

LES MEMBRANES PÉRITROPHIQUES
CHEZ LES ARTHROPODES
LEUR RÔLE DANS LA DIGESTION
ET LEUR INTERVENTION DANS L'ÉVOLUTION
D'ORGANISMES PARASITAIRES

par

René LE BERRE

Maître de recherches de l'O.R.S.T.O.M.

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE PREMIER

	pages
Généralités sur les membranes péritrophiques	149
I. — HISTORIQUE	149
II. — MEMBRANES PÉRITROPHIQUES DE SÉCRÉTION	151
A. — <i>Structure histologique du proventricule</i>	151
B. — <i>Processus de sécrétion</i>	154
C. — <i>Rôle de la valvule œsophagienne</i>	157
D. — <i>Remarques</i>	158
E. — <i>Résumé.</i>	160
III. — MEMBRANES PÉRITROPHIQUES DE DÉLAMINATION	161
— Cas général :	161
A. — <i>Structure histologique sommaire de l'intestin moyen</i>	161
B. — <i>Formation de la membrane</i>	161
C. — <i>Rythme de formation</i>	162
D. — <i>Elimination de la membrane</i>	163
E. — <i>Type de membrane intermédiaire</i>	163
— Cas des femelles de Diptères Nématocères et Brachycères hématophages.	163
A. — <i>Description de l'intestin moyen</i>	163
B. — <i>Formation de la membrane</i>	164
C. — <i>Cas des repas sanguins interrompus</i>	168
D. — <i>Elimination de la membrane</i>	168
E. — <i>Etude comparative chez les trois sous-ordres de Diptères</i>	168
IV. — STRUCTURE ULTRAMICROSCOPIQUE ET COMPOSITION CHIMIQUE DES MEMBRANES PÉRITROPHIQUES	171
A. — <i>Structure</i>	171
B. — <i>Composition chimique</i>	174

CHAPITRE II

Fonctions des membranes péritrophiques	177
I. — RÔLES DE LA MEMBRANE PÉRITROPHIQUE A L'ÉGARD DE LA NUTRITION ET DE LA DIGESTION DES ALIMENTS INGÉRÉS	177
A. — <i>Revue bibliographique.</i>	177
B. — <i>Discussion</i>	179
II. — RÔLES DES MEMBRANES PÉRITROPHIQUES A L'ÉGARD DES PARASITES	180
A. — <i>Membranes de sécrétion</i>	181
B. — <i>Membranes de délamination</i>	191
Conclusion générale	198
RÉSUMÉ	199
SUMMARY	200
BIBLIOGRAPHIE	201

AVANT-PROPOS

Etant donné leur situation, leur origine, leur composition chimique et, surtout, leurs fonctions éventuelles, les membranes péritrophiques des Arthropodes ont, depuis leur découverte par LYONET en 1864, intéressé de nombreux chercheurs. C'est ainsi qu'anatomistes, histologistes, physiologistes se sont penchés sur ce problème et, bien avant que BALBIANI (1890) ne leur donne le nom qu'elles ont conservé depuis lors, de nombreuses publications faisaient part de leur présence chez différents Arthropodes, diverses hypothèses étant émises quant à leur origine, leur composition et leur signification.

De plus, dès 1920, CHATTON effectuait une série d'observations fondamentales concernant l'influence des membranes péritrophiques sur le cycle évolutif de parasites de Daphnies et de Drosophiles. Cette découverte, ainsi que l'interprétation lumineuse qu'en a donné l'auteur, s'avéra extrêmement féconde puisqu'elle fut à l'origine de nombreux et remarquables travaux concernant les relations existant entre les membranes péritrophiques et les parasites ingérés et transmis par les Arthropodes, principalement les Insectes, vecteurs de maladies.

Cependant, mis à part ceux d'AUBERTOT (1934), LEWIS (1953), WATERHOUSE (1953, 1954, 1957) et DAY (1953), les résultats obtenus par les chercheurs ne firent que rarement l'objet de publications spécialement axées sur ce sujet particulier ce qui, étant donné le nombre important de travaux et d'observations, rendait les recherches bibliographiques particulièrement ardues.

C'est donc dans le but de regrouper toutes ces données et d'en faire une synthèse bibliographique que M. le Docteur P. GRENIER, Chef de service à l'Institut Pasteur, m'a tracé le cadre initial du présent travail et m'en a procuré les références de base. C'est dans son laboratoire de l'Institut Pasteur et sous sa direction permanente que cette synthèse a été élaborée, puis rédigée. Qu'il me permette de lui adresser, une fois encore, toute ma gratitude et mon affection.

Ma reconnaissance va également à MM. les Professeurs POSSOMPES et BERGERARD qui, en compagnie du Docteur GRENIER, m'ont fait l'honneur de bien vouloir juger mon travail de thèse, dont le présent sujet constituait la deuxième partie.

Je ne saurais oublier non plus le Service de documentation de l'O.R.S.T.O.M. qui en a assuré l'édition.

Enfin, ma femme a, cette fois encore, assumé la tâche ingrate du secrétariat, de la mise en ordre des références, des multiples collationnements. Je l'en remercie très sincèrement.

Chapitre premier

GÉNÉRALITÉS

SUR LES MEMBRANES PÉRITROPHIQUES

1 - HISTORIQUE

Il y a actuellement plus d'un siècle que LYONET (1864) (1) a signalé pour la première fois, dans l'intestin moyen d'une larve de *Cossus* sp. (Lépidoptère), la présence d'une membrane tubulaire enrobant le contenu intestinal.

Depuis cette date, et jusqu'au début du siècle, de nombreux auteurs ont retrouvé cette membrane dans les différents ordres d'Insectes et ont essayé d'en définir l'origine, la structure, la composition chimique et, bien entendu, la signification.

C'est ainsi que :

— pour PAGENSTECHE (1864), cette membrane n'est pas autre chose qu'un produit de sécrétion des glandes salivaires,

— pour METCHNIKOFF (1866), il s'agirait d'une membrane chitineuse, sans toutefois que l'auteur en précise l'origine,

— pour PLATEAU (1878), cette membrane proviendrait d'une sécrétion spéciale de l'intestin moyen,

— pour SCHNEIDER (1887), elle ne serait que le prolongement direct de la cuticule œsophagienne,

— enfin, pour FRENZEL (1886), cette membrane aurait pour origine la coagulation de certaines substances albuminoïdes provenant des aliments ingérés et en cours de digestion.

Ce n'est qu'en 1890 que BALBIANI désigne cette membrane sous le nom de « membrane péritrophique », dénomination conservée depuis lors.

Par la suite, certaines interprétations ayant été rapidement éliminées (celle de FRENZEL, *loc. cit.*, par exemple) deux tendances se font jour quant à l'origine de la membrane péritrophique.

Certains auteurs, à la suite de leurs observations, estiment que celle-ci est élaborée par l'ensemble des cellules épithéliales de l'intestin moyen. Ce sont :

BALBIANI (1890), pour les Chilopodes ; VOINOV (1893), pour les larves d'Odonates ; MOBUSZ (1897), pour les larves d'Anthrènes ; ANGLAS (1901), pour les larves de certains Hyménoptères ; LÉGER et DUBOSQ (1902), pour les larves de *Timarcha tenebricosa* L. ; RUSS (1908), pour les larves d'*Anabolia* sp. (Trichoptère) ; MC DUNNOUGH (1909), pour *Chrysopa perla* L.

(1) TCHANG YUNG TAI (1929) et TAHIR BEY (1929) ont effectué l'historique des premières études ayant porté sur la membrane péritrophique et c'est à ces deux auteurs que nous avons emprunté la totalité des références concernant ce point particulier ; ces références ne sont donc pas incluses dans notre bibliographie.

LES MEMBRANES PÉRITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

D'autres chercheurs, par contre, émettent l'opinion que cette membrane tire son origine d'une sécrétion de cellules spéciales situées à la jonction de l'œsophage avec l'intestin moyen. Ce sont, en particulier :

VAN GENUCHTEN (1890), pour *Ptychoptera contaminata* L. ; CUENOT (1895), pour certains Orthoptères (à l'exception de *Gryllotalpa*, chez qui l'auteur n'a pu mettre en évidence de membrane péritrophique) ; VIGNON (1902), pour les larves de Chironomes ; BORDAS (1905), pour les larves de Lépidoptères ; BERLÈSE (1901, 1909), pour de nombreux Insectes à l'état larvaire ou imaginal, et notamment les Polistes.

Par la suite, certains travaux particulièrement importants jalonnent l'étude de la membrane péritrophique.

CHATTON, dès 1920, étudie les relations de la membrane et des parasites intestinaux des Daphnies et des Drosophiles.

AUBERTOT (1934) consacre un ouvrage important à l'étude de la membrane péritrophique sous tous ses aspects.

YAGUSINSKAYA (1940) et LEWIS (1953) étudient la membrane péritrophique de délamination formée autour du repas sanguin ingéré par les femelles de Diptères Nématocères. Le dernier auteur précise également l'influence de cette membrane sur les parasites ingérés.

WATERHOUSE (1953, 1954, 1957), ainsi que DAY et coll. (1953 *a* et *b*) rédigent plusieurs articles synthétiques axés principalement sur la structure, la composition chimique et les fonctions des membranes péritrophiques.

En 1957, STOHLER réalise un excellent travail expérimental concernant le rôle de la membrane péritrophique à l'égard des parasites ingérés avec le repas sanguin.

En 1961, BERTRAM et BIRD présentent les premiers résultats de leurs études sur la formation de la membrane péritrophique chez la femelle d'*Aedes aegypti* L.

Enfin, en 1965, FREYVOGEL et STÄUBLI d'une part, FREYVOGEL et JAQUET d'autre part, étudient comparativement la formation en fonction des différents substances ingérées ainsi que la composition chimique des membranes péritrophiques chez les femelles d'*Aedes aegypti*, *Anopheles stephensi* Liston, *Anopheles gambiae* Giles et *Anopheles maculipennis atroparvus* Meig.

