

SÉRIE : C
N° d'ORDRE : 181
N° de SÉRIE : 58

THESE

PRÉSENTÉE
DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES
U. E. R. DES SCIENCES BIOLOGIQUES

POUR OBTENIR
Le titre de Docteur en 3^{ème} Cycle de Sciences Naturelles
Spécialité : BIOLOGIE ANIMALE

PAR
Daniel QUILLÉVÉ

Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de
Croesus septentrionalis L. (Hyménoptère, tenthredinidae).

Soutenu le 5 Mai 1971 devant la Commission d'examen

MM. P. RAZET

Président

J. BERGERARD

P. ALLEGRET

J. C. LEFEUVRE

Examineurs

UNIVERSITE DE RENNES

U.E.R. issues de la FACULTE DES SCIENCES

Doyens Honoraires

M. MILON Y.
M. TREHIN R.
M. SCHMITT M.
M. LE MOAL H.
M. MARTIN Y.

Professeurs Honoraires

M. ANTOINE L.
M. FREYMANN R.
M. HAGENE P.
M. POISSON R.
M. ROHMER R.
M. TREHIN R.
M. SALMON-LEGAGNEUR F.
M. des ABBAYES H.
M. MILON Y.

Maîtres de Conférences Honoraires

M. GRILLET L.
M. LECRECO A.

Mathématiques

Professeurs

Melle CHARPENTIER M.
M. GUERINDON J.
M. METIVIER M.
M. GIORGIUTTI I.
M. BRUNEL A.
M. TOUGERON J.C.

Maîtres de Conférences & Chargés de Cours

M. LEGOUPIL J.
M. HOUDEBINE J.
M. EUVRARD D.
M. LIEUTAUD M.
M. NEDELEC J.C.
M. VERJUS J.P.
M. TRILLING L.

Physique

M. VACHER M.
M. VIGNERON L.
M. LE BOT J.
Mme ROBIN née SALOMOND
M. ROBIN S.
M. LE MONTAGNER S.
M. MEVEL J.Y.
M. MEINNEL J.
M. REGENSTREIF E.
M. BRUN P.
M. LE ROUX E.
M. DUBOST

M. GUIDINI
M. HAEUSLER C.
M. ARQUES P.Y.
M. DECAMPS E.
M. NUSIMOVICI M.A.

Chimie

M. VENE J.
M. LEVAS E.
M. PELTIER D.
M. PRIGENT J.
M. JOUAN P.
M. FOUCAUD A.
M. LANG J.
M. CARRIER R.
M. GUERILLOT C.
M. KERFANTO M.
M. DABARD R.

M. GRANDJEAN D.
M. LUCAS J.
M. DUVAL J.
M. TALLEC A.

Zoologie

M. RICHARD G.
M. MAILLET P.
M. BOISTEL J.
M. RAZET P.
M. FOLLIOU R.
M. ALLEGRET P.
M. MANIEY J.
M. JÖLY J.
M. POSTEL (Professeur associé)

M. LEFEUVRE J.C.

Botanique

M. VILLERET S.
M. CLAUSTRES G.
Melle GOAS M.
M. MAGNE F.
Melle GOAS G.

Mme LEMOINE C.

Géologie

M. COGNE J.
Melle DURAND S.
M. PHILIPPOT A.

M. BOILLOT G.
M. HAMEURT J.

Le Conseiller Administratif des Services Universitaires

M. R. BOURDIGUEL

Qu'il me soit permis ici d'exprimer toute ma reconnaissance et ma gratitude à Monsieur le Professeur RAZET qui m'a suggéré ce sujet d'étude, qui a suivi de près ce travail, l'a guidé par d'innombrables conseils et qui, aujourd'hui, préside ce Jury.

Monsieur le Professeur BERGERARD a toujours fait preuve à mon égard d'une grande bienveillance et me fait le grand honneur de participer à ce Jury : je lui en suis infiniment reconnaissant.

Monsieur le Professeur ALLEGRET, lors de la préparation de mon D.E.A., m'a inculqué les premières notions d'Histoire qui m'ont été bien utiles pour entamer ce travail qu'il accepte aujourd'hui de juger : qu'il en soit ici vivement remercié.

Monsieur LEFEUVRE, Maître de Conférences, a suivi avec intérêt la rédaction de cette thèse. Il m'a prodigué de nombreux conseils et encouragements : je lui suis très reconnaissant de siéger aujourd'hui dans ce Jury.

Qu'il me soit aussi permis de remercier ma femme qui m'a beaucoup aidé dans le secrétariat de cette thèse, Mademoiselle Pitard qui a bien voulu se charger de la frappe définitive et Monsieur Steinard qui a si bien contribué à son illustration.

Au Laboratoire de Zoologie, j'ai toujours trouvé une ambiance sympathique et attentive qui a largement facilité ce travail.

Je remercie enfin tous mes amis zoologistes ou botanistes de la Faculté des Sciences de Rennes et les entomologistes de l'ORSTOM qui ne m'ont ménagé ni leurs conseils ni leurs encouragements.

- PLAN -

A - INTRODUCTION. -

- 1 - Historique. -
- 2 - Généralités sur les Symphytes. -
 - a) Caractères des imagos. -
 - b) Caractères des larves. -
 - c) Cycle biologique. -
- 3 - Lacunes dans les connaissances. -
- 4 - Présentation du travail. -
 - a) Problèmes posés. -
 - b) Espèce étudiée. -
 - c) Récolte et élevage du matériel. -
 - d) Techniques d'observation et de mesure. -

B - ETUDE DE *CROESUS septentrionalis* L. -

- 1 - Le cycle biologique et la morphologie externe des différents stades.-
 - 1°) Les adultes. -
 - 2°) La ponte, l'oeuf. -
 - 3°) Les stades larvaires. -
 - a) Valeur biométrique de la capsule céphalique. -
 - b) Caractéristiques des différents stades. -
 - c) Morphologie des différents stades. -
 - d) Physiologie du développement larvaire. -

4°) La pupaison et la métamorphose. -

- a) Les stades prénymphaux. -
- b) La nymphe. -
- c) L'éclosion imaginaire. -
- d) Discussion sur la métamorphose. -

2 - Morphologie interne et anatomie microscopique des stades larvaires. -

1°) Evolution des organes de l'alimentation et de l'excrétion durant la vie larvaire. -

- a) Le tube digestif. -
- b) Les tubes de Malpighi. -
- c) Les glandes labiales. -
- d) Le tissu adipeux. -

2°) Autres organes examinés au dernier stade larvaire. -

- a) Le système nerveux. -
- b) Les ébauches génitales. -
- c) Le tégument et les glandes vésiculaires. -

3 - La transformation des organes lors de la métamorphose. -

1°) Evolution des organes de l'alimentation et de l'excrétion. -

- a) Le tube digestif. -
- b) Les tubes de Malpighi. -
- c) Les glandes labiales. -
- d) Le tissu adipeux. -

2°) Les organes de l'adulte. -

- a) Le tube digestif. -
- b) Les tubes de Malpighi. -
- c) Les glandes salivaires. -
- d) Le tissu adipeux. -
- e) Le système nerveux. -
- f) Les organes génitaux. -
- g) Le tégument. -

C - DISCUSSION GENERALE. -

1 - La vie larvaire. -

2 - La métamorphose. -

- a) Le tube digestif. -
- b) Les tubes de Malpighi. -
- c) Les glandes labiales. -
- d) Le tissu adipeux. -

3 - Conclusion générale. -

A - INTRODUCTION. -

1 - Historique. -

Les Tenthredes ou " Mouches à scie " ont depuis longtemps attiré l'attention des entomologistes, tant par la morphologie des imagos, qui les différencie nettement des autres Hyménoptères, que par l'aspect de leurs larves, longtemps confondues avec les chenilles des Lépidoptères.

Dès 1740, REAUMUR dans les " Mémoires pour servir à l'histoire des insectes " donne de nombreuses descriptions de " Mouches à scie " ; cependant, il faut attendre le travail de KLUG (1808 - 1818) pour avoir une idée d'ensemble sur les Tenthredes. Peu après, LEPELETIER (1823) fait un essai de synthèse dans sa " *Monographia Tenthredinetarum* ". En 1837, HARTIG décrit de nombreuses espèces et les mœurs d'un bon nombre d'entre elles. Cependant, le premier ouvrage permettant la détermination pratique des Tenthredes ne sera publié qu'entre 1879 et 1882 par Ed. ANDRE ; ce travail, basé sur une très importante collection, a rendu longtemps de grands services. A la même époque, CAMERON (1882 - 1890) consacre trois volumes aux Tenthredes des Iles Britanniques. Puis, KONOW (1884 - 1907) commence la monographie de la totalité du groupe ; sa mort, survenue en 1908, ne lui permet pas de la terminer. ENSLIN, en 1912 - 1917, publie son travail, resté classique, " *Die Tenthredinoidea Mitteleuropas* ". En 1917, ROSS, en 1946, BENSON, publient des classifications rationnelles des Tenthredes. Enfin, BERLAND (1947), dans la " Faune de France " fait le point sur la systématique du groupe. C'est à cet ouvrage que nous avons emprunté la matière de cet historique. Nous y avons aussi trouvé une importante bibliographie, qui nous aura été fort utile dans l'accomplissement de ce travail. De nombreux

renseignements nous ont été également fournis par les traités de HENNEGUY (1904), de GRASSE (1951) et de IMMS (1960).

2 - Généralités sur les Symphytes. -

a) Caractères des imagos. -

Du point de vue morphologique, les Tenthredes sont considérés comme des Hyménoptères primitifs ; en effet, ils se caractérisent par un abdomen largement rattaché au thorax et une nervation alaire complète. La tête est généralement transverse, les pièces buccales étant dirigées vers le bas. Le thorax est nettement divisé en pro -, méso - et méta thorax. Le mésothorax est très développé ; quant au métathorax, réduit, il porte dorsalement deux petites callosités appelées " *cenchri*", souvent de couleur très claire, tranchant sur le reste du tégument. Les pattes sont caractérisées par la présence d'éperons apicaux ou préapicaux sur les tibias. Les ailes, nous l'avons déjà dit, possèdent une nervation complète et généralement des stigma bien développés. L'abdomen est de forme et de dimension très variables selon les espèces ; il compte neuf tergites visibles dorsalement ; ventralement, on distingue les sternites II à VII. Les sternites VIII et IX portent chez la femelle les gonapophyses formant la " scie " tout à fait comparable à la tarière des Hyménoptères térébrants, à l'aiguillon des Aculéates ou à l'ovipositeur des Orthoptères. Le sternite VIII porte les lames de la scie, le sternite IX porte deux paires d'appendices : les extérieurs ou valves forment le fourreau où rentrent les lames au repos, les internes forment la gaine qui guide les lames. L'orifice génital

situé à l'avant de la scie est recouvert par l'hypopigium. L'orifice anal est situé sous le sternite X, lui même recouvert par le sternite IX. Chez le mâle existe une plaque ventrale sous - génitale recouvrant les pièces copulatrices.

Du point de vue biologique, on ne note pas autant de particularités que chez la plupart des Apocrites. Les adultes ont en effet une vie très courte et peu active ; ils ont un vol lent et peu soutenu, ils ne sont actifs en général qu'en plein soleil, restant cachés et immobiles lorsque le temps est couvert. Ils s'éloignent peu de la plante où a vécu la larve ; ils se nourrissent de nectar et butinent sur les fleurs comme presque tous les imagos d'Hyménoptères. Leur activité, très faible, se limite à l'accouplement et à l'oviposition par la femelle ; dans ce but, elle utilise la " scie " dont les deux lames, animées d'un mouvement alternatif, entaillent les tissus végétaux avec leurs fines dents.

b) Caractères des larves. -

Les larves, éruciformes, ont une tête bien développée et un tronc de treize segments, trois paires de pattes thoraciques et six paires (ou plus) de fausses pattes abdominales. Ces larves possèdent une seule paire d'ocelles (ou stemmates) et des pièces buccales broyeuses avec des palpes maxillaires et labiaux respectivement de quatre et trois articles. Le tarse et l'ongle de chaque patte thoracique sont fusionnés en une seule pièce alors que les fausses pattes abdominales sont dépourvues de crochets. Les stigmates sont toujours présents sur le prothorax et les huit premiers segments abdominaux.

Du point de vue biologique, les larves sont bien plus actives que les adultes. Dès l'éclosion, la larve trouve à sa disposition les tissus végétaux dans lesquels les oeufs ont été déposés. Elle ronge le bord des feuilles ou bien en attaque la parenchyme en perforant la surface de la feuille. Celles qui vivent à la face inférieure des feuilles s'enroulent au repos sur elles mêmes ; dérangées, elles se laissent brusquement tomber au sol (parmi les espèces que nous avons pu observer, c'est le cas d'*Empria pulverata* Retzius et d'*Eriocampa ovata* L.). Celles qui rongent le bord des feuilles comme *Croesus septentrionalis* L. et *Hemichroa crocea* Geoffroy, tiennent celui ci entre leurs mandibules ; elles ont généralement la partie postérieure du corps relevé ou bien elles se mettent dans cette position quand on les inquiète. Ceci est interprété comme une attitude de défense au cours de laquelle font saillie les glandes vésiculaires abdominales qui rejettent alors de l'hémolymphe.

c) Cycle biologique. -

Les oeufs sont pondus au nombre d'une ou plusieurs centaines dans les feuilles ou les tiges des végétaux. L'oeuf, ovoïde, augmente considérablement de taille après la ponte, sans doute par osmose des liquides provenant de la plante - hôte. La larve éclot quelques jours après la ponte mais chez certaines espèces elle entre en diapause et passe ainsi tout l'hiver. Le nombre de stades larvaires est variable. La larve ayant terminé son développement tisse son cocon qui est, soit aérien, soit, plus communément, situé dans le sol. La larve se transforme alors en nymphe puis en adulte et sort du cocon

en le rompant suivant une ligne de moindre résistance. L'accouplement de courte durée se fait " dos à dos ". On connaît cependant chez les Tenthredes de nombreux cas de parthénogénèse. Lorsqu'il n'y a qu'une génération, l'activité de l'espèce s'étend du printemps à l'automne, l'hiver étant passé en diapause. Mais, le plus souvent, on note deux générations, une génération de printemps et une génération d'été dont les larves passeront l'hiver en diapause. Plus rarement, on rencontre trois générations. C'est le cas en particulier de *Croesus septentrionalis*, dont nous étudierons en détail le cycle. Notons enfin que chez certaines espèces la diapause hivernale se passe à l'état imaginal ou encore à l'état d'oeuf.

3 - Lacunes dans les connaissances. -

La systématique et le cycle biologique des Tenthredes sont, nous venons de le voir, bien connus dans l'ensemble. Il importe en effet pour les cultures de connaître la date d'apparition et le nombre des diverses générations ainsi que les espèces en cause. Les larves ont été particulièrement bien étudiées du point de vue morphologique, mais aussi du point de vue éthologique et surtout biométrique. Tout au long de notre étude nous citerons des travaux effectués dans ces différentes branches en les comparant à nos propres observations sur *Croesus septentrionalis*.

En ce qui concerne l'étude histologique des différents organes aux différents stades, nous relevons par contre de nombreuses lacunes. Seuls, le tissu adipeux et les glandes séricigènes ont été étudiés chez quelques espèces. Par contre, le tube digestif et les tubes de Malpighi n'ont fait l'objet d'aucun travail ni au cours de la vie larvaire, ni durant la métamorphose.

Les larves de Tenthredes étant très différentes de celles des autres Hyménoptères, il nous a paru intéressant d'entreprendre cette étude.

4 - Présentation du travail. -

a) Problèmes posés. -

Ce qui attira tout d'abord notre attention sur les Hyménoptères symphytes, fut l'existence, chez certaines de leurs larves, d'un système malpighien cryptonéphridié rappelant celui des chenilles de Lépidoptères, des larves d'Homoptères ou de Planipennes, et des Coléoptères. Notre travail dans un premier temps porta donc sur l'étude de l'anatomie microscopique du système malpighien larvaire de quelques symphytes (*Croesus septentrionalis* L., *Hemichroa crocea* Geoffroy, *Empria pulverata* Retzius). Il nous parut intéressant par la suite d'étendre cette étude du moins pour une espèce (*Croesus septentrionalis*) à l'ensemble du cycle biologique post - embryonnaire. Finalement, nous fûmes conduits à étudier tout au long du développement larvaire et au cours de la métamorphose l'évolution du tube digestif et de ses annexes (tubes de Malpighi, glandes labiales), auxquelles il convient d'ajouter le tissu adipeux.

b) Espèce étudiée. -

Nous avons choisi d'étudier *Croesus septentrionalis* L. pour des raisons purement pratiques. C'est en effet une espèce très fréquente sur les Aulnes et de plus très abondante. La grande taille des larves au dernier stade permet en outre une étude plus précise de l'anatomie interne et en particulier du système cryptonéphridié.

Cette espèce est aisément identifiable. D'une part, le genre *Croesus* Leach, 1817, se reconnaît aisément à la dilatation des métatarses III et de l'extrémité des tibias III, d'autre part, les deux autres espèces françaises du genre *Croesus*: (*Croesus latipes* et *Croesus varus*) ont des larves très différentes de celles de *Croesus septentrionalis* ce qui est précieux, les adultes étant par contre très semblables.

c) Récolte et élevage du matériel. -

Nos récoltes de matériel ont été faites à Rennes, sur les berges du canal ST Martin, du 1er septembre 1968 au 30 septembre 1970. Ce canal est bordé en grande partie d'*Alnus glutinosa* sur lesquels sont pondus les oeufs, puis se nourrissent les larves de plusieurs espèces de Tenthredes. Au cours de nos prospections, nous avons aussi noté la présence de *Croesus septentrionalis* L., d'*Empria pulverata* Retzius, de *Hemichroa crocea* Geoffroy, et d'*Eriocampa ovata* L. La récolte des larves est très facilitée en particulier pour *C. septentrionalis* et *H. crocea* car celles ci vivent en groupe sur les feuilles, et dans les jeunes stades, il n'est pas rare qu'une seule feuille supporte une cinquantaine de larves. Par contre, les larves d' *E. pulverata* et d'*Er. ovata* vivent à la face inférieure des feuilles et on ne rencontre guère plus de trois ou quatre larves sur une même feuille.

Ces larves, ramenées au laboratoire, étaient placées dans une cage disposée comme l'indique la figure 1.

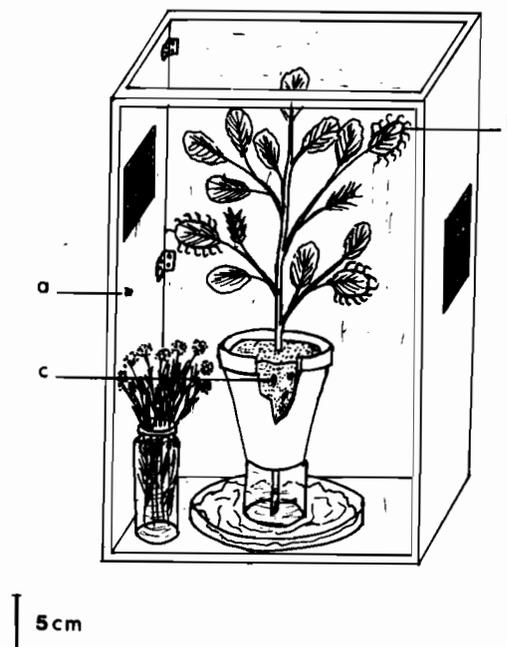


Figure 1 - Cage d'élevage . a., adulte ; c., cocon ; L., larves.

Dans la boîte de Petri, sous le récipient où trempe la branche d'Aulne, est placée une feuille de papier filtre imbibée d'eau, ce qui permet d'humidifier suffisamment l'air de la cage. Des fleurs placées dans un pot permettent aux adultes de butiner durant quelques jours. Une seule de ces cages permet d'élever facilement une centaine de larves. La branche d'Aulne peut rester dans la cage plus d'une semaine sans se flétrir. Lorsque les larves ont terminé leur développement, elles s'enterrent et filent un cocon d'où ~~elles~~ ^{les adultes} ressortent après la mue imaginale. Dès l'apparition des premiers adultes, il est possible de retirer les cocons du pot de terre pour en observer le contenu. Ceci permet d'obtenir des larves ou des prénymphe plus ou moins proches de la nymphose, des nymphes et des adultes sur le point d'éclore. Malheureuse-

ment, il n'est pas possible de noter avec plus de précision l'âge des pré-nymphes ou des nymphes, car, pour un même lot de larves, on observe une assez grande latitude dans la vitesse de développement dans nos conditions d'élevage, celle-ci pouvant être sous la dépendance de très nombreux facteurs.

Nous avons réalisé l'élevage des larves d'automne comme celui des larves de printemps et d'été, mais, durant tout l'hiver et jusqu'au mois de mai, le pot de terre contenant les cocons a été laissé à l'air libre au dehors, subissant ainsi les mêmes conditions atmosphériques que dans la nature, à peu de choses près. Du mois de mai au mois d'octobre, l'élevage a été réalisé au laboratoire. Il était alors nécessaire d'arroser assez souvent la terre, d'une part, pour maintenir la branche d'Aulne en vie, d'autre part, pour préserver les cocons d'une sécheresse trop sévère. Le milieu naturel de ces cocons est en effet une terre humide même en plein été, l'eau du canal diffusant vers les berges. De tels facteurs ne sont pas négligeables. D'ailleurs, DAVIAULT (1947) a montré l'action de la température et de l'humidité sur la biologie d'une autre Tenthrede, *Pristiphora geniculata* Hartig, et OHNESORGE (1959) a montré chez une espèce voisine, *Pristiphora abietina* Christ, l'importance de la température sur le développement de la prénymphe dans le cocon.

d) Techniques d'observation et de mesure. -

En vue des études de morphologie externe et interne, les adultes, les nymphes et les larves sont tués au chloroforme puis disséqués dans du Ringer à 0° C. Lorsque des organes sont prélevés en vue d'une étude histologique ou d'un montage *in toto*, ils sont immédiatement fixés dans du Carnoy à basse

température (4 à 5°) durant un temps variant de quelques heures à une journée selon l'importance des pièces. Pour étudier l'anatomie interne et avoir une connaissance topographique complète des différents stades, il est très intéressant d'obtenir des coupes de l'insecte en entier. Pour obtenir une bonne fixation de telles pièces, atteignant pour les larves au dernier stade de 2,5 cm de longueur et 5 mm de diamètre, le tout entouré d'une cuticule imperméable, il est nécessaire d'utiliser le liquide de Duboscq - Brazil, après avoir pratiqué une légère incision dans la cuticule. Après une telle fixation, nous avons pu obtenir des coupes de 5 μ de bonne qualité de tous les stades depuis l'oeuf jusqu'à l'adulte. Certaines pièces plus dures ont pu être coupées de façon satisfaisante après trempage du bloc de paraffine quelques heures dans de l'eau ordinaire, après avoir cependant entamé l'objet. Les coupes ont subi une coloration trichromique à l'hématoxyline d'ERLISCH (10 mn), au ponceau de xylidine (30 sec.) et au vert de lumière (30 sec.). Cette coloration permet d'obtenir des noyaux rouge brun, un cytoplasme rose, le tissu conjonctif est vert. Des montages *in toto* du tube digestif, des tubes de Malpighi, des glandes labiales, du système nerveux et des organes génitaux ont été effectués après coloration au réactif de Schiff puis au vert lumière.

En ce qui concerne les mensurations des différents stades (capsule céphalique, longueur du corps), nous avons utilisé un compas muni d'un cadran à lecture directe pouvant donner le vingtième de millimètre et d'un cadran totalisateur permettant d'enregistrer une longueur de 25 millimètres, mis au point par M.P.J. GAUGE et TOOL Cie de Birmingham. Les pesées des larves ont

été effectuées sur une balance METTLER B₅ . Tous nos dessins ont été faits à la chambre claire (tube à dessin de C. Zeiss) les échelles ont été établies en dessinant, à chaque grossissement, une règle graduée pour la binoculaire, et un micromètre objectif pour le microscope.

B - ETUDE DE *CROESUS SEPTENTRIONALIS* L.1 - Le cycle biologique et la morphologie externe des différents stades. -

Les cycles biologiques de très nombreuses espèces de Tenthredes ont été décrits. Il serait ici fastidieux et inutile de vouloir tous les citer et encore plus de les comparer au cycle de *Cr. septentrionalis*. Nous citerons simplement pour mémoire les plus récents de ces travaux, ceux de ARRU (1963), sur *Heterarthrus ochrodus* Klug, de FENILI (1965) sur *Monophadnus longicornis* Hartig, de SHIRKE, RAWAT et DHAMDHERE (1968) sur *Athalia proxima* Klug et enfin de EIDT (1969) sur les Tenthredes du genre *Cephalcia*.

Nous avons déjà noté que, chez les Tenthredes, on trouve des espèces univoltines, bivoltines et plus rarement trivoltines. La diapause hivernale se passe généralement à l'état de larve. *Cr. septentrionalis* est une espèce trivoltine à diapause hivernale. C'est la larve déjà modifiée en " Eonymphe ", terme que nous définirons par la suite, qui passe l'hiver en diapause. Dans le tableau I est indiquée la succession de générations que nous avons observée durant une année. Les dates indiquées sont, bien entendu, des dates moyennes. Les éclosions d'adultes se succèdent durant la presque totalité du mois de mai ; la vie très courte des imagos permet de le vérifier aussi bien en élevage que dans la nature. Il en résulte un chevauchement continu des générations, qui fait que l'on peut rencontrer à la même époque des adultes et des larves. L'intervalle d'un mois séparant les générations permet cependant de savoir à quelle génération on a affaire. En 1968, les dernières larves que nous avons récoltées se sont empupées aux environs du 20 octobre, donc avec 15 jours de retard sur la moyenne.

CYCLE BIOLOGIQUE ANNUEL DE *CROESUS SEPTENTRIONALIS* L.

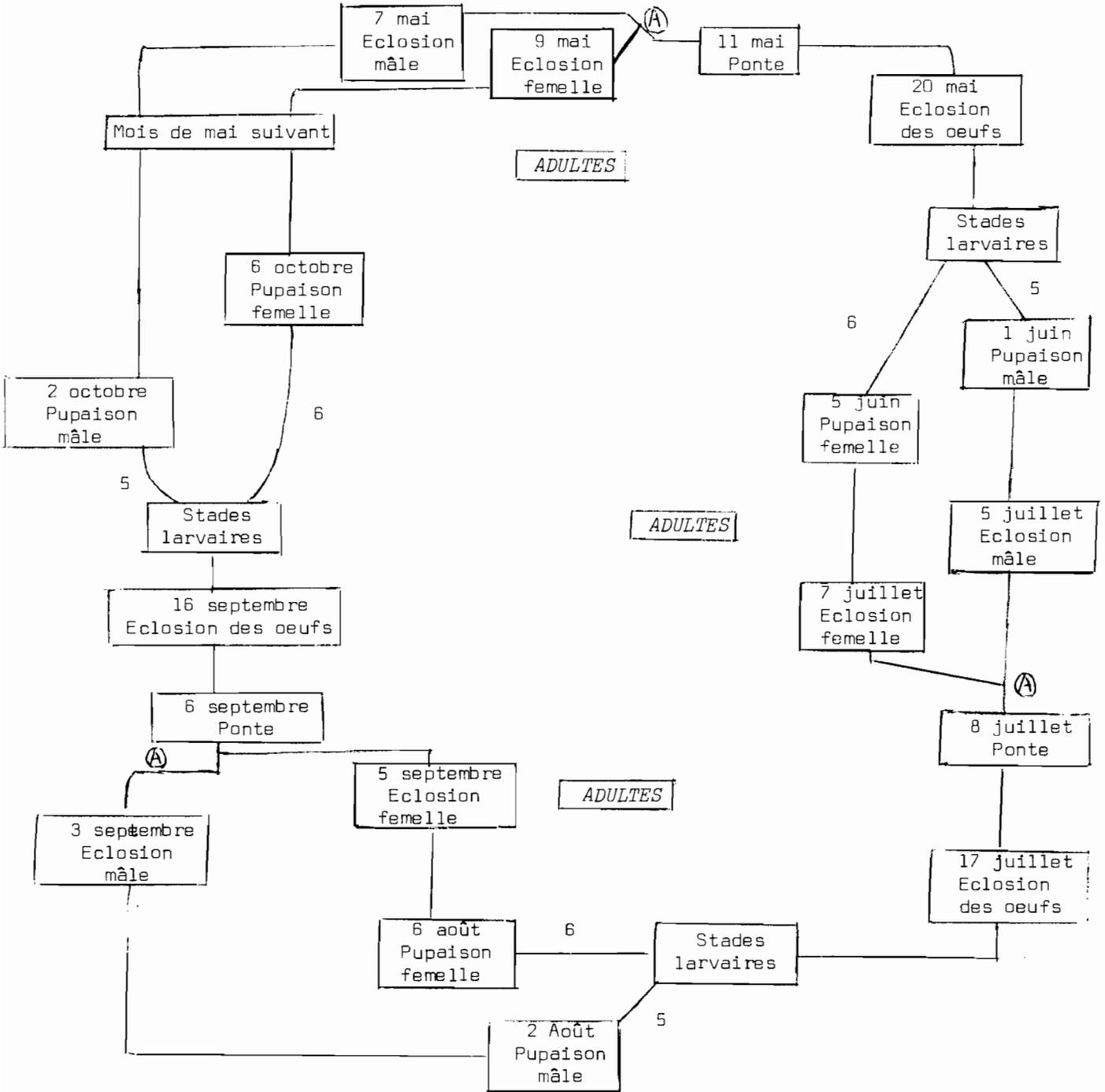


TABLEAU I - (A) = accouplement

LYONS et GRIFFITHS (1962) ont étudié le développement de *Neodiprion sertifer* Geoffroy, à l'intérieur du cocon et ils ont pu observer que, dans ce cas, il y a une régulation dans la durée de la diapause hivernale permettant aux larves qui se sont empupées avec plusieurs semaines de retard, d'éclore cependant à la même époque que les autres.

Les stades correspondants des trois générations de *Cr.septentrionalis* sont identiques; nous décrirons donc uniquement la génération la plus complexe, celle d'hiver, qui se différencie des deux autres par la présence de la diapause hivernale.

1°) Les adultes. -

En dehors des pièces génitales, les femelles (fig. 2) et les mâles (fig. 3) se distinguent aisément par la taille. En général, le mâle mesure 7 mm depuis la base des antennes jusqu'à l'extrémité de l'abdomen, et les femelles 10 mm. De plus, l'abdomen des femelles est très distendu par le développement des ovaires. Mâle et femelle ont une tête et un thorax noirs. La tête, transverse, porte sur les côtés deux gros yeux composés ovales, légèrement saillants et trois ocelles à l'arrière des antennes de neuf articles, noires chez la femelle, plus pâles chez le mâle. Les pièces buccales ne présentent aucune particularité. Sur le métathorax, rappelons la présence des " cenchri ", petites callosités blanches, bien visibles sur la figure 3b. Les ailes antérieures ont un stigma bien développé sous lequel se trouve la cellule radiale non divisée, ce qui est caractéristique de la sous-famille

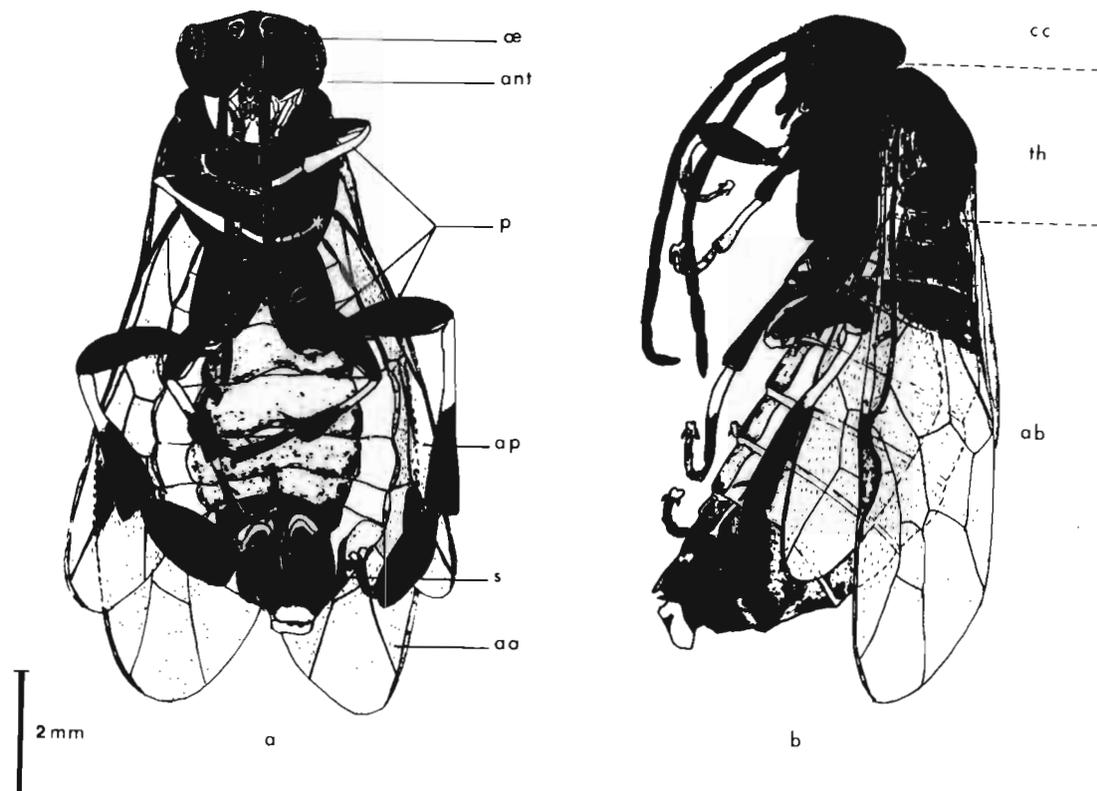


Fig. 2 - Adulte femelle. a) vue ventrale ; b) vue latérale

a.a., aile antérieure ; ab., abdomen ; ant., antenne ;

a.p., aile postérieure ; c.c., capsule céphalique ; œ., œil ;

p., patte ; s., scie ; th., thorax.

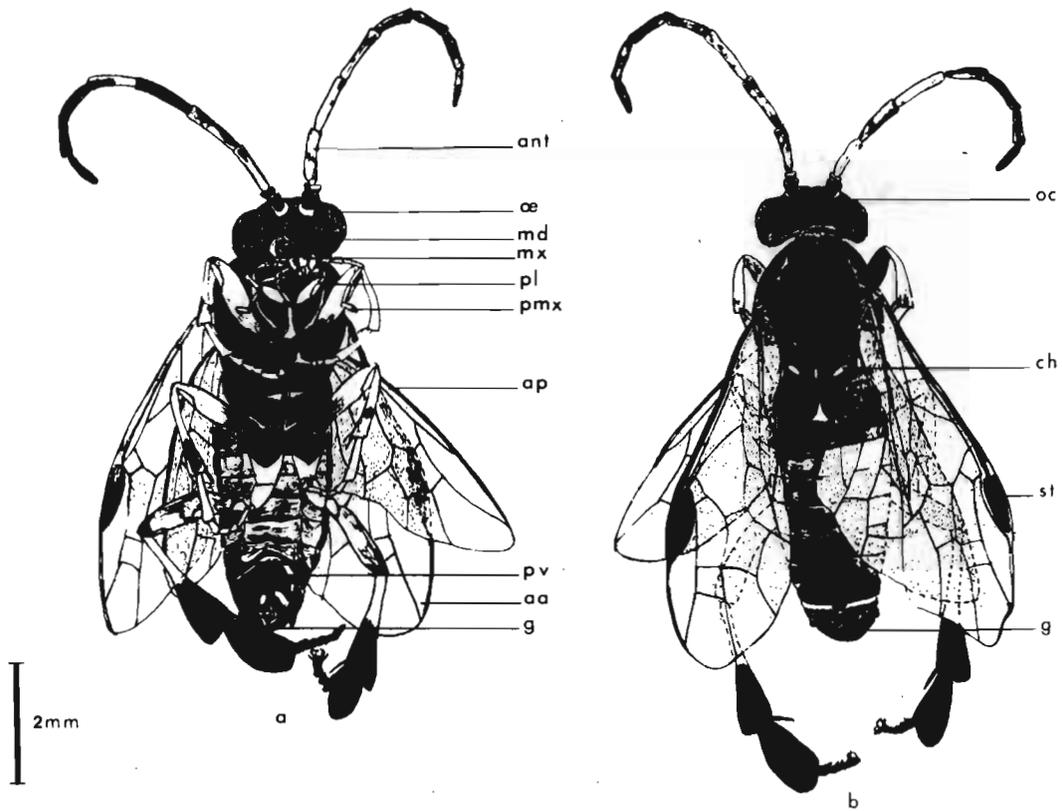


Fig. 3 - Adulte mâle. a) vue ventrale ; b) vue dorsale

a.a., aile antérieure ; ant., antenne ; a.p., aile postérieure ; ch., chencri ;
 g. genitalia ; md., mandibules ; mx., maxilles ; oc., ocelle ; œ., oeil composé ;
 p.l., palpe labial ; p.mx., palpe maxillaire ; p.v., plaque ventrale ; st., stigma

des *Nematinae* à laquelle appartient le genre *Croesus*. Les pattes possèdent des éperons apicaux aux tibias. Les métatarses III et l'extrémité des tibias III sont fortement dilatés ce qui, nous l'avons vu, permet de reconnaître facilement le genre *Croesus*. L'abdomen est orange du troisième au septième segment, les premiers et les derniers segments étant noirs. Nous n'étudierons pas ici la morphologie des pièces génitales mâles ou femelles qui ne diffèrent guère selon les espèces et qui ont fait chez les Tenthredes l'objet de nombreux travaux de SNODGRASS (1933 et 1941), de D'ROZARIO (1942), de GUSTAFSON (1950) et de IUGA (1967 et 1965).

2°) La ponte, l'oeuf. -

L'accouplement se fait dos à dos et est de courte durée. La ponte a lieu quelques heures après l'accouplement ; la femelle meurt immédiatement après. Le mâle peut s'accoupler à plusieurs reprises ; cependant, sa durée de vie n'excède pas une semaine. Lors de la ponte, la femelle vole de branche en branche à la recherche d'un endroit favorable. Sitôt trouvé, elle incise à la face inférieure de la feuille une nervure latérale ou la nervure médiane, et y dépose quelques oeufs en une rangée (fig. 4) puis elle choisit une autre feuille et recommence le même manège. Au moment de l'oviposition, l'incision est peu visible, mais, peu à peu, l'incision s'élargit avec l'augmentation de taille de l'oeuf. De plus, sur les bords de l'incision, les tissus végétaux brunissent et rendent celle-ci très visible. Lors d'une ponte normale, les oeufs sont au nombre d'une centaine ; cependant, en cage, nous n'avons

jamais obtenu que des pontes très faibles de 3 à 10 oeufs. Il pourrait dans ce cas s'agir d'oeufs parthénogénétiques ;, car on sait que le nombre d'oeufs est alors particulièrement réduit. CAMERON (1881 et 1884) signale ce phénomène dans de nombreuses espèces de Tenthredinidae dont *Cr. septentrionalis* où la parthénogénèse est arrhénotoque. Il ne s'agit certes là que d'une hypothèse, car on pourrait aussi penser que le peu d'importance de la ponte s'explique par des raisons biologiques ou éthologiques. L'accouplement pas plus que la nutrition de la femelle n'est nécessaire au déclenchement de l'ovogénèse, celle-ci étant déjà terminée au moment de l'éclosion imaginale.

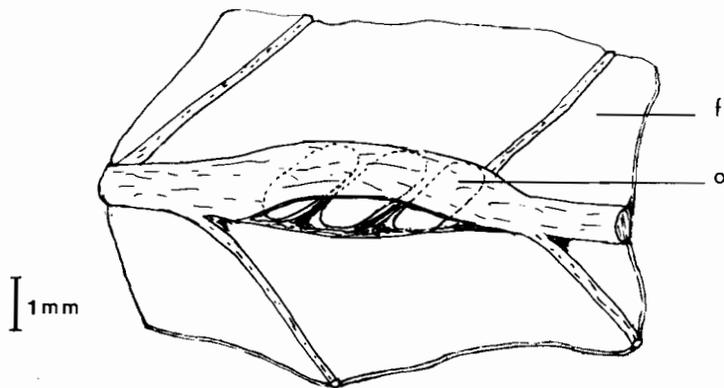


Fig. 4 - Ponte de *Croesus septentrionalis* L.

f., feuille ; o., oeuf.

