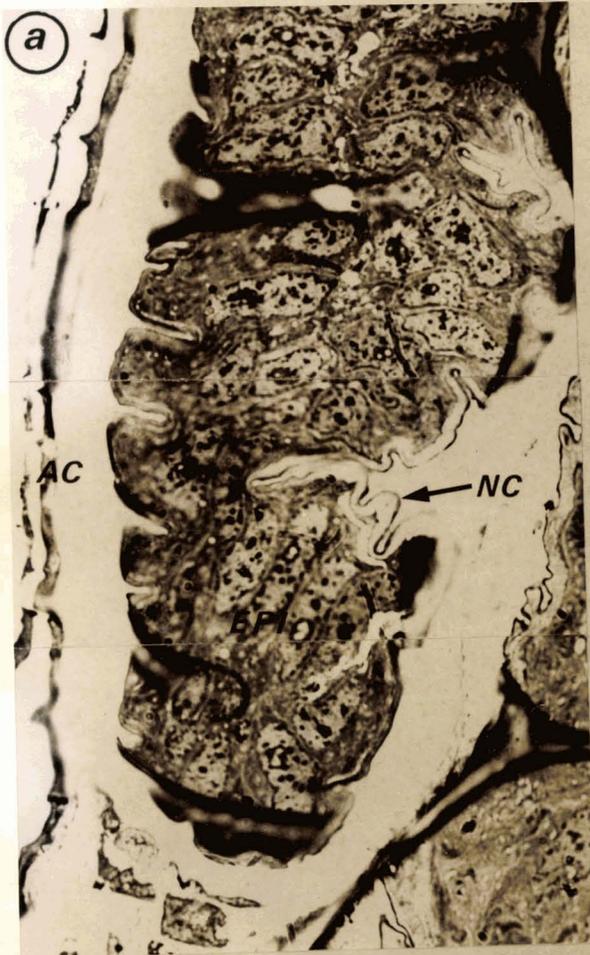
+ c et d. Aile. c : x 19 000. Face supérieure (présence de vésicule (v)). d : x 21 000. Face inférieure.

L'ergastoplasme (RE), les ribosomes (r) sont abondants. La nouvelle cuticule (NC) se compose d'une couche externe sans doute constituée d'épicuticule (cuticuline (c) + une couche protéique (cp)) et de lamelles de cuticule.

Les microtubules (t) sont nombreux et groupés en faisceaux (d).

CMV, corps multivésiculaire ; SC, sous-cuticule ; v, vésicule.





BUS
LITTLE



Pl. XIII.

a : 160. Coupe semi-fine d'un bourgeon de régénération au 10ème jour de l'intermue post-opératoire qui suit l'ablation de l'aile.

L'épaisseur de la cuticule est plus importante sur la face supérieure (FS) que sur la face inférieure (FI). De nombreuses cellules sont en dégénérescence (pointes) ; la cuticule (C) est séparée de l'épiderme alaire, et non de l'épiderme du tergite métathoracique (T.Meth). La musculature (m) s'insère au niveau de l'apodème (Ap).