En ce qui concerne particulièrement l'origine des membranes péritrophiques, il devient très rapidement évident que, selon l'Insecte étudié, voire même selon que cet Insecte est à l'état larvaire ou imaginal, il est possible de retrouver chacune des deux origines (proventriculaire ou holo-mésentérique) constatées par les chercheurs cités ci-dessus.

C'est la raison pour laquelle nous avons choisi de développer successivement, dans le détail, les observations se rapportant à chacun des deux types de membrane, plutôt que de respecter l'ordre chronologique des différents travaux, cette dernière méthode ne pouvant aboutir qu'à la confusion la plus totale.

Nous allons donc, dans la suite de ce premier chapitre, envisager successivement :

- le type de membrane sécrétée par certaines cellules de l'intestin moyen (membrane de sécrétion) ;
- le type de membrane élaborée par la totalité des cellules épithéliales de l'intestin moyen (membrane ou sac péritrophique de délamination) ;
- la structure ainsi que la composition chimique de ces différentes membranes.

Par la suite, et ceci constituera le but essentiel de ce travail, nous traiterons, dans le deuxième chapitre :

- des différents rôles que peut jouer la membrane péritrophique dans l'intestin moyen des Insectes ;
- tout particulièrement, chez les Insectes vecteurs, de l'influence de la membrane péritrophique sur le cycle des parasites transmis par ceux-ci.

2 - MEMBRANE PÉRITROPHIQUE DE SÉCRÉTION

A. — Structure histologique du proventricule.

Dans le tube digestif des Insectes, le passage entre l'œsophage (Stomodeum) et l'intestin moyen ne se fait pas d'une façon directe. En effet, l'intestin antérieur vient s'invaginer dans le mésenteron et sa partie terminale se réfléchit vers l'avant pour rejoindre l'extrémité antérieure de l'intestin moyen. Les auteurs ont donné à cet ensemble le nom de valvule cardiaque ou valvule œsophagienne. Cette partie terminale vient se souder aux premières cellules du mésenteron par une zone plus mince : le sillon stomodéo-mésentérique. Les cellules formant la paroi externe de cet ensemble sont, elles, endodermiques et constituent le proventricule (AUBERTOT, 1934).

Ce processus s'observe, avec toutefois des différences « topographiques », partout où a été décrite une membrane péritrophique de sécrétion.

Nous allons en décrire un type et citer les variations qui pourront être intéressantes pour la suite de notre exposé et nous prendrons comme exemple cette jonction, étudiée chez une larve de *Phlebotomus parroti* Adl. et Th. (2) chez qui nous avons retrouvé, avec une grande netteté, la structure généralement décrite par les auteurs (fig. 1).

1° STOMODEUM.

Il comprend :

— La paroi normale de l'œsophage.
 — La trompe. Les cellules qui composent celle-ci sont revêtues d'une cuticule plissée ; cette trompe rejoint la paroi du mésenteron et se termine par une partie saillante dont nous ne pensons pas qu'elle constitue une véritable épine. En effet, en coupe tangentielle nous avons pu isoler la bordure de cette trompe (fig. 2) sans jamais pouvoir observer les « épines » décrites par STRICKLAND (1913) chez les larves de *Simulium* sp. et que nous avons pu observer personnellement chez des larves de *Simulium costatum* Friedrich (3). Rappelons que ces épines ont été retrouvées sur des larves de Tabanides (STAMMER, 1924, in ROEDER, 1953), d'*Anopheles plumbeus* St. (WIGGLESWORTH, 1930), d'*Aedes vexans* Mg (AUBERTOT, 1934) et de *Bibio* sp. (AUBERTOT, 1938).

— Le feuillet réfléchi. Cette paroi du stomodeum remonte, donant le feuillet réfléchi. Les cellules qui le composent sont analogues à celles décrites par AUBERTOT (1938) chez une larve de *Bibio* sp. Ce sont les cellules claires de Pantel ou « Hellezellen » de Wandolleck. D'après AUBERTOT (1934) ces cellules constituent un appareil souple mais indéformable : « Elles sont la charpente à laquelle le proventricule tout entier doit sa consistance et sa forme. » Signalons la présence éventuelle d'un anneau chitineux (VIGNON, 1901, in AUBERTOT, 1934). Ce feuillet est relié à la paroi normale de l'œsophage par des fibres musculaires. Il se replie, devient très mince et se raccorde au mésenteron par le sillon stomodéo-mésentérique déjà cité.

— Le sinus sanguin. Les parois directe, puis réfléchie, ainsi que la trompe, déterminent entre elles une cavité : le sinus sanguin. Ce sinus est rempli d'haémolymphes qui jouent, nous le verrons, un grand rôle dans la turgescence de la valvule tout entière.

L'ensemble de cette paroi, d'origine ectodermique, est recouverte d'une cuticule.

2° MÉSENTERON.

Nous observons, en regard du feuillet réfléchi et lui faisant suite, la paroi du proventricule. Cette paroi est formée d'une assise de cellules cylindriques.

Les premières cellules comportent une bordure en brosse très nette.

(2) Préparations appartenant à M. J. COLAS-BELCOUR.

(3) Préparations appartenant à M. P. GRENIER.

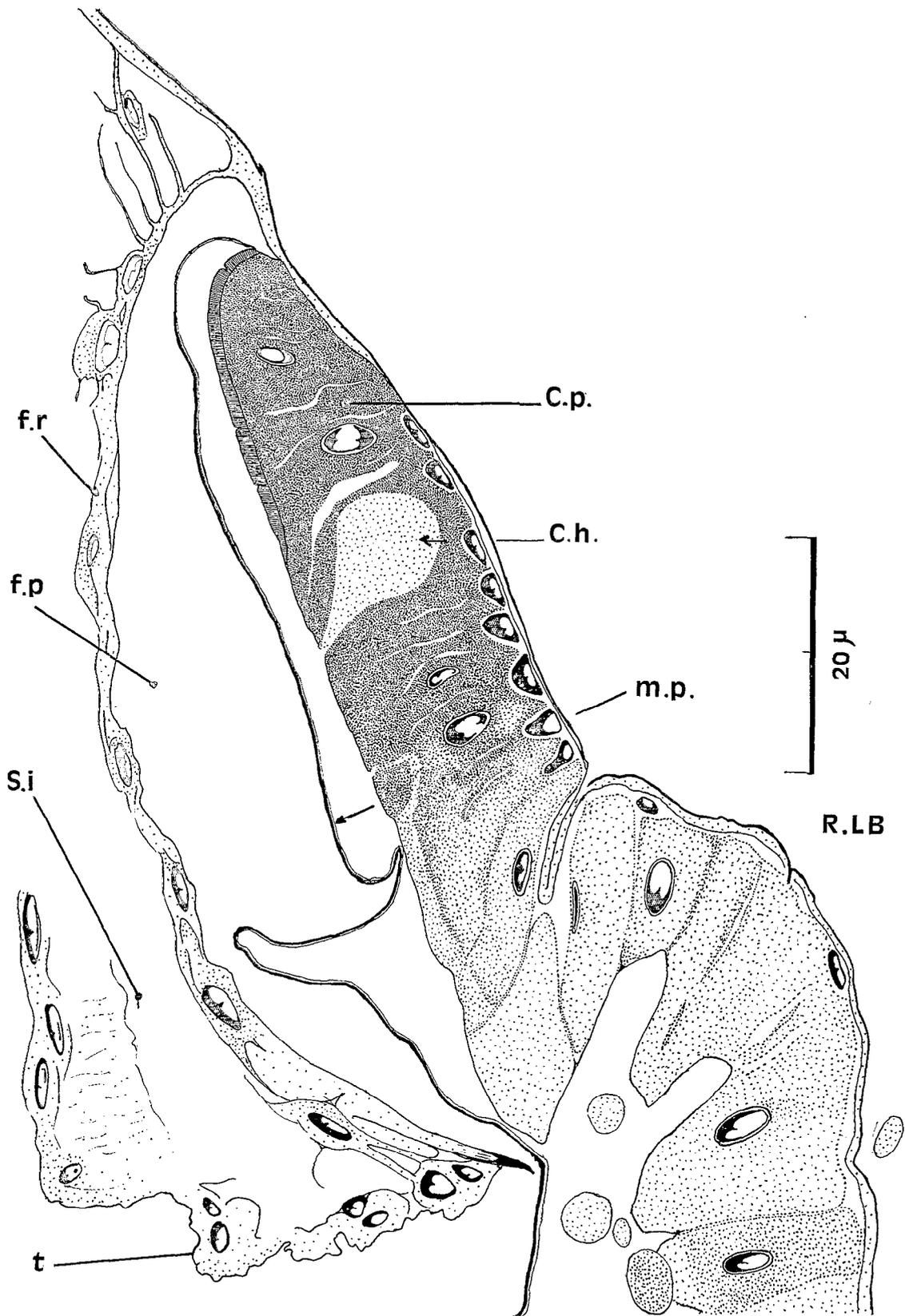


FIG. 1. — Valvule œsophagienne de la larve de *Phlebotomus parroti* : m.p. : membrane péritrophique ; c.p. : cellules proventriculaires ; c.h. : cellule de Hasemann ; f.r. : feuillet réfléchi ; t. : trompe ; s.i. : sinus interne ; f.p. : fente périvalvulaire.

GENERALITES

Cette bordure en brosse s'arrête brusquement et fait place à un anneau de cellules que nous appellerons cellules de Hasemann, cet auteur ayant été le premier à les décrire chez un Psychodidae (HASEMANN, 1910, cellules caecales de cet auteur).