Ce fait a d'ailleurs été signalé chez de nombreuses espèces de Tenthredes et en particulier chez *Aglaostigma aucupariae* Klug par LE BERRE, CHEVIN et BOULAY (1968). Seules, des raisons éthologiques semblent donc intervenir ici, la femelle n'ayant pas un choix suffisant de lieux de ponte sur une seule branche d'aulne. Chez les Tenthredes, l'oviposition est en fait une succession de plusieurs pontes, la femelle déposant ses oeufs un à un ou par petits nombres. GHENT (1959) a étudié l'oviposition dans le genre *Neodiprion* et en particulier celle de *N. sertifer* Geoffroy. Il note dans le genre *Neodiprion* trois modes de ponte différents. L'oviposition a lieu dans tous les cas dans les ^{arçuelles}(~~épines~~) de conifères, certaines espèces pratiquent une seule incision par ^{arçuelle}(~~épine~~) soit au bas ou au milieu de celle ci et y déposent un seul oeuf avant de passer à une autre ^{arçuelle}(~~épine~~). D'autres espèces, dont *N. sertifer*, pratiquent une rangée régulière d'incisions sur une même ^{arçuelle}(~~épine~~), déposant un oeuf dans chaque incision. Plus proche de la ponte de *Croesus septentrionalis*, est celle de *Hemichroa crocea* décrite par HOPPING (1937) ; la femelle dépose ses oeufs à la face inférieure des feuilles dans la nervure médiane, mais, contrairement à ce qui se passe pour *Cr. septentrionalis*, les deux côtés de la nervure médiane sont ici utilisés de l'apex à la base de la feuille. L'oviposition présente parfois des caractères biologiques intéressants. C'est le cas chez *Aglaostigma aucupariae*. La femelle, qui pond dans les tiges d'un Galium incise préalablement la tige sur une grande largeur, avant de pondre au dessous de cette incision. Les auteurs cités,

LE BERRE, CHEVIN et BOULAY (1968) ont alors observé que si expérimentalement on fait pondre la femelle sans entaille préalable, les larves ne peuvent plus sortir lors de l'éclosion des oeufs. En effet, l'incision préalable empêche la lignification des tissus végétaux et la formation autour des oeufs d'un manchon de bois secondaire.

Au moment de la ponte, l'oeuf mesure 1 mm de long et 0,5 mm de diamètre. Ceci est une taille très moyenne car si les oeufs de *Hemicnroa crocea* ne font que 0,9 mm sur 0,34 mm (HOPPING, 1937) et ceux de *Heterarthrus ochropodus* 0,50 mm sur 0,25 mm (ARRU, 1963), par contre ceux d'*Aglaostigma occipitosa* atteignent 1,7 mm sur 0,6 mm, ceux d'*Arge similis* 1,5 mm sur 0,7 mm et ceux de *Pamphilius lucidus* 1,4 sur 0,6 mm (ANDO et OKADA, 1958). L'oeuf va ensuite croître jusqu'à l'éclosion de la larve pour atteindre avant l'éclosion 1,5 mm sur 0,75 mm. Cette croissance de l'embryon à l'intérieur du chorion élastique reste encore mal expliquée malgré les travaux de ANDO et OKADA (1958) sur l'embryologie d'*Aglaostigma occipitosa* Malaise, de IVANOVA - KAZAS (1960) sur *Pontania capreae* L., et de FAROOQI (1963) sur *Athalia proxima* Klug. Nous n'avons pas nous même étudié le développement embryonnaire de *Cr. septentrionalis* ; signalons cependant qu'ANDO et OKADA (1958) ont constaté que, malgré certaines différences, le développement embryonnaire des Symphytes se rapproche plus de celui des Lépidoptères que de celui des Hyménoptères Apocrites. Le développement embryonnaire de *Cr. septentrionalis* est assez rapide puisqu'il ne dure qu'une dizaine

de jours en élevage comme dans la nature. Le développement embryonnaire d'*Aglaoostigma occipitosa* dure 12 jours à 20 ° (ANDO et OKADA, 1958), celui de *Heterarthrus ochropodus* Klug 12 à 20 jours dans la nature (ARRU, 1963, celui d'*Empria tridens* Kon 12 à 17 jours au laboratoire et celui d'*Empria abdominalis* F. 7 à 11 jours au laboratoire (MILES, 1936). C'est donc cette dernière espèce qui se rapproche le plus de *Cr. septentrionalis* pour la durée du développement embryonnaire. Peu avant l'éclosion, la larve est encore transparente, les pièces buccales sont encore molles, mais sont déjà fonctionnelles ; on peut observer à travers le chorion le mouvement des mandibules. Les pattes sont également bien différenciées et on reconnaît facilement les trois segments thoraciques et les dix segments abdominaux (Fig. 5 a - b).

3°) Les stades larvaires. -

a) Valeur biométrique de la capsule céphalique.

Pour différencier les stades larvaires, nous avons utilisé la méthode classique de mensuration des capsules céphaliques. C'est DYAR (1890) qui, le premier, utilisa cette méthode pour les larves de Lépidoptères. Cette méthode reprise ensuite pour les Symphytes allait poser quelques problèmes. Chez les Lépidoptères, la croissance de la larve et de la capsule céphalique suivent une progression géométrique régulière et le coefficient de croissance ou coefficient de DYAR reste constant durant toute la vie lar-

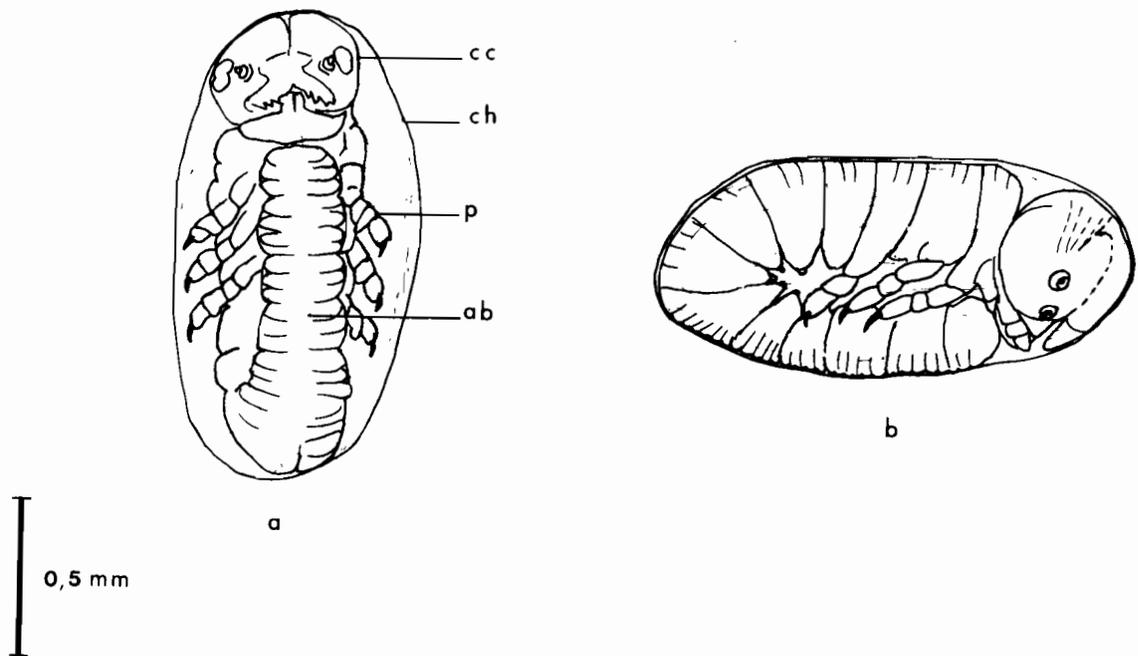


Fig. 5 a - b - Oeuf contenant l'embryon a) vue ventrale b) vue latérale.

ab., abdomen ; c.c., capsule céphalique ; ch., chorion ; p., patte.

vaire. Chez les Symphytes, SLAMA et JANDA (1960) ont montré qu'il existe en fait deux types principaux de croissance de la capsule céphalique, soit une croissance selon une progression géométrique comme pour les Lépidoptères, soit seulement un accroissement linéaire de la largeur de la capsule céphalique, et, dans ce cas, le coefficient de croissance diminue constamment durant la vie larvaire. Pour de nombreuses espèces de Tenthredes, la croissance de la capsule céphalique est en fait très irrégulière et, selon MILES (1931), la règle de DYAR peut dans certains cas n'être applicable qu'au début de la vie larvaire des Tenthredes, pour les derniers stades, l'influence du sexe et l'existence d'un stade préupal rendant la croissance de la larve irrégulière. Cependant, selon SCHELD (1934) et GHENT (1956), les irrégularités ne sont pas dues à la différenciation sexuelle mais à la longueur des stades et à de nombreux facteurs physiologiques. De plus, SCHELD (1934) a étudié chez trois espèces de *Neodiprion* la variation de taille des capsules céphaliques pour un même stade ; aux premiers stades, la variation est très faible ; elle augmente ensuite pour les derniers stades. Les irrégularités de croissance empêchent donc de considérer les mensurations de capsules céphaliques comme seul critère de différenciation des stades larvaires, c'est pourquoi nous y avons joint la longueur et le poids du corps.

b) Caractéristiques des différents stades. -

Nous avons rassemblé dans le tableau II les caractéristiques des différents stades. Pour chaque stade, nous avons mesuré une vingtaine d'individus et nous avons indiqué dans le tableau les valeurs extrêmes que nous avons obtenues ainsi que la moyenne calculée sur les vingt mesures.

| STADES | DUREE jours | LARGEUR DE LA CAPSULE CEPHALIQUE (mm) | MOYENNE (mm) | COEFFICIENT DE CROISSANCE | LONGUEUR DU CORPS (mm) | MOYENNE (mm) | COEFFICIENT DE CROISSANCE | POIDS DU CORPS (mm) | MOYENNE (mg) | COEFFICIENT DE CROISSANCE |
|----------|----------------|--|-----------------|------------------------------|------------------------------|-----------------|------------------------------|----------------------------------|------------------|------------------------------|
| 1 ♂ ♀ | 3 | 0,49 - 0,51 | 0,50 | - | 2,5-3,6 | 3 | - | - 0,6 * - 0,9 * - 1,6 * | 1,03 | - |
| 2 ♂ ♀ | 2 | 0,77 - 0,81 | 0,79 | 1,58 | 4,2-6,4 | 5 | 1,66 | - 3,0 * - 6,6 * | 4,8 | 4,64 |
| 3 ♂ ♀ | 2 | 0,95 - 1,20 | 1,09 | 1,38 | 7,7-9,3 | 8,1 | 1,62 | - 12,8 * - 24,0 * | 18,4 | 3,83 |
| 4 ♂ ♀ | 2 | 1,35 - 1,45 | 1,43 | 1,31 | 11 - 13,5 | 12,3 | 1,52 | - 43 * - 54 * | 48,5 | 2,63 |
| 5 ♂ ♀ | 3 | 1,70 - 1,90 | 1,79 | 1,25 | 15,8 - 19 | 17,5 | 1,42 | - 73 * - 84 * - 62 * 95 | ♂ ♀ 73 84 | ♂ ♀ 1,50 1,73 |
| 6 ♀ | 4 | 2,15 - 2,35 | 2,21 | 1,23 | 22,6 - 25 | 23,8 | 1,36 | - 110 - 130 - 130 - 100 | 117,5 | 1,39 |

TABLEAU II - * d'après JANDA (1961)

Nous avons enfin indiqué le coefficient de croissance, calculé pour chaque stade en divisant la moyenne obtenue par la moyenne obtenue au stade précédent. En plus de nos mesururations personnelles, nous avons emprunté à JANDA (1961) les données sur le poids du corps de la larve à chaque jour du développement larvaire.

Toutes ces données nous ont permis d'établir trois graphiques (fig. 6 - 7 - 8) représentant la croissance de la capsule céphalique, la croissance du corps et la croissance en poids de *Cr. septentrionalis* au cours du développement larvaire. Sur ces graphiques, nous avons représenté par un trait continu les courbes de croissance et par un pointillé les courbes des coefficients de croissance. En ce qui concerne la capsule céphalique et la longueur du corps, nous donnons une courbe commune pour les mâles et les femelles, qu'il n'est pas possible de différencier. Rappelons cependant que les mâles ont cinq stades larvaires et les femelles six. Par contre, en ce qui concerne le poids du corps, il est possible au cinquième stade de séparer les mâles des femelles, les mâles cessant de se nourrir un jour avant la pupaison.

Les graphiques ainsi obtenus permettent de constater que, dans tous les cas, on observe une baisse constante du coefficient de croissance au cours de la vie larvaire. La croissance larvaire de *Cr. septentrionalis* n'obéit donc pas à la règle de DYAR et on peut considérer que sa croissance est linéaire et ne suit pas une progression géométrique. Nous pouvons également constater, comme SCHELD (1934), que les variations faibles au premier stade augmentent

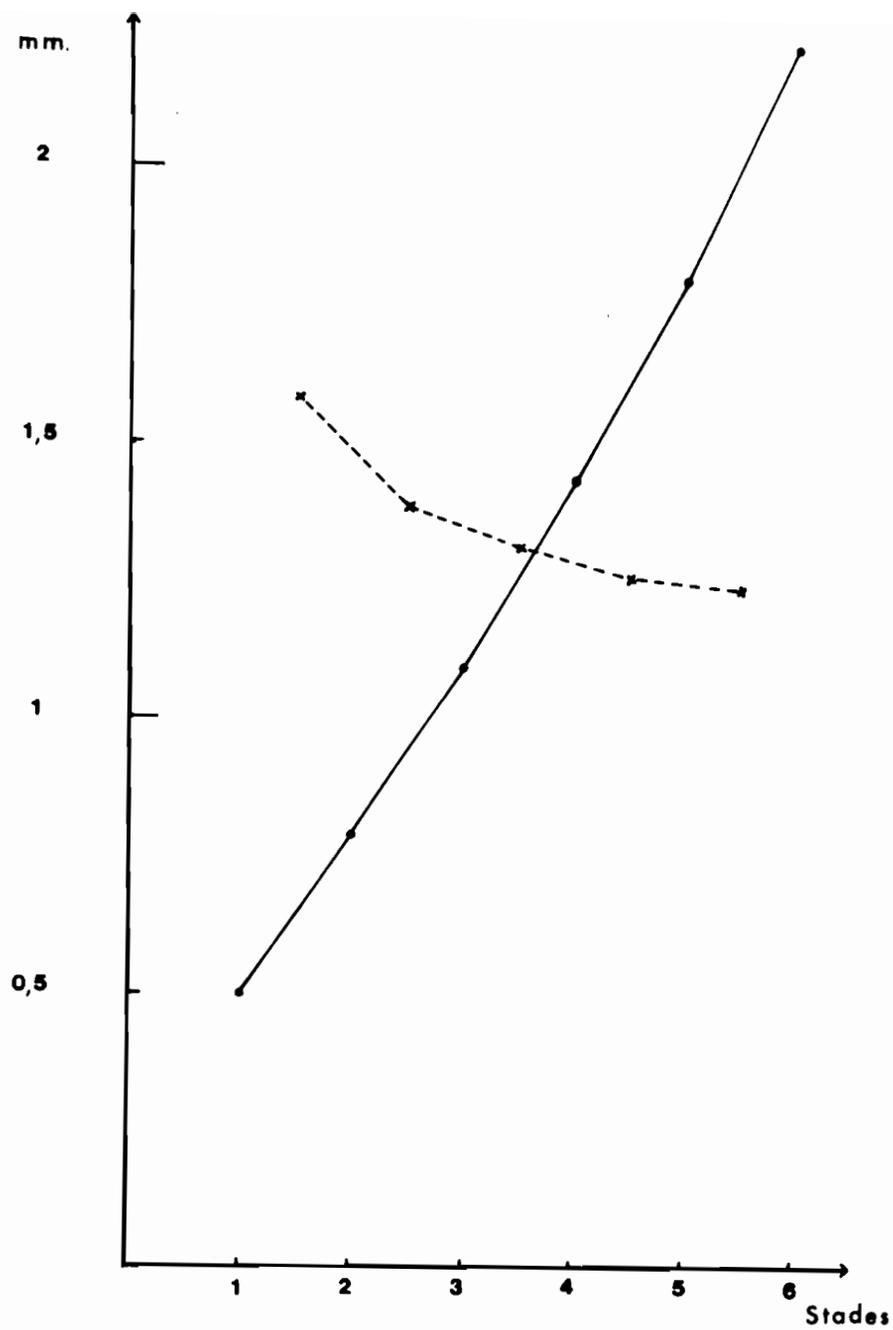


Fig. 6 - Croissance de la capsule céphalique durant la vie larvaire. -

- en abscisse : largeur de la capsule céphalique (mm.)
- en ordonnée : les stades larvaires
- en trait plein : courbe de croissance de la capsule céphalique
- en pointillé : variation du coefficient de croissance

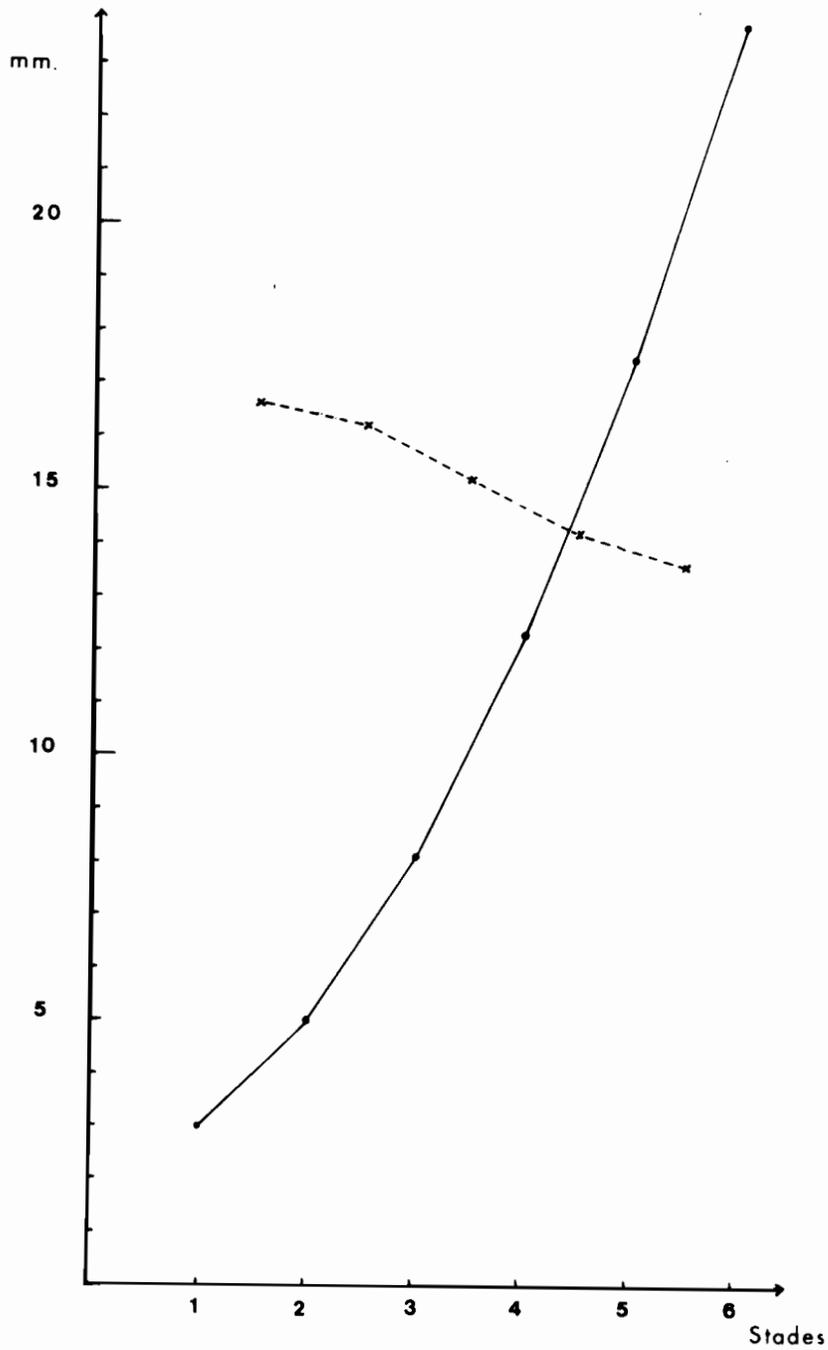


Fig. 7 - Croissance du corps durant la vie larvaire. -

- en abscisse : longueur du corps (mm.)
- en ordonnée : les stades larvaires
- en trait plein : courbe de croissance du corps
- en pointillé : variation du coefficient de croissance.

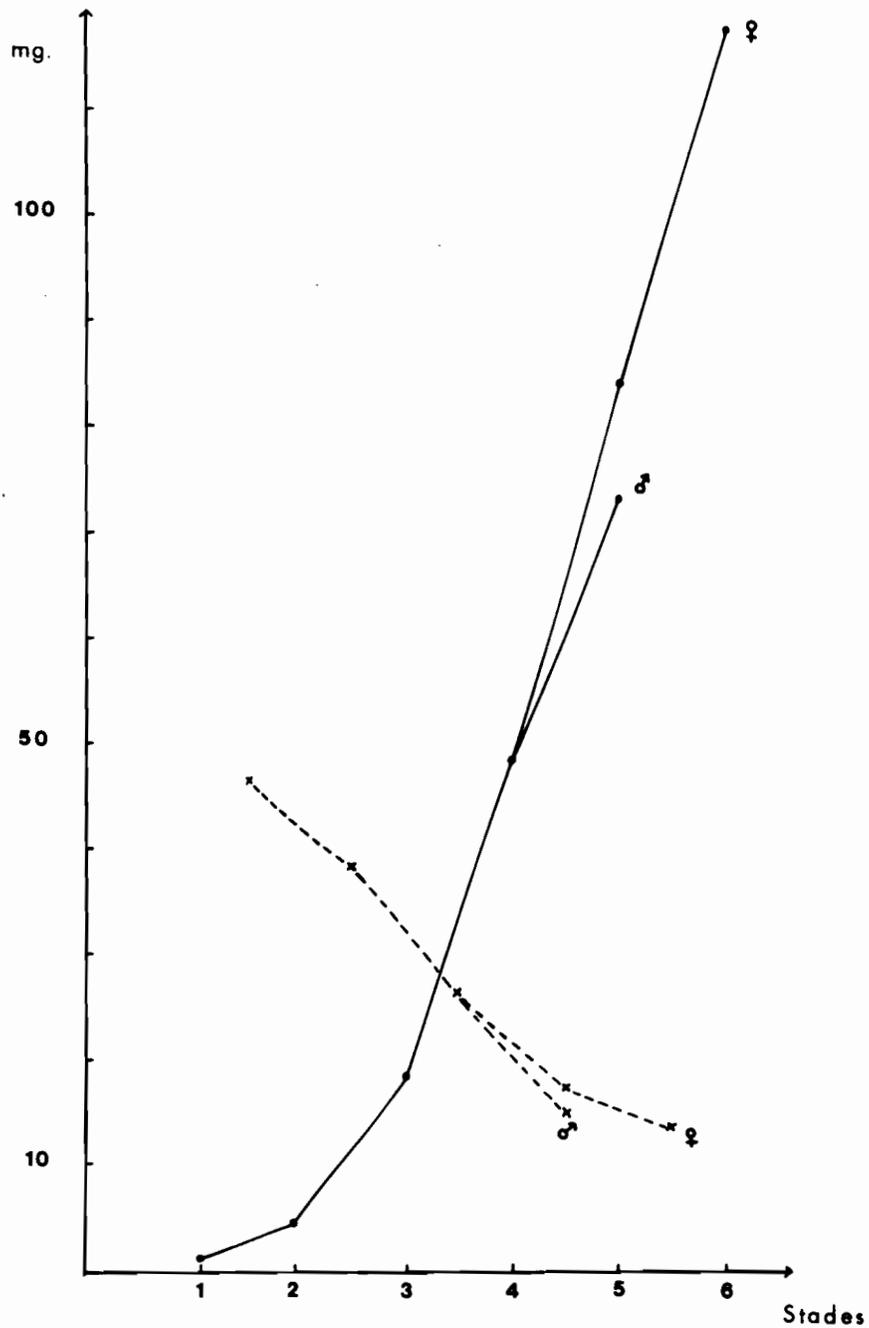


Fig. 8 - Augmentation de poids du corps durant la vie larvaire. -

- en abscisse : poids du corps (mg.)
- en ordonnée : les stades larvaires
- en trait plein : courbe de croissance du poids du corps
- en pointillé : variation du coefficient de croissance.

durant les derniers stades, mais il est évidemment très difficile d'interpréter cela comme une différenciation sexuelle ou comme une somme d'irrégularités dues à de nombreux facteurs physiologiques.

c) Morphologie des différents stades. -

Lors de l'éclosion, les larves néonates quittent la nervure où avait eu lieu la ponte, pour commencer à se nourrir. Tout d'abord blanchâtres, elles se pigmentent en quelques heures. La capsule céphalique se pigmente la première, puis la cuticule entière prend une couleur jaune grisâtre (fig. 9). A ce stade, les larves se nourrissent au centre de la feuille, alors qu'ensuite on ne les trouve que sur le pourtour. En ce qui concerne la capsule céphalique, on distingue très bien les deux stemmates bordées de noir, les deux antennes courtes (4 articles), le front, le labre, les mandibules, les palpes maxillaires (4 articles) et les palpes labiaux (3 articles). Nous n'insisterons pas plus ici sur la description des pièces buccales et des organes sensoriels ; en effet, il existe de nombreux travaux de morphologie et d'anatomie traitant de cette question chez les larves de Symphytes. PARKER (1935), en particulier, a étudié l'anatomie de la larve de *Pseudoclavellaria americana* L. insistant en particulier sur la région céphalique et la musculature des pièces buccales. En ce qui concerne le reste du corps, rappelons simplement qu'il y a trois segments thoraciques portant chacun une paire de pattes et dix segments abdominaux, les segments 2 à 7 portant chacun une paire de fausses pattes. Les stigmates sont présents sur

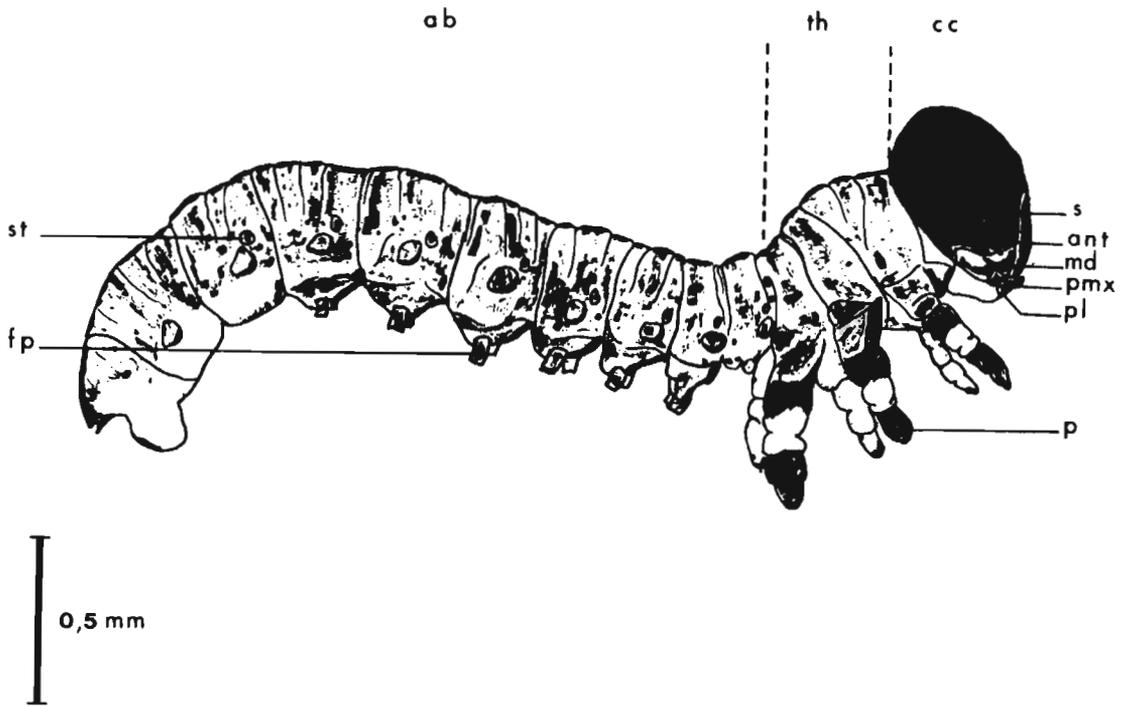


Fig. 9 - Premier stade larvaire. -

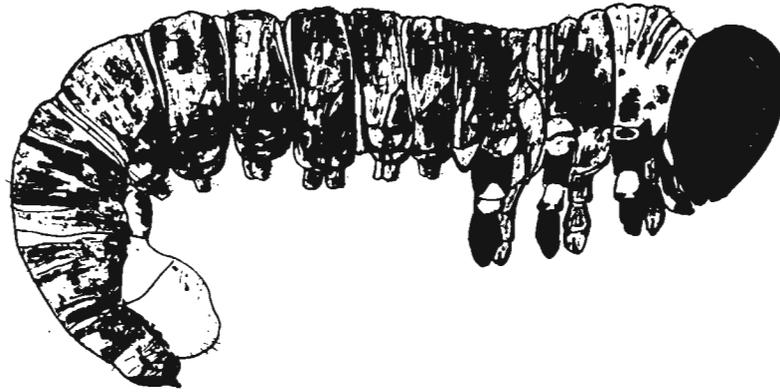
ab., abdomen ; ant., antenne ; c.c., capsule céphalique ;
 f.p., fausse patte ; m.d., mandibule ; p., patte ;
 p.l., palpe labial ; p.m.x., palpe maxillaire ; s., stemate ;
 st., stigmate ; th., thorax.

le prothorax et les huit premiers segments abdominaux.

Au bout de trois jours, a lieu la première mue larvaire, lors de laquelle la capsule céphalique reste transparente durant quelques heures, puis se pigmente progressivement. Il est rare de retrouver des exuvies larvaires ; en effet, dans la majorité des cas, la larve, venant de muer, mange immédiatement la cuticule qu'elle vient d'abandonner sauf la capsule céphalique. On ne peut cependant dire si ceci correspond à un besoin de la larve, ou si la vieille cuticule, restée accrochée au bord de la feuille, est avalée indifféremment du reste.

Les stades larvaires se succèdent alors de deux jours en deux jours, jusqu'au stade cinq qui dure trois jours. Nous n'avons pas observé de différence dans la durée des stades entre les larves en élevage et les larves dans la nature. La même constatation a d'ailleurs été faite par IVES (1960) sur *Pristiphora erichsonii* Hgt. dont il a étudié le taux de croissance en insectarium et dans la nature.

Au deuxième stade (fig. 10), la larve possède une pigmentation encore plus poussée. En particulier, l'extrémité des pattes est entièrement noire à la différence des autres stades. C'est au troisième stade (fig. 11) qu'apparaît ce qui sera plus tard la pigmentation caractéristique de la larve de *Cr. septentrionalis*. En effet, on distingue, dès lors, la rangée de taches ventrales, les deux rangées de petites taches noires latérales, et, si les deux rangées de grandes taches noires dorsales sont encore reliées sur les



0,5 mm

Fig. 10 - Deuxième stade larvaire. -



1 mm

Fig. 11 - Troisième stade larvaire. -



Fig. 12 - Quatrième stade larvaire. -

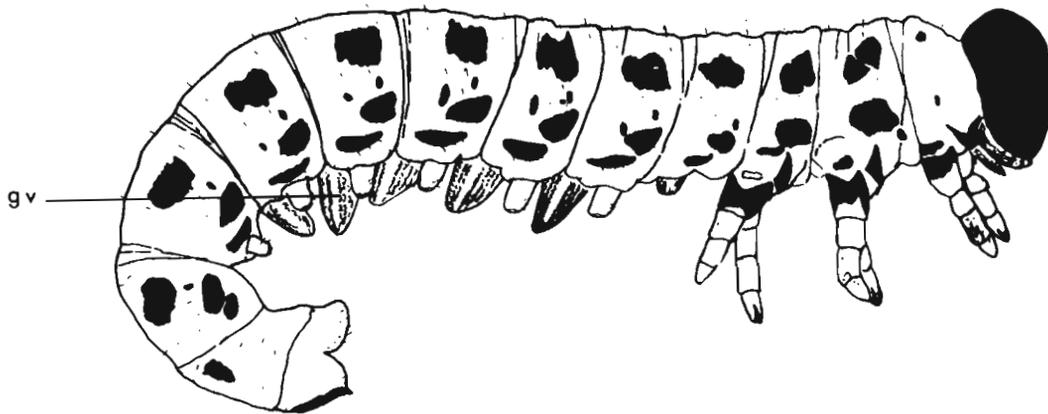


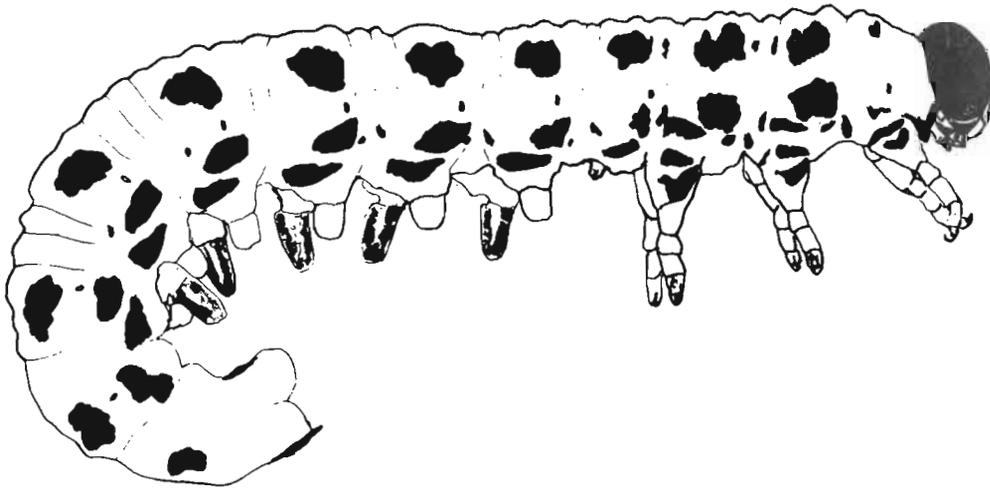
Fig. 13 - Cinquième stade larvaire. -

g. v. glande vésiculaire

premiers segments, elles sont déjà distinctes sur les derniers. Au stade 4 (fig. 12), la larve possède sa pigmentation définitive ; seules quelques petites taches supplémentaires apparaissent au stade cinq et six (fig. 13 et 14). Notons du point de vue comportement que, dès le deuxième stade, la larve agressée prend une position en " S " très caractéristique, et fait ressortir sur la face ventrale six paires de glandes vésiculaires, dont la première, située sur le premier segment abdominal, est de taille très inférieure aux cinq autres. Nous les avons représentées dévaginées seulement pour les deux derniers stades.

d) Physiologie du développement larvaire. -

Du point de vue physiologique, c'est surtout l'école tchèque de SLAMA et JANDA qui s'est intéressée à l'étude de la physiologie des Tenthrèdes au cours de développement post - embryonnaire. Il nous faut citer à nouveau le travail de JANDA (1961) sur le métabolisme de *Cr. septentrionalis* au cours du développement larvaire. Il y étudie le taux de croissance, la consommation de nourriture, la consommation d'oxygène, l'excrétion d'acide urique et les coefficients de digestion. JANDA montre qu'il existe une corrélation très étroite entre l'intensité du métabolisme et la taille du corps, ainsi qu'entre la consommation de nourriture et la consommation d'oxygène. Dans un second travail sur *Neodiprion sertifer*, JANDA (1961) complète ses observations en montrant qu'au cours d'un même stade larvaire le métabolisme s'accroît en intensité depuis le début du stade jusqu'à la moitié de ce même stade, puis décroît jusqu'à la fin du stade. Ceci correspond d'ailleurs, selon JANDA, aux faits observés précédemment chez de nombreux insectes comme *Bombyx mori* et *Pyrrhocoris apterus*. Des faits opposés ont été signalés chez *Rhodnius prolixus*, mais ceci peut être expliqué par le mode de nutrition très différent ; la larve de Tenthrède a en effet une absorption continue de nourriture alors que *Rhodnius prolixus* se nourrit à intervalles éloignés.



2 mm

Fig. 14 - Sixième stade larvaire. -

4°) La pupaison et la métamorphose. -

a) Les stades prénympheaux.

La larve au dernier stade (stade cinq pour le mâle et stade six pour la femelle) cesse de se nourrir à la veille de la pupaison et sa coloration qui était verdâtre devient jaune clair ; corrélativement, on note une diminution de poids tant chez le mâle que chez la femelle au dernier jour de la vie larvaire à l'air libre (tableau II). La larve descend alors le long des branches jusqu'au sol et s'y enfonce. Elle s'arrête à une profondeur d'une dizaine de centimètres et commence à filer son cocon. Le cocon terminé est constitué de deux couches distinctes : à l'extérieur, une couche assez grossière à laquelle adhèrent des particules de terre ou de bois mort et, à l'intérieur, une enveloppe plus fine, lisse et semi-transparente dont la structure soyeuse reste bien reconnaissable (fig. 15). Il est de couleur marron foncé ou noir et mesure 13 mm de long sur 6 de diamètre pour les femelles et 9 mm de long sur 4 de diamètre pour les mâles. Ce cocon, contenant " l'éonymphe ", pèse 100 mg chez la femelle et 60 mg chez le mâle.

ELIESCU (1932) appelle " Eonymphe " la larve empupée en diapause et " Prénymphe " la larve empupée sortant de la diapause. Pour notre part, nous préférons adopter la terminologie de SLAMA (1959) qui distingue trois stades prénympheaux, ceux de " l'éonymphe " ou larve empupée en diapause (s'il n'y a pas de diapause, ce stade correspond à la larve empupée durant la phase d'histolyse), de la " mésonymphe " ou larve empupée sortant de la diapause (sans diapause, ce stade débute avec les phénomènes d'histogénèse dont le début est marqué par la prolifération de la valvule oesophagienne), enfin, de la " pronymphe " ou larve fusiforme proche de la mue nymphale.

Si l'éonymphe et la mésonymphe sont bien différenciables du point de vue anatomique et physiologique, par contre elles ne sont guère différentes du point de vue morphologie externe. On observe dans les deux cas, à l'intérieur du cocon (fig. 16 a-b), une larve ramassée sur elle-même, la longueur du corps n'étant plus que de 12 mm au lieu de 25 pour la femelle et de 8 mm au lieu de 17 pour le mâle. La tête et les segments thoraciques restent à peu près inchangés ; par contre, les segments abdominaux sont considérablement tassés et la cuticule est très plissée, ceci étant dû à l'important remaniement de l'intestin moyen et à la disparition des glandes séricigènes vidées de leur contenu. Lors de la diapause hivernale, il n'apparaît aucune modification notable de la morphologie externe comme le montre la figure 17 qui représente une " éonymphe " mâle sortie de son cocon au mois de février. Ce n'est qu'une dizaine de jours avant la mue nymphale que se déclenchent les phénomènes d'histogénèse ; la mésonymphe donne en quelques jours naissance à la " pronymphe " fusiforme (fig. 18 a-b), dont la longueur est de 12 mm pour la femelle et de 9 mm pour le mâle. A ce stade, la cuticule larvaire est très mince et rapidement elle se déchire laissant apparaître la nymphe. Cette dernière exuvie larvaire reste dans le cocon.