T Méth

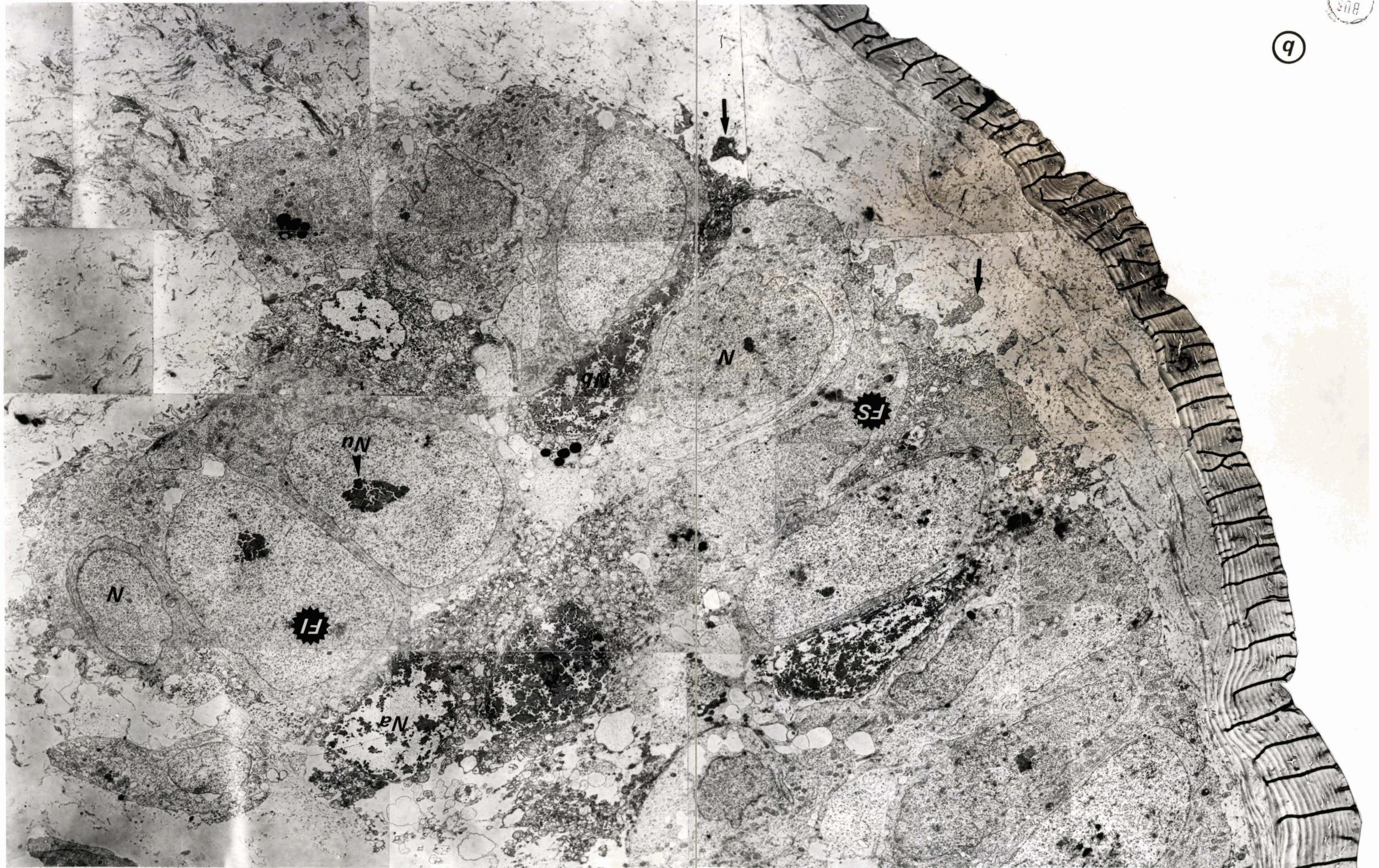


BUS
LILLE

(a)