Au-dessous de ces cellules, le proventricule se poursuit, mais les cellules sont

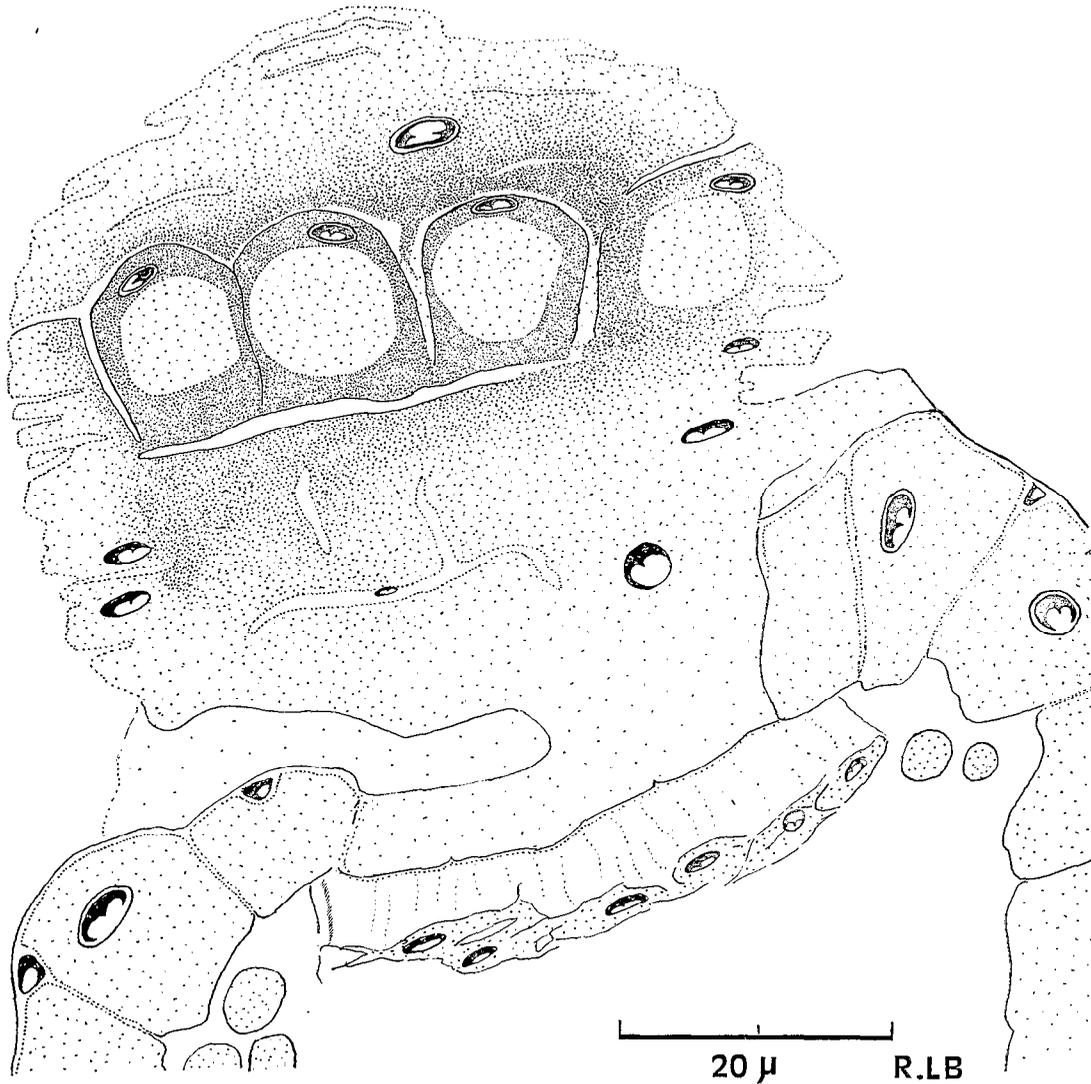


FIG. 2. — Valvule œsophagienne de la larve de *Phlebotomus parroti*; coupe tangentielle montrant la disposition des cellules de Hasemann ainsi que la trompe dépourvue d'épines.

moins colorées et ne comportent pas de bordure en brosse. Elles font place, à la hauteur de la trompe, aux cellules normales de l'intestin moyen (cellules plus claires, gouttelettes de sécrétion).

Cette paroi proventriculaire, de nature endodermique, ne comporte pas de cuticule.

La fente périvalvulaire est délimitée par le feuillet réfléchi et le proventricule.

B. — Processus de sécrétion.

Les éléments formant le complexe endo-ectodermique étant ainsi définis, ainsi que leur emplacement respectif, il nous faut maintenant décrire la sécrétion proprement dite, dont nous savons qu'elle est formée dans le sillon périvalvulaire. Nous avons trois origines possibles :

1° la membrane péritrophique est sécrétée par le feuillet réfléchi, donc d'origine ectodermique ;

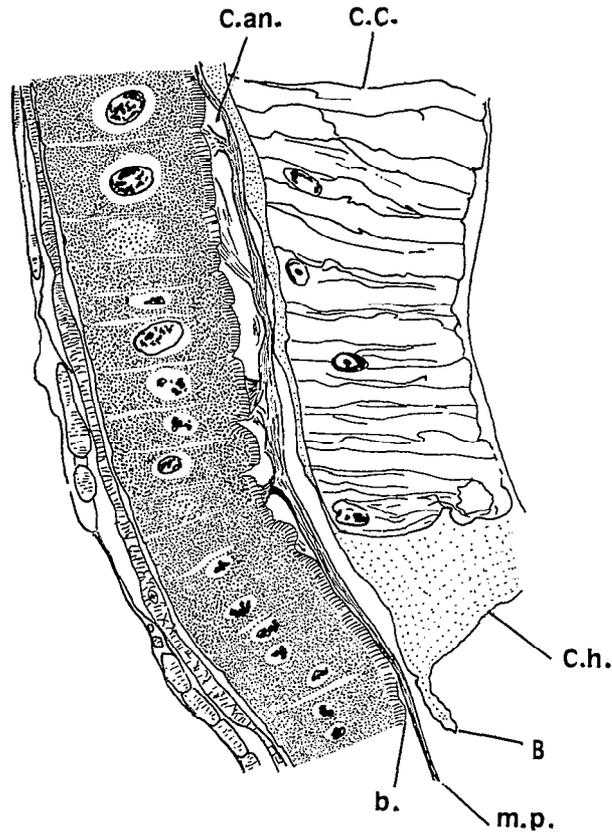


FIG. 3. -- Larve de *Bibio* sp. : zone d'élaboration de la membrane péritrophique ; c c : cellules claires ; ch : chitine soutenant le pavillon B ; b : bordure en brosse ; c an : cavité périvalvulaire ; d'après AUBERTOT, 1932

2° cette membrane est sécrétée par le proventricule, donc d'origine endodermique ;

3° elle est sécrétée par les deux feuillets.

HASEMANN (1910) considère la membrane péritrophique comme d'origine proventriculaire. Les dessins accompagnant cette publication ne laissent pas le moindre doute à ce sujet. Nous verrons que l'étude des larves des Psychodidae est facilitée par la disposition presque schématique des différents éléments et par la longueur du sillon stomodéo-mésentérique, les zones endodermiques et ectodermiques étant ainsi nettement séparées (fig. 1).

GENERALITES

Ch. PEREZ (1912), étudiant les métamorphoses des Polistes, note que la face externe (en contact avec le milieu extérieur) de la membrane de ces larves est sécrétée par la paroi proventriculaire.

Pour AUBERTOT (1932 a), étudiant la larve d'*Eristalis tenax* L., la membrane se moule exactement sur le repli stomodéal. La force d'adhérence à la paroi réfléchie est considérable, mais « malgré cette adhérence capillaire » l'auteur pense que la membrane péritrophique est d'origine proventriculaire ; il écrit d'ailleurs (1932 c) : « Les coupes démontrent l'étroite relation entre la membrane péritrophique et la bordure en brosse de la paroi proventriculaire. Dans ce cas, c'est l'ensemble de la paroi qui sécrète, à l'inverse des larves de Chironomes, chez lesquelles ce sont seulement les premières cellules. » Ce même auteur, dans l'important travail qu'il a consacré à cette question (1934), donne cette membrane comme sécrétée par le proventricule. Il retrouvera ultérieurement la même origine chez les larves de *Bibio* sp. (fig. 3).

CHATTON (1920), étudiant la larve et l'imago de *Drosophila melanogaster* Meig., écrit que : « Elle s'insère (la membrane) en avant, au fond d'un profond et étroit sillon bordé de hautes cellules (cellules proventriculaires) qui exsudent la substance dont elle est formée. »

WIGGLESWORTH (1930) présente différents dessins de la région proventriculaire de *Glossina* sp. (adultes). La membrane émerge du proventricule et, à son origine, on peut distinguer des gouttelettes de sécrétion. L'auteur pense d'ailleurs que les cellules de la paroi de l'intestin moyen peuvent, elles aussi, participer à la sécrétion.

L'accord semble donc se faire sur l'origine proventriculaire, donc endodermique de la membrane péritrophique lorsque, en 1933 et 1934, deux travaux remettent tout en question : GAMBRELL (1933) et BUTT (1934) décrivent en effet la formation embryologique de cette région (les auteurs ne semblent d'ailleurs pas avoir été en relation).

GAMBRELL (1933) décrit la formation du mésenteron et de la région proventriculaire chez la larve de *Simulium pictipes* Hagen. L'auteur conclut de ses observations que la membrane péritrophique tire son origine d'un groupe de cellules situées, dans l'embryon, au sommet de la portion réfléchie du stomodeum.

BUTT (1934) retrouve les mêmes faits pour la larve de *Sciara* sp. (Diptère Nématocère) et *Apis* sp. (Hyménoptère). La sécrétion est réalisée par des cellules situées à l'extrémité de l'intestin antérieur.

Le sérieux que confère à ces travaux l'étude embryologique, ainsi que leur concordance, sont propres à jeter le trouble dans les esprits.