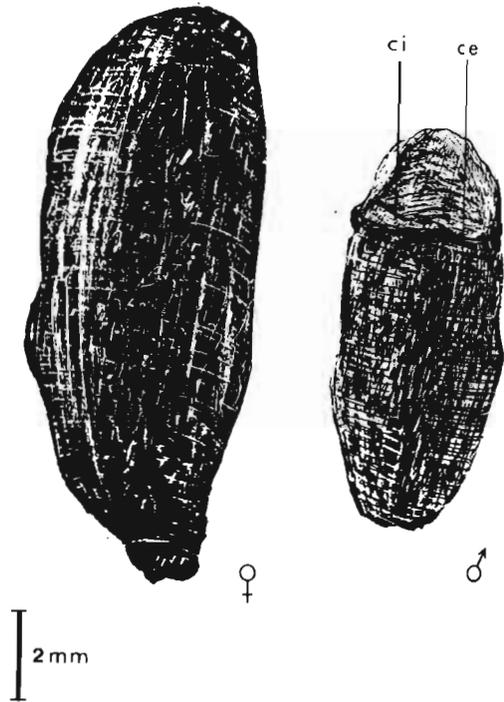


Fig. 15 - Les cocons femelle et mâle. -

c.e., couche externe ;
c.i., couche interne.

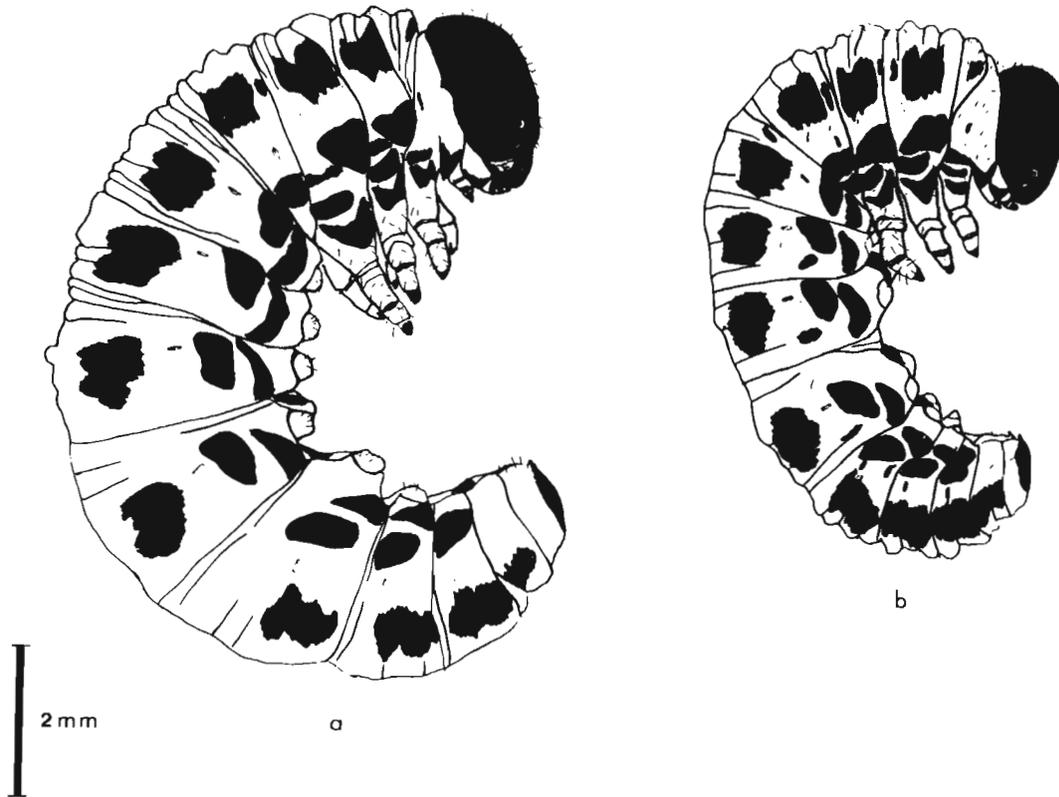


Fig. 16 - Les éonymphes. -

a) femelle ; b) mâle.



Fig. 17 - " Eonymphe " mâle sortie du cocon en février. -

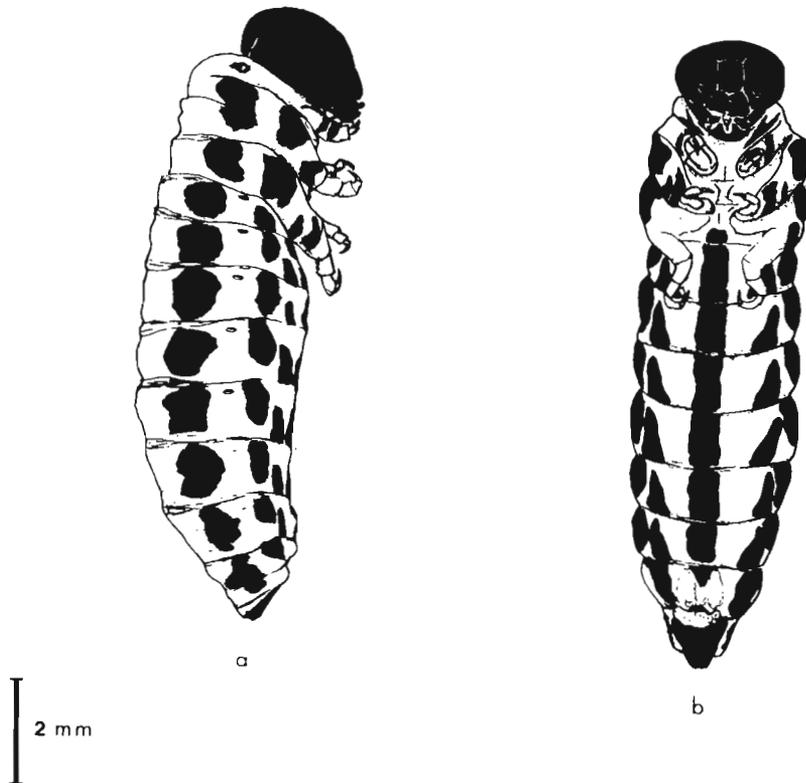


Fig. 18 - La pronymphe femelle
 a) vue latérale
 b) vue ventrale

b) La nymphe.

La nymphe femelle mesure 11 mm de longueur ; jeune, elle est peu pigmentée ; le tissu adipeux, visible par transparence, lui donne une couleur jaune pâle. Toutes les ébauches externes, antennes, pièces buccales, fourreaux alaires, pattes, pièces génitales, sont parfaitement visibles (Fig. 19 a-b)

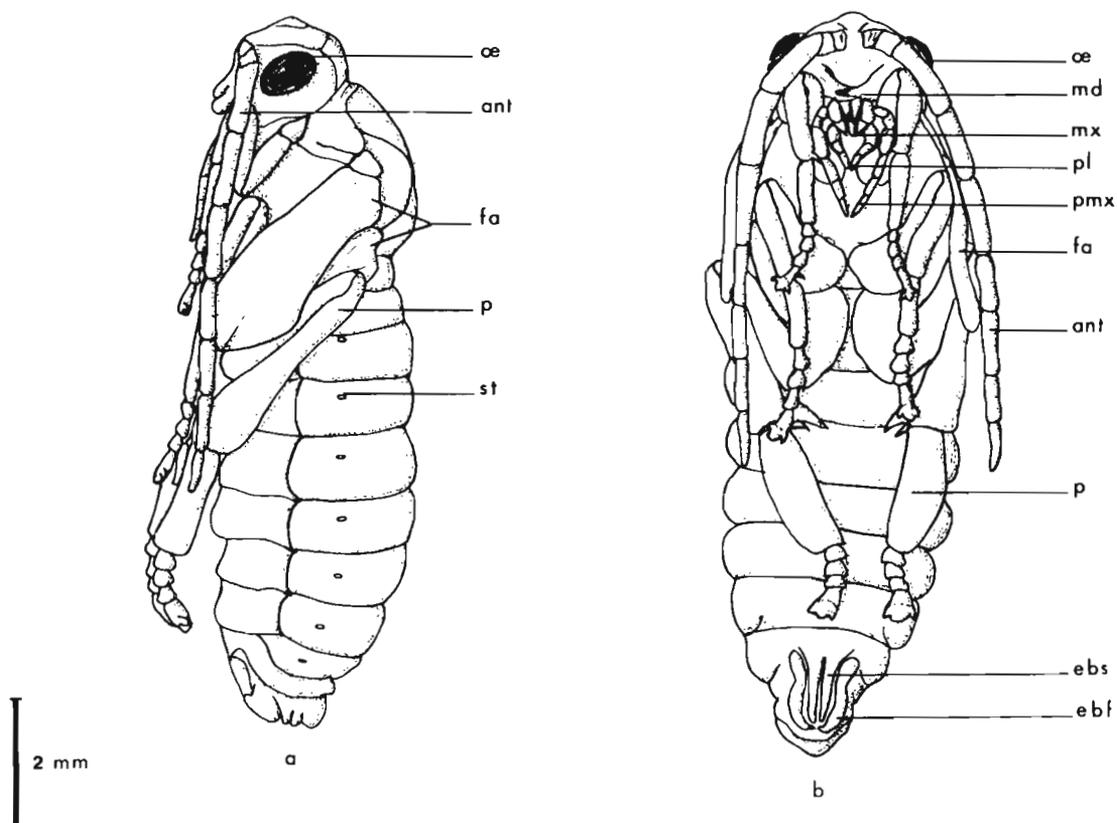


Fig. 19 - La nymphe femelle.

a) vue latérale ; b) vue ventrale ; ant., antenne ; eb.f., ébauche du fourreau ; eb.s., ébauche de la scie ; f.a., fourreaux alaires ; md., mandibules ; mx., maxilles ; oe., oesophage ; p., patte ; p.l., palpe labial ; p.mx., palpe maxillaire ; st., stigmate.

Les antennes, les pattes et les fourreaux alaires sont repliés contre le corps. Cette nymphe, vivant exclusivement à l'intérieur du cocon, possède une cuticule très mince et très molle, ce qui en facilite l'étude histologique. Chez la femelle, la partie terminale ventrale de l'abdomen laisse voir l'ébauche de l'ovipositeur ou scie, ainsi que de son fourreau (fig. 19 b). Chez le mâle (fig. 20 a-b), les pièces génitales ne sont pas visibles extérieurement car elles sont masquées par une grande plaque ventrale correspondant au 8ème sternite.

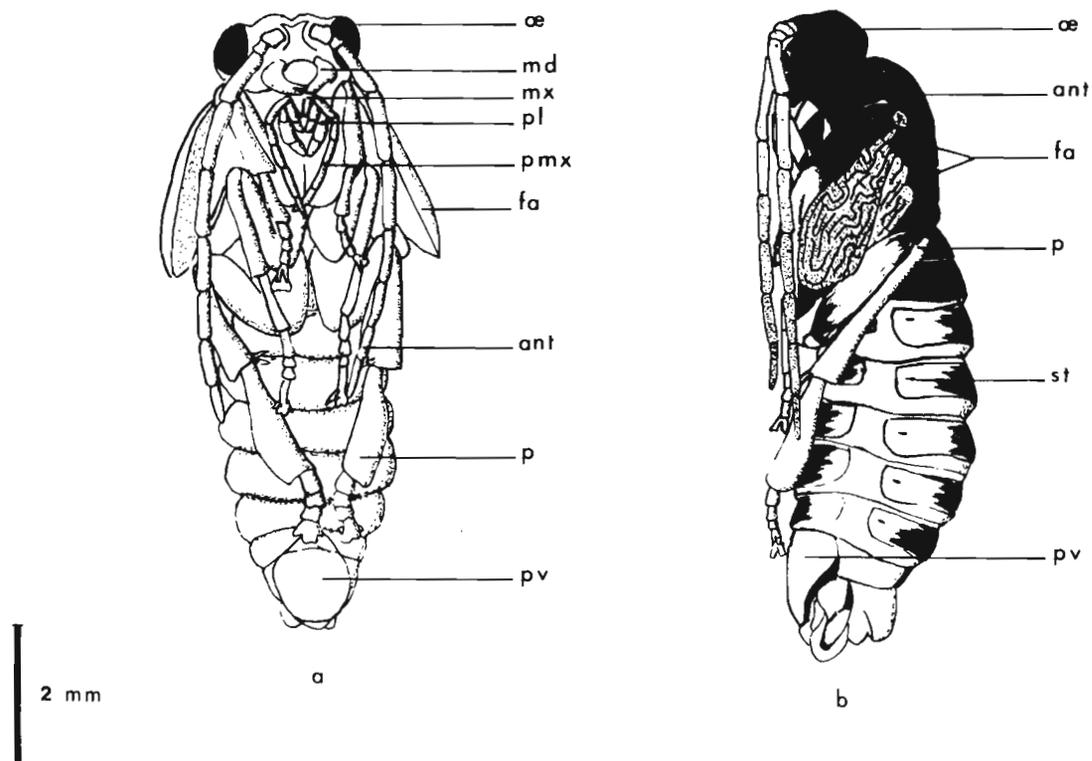


Fig. 20. - Nymphe mâle. -

a) Vue ventrale, 2 jours après la mue nymphale

b) Vue latérale, 6 jours après la mue nymphale

ant., antenne ; f.a., fourreaux alaires ; md., mandibules ; mx., maxilles ; œ., oesophage ; p., patte ; pl., palpe labial ; p.mx., palpe maxillaire ; p.v., plaque ventrale ; st., stigmate.

La nymphe acquiert rapidement la pigmentation qui sera celle de l'imago et six jours après la mue nymphale, chez le mâle (Fig. 20 b), cette acquisition est déjà pratiquement terminée et les fourreaux alaires laissent voir par transparence les ailes repliées. La totalité du développement nymphal dure entre une semaine et dix jours.

c) L'éclosion imaginale. -

Les imagos sortent du cocon par une ouverture circulaire pratiquée à l'une de ses extrémités ; ils se frayent un passage dans le sol et, arrivés à l'air libre, ils étalent leurs antennes jusqu'alors repliées contre le corps, et nettoient leurs ailes déjà déployées à l'intérieur du cocon. Ils s'envolent ensuite et se reposent rapidement pour excréter une grosse goutte blanche de méconium. Les premiers mâles sortent d'ordinaire quelques jours avant les premières femelles, mais les deux périodes d'éclosion se recouvrent largement. Après l'expulsion du méconium, les mâles tentent aussitôt de s'accoupler avec les femelles qui, dans un premier temps, semblent résister à ces avances. Ce fait a également été noté par GHENT (1959) chez *Neodiprion sertifer*. L'accouplement dure quelques minutes puis la femelle se met en quête d'un lieu de ponte.

d) Discussion sur la métamorphose. -

Il est assez paradoxal de constater que chez les Symphytes la fin du développement larvaire est en fait marquée par la mue séparant

l'avant dernier stade larvaire du dernier stade larvaire. Nous reviendrons ultérieurement sur ce point et nous constaterons que l'étude de l'évolution des organes internes conduit à la même constatation. Nous verrons aussi que les travaux de physiologie de SLAMA (1958 - 1959 - 1964), portant sur diverses espèces de Tenthredes viennent encore apporter des arguments parfaitement en accord avec notre interprétation.

2 - Morphologie interne et anatomie microscopique des stades larvaires. -

1°) Evolution des organes de l'alimentation et de l'excrétion durant la vie larvaire. -

Si l'anatomie microscopique des stades larvaires des Symphytes n'a fait jusqu'ici l'objet que de travaux très fragmentaires, par contre, leur morphologie interne a été largement étudiée. Nous citerons en particulier l'important travail de MAXVELL (1955) qui a effectué une étude comparée de l'anatomie interne (tube digestif, tubes de Malpighi et glandes labiales) des larves de 132 espèces de Tenthredes ; il en a tiré des critères sur l'évolution et la taxonomie des différentes familles. En ce qui nous concerne, l'étude de morphologie interne de *Croesus septentrionalis* est une introduction nécessaire à l'étude de son anatomie microscopique.

a) Le tube digestif. -

- Disposition générale. -

Afin de pouvoir préciser la morphologie et la disposition générale des organes internes, nous avons cru bon, dans un premier temps, de nous adresser à la larve femelle au dernier stade, dont la taille, plus importante, permet une étude plus aisée de l'anatomie interne. La figure 21 représente les principaux organes internes de cette larve.

Le tube digestif débute par un pharynx tapissé intérieurement de cuticule et extérieurement de muscles annulaires et de muscles obli-

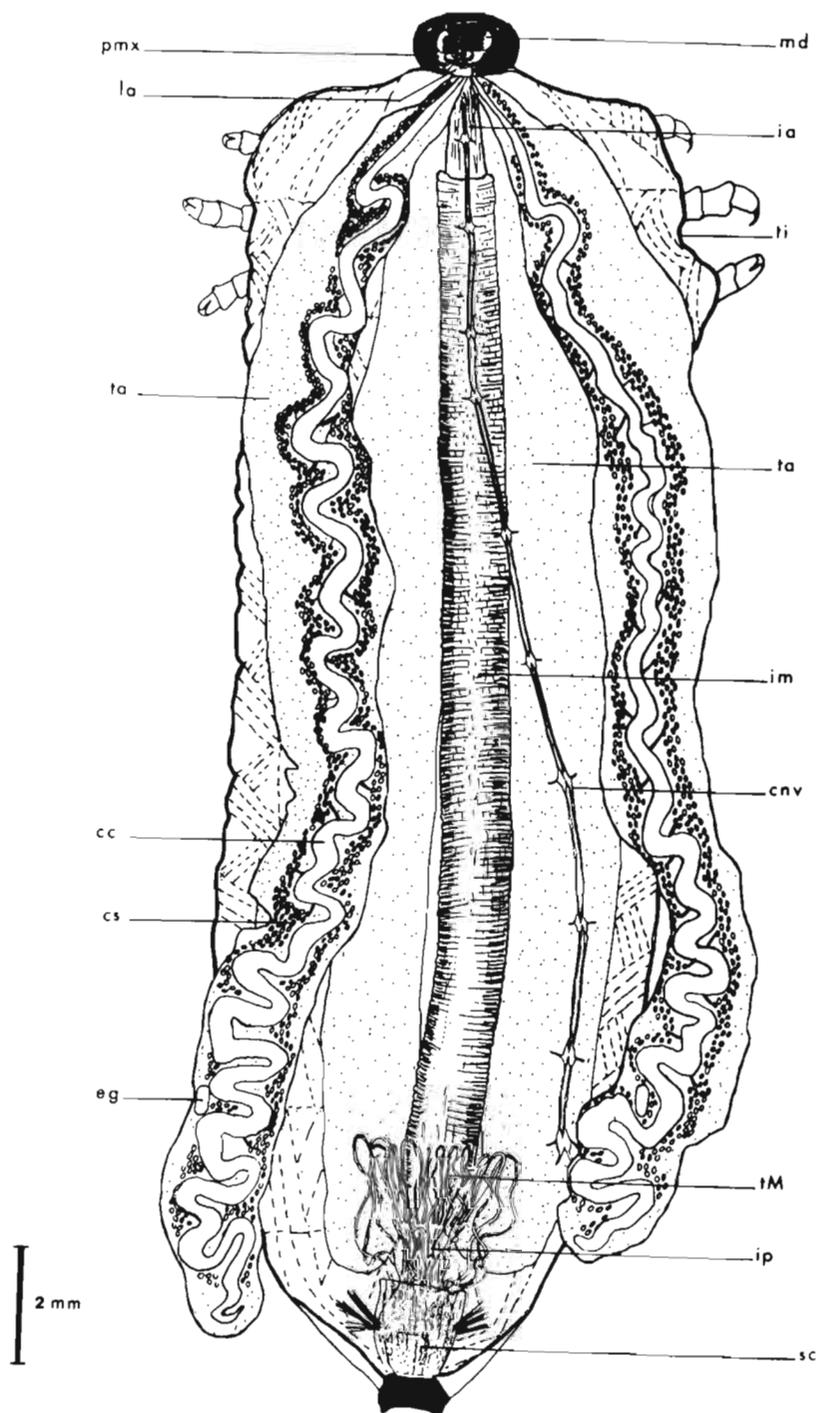


Fig. 21 - Anatomie interne de la larve au dernier stade. -
 c.c., canal collecteur séricigène ; c.n.v., chaîne nerveuse ventrale ;
 c.s., cellules séricigènes ; e.g., ébauche génitale ; i.a., intestin
 antérieur ; i.m., intestin moyen ; i.p., intestin postérieur ; la., la-
 bium ; m.d., mandibule ; p.mx., palpe maxillaire ; s.c., système cryptor-
 néphridié ; t.a., tissu adipeux ; t.i., tégument incisé ; t.M., tubes de
 Malpighi.

ques qui le relie au tégument de la capsule céphalique ; il débouche à l'extérieur sous le labre au niveau des mandibules. Faisant suite au pharynx, le canal oesophagien, court et à paroi mince, vient emboutir l'intestin moyen au niveau du mésothorax, y formant un repli annulaire. L'intestin moyen, à paroi épaisse et plissotée, s'étend sur la presque totalité du corps, son diamètre d'environ 18 mm restant constant tout au long de son parcours. L'intestin postérieur ne traverse que les trois derniers segments : tout d'abord à paroi mince au contact de l'intestin moyen, il s'épaissit après un sphincter musculueux, pour former l'ampoule rectale. Le sphincter rectal est entouré de nombreux muscles annulaires alors que l'ampoule rectale elle-même en est dépourvue ; elle possède cependant quatre paquets de muscles obliques, qui relient la paroi rectale au tégument. Chez les larves avant la pupaison, l'intestin est rempli de débris de feuilles, passant au cours de la digestion d'une teinte verdâtre à une teinte brunâtre.

En ce qui concerne l'anatomie microscopique du tube digestif, nous pouvons donc distinguer cinq zones principales : l'intestin antérieur comprenant le pharynx et l'oesophage, l'intestin moyen de structure uniforme et l'intestin postérieur formé de l'iléon et du rectum.

- Au premier stade larvaire (fig. 22 a-b-c-d)

Chez la larve au premier stade, le pharynx musculueux (fig. 22 a) atteint 300 μ de longueur ; il est étroit et son diamètre ne dépasse pas 30 μ . Il est entouré d'une couche de fibres musculaires annulaires, à section quadrangulaire et mesurant 5 μ de côté environ. Leurs noyaux

de 2 μ de diamètre paraissent très clairs avec la chromatine disposée à leur périphérie. Sa paroi, plissée longitudinalement, est formée par la double invagination cuticulaire et épidermique.

La cuticule comprend deux zones colorées différemment, une zone externe, très réduite, colorée en rouge brun par le ponceau de xylidine et constituée par l'épicuticule, et une zone interne prenant le vert lumière et constituée par l'exocuticule et l'endocuticule, l'ensemble atteignant 3 μ d'épaisseur. L'épiderme est formé d'une couche de petites cellules cubiques de 5 μ de hauteur comportant un noyau relativement gros avec nucléole bien visible et un cytoplasme réduit.

Au niveau de l'oesophage (Fig. 22 b), l'épicuticule disparaît et la cuticule n'atteint plus que 2 μ d'épaisseur. L'oesophage mesure aussi environ 300 μ de longueur ; il diffère du pharynx surtout par l'absence de muscles périphériques annulaires. Sa paroi, qui n'est plus comprimée, ne présente pas de plissements longitudinaux comme précédemment. Les cellules épidermiques sont plus dissociées et prennent une forme arrondie, leur hauteur étant comprise entre 3 μ et 5 μ . Les noyaux sont d'aspect plus clair que dans le pharynx, la chromatine étant disposée en paquets à la périphérie. Lorsque l'on arrive au voisinage de l'intestin moyen, les cellules s'aplatissent à nouveau et l'oesophage forme un repli annulaire de 100 μ environ, à l'intérieur de l'intestin moyen.

L'intestin moyen (Fig. 22 c) de 1,4 mm de longueur a une structure totalement différente de celles observées jusqu'à présent. Il est constitué à l'extérieur d'une membrane basale conjonctive de 0,5 à 1 μ d'épaisseur entourant les fibres musculaires annulaires. Les cellules intestinales ont une hauteur de 25 μ à laquelle s'ajoute une bordure en brosse de 7 μ mais elles

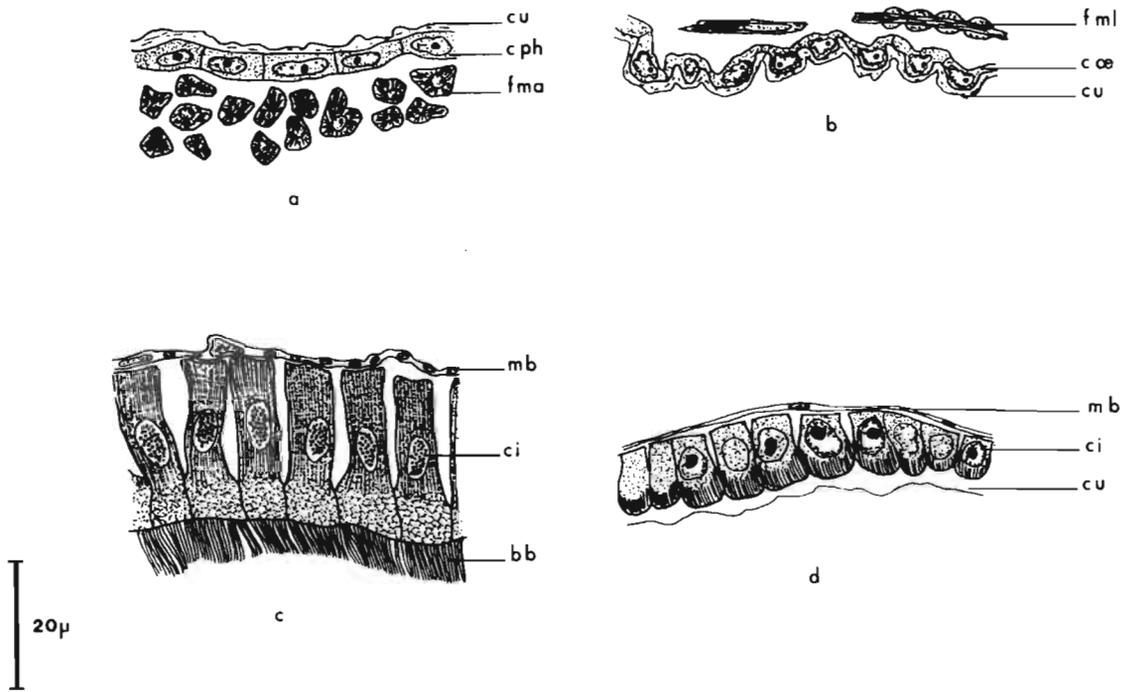


Fig. 22 - Tube digestif de la larve au premier stade. -

a) pharynx ; b) oesophage ; c) intestin moyen ;
d) intestin postérieur. -

b.b., bordure en brosse ; c.i., cellules intestinales ;
c.oe., cellules oesophagiennes ; c.ph., cellules pharyngiennes ;
c.u., cuticule ; f.ma., fibres musculaires annulaires ;
f.m.l., fibres musculaires longitudinales ; m.b., membrane basale.

ont seulement 5 à 10 μ de large. Les noyaux, situés au centre, sont densément colorés par l'hématoxyline, le cytoplasme, dense, devient vacuolaire au voisinage de la bordure en brosse et à ce niveau les limites cellulaires sont assez imprécises. Dès ce premier stade larvaire, nous avons observé des cellules de régénération de l'intestin moyen. Elles sont peu nombreuses, isolées et situées à la base des cellules intestinales. Fusiformes, elles mesurent 4 μ de longueur sur 2 μ de large et possèdent peu de cytoplasme.

L'intestin postérieur a une longueur de 330 μ (Fig. 22 d) et sa structure est très semblable à celle décrite précédemment pour l'intestin antérieur. On retrouve la couche cuticulaire interne et la couche cellulaire externe. A son début (iléon), les cellules sont très aplaties ; elles se gonflent à nouveau peu après au niveau de l'ampoule rectale. Le sphincter précédant l'ampoule rectale montre une disposition rappelant celle du pharynx ; en effet, la paroi intestinale est plissée longitudinalement et est enserrée par des fibres musculaires annulaires. Après ce sphincter, la paroi du rectum s'épaissit ; les cellules atteignent 12 μ de hauteur ; leurs noyaux pourvus d'un nucléole important ont un diamètre de 6 μ . Le cytoplasme granuleux du côté externe est strié du côté interne. On peut considérer que ceci correspond à de très fines invaginations de la membrane cellulaire décelables lors d'études ultrastructurales et auxquelles est attribué un rôle dans la régulation hydrique. Les cellules sont enveloppées extérieurement par une membrane basale mince et intérieurement par la cuticule. Dans la zone terminale du rectum, les cellules reprennent l'aspect de cellules épidermiques banales.

- Croissance du tube digestif du premier au dernier stade.

Durant le développement larvaire, on assiste à une augmentation de taille des différents éléments sans que la structure elle-même soit modifiée ; c'est pourquoi, nous ne jugeons pas utile de reprendre pour chaque stade la structure des différents éléments ; par contre, il est intéressant de noter l'importance relative des diverses parties du tube digestif selon le stade larvaire considéré (Tableau III).

| Stade | Pharynx | Oesophage | Int. moy. | Ileon | Rectum |
|-------|--------------|--------------|-------------|-------------|--------------|
| 1 | (mm) 0,30 | (mm) 0,30 | (mm) 1,4 | (mm) 0,1 | (mm) 0,33 |
| 2 | 0,8 | 0,33 | 2,5 | 0,35 | 0,8 |
| 3 | 1,3 | 0,7 | 5 | 0,7 | 1,5 |
| 4 | 1,4 | 1 | 10 | 1 | 2,5 |
| 5 | 1,5 | 1,6 | 13 | 1,3 | 3,5 |
| 6 | 1,5 | 2 | 20 | 1,5 | 5 |

Tableau III

Longueurs respectives des diverses parties du tube digestif pendant la vie larvaire.

Nous pouvons ainsi constater qu'au cours du développement larvaire :

| | | |
|---------------------------|---------------|------|
| le pharynx passe de | 0,30 à 1,5 mm | x 5 |
| l'oesophage passe de | 0,30 à 2 mm | x 6 |
| l'intestin moyen passe de | 1,4 à 20 mm | x 15 |
| l'iléon passe de | 0,1 à 1,5 mm | x 15 |
| le rectum passe de | 0,33 à 5 mm | x 15 |

On voit donc que chez la larve l'intestin moyen et l'intestin postérieur ont une croissance trois fois plus importante que l'intestin antérieur. Ceci s'explique aisément du fait du développement prépondérant des segments abdominaux au cours du développement larvaire par rapport à la capsule céphalique et aux segments thoraciques.

Il ne semble pas possible d'établir des courbes de croissance des différentes parties du tube digestif car, à l'intérieur même d'un stade, on observe une assez grande variation, due en particulier à la difficulté de mesurer avec précision des organes internes pouvant être plus ou moins dilatés par la nourriture ou contractés par leur musculature. On peut cependant constater que la croissance est plus importante durant les premiers stades ce qui correspond à nos observations précédentes sur la croissance de la capsule céphalique et du corps.

- Le tube digestif au dernier stade larvaire. -

Chez la larve au dernier stade, le pharynx atteint 1,5 mm

de longueur ; il est étroit et son diamètre ne dépasse pas 200 μ (Fig. 23). La cuticule a 8 μ d'épaisseur dont 0,5 μ pour l'épicuticule. Les cellules épidermiques de 15 μ de hauteur environ ont un noyau relativement réduit, mais un cytoplasme bien développé, strié à la partie basale de la cellule et granuleux dans la zone apicale.

Au niveau de l'oesophage (Fig. 24), l'épicuticule devient discontinue et la cuticule a une épaisseur de 4 μ . L'oesophage s'élargit rapidement pour atteindre 1,5 mm de diamètre, sa paroi n'étant plus enserrée dans les fibres musculaires annulaires. Les cellules épidermiques s'aplatissent et ne mesurant plus que 8 μ de hauteur. Comme pour le pharynx, les limites cellulaires sont peu visibles et les noyaux possèdent de grosses granulations de chromatine. A la différence du pharynx, le cytoplasme est ici très vacuolaire et ne montre aucune striation ou granulation. On note également la présence de fibres musculaires longitudinales.

L'intestin moyen (Fig. 25 - 26) est formé de très grandes cellules de 70 μ de hauteur, surmontées par une bordure en brosse de 15 μ . Le cytoplasme est très dense et très granuleux. Les noyaux sont tentaculaires, très densément colorés, ce que l'on peut interpréter comme le début des phénomènes d'histolyse liés à la métamorphose. Les cellules intestinales sont bordées à l'extérieur par une membrane basale reliant les fibres musculaires annulaires réparties très régulièrement, les fibres longitudinales se trouvant à l'extérieur de cette membrane basale à laquelle elles sont souvent accolées.

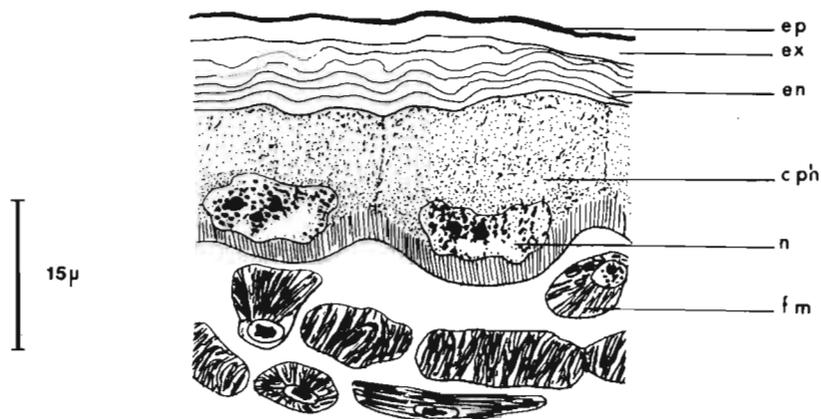


Fig. 23 - Pharynx de la larve au dernier stade.

c.ph., cellules pharyngiennes ; en., endocuticule ;
 ep., épicuticule ; ex., exocuticule ; f.m., fibres musculaires ;
 n., noyau.

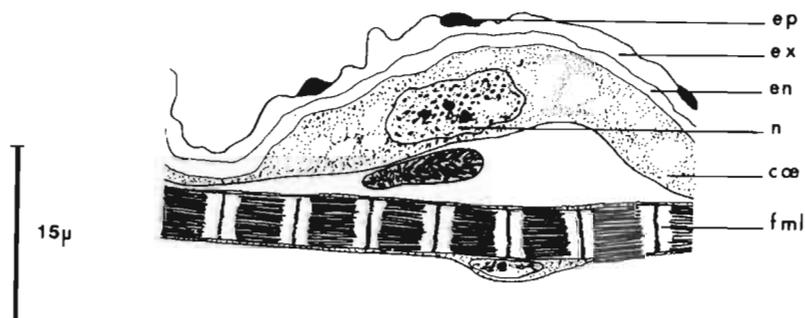


Fig. 24 - Oesophage de la larve au dernier stade.

c.oe., cellules oesophagiennes ; en., endocuticule ;
 f.m.l., fibres musculaires longitudinales ; n., noyau.
 ep., épicuticule ; ex., exocuticule.

A l'intérieur de l'intestin, s'observe la membrane péritrophique emballant les aliments. Au dernier stade larvaire, on note déjà de nombreux signes annonciateurs de la " pupaison ". En effet, en plus des noyaux tentaculaires déjà cités, on peut remarquer que presque toutes les cellules intestinales sont détachées de la membrane basale, et à ce niveau le cytoplasme devient très diffus et les limites cellulaires masquées. De plus, entre la basale et les cellules intestinales, on note la présence de cellules de régénération, cellules jusqu'ici très petites et peu visibles, qui se sont multipliées activement, et qui forment chez la larve au dernier stade les amas classiques " en bulbe d'oignon ". Ces cellules de régénération sont encore très petites, d'environ 2 μ de diamètre, et leur cytoplasme est très réduit.

Toutes ces observations permettent de considérer que dès le dernier stade larvaire on assiste aux premières phases du rejet de l'épithélium intestinal moyen et à son remplacement par des cellules de régénération, qui vont tapisser la membrane basale. Ceci concorde donc tout à fait avec les observations de SLAMA (1958 - 1959 - 1964) qui considère du point de vue physiologique le stade " éonympe " débute en fait dès la dernière mue larvaire avant même le tissage du cocon. PEREZ (1910) a fait les mêmes observations chez les muscides et décrit chez les larves au dernier stade des îlots de régénération tout à fait similaires.

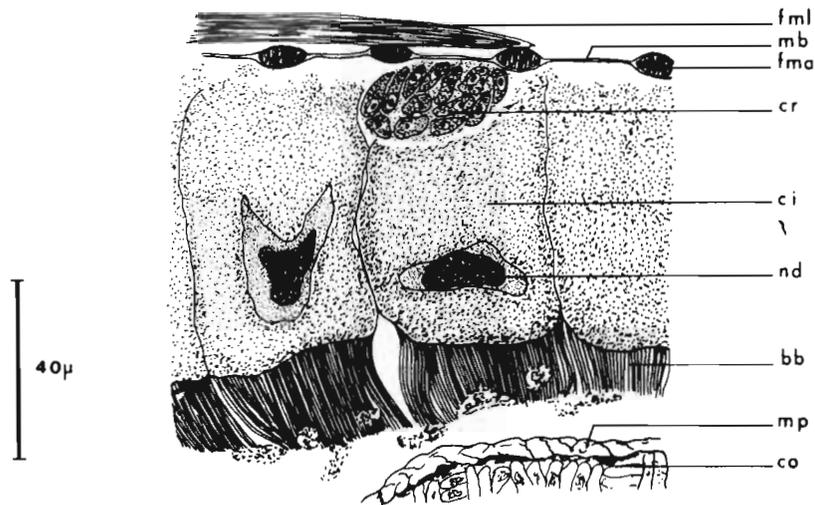


Fig. 25 - Intestin moyen de la larve au dernier stade. -

b.b., bordure en brosse ; c.i., cellules intestinales ; c.o., contenu intestinal ; c.r., cellules de régénération ; f.m.a., fibres musculaires annulaires ; f.m.l., fibre musculaire longitudinale ; m.b., membrane basale ; m.p., membrane pérित्रophique ; n.d., noyau en dégénérescence.

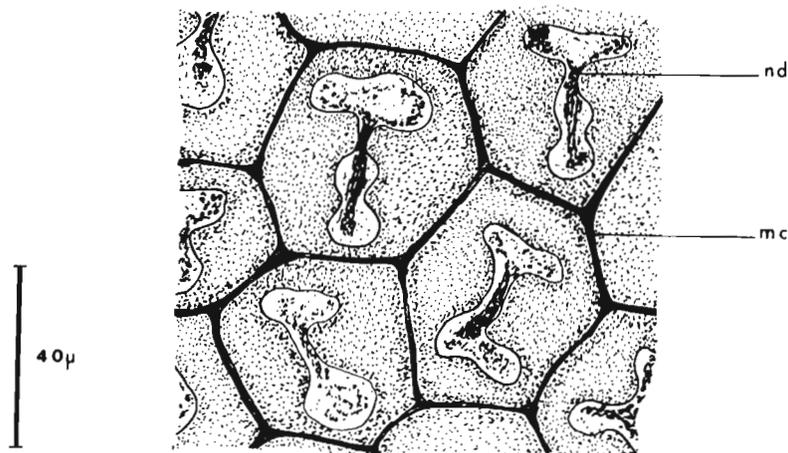


Fig. 26 - Intestin moyen de la larve au dernier stade. -

(en coupe tangentielle)

m.c., membrane cellulaire ; n.d., noyau en dégénérescence.