BUS
FILE

9

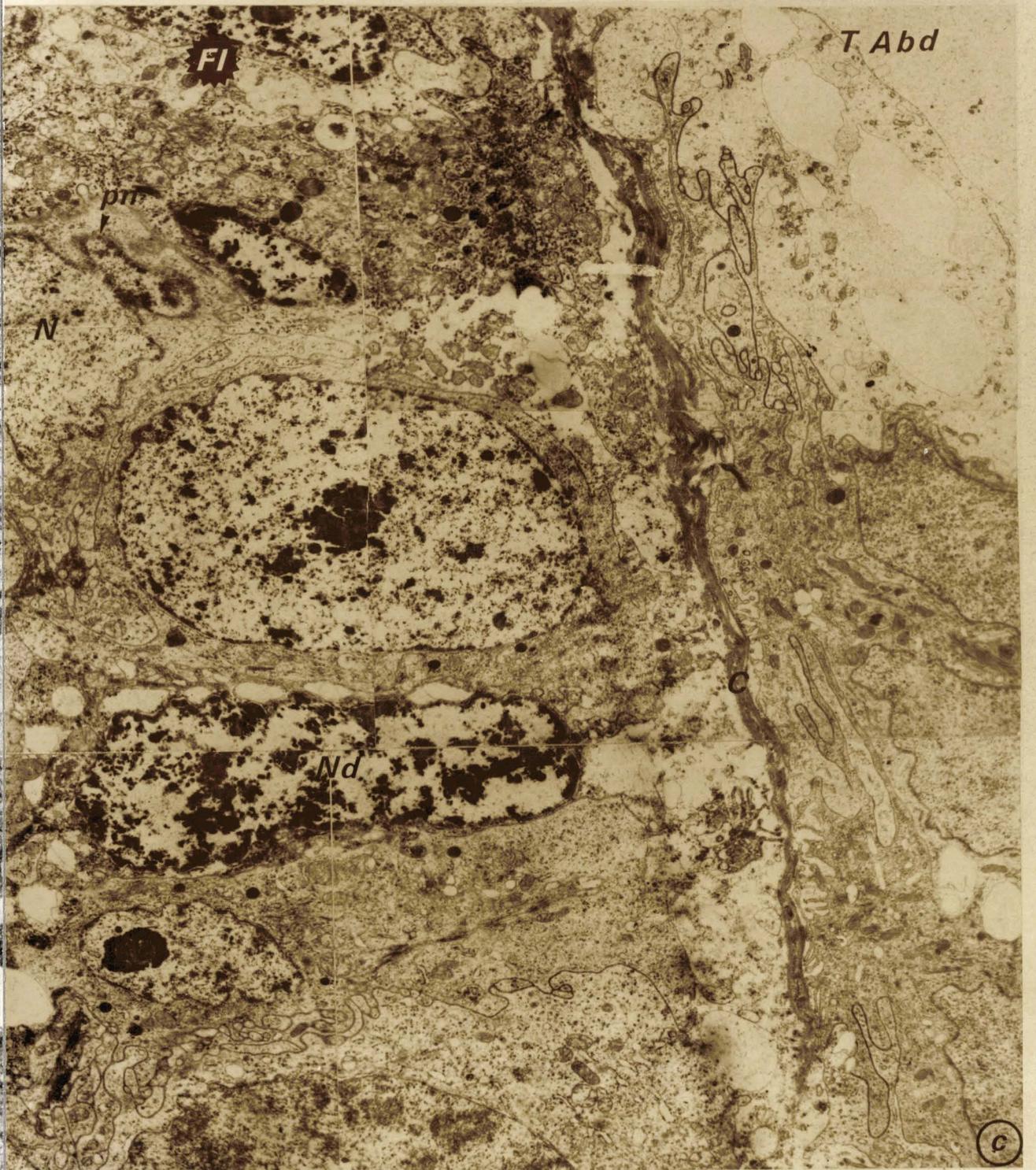
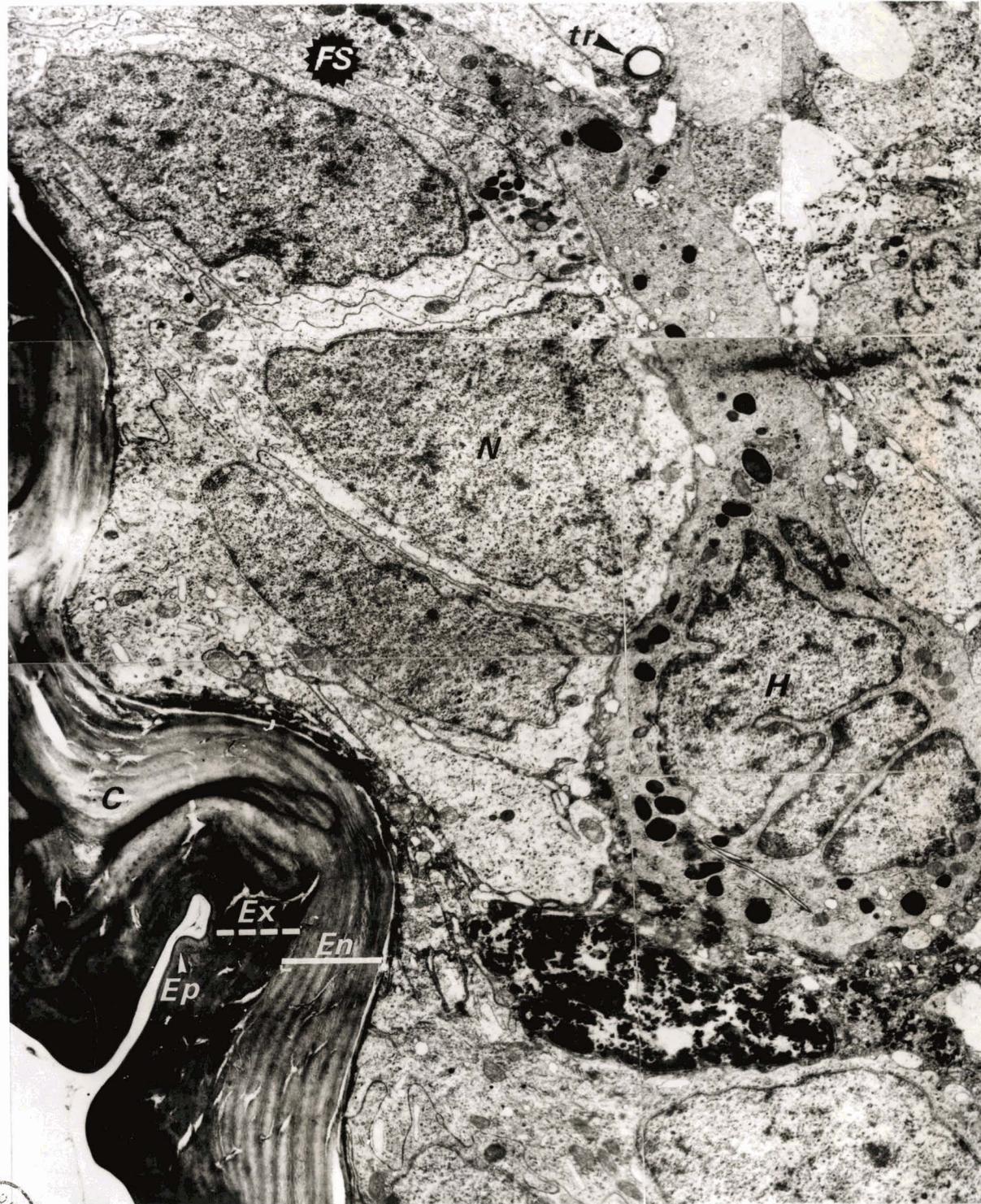


Pl. XIII.

b : x 4 300. Extrémité d'un bourgeon de régénération au 10ème jour de l'intermue post-opératoire qui suit l'ablation de l'aile.

Les plans épidermiques supérieur et inférieur sont largement séparés de la cuticule. Dans cet espace, des prolongements cellulaires sont visibles (flèches). De nombreuses cellules sont en voie de dégénérescence : certaines ont un noyau clair (Na), les autres ont un noyau plus dense aux électrons (Nb).

C, cuticule ; FI, face inférieure ; FS, face supérieure ; N, noyau ; Nu, nucléole.