Exposons maintenant les travaux de RIZKI (1956), qui font apparaître, de manière absolue, l'origine proventriculaire de la membrane péritrophique. Cet auteur distingue, dans le proventricule de *Drosophila melanogaster*, trois zones (fig. 4 a) :

- une zone anté-péritrophique,
- une zone péritrophique (c.s.) constituée de 4 cellules fortement colorées en brun par le colorant de Schiff acide,
- une zone post-péritrophique composée de 2 ou 3 rangs de cellules indistinctes morphologiquement de la deuxième zone, mais moins intensément colorées.

La précision de ces travaux semble lever le doute, du moins pour *Drosophila melanogaster*.

Pour notre part, nous avons étudié le proventricule de *P. parvoti*.

Le dessin que nous donnons (fig. 1), qui correspond d'ailleurs à celui de HASEMANN (1910), nous permet de penser que la membrane est sécrétée par les premières cellules de la paroi proventriculaire. Ces cellules, très fortement colorées, possèdent en effet une bordure en brosse qui s'arrête, nous l'avons déjà signalé, à la cellule de Hasemann.

Cette membrane péritrophique peut-elle être le résultat d'une sécrétion mixte proventriculaire - feuillet réfléchi ? Sur certaines coupes de *S. costatum* que nous avons

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

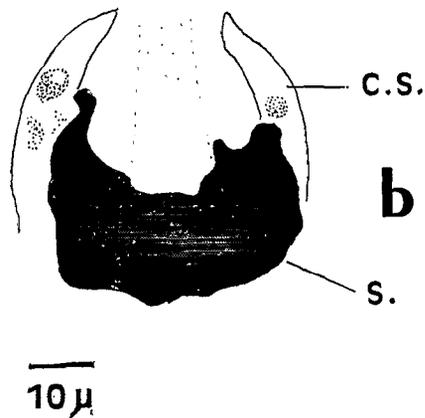
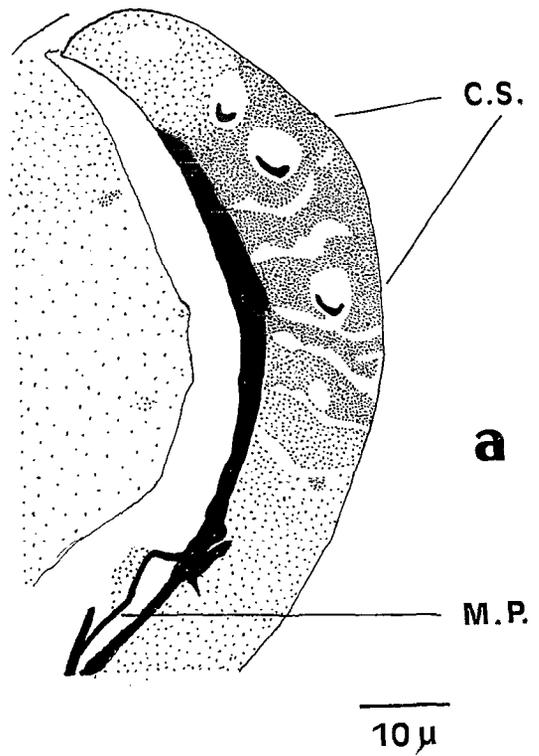


FIG. 4 : *a.* — Coupe sagittale de la valvule œsophagienne de *Drosophila melanogaster* montrant les cellules sécrétrices (c s) de la membrane péritrophique (m p)
b. — Coupe tangentielle chez un embryon léthal 1 (l) 48 j montrant l'accumulation de sécrétion dans l'espace proventriculaire ; d'après RIZKI, 1956

GÉNÉRALITES

examinées, cela pourrait paraître possible. AUBERTOT (1938) suggère en effet cette solution : « ... Si l'on admet, en attendant des preuves certaines, que la membrane péritrophique est de nature chitineuse, on peut supposer que cette membrane emprunte sa chitine aux cellules claires. Dans ce cas, elle serait le résultat d'une collaboration chimique entre les deux grands massifs adjacents et cette circonstance ferait heureusement cesser la gêne que l'on éprouve à faire dériver un élément chitineux d'une portion de l'intestin moyen. »

Cependant, les observations de nombreux auteurs, en particulier celles de RIZKI (*loc. cit.*) permettent de conclure à l'origine proventriculaire des membranes de sécrétion et nous laisserons à AUBERTOT (1932 a) le soin de conclure : « La membrane péritrophique a donc, avec la gaine claire, des relations d'étroite contiguïté, mais non de continuité. »

C. — Rôle de la valvule œsophagienne.

Si la valvule œsophagienne ne sécrète pas la membrane péritrophique, elle n'en joue pas moins un rôle important dans l'évacuation de celle-ci vers la lumière de l'intestin moyen. Les différents détails de sa structure (anneau chitineux des larves de Chironomes, épines de différentes autres espèces) suggèrent en effet ce rôle.

VIGNON (1901, *in* AUBERTOT, 1934) décrit, le premier, l'anneau chitineux de la valvule chez une larve de *Chironomus* sp. Pour cet auteur, la péritrophique sécrétée à l'état de masse visqueuse dans la cavité périvalvulaire est, au contraire, parfaitement calibrée lorsqu'elle s'échappe du proventricule. Il suggère alors l'hypothèse d'un laminage par cet anneau.

POUR CHATTON (1920), chez *Drosophila confusa* : « Le sillon lamine cette substance. » WIGGLESWORTH (1929) considère la partie réfléchie comme servant au moulage de la membrane péritrophique, avançant comme argument que le diamètre de la membrane n'est jamais inférieur à celui du moule constitué par la trompe. L'auteur présente d'ailleurs à l'appui de ses travaux une série de mesures de la circonférence de cette membrane et de celle de la trompe. Pour AUBERTOT (1932 a), chez *Eristalis tenax* L., la membrane se moule exactement sur le repli stomodeal, mais cet auteur ne pense pas qu'il s'agisse d'un laminage ainsi que le pense VIGNON, ni d'une presse comme l'estime WIGGLESWORTH. Pour lui : « la membrane péritrophique coule simplement dans l'étroite fente périvalvulaire qui lui donne sa forme. Elle acquiert sa consistance et son épaisseur définitive lorsqu'elle abandonne sa chambre d'origine pour pénétrer dans l'intestin moyen ».

Il est vraisemblable que les cellules myo-épithéliales observées par les auteurs chez certains Nématocères (larves de Simulies, AUBERTOT, 1932 a), par leur contraction, assurent périodiquement l'ouverture de la fente péri-valvulaire, permettant la sortie de la substance sécrétée et ayant ainsi une action antagoniste de celle assurée par la turgescence du sinus sanguin.

Dans une publication ultérieure, AUBERTOT (1932 c) estime que : « ...Le repli stomodéal impose au tube péritrophique sa forme et son calibre ». Il compare, en effet, les membranes de *Phalacrocera* sp. chez qui il n'existe pas d'anneau chitineux et d'*Aedes* sp. où il en existe un. Dans le premier cas, le diamètre de la membrane n'est pas constant, ceci étant dû au fait que le sinus sanguin est plus ou moins turgescents ; dans le second cas, la membrane est, au contraire, parfaitement calibrée. L'auteur écrit : « L'intervention active des sinus dans le mécanisme de la déglutition stomodéale revêt un caractère obligatoire, leur rôle de laminoir ou de presse à l'égard de la membrane péritrophique reste hypothétique et, en tout cas, facultatif. » Ce même auteur, en 1934, discute les travaux de VIGNON (*loc. cit.*). Il trouve, en effet, chez *Chironomus*, la membrane péritrophique constituée *en amont* de l'anneau chitineux. GRAHAM-SMITH (1934), qui a étudié l'imago de *Calliphora erythrocephala* Mg., estime que les fibres des muscles

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

constricteurs semblent admirablement disposées afin de produire la pression requise pour le moulage.

RIZKI (1956) donne une remarquable démonstration expérimentale du processus. Il étudie, en effet, les embryons 1 (1) 48 j de *D. melanogaster* (fig. 4 b). Chez ces embryons, le système musculaire présente la particularité de ne pas se développer, donc la valvule œsophagienne ne peut remplir son rôle de presse. L'auteur constate, chez des embryons d'un jour, une masse énorme de substance P.A.S. positive (substance d'élaboration de la péritrophique, cf. paragraphe précédent) dans le sillon périvalvulaire. C'est bien là la preuve du rôle d'évacuation et de presse de la valvule. Dans ce cas particulier, celle-ci ne remplissant pas son office, la membrane péritrophique ou, du moins, la substance qui en constitue l'origine, n'est pas évacuée.

De plus, ajoutons que la présence d'épines dirigées vers l'arrière, mises en évidence chez différentes larves (*Simulium*, *Tabanus*, *Anopheles*, *Aedes*, cf. ci-dessus), prouve, elle aussi, le rôle d'évacuation joué par cette paroi. Du fait de leur orientation, ces épines jouent un rôle d'« engrenage » : la membrane péritrophique ne peut ainsi remonter vers le sillon périvalvulaire et, grâce aux mouvements péristaltiques du tube digestif, est obligée de se diriger vers l'intestin moyen.

En conclusion, nous dirons que, sans aller jusqu'au rôle de laminoir suggéré par VIGNON, la valvule œsophagienne paraît jouer le rôle d'une presse et semble réaliser le calibrage de la membrane péritrophique de sécrétion.

D. — Remarques.

Le processus de sécrétion ayant été exposé, ainsi que les rôles respectifs des différents éléments de la région proventriculaire, certains points restent à préciser :

- La sécrétion de cette membrane est-elle continue ?
- Quand débute-t-elle ? Quand se termine-t-elle ?
- Quelle est sa vitesse de cheminement ?
- Quel est son trajet dans l'intestin moyen et dans l'intestin postérieur, à la sortie du sillon péri-valvulaire ?
- Comment se fait son élimination ?