L'anatomie microscopique de L'intestin postérieur (Fig. 27 - 28) est très semblable à celle décrite précédemment pour l'intestin antérieur. On y retrouve la double invagination cuticulaire et épidermique. Au contact de l'intestin moyen, l'intestin postérieur est très réduit ; son épaisseur est alors de 7 μ , la couche cuticulaire n'atteignant alors que 1 μ d'épaisseur. Les cellules, aplaties ou plus ou moins arrondies, ont un cytoplasme très clair, un noyau digité et granuleux. Le sphincter précédant l'ampoule rectale garde la même disposition qu'au premier stade : en effet, sa paroi est plissée longitudinalement et enserrée par les fibres musculaires annulaires. Après le sphincter, les cellules intestinales s'épaississent peu à peu (Fig. 27) et au niveau de l'ampoule rectale, elles atteignent 20 μ d'épaisseur (Fig. 29). Elles possèdent alors de gros noyaux aux nucléoles bien visibles. Le cytoplasme est strié du côté de la basale et du côté de la lumière intestinale. La cuticule, d'environ 15 μ d'épaisseur, possède une épicuticule discontinue. Les cellules sont enveloppées extérieurement par une membrane basale mince. Dans la zone terminale du rectum, les cellules reprennent progressivement l'aspect de cellules épidermiques banales.

b) Les tubes de Malpighi. -

A la limite entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur, sont insérés les tubes de Malpighi (Fig. 29). Leur nombre varie de 34 (MAXVELL, 1955) à 40 (POLL, 1937) : personnellement nous en avons trouvé de 36

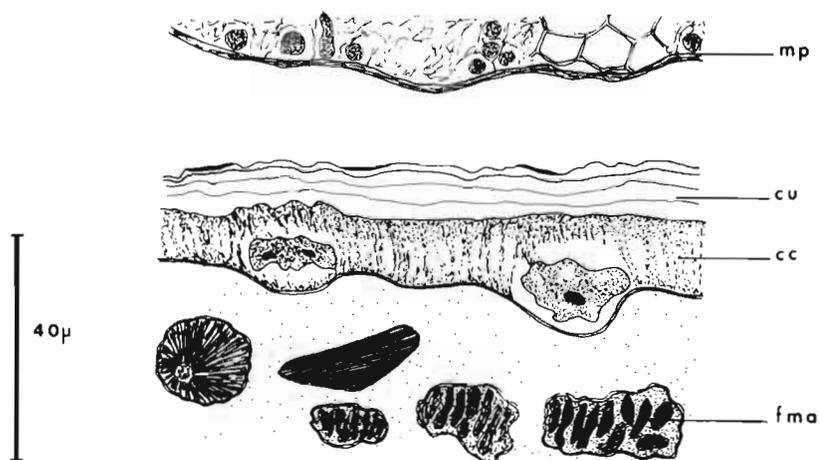


Fig. 27 - Iléon de la larve au dernier stade. -

c.c., couche cellulaire ; cu., cuticule ; f.m.a., fibres musculaires annulaires ; m.p., membrane péritrophique.

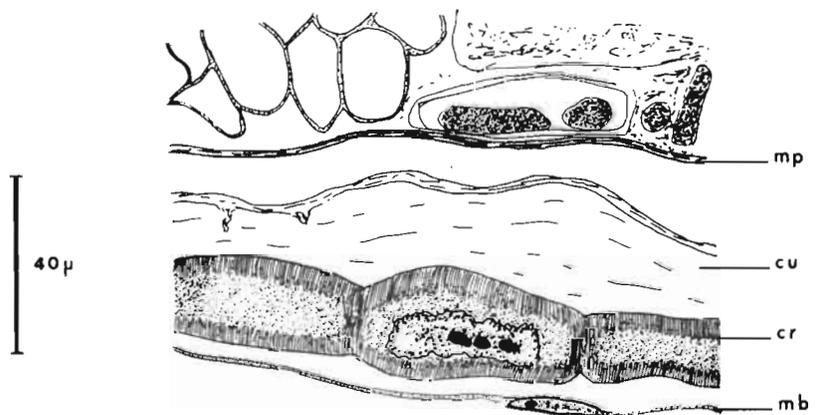


Fig. 28 - Rectum de la larve au dernier stade. -

c.r., cellules rectales ; cu., cuticule ; m.b., membrane basale ; m.p., membrane péritrophique.

à 38. Ils remontent d'abord le long de l'intestin moyen puis reviennent brusquement en arrière et après quelques méandres, viennent se coller intimement contre le rectum. Cet accollement est constant (RAZET et QUILLEVERE, 1969). Les tubes de Malpighi y forment des circonvolutions peu sinueuses, mais, comme ils sont nombreux, le rectum en est entièrement revêtu. Une double membrane périnéphrique maintient les tubes en place. Sa minceur permet de voir que chaque tube termine son trajet juxta-intestinal à l'extrémité inférieure du rectum et présente un bout aveugle. A aucun endroit, les tubes ne s'anastomosent. La longueur des tubes est d'environ 8 mm se répartissant comme suit : branche ascendante 2 mm, branche descendante 6 mm dont 2,5 cryptonéphridiés. Leur diamètre est variable de 90 μ pour la branche ascendante, il passe à 80 - 70 μ pour la branche descendante. Dans la région cryptonéphridiée, il est de 50 μ .

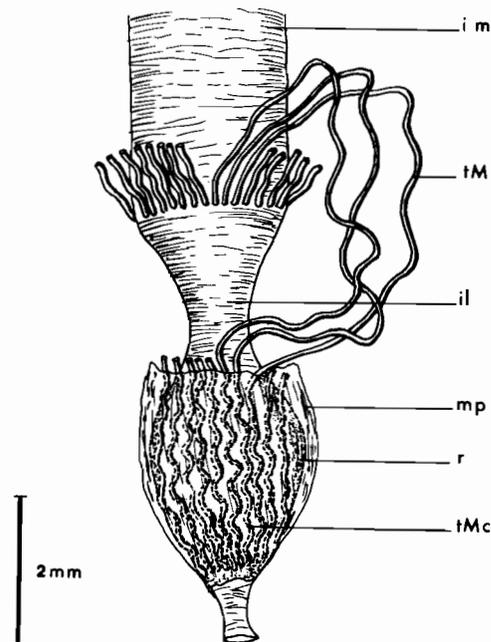


Fig. 29 - Le système malpighien cryptonéphridié chez la larve au dernier stade. -

il., Iléon ; i.m., intestin moyen ; m.p., membrane périnéphridiée ; r., rectum ; t.M., tubes de Malpighi ; t.M.c., tubes de Malpighi cryptonéphridiés.

- Croissance des tubes de Malpighi du premier au dernier stade.

Le développement des tubes de Malpighi au cours des différents stades larvaires ne présente aucune particularité ; il y a seulement augmentation de la taille des cellules et donc allongement et augmentation du diamètre des tubes (tableau IV), dont la longueur passe de 1,2 mm au premier stade larvaire à 8 mm au dernier stade, et le diamètre de 10 - 15 μ au premier stade à 40 - 90 μ au dernier.

| Stades | Diamètre des tubes | Longueur |
|--------|--------------------|----------|
| 1 | 10 - 15 μ | 1,2 mm |
| 2 | 13 - 20 μ | 1,5 mm |
| 3 | 20 - 30 μ | 3 mm |
| 4 | 25 - 40 μ | 4,5 mm |
| 5 | 30 - 50 μ | 6 mm |
| 6 | 40 - 90 μ | 8 mm |

TABLEAU IV

Dimensions des tubes de Malpighi aux divers stades larvaires

Nous pouvons aussi noter que la taille des noyaux des cellules malpighiennes augmente considérablement durant la vie larvaire puisque leur diamètre passe de 2 - 3 μ au premier stade à 20 - 30 μ au dernier.

Une telle augmentation de la masse de matériel nucléaire est remarquable ; on peut la rapprocher des observations de MELLO et TAKAHASHI (1969) portant sur les cellules malpighiennes de la larve de l'hyménoptère apide *Melopona quadrifasciata* ; ces auteurs ont montré que la cause en est une succession d'endomitoses amenant la garniture chromosomique à 8 n, 16 n et même 32 n. On peut se demander s'il n'en est pas de même chez *Croesus septentrionalis*.

- Les tubes de Malpighi au dernier stade larvaire.

L'étude d'anatomie microscopique du système malpighien cryptonéphridié, concernera successivement : la zone d'insertion sur le tube digestif, la branche ascendante des tubes, puis la branche descendante comportant elle même trois régions, la région proximale au niveau de l'intestin moyen, la région distale au niveau de l'iléon et la région cryptonéphridiée au niveau du rectum. Cette dernière retiendra particulièrement notre attention, les tubes de Malpighi entrant à ce niveau en relation soit avec la paroi intestinale, soit avec la membrane périnéphrique, et présentant de plus de petites cellules, précédemment décrites chez les Coléoptères, les larves de Lépidoptères, d'Homoptères et de Planipennes sous le nom de " cellules en coupole " ou de " leptophragmes " par CONET (1934), LISON (1937 et 1939), HENSON (1937),

POLL (1939), SAINI (1964); RAMSAY (1964) et GRIMSTONE, MULLINGER et RAMSAY (1968).

Les tubes de Malpighi s'insèrent en couronne sur le tube digestif, très exactement à la limite entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur (Fig. 30).

On distingue les cellules épaisses de l'intestin moyen avec leur bordure en brosse, s'interrompant au niveau de l'insertion. Les cellules de l'intestin postérieur sont très réduites à ce niveau. Au point d'insertion le tube de Malpighi ne présente aucun renflement ni aucune assise musculaire.

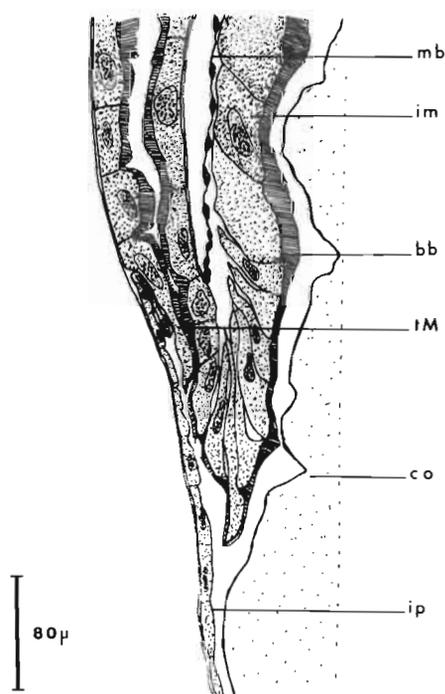


Fig. 30 - Insertion des tubes de Malpighi. -

b.b., bordure en brosse ; c.o., contenu intestinal ;
i.m., intestin moyen ; i.p., intestin postérieur ;
m.b., membrane basale ; t.M., tubes de Malpighi.

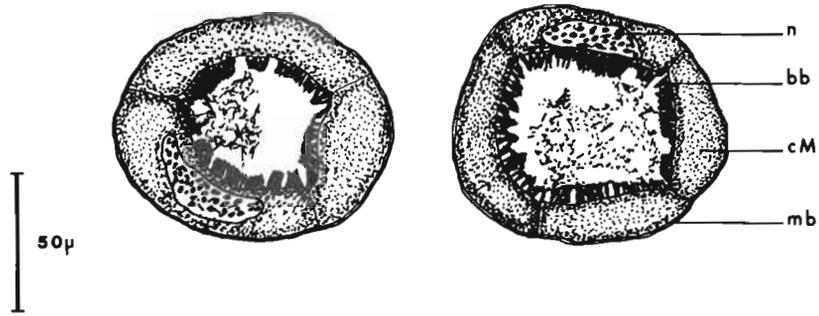


Fig. 31 - Tubes de Malpighi (branche ascendante)

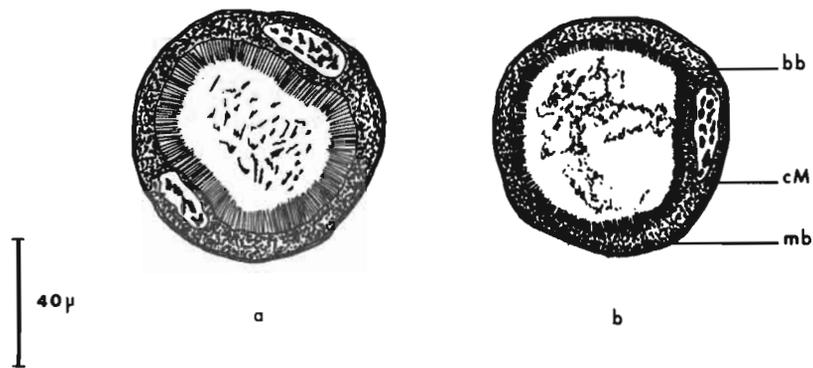


Fig. 32 a-b - Tubes de Malpighi -

- a) branche descendante proximale
- b) branche descendante distale

b.b., bordure en brosse ; c.M., cellule Malpighienne ;
m.b., membrane basale ; n., noyau.

Dans la zone descendante proximale (Fig. 32 a) l'aspect des tubes est assez différent. Sur le pourtour, on observe seulement une ou deux cellules minces, le cytoplasme ayant une épaisseur de 5 μ seulement. La bordure en brosse atteint 6 μ d'épaisseur.

Dans la région distale (Fig. 32 b) les tubes sont très semblables à ceux de la région précédente, seule la lumière du tube est plus importante, bien que le diamètre du tube soit dans les deux cas de 75 μ environ. Ceci est dû au fait que dans cette région la bordure en brosse est légèrement plus courte et atteint seulement 4 μ d'épaisseur.

Dans la région cryptonéphridiée (Fig. 33 a-b), les tubes de Malpighi situés entre la paroi du rectum et la membrane périphérique ont un diamètre de 45 μ environ. Le cytoplasme, de faible épaisseur, est granuleux. La bordure en brosse est ici plus difficile à observer, ceci étant dû vraisemblablement à des sécrétions agglutinant les microvillosités entre elles. Les cellules assimilées aux " cellules en coupole ", apparaissent sur les coupes transversales comme de petites cellules de forme lenticulaire à petits noyaux, sans bordure en brosse visible. Leur disposition est très variable le long des tubes et on peut même observer certaines qui sont juxtaposées ; on les trouve indifféremment contre la membrane périnéphrique, contre le rectum, ou tournées vers la cavité périnéphrique (Fig. 34). La membrane périnéphrique est double ; entre ses feuillettes, se trouvent les trachéoles. Les tubes sont séparés de l'épithé-

lium rectal par une membrane basale mince. Ces différentes membranes présentent quelques noyaux aplatis. Les cellules en coupole peuvent être plus ou moins plates ou plus ou moins convexes (Fig. 35).

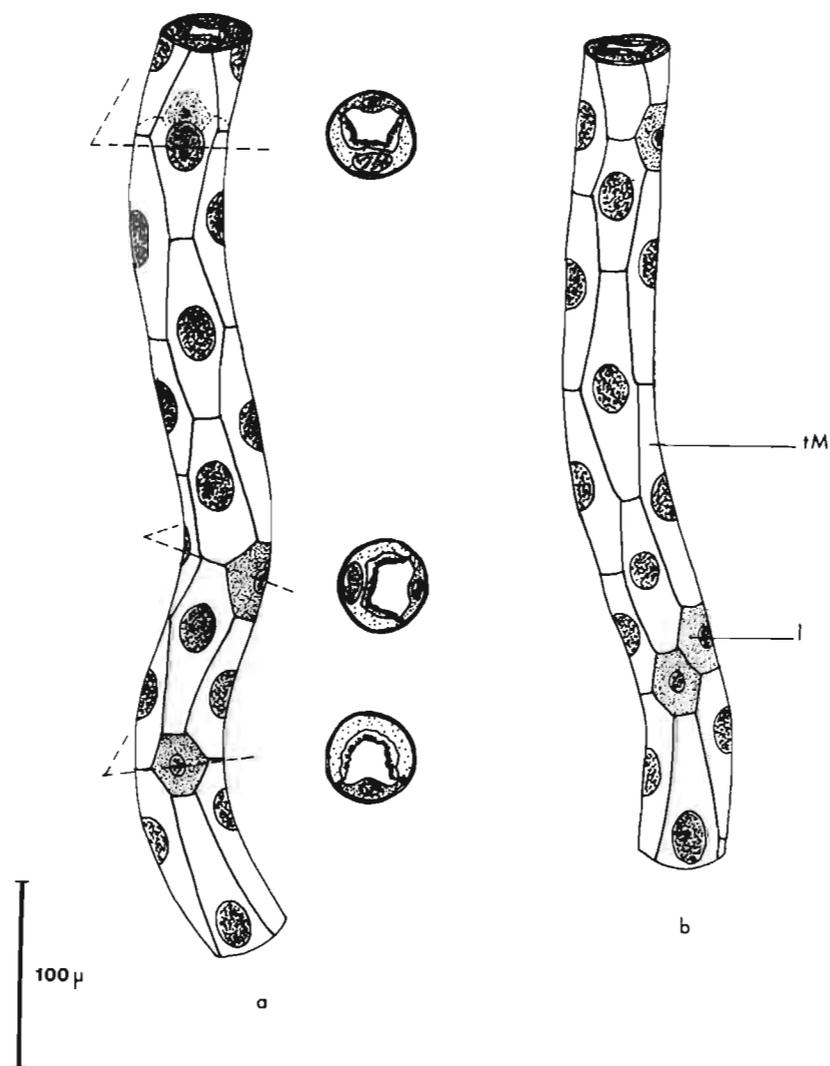


Fig. 33 a-b - Reconstitution de la zone Malpighienne cryptonéphridiée. -

l., "leptogramme" ; t.M., tube de Malpighi.

D'après RAZET et QUILLEVERE (1969)

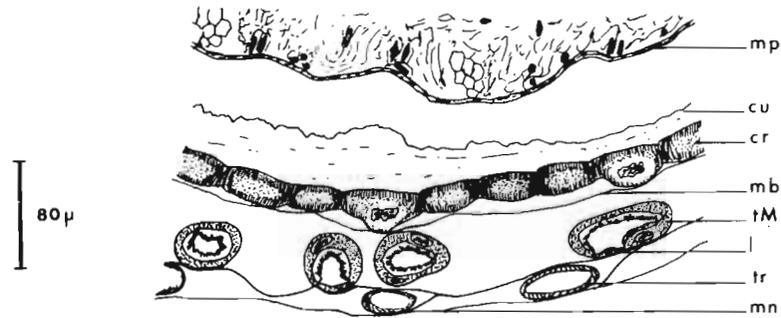


Fig. 34 - Vue générale de la zone cryptonéphridiée -

c.r., cellules rectales ; cu., cuticule ; l., " leptophragme " ;
 m.b., membrane basale ; m.p., membrane péri-trophique ;
 t.M., tubes de Malpighi ; tr., trachées ; m.n., membrane périné-
 phrique.

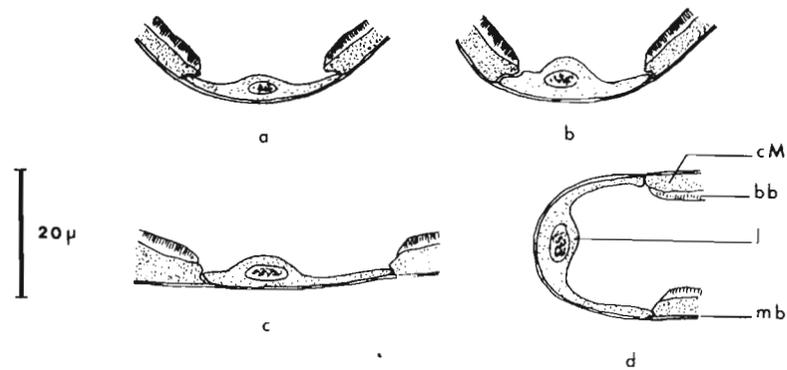


Fig. 35 - a-b-c-d - Morphologie des " leptophragmes " -

b.b., bordure en brosse ; c.M., cellule Malpighienne ;
 l., leptophragme ; m.b., membrane basale.

Nous avons également étudié (RAZET et QUILLEVERE - 1969) les systèmes malpighiens de *Hemichroa crocea* (cryptonéphridié) et d'*Empria pulverata* (non cryptonéphridié). Signalons cependant que dans ces deux cas nous avons retrouvé les " cellules en coupole " dans la partie distale des tubes de Malpighi. Chez *Hemichroa crocea*, certaines de ces cellules ont une forme très particulière en " battant de cloche " alors que chez *Empria pulverata* on retrouve la même morphologie que chez *Croesus septentrionalis* (Fig. 35).

On considère de façon générale que le rôle des dispositifs cryptonéphridiés est de permettre le retour de l'eau dans le système excréteur. Au niveau du rectum, l'eau est retirée des matières fécales, qui sont éliminées dans un état de dessiccation plus ou moins poussé, et retourne dans les tubes de Malpighi pour y effectuer un nouveau cycle. Quant aux " Leptophragmes ", ils seraient imperméables à l'eau et impliqués dans le transport des chlorures.

Ces Leptophragmes sont, dans les cas connus jusqu'ici, situés contre la membrane périnéphrique, ce qui a amené SAINI (1964) à considérer qu'ils ont un rôle d'attache des tubules Malpighiens sur ladite membrane.

Le rôle du système cryptonéphridié des larves de Tenthredes reste entièrement à définir. Ces insectes ne sont pas Xerophiles ; leur nourriture, faite de feuilles vertes, leur apporte une quantité d'eau relativement impor-

tante. Peut - être son absorption a - t ' elle lieu surtout au niveau rectal. Quant aux " leptophragmes ", leur position variable et leur présence chez une espèce non cryptonéphridiée, amènent à se demander s'ils n'ont pas chez les Symphytes un rôle différent ou du moins plus diversifié.

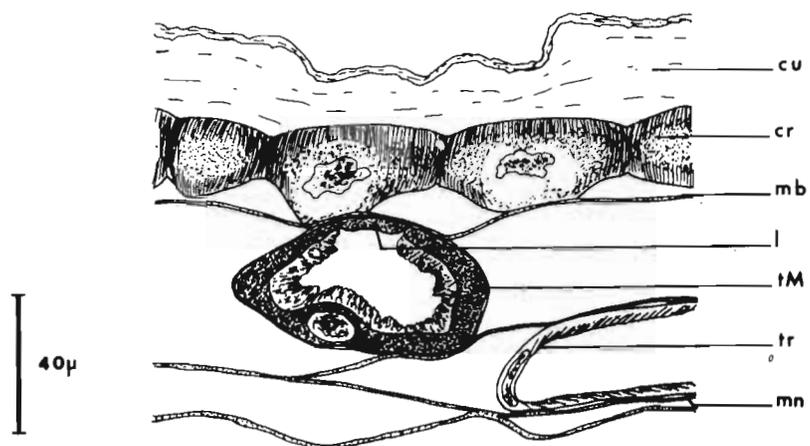


Fig. 36 - Leptophragme accolé au rectum. -

c.r., cellules rectales ; cu., cuticule ; m.b., membrane basale ;
 m.n., membrane périnéphrique ; t.M., tubes de Malpighi ;
 tr., trachées.

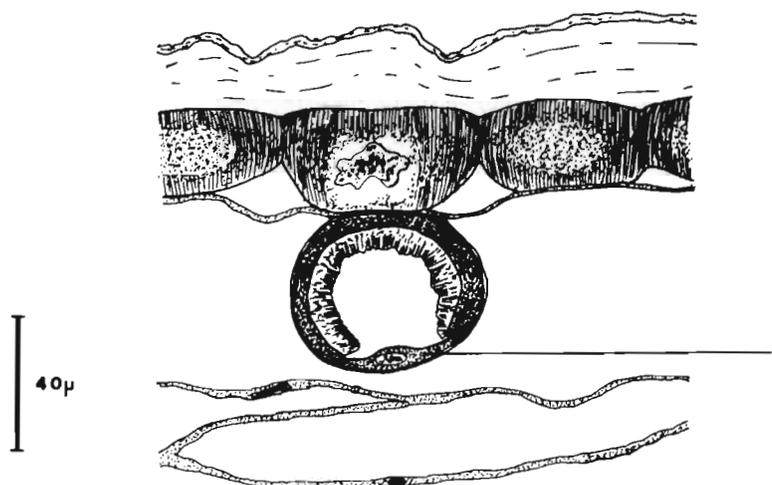


Fig. 37 - Leptophragme libre dans la cavité périnéphrique. -

l., leptophragme.

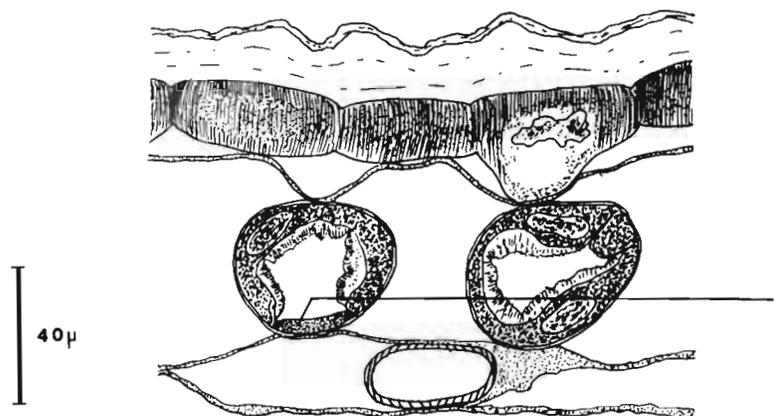


Fig. 38 - Leptophragme accolé à la membrane périnéphrique. -

1., leptophragme

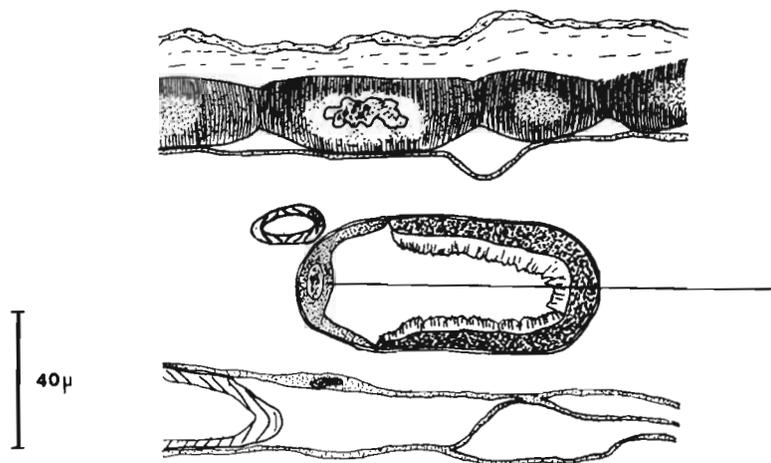


Fig. 39 - Leptophragme libre dans la cavité périnéphrique. -

1., leptophragme.

c) Les glandes labiales. -

Les glandes labiales de la larve au dernier stade sont très développées (Fig. 21). Elles sont situées ventralement par rapport au tube digestif et sont intimement liées au tissu adipeux central. Elles sont drainées par deux gros canaux collecteurs sinueux qui se rejoignent en un canal impair avant de déboucher ventralement entre les deux palpes labiaux (Fig. 40 et 41). De chaque côté, ces canaux collecteurs sont bordés par les cellules sécrétrices, (~~groupées en acini~~), reliées entre elles et aux canaux collecteurs par de nombreux canalicules. Au niveau du prothorax on note la présence de deux glandes accessoires, bordant latéralement l'oesophage (Fig. 40 et 41) et débouchant chacune dans un des canaux collecteurs cités ci dessus. Ces glandes accessoires sont constituées de grosses cellules sécrétrices reliées par de nombreux canalicules ce qui leur donne un aspect de " grappe ". La plupart des auteurs utilisent indifféremment pour cet ensemble les dénominations de " glandes labiales ", " glandes séricigènes " ou " glandes salivaires " ; dans la suite de ce travail, nous appellerons " glandes séricigènes " les glandes principales qui, nous le verrons, disparaissent à la métamorphose après la sécrétion du cocon, et " glandes salivaires " les glandes accessoires qui, remaniées au moment de la métamorphose, donneront les glandes salivaires de l'adulte.



Fig. 40 - Région céphalique de la larve au dernier stade (vue latérale). -

a., aorte ; ant., antenne ; c., cerveau ; c.a., corpora allata ; c.c., corpora cardiaca ; g.sa., glande salivaire ; g.sé, glande séricigène ; la., labium ; md., mandibule ; m.md., muscles mandibulaires ; n.o., nerf optique ; ph., pharynx ; p.mx., palpe maxillaire ; st., stermate ; t., tégument ; t.d., tube digestif.-

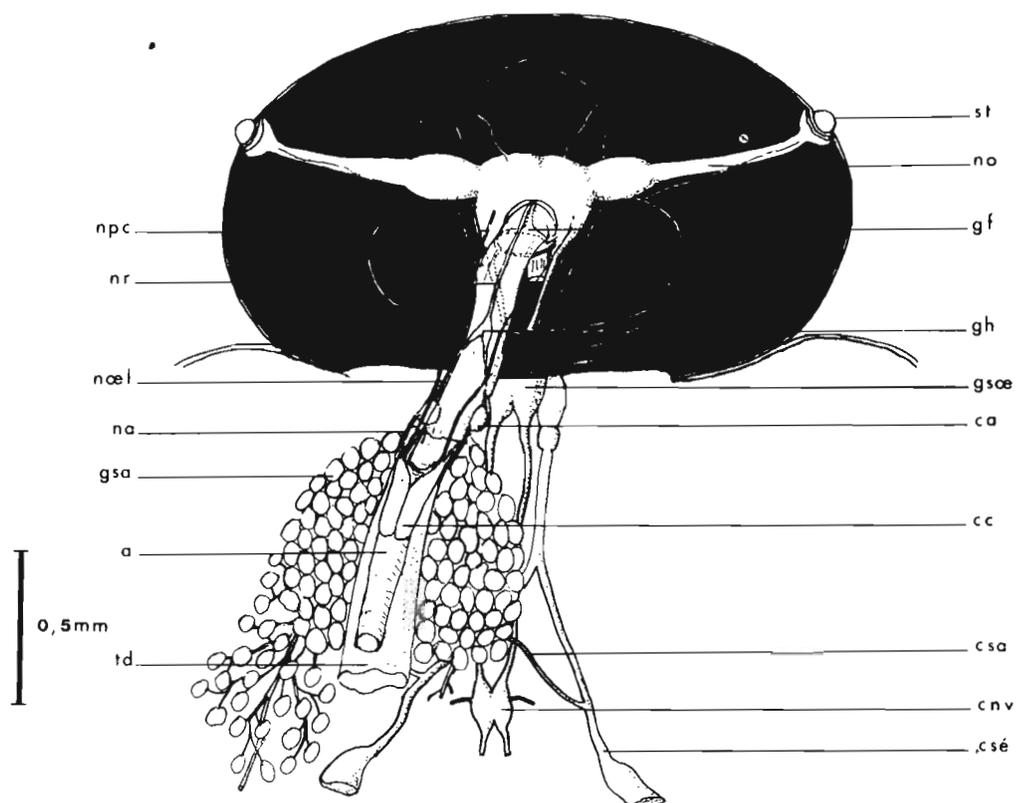


Fig. 41 - Région céphalique de la larve au dernier stade (vue dorsale). -

a., aorte ; c.a., corpora allata ; c.c., corpora cardiaca ; C.n.v., chaîne nerveuse ventrale ; c.sa., canal salivaire ; c.sé., canal séricigène ; g.f., ganglion frontal ; g.h., ganglion hypocérébral ; g.sa., glande salivaire ; g.s.oe., ganglion sous oesophagien ; n.a., nerf allate ; N.o., nerf optique ; n.oe.l., nerf oesophagien latéral ; n.pc., nerf paracardiaque ; n.r., nerf récurrent ; st., stemmata ; t.d., tube digestif.

L'anatomie microscopique des glandes séricigènes des larves de *Tenthredes* a été étudiée dès 1927 par SAINT - HILAIRE. Le premier, il mit en évidence dans les cellules sécrétrices la présence de canaux intracellulaires recevant les gouttelettes de sécrétion. Cette étude a été reprise en 1969 par KENCHINGTON qui suggère que les cellules sécrétrices seraient d'origine épidermique. Il note de nombreuses similitudes entre les cellules séricigènes des *Tenthredes* et les glandes épidermiques des *Mantidae*.

Lors des quatre premiers stades larvaires, les cellules salivaires et séricigènes ne sont guère distinguables du point de vue histologique (Fig. 42 st. 1-2-3-4). Seule, leur position dans le corps de la larve permet de les reconnaître. Les cellules salivaires se trouvent à l'arrière de la tête dans le prothorax, alors que les cellules séricigènes se trouvent situées ventralement sous l'intestin moyen.

Durant ces quatre premiers stades, les cellules salivaires gardent dans l'ensemble une taille supérieure à celle des cellules séricigènes. Durant cette croissance, leur structure ne varie guère. Les cellules salivaires comme les cellules séricigènes présentent alors un noyau peu branchu avec de grosses granulations de chromatine. Le cytoplasme y est dense bien que contenant de nombreuses vacuoles arrondies ou aplaties. Il s'agit, en fait, de coupes transversales ou longitudinales des canaux intracellulaires. Ce n'est qu'à l'avant dernier stade larvaire (quatrième chez le mâle, cinquième chez

la femelle) que la différence de structure devient nette entre les deux types de cellules glandulaires (Fig. 42 st. 5). A ce stade, les cellules salivaires ont une taille d'environ 70 μ et un cytoplasme bien développé; les cellules séricigènes atteignent seulement 40 μ de diamètre et leur noyau emplit presque toute la cellule.

Au dernier stade larvaire (Fig. 43), les cellules séricigènes deviennent énormes et atteignent 200 μ de diamètre ; leur noyau étoilé présente de grosses granulations de chromatine ; le cytoplasme, granuleux, montre à sa périphérie les sections des canalicules intracellulaires, qui contiennent des gouttelettes de sécrétion (Fig. 43 c). Ces sécrétions sont déversées ensuite dans les canaux collecteurs. Ces canaux ont une structure histologique très simple ; ils sont en effet réduits à une membrane de 1 μ d'épaisseur dont les noyaux sont eux - mêmes très aplatis (Fig. 43 d). Dans la zone de jonction avec le canal salivaire, le canal collecteur séricigène s'épaissit nettement ; on peut alors distinguer une basale de 0,5 μ d'épaisseur et une couche cellulaire de 10 μ d'épaisseur dont 2 μ pour la bordure en brosse (Fig. 43 e). Les noyaux de cette couche cellulaire sont plus arrondis et présentent de petites granulations de chromatine. Le canal commun impair débouchant au niveau du labium possède une paroi encore plus épaisse atteignant 40 μ et formée de cellules hautes bordées par une basale. Ces cellules possèdent un gros noyau ovoïde et un cytoplasme dont la partie bordant la lumière du canal est nettement striée. Les cellules salivaires ne

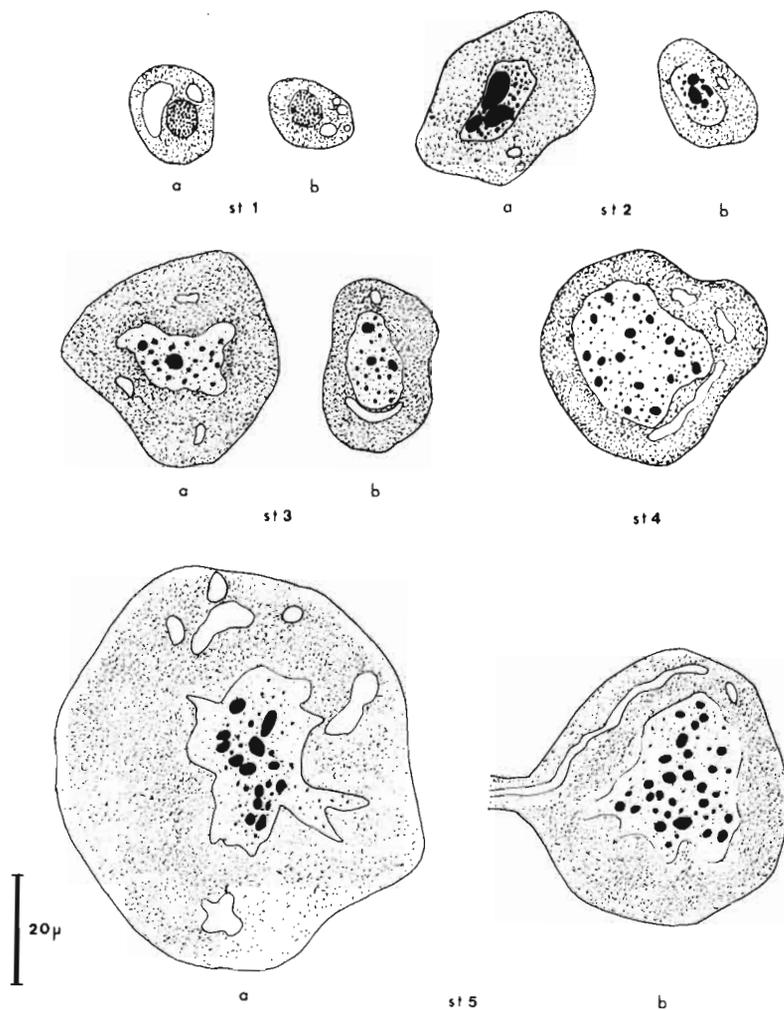


Fig. 42 - Cellules sécrétrices salivaires et séricigènes aux cinq premiers stades larvaires. -

- st. 1 - a) cellule salivaire ; b) cellule séricigène ;
 st. 2 - a) cellule salivaire ; b) cellule séricigène ;
 st. 3 - a) cellule salivaire ; b) cellule séricigène ;
 st. 4 - cellule séricigène
 st. 5 - a) cellule salivaire ; b) cellule séricigène ;

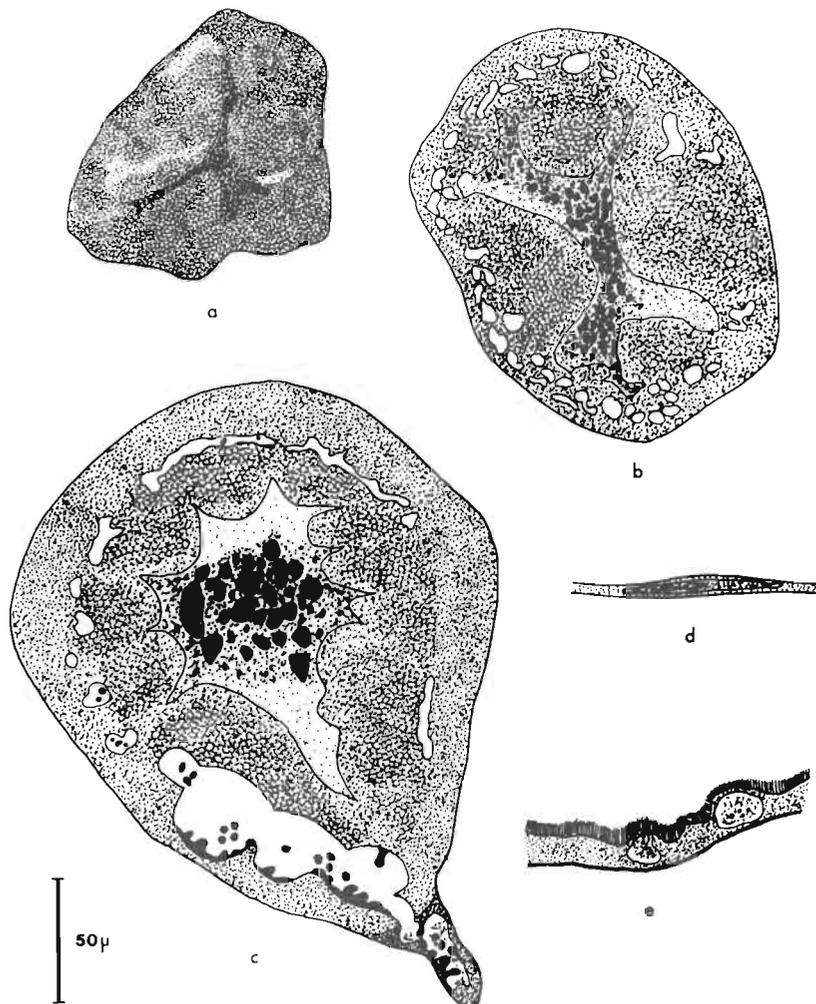


Fig. 43 - a-b-c-d-e - Cellules sécrétrices salivaires et séricigènes
au dernier stade larvaire. -

- a) cellule salivaire ; b) cellule séricigène en coupe transversale ;
- c) cellule séricigène en coupe longitudinale ;
- d) canal collecteur séricigène ;
- e) canal collecteur séricigène (portion terminale).

dépassent pas 100 μ de diamètre (Fig. 43 a). Leur cytoplasme est très dense et leur noyau branchu ne contient que de petites granulations de chromatine. Les sections des canalicules intracellulaires sont peu distinctes.

d) Le tissu adipeux. -

Chez la larve femelle au dernier stade, on distingue aisément le tissu adipeux central et le tissu adipeux périphérique.