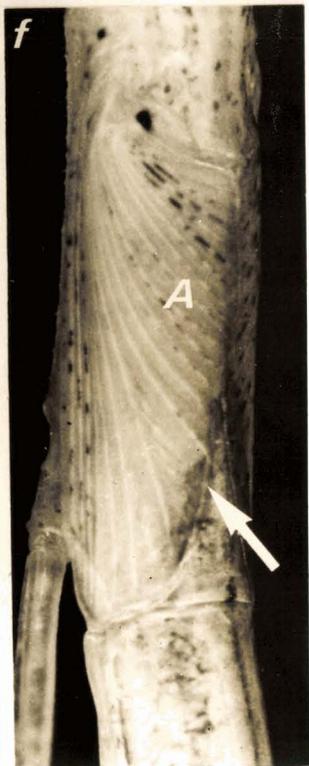
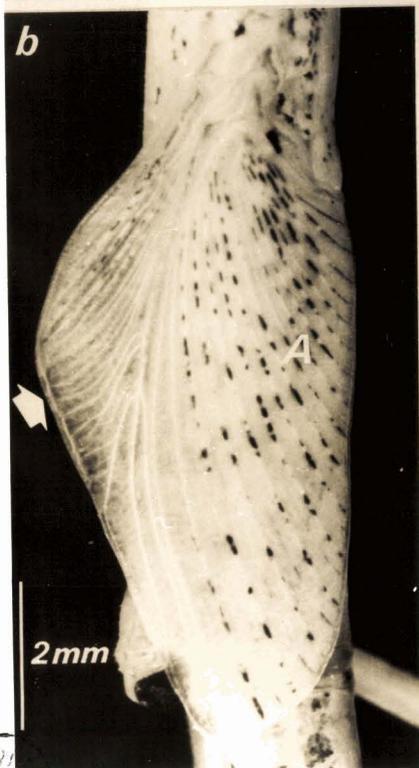
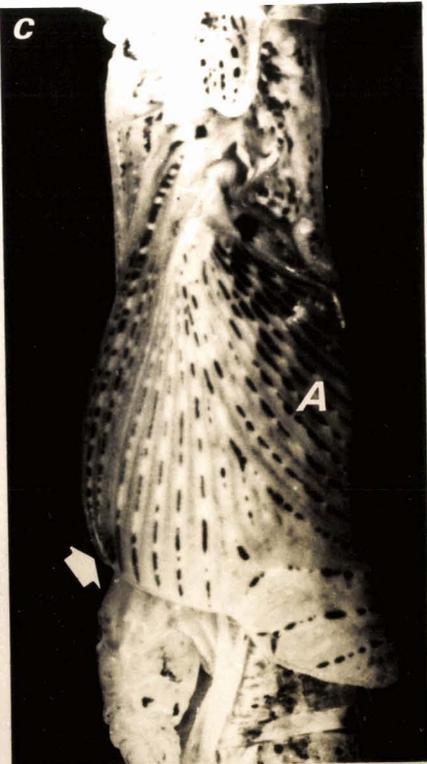
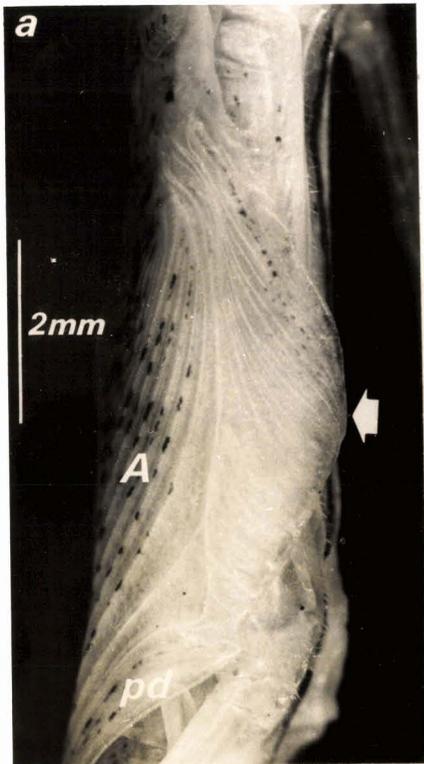
5115
SIB

Pl. XIII.

c : x 8 000. Partie proximale d'un bourgeon de régénération au 10^e jour de l'intermue post-opératoire qui suit l'ablation de l'aile.

3 plans épidermiques sont visibles : les plans alaires supérieur, inférieur et celui du tergite abdominal. Dans la cuticule, on distingue les 3 couches suivantes : l'épicuticule, l'exocuticule et l'endocuticule. La cuticule n'est séparée de l'épiderme que sur la face inférieure. Hémocytes et trachéoles sont situés entre les cellules épidermiques des 2 faces de l'aile. Quelques cellules sont en dégénérescence.

C, cuticule ; En, endocuticule ; Ep, épicuticule ; Ex, exocuticule ; FI, face inférieure de l'aile ; FS, face supérieure de l'aile ; H, hémocyte ; N, noyau de cellule normale ; Nd, noyau de cellule en dégénérescence ; T abd, tergite abdominal ; Tr, trachéole.



Pl. XIV. Ablations de territoires alaires.

a. Ablation de la zone proximale de partie dure.

b. Ablation de champ radial.

c. Ablation des champs radial, médian et cubital.

La morphogenèse se fait à partir de la zone latérale du tergite métathoracique (flèches).