1° DÉBUT DE LA SÉCRÉTION.

D'après les travaux de GAMBRELL (1933) et de BUTT (1934), que nous avons présentés dans un précédent paragraphe, il ne fait pas de doute que la membrane péritrophique est déjà présente au cours des premiers stades embryonnaires qui suivent la formation de la valvule œsophagienne et du proventricule.

Pour RIZKI (1956), chez l'embryon de *D. melanogaster*, elle est parfaitement formée dès la douzième heure, mais la réaction P.A.S. +, c'est-à-dire la présence du liquide de sécrétion, ne peut être constatée qu'à partir de la dix-huitième heure.

Ces différents travaux montrent donc que la membrane péritrophique est présente chez l'embryon.

MONTSHADSKY (1945), qui a étudié les larves de *Chaoborus crystallinus* De Geer, pense que la sécrétion débute chez la jeune larve peu après l'absorption du premier repas.

Pour WIGGLESWORTH (1929), chez l'imago de *Glossina* sp. nouvellement issu de la puppe, la membrane est en lambeaux, mais immédiatement après le premier repas elle est analogue à celle des Glossines plus âgées.

Pour GRAHAM-SMITH (1934), chez *Calliphora erythrocephala*, elle est présente chez le jeune imago.

Il ressort de ces différentes observations que la membrane péritrophique de sécrétion :

- est formée dès les premières heures de la vie,

GENERALITES

- disparaît à chaque mue, ainsi que le montrent les travaux de CHATTON (1920), travaux que nous exposerons dans le deuxième chapitre,
- réapparaît après chaque mue (larvaire ou imaginale), soit immédiatement (WIGGLESWORTH, 1929 ; GRAHAM-SMITH, 1934), soit après le premier repas (MONTSHADSKY, 1945).

2° CONTINUITÉ DE LA SÉCRÉTION.

D'après WIGGLESWORTH (1929), chez *Glossina* sp., la membrane péritrophique est reformée en totalité ou en partie à chaque repas. En effet, d'après l'auteur, la membrane péritrophique existe toujours dans la partie antérieure de l'intestin moyen, mais sa présence dans la partie moyenne de celui-ci n'est pas constante et, dans l'intestin postérieur, on la trouve parfois en quantité considérable. Cela semble suggérer une interruption, les périodes de sécrétion alternant avec les périodes d'élaboration. Faut-il en déduire que la sécrétion s'arrête parfois totalement ?

CHATTON (1920) pour *D. confusa*, et HOARE (1931 b) pour *Glossina* sp., se basant sur la répartition des parasites dans les espaces endo- et péritrophiques, concluent à la continuité de la sécrétion (cf. chap. II). Pour le dernier auteur, il peut y avoir des ruptures, mais elles ne sont qu'accidentelles.

L'opinion de GRAHAM-SMITH (1934) pour *C. erythrocephala* rejoint celles des deux précédents auteurs quant à la continuité de la sécrétion.

DAY et WATERHOUSE (1952, in ROEDER, 1953) et WATERHOUSE (1954 et 1957) estiment également que la membrane est élaborée continuellement.

Nous en concluons que la membrane péritrophique est produite sans interruption, la sécrétion pouvant toutefois être stimulée par l'absorption de nourriture.

3° PROGRESSION DE LA MEMBRANE DANS LE TUBE DIGESTIF.

Le cheminement de la membrane péritrophique dans l'intestin moyen et l'intestin postérieur est facilité par :

- les mouvements péristaltiques du tube digestif ;
- la masse alimentaire qui entraînent avec elle cette membrane. En effet, pour WIGGLESWORTH (1929), celle-ci s'étend à la limite du sang ingéré, et c'est donc la progression du sang qui conditionne celle de la membrane péritrophique ;
- la structure de la valvule rectale : cette valvule, ainsi que le colon, peuvent en effet présenter une garniture d'épines dirigées vers l'arrière. L'entraînement de la partie terminale de la membrane péritrophique se fait alors par un procédé analogue à celui des épines du feuillet réfléchi que présentent certaines espèces (cf. ci-dessus).

Le trajet que la membrane péritrophique effectue dans l'intestin moyen peut cependant présenter certaines particularités :

- quand le diamètre de l'intestin est plus étroit que celui de la membrane, ainsi que l'a constaté WIGGLESWORTH (1929) chez *Glossina* sp., celle-ci se comprime et se froisse ;
- quand, au contraire, le diamètre est plus large, celle-ci forme une série de circonvolutions qui occupent la lumière du tube digestif. Ce fait a été constaté par STAMMER (1924, in ROEDER, 1953) chez les larves de Tabanidae, MONTSHADSKY (1945) chez des larves de *C. crystallinus*, HOBSON (1931) chez les larves de Calliphoridae. Le fait est aussi signalé par WIGGLESWORTH (1929), mais cette fois dans l'intestin postérieur.

Signalons toutefois que la membrane de sécrétion ne forme pas de renflement dans les caecae ou les cryptes de la paroi intestinale.

4° VITESSE DE PROGRESSION.

L'étude de la vitesse de progression présente, ainsi que nous le verrons (fonctions de la membrane péritrophique), un grand intérêt.

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

AUBERTOT (1932 a) s'est le premier penché sur ce problème, sa technique d'étude consistant à mesurer, à intervalles réguliers, la longueur de la membrane sortant de l'anus (en fait les vitesses de progression et d'évacuation sont alors confondues). Les travaux ont été réalisés à partir de larves d'*E. tenax* mises en élevage dans différents milieux liquides. L'auteur observe alors que la vitesse de sécrétion est approximativement de 6 mm par heure.

WATERHOUSE (1954) reprend ces travaux sur des larves de la même espèce ainsi que sur des larves de *C. erythrocephala*. Les larves d'*E. tenax*, dans l'eau pure, évacuent leur tube continuellement pendant quelques heures à la vitesse de 5 mm/heure. Après 42 heures sans nourriture, la vitesse tombe à 2 mm. Les vitesses correspondantes dans le purin filtré sont de 6 à 3 mm, ce liquide se rapprochant davantage du milieu naturel, semi-solide, dans lequel vit la larve.

Pour les larves de *C. erythrocephala*, la vitesse est de 5 à 10 mm/heure pendant les premières 24 heures.

Mais l'important n'est pas tant de déterminer la vitesse de cheminement de cette membrane que sa vitesse relative par rapport à celle du bol alimentaire. Or, les mêmes expériences montrent que la vitesse de passage des aliments peut être plus de dix fois supérieure à celle de la membrane péritrophique (50 à 75 mm/heure pour 3 à 6 mm/heure).

5° ELIMINATION DE LA MEMBRANE.

Nous avons vu ci-dessus que, chez *E. tenax* et *C. erythrocephala*, la membrane péritrophique accompagne les déjections sous la forme de cylindres allongés que la larve entraîne derrière elle et qui, finalement, se débitent en fragments de plusieurs centimètres. Il en est de même pour les larves de moustiques, chez lesquelles il n'est pas rare d'observer des lambeaux de membrane péritrophique sortant de l'anus. Cependant, d'après MONTSHADSKY (1945), celle-ci est généralement détruite à la sortie du tube digestif ou bien, pour GRAHAM-SMITH (1934), déchirée par les épines de la paroi.

E. — Résumé.

Il ressort de ce paragraphe consacré à l'étude de la membrane péritrophique de sécrétion que :

- la membrane péritrophique de sécrétion provient d'un anneau de cellules situé près de la jonction de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen ;
- différentes observations permettent de conclure avec certitude à l'origine proventriculaire, donc endodermique, de la membrane de sécrétion ;
- les auteurs ont pu mettre en évidence le rôle important que joue la valvule œsophagienne dans l'évacuation de la membrane vers l'intestin moyen ;
- la sécrétion débute très tôt dans la vie embryonnaire et ne s'arrête qu'à chaque mue, pour reprendre immédiatement après ;
- le cheminement de la membrane de sécrétion est facilité par différents facteurs, le plus important étant constitué par les mouvements péristaltiques de la paroi intestinale ;
- la vitesse de cheminement est très inférieure (le 1/10^e) à celle de la masse alimentaire ;
- la membrane est éliminée par l'anus.

Nous donnons, à la fin du paragraphe 3 de ce premier chapitre, la liste des différents Diptères (larves et imagos) chez lesquels a été décrite une membrane péritrophique de sécrétion (fig. 6).

3 - MEMBRANE PÉRITROPHIQUE DE DÉLAMINATION

Nous traiterons successivement dans ce troisième paragraphe :

- des généralités sur la membrane péritrophique de délamination, ceci à l'aide d'exemples pris dans les différents ordres d'Insectes ;
- de la membrane péritrophique de délamination telle qu'elle apparaît chez les imagos de Diptères Nématocères et Brachycères hématophages.

Nous insisterons particulièrement sur ce paragraphe qui sera d'un grand intérêt pour la partie de ce travail traitant de la membrane en fonction du parasitisme.

Cette distinction entre les membranes péritrophiques du cas général et celles des Nématocères et Brachycères n'est d'ailleurs pas arbitraire. Elle est en effet suggérée par WATERHOUSE, en 1954, qui établit une différence entre les membranes péritrophiques de délamination à plusieurs feuillets (cas général), et les membranes péritrophiques des Nématocères et Brachycères sécrétées seulement par une partie de l'intestin moyen.