Le tissu adipeux central a une forme générale cylindrique et est formé de cellules adipeuses jointes entre elles par des ponts cellulaires qui sont des prolongements de la membrane cellulaire, formant un réseau serré enveloppant le tube digestif et s'étendant depuis le premier segment thoracique jusqu'à l'extrémité de l'abdomen. Nous avons noté précédemment que les canaux collecteurs séricigènes et les cellules sécrétrices sont intimement liées à ce tissu adipeux central.

Le tissu adipeux périphérique est constitué de cellules adipeuses proches du tégument de la larve. Elles ne sont pas distribuées aussi uniformément que les cellules du tissu adipeux central, et sont plus nombreuses dans les lobes latéro - ventraux des segments du corps.

Les cellules à urates, associées aux cellules du tissu adipeux central, ne peuvent être étudiées qu'en anatomie microscopique. Il en est de même des cellules associées au tissu adipeux périphérique, à savoir : les oenocytes, grandes cellules arrondies au rôle encore énigmatique, et les amas de leucocytes ou lobules leucopoiétiques.

Nos observations sont parfaitement en accord avec les descriptions antérieures de SCHMIEDER (1928) sur le tissu adipeux des larves de deux Tenthredinidae *Pteronidea ribesi* Scopoli et *Diphadnus appendiculata* Hartig.

Au premier stade larvaire, le tissu adipeux est très peu développé et sur une même coupe de la larve, on ne dénombre que quelques cellules adipeuses tant en ce qui concerne le tissu adipeux central que le périphérique. Les cellules du tissu adipeux central (Fig. 44 a) sont ovoïdes et mesurent 10 μ de diamètre ; leur cytoplasme semble, sur coupes, très vacuolaire, ceci étant dû à la disparition des corps gras lors du passage dans le toluène. Les noyaux arrondis ont un diamètre de 5 μ et leur chromatine est disposée en paquets. Les cellules du tissu adipeux périphérique sont plus petites (Fig. 44 b). Elles atteignent 8 μ et le noyau 3 μ , la chromatine étant groupée à la périphérie.

Les plus gros des oenocytes atteignent 20 μ (Fig. 44 c) et leurs noyaux 8 μ . Le cytoplasme, bien que contenant quelques vacuoles est dense. Le noyau est rempli de granulations chromatiques en chapelet.

Au stade 2, les cellules ont un diamètre de 19 à 20 μ dans le tissu adipeux central (Fig. 45 a) et de 10 μ dans le tissu adipeux périphérique (Fig. 45 b). Les noyaux étant respectivement de 5 et 3 μ . Le cytoplasme du premier est plus vacuolaire, celui du second, plus dense. On note également une différence dans les affinités tinctoriales ; le tissu adipeux central se colore par le vert lumière et le tissu adipeux périphérique par le ponceau

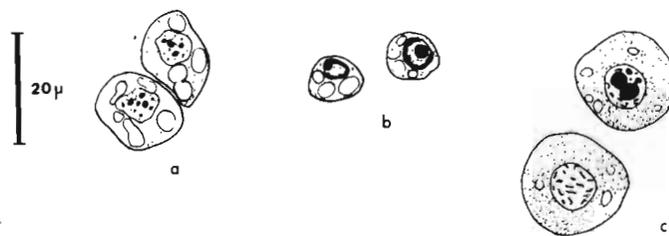


Fig. 44 a-b-c- Tissu adipeux central (a), périphérique (b), et oenocyte (c)
au premier stade larvaire

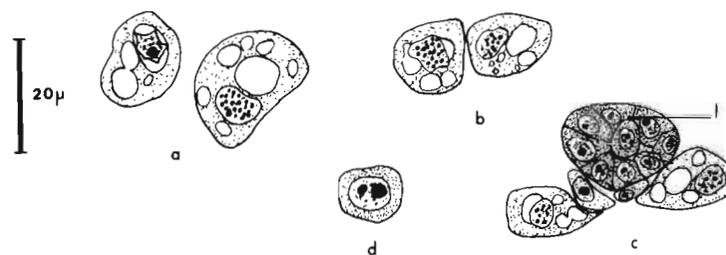


Fig. 45 a-b-c-d Tissu adipeux central (a) périphérique (b) et (c) oenocyte (d)
au deuxième stade larvaire
l., lobule leucopoïétique

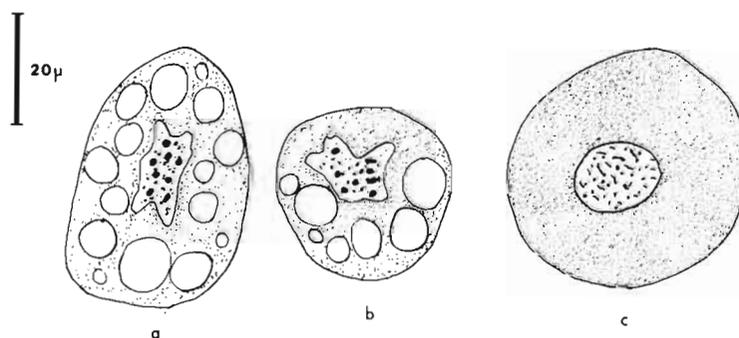


Fig. 46 a-b-c- Tissu adipeux central (a), périphérique (b) et oenocyte (c)
au quatrième stade larvaire

de Xylidine. On observe à ce stade de nombreux lobules leucopoiétiques en formation au sein du tissu adipeux périphérique (Fig. 45 c).

Les oenocytes, issus de l'épiderme, sont tous de petite taille et ne dépassent pas 10 μ ; les gros oenocytes du stade précédent ont disparu (Fig. 45 d).

Au stade 3, on note surtout un développement important des lobules leucopoiétiques avec formation de très nombreux éléments cellulaires qui sont libérés à la périphérie et deviennent des leucocytes amoéboïdes et fusiformes. Le tissu adipeux central est toujours très réduit, le tissu adipeux périphérique étant plus développé.

Au stade 4, les cellules du tissu adipeux central (Fig. 46 a) atteignent 50 μ et montrent une couronne de vacuoles autour d'un noyau irrégulier plus ou moins étoilé et branchu. Les cellules du tissu adipeux périphérique (Fig. 46 b) mesurent 20 μ . Leur noyau est également irrégulier mais les vacuoles sont moins nombreuses que précédemment. On note à nouveau la présence de gros oenocytes (Fig. 46 c).

Au stade 5, on observe uniquement la croissance des cellules adipeuses tant centrales que périphériques et qui mesurent respectivement 80 μ et 40 μ de diamètre.

Au dernier stade larvaire, le noyau des cellules adipeuses est très déformé et de nombreuses digitations partent de la masse nucléaire centrale (Fig. 47 a-b) et s'étendent jusqu'à la région périphérique de la cellule.

On note également un réseau cytoplasmique rattachant la membrane nucléaire à la membrane cellulaire au contact de laquelle le réseau cytoplasmique forme une couche continue. Ceci semble agir comme une structure de soutien. On trouve un cytoplasme granuleux mais clair dans la région centrale de la cellule autour du noyau ainsi qu'à la périphérie des vacuoles. Dans le tissu adipeux central dont les cellules atteignent 120 μ de diamètre, ces vacuoles périphériques sont énormes et en nombre relativement réduit. Dans le tissu adipeux périphérique, les cellules mesurent seulement de 60 à 80 μ de diamètre, et leurs vacuoles périphériques sont plus petites mais plus nombreuses. Ces observations concordent tout à fait avec celles de SCHMIEDER (1928) chez *Pteronidea ribesi* Scopoli et *Dinorthis appendiculata* Hartig.

Les oenocytes associés au tissu adipeux périphérique sont également importants, leur diamètre atteignant 80 μ . On les distingue facilement des cellules adipeuses grâce à leur noyau arrondi et à leur cytoplasme dense et homogène (Fig. 48).

Les colonies de leucocytes, ou organes leucopoïétiques, sont nombreux et bien développés ; on les trouve dorsalement et ventralement associées aux cellules du tissu adipeux périphérique.

Les cellules à urates sont bien visibles ; elles sont étroitement associées au tissu adipeux central (Fig. 47 d), insinuées entre les vacuoles périphériques. Elles ont un noyau arrondi de 5 μ de diamètre, avec un gros

nucléole arrondi au centre. Leur cytoplasme, comme celui des cellules adipeuses, est en réseau et rattache le noyau à la membrane cellulaire. Les interstices forment des vacuoles.

Après cette étude d'anatomie microscopique du tissu adipeux larvaire et des cellules associées, certains points restent à éclaircir. Si l'origine des oenocytes, issus de l'épiderme, et celle des cellules à urates, cellules mésodermiques amoéboides ayant pénétré à l'intérieur des cellules adipeuses, (WIGGLESWORTH , 1953 ; ROCKSTEIN, 1964) ne pose pas de problèmes ; par contre, celle des lobules leucopoïétiques et la multiplication des cellules adipeuses durant la vie larvaire restent à établir. En ce qui concerne ces dernières, BERLESE (1901) avait déjà constaté que si chez *Pieris brassicae* les cellules adipeuses larvaires viennent des amoébocytes, par contre, chez *Bombyx mori*, elles se multiplient par division. POSPIELOW (1911), chez différents Lépidoptères, a, lui aussi, constaté qu'au moment des mues larvaires des amoébocytes se séparent des épaissements épithéliaux, constituant ainsi le corps adipeux larvaire. HUFNAGEL (1918), chez un autre Lépidoptère, *Hyponomeuta padella*, note également une prolifération des cellules adipeuses au moment des mues. SCHMIEDER (1928) ne donne pas d'indications sur ce sujet ; il note simplement un accroissement de taille des cellules adipeuses au cours de la vie larvaire.

En ce qui nous concerne, nous pensons que chez *Croesus septentrionalis*, il n'y a pas multiplication des cellules adipeuses mais uniquement

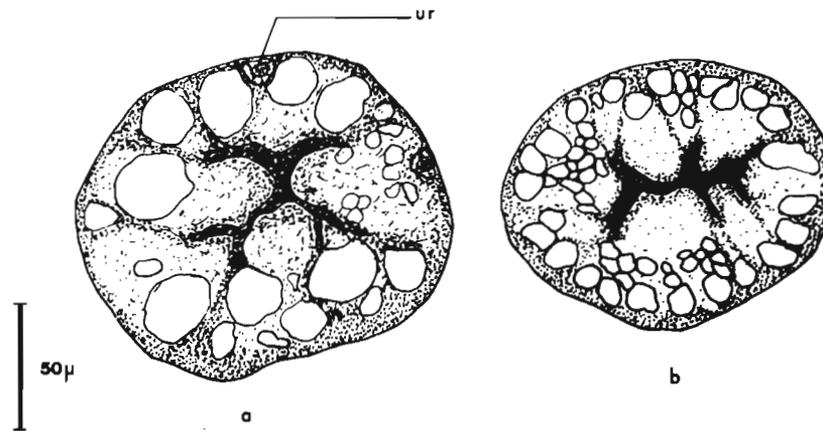


Fig. 47 a-b - Tissu adipeux au dernier stade larvaire. -

- a) tissu adipeux central
- b) tissu adipeux périphérique
- u.r., cellules à urates

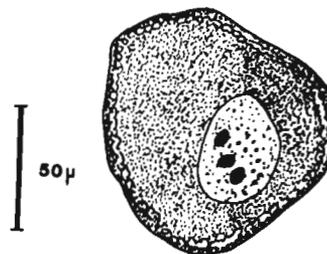


Fig. 48 - Denocyte au dernier stade larvaire. -

accroissement de la taille des cellules adipeuses déjà différenciées aux premiers stades larvaires. Nous n'avons en effet jamais observé de cellules adipeuses en division, pas plus que de formes de passage entre les amœbocytes et les cellules adipeuses.

En ce qui concerne les lobules leucopoiétiques, ils ont été observés pour la première fois par SCHAEFFER (1889) chez le Lépidoptère *Hyponomeuta evonymella* : l'auteur les a décrits comme des foyers de formation des éléments sanguins, et a considéré qu'il s'agit de tissu adipeux embryonnaire donnant naissance aux leucocytes. HUFNAGEL (1918) pensait également que chez *Hyponomeuta padella* les cellules adipeuses et les éléments sanguins ont la même origine mésenchymateuse mais tandis que certains éléments évoluent rapidement en leucocytes ou en cellules adipeuses, d'autres, restés au contact du corps gras, persistent longtemps sans différenciation et constituent des foyers mixtes d'éléments gras et de leucocytes. En ce qui concerne les Tenthredes, BARENDRECHT (1949) et l'HELIAS (1953) notent que les lobules leucopoiétiques, peu visibles aux premiers stades larvaires, se développent considérablement par la suite par multiplication active de leurs cellules. L'HELIAS note de plus que ces lobules sont irrigués par de très nombreuses trachéoles. Chez *Croesus septentrionalis*, ces lobules ne deviennent importants qu'au troisième stade larvaire. On peut y observer alors de très nombreuses figures de mitose. Au cours de la vie larvaire, ces éléments donnent bien naissance à

des leucocytes ; cependant, ils ne libèrent pas comme chez certains Lépidoptères de nouvelles cellules adipeuses larvaires. On peut cependant se demander si ces lobules leucopoiétiques ne donnent pas naissance au moment de la métamorphose aux phagocytes innombrables qui envahissent les organes dès la sortie de diapause après qu'une première phase d'histolyse ait eut lieu.

2°) Autres organes examinés au dernier stade larvaire. -

a) Le système nerveux. -

Nous n'avons étudié le système nerveux que du point de vue anatomie interne, l'étude de son anatomie microscopique n'étant pas possible dans le cadre restreint de ce travail.

Le système nerveux de la larve au dernier stade est constitué du cerveau, de la masse sous - oesophagienne (innervant les mandibules, les palpes maxillaires et labiaux) (Fig. 40 et 41) et de la chaîne nerveuse ventrale (Fig. 21) comprenant dix paires de ganglions soudés deux à deux.

Le cerveau, constitué des deux ganglions cérébroïdes, est situé au dessus du pharynx ; de chaque hémisphère cérébroïde part latéralement un nerf optique très important. Une commissure transverse passant sous le pharynx relie les régions postérieures des deux hémisphères. A l'avant du pharynx, se situe le ganglion frontal d'où part le nerf récurrent qui longe le pharynx et, en arrière du cerveau, rejoint le ganglion hypocérébral d'où partent les deux nerfs oesophagiens latéraux. Un peu en arrière de ce

ganglion hypocérébral s'observent les *corpora allata* sous forme de deux petites masses arrondies blanchâtres situées de chaque côté de l'oesophage. Au dessus sont situés les corps paracardiaques ou *corpora cardiaca* qui se présentent comme deux lames allongées accolées à l'aorte dorsale et reliées d'une part aux corpora allata par les nerfs allates et d'autre part au cerveau par les nerfs paracardiaques. Cette disposition rappelle beaucoup celle décrite par PARKER (1935) chez la larve de *Pseudoclavellaria americana* L. et par L'HELIAS (1952) chez *Lophyrus pini* et rufus André.

Nous avons également pu noter au niveau des stigmates prothoraciques la présence de grosses cellules accolées aux gros troncs trachéens latéraux. Il pourrait s'agir là des cellules sécrétrices des glandes prothoraciques mais seule une étude plus précise pourrait apporter une confirmation.

b) Les ébauches génitales. -

Chez la larve au dernier stade, les ébauches génitales sont bien différenciées (on peut d'ailleurs les reconnaître dès le premier stade). Elles sont situées latéralement dans une anse des canaux collecteurs séricigènes un peu au dessus de l'insertion des tubes de Malpighi sur le tube digestif. Elles ont une forme cylindrique et sont rattachées par un ligament suspenseur au tégument dorsal de la larve. Comme les canaux collecteurs séricigènes, elles sont appliquées contre le tissu adipeux central.

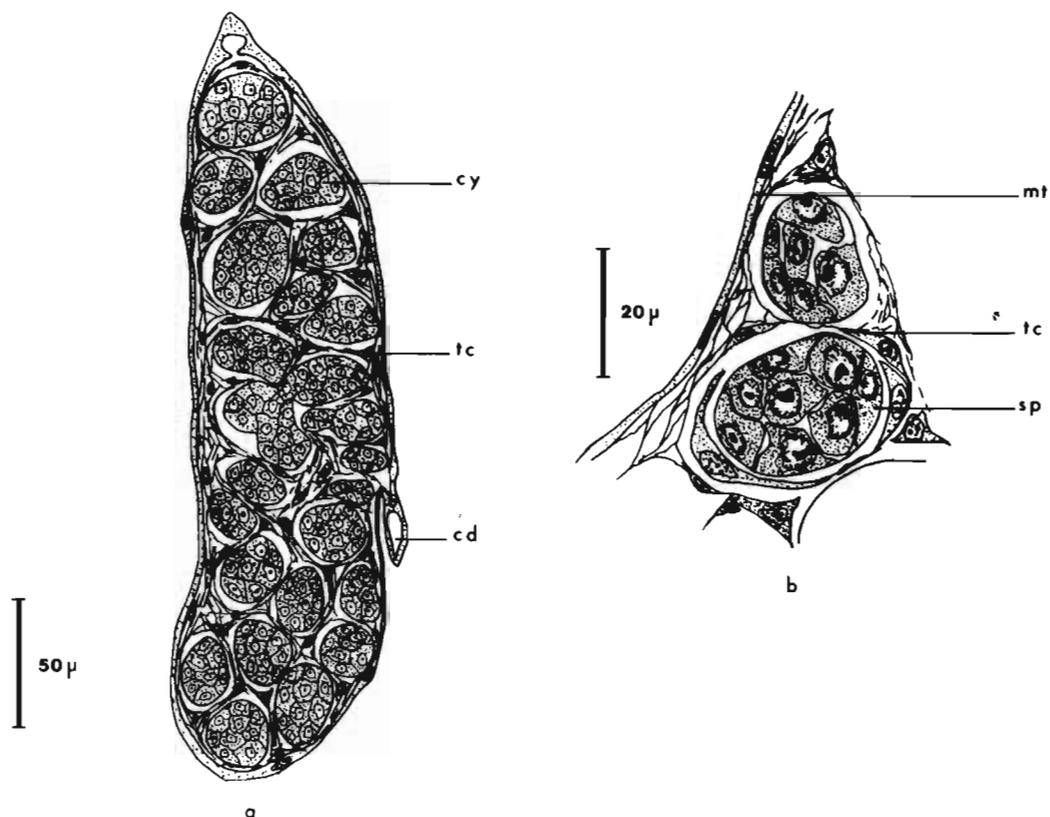


Fig. 50 a-b - Ebauche du testicule chez la larve au dernier stade. -

a) coupe générale ; b) détail

c.d., canal déférent ; cy., cyste ; m. t., membrane du testicule ;
 sp., spermatogonies ; t.c., tissu conjonctif.

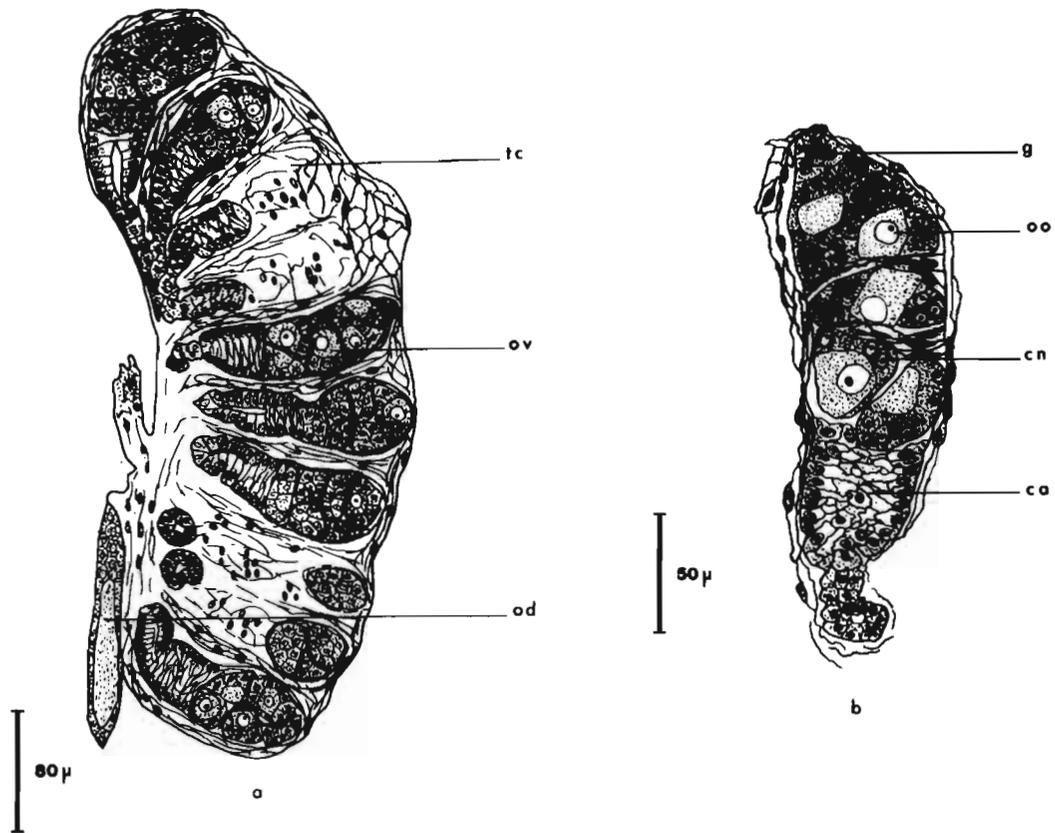


Fig. 49 - Ebauche de l'ovaire chez la larve au dernier stade. -

a) coupe générale ; b) ovariole

ca., calice ; c.n., cellules nutritives ; g., germarium ;
od., oviducte ; oo., oocyste ; ov., ovariole ; t.c., tissu
conjonctif.

Chez les larves femelles au dernier stade, (sixième stade), les ovarioles sont bien distinctes (Fig. 49 a-b), et, de la base de chacun, part un canal cilié, le calice, débouchant dans l'oviducte commun. Au stade 5, qui est le dernier stade larvaire pour le mâle, les cellules germinales sont groupées en de nombreux cystes, enveloppés dans une membrane conjonctive mince. Ces cystes contiennent des éléments qui sont tous du même degré d'évolution : on observe ainsi des cystes de Spermatogonies, et des cystes de Spermatocytes (Fig. 50 a-b).

c) Le tégument et les glandes vésiculaires. -

Au dernier stade larvaire, le tégument abdominal et thoracique a une épaisseur à peu près uniforme de 45 μ (Fig. 51 a). Il comprend une épicuticule très mince de 0,5 μ d'épaisseur, l'exocuticule de 10 μ , l'endocuticule de 20 μ et enfin l'épiderme à gros noyaux de 15 μ . Dans la capsule céphalique (Fig. 51 b), la cuticule est plus épaisse (50 μ) et, de plus, elle est sclérotinisée et mélanisée, les deux phénomènes allant de pair. Les cellules épidermiques sont nettement séparées.

Les glandes vésiculaires sont de simples invaginations tégumentaires, l'épiderme y ayant cependant un rôle sécréteur. Au dernier stade larvaire, la longueur de l'invagination épidermique atteint 400 μ . L'épiderme y est épais (25 μ) et ses noyaux sont aplatis (Fig. 52).

Au cours de ce travail, nous n'étudierons ni la musculature, ni les appareils respiratoire ou circulatoire. Notons cependant que la presque totalité de la capsule céphalique est emplie par les muscles mandibulaires très puissants. En ce qui concerne l'appareil respiratoire, on peut noter qu'il est constitué essentiellement de deux gros troncs trachéens latéraux d'où partent, en particulier au niveau des stigmates, de nombreuses ramifications.

3 - La transformation des organes lors de la métamorphose. -

1°) Evolution des organes de l'alimentation et de l'excrétion. -

On assiste au moment de la métamorphose à de très importants remaniements en particulier en ce qui concerne le tube digestif et ses annexes. Il serait, certes, souhaitable de pouvoir suivre heure par heure toutes ces transformations, mais un tel travail est dans la pratique impossible puisqu'il s'écoule plus d'un mois, dans le cas le plus favorable, entre la " pupaison " et l'éclosion imaginale. Nous avons donc choisi d'étudier les stades caractéristiques de la métamorphose chez les Tenthredes à savoir : l'éonymphe, la mésonymphe, la pronymphe, la nymphe et, enfin, l'adulte.

Nous avons déjà pu constater que les Tenthredes ont été peu étudiées du point de vue anatomie microscopique. En ce qui concerne l'étude histologique de la métamorphose, nous n'avons trouvé dans la littérature que le travail déjà cité de SCHMIEDER (1928) sur le tissu adipeux. Nous avons donc dû prendre nos éléments de comparaison chez d'autres Hyménoptères comme la guêpe et l'abeille étudiées par ANGLAS (1898 - 1901) ou *Formica rufa* étudiée par PEREZ (1902). Nous avons également comparé nos observations avec celles de BERLESE (1913) sur de nombreux insectes, celles de PEREZ (1910) sur un Diptère *Calliphora erythrocephala* Mg. ou de PATAY (1939) sur le Coléoptère *Leptinotarsa decemlineata* Say. Nous avons aussi consulté les travaux de

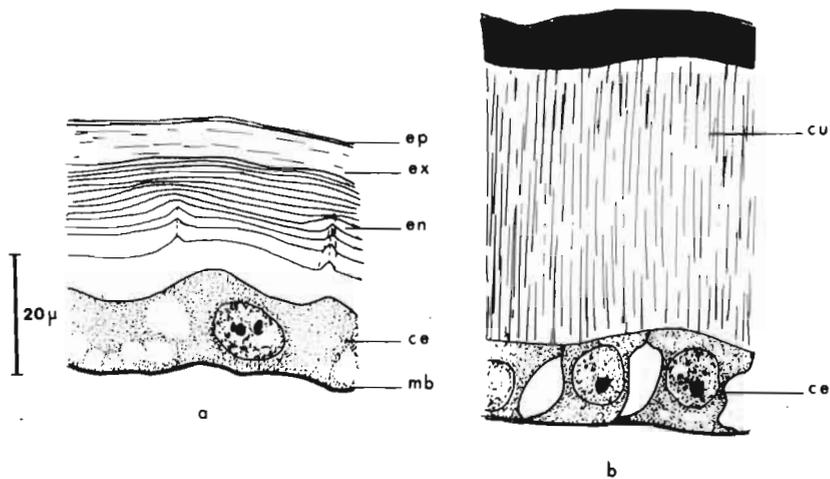


Fig. 51 a-b - Tégument de la larve au dernier stade. -

a) région abdominale et thoracique ; b) région céphalique ;

c.e., cellules épidermiques ; cu., cuticule ; en., endocuticule ;
ep., épicuticule ; ex., exocuticule ; m.b., membrane basale.

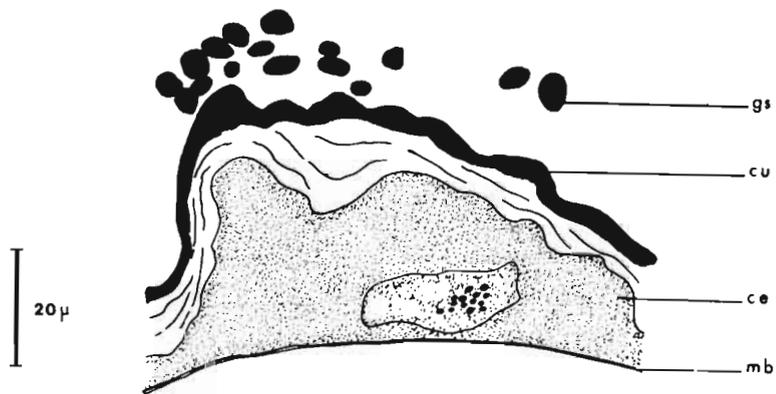


Fig. 52 - Glande vésiculaire de la larve au dernier stade. -

c.e., cellules épidermiques ; cu., cuticule ;
g.s., grains de sécrétion ; m.b., membrane basale.

POYARKOFF (1910) sur la Galéruque de l'orme et en ce qui concerne les Lépidoptères les travaux de POSPIELOW (1911) et de HUFNAGEL (1918).

a) Le tube digestif. -

- Eonymphe

Le pharynx voit sa lumière totalement obstruée par un épaissement très important de la couche cuticulaire (Fig. 53). Celle-ci atteint 50 μ d'épaisseur. L'épicuticule est également bien développée. On distingue nettement à ce stade les différentes couches cuticulaires de l'exo- et de l'endocuticule. Les limites cellulaires de la couche épidermique ne sont plus visibles ; on a simplement une couche de cytoplasme granuleux et vacuolaire d'une dizaine de microns d'épaisseur, parsemé de noyaux à nucléole bien visible. Cette " couche cellulaire " est bordée d'une part par la cuticule et d'autre part par une zone assez complexe, que nous appellerons zone de dégénérescence, et constituée de replis membraneux et des muscles annulaires dégénérés dont les noyaux sont encore bien visibles.

L'oesophage (Fig. 54) a sa lumière également obstruée par les replis cuticulaires et les restes d'aliments. La couche cellulaire prend un aspect très particulier, les cellules émettant des prolongements cytoplasmiques digités à l'intérieur de la zone de dégénérescence constituée comme précédemment de replis membraneux et des muscles dégénérés. PEREZ (1910) avait observé des phénomènes similaires chez les Mucides et noté des plissements de l'intima chitineuse et les digitations des cellules épithéliales.

L'intestin moyen, bien que réduit tant en longueur qu'en diamètre par rapport au dernier stade larvaire, est encore bien développé et atteint 8 mm de longueur sur 300 μ de large (Fig. 55). Dans sa lumière, se trouvent les cellules qui ont été rejetées par l'épithélium intestinal larvaire au moment de la " pupaison ". Elles restent souvent accolées formant une sorte d'épithélium interne. Le reste de la lumière est envahi d'un fluide épais coloré par le ponceau. Ce liquide résulte d'une sécrétion propre aux nouvelles cellules épithéliales. Au moment de la pupaison, il y a une réduction marquée du volume de l'intestin moyen d'où résulte un plissement très important de la membrane basale et le rejet des cellules intestinales dans la lumière du tube. Il y a simultanément prolifération très active des cellules de régénération qui viennent tapisser l'intestin moyen. Ces nouvelles cellules intestinales sont encore très aplaties et n'atteignent qu'une quinzaine de μ d'épaisseur dont 2 pour la bordure en brosse alors que précédemment les cellules intestinales mesuraient 85 μ dont 15 pour la bordure en brosse. Elles sont entourées extérieurement par la zone de dégénérescence moins développée que pour l'intestin antérieur et constituée d'une membrane basale et de fibres musculaires annulaires et longitudinales en dégénérescence. Le cytoplasme des cellules intestinales est encore clair et vacuolaire, les noyaux aplatis présentent de nombreuses granulations de chromatine. Dans certaines zones, l'intestin moyen est encore très mince, la couche cellulaire n'atteignant que 5 μ . Les noyaux sont, dans ce cas, de

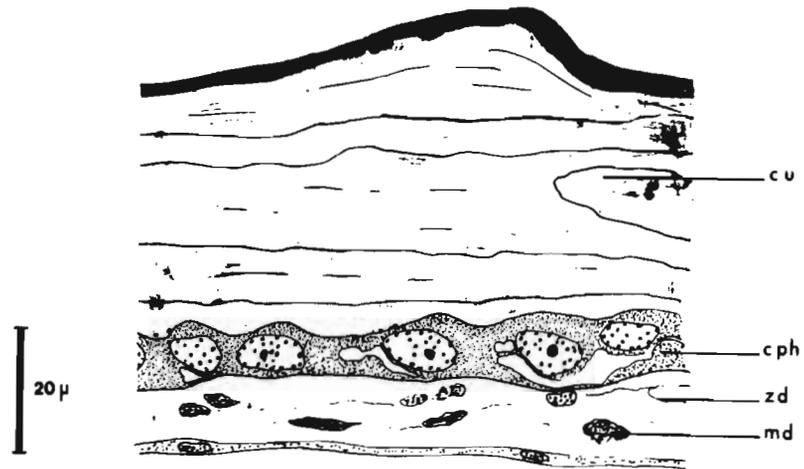


Fig. 53 - Pharynx de l'éonyphe. -

c.ph., cellules pharyngiennes ; cu., cuticule ;
m.d., muscle dégénéré ; z.d., zone de dégénérescence.

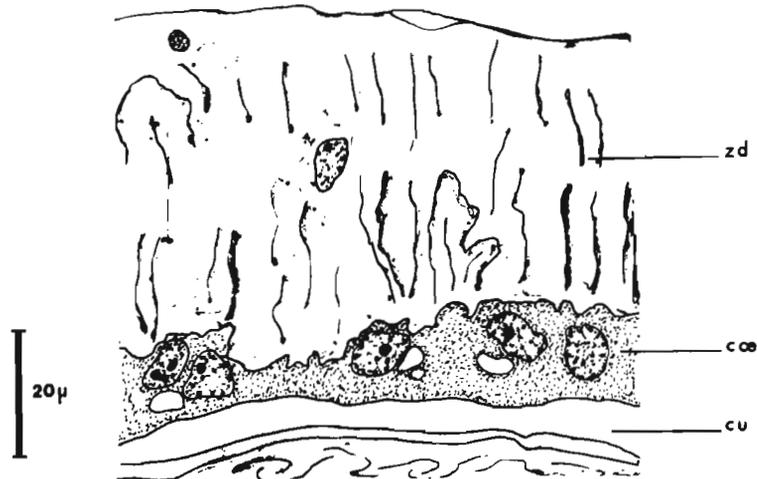


Fig. 54 - Oesophage de l'éonyphe. -

C.oe., cellules oesophagiennes ; cu., cuticule ;
z.d., zone de dégénérescence.

petite taille. Cette inégalité d'épaisseur de l'épithélium mésentérique est peut être en liaison avec une certaine élasticité, limitée par la présence d'une zone de dégénérescence musculaire. Ces observations sont à rapprocher de celles de PEREZ (1910) chez les Muscides où, lors de la métamorphose, le mésenteron totalement dépourvu de muscles, présente une grande irrégularité dans son épaisseur, ce que l'auteur attribue à une élasticité particulière.

L'intestin postérieur présente le même aspect que l'intestin antérieur (Fig. 56). Sa lumière est complètement envahie par la cuticule. On retrouve, comme pour le reste du tube digestif, une zone de dégénérescence formée de replis membraneux et parsemée de noyaux, et où les cellules intestinales envoient de nombreuses digitations. Ces cellules ont un cytoplasme granuleux très vacuolaire. Les noyaux, à nombreux nucléoles, sont très reconnaissables mais les membranes cellulaires ont disparu.

- Mésonymphe

Le pharynx présente une lumière toujours obstruée par la cuticule (Fig. 57) mais à la différence du stade précédent, la zone externe formée de replis membraneux et des muscles dégénérés a presque entièrement disparu, de nombreux phagocytes venant englober les débris membraneux et musculaires ; on assiste simultanément à la mise en place de la musculature imaginale. Les phagocytes de 10 à 20 μ de diamètre sont très reconnaissables à leur petit noyau étoilé à gros nucléole et à leurs vacuoles emplies de débris divers, muscles, noyaux ou cytoplasme larvaires. La couche cellulaire est

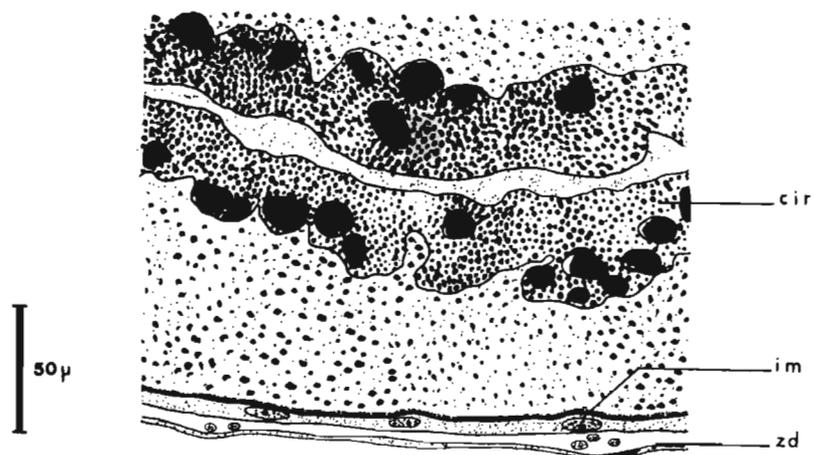


Fig. 55 - Intestin moyen de l'éonyphe. -

c.i.r., cellules intestinales larvaires rejetées ;
i.m., intestin moyen ; z.d., zone de dégénérescence.



Fig. 56 - Intestin postérieur de l'éonyphe. -

c.i., contenu intestinal ; cu., cuticule ;
i.p., intestin postérieur ; n.m., noyau musculaire ;
z.d., zone de dégénérescence.

toujours formée d'une couche de cytoplasme granuleux de 10 μ d'épaisseur avec des noyaux aplatis.

L'oesophage comporte à ce stade deux zones bien distinctes : d'une part, la zone apicale d'origine larvaire qui subit une phagocytose importante, la cuticule dans la lumière étant également détruite, d'autre part, la zone distale ou anneau imaginal au contact de l'intestin moyen et dont les cellules se multipliant activement forment la valvule oesophagienne. Dans la première de ces zones (Fig. 58), la couche cellulaire est envahie par de nombreux phagocytes qui englobent, outre les débris membraneux et musculaires, certains noyaux de cellules intestinales larvaires. Dans la seconde zone (Fig. 59 a-b), les cellules intestinales sont très étirées en hauteur et atteignent 50 μ . Ces cellules sont bordées par une couche musculaire qui donnera les muscles annulaires et longitudinaux de l'imago. Au contact avec l'intestin moyen (Fig. 59 a), on note une forte activité mitotique et les cellules intestinales très nombreuses et très petites forment un bouchon de cellules qui prolifèrent activement. Ceci explique que, chez l'adulte, nous trouvons un oesophage très long alors que chez la larve, celui-ci était très réduit. Il faut remarquer que chez nos sujets le développement de la valvule oesophagienne intervient au début du stade mésonympe, nettement après le rejet des cellules mésentériques larvaires, rejet qui a lieu chez l'éonympe. Les deux phénomènes ne sont pas liés comme cela semble le cas chez le Coléoptère *Leptinotarsa decemlineata* (PATAY - 1939).

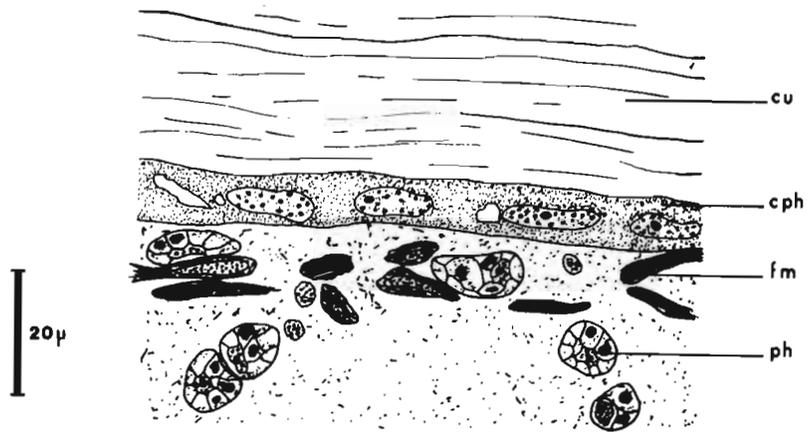


Fig. 57 - Pharynx de la mésonymphe. -

c.ph., cellules pharyngiennes ; cu., cuticule ;
f.m., fibre musculaire ; ph., phagocytes

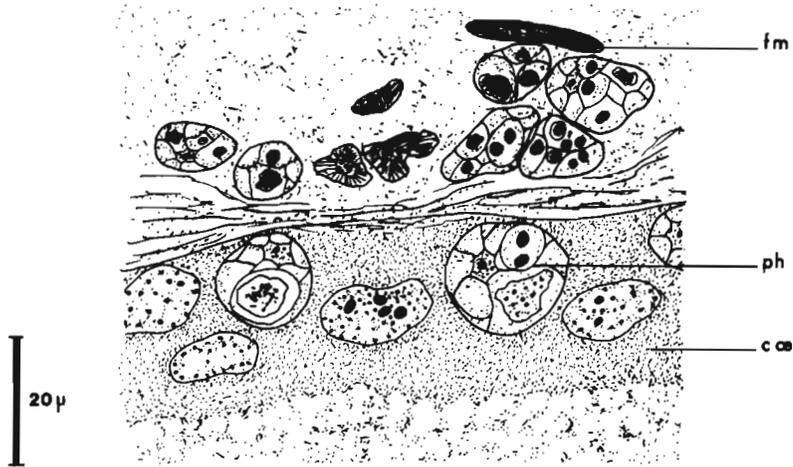


Fig. 58 - Oesophage de la mésonymphe. -

c.oe., cellules oesophagiennes larvaires ;
f.m., fibre musculaire ; ph., phagocytes.