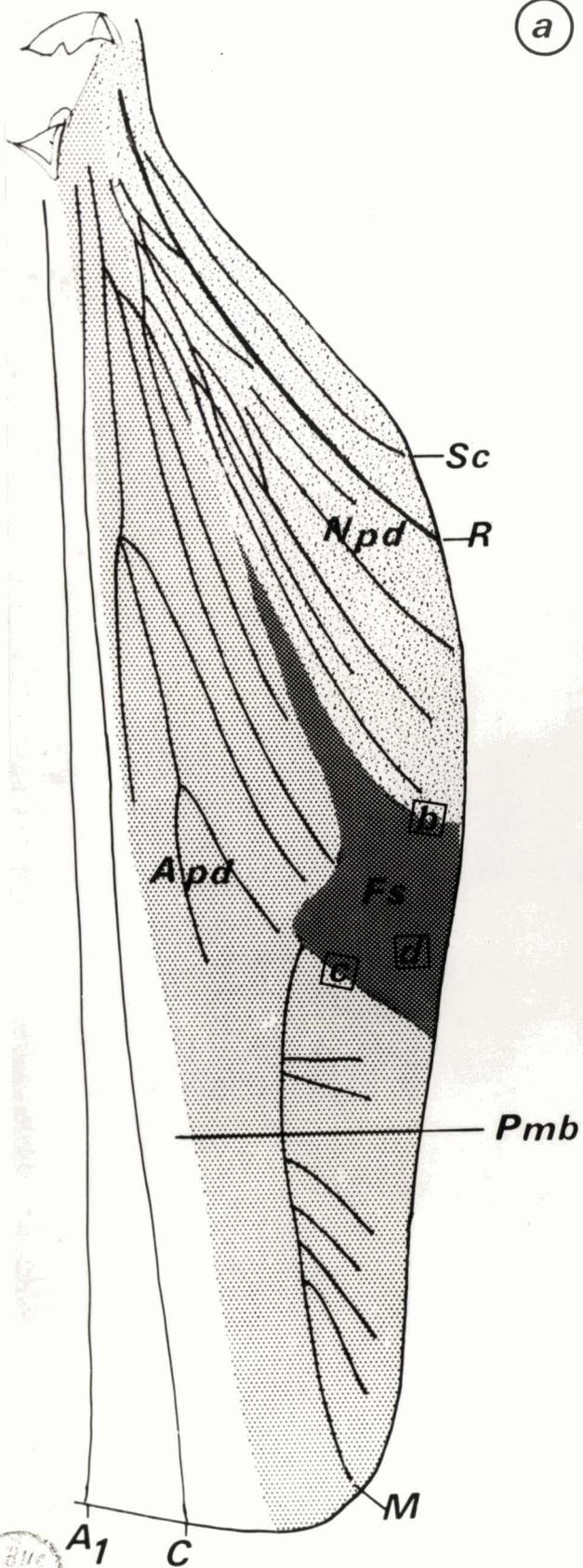
d. Ablation de la partie distale du champ radial, aucune morphogenèse n'a lieu entre le bord de section et les nervures persistantes.

e. Ablation partielle du champ anal : persistance des trois premières nervures.

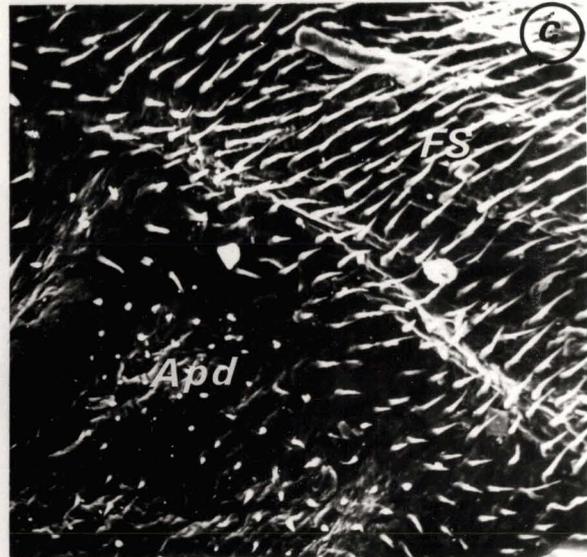
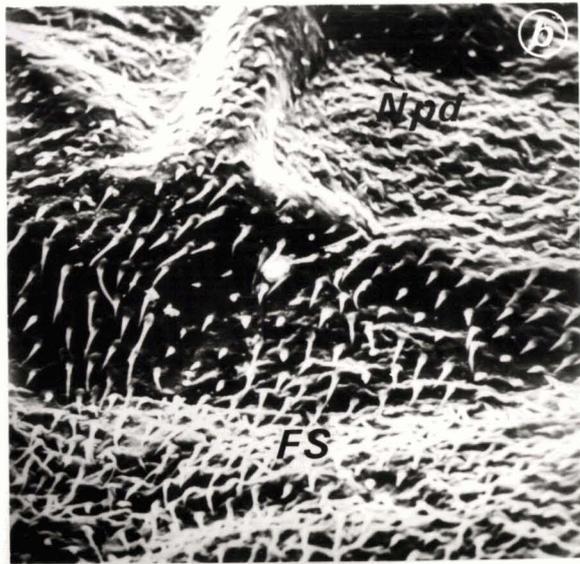
f. Ablation de la partie du champ anal comprenant les nervures 4, 5 et 6.

e et f : même échelle, les parties enlevées se reforment (flèches)

A, champ anal ; Pd, partie dure.