Cas général

A. — Structure histologique sommaire de l'intestin moyen.

L'intestin moyen contribuant, dans sa totalité, à la formation de ce second type de membrane, nous en donnerons tout d'abord une description histologique sommaire. Il comprend successivement, de la cavité générale vers la lumière du tube digestif :

- un revêtement musculaire : fibres longitudinales et circulaires ;
- une membrane basale ;
- les cellules cylindriques : ces cellules présentent, sauf de rares exceptions, une bordure en brosse (« striated border » des auteurs anglo-saxons). Cette bordure est constituée de fins filaments (stéréocils d'AUBERTOT, 1932 *b*, « rodlets » des auteurs anglo-saxons, microvilli de BERTRAM et BIRD, 1961) perpendiculaires à la paroi apicale de la cellule ; les filaments sont généralement libres entre eux. En effet, ADLER et THEODOR (1926) ont décrit, dans la lumière intestinale de *Phlebotomus papatasi*, des flagellés du genre *Herpetomonas* dont le flagelle s'insère entre les filaments. Cependant, ces filaments peuvent parfois être agglutinés ; ils constituent alors le plateau strié (« honey comb border » des auteurs anglo-saxons) ;
- alternant avec les cellules cylindriques, on note la présence de cellules plus petites, basales. Ce sont les cellules de remplacement qui, au moment des régénérations partielles ou totales de l'épithélium intestinal (au moment des mues, par exemple), se transformeront en cellules cylindriques.

B. — Formation de la membrane.

TCHANG YUNG TAI (1929) présente une description minutieuse de la formation d'une membrane péritrophique de délamination chez les larves de *Galleria melonella* L. et *Achroia grisella* F. (Lépidoptères). L'auteur décrit la régénération de l'épithélium intestinal suivant la mue larvaire : les jeunes cellules cylindriques, différenciées à partir des cellules de remplacement, ont une paroi apicale nue. Il y a ensuite, simultanément dans toutes les cellules, apparition d'une bordure en brosse et formation d'une membrane à la limite apicale de cette bordure. Cette membrane apicale est en général plus épaisse que les parois latérales des cellules ; elle donnera, en se décollant, un des feuillets de la membrane péritrophique. L'auteur précise que le décollement de cette membrane apicale n'entraîne généralement ni la disparition immédiate de la bordure en brosse, ni la dégénérescence générale des cellules qui l'ont produite. Cette membrane se différencierait donc aux dépens du cytoplasme de la couche apicale des cellules épithéliales.

TAHIR BEY (1929) donne, chez le ver à soie, une description différente de cette formation : le protoplasme de la partie apicale des cellules épithéliales prend une forme

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

réticulée ; le chondriome commence à présenter des formes de dégénérescence ; sous le plateau strié de chacune des cellules, on voit se former des vacuoles qui s'agrandissent et finissent par se fusionner avec celles des cellules voisines, séparant ainsi la partie apicale de la cellule épithéliale du reste du protoplasme ; les plateaux striés prennent ensuite une forme en dôme et c'est l'ensemble de ces plateaux qui constituerait la membrane ; on assiste alors à la régénérescence d'un nouveau plateau. L'auteur précise, en outre, que la membrane nouvellement formée est lisse du côté endotrophique et irrégulière du côté opposé. Ceci serait dû aux restes de protoplasme qui y sont encore rattachés.

Ainsi, pour TCHANG YUNG TAI, la membrane serait une formation indépendante du plateau strié ; pour TAHIR BEY, elle serait au contraire constituée par l'ensemble de ces plateaux.

AUBERTOT (1932 *b*) n'estime pas qu'il s'agisse du décollement des plateaux sous la poussée d'une sécrétion cellulaire ; pour cet auteur, la sécrétion s'insinuerait plutôt entre les stéréocils.

Pour WIGGLESWORTH (1931), il n'y a pas de réelle distinction entre les deux interprétations, la membrane apicale transportant quelquefois avec elle des lambeaux de bordure striée.

Une étude plus récente de MERCER et DAY (1952) semble confirmer les vues de TCHANG YUNG TAI et d'AUBERTOT. Ce travail, que nous analyserons plus en détail dans un chapitre traitant de la structure de la membrane péritrophique, donne comme origine de cette membrane une sécrétion déposée entre les filaments de la bordure en brosse.

Pour MARTIGNONI (1952) et MERCER et DAY (1952), il y a formations successives de plusieurs de ces membranes élémentaires, qui contribuent à former la membrane péritrophique. Celle-ci est donc plus ou moins épaisse, selon le nombre des membranes élémentaires dont elle est constituée (AUBERTOT, 1932 *b* et 1938 ; WATERHOUSE, 1954).

Ce deuxième type de membrane est donc le résultat d'une élaboration puis d'une délamination simultanée de l'ensemble des cellules épithéliales de l'intestin moyen.

C. — Rythme de formation.

AUBERTOT (1932 *b* et 1934) a étudié ce rythme chez les larves d'*Aeschna* sp. (Odonate) ; il écrit : « Une larve d'*Aeschna* mise dans l'impossibilité de s'alimenter rejette, par l'anus, une enveloppe cylindrique (il s'agit de la membrane péritrophique) longue de 12 mm. Cette larve, jusque-là bien alimentée, est placée dans l'eau pure. On assiste alors à l'évacuation de sept membranes en quatre jours, et cela à un rythme de plus en plus accéléré. Il faut attendre trois jours pour voir se reproduire le même phénomène. » L'auteur en conclut :

- que la production des sacs péritrophiques a lieu même en l'absence de toute nourriture ;
- que les sacs sont évacués à des intervalles qui correspondent chacun à plusieurs périodes d'élaboration successives, ce qui leur donne leur aspect feuilleté ;
- qu'à aucun moment l'intestin moyen n'est dépourvu de membrane péritrophique.

Pour WATERHOUSE (1954), les périodes de formation alternent avec les périodes d'élaboration. Pendant les repas, l'intervalle entre deux délaminations successives est plus court. Malheureusement, les lamelles individuelles sont non seulement insuffisamment séparées mais également trop fines pour être comptées, de telle sorte que la fréquence de chaque délamination n'a pu être déterminée. L'auteur estime cependant que celle-ci doit apparaître toutes les une ou deux heures.

Il apparaît donc que :

- la production de la membrane péritrophique de délamination est accélérée au moment des repas ;

GENERALITES

— la membrane continue cependant à être formée en l'absence de toute alimentation.

Cette membrane est-elle sécrétée par la totalité de l'intestin moyen ?

Pour TAHIR BEY (1929), qui fait provenir la membrane péritrophique de la délamination des plateaux striés, il ne fait pas de doute que toute la paroi, constituée de cellules comportant ce plateau strié, contribue à la formation. AUBERTOT (1932 *b*) confirme ce fait.

Pour WATERHOUSE (1954), le fait que la membrane péritrophique soit de la même longueur que l'intestin moyen prouve bien qu'elle est sécrétée par l'ensemble des cellules épithéliales du mésentéron.

BERRETTA (1937) montre que les caeca de l'intestin moyen d'*Anacranidium* sp. (Acrididae) contribuent à la formation de cette membrane. Celle-ci comporte, en effet, des protubérances qui correspondent en dimension et en nombre à ces caeca. Cet auteur estime d'ailleurs que la membrane entière tire son origine des caeca, mais, comme l'écrit AUBERTOT (1938) : « On ne voit pas comment la membrane péritrophique pourrait, à partir de processus digitiformes, s'organiser en un tube unique. »

D. — Elimination de la membrane.

AUBERTOT (1932 *b*) constate, chez les larves d'*Aeschna*, que la membrane péritrophique, en l'occurrence le sac péritrophique, la membrane étant close à ses deux extrémités, est évacuée de façon assez brusque et ne séjourne pas dans l'intestin postérieur (réduit chez ces larves à un rectum).

E. — Type de membrane intermédiaire.

Certains Insectes possèdent une membrane péritrophique provenant à la fois des cellules proventriculaires et de toute la paroi mésentérique. AUBERTOT (1938) écrit à ce sujet : « Il existe entre ces deux catégories de membranes de nombreux intermédiaires. Chez la larve d'*Apis mellifica* L. par exemple, un anneau cellulaire, plus ou moins large, de la région antérieure du mésentéron, s'est substitué à la valvule et fonctionne comme foyer de production d'un épais tube péritrophique, véritable coulée qui va en s'étirant d'une manière très irrégulière, car le proventricule fait totalement défaut. Autour de ce tube interne dû à la sécrétion, la paroi intestinale produit un manchon externe dû à la délamination. »

Membrane péritrophique de délamination chez les femelles de diptères nématocères et brachycères hématophages.

A. — Description de l'intestin moyen.

L'anatomie de l'intestin moyen des imagos de Nématocères et Brachycères est remarquablement constante. Nous en donnerons une description sommaire :

1° LE PROVENTRICULE : de BOISSEZON (1930 *a*), dans son étude sur la larve et l'imago de *Culex* sp., écrit : « Il n'y a pas d'entonnoir chez l'adulte ». En effet, le proventricule est très réduit et ce fait a d'ailleurs été, depuis, retrouvé par de nombreux auteurs : WIGGLESWORTH (1931) chez *Chrysops silacea* Austen (Tabanidae) ; MEGAHED (1956) chez *Culicoides nubeculosus* Meigen (Ceratopogonidae) ; etc...

2° LA RÉGION CARDIAQUE : la partie thoracique de l'intestin moyen présente l'aspect d'un tube allongé et nous lui donnerons, dans la suite de notre exposé, le nom de

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

cardia, terme utilisé par de nombreux auteurs. CRAGG (1920), dans son étude de *Tabanus* sp., y constate la présence de nombreuses villosités ; les cellules cylindriques de cette région possèdent une bordure en brosse bien développée.

3° L'ESTOMAC : c'est la partie abdominale de l'intestin moyen. Il a la forme d'une poche qui se distend plus ou moins suivant la quantité de nourriture ingérée. Cet estomac est séparé de l'intestin postérieur par un sphincter pylorique. Dans cette partie, la bordure en brosse est très réduite [SMART (1935), dans son étude de *Simulium ornatum* Meigen ; CRAGG (1920), dans son étude de *Tabanus* sp.], voire absente (ADLER et THEODOR, 1926, chez *P. papatasi*).