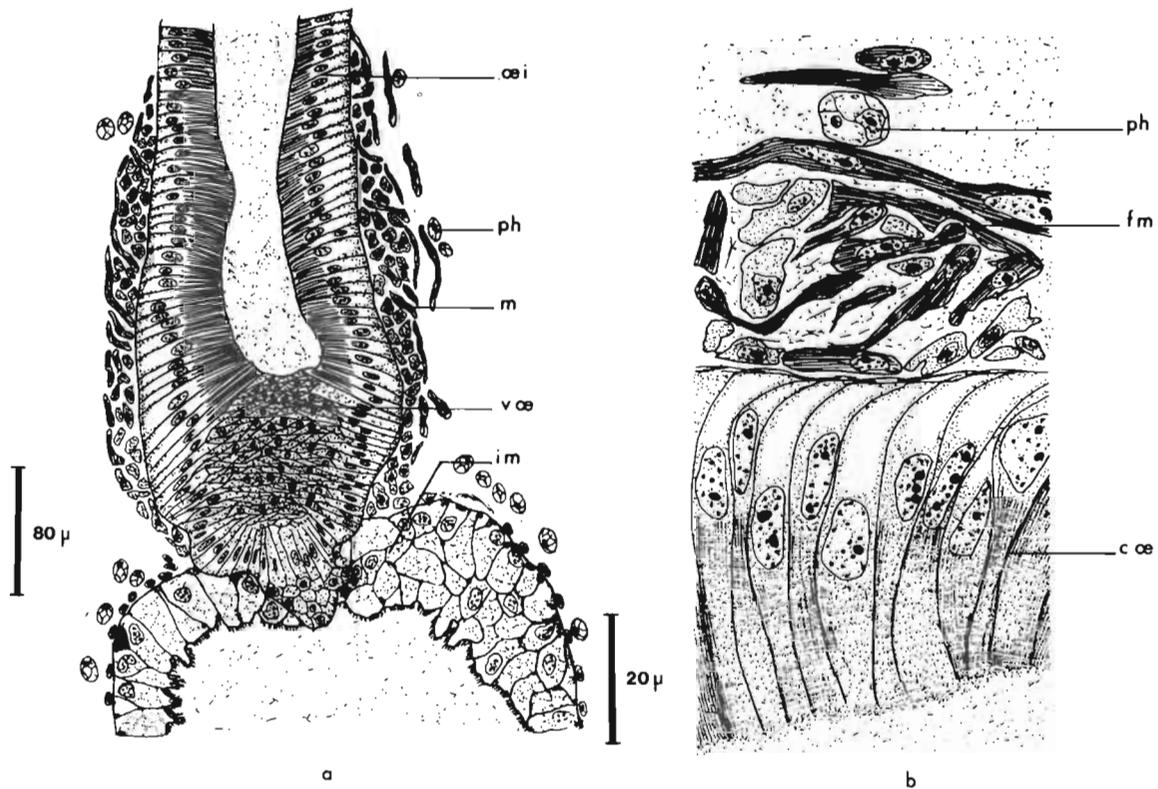


Fig. 59 a-b- Valvule oesophagienne de la mésonympe. -

a) vue générale ; b) détail de l'oesophage

c.oe., cellules oesophagiennes imaginaires ;
 f.m., fibres musculaires ; i.m., intestin moyen ;
 m., muscles ; oe.i., oesophage imaginal ; ph., phagocytes ;
 v.oe., valvule oesophagienne.

L'intestin moyen, comme l'intestin antérieur, est tapissé extérieurement de phagocytes qui ont détruit en totalité la couche musculaire et la membrane basale. Les cellules intestinales (Fig. 60), jusqu'ici très aplaties, s'épaississent et atteignent 40μ ; plusieurs présentent des bourgeonnements vers la lumière du tube et la plupart ont un cytoplasme dense sur le pourtour de la cellule et très vacuolaire vers l'intérieur. Les noyaux, situés vers la base, sont emplis de granulations de chromatine et possèdent des nucléoles bien visibles. Dans certaines zones de l'intestin moyen, les cellules sont encore assez plates. A la base des cellules intestinales, on note la présence de cellules de régénération. A l'intérieur du tube digestif, on remarque toujours la présence des cellules intestinales larvaires qui ont été rejetées au moment de la " pupaison ", cellules formant le corps jaune. Extérieurement s'observe la mise en place des fibres musculaires annulaires et longitudinales imaginaires.

L'intestin postérieur est, lui aussi, complètement entouré de phagocytes qui ont fait disparaître complètement la basale et les muscles (Fig. 61 a-b). A l'intérieur, la vieille cuticule est repoussée vers l'anus par la nouvelle cuticule. Les cellules rectales, dont les limites sont redevenues visibles, sont très aplaties et ne dépassent pas 8μ sauf en quelques régions qui donneront plus tard naissance aux papilles rectales et où elles atteignent 30μ (Fig. 61 a). Notons au contact de l'intestin moyen, la pré-

sence d'une zone de prolifération cellulaire rappelant la valvule oesophagienne et qui va permettre ici l'allongement de l'iléon. HUFNAGEL (1918) a également noté le rôle restreint de cet anneau imaginal postérieur par rapport à celui de la valvule oesophagienne.

Il semble donc que chez *Croesus septentrionalis* la formation du stomodeum et du proctodeum de l'imago s'effectue selon deux modes différents. En ce qui concerne la partie antérieure du stomodeum et la partie postérieure du proctodeum, il y a uniquement un remaniement des cellules larvaires avec intervention phagocytaire ce qui ressemble tout à fait à une régénération épidermique. Par contre, les anneaux de prolifération imaginaires au contact de l'intestin moyen, permettent l'allongement respectivement de l'oesophage et du proctodeum de l'imago.

Les deux modes de formation se rencontrent d'ordinaire séparément chez les Insectes. La reconstitution à partir des cellules larvaires a été décrite entre autres chez les Coléoptères (*Galerucella*, POYARKOFF - 1910 ; *Leptinotarsa*, PATAY - 1939 ; *Sitophilus*, MURRAY et TIEGS - 1935), chez les Hyménoptères (*Apis*, DOBROVSKY - 1951), (*Vespa*, ANGLAS - 1901). Par contre, chez l'Hyménoptère *Masonia* (TIEGS - 1922), les intestins antérieur et postérieur sont renouvelés à partir d'anneaux imaginaires de prolifération. Les deux modes ont été signalés simultanément, comme chez *Croesus septentrionalis*, par RUSS (1908) chez le Trichoptère *Anabolia laevis*. On observe alors des anneaux imaginaires réduits dont le rôle se limite à l'allongement de l'oesophage et de l'iléon.

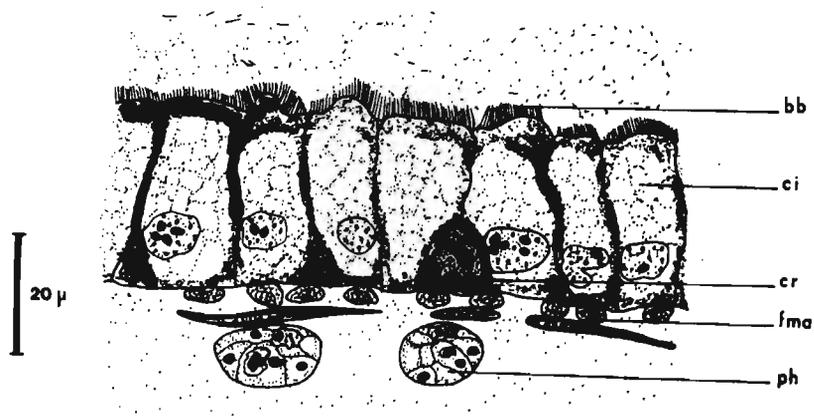


Fig. 60 - Intestin moyen de la mésonymphe. -

b.b., bordure en brosse ; c.i., cellules intestinales ;
c.r., cellules de régénération ; f.m.a., fibre musculaire annu-
laire ; ph., phagocytes.

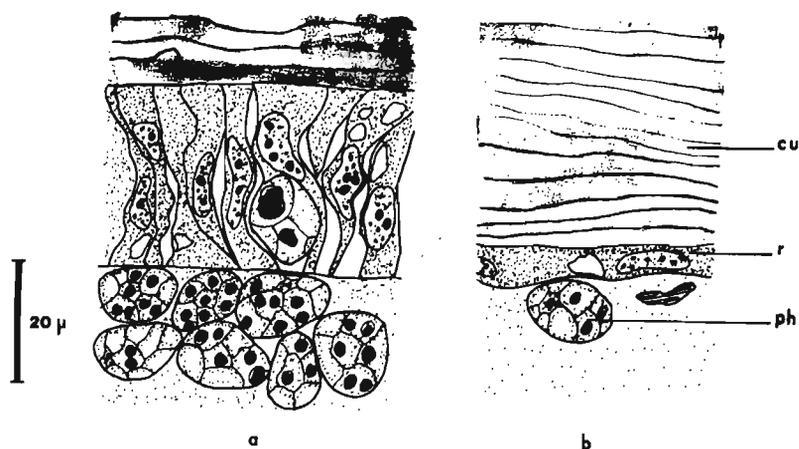


Fig. 61 - a-b - Intestin postérieur de la mésonymphe. -

cu., cuticule ; ph., pharynx ; r., rectum.

- Pronymphe

Le pharynx possède maintenant sa musculature imaginaire bien développée (Fig. 62). Les replis cuticulaires qui obstruaient sa lumière sont en voie de rejet et la nouvelle cuticule est en voie de sécrétion, mais son épaisseur n'atteint encore que 2 μ . Les limites cellulaires de l'épiderme ne sont pas distinguables et les noyaux sont épars dans un cytoplasme peu dense et vacuolaire.

L'oesophage s'est allongé considérablement grâce à la multiplication cellulaire intense au niveau de la valvule oesophagienne. De même qu'au niveau pharyngien, l'ancienne cuticule est ici rejetée par la sécrétion de l'intima chitineuse imaginaire. Les cellules oesophagiennes de la zone imaginaire ont un cytoplasme dense et strié dans la région apicale où elles semblent fusionner (Fig. 63). Il est très peu dense dans la partie basale où sont localisés les noyaux ovoïdes présentant de gros nucléoles bien visibles.

L'intestin moyen (Fig. 64) s'est fortement dilaté en diamètre et par conséquent les cellules intestinales restent aplaties. La basale avec ses fibres musculaires annulaires est reconstituée et contre celle-ci on note la présence de fibres musculaires longitudinales. Les cellules intestinales atteignent 25 μ de hauteur dont 5 μ environ pour la bordure en brosse. Leur cytoplasme, vacuolaire vers la lumière, est plus dense à la base des cellules. Entre les cellules intestinales, on trouve encore de petits paquets de cellules

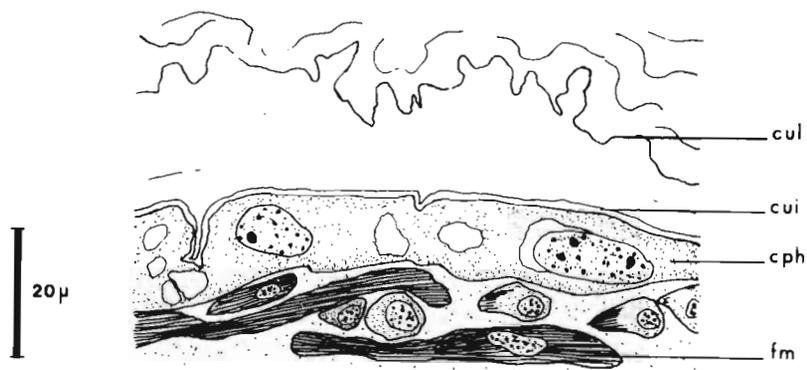


Fig. 62 - Pharynx de la pronympe. -

cu.i., cuticule imaginaire ; cu.l., cuticule larvaire ;
c.ph., cellules pharyngiennes ; f.m., fibre musculaire ;

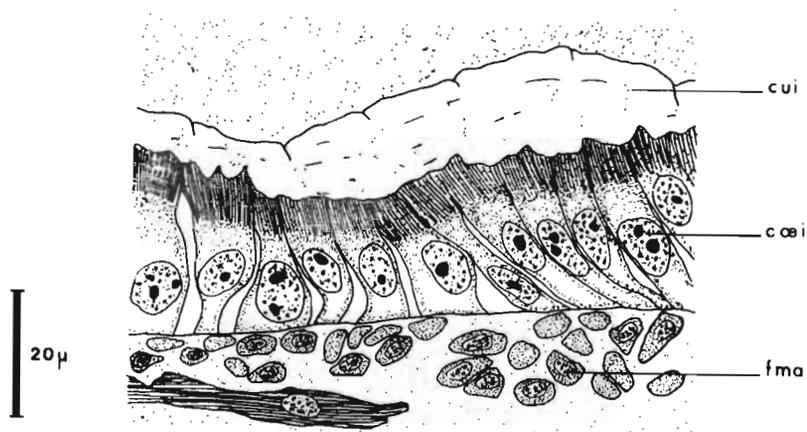


Fig. 63 - Oesophage de la pronympe (zone imaginaire). -

c.œ.i., cellules oesophagiennes imaginaires ;
cu.i., cuticule imaginaire ; f.m.a., fibre musculaire annulaire.

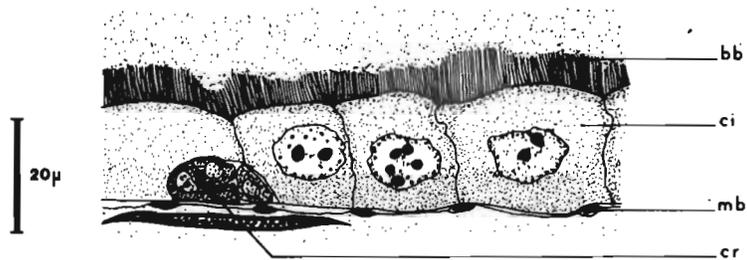


Fig. 64 - Intestin moyen de la pronympe. -

b.b., bordure en brosse ; c.i., cellules intestinales ;
c.r., cellules de régénération ; m.b., membrane basale.

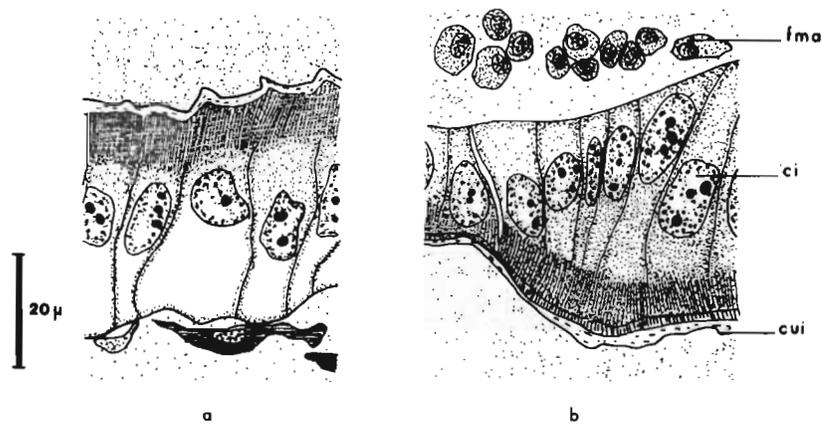


Fig. 65 a-b - Intestin postérieur de la pronympe. -

a) Iléon ; b) Rectum (au niveau d'une papille rectale).
c.i., cellules intestinales ; cui., cuticule imaginaire ;
f.m.a., fibre musculaire annulaire.

de régénération de 5 μ environ, leur noyau faisant 3 μ de diamètre. Dans la zone équatoriale de l'intestin moyen, les cellules sont encore plus aplaties puisque leur hauteur est seulement de 12 μ .

L'intestin postérieur (Fig. 65 a-b) est formé de cellules à cytoplasme très peu dense sauf dans leur région apicale. On note que la cuticule imaginaire est en voie de sécrétion comme précédemment nous l'avons vu pour l'intestin antérieur. Au niveau des futures papilles rectales, la hauteur des cellules passe de 20 à 50 μ . Enfin, à ce stade, l'iléon présente de nombreux replis longitudinaux et annulaires.

- La nymphe. -

Le pharynx reprend un aspect très classique (Fig. 66). On retrouve la double invagination cuticulaire et épidermique. La cuticule atteint maintenant 5 μ d'épaisseur, mais l'épicuticule est encore discontinue. L'épiderme, de 20 μ d'épaisseur, possède un cytoplasme peu dense. Le pharynx est bordé extérieurement par une couche de muscles annulaires et de muscles longitudinaux, que nous retrouverons nettement plus développés chez l'adulte.

L'oesophage (Fig. 67 a-b) est toujours formé de deux zones bien distinctes ; à la partie apicale, on trouve une zone larvaire et à la partie basale en contact avec l'intestin moyen, une zone imaginaire. La zone larvaire (Fig. 68 a) est formée d'une couche cuticulaire épaisse et d'une couche cellulaire à gros noyaux. Ces cellules, aux limites non visibles, sont les cellules oesophagiennes larvaires qui, comme les cellules pharyngiennes, ont été peu touchées au moment de la phagocytose. La zone imaginaire (Fig. 69 b)

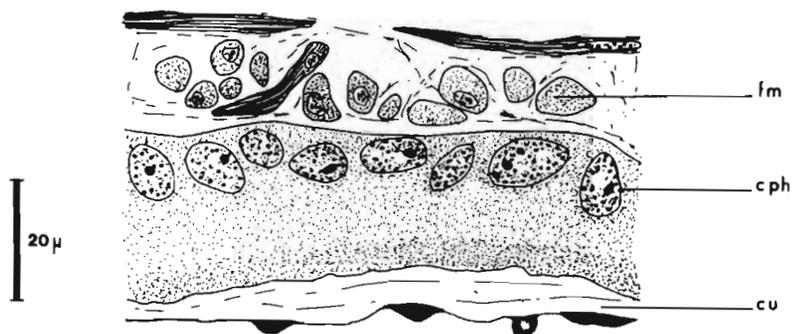


Fig. 66 - Pharynx de la nymphe. -

c.ph., cellules pharyngiennes ; c.u., cuticule ;
f.m., fibre musculaire.

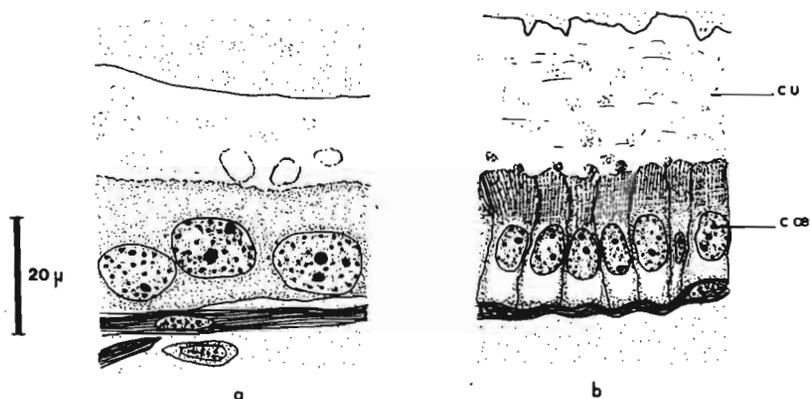


Fig. 67 a-b - Oesophage de la nymphe. -

a) partie larvaire ; b) partie imaginale
c.oe., cellules oesophagiennes ; cu., cuticule

(Fig. 68 a = 67 a et fig. 69 b = 67 b)

est formée de cellules de plus petite taille serrées les unes contre les autres et à petits noyaux. Leur cytoplasme très peu dense à la base des cellules est strié dans leur partie apicale. L'intima chitineuse interne est très épaisse et atteint 25 μ .

L'intestin moyen nymphal (Fig. 70), très semblable du point de vue histologique à celui de la protonympe, subit un début de plissement. En effet, l'oesophage poursuit sa croissance et repousse les cellules de l'intestin moyen vers la partie postérieure de l'abdomen où elles viennent buter contre l'intestin postérieur qui, lui aussi, s'est allongé. Comme, de plus, les cellules de régénération de l'intestin moyen se multiplient activement, les cellules intestinales sont tassées les unes contre les autres. Elles se détachent de la basale et forment de nombreux replis à l'intérieur de la lumière intestinale. Ces cellules finissent par être rejetées dans la lumière de l'intestin moyen et elles sont remplacées par les cellules issues des îlots de régénération. On assiste donc ici à une deuxième mue épithéliale de l'intestin moyen. L'ensemble du matériel ainsi rejeté vient rejoindre, dans le mesenteron, le corps jaune d'origine larvaire, dont le volume diminue durant le stade nymphal, peut être par suite d'une digestion qui permettrait ainsi la réutilisation du matériel larvaire pour l'élaboration des organes imaginaires. Une semblable interprétation a déjà été émise par OEEGENER (1904 - 1908) à

propos du Coléoptère *Cybister roeselii*, dont le mesenteron pendant la métamorphose, présente deux mues épithéliales successives, l'épithélium transitoire ayant pour rôle de digérer le corps jaune dû à la destruction de l'épithélium larvaire.

L'intestin postérieur (Fig. 71) est formé au niveau de l'iléon de cellules hautes atteignant 60 μ bordées d'un côté par une cuticule mince (5 μ) et, de l'autre, par une couche de muscles annulaires. Au niveau du rectum (Fig. 72), le phénomène intéressant est la formation des papilles rectales. A l'endroit où se forme une papille rectale, les cellules du rectum s'épaississent nettement et ceci dès la mésonymphe puis on n'observe plus rien d'autre jusqu'au stade nymphal. A ce stade, des cellules mésodermiques viennent s'accoler au rectum au niveau des épaisissements observés précédemment ; de nombreuses trachées se développent à ce niveau. Du tissu conjonctif vient s'insinuer entre les cellules rectales et les cellules mésodermiques. Les papilles rectales seront finalement formées par ces trois couches cellulaires. Nos observations concordent tout à fait avec celles d'EVENIUS (1933) qui, le premier, a montré que, chez la guêpe, les papilles rectales sont formées de deux couches épithéliales (l'une rectale, l'autre mésodermique) jointes par du tissu conjonctif.

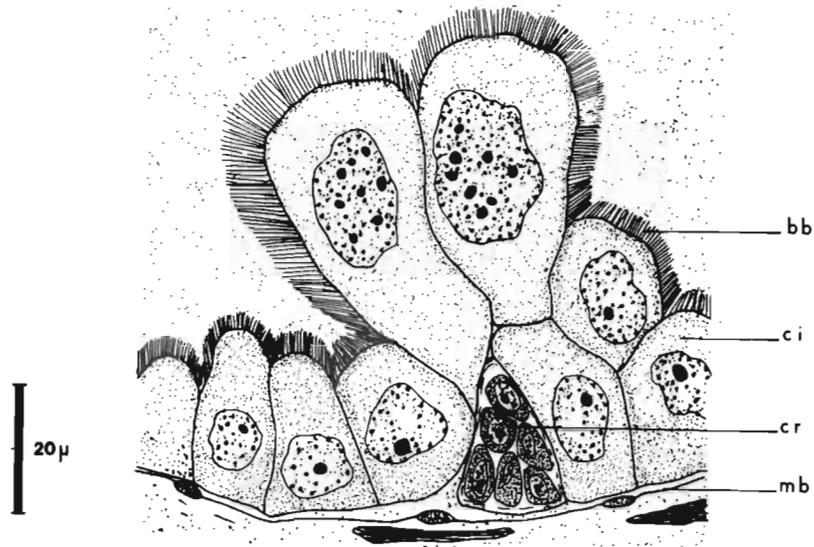


Fig. 70 - Intestin moyen de la nymphe. -

b.b., bordure en brosse ; c.i., cellules intestinales ;
c.r., cellules de régénération ; m.b., membrane basale.

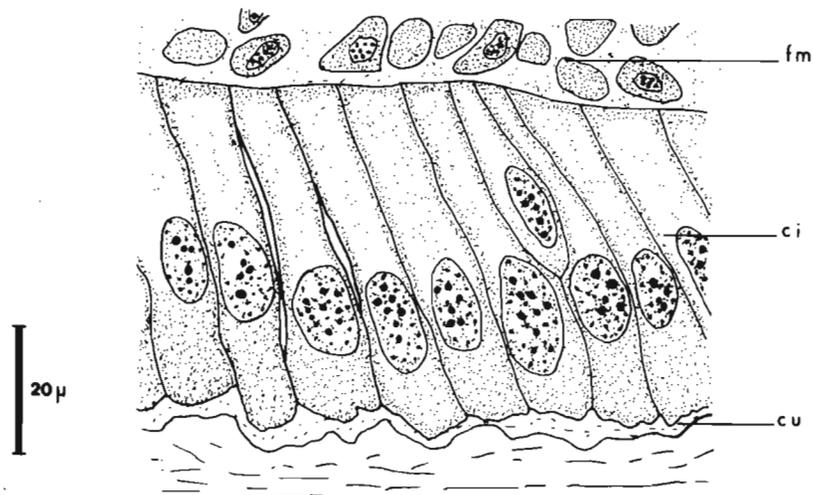


Fig. 71 - Iléon de la nymphe. -

c.i., cellules intestinales ; cu., cuticule ;
f.m., fibre musculaire.

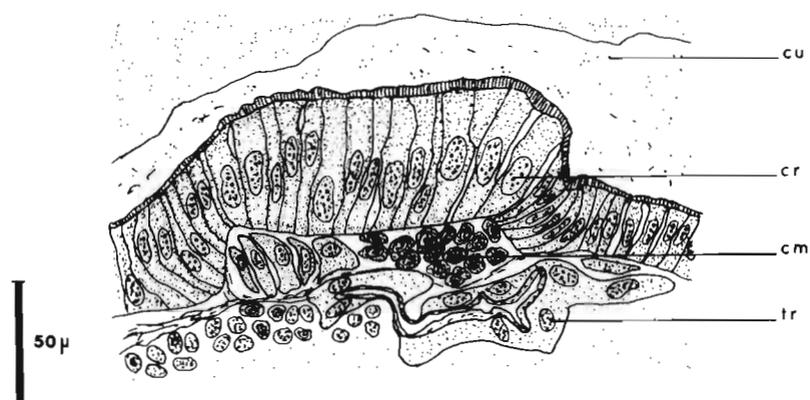


Fig. 72 - Papille rectale en formation chez la nymphe. -

c.m., cellules mésodermiques ; c.r., cellules rectales ;
cu., cuticule ; tr., trachée.

b) Les tubes de Malpighi. -

Dès la pupaison, on assiste à la dégénérescence des tubes de Malpighi larvaires. Leurs contours deviennent informes et on note l'apparition de nombreuses vacuoles dans leur cytoplasme. Les noyaux précédemment arrondis acquièrent une forme irrégulière ; leur chromatine devient filamenteuse. Bientôt, on ne reconnaît plus que l'enveloppe formée par la membrane basale anhyxte. Cette dégénérescence des tubes de Malpighi larvaire est purement chimique car au stade " éonymphe ", aucun phagocyte n'y participe. Chez l'abeille, la destruction des tubes larvaires se passe également sans intervention phagocytaire (OERTEL - 1930). Dès ce moment, on reconnaît à la jonction entre l'intestin moyen et postérieur des bourgeons (Fig. 73 a-b), formés de petites cellules, et qui déjà se creusent pour former l'ébauche des tubes de Malpighi imaginaires. L'origine de ces petites cellules mériterait d'être élucidée. On peut, en particulier, se demander s'il s'agit d'éléments endodermiques comme le pense HENSON (1945). Il semble bien, à tout le moins, qu'il s'agisse là d'éléments ne provenant pas du proctodeum. Il en est de même chez la Guêpe (ANGLAS - 1901), chez la Fourmi (PEREZ - 1907), et même chez le chalcidien *Nasonia* (TIEGS - 1922).

Chez la mésonympe, on constate un développement important des ébauches malpighiennes imaginaires qui forment maintenant un vrai bouchon de cellules entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur (Fig. 74). La taille

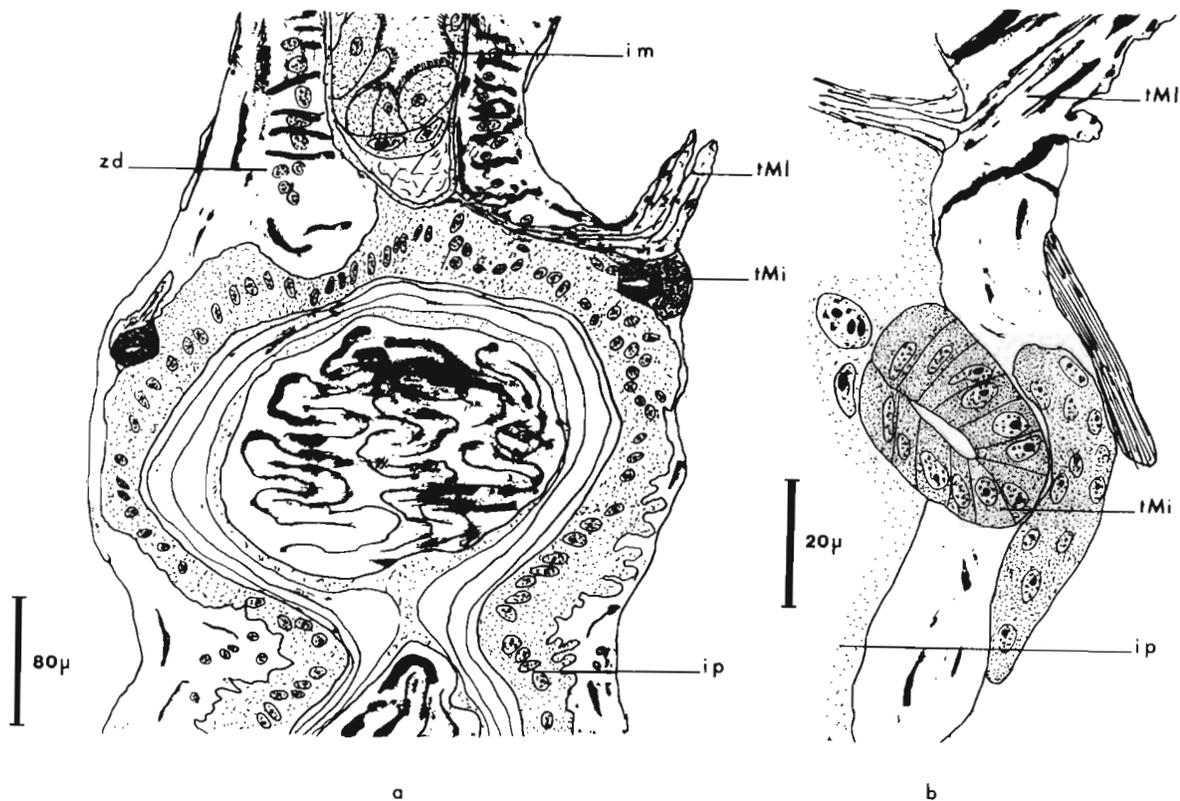


Fig. 73 - Tubes de Malpighi de l'éonyphe. -

a) dessin général ; b) ébauche d'un tube de Malpighi imaginal.

i.m., intestin moyen ; i.p., intestin postérieur ;
t.M.i., tube de Malpighi imaginal ; t.M.l., tube de
Malpighi larvaire ; z.d., zone de dégénérescence. -

de ces cellules est d'ailleurs intermédiaire entre celle des cellules de l'intestin moyen et celle des cellules de l'anneau imaginal postérieur. De cet amas cellulaire, partent les tubes de Malpighi imaginaires déjà bien développés. Il apparaît donc que les tubes de Malpighi sont issus d'une ébauche n'appartenant ni à l'intestin moyen ni à l'intestin postérieur. Cet anneau de prolifération rappelle tout à fait ce qui a été décrit par HENSON (1945).

Chez la pronympe, les observations font suite à celles du stade précédent. L'amas cellulaire donnant naissance aux tubes de Malpighi est moins développé que précédemment, les tubes de Malpighi s'étant allongés. Il empêche encore toute communication entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur (Fig. 75).

En ce qui concerne les tubes de Malpighi de la nymphe (Fig. 76), notons simplement que leur croissance est pratiquement terminée et que l'amas cellulaire qui leur a donné naissance a presque entièrement disparu. Sa disparition totale chez l'adulte permettra le passage du contenu de l'intestin moyen dans l'ampoule rectale et l'expulsion du méconium au moment de l'éclosion imaginaire.

Pour conclure, nous dirons donc que chez *Croesus septentrionalis* les tubes de Malpighi imaginaires sont issus d'un anneau cellulaire de prolifération situé entre l'intestin moyen et l'anneau de prolifération postérieur donnant naissance en partie à l'iléon. Ces deux anneaux de proliféra-

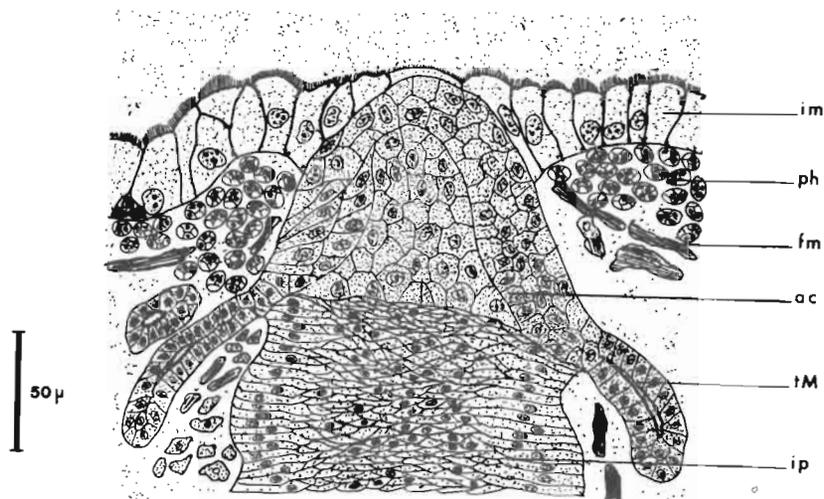


Fig. 74 - Insertion des tubes de Malpighi chez la mésomymphe. -

a.c., anneau cellulaire ; f.m., fibres musculaires ;
i.m., intestin moyen ; i.p., anneau imaginal postérieur ;
ph., phagocytes ; t.m., tube de Malpighi.

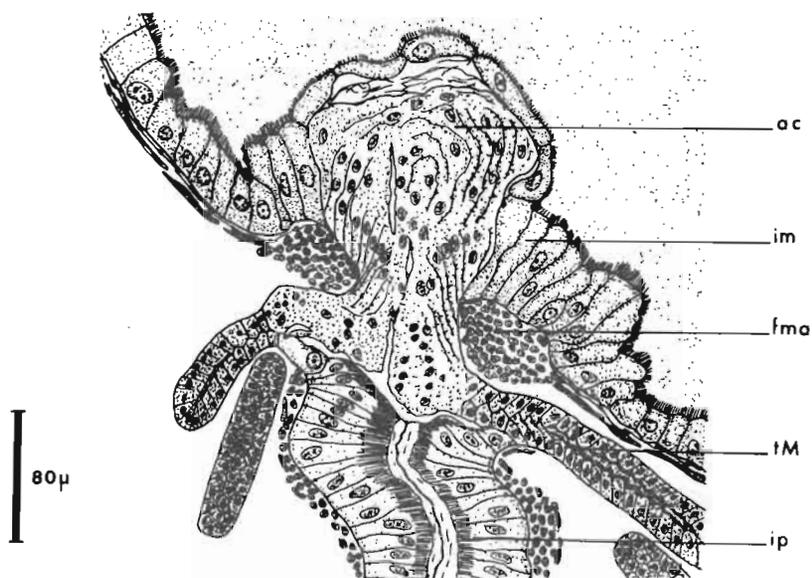


Fig. 75 - Insertion des tubes de Malpighi chez la pronympe. -

a.c., anneau cellulaire ; f.m.a., fibre musculaire annulaire ;
i.m., intestin moyen ; i.p., intestin postérieur ;
t.m., tube de Malpighi.

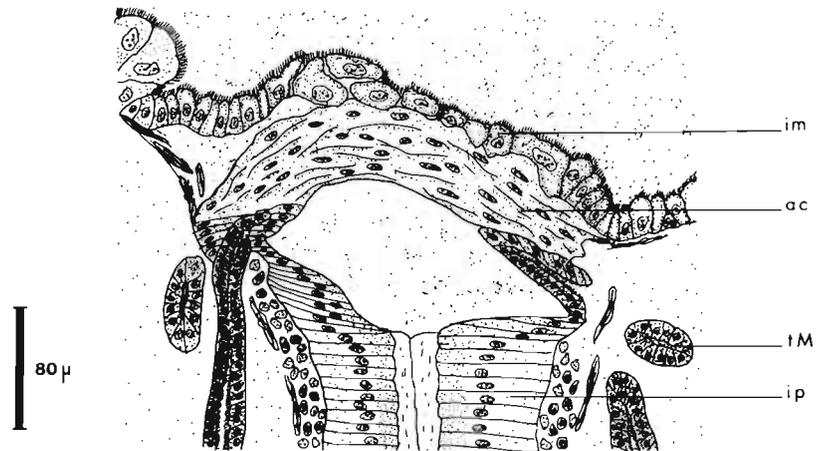


Fig. 76 - Insertion des tubes de Malpighi chez la nymphe. -
a.c., anneau cellulaire ; i.m., intestin moyen ;
i.p., intestin postérieur ; t.M., tube de Malpighi.

tion ne sauraient en aucun cas être confondus, le premier apparaissant dès l'éonymphe sous forme de bourgeons et subsistant jusqu'à la nymphe, le second n'étant observable que chez la mésonymphe. De plus, leurs cellules respectives ont un aspect, une taille et des affinités tinctoriales différentes. La position de l'anneau de prolifération Malpighien, situé au dessus de l'anneau imaginal postérieur, laisse penser à une origine endodermique.

c) Les glandes labiales. -

Chez l'éonymphe, on assiste à une dégénérescence rapide des glandes séricigènes vidées de leur contenu. Cette dégénérescence ressemble tout à fait à celle des tubes de Malpighi larvaires. Il s'agit également d'une histolyse " chimique " sans intervention phagocytaire. Les glandes salivaires ont un sort tout autre ; elles restent parfaitement visibles à l'arrière de la tête mais subissent cependant un remaniement interne. Leur cytoplasme, jusque là très dense, devient très vacuolaire et leur noyau branchu contient de la chromatine disposée en chapelet (Fig. 77).

Chez la mésonymphe, l'aspect des cellules salivaires larvaires est toujours celui de cellules en profond remaniement, la basale est toute plissée, le cytoplasme est vacuolaire et le noyau informe (Fig. 78).