(a)



Pl. XV. Aile adulte obtenue après ablation du champ radial.

a. Une partie (FS) située entre la nouvelle partie dure (Npd. pointillé irrégulier) et l'ancienne (Apd. pointillé régulier) a l'aspect d'un champ membraneux.

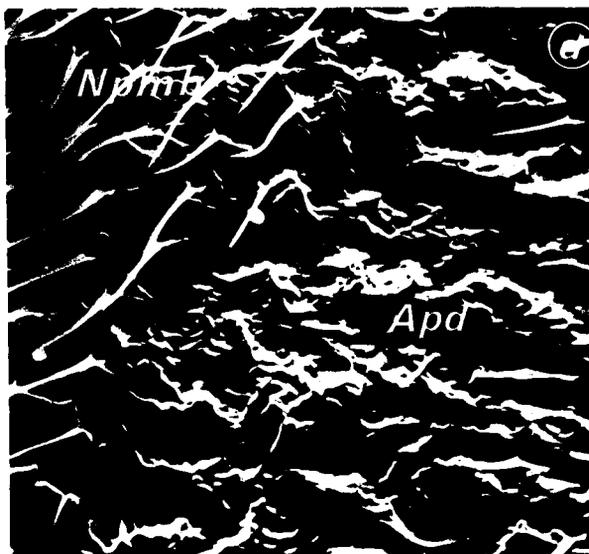
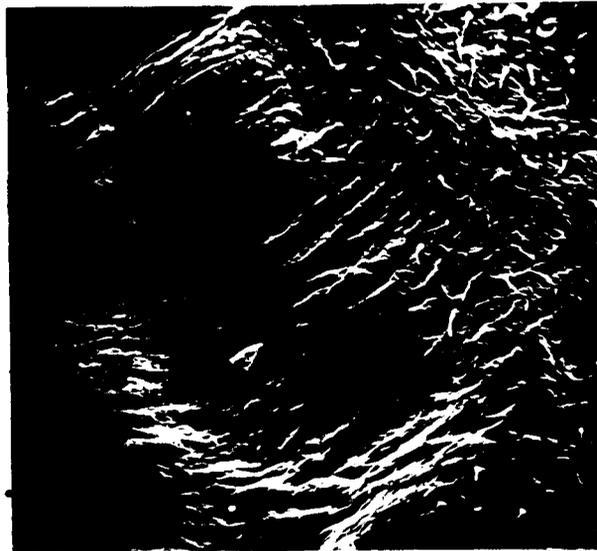
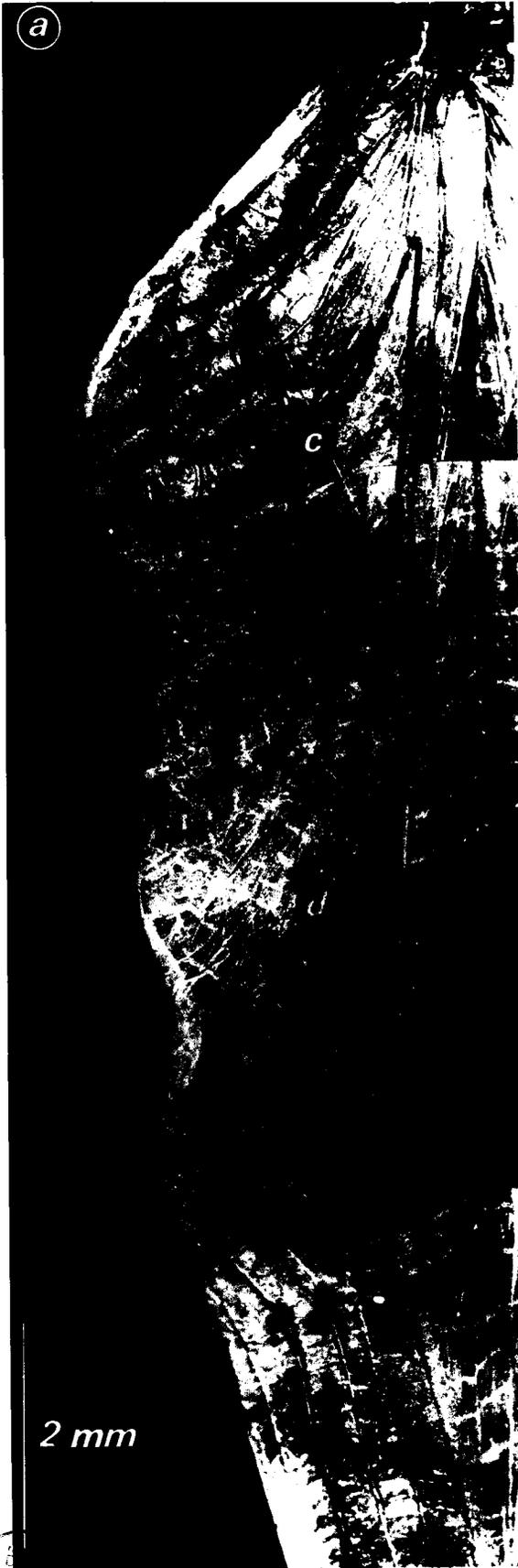
A, nervure anale ; C, nervure cubitale ; M, nervure médiane ; Pmb, partie membraneuse; R, nervure radiale ; Sc, nervure sous-costale. Les autres nervures, réparties de façon atypique n'ont pu être identifiées avec certitude.

b, c, d : Microscopie à balayage.

b : x 450, passage de la nouvelle partie dure (Npd) à la nouvelle partie membraneuse (Fs).

c : x 670, passage de la nouvelle partie membraneuse (Fs), à l'ancienne partie dure (Apd).

d : x 1960, nouvelle partie membraneuse (présence de nombreuses épines).