Cette différenciation de l'intestin moyen en deux parties, une partie thoracique tubulaire et une partie abdominale extensible, est donc constante et MEGAHED (1956) pense que les différences (d'ailleurs légères) observées par les auteurs dans la morphologie et l'histologie de cet intestin, sont d'ordre spécifique.

B. — Formation de la membrane.

Dès 1926, ADLER et THEODOR, décrivent l'appareil digestif de *P. papatasi*, *P. minutus* et *P. perniciosus*.

Ces auteurs, étudiant des femelles gorgées tuées deux jours après le repas de sang, notent que les hématies ingérées n'entrent pas en contact avec l'épithélium de l'estomac et qu'il existe une membrane englobant la masse sanguine. Cette membrane s'étend antérieurement dans le cardia et, vers l'arrière, dans l'intestin postérieur ; elle possède une structure fine, blanche, amorphe ; elle est comparable à un tube clos antérieurement et postérieurement.

BLACKLOCK (1926), accompagne son étude sur *Simulium damnosum* Th. d'un dessin montrant, dans l'estomac, le sang entouré d'une membrane. Cet auteur ne mentionne toutefois pas, dans son texte, la présence de celle-ci.

PERFILIEV (1928), dans son étude anatomique de *Phlebotomus* sp., écrit : « La présence de la bordure striée chez les Phlébotomes est en relation avec la formation de la membrane péritrophique, membrane qui embrasse le contenu de l'estomac et qui est décrite chez de nombreux Insectes. »

Cependant WIGGLESWORTH (1931) ne constate pas la présence d'une telle membrane chez *Ch. Silacea* et SMART (1935), étudiant le tube digestif de *S. ornatum*, note que la valvule œsophagienne de l'imago est plus simple que celle de la larve, que l'épithélium intestinal ne comporte pas de bordure striée et qu'il n'y a pas de membrane péritrophique.

C'est à YAGUSINSKAYA (1940), que revient le mérite d'avoir fait, sur des femelles gorgées d'*Anopheles maculipennis* Mg., la première étude systématique de la formation de cette membrane. L'auteur note que celle-ci est formée à chaque repas de sang et qu'elle est évacuée avec les excréta. Elle est fréquemment ouverte à l'extrémité postérieure et ne se forme pas quand la femelle ingère une solution sucrée. L'auteur mentionne, en outre, un travail d'OLSUFEV qui aurait mis en évidence une membrane péritrophique chez une femelle de *Tabanus* sp. gorgée de sang.

DOLMATOVA (1942) redécrit une membrane péritrophique chez *P. papatasi*. Comme dans l'exemple précédent, cette membrane enrobe uniquement le repas sanguin.

RAJINDAR PAL (1943) mentionne la présence d'une membrane péritrophique chez les femelles gorgées d'*Anopheles culicifacies* Giles, *Anopheles stephensi* Liston, *Anopheles subpictus* Grassi et *Culex fatigans* Wiedemann.

LEWIS (1950) met en évidence une membrane péritrophique chez *S. damnosum* et *Simulium griseicolle* Becker.

DAY et BENNETT (1953) notent la présence d'une telle membrane chez une femelle gorgée d'*Aedes aegypti* L.

GENERALITES

LEWIS consacre, en 1953, une importante étude à la membrane péritrophique de la femelle de *S. damnosum*. Cette étude ayant été réalisée avec une grande précision, nous la décrivons ci-dessous en détail (fig. 5). Chez la jeune femelle, la lumière de la partie dilatée de l'intestin moyen (estomac) est remplie d'un liquide brunâtre (méconium). Des coupes histologiques montrent que la paroi de cet estomac comporte une bordure striée mais qu'il n'y a pas trace de membrane péritrophique. Chez une femelle fixée pendant un repas de sang, les coupes montrent la présence de sang dans le cardia et l'estomac. Dans celui-ci, le sang est en contact avec la bordure striée des cellules cylindriques, la membrane péritrophique n'étant pas encore formée. On peut cependant observer des traces de celle-ci entre la paroi intestinale et le sang, dans la région antéro-ventrale d'une part, près du sphincter pylorique d'autre part.

Chez une femelle fixée immédiatement après le repas, la presque totalité du sang ingéré est située dans la partie stomacale de l'intestin moyen, une petite partie restant dans la région postérieure du cardia.

- de une demi-minute à une heure après le repas de sang : le cardia est maintenant vide de sang et peut quelquefois contenir quelques fines particules de sable ou de poussière, analogues à celles que l'on trouve dans le diverticule œsophagien (jabot). L'auteur pense que ce diverticule, sous la pression de l'estomac, doit régurgiter quelque peu de son contenu dans l'intestin moyen. Une demi-minute après un repas, le sang se trouve complètement entouré d'une membrane très délicate, transparente et pratiquement invisible. Cette membrane ne devient distincte qu'une demi-heure après le repas de sang. Elle comprend, à son extrémité antérieure, une petite expansion digitiforme et, près du sphincter pylorique, une zone plus épaisse. Le processus antérieur se continue d'ailleurs sur une courte distance dans le cardia et contient souvent le sable déjà cité.
- de une heure à vingt-quatre heures après le repas de sang : la membrane est maintenant bien formée. Chez les femelles gorgées, l'espace péritrophique est très étroit.
- de vingt-quatre heures à soixante-douze heures après le repas de sang : après 24 heures, la membrane peut céder en certains endroits et la masse sanguine disparaît progressivement.

MEGAHED (1956) retrouve le même processus de formation chez des femelles gorgées de sang de *Culicoides nubeculosus*. L'auteur précise qu'en certains endroits on peut voir l'épithélium intestinal sécréter des gouttelettes de tailles diverses qui rejoignent la membrane péritrophique. En quelques endroits de celle-ci, la surface semble dentelée et l'auteur estime que cette dentelure pourrait être due à l'agglomération de ces gouttelettes.

24 heures après le repas de sang, la partie postérieure de la membrane péritrophique se perfore en son centre pour permettre aux matières fécales de descendre dans le rectum à travers le sphincter pylorique relâché. Le reste de la membrane reste intact.

72 heures après le repas, l'estomac se vide et la membrane péritrophique est rejetée avec les faeces ; chez une femelle ayant fait un repas incomplet, la membrane péritrophique est très épaisse, ce qui semblerait rejoindre les observations de LEWIS (1953). En effet, la paroi entière de l'estomac sécrétant la membrane péritrophique, il est normal que celle-ci soit d'autant plus épaisse que le volume, donc la surface, de la masse sanguine, sont plus petits.

FENG (1951) a observé certaines différences spécifiques dans la formation de cette membrane chez *Phlebotomus mongolensis* Sinton, *Phlebotomus chinensis* Newst., *Phlebotomus squamirostris* (Newst.).

Phlebotomus mongolensis : la membrane péritrophique entoure complètement le repas de sang. Au fur et à mesure de la digestion, le volume de la masse sanguine devient plus petit, mais la péritrophique est toujours intacte. La digestion terminée, elle est évacuée sans déchirure.

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

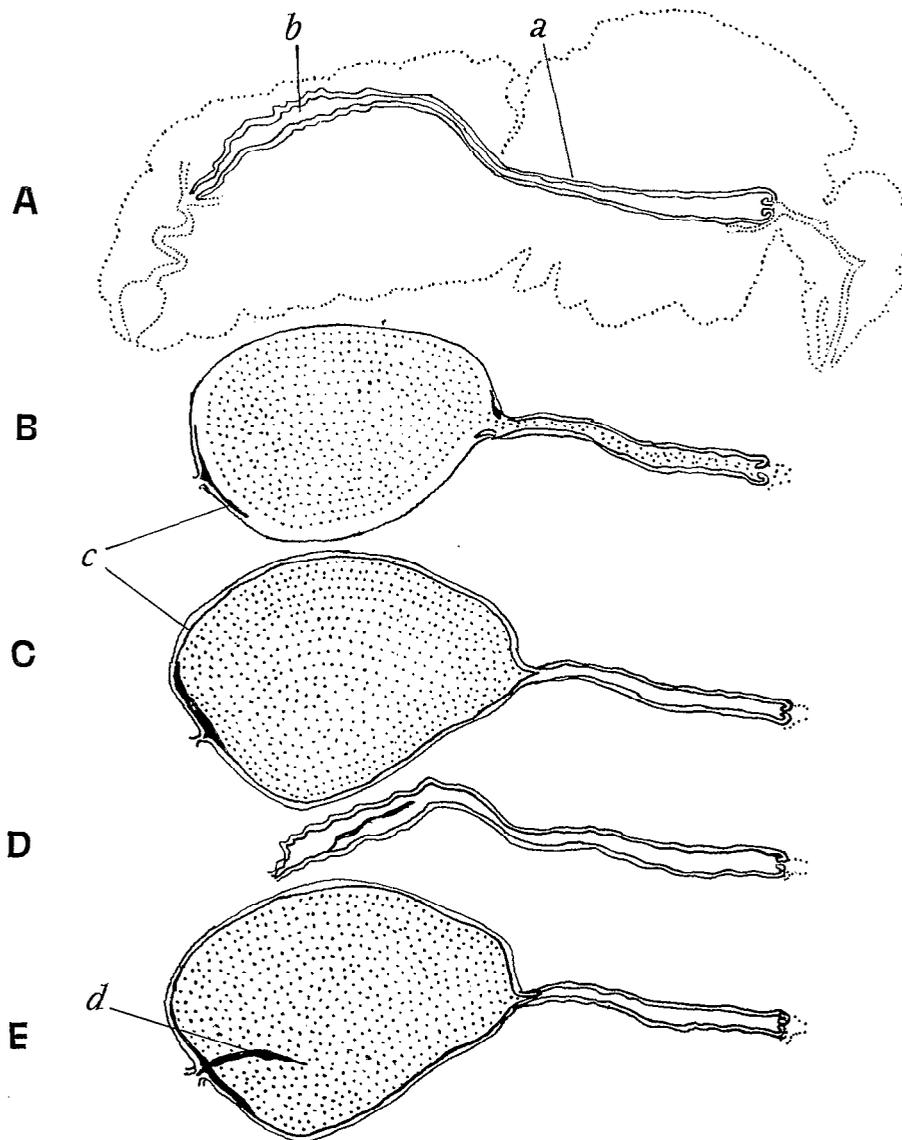


Fig. 5. — Sections dans l'intestin moyen de *Simulium damnosum* ;
 A : avant le premier repas de sang ;
 B : durant le repas de sang ;
 C : 1/2 heure après ce repas ;
 D : avant le second repas ;
 E : 1/2 heure après ce repas ;
 a : intestin moyen antérieur ; b : intestin moyen postérieur ;
 c d : membranes péritrophiques ; d'après LEWIS, 1953

GENERALITES

Phlebotomus chinensis : la masse sanguine est également complètement enrobée, mais à partir du 3^e jour, la membrane se déchire, particulièrement à la partie postérieure, le sang à moitié digéré envahissant alors la cavité stomacale.