Chez la pronymphe, on assiste à un phénomène très particulier : les cellules salivaires larvaires très reconnaissables à leur taille et à leurs gros noyaux, sont réunies entre elles par des cellules salivaires imaginaires beaucoup plus petites. On assiste là à la formation des saccules

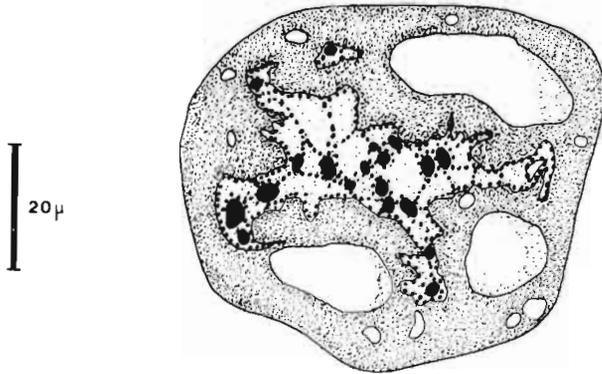


Fig. 77 - Cellule salivaire
de l'éonimpe. -

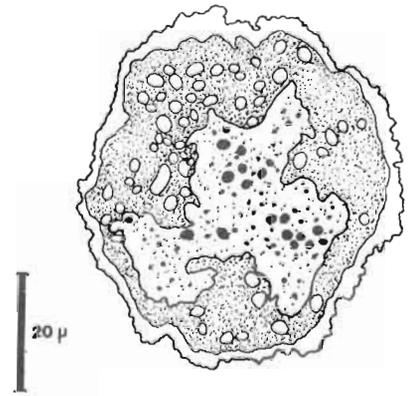


Fig. 78 - Cellule salivaire
de la mésonimpe. -

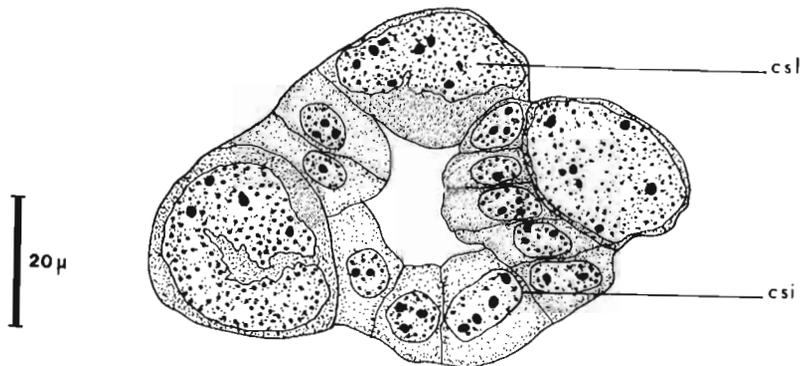


Fig. 79 - Saccule salivaire de la pronimpe. -
c.s.i., cellule salivaire imaginaire ;
c.s.l., cellule salivaire larvaire.

salivaires de l'adulte, saccules formées par des éléments d'origine différente (Fig. 79).

d) Le tissu adipeux. -

Chez l'éonymphe, le tissu adipeux central emplit toute la cavité hemocoelienne, et les cellules du tissu adipeux, tant central que périphérique, ont leur cytoplasme complètement envahi par de gros granules albuminoïdes prenant fortement le ponceau et qui resteront inchangés jusqu'au stade imaginal (Fig. 80). Leur noyau, considérablement aplati et allongé, se remarque difficilement. BERLESE (1901) a constaté que chez *Pieris brassicae* et *Bombyx mori*, l'apparition des inclusions albuminoïdes dans le tissu adipeux est en rapport inverse avec la production de soie, l'accumulation ayant lieu chez la larve filant son cocon. Ces réserves albuminoïdes post-larvaires représentent les produits d'élaboration de la dernière nourriture ingérée ; elles ne sont pas formées à l'intérieur même des cellules grasses, mais elles s'y déposent sous forme de produits déjà élaborés par le tube digestif. POSPIELOW (1911) émet l'hypothèse que ces granules albuminoïdes représentent une réserve temporaire de vitellus dans les cellules grasses, avant son incorporation dans les oeufs en formation. SCHMIEDER (1928) pense que cette apparition soudaine de granules albuminoïdes dans les cellules adipeuses indique une période de grande activité métabolique dans le cytoplasme.

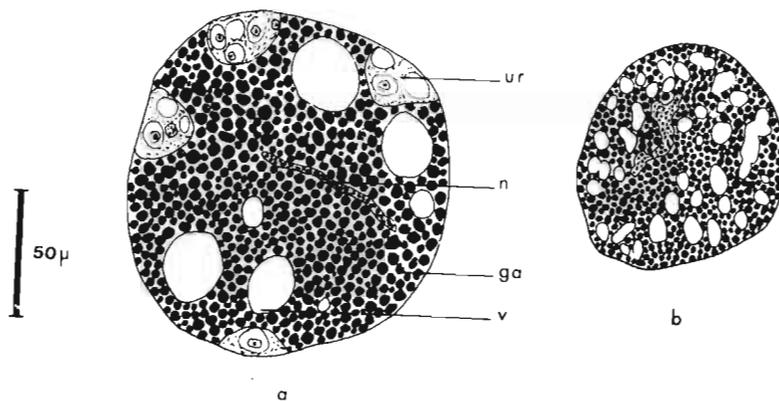


Fig. 80 (a-b) - Le tissu adipeux de l'éonyphe. -

a) tissu adipeux central ; b) tissu adipeux périphérique

g.a., granules albuminoïdes ; n., noyau ;

u.r., cellule à urates ; v., vacuole.

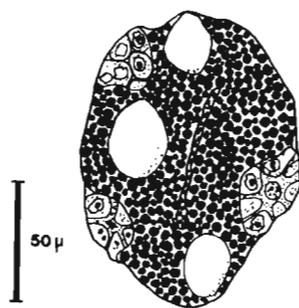


Fig. 81 - Cellule du Tissu adipeux central de la mésonyphe. -

Le stade " éonymphe " est encore caractérisé par le développement important des cellules à urates, dans le tissu adipeux central. Ces cellules situées à la périphérie des cellules adipeuses, ont une structure très particulière. On y trouve un noyau central entouré d'un cytoplasme étoilé et entre les branches cytoplasmiques se trouvent des granules ressemblant à des noyaux en dégénérescence ; BERLESE (1901) les a d'ailleurs appelés *pseudo-nuclei* et MARCHAL (1889) y voit les centres d'élaboration d'urates.

Les cellules du tissu adipeux périphérique sont également bourrées de granules albuminoïdes mais sont de plus petite taille et ne possèdent pas de cellules à urates. Par contre, elles ont des vacuoles plus nombreuses et paraissent plus claires. Le noyau des cellules adipeuses périphériques est également aplati, allongé ou bien branchu.

Chez la mésonympe, les cellules adipeuses tassées les unes contre les autres prennent une forme polyédrique et les cellules à urates très nombreuses font saillie à leur périphérie (Fig. 81). Les cellules du tissu adipeux périphérique gardent le même aspect que précédemment avec leurs nombreuses vacuoles.

Chez la pronympe, on note une tendance des cellules adipeuses, tant centrales que périphériques, à se grouper en bandes longitudinales. Ceci est dû probablement à l'augmentation en diamètre de l'intestin moyen qui tasse ainsi les cellules adipeuses contre le tégument. Chez la pronympe femelle, ceci est encore accentué par le développement des ovarioles qui envahissent petit à petit l'abdomen. Les cellules à urates sont maintenant chargées de gros granules à paroi épaisse.

Le tissu adipeux de la nymphe est peu différent de celui de la pronymphe (Fig. 82 a-b-c). Les cellules adipeuses sont réunies en bandes et les cellules à urates sont toujours chargées de leurs gros granules d'urates. D'après SMIRNOFF et PHILOGENE (1968), l'acide urique est stocké, dans les cellules à urates du tissu adipeux central des Symphytes, sous forme de gros granules dont l'aspect varie selon l'espèce. Les cellules à urates semblent ainsi se substituer physiologiquement aux tubes de Malpighi durant la période où ceux - ci sont absents ou non fonctionnels.

2°) Les organes de l'adulte. -

La figure 83 représente la morphologie interne d'un adulte mâle ; chez la femelle, les nombreux ovarioles ne permettant pas de distinguer le reste des organes. Comme lors de l'étude de la larve au dernier stade, nous nous sommes limités aux principaux organes internes, laissant de côté la majeure partie des muscles et le système trachéen qui, chez l'adulte, donne naissance aux sacs aériens facilitant le vol.

a) Le tube digestif. -

Le tube digestif est très différent de ce qu'il était chez la larve. Le pharynx a subi peu de modifications, mais l'oesophage, précédemment très court, s'est allongé et traverse tout le thorax. L'intestin moyen, au contraire, est très plissé et bien plus court que l'intestin moyen larvaire.

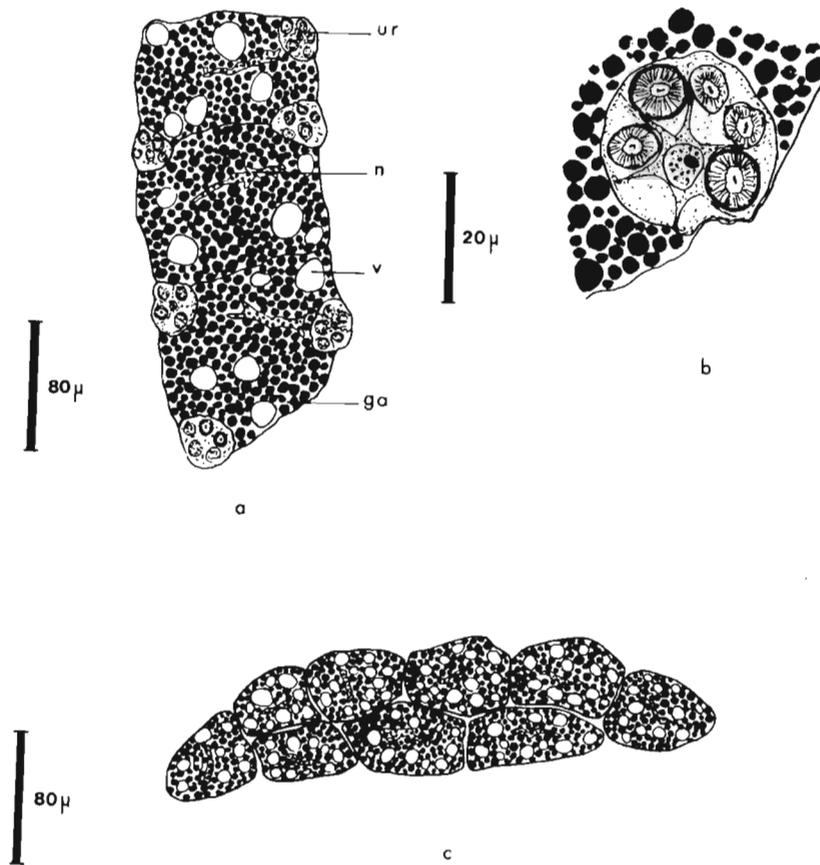


Fig. 82 a-b-c - Tissu adipeux de la nymphe. -

a) tissu adipeux central ; b) cellule à urates ;

c) tissu adipeux périphérique.

g.a., granules albuminoïdes ; n., noyau ; ur., urates ;

v., vacuole.

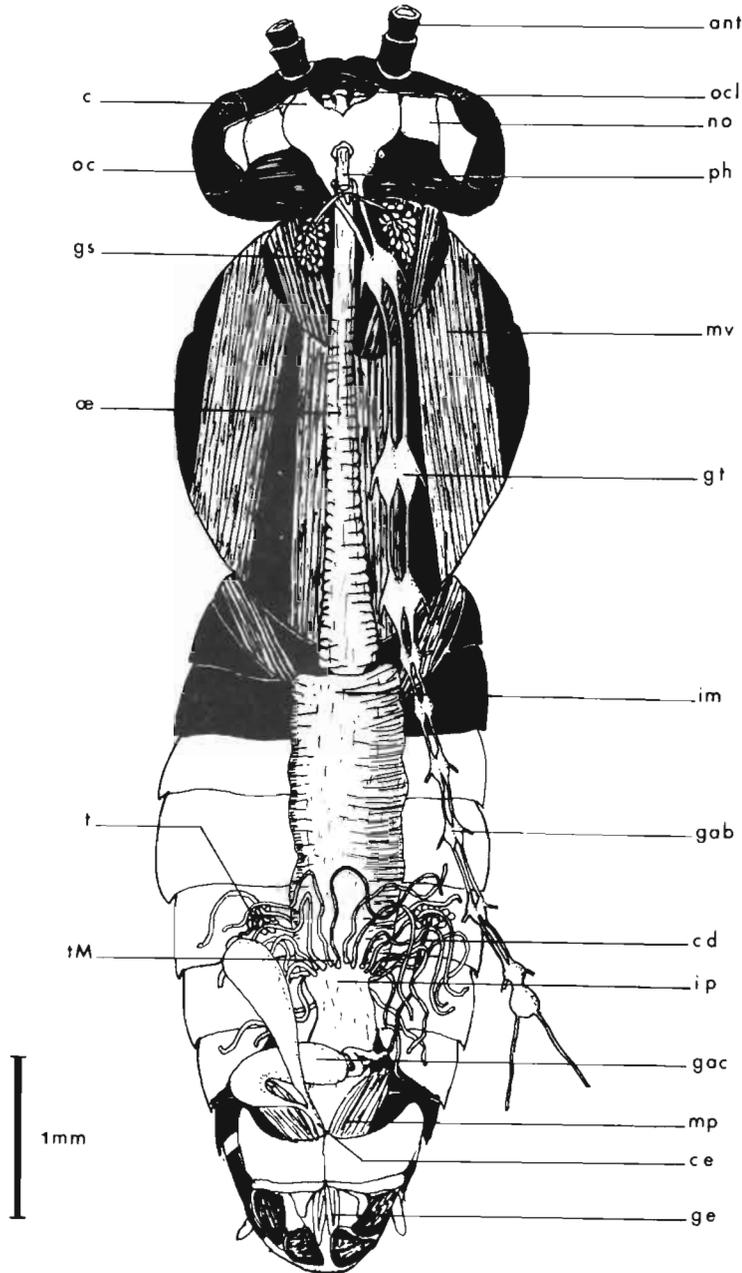


Fig. 83 - Anatomie interne d'un adulte mâle (vue ventrale). -

ant., antenne ; c., cerveau ; c.d., canal déférent ; c.e., canal éjaculateur ; g.ab., ganglion abdominal ; g.ac., glande accessoire ; ge., genitalia ; g.s., glandes salivaires ; g.t., ganglion thoracique ; i.m., intestin moyen ; i.p., intestin postérieur ; m.p., muscles du pénis ; m.v., muscles indirects du vol ; n.o., nerf optique ; o.c., oeil composé ; ocl., ocelle ; oe., oesophage ; ph., pharynx ; t., testicule ; t.M., tubes de Malpighi.

De même que chez la larve, l'oesophage pénètre en partie dans l'intestin moyen y formant un repli notable, la valvule oesophagienne. L'intestin postérieur, à paroi très mince, s'élargit en un rectum entouré de huit épaissements lenticulaires, les papilles rectales, qui sont toutes situées au même niveau et forment ainsi une seule rangée. Chez les autres Symphytes, le nombre de ces papilles est assez variable et elles sont disposées en une ou deux rangées (TOGASHI - 1965).

Le pharynx, du point de vue anatomie microscopique, est toujours constitué de la double invagination cuticulaire et épidermique enserrée par les fibres musculaires annulaires et longitudinales (Fig. 84). Chez l'adulte, les muscles longitudinaux et les muscles obliques rattachant le pharynx au tégument sont particulièrement bien développés. Le pharynx s'est allongé par rapport à celui de la nymphe, d'où sa minceur. La cuticule ne dépasse pas 5μ ; quant aux cellules pharyngiennes, elles forment une mince couche cellulaire ne dépassant pas 8μ à l'emplacement des noyaux où l'épaisseur est maximale.

L'oesophage (Fig. 85) s'est allongé considérablement et les cellules oesophagiennes imaginaires qui, chez la nymphe, étaient encore hautes, sont maintenant aplaties et ne dépassent pas 10μ d'épaisseur.

L'intestin moyen (Fig. 86) est moins long que chez la nymphe et est entièrement plissé. Il est formé de hautes cellules qui ne ressemblent en rien aux cellules mésentériques nymphales. Rappelons que ces der-

nières ont été rejetées dans la lumière intestinale et remplacées . Les cellules imaginales ont de 20 à 30 μ de hauteur et possèdent de petits noyaux. Elles sont bordées extérieurement par une basale avec des fibres musculaires annulaires et par des fibres musculaires longitudinales. Vers l'intérieur, la bordure en brosse est bien développée et on note la présence de nombreuses boules cytoplasmiques secrétées par les cellules intestinales.

L'intestin postérieur comprend deux zones bien distinctes, d'une part, l'iléon, d'aspect très classique, avec cuticule, épiderme et fibres musculaires, et, d'autre part, l'ampoule rectale remplissant à elle seule près de la moitié de l'abdomen. L'iléon (Fig. 87) est plissé comme l'intestin moyen. Dans les replis, on note la présence de fibres musculaires annulaires. Des muscles longitudinaux permettent à l'iléon de se raccourcir ou de s'allonger, ce qui repousse les déchets vers l'ampoule rectale. L'iléon est formé de cellules dont le cytoplasme est strié dans la partie apicale. Intérieurement, ces cellules sont bordées par une intima chitineuse de 3 μ d'épaisseur. La structure de l'ampoule rectale elle - même (Fig. 88) est très simple ; il y a seulement un aplatissement extrême des cellules et la paroi de l'ampoule est formée d'une mince couche de cuticule sous laquelle on trouve des cellules de seulement 1 ou 2 μ d'épaisseur, les noyaux lenticulaires faisant légèrement saillie à l'extérieur. Au niveau des papilles rectales (Fig. 89), il y a trois couches cellulaires nettes. De la lumière de l'am-

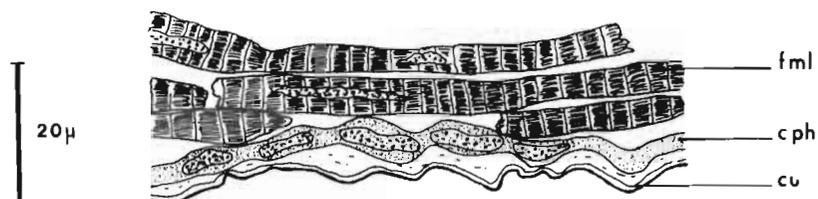


Fig. 84 - Pharynx de l'adulte. -

c.ph., cellules pharyngiennes ; cu., cuticule ;
f.m.l., fibre musculaire longitudinale

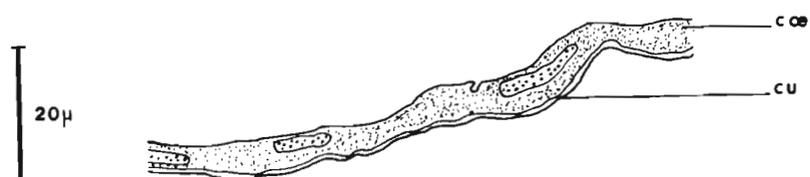


Fig. 85 - Oesophage de l'adulte. -

c.oe., cellules oesophagiennes ; cu., cuticule.

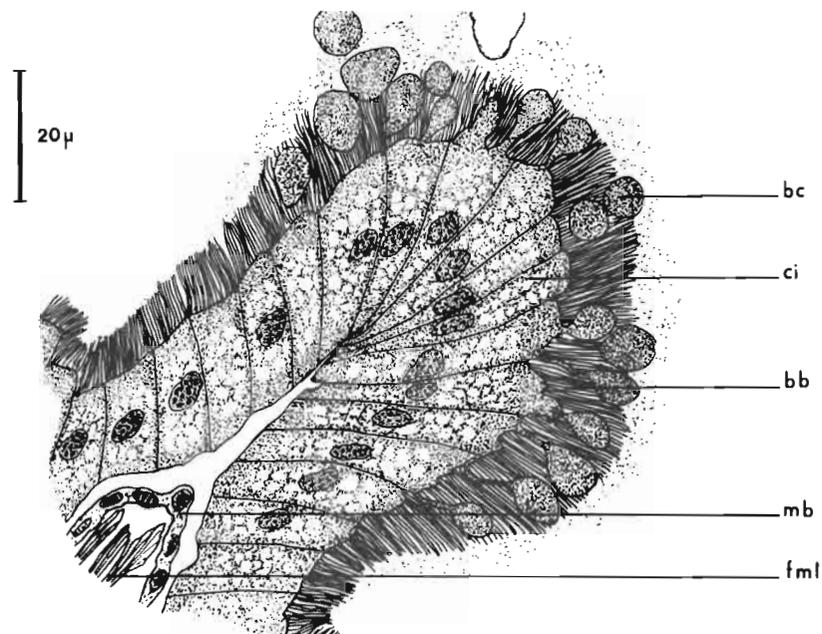


Fig. 86 - Intestin moyen de l'adulte. -

b.b., bordure en brosse ; b.c., boule cytoplasmique ;
c.i., cellules intestinales ; f.m.l., fibre musculaire longitudinale ;
m.b., membrane basale.

poule vers l'extérieur on trouve : une mince couche cuticulaire bordant une couche de grosses cellules à gros noyaux, c'est la couche d'origine rectale. On trouve ensuite quelques cellules aplaties et on arrive à la seconde couche cellulaire conjonctive dont les noyaux sont bien plus petits que précédemment. Le cytoplasme y est filamenteux. Enfin, la troisième couche située à la périphérie est également formée de cellules à petits noyaux mais ici le cytoplasme est plus dense. C'est la couche de cellules mésodermiques.

On sait que ces papilles rectales sont impliquées dans la réabsorption de l'eau, d'ions minéraux et de substances organiques diverses (BAHADUR et REDDY -1967).

b) Les tubes de Malpighi. -

Les tubes de Malpighi au nombre d'une trentaine, s'insèrent à la limite de l'intestin moyen et postérieur en deux couronnes superposées et alternes. Ils mesurent environ 1,5 mm de longueur et 40 μ de diamètre. Ils sont libres dans la cavité générale. Chez l'adulte, la communication est établie entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur (Fig. 90) et ce qui reste du corps jaune d'origine larvaire ou nymphale se retrouve dans l'ampoule rectale. Les tubes de Malpighi imaginaux (Fig. 91 a-b) sont enveloppés par une basale anhycte et sur leur pourtour on trouve de six à huit cellules ce qui donne à la lumière du tube une forme étoilée. Les noyaux sont petits et ont un nucléole bien visible. Le cytoplasme, vacuolaire vers la lumière, est strié vers l'extérieur. De place en place, dans la zone distale des tubes, on

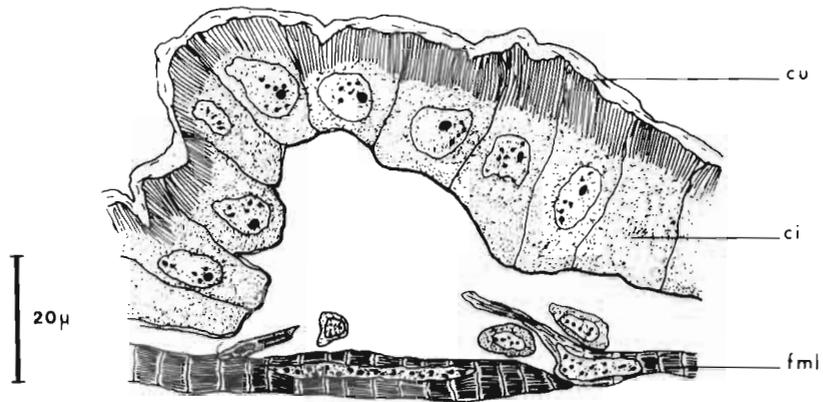


Fig. 87 - Iléon de l'adulte. -

c.i., cellules intestinales ; cu., cuticule ;

f.m.l., fibre musculaire longitudinale.

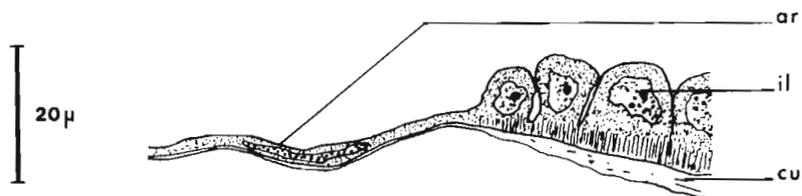


Fig. 88 - Ampoule rectale de l'adulte. -

a.r., ampoule rectale ; cu., cuticule ; il., iléon.

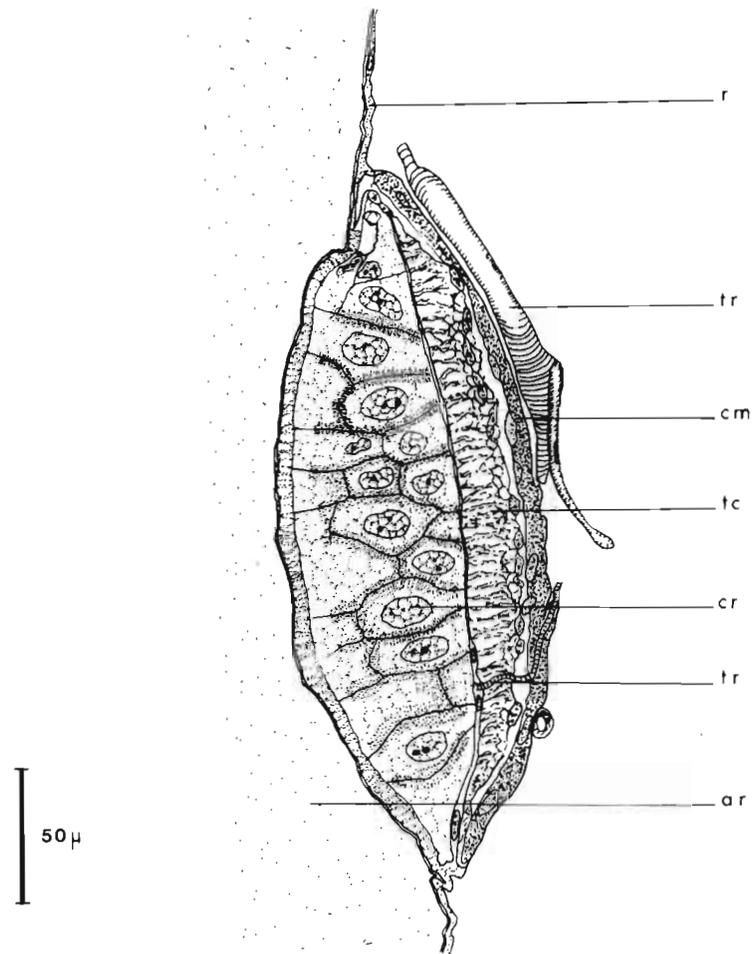


Fig. 89 - Papille rectale de l'adulte. -

a.r., ampoule rectale ; c.m., cellules mésodermiques ;
 c.r., cellules rectales ; r., rectum ; t.c., tissu conjonctif ;
 tr., trachée.

trouve, intercalées parmi les cellules Malpighiennes à bordure en brosse, de petites cellules aplaties sans bordure en brosse et rappelant les cellules en coupole décrites précédemment chez la larve. De telles cellules ont déjà été décrites par SCHINDLER (1878) chez *Dromius*, par PANTEL (1914) chez *Ptychoptera* et MISSIROLI (1927) chez *Anopheles*. Nous ignorons leur signification physiologique.

c) Les glandes salivaires. -

Les glandes salivaires de l'adulte sont situées à l'arrière de la tête, de chaque côté de l'oesophage. Elles consistent en deux grappes de petits saccules (Fig. 83), chacun de ces saccules étant formé d'une ou plusieurs cellules salivaires larvaires et de cellules salivaires imaginaires beaucoup plus petites (Fig. 92).

d) Le tissu adipeux. -

Le tissu adipeux est chez l'adulte peu important, la presque totalité de l'abdomen étant emplie par le tube digestif et les organes génitaux. Il est encore plus réduit chez la femelle, les ovarioles occupant une place importante. Il n'existe pas de réseau de cellules adipeuses rattachées par des ponts cellulaires comme chez la larve, mais des bandes longitudinales latérales de tissu adipeux formées de cellules intimement accolées les unes contre les autres.

Les cellules adipeuses imaginaires de la région céphalique sont néoformées pendant la nymphose à partir d'éléments mésenchymateux. Elles



Fig. 90 - Insertion des tubes de Malpighi chez l'adulte. -

i.m., intestin moyen ; i.p., intestin postérieur ;
t.M., tube de Malpighi.

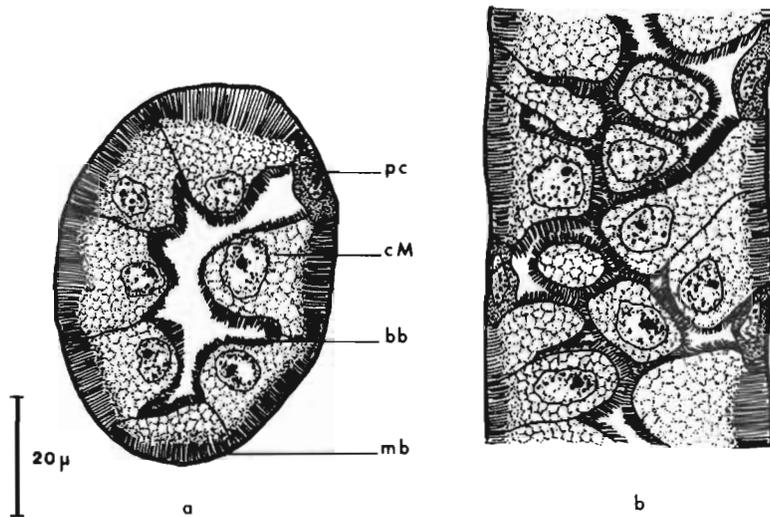


Fig. 91 a-b - Tubes de Malpighi de l'adulte. -

a) coupe transversale ; b) coupe longitudinale ;

b.b., bordure en brosse ; c.M., cellule Malpighienne ;
m.b., membrane basale ; p.c., petite cellule.

possèdent de gros noyaux à nucléole bien visible et un cytoplasme étoilé entre les branches duquel se trouvent les vacuoles. La majeure partie du tissu adipeux de l'adulte est cependant d'origine larvaire. On reconnaît les cellules du tissu adipeux périphérique larvaire (Fig. 93 b) à leur taille (diamètre de 50 - 60 μ) et à la présence des granules albuminoïdes certes moins nombreux que précédemment mais toujours présents. Leur noyau est aplati et branchu et le cytoplasme est réparti à la périphérie. Les cellules du tissu adipeux central larvaire (Fig. 93 c) sont toujours caractérisées par la présence de cellules à urates. Chez l'adulte, ces cellules semblent ne plus contenir de granules ; mais l'ampoule rectale ainsi qu'une partie des tubes de Malpighi est pleine d'un liquide blanchâtre formant le meconium qui est expulsé lors de l'éclosion imaginale. On peut donc penser qu'à la fin de la vie nymphale les granules d'urates sont redissous dans l'hémolymphe d'où ils sont repris en solution par les tubes de Malpighi avant d'être rejetés dans l'ampoule rectale. Comme au stade précédent, les cellules adipeuses sont réunies en bandes ; elles se trouvent tassées pour la plupart dans l'abdomen entre l'ampoule rectale et le tégument. On note également la présence d'oénocytes de 30 μ environ surtout nombreux à la partie distale de l'abdomen (Fig. 93 d). Ces observations concordent avec celles de SCHMIEDER (1928) chez *Pteronidea ribesi* Scopoli et *Diphadnus appendiculata* Hartig.

e) Le système nerveux. -

Le système nerveux subit lui aussi de nombreuses modifications. Les stemmates de la larve sont remplacées par des yeux composés, et les

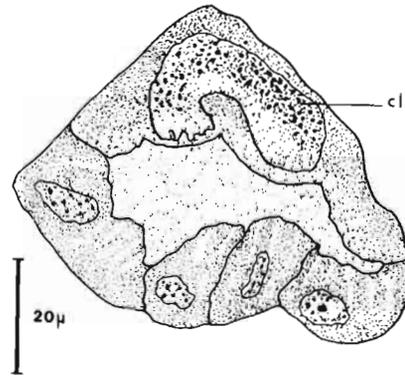


Fig. 92 - Saccule salivaire imaginal. -

c.l., cellule salivaire larvaire. -

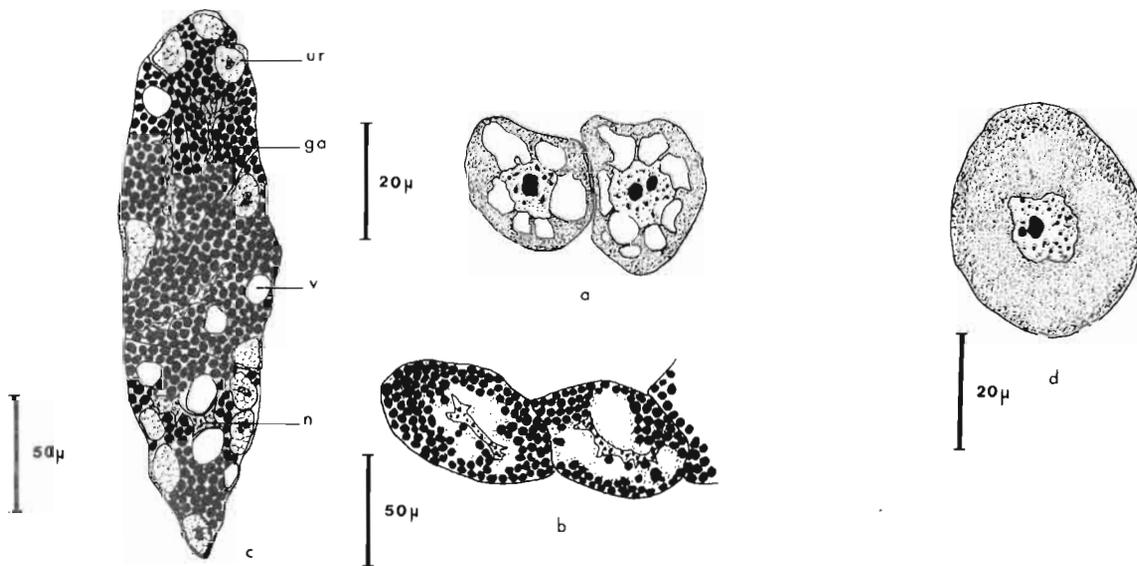


Fig. 93 a-b-c-d - Tissu adipeux de l'adulte et oenocyte. -

a) tissu adipeux imaginal ; b) tissu adipeux périphérique larvaire ; c) tissu adipeux central larvaire ; d) oenocyte.

g.a., granules albuminoïdes ; n., noyau ; ur., cellule à urates ; v., vacuole.

antennes courtes à 4 articles par de longues antennes à 9 articles. Il résulte de tout ceci un développement important des nerfs optiques et des nerfs antennaires. Trois nerfs ocellaires innervent les ocelles situées à l'arrière des antennes. Il y a soudure des ganglions cérébroïdes et des ganglions sous - oesophagiens, ce qui enserre le pharynx dans un anneau nerveux. Les trois paires de ganglions thoraciques innervant les pattes et les ailes se développent considérablement ; les sept paires de ganglions abdominaux gardent la même taille que chez la larve. Cependant, il y a soudure entre la sixième et la septième paire de ganglions abdominaux, innervant les organes génitaux. Nous n'avons pu étudier chez l'imago le complexe rétro - cérébral, seule la méthode des coupes sériées permettant une étude précise.

f) Les organes génitaux. -

L'appareil génital femelle (Fig. 94) est formé de deux ovaires comportant chacun une vingtaine d'ovarioles polytrophiques ; y font suite deux oviductes et un vagin impair communiquant dorsalement avec la spermathèque. Deux glandes accessoires tubulaires se jettent dans une grande ampoule commune débouchant par un orifice impair dans le vagin.

L'appareil génital mâle (Fig. 83) est formé de deux testicules lobés de petite taille, situés dorsalement. Chacun d'eux est relié par un canal déférent très étroit à une importante glande accessoire, au contact de laquelle il s'élargit en vésicule séminale. Cette glande accessoire

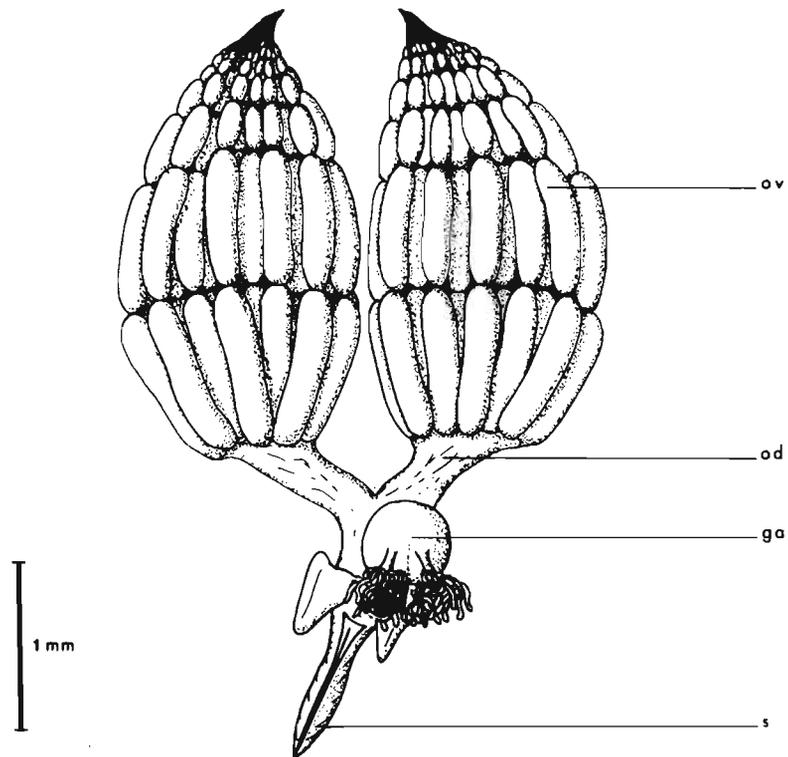


Fig. 94 - Appareil génital d'une femelle venant d'éclore (vue dorsale). -
g.a., glande accessoire ; od., oviducte ; ov., ovariole ;
s., scie.

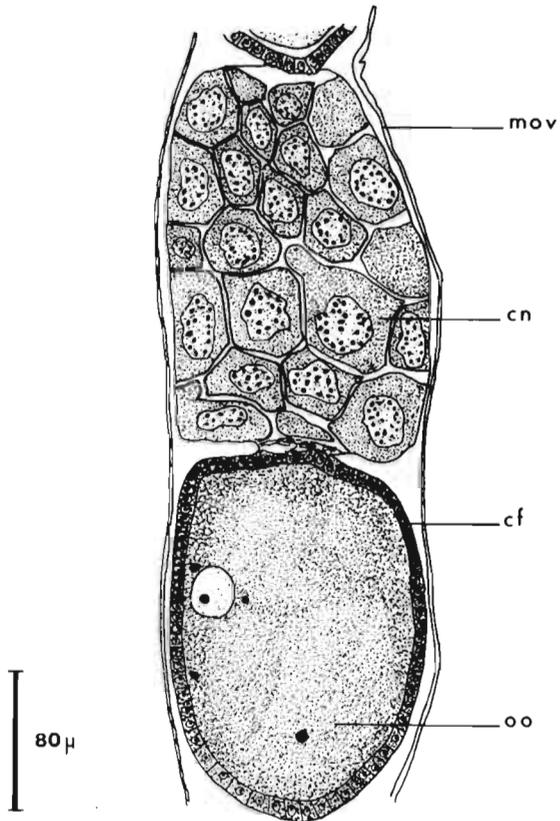


Fig. 95 - Ovariole (détail). -

c.f., cellules folliculaires
 c.n., cellules nourricières
 m.ov., membrane de l'ovariole
 oo., ovocyte.

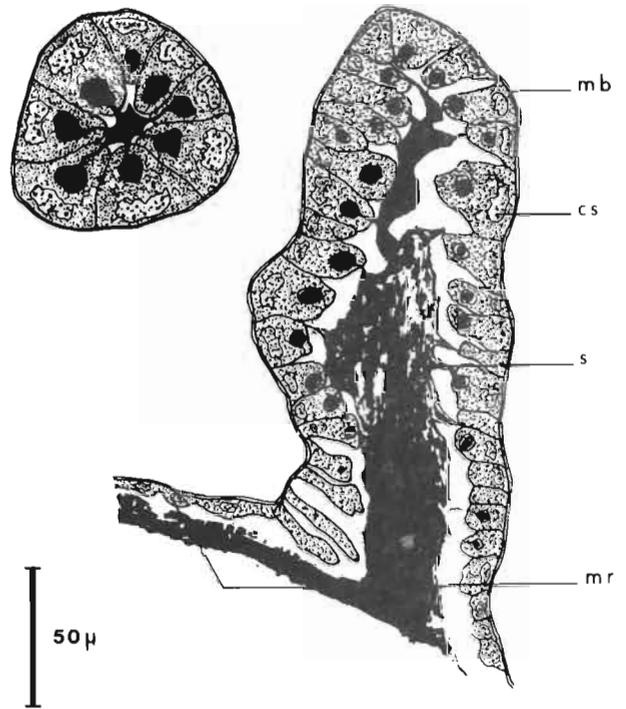


Fig. 96 - Glande accessoire. -

c.s., cellule sécrétrice
 m.b., membrane basale
 m.r., membrane du réservoir
 s., sécrétion

permettrait la maturation des spermatozoïdes qui seront expulsés lors de l'accouplement dans le canal éjaculateur impair. Ce canal débouche extérieurement par un pénis situé entre les endites génitaux.