Pl. XVI. Aile adulte obtenue après l'ablation de la zone proximale de partie dure.

a. Une partie néoformée apparaît sur le bord d'attaque de l'aile. La nouvelle partie membraneuse (NPmb) se situe entre la nouvelle partie dure (Npd), la pointe distale de partie dure restée en place (Apd) et l'ancienne partie membraneuse (APmb).

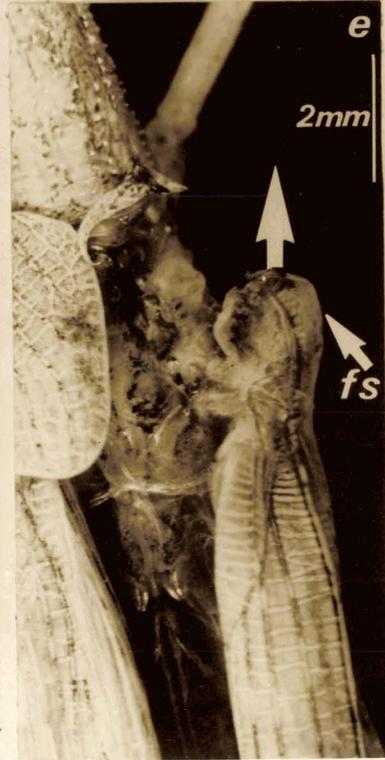
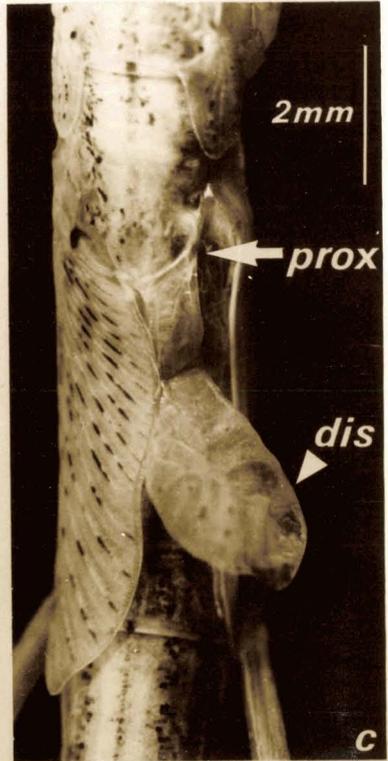
A_1 , 1ère nervure anale ; C_1 , C_2 , nervures cubitales 1 et 2 ; M_1 , M_2 , nervures médianes 1 et 2 ; R, nervure radiale ; Sc, sous-costale.

b, c, d : microscopie à balayage.

. b : x 75. Zone antéro-proximale de l'aile.

. c : x 660. Passage dans la partie proximale de la nouvelle partie dure (Npd) à la nouvelle partie membraneuse, présence d'épines (Npmb).

. d : x 1850. Passage dans la partie distale de la nouvelle partie membraneuse (Npmb) à l'ancienne partie dure (Apd).



Pl. XVII.

a. Transplantation hétérotope d'un territoire péricarinal dans le 2^e tergite abdominal, une aile a été régénérée (ar).

b à f. Rôle morphogénétique des territoires péricarins.

b : ablation de la moitié antérieure du tergite métathoracique avec persistance de l'aile. Une formation surnuméraire (flèche) se développe à la base antérieure de l'aile.