Phlebotomus squamirostris : la partie antérieure de la membrane péritrophique est bien formée, mais la partie postérieure n'est jamais hermétiquement close. Il en résulte que le sang passe plus facilement dans l'intestin postérieur et que, de ce fait, son élimination est plus rapide.

STOHLER (1957) décrit, à son tour, la formation de cette membrane chez les femelles d'*Aedes aegypti*.

Enfin, BERTRAM et BIRD (1961) pour *Aedes aegypti*, FREYVOGEL et STÄUBLI (1965) pour *Anopheles gambiae*, *Anopheles stephensi*, *Anopheles maculipennis atroparvus*, *Aedes aegypti* ainsi que FREYVOGEL et JAQUET (1965) pour *Aedes aegypti* et *Anopheles stephensi*, décrivent de manière remarquable la formation du sac péritrophique.

Dans tous les exemples que nous venons d'exposer, la membrane n'apparaît qu'en réponse à l'absorption de sang ; l'ingestion d'autres substances ne déclenche pas la sécrétion, à l'exception des exemples présentés par WATERHOUSE (1953) et FREYVOGEL et JAQUET (1965).

POUR WATERHOUSE (*loc. cit.*), l'examen des coupes histologiques montre, en effet, la présence d'une membrane péritrophique chez *Dasybasis froggatti* Ric., *Scaptia jackonensis* Guér., *Scaptia guttata* Don., (Tabanidae), ceci en réponse à l'absorption de solutions sucrées. Cette membrane, assez semblable à celles que nous venons de décrire, consiste en une partie antérieure digitiforme, sécrétée par le cardia, et en une partie postérieure, formée à partir des cellules de la paroi stomacale.

Il convient également de préciser que :

- cette membrane n'est pas homogène ; elle n'apparaît que sous forme de lambeaux ;
- elle n'a pas été mise en évidence chez tous les exemplaires examinés ;
- en raison de la sécrétion en réponse à l'absorption de solutions sucrées, des lambeaux de membrane ont été également observés chez des exemplaires mâles.

FREYVOGEL et JAQUET (*loc. cit.*) ont, de leur côté, « nourri » des femelles appartenant aux espèces précitées avec différentes substances autres que le sang (air, eau pure, eau physiologique) et selon différentes modalités (voies orale et rectale).

Leurs conclusions, fort intéressantes, sont les suivantes : « As we have seen, a PM (membrane péritrophique) is formed both after "feeding" with air and after "feeding" with water or physiological saline, irrespective of whether the liquid is absorbed through the proboscis or administered via the rectum ».

« The secretion of the epithelial cells of the stomach is induced solely by distension of the cells ».

« The PM develops independently of the chemical composition of the food and is formed in the main from the secretions of the epithelial cells. The physical condition of the gput contents is immaterial in this respect ; these contents can be gaseous (air), liquid (water), or solid (coagulated or agglutinated blood) ».

Il ressort donc de l'ensemble de ces travaux, que la membrane péritrophique des imagos de Nématocères et Brachycères est :

1° Sécrétée immédiatement après un repas de sang.

Conséquence : seules les femelles, étant hémato-phages, possèdent une membrane péritrophique. Cette membrane peut toutefois, ainsi que nous venons de le mentionner, être formée en réponse à l'absorption d'autres aliments, jus sucrés par exemple ; dans ce cas exceptionnel on a également observé sa présence chez les mâles.

2° Cette membrane est composée de deux parties :

a) Une partie antérieure, très peu développée, située dans la région cardiaque, sécrétée par l'épithélium de celle-ci ;

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

b) Une partie postérieure, de loin la plus importante. Etant donné son diamètre, elle ne peut être sécrétée que par les cellules de la paroi stomacale. Le plus souvent, cette membrane entoure complètement la masse sanguine. Il existe cependant quelques exceptions qui, nous le verrons, ont un grand intérêt du point de vue de la transmission des parasites.

C. — Cas des repas sanguins interrompus.

Quand un second repas est effectué avant que le premier ne soit entièrement digéré, on observe dans l'estomac, du centre vers la périphérie, la succession suivante :
— le premier repas entouré de sa membrane péritrophique ;
— le second repas entouré d'une deuxième membrane ;
il y a donc présence simultanée, dans la région stomacale, de deux membranes péritrophiques concentriques.

Ce fait, mis en évidence par YAGUSINSKAYA (1940) et DOLMATOVA (1942), a été retrouvé depuis par WATERHOUSE (1953), chez des femelles d'*A. aegypti* et de *C. fatigans*.

LEWIS (1953), pour sa part n'a jamais observé deux membranes concentriques chez *S. damnosum*, les femelles de cette espèce n'effectuant que très exceptionnellement de repas interrompus (LE BERRE, 1966).

Signalons toutefois que nous avons pu personnellement observer (OVAZZA et LE BERRE, non publié) chez quelques très rares femelles de cette espèce vivant dans des conditions écologiques défavorables, la présence de deux repas sanguins, donc de deux membranes péritrophiques concentriques, ces deux repas successifs ayant un aspect identique au dessin qu'en a donné WATERHOUSE (*loc. cit.*).

D. — Elimination de la membrane.

Nous avons vu que pour MEGAHED (1956), chez *C. nubeculosus*, la membrane péritrophique est expulsée avec les excréments. Ce fait, retrouvé par plusieurs auteurs chez différents Nématocères, constitue le cas général, que la membrane soit intacte, ainsi que l'a vu FENG (1951) chez *P. mongolensis*, ou en lambeaux, dans le cas décrit par LEWIS (1953), de *S. damnosum*.

E. — Etude comparative chez les trois sous-ordres de Diptères.

Le tableau que nous donnons ci-contre (fig. 6) fait apparaître :

- l'existence d'une membrane péritrophique chez quelques Diptères, à l'état imaginal ;
- le type de membrane mis en évidence chez les exemplaires étudiés (I : membrane péritrophique de sécrétion ; II : membrane ou sac péritrophique de délamination).

Ce tableau, tracé à partir de celui de WATERHOUSE (1953) et mis à jour d'après les observations effectuées depuis cette date, nécessite tout d'abord quelques commentaires :

WATERHOUSE attribue à AUBERTOT (1934) la découverte d'une membrane péritrophique de délamination chez les imagos de *Tipula* sp. Or, celui-ci, en 1934, écrit qu' : « Il est difficile d'affirmer l'existence d'une membrane péritrophique définie. » Il donne, d'autre part, un dessin représentant un tube digestif de *Tipula* sp. dans lequel est figuré le bol alimentaire entouré d'une membrane.

Que faut-il penser de ceci ? En admettant la présence effective d'une membrane péritrophique, on ne peut toutefois dire qu'elle soit du type de délamination étant donné sa présence depuis les caeca de la partie antérieure de l'intestin moyen, jusque dans l'intestin postérieur. Il semblerait donc qu'un nouvel examen soit nécessaire.

GENERALITES

FIG. 6. — Membranes péritrophiques chez quelques Diptères (Imagos)
(d'après WATERHOUSE 1953, revu et mis à jour)

FAMILLE	GENRE ET ESPÈCE	Type de membrane	AUTEURS	
NEMATOCERA				
Tipulidae	<i>Tipula</i> sp.	II	AUBERTOT, 1934	
Culicidae	<i>Culex pipiens</i>	II	SCHAUDINN, 1904	
	» <i>fatigans</i>	II	RAJINDAR PAL, 1943	
	<i>Aedes vexans</i>	II	AUBERTOT, 1934	
	» <i>aegypti</i>	II	DAY et BENNETT, 1953	
	<i>Anopheles culicifacies</i>	II	RAJINDAR PAL., 1943	
	» <i>stephensi</i>	II	» »	
	» <i>subpictus</i>	II	» »	
	» <i>maculipennis</i>	II	» »	
	Psychodidae	<i>Phlebotomus papatasi</i>	II	YAGUSINSKAYA, 1940
		» »	II	ADLER et THEODOR, 1926
	» »	II	PERFILIEV, 1928	
	» <i>chinensis</i>	II	DOLMATOVA, 1942	
	» <i>mongolensis</i>	II	FENG, 1951	
	» <i>squamirostris</i>	II	» »	
Simuliidae	<i>Simulium damnosum</i>	II	LEWIS, 1950	
	» <i>griseicollis</i>	II	» »	
Ceratopogonidae ...	<i>Culicoides nubeculosus</i>	II	MEGAHED, 1956	
BRACHYCERA				
Tabanidae	Espèce indéterminée	II	OLSUFEV (in YAGUSINSKAYA) 1940	
	<i>Tabanus montanus</i>	II	ENGEL, 1924	
	<i>Tabanus bovinus</i>	II	» »	
	» »	II	AUBERTOT, 1934	
	<i>Dasybasis froggatti