Du point de vue anatomie microscopique, chez l'adulte femelle, chaque ovariole contient deux ou trois oeufs de grande dimension dont la vitellogénèse est presque terminée. Entre ces oeufs, on ne trouve plus de cellules nourricières. Plus haut, vers le germarium, on note encore trois ou quatre épaissements contenant alternativement un ovocyte entouré de ses cellules folliculaires, ou un paquet de cellules nourricières (Fig. 95). Rappelons qu'à ce stade les ovaries des deux ovaires convergent vers un oviducte d'abord pair puis impair et où débouche dorsalement la spermathèque à paroi épaisse et un peu plus bas la glande accessoire formée d'un grand réservoir impair à paroi mince recevant les sécrétions de deux glandes tubulaires. Ces glandes sont très reconnaissables sur coupe (Fig. 96) car elles ont un aspect sécrétoire bien caractéristique avec leurs cellules hautes dont la partie apicale du cytoplasme contient une importante vacuole emplie de sécrétion rejetée ensuite dans la lumière du tube.

Chez l'adulte mâle, la spermatogénèse étant terminée, les testicules sont déjà en dégénérescence. Ils ne mesurent plus que 200 μ de diamètre contre 400 μ chez la nymphe (Fig. 97 a). Dans les lobes testiculaires (Fig. 97 b), on ne rencontre plus que quelques cystes dégénérés et des pa-

quets de spermatozoïdes épars. Les glandes accessoires où débouchent les canaux déférents (Fig. 97 c) ont une structure typique de glandes sécrétrices avec leurs cellules hautes et la sécrétion rejetée dans la lumière du canal (Fig. 97 d).

g) Le tégument. -

Chez l'adulte, le tégument est mince et même dans la capsule céphalique et le thorax son épaisseur ne dépasse guère 20 μ (Fig. 98 a). La cuticule y est sclérotinisée et mélanisée, les deux phénomènes allant de pair. Pour l'abdomen, on peut distinguer deux zones ; l'une, constituée des membranes articulaires (Fig. 98 b) et l'autre, des plaques sternales et tergales (Fig. 98 c). Dans la seconde de ces zones, la cuticule est plus sclérotinisée que dans la première mais son épaisseur reste la même.

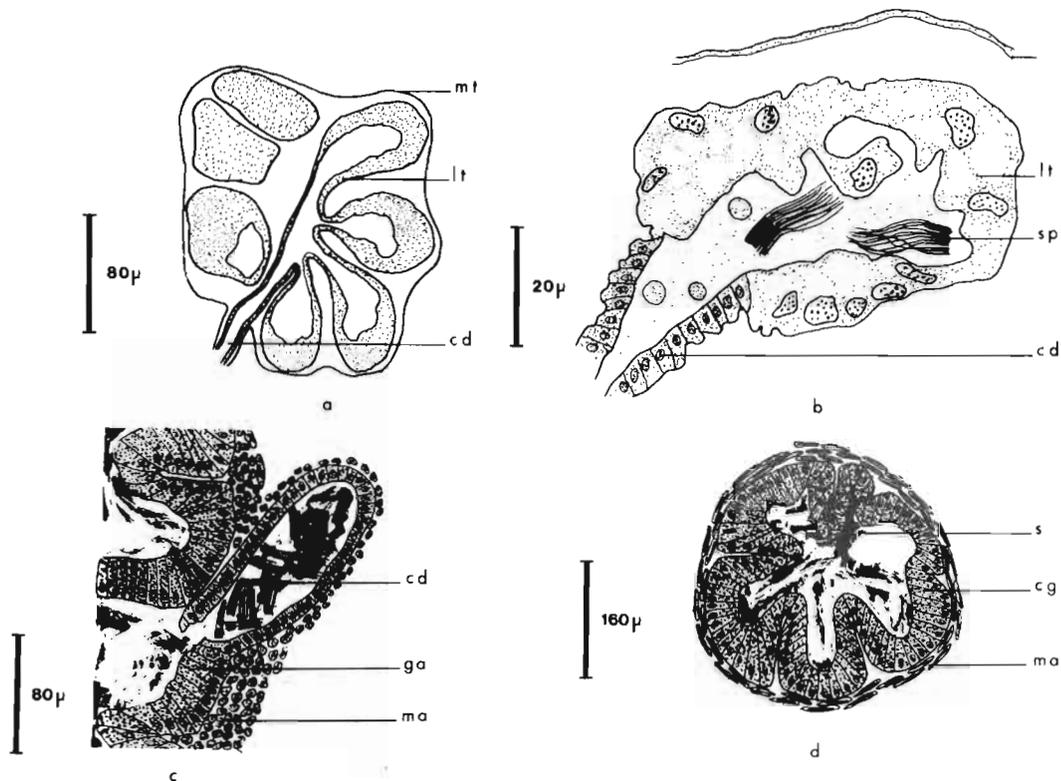


Fig. 97 a-b-c-d - L'appareil génital mâle. -

a) testicule en coupe ; b) lobe testiculaire ;
c) débouché du canal déférent dans la glande accessoire ; d) coupe trans-
versale de la glande accessoire.

c.d., canal déférent ; c.g., cellules glandulaires ;
g.a., glande accessoire ; l.t., lobe testiculaire ; m.a., muscles annulaires ;
m.t., membrane testiculaire ; s., sécrétion ; sp., spermatozoïdes.

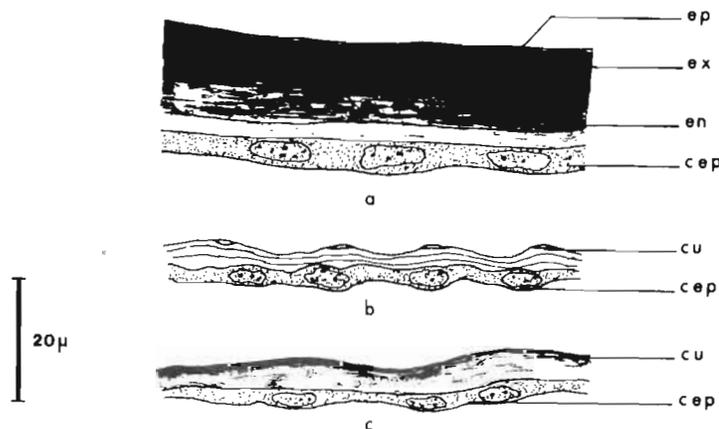


Fig. 98 a-b-c- Tégument de l'adulte. -

a) au niveau de la capsule céphalique ;
b) au niveau d'une membrane articulaire ;
c) au niveau d'une plaque sternale.
c.ep., cellules épidermiques ; cu., cuticule ;
en., endocuticule ; ep., épicuticule ; ex., exocuticule.

C - DISCUSSION GENERALE. -

Nous nous proposons de tirer ici les conclusions de nos observations en discutant sur celles d'entre elles qui nous ont semblé apporter des éléments nouveaux ou particulièrement dignes d'intérêt.

1°) La vie larvaire. -

L'étude des différents stades larvaires revient en fait à étudier la croissance des divers tissus et organes car ceux - ci sont déjà bien différenciés dès le premier stade larvaire. Seules, sans doute, les glandes salivaires et séricigènes font exception à la règle, mais il s'agit là de cellules de même origine et de même nature dont la différenciation en cellules salivaires et en cellules séricigènes n'est que secondaire, tant du point de vue chronologique que phylogénique. Du point de vue croissance, il nous paraît intéressant de souligner de quelques chiffres le métabolisme très actif des larves de *Croesus septentrionalis*. Rappelons qu'une larve femelle passe en quinze jours de 0,6 mg. à 150 mg. et qu'au deuxième stade par exemple elle double son poids en une journée passant de 3 mg. à 6,6 mg. Ce métabolisme important permet à *Croesus septentrionalis* de mener à bien trois générations annuelles dans les conditions normales. Il faut rappeler également que si la larve femelle ne " s'empupe " qu'au sixième stade, par contre, la larve mâle " s'empupe " elle au cinquième stade. On peut penser que ce stade supplémentaire fournit à la femelle des réserves qui lui permettront par la suite de mener à bien la maturation des ovocytes.

Ceci peut expliquer également le décalage que l'on constate aussi bien dans le temps que dans la taille entre les stades mâles et femelles correspondants.

Du point de vue anatomique, nous avons noté que la capsule céphalique et les segments thoraciques croissent moins durant la vie larvaire que les segments abdominaux. Ceci coïncide d'ailleurs avec une autre observation : durant la vie larvaire, l'intestin postérieur et l'intestin moyen croissent trois fois plus que l'intestin antérieur. Ce décalage énorme entre les croissances des différentes parties de l'intestin peut être lié au régime alimentaire. En effet, chez les larves, la nutrition est abondante et pratiquement continue, d'où la nécessité d'un intestin moyen très long. Les aliments peuvent ainsi être digérés de façon continue depuis leur entrée dans l'intestin moyen jusqu'à leur passage dans le rectum. Quant à la croissance de l'intestin postérieur, elle s'expliquerait par l'existence à ce niveau du système malpighien cryptonéphridié permettant une récupération active de l'eau dans le rectum. D'autre part, la présence de petites cellules malpighiennes appliquées contre le rectum ou libres dans l'espace périnéphrique pose un problème qu'il serait intéressant d'approfondir par une étude histochimique et de microscopie électronique. On peut en particulier se demander s'il ne s'agit pas tout simplement de cellules restées diploïdes, les autres cellules malpighiennes devenant polyploïdes par suite d'endomitoses.

2°) La métamorphose. -

Nous nous étendrons plus longuement sur la métamorphose car ici chacun des stades présente un intérêt particulier. Ceci nous a conduit à résumer toutes les observations que nous avons pu faire concernant le tube digestif et les tubes de Malpighi dans une figure commune (Fig. 99) mettant côte à côte les différents stades étudiés, à savoir : la larve au dernier stade (a), l'éonymphe (b), la mésonymphe (c), la pronymphe (d), la nymphe (e) et l'adulte (f). Tous ces schémas sont à la même échelle sauf celui de larve au dernier stade qui a été diminué de moitié (la taille moyenne des tubes digestifs b-c-d-e-f est de 12 mm, celle de a- 25 mm).

a) Le tube digestif. -

Il nous faut d'abord remarquer que dès le dernier stade larvaire, la larve cesse de se nourrir et l'intestin moyen subit un début de dégénérescence. Ce fait conduit SLAMA (1959) à considérer ce dernier stade larvaire comme faisant partie du stade éonymphe, ce qui, du point de vue physiologique, est tout à fait exact. Cependant, du point de vue morphologie externe, le stade éonymphe ne débute qu'avec la " pupaison " ou sécrétion du cocon.

Chez l'éonymphe, la présence d'une zone de dégénérescence musculaire tout au long du tube digestif et ceci sans le moindre phagocyte, montre bien que dans un premier temps la métamorphose est caractérisée par une histolyse " chimique " des organes larvaires.

En ce qui concerne l'intestin antérieur, le fait dominant est son allongement très important depuis la larve jusqu'à l'adulte, ceci grâce au développement de la valvule oesophagienne. Elle va proliférer chez la mésonymphe et former toute la partie imaginaire de l'oesophage, la partie larvaire et le pharynx étant seulement remaniés par les phagocytes.

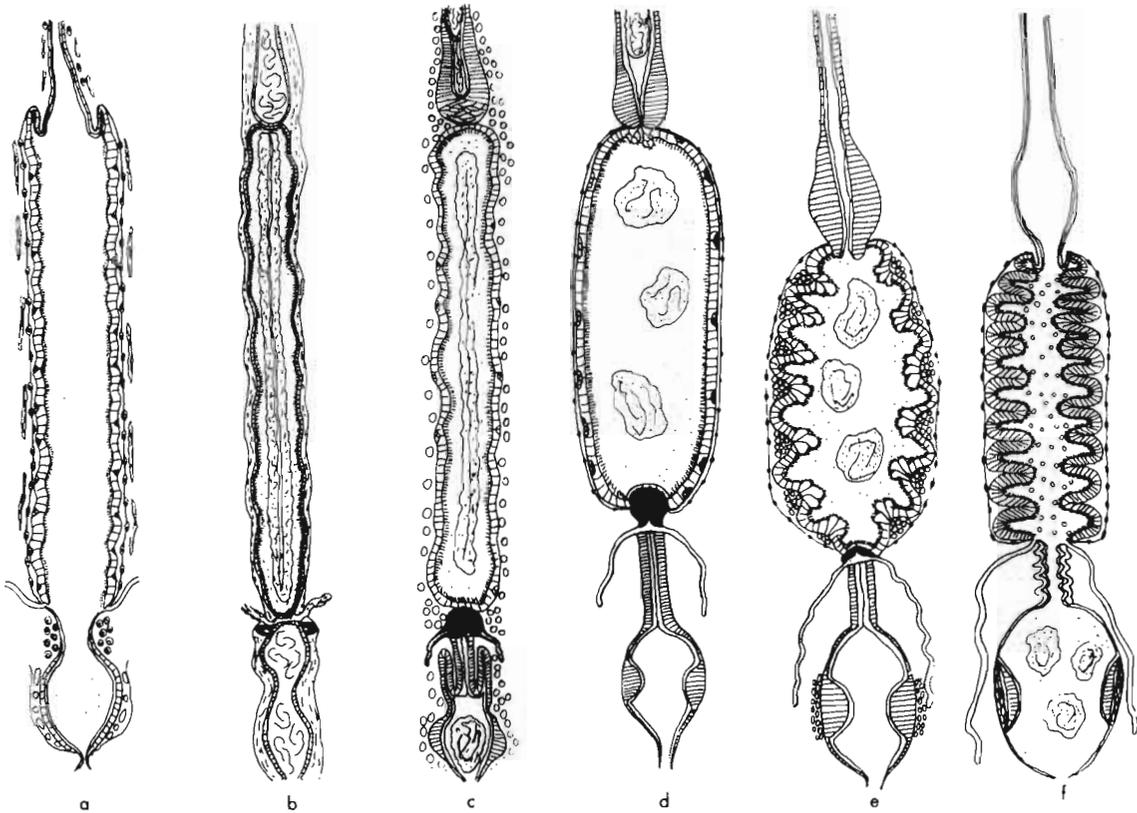


Fig. 99 - Evolution du tube digestif et des tubes de Malpighi au cours de la métamorphose. -

a) la larve au dernier stade ; b) l'éonymphe ;

c) la mésonymphe ; d) la pronymphe ; e) la nymphe ; f) l'adulte

L'intestin moyen subit deux mues épithéliales successives, l'une au moment de la pupaison, l'autre au moment de la nymphose. L'épithélium transitoire mésentérique pourrait jouer un rôle dans la réabsorption d'une partie du corps jaune d'origine larvaire, réutilisée ensuite dans l'élaboration des organes imaginaires. La réduction importante de longueur de l'intestin moyen est compensée, du moins en partie, par ses très nombreux plissements. Notons enfin que l'intestin moyen possède des cellules de régénération à tous les stades sauf au stade adulte.

Le phénomène important pour l'intestin postérieur est la formation des papilles rectales. Dès la mésonympe, on observe un épaissement des cellules rectales au niveau des futures papilles. En dehors de ces zones, la paroi du rectum s'amincit fortement et l'ampoule rectale devient énorme. L'iléon et le rectum subissent au moment de la métamorphose un remaniement phagocytaire; chez la mésonympe, au niveau de l'insertion des tubes de Malpighi, il y a prolifération d'un anneau cellulaire qui permet l'allongement de l'iléon. On doit cependant noter que cet anneau cellulaire est bien distinct de celui qui donne naissance aux tubes de Malpighi et que, d'autre part, il est moins important que la valvule oesophagienne. D'ailleurs, cette zone de prolifération cellulaire postérieure a déjà disparu chez la pronympe.

Pour en terminer avec le tube digestif, notons ce qui se passe durant la métamorphose dans sa lumière. Dès la pupaison, la lumière du stomodeum et du proctodeum est complètement obstruée par la cuticule, et cette

cuticule larvaire ne sera rejetée qu'au stade de la pronymphe par la sécrétion de la cuticule imaginale. La lumière du mésenteron est emplie de sécrétion et des cellules intestinales larvaires rejetées. D'abord, celles - ci restent accolées formant un épithélium interne puis elles se regroupent en paquets formant le corps jaune d'origine larvaire. Celui - ci, partiellement digéré chez la pronymphe et la nymphe, s'accroît ensuite des cellules mésentériques nymphales, avant d'être rejeté ensuite dans l'ampoule rectale chez l'adulte.

Chez l'éonymphe, la musculature intestinale larvaire forme la zone de dégénérescence observée le long du tube digestif. Chez la mésonymphe, les phagocytes font disparaître celle - ci. On assiste alors chez la pronymphe et la nymphe à la mise en place de la musculature intestinale imaginale.

b) Les tubes de Malpighi. -

Dès la sécrétion du cocon, les tubes de Malpighi larvaires dégénèrent et chez l'éonymphe ils ont déjà pratiquement disparu. Seule, leur membrane basale toute plissée est encore reconnaissable. Dès lors, les tubes de Malpighi imaginaux commencent leur développement. Les petits bourgeons cellulaires qui leur donnent naissance chez l'éonymphe se développent rapidement et confluent en un amas cellulaire unique bien visible chez la mésonymphe et la pronymphe. Chez la nymphe, il a presque complètement disparu. Cet amas cellulaire nous paraît avoir une origine endodermique. Rappelons enfin que chez l'adulte les tubes de Malpighi sont insérés

en deux couronnes alternes superposées et que, d'autre part, ils possèdent dans leur partie distale de petites cellules sans bordure en brosse. On peut se demander si ces petites cellules sont homologues de celles observées chez la larve. Pour le moment, la polyplôidie de cellules malpighiennes imaginale n'a été démontrée chez aucun Insecte, et le problème reste posé.

c) Les glandes labiales. -

Les glandes séricigènes disparaissent elles aussi dès la pupaison, et seules demeurent les cellules salivaires que l'on retrouve ensuite dans la formation des saccules salivaires de l'adulte. Nous n'avons pas trouvé dans la littérature d'exemple comparable et ce fait mérite donc d'être souligné. On peut d'ailleurs se demander si les cellules salivaires larvaires ne conservent pas leur pouvoir sécrétoire, les cellules salivaires imaginale n'ayant guère un aspect de cellules sécrétrices.

d) Le tissu adipeux. -

Le tissu adipeux emmagasine les déchets dus au métabolisme durant toute la période où les tubes de Malpighi ne sont pas fonctionnels. Les cellules à urates sont chargées au maximum au stade nymphal. Il semble y avoir ensuite redissolution des granules dans l'hémolymphe où les tubes de Malpighi les récupéreraient avant de les rejeter dans l'ampoule rectale. Les glandes albuminoïdes gardent quant à eux un rôle assez énigmatique. On peut penser qu'ils ont un rôle lié à celui des cellules à urates.

3°) Conclusion générale. -

Après cette revue d'ensemble des phénomènes de la métamorphose, nous pouvons en conclure que chez *Croesus septentrionalis*, celle - ci comporte trois phases essentielles.

Dès la pupaison marquée par la sécrétion du cocon, débute la phase d'histolyse " chimique " marquée par la disparition des glandes séricigènes, des tubes de Malpighi imaginaires et de la musculature intestinale. Simultanément, les cellules adipeuses sont envahies par les granules albuminoïdes.

La seconde période correspondant à la mésonympe et à la pronympe débute par la prolifération de la valvule oesophagienne, c'est aussi la période phagocytaire. Durant cette période, on assiste à la reconstruction du stomodeum et du proctodeum, à la mise en place d'un mésenteron provisoire et au développement des tubes de Malpighi imaginaires. Cette période est donc aussi une période d'histogénèse.

La troisième période correspond à la nymphose. C'est une seconde période d'histogénèse durant laquelle se forment les papilles rectales et le mésenteron imaginal. C'est aussi la période de maturation des organes génitaux.

Lorsqu'il existe une diapause, celle - ci intervient à la fin de la première période et sépare les stades éonympe et mésonympe.

Nous pouvons remarquer que chez les Symphytes, la phase principale d'histogénèse se situe avant la mue nymphale. SLAMA (1964) qui a étudié l'ac-

| Périodes du développement | Vie larvaire | M É T A M O R P H O S E | | | Adulte | |
|------------------------------|---------------------------|-------------------------|-----------------------|----------------------|------------------|------------------|
| | | Première période | Seconde période | Troisième période | | |
| Hormone juvénile | | | | | / / / / / | |
| Hormone d'activation | | | / / / / / | | | |
| Hormone de mue | | | / / / / / | / / / / / | | |
| Stades | larve au dernier stade | Eonymphe | Mésonymphe | Pronymphe | Nymphe | Adulte |
| Phénomènes externes | | Tissage du cocon | Diapause hivernale | Corps fusiforme | Mue nympheale | Mue imaginale |

Tableau VI - Activité hormonale durant le développement.

(modifié d'après SLAMA (1964) et adapté au cas *Croesus septentrionalis*).

tivité hormonale des Symphytes durant leur développement, voit là la raison des différences qu'il observe entre l'activité hormonale des nymphes de Lépidoptères et des nymphes de Symphytes. ~~(Nous espérons néanmoins que le fait de les avoir soulevées aura permis de faire avancer la connaissance et qu'un jour nos hypothèses seront reprises et infirmées ou confirmées.)~~ Il apparaît que seules les hormones d'activation et de mue jouent un rôle dans la métamorphose, l'hormone juvénile n'intervenant que chez la larve et l'adulte.

Cette étude nous aura permis de soulever bien des problèmes auxquels nous n'avons souvent pu répondre que par autant d'hypothèses. Nous espérons que leur mise en évidence permettra dans le futur d'infirmier ou de confirmer nos hypothèses.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDO (H.) OKADA (M.) - 1958 - Embryology of the butter bur - stem sawfly *Aglaostigma occipitosa* (Malaise) as studied by external observation (TH).
Acta Hymenopt. Tokyo, 1, 55 - 62.
- ANDRE (E.) - 1879 - 1882 - Les Mouches à scie. -
Ed. André - Species des Hyménoptères - 714 p.
- ANGLAS (J.) - 1898 - Sur l'histolyse et l'histogénèse du tube digestif des Hyménoptères pendant la métamorphose. -
C.R. Soc. Biologie, Décembre - 931 - 933
1899 - Sur l'histolyse et l'histogénèse des muscles des Hyménoptères pendant la métamorphose. -
C.R. Soc. Biologie. 25 novembre et 2 décembre - 947 - 949
1900 - Observations sur les métamorphoses internes de la guêpe et de l'abeille. Thèse de Paris.
Bulletin Sc. Fr. et Belg. - 34, 363 - 473
1901 a - Quelques remarques sur les métamorphoses internes des Hyménoptères.-
Bull. Soc. Ent. Fr. 4, 104 - 107
1901 b - Quelques caractères essentiels de l'histolyse pendant la métamorphose. -
Bull. Soc. Ent. Fr. 17, 301 - 304
- ARRU (G.M.) - 1963 - *Heterarthrus ochrodus* (Klug), minatore delle foglie di pioppo. -
Boll. Zool. agr. Bachic. Torino, 5, 107 - 184
- BAHADUR (J.) REDDY (K.K.) - 1967 - Structure and function of the rectal pads in Hymenoptera.
Zool. Anz. Dtsch. 178, N° 3 - 4, 262 - 68
- BARENDRECHT (G.) 1949 - Three different agglomerations of blood cells in a *Caliroa limacina* larva. -
Bijdr. Dierk. Leiden. 28, 20 - 25
- BENSON (R.B.) - 1946 - The European genera of Tenthredinidae. -
Proc. R. Ent. Soc. London (B), 15, 17 - 48
- BERLAND (L.) - 1947 - Hyménoptères Tenthredoïdes . Faune de France.
Lechevalier - Paris - 47 - 496 p.

- BERLESE (A.) - 1901 - Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la nin-
fosi degli insetti metabolici. -
Rivista. Pat. Veget. N° 8 - 9 - 10 - 120 p.
1913 - Intorno alle metamorphosi degli Insetti. -
Redia, 9, 121 - 138
- CAMERON (P.) - 1881 - On Parthenogenesis in the Tenthredinidae. -
Ent. mthl. mag. 17, 271 p.
1882 - 1890 - A Monograph of the British Phytophagous Hymenop-
tera. -
London Ray. Society, Vol. I 1882 - Vol. II 1885 - Vol. III 1890
1884 - On Parthenogenesis in the Tenthredinidae. -
Ent. mthl. mag. 21, 103 - 104
- CONET (M.A.) - 1934 - Contribution à l'histologie des tubes de Malpighi des
Coléoptères cryptonéphridiés. -
Ann. Soc. Scie. Bruxelles - 54, 189 - 200
- DAVIAULT (L.) - 1947 - Action de la température et de l'humidité sur la bio-
logie de *Pristiphora geniculata* Htg. (Hym. Tenth.)
Rev. Canad. Biol. Montreal - 6, 366 - 371
- DEEGENER (R.) - 1904 - 1908 - Die Entwicklung des Darmcanals der Insekten
während der Metamorphose. -
I - *Zool. Jb., Anat.* 20, 489 - 676
II - *Zool. Jb., Anat.* 26, 45 - 182
- DOBROVSKY (P.M.) - 1991 - Post - embryonic changes in the digestive tract
of the worker Honey - bee (*Apis mellifera*)
Cornell Univ. Agricult. exp. station. Mém. 301 - 45 p.
- D'ROZARIO (A.M.) - 1942 - On the development and homologies of the genitalia
and their ducts in Hymenoptera. -
Trans. R. ent. Soc. London, 92, 363 - 415
- DYAR (H.C.) - 1890 - The number of moults in Lepidopterous larvae. -
Psyche - 5, 420 - 22
- EIOT (D.C.) - 1969 - The life histories, distribution, and immature forms
of the north - american sawflies of the genus *Cephalcia*. -
Mém. Entomol. Soc. Canada. N° 59 - 56 p.
- ELIESCU (G.) 1932 - Beiträge zur Kenntnis der Morphologie, Anatomie und
Biologie von *Lophyrus pini*.
L. Zeitschr. f. angew. Ent. Berlin. 19, 22 - 67

- ENSLIN (E.) - 1912 - 1918 - Die Tenthrenoidea Mitteleuropas. -
Beihefte der Deutschen Entomologischen Zeitschrift. 790 p.
- EVENIUS (C.) - 1933 - Über die Entwicklung der Rectaldrüsen von *Vespa vulgaris*.
Zool. Jahrb. Anat. 56, 349 - 372
- FAROOQI (M.M.) - 1963 - The embryology of the mustard sawfly *Athalia proxima*
 Klug. -
Aligarh Muslim. Univ. Publ. N° 6 - 1- 68
- FENILI (G.A.) - 1965 - Contributo allo studio morfologico etologico del
Monophadnus longicornis Hartig. (Hym. Tenth.)
Redia, Florence, (8), 49, 255 - 309
- GHENT (A.W.) - 1956 - Linear increment in width of the head - capsule of two
 species of sawflies. -
Canad. ent. 88, 17 - 23
 1959 - Row - type oviposition in Neodirrio n sawflies as exem-
 plified by the european pine sawfly *N. sertifer* Geoffroy. -
Canad. J. Zool. Ottawa. 37, 267 - 281
- GRASSE (P.P.) - 1951 - Traité de Zoologie - Insectes Hyménoptéroïdes. -
Masson et Cie. Paris - 10, 771 - 882
- GRIMSTONE (A.V.) MULLINGER (A.M.) RAMSAY (J.A.) - 1968 -
 Further studies on the rectal complex of the mealworm *Tenebrio*
molitor L. (Coleoptera Tenebrionidae). -
Philos. Trans. R. soc. London, 253, (6), 343 - 382
- GUSTAFSON (J.F.) - 1950 - The origin and evolution of the genitalia of the
 Insecta. -
Microentomology - 15, 35 - 67
- HARTIG (Th.) - 1837 - Die Familien der Blattwespen und Holzwespen. -
Berlin - 416 p.
- HELM (F.E.) - 1876 - Ueber die Spinnndrügen der Lepidopteren
Zeitschr. f. w. 96, 434 - 469
- HENNEGUY (F.) - 1904 - Les Insectes - Morphologie - reproduction - embryo-
 logie. -
Masson Ed. Paris

- HENSON (H.) - 1937 - Origin and development of the Malpighian tubes :
Vanessa Lep.
Proc. Zool. Soc. London - B, 161 - 171
 1945 - The theoretical aspect of insect metamorphosis. -
Biol. Rev. 20, 1 - 14
- HOPPING (F.R.) - 1937 - Sawfly biologies - N° 2 : *Hemichroa crocea* G.
Canad. ent. 69, 243 - 249
- HUFNAGEL (A.) - 1918 - Recherches histologiques sur la métamorphose d'un
 Lépidoptère (*Hyponomeuta padella* L.)
Arch. Zool. Expt. Gen. 57, 47 - 202 -
- IMMS (A.D.) - 1960 - A general textbook of entomology (Minth Edition)
Methven et Co. London - 886 p.
- IUGA (U.G.) - 1965 - Sur deux modalités différentes de métamorphose chez
 les insectes Holométaboles à ovipositeur. -
Trav. Mus. Hist. nat. " Grigore Antipa " Rouma. 5, 209 - 224
 1967 - La morphologie de l'apex abdominal chez les Hym. Sym
 Orthandriques et strophandriques. -
Rev. Roumaine Biol - Zool. 12, N° 4, 239 - 250
- IVANOVA - KAZAS (O.M.) - 1960 - Die embryonale Entwicklung der Blattwespe
Pontania capreae L.
Zool. Jb. Jena (Anat), 77, 193 - 228
- IVES (W.G.H.) - 1960 - Developmental rates of larch sawfly *Pristiphora*
erichsonii Hgt. larvae in an insectary and in field shelters.
Canad. ent. 92, n° 9, 668 - 674
- JANDA (Jr. V.) - 1961 - The total metabolism of insects. -
 a - 11 - Metabolism during the larval development of *Croesus*
septentrionalis L.
 b - 12 - Metabolism during the intermoulting period of *Neodi-*
prion sertifer Geoffroy.
Acta soc. Zool. bohemosl. Prague, 25, 115 - 130, 306 - 317
- KENCHINGTON (W.) - 1969 - Silk secretion in sawflies. -
J. Morphol. U.S.A. - 127, N° 3 - 355 - 362
- KLUG (J.C.F.) - 1808 - 1818 - Die Blattwespen nach Ihren Gattungen und
 Arten zusammengestellt. -
Magaz - Gesell - Naturforsch - Fr. zu Berlin II - VIII -

- KONOW (F.W.) - 1884 - Tenthredinidae europae. -
Deutsch ent. Zeit. 225 - 255
 1907 - Hymenoptera Fam. Tenthredinidae. -
P. Wytman Genera Insectorum, 29ème Fasc. Bruxelles - 176 p.
- LE BERRE (J.R.) CHEVIN (H.) BOULAY (C.) - 1968 -
 Analyse expérimentale du comportement de ponte de *Aglaostigma*
 (*Rhogogaster*) *aucupariae* Klug (Hym. Tenthred.)
Bull. Soc. entomol. Fr. 73 - N° 7-8, 164 - 69
- LEPELETIER DE St FARGEAU (H.) - 1823 - Monographia Tenthredinetarum. -
Paris in 8
- L'HELIAS (C.) - 1952 - Etudes des glandes endocrines post - cérébrales
 et du cerveau de la larve des *Lophyrus pini* L. et *rufus* André (Hym)
Bull. Soc. Zool. Fr. Paris - 77, 106 - 112
 1953 - L'organe leucopoïétique des Tenthredes. -
Bull. Soc. Zool. Fr. Paris - 78, 76 - 83
- LISON (L.) - 1937 - Sur la structure de la région cryptosolénisée chez les
 Coléoptères *Tenebrio molitor* L. et *Dermestes lardarius* L.
Bull. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci. 23, 317 - 327
 1939 - Contribution à l'étude morphologique et histophysiolo-
 gique du système Malpighien de *Melolontha melolontha*. -
Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 69, 195 - 233
- LYONS (L.A.) GRIFFITHS (K.J.) - 1962 - Observations on the development of
Neodiprion sertifer Geoffroy within the cocoon (Hym. Tenthredini-
 dae). -
Canad. ent. 94, N° 9, 994 - 1001
- MANSOUR (K.) - 1927 - The development of the larval and the adult mid -
 gut of *Calandra oryzae* Coléop. Curcu. The rice weevil.
Quart. J. Micr. Sci. 71, 313 - 352
- MARCHAL (P.) - 1889 - Contribution à l'étude de la déasssimilation de
 l'azote . L'acide urique et la fonction rénale chez les inver-
 tébrés. -
Mém. Soc. Zool. France - 1889 - 1, 5 p.
- MAXVELL (D.E.) - 1955 - The comparative internal larval anatomy of saw-
 flies (Hym. Sym.)
Canad. Ent. 87, (Suppl.) 1 - 132

- MELLO (M.L.S.) TAKAHASHI (C.J.) - 1967 - The post - embryonic changes in *Melipona quadrifasciata anthidiades* V - Polyploidy in the larval malpighian Tubules. - *Cytologia*, 33, 369 - 374
- MILES (H.W.) - 1931 - Growth in the larvae of Tenthredinidae. - *Jour. Exp. Biol. London*, 355 - 364
 1936 - A contribution to our knowledge of the biology of certain sawflies of the genus *Empria*.
J. Linn. Soc. Zool. 39, 465 - 478 , 1 pl.
- MISSIROLI (A.) - 1927 - Malpighian tubes in *Anopheles* Dipt.
Riv. Malariol. 6, 1 - 7
- OERTEL (E.) - 1930 - Metamorphosis in the honey - bee. - *J. Morph.* 50, 295 - 340
- OHNESORGE (B.) - 1959 - Der einfluss der Temperatur auf Die Entwicklung der Kleinen Fichtenblattwespe *Pristiphora abietina* Christ. un Kokon.
Beitr. Ent. Berlin. 10, n° 78 - 854 - 871
- PALM (N.B.) - 1949 - The rectal papillae in insects. - *Acta Univ. Lund.* 45, (8), 29 p.
- PANTEL (J.) - 1914 - Lime sacs in Malpighian tubes of *Ptychoptera*. - *La cellule* - 29, 393 - 429
- PARKER (H.L.) - 1935 - Notes on the anatomy of Tenthredinid Larvae, with special reference to the head. - *Boll. Lab. Zool. Portici*, 28 , 1934, 159 - 191
- PATAY (R.) - 1939 - Contribution à l'étude d'un Coléoptère [*Leptino tarsa decimlineata* Say.] . Evolution des organes au cours du développement. - *Thèse Fac. Sc. de Rennes* - 145 p.
- PEREZ (C.) - 1902 - Contribution à l'étude des métamorphoses. - *Thèse Doct. Sci. Nat. Lille* - 195 - 425
 1910 - Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides. - *Arch. Zool. exp. gén.* (5) 4, 1 - 274

- POLL (M.) - 1937 - Note sur les tubes de Malpighi des larves de Tenthredinoïdes. -
Bull. Ann. Soc. entomol. 77, 433 - 442
 1939 - Contribution à l'étude de l'appareil urinaire des chenilles de Lépidoptères. -
Ann. Soc. Zool. Belg. 69, 9 - 52
- POSPIELOW - 1911 - Die postembryonale Entwicklung und die imaginale Diapause beiden Lepidopteren. -
Zapiski - Kiewskawo Obszczestwa - 7, 35 p.
- POYARKOFF (E.) - 1910 - Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (La Galeruque de l'orme). -
Arch. d'Anat. micros. 12, 333 - 474
- RAMSAY (J.A.) - 1964 - The rectal complex of the Mealworm *Tenebrio molitor* (Coleoptera, Tenebrionidae). -
Phil. Trans. Roy. Soc. London, 248, 279 - 314
- RAZET (P.) QUILLEVERE (B.) - 1969 - Structure de la région Malpighienne cryptonéphridiée de larves d'Hyménoptères symphytes. -
C.R. Acad. Sc. Paris, 268, 328 - 330
- REAUMUR - 1740 - Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. -
Mouches à scie - 3ième Mémoire, 5, 87 - 144
- ROCKSTEIN (M.) - 1964 - The physiology of Insecta. - 3 vol.
Academic Press - New York - London -
- ROSS (H.H.) - 1937 - A generic classification of the nearctic sawflies. -
Illinois biological Monographs - 15, 174 p.
- RUSS (E.A.L.) - 1908 - Die postembryonale Entwicklung des Darm - Kanals beiden Trichopteren (*Anabolia loevis* Zett.)
Zool. Jahrb. Anat. 15, 676 p.
- SAINI (R.S.) - 1964 - Histology and physiology of the cryptonephridial system of insects. -
Trans. Roy. ent. soc. London, 116, 347 - 392
- SAINT HILAIRE (K.) - 1927 - Histo - physiologische Studien über die Spinnrüsen der Tenthrediniden Larven. -
Zeitschr. Zellforsch. wirtk Anat. Bd 5, 449 - 494

- SCHAEFFER (C.) - 1889 - Beiträge zur Histologie der Insekten
Zool. Jahrb. Spengel, Anat. 3, 611 - 652
- SCHELD (K.) - 1934 - Statistische Untersuchungen über die Kopfkapselbreiten von Blattwespen. -
Zeitschr. f. ang. Ent. 20, 449 - 460
- SCHINDLER (E.) - 1878 - Beiträge zur Kenntnis der Malpighischen Gefäße der Insekten. -
Zeitschr. f. wiss. Zool. Leipzig, 30, 587 - 660
- SCHMIEDER (R.G.) - 1928 - Observations on the fat - body in Hymenoptera. -
Zool. Lab. Univ. Pennsylv. 121 - 174
- SHIRKE (D.B.) RAWAT (R.R.) et DHAMDHERE (S.V.) - 1968 -
Studies on the biology of *Athalia proxima* Klug. -
Madras agric. J. 55, n° 5, 228 - 234
- SLAMA (K.) - 1958 - The total metabolism of Insects. -
8 - The respiratory metabolism of the prepupal stages and pupae in sawflies. -
Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 22, 334 - 346
1959 - Metabolism during diapause and development in sawfly metamorphosis. -
The Ontogeny of Insects. Prague. 195 - 201
1964 - Physiology of sawfly metamorphosis II : Hormonal activity during diapause and development. -
Cas. Ceskosl. Spol. entomol. 61, N° 3, 210 - 219
- SLAMA (K.) JANDA (Jr. V.) - 1960 - The changes in width of the head capsule during development of different sawfly species. -
Acta Soc. Zool. Bohemosl. Prague. 24, 7 - 15
- SMIRNOFF (W.G.) PHILOGENE (B.J.R.) - 1968 - The accumulation of uric acid in the fat body of sawflies and its detection. -
Canad. ent. 100, N° 1, 69 - 74
- SNODGRASS (R.E.) - 1933 - Principles of Insect Morphology. -
Mac Graw Hill Book C - New York - 667 p.

- SNODGRASS [R.E.] - 1941 - The male genitalia of Hymenoptera. -
Smithson. Misc. Coll. 99, (14), 86 p.
1954 - Insect Metamorphosis. -
Smithson. Misc. Coll. 122 (9), 124 p.
- TIEGS [O.W.] - 1922 - Histology during metamorphosis ; *Masonia* (Hym.)
Trans. R. soc. S. Australia - 46, 319 - 527
- TOGASHI [L.] - 1965 - Preliminary report on the rectal papillae of the
Symphyta (Hym.). -
Kontyû, Tokyo - 33, 230 - 234
- WIGGLES WORTH [V.B.] - 1953 - The principles of Insect physiology. -
Methuen et Co. London - 741 p.

V U :

Le Président de la Thèse

P. RAZET.

V U :

Le Directeur de Thèse

P. RAZET.

VU ET APPROUVE :

RENNES, le 29 Mars 1971

Le Directeur de l'U.E.R.,

"Sciences Biologiques"

P. RAZET,