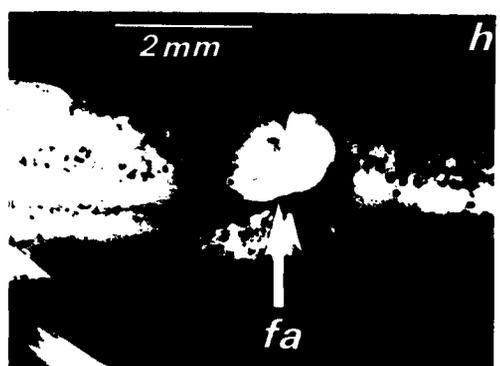
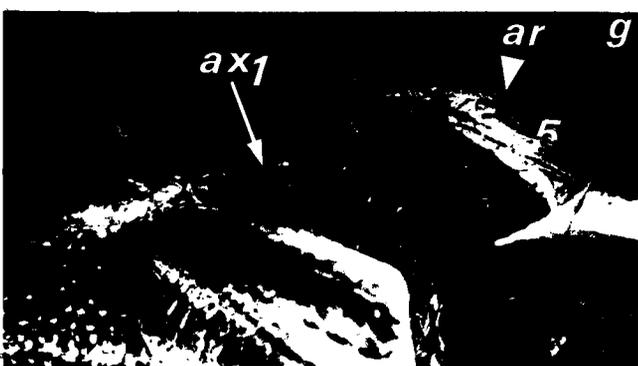
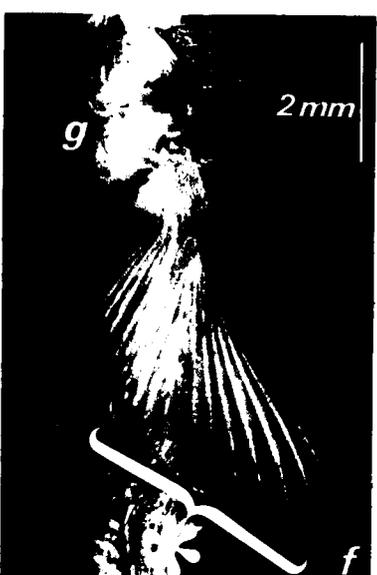
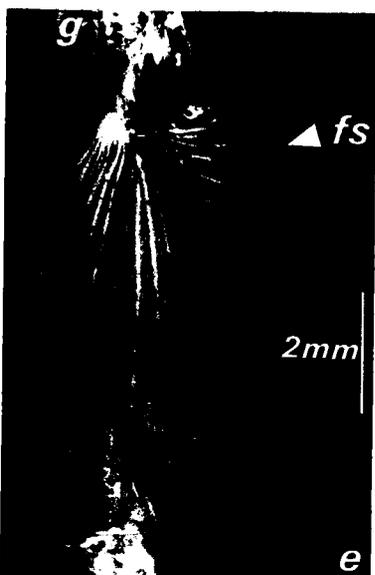
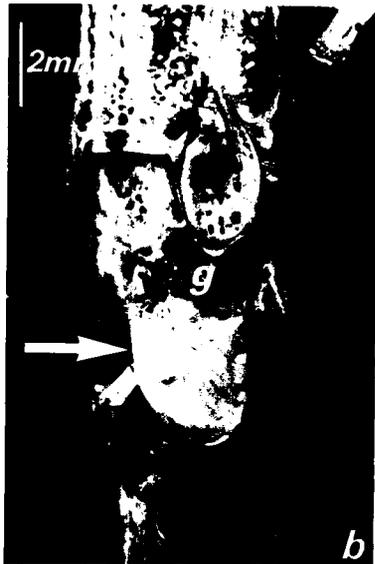
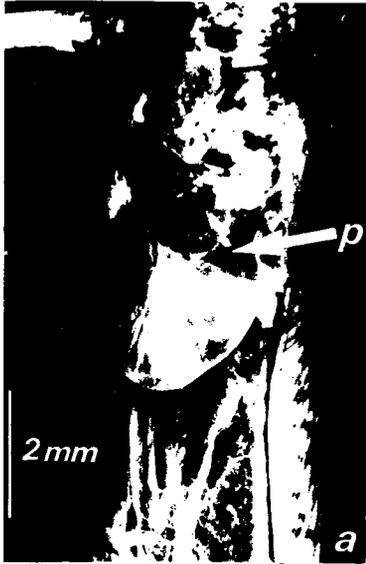
c : ablation du tergite métathoracique avec persistance partielle de l'aile ; l'aile ne se développe que dans sa partie distale (dis.) et non au niveau proximal (prox.). a, b et c : même échelle.

d, e et f - Incision au niveau antéro-proximal de l'aile.

d et e : une formation surnuméraire (fs) s'est développée en direction proximale (flèche).

d, stade 7, e, même animal devenu adulte.

f, une formation (flèche) apparaît sur le bord d'attaque proximal de l'aile, au voisinage de la zone lésée.



810
1111

Pl. XVIII. Rôle morphogénétique des territoires péri-alaires ; résultats de transplantations de différents territoires péri-alaires (g, greffon).

a, b, c : Déplacements contra-latéraux de la partie latérale du tergite métathoracique avec ablation de l'aile.

a - L'aile semble avoir été régénérée à partir du bord postérieur (p.) du tergite métathoracique récepteur sans participation du bord latéral de ce tergite ni du greffon.

b - Une aile s'est développée à partir du greffon implanté, le bord d'attaque signalé par une flèche est en position opposée par rapport au bord d'attaque d'une aile normale.

c - Apparition d'une formation constituée de deux parties formées respectivement à partir de la zone latérale restée en place (flèche droite), l'autre (flèche gauche) à partir du greffon.

d, e, f, : Effets des déplacements contra-latéraux de la partie latérale du tergite métathoracique sans ablation de l'aile.

d - Une nervure principale (n.p.) est apparue dans l'axe proximo-distal de l'aile, et émet des ramifications vers les bords antérieur et postérieur de l'aile.

e - Une formation se développe à partir de l'aile et non de la partie latérale de tergite.

f - Le premier groupe de nervures du champ anal () comporte 10 nervures au lieu de 6.

g : Greffe de pleure dans le tergite métathoracique. Résultat obtenu chez un adulte, l'aile régénérée (a.r.) semble n'être formée que de partie dure. Seul le sclérite AX1 est bien visible.

h : Formation alaire (f.a.) provenant d'une partie latérale de tergite métathoracique greffée dans le 2ème tergite abdominal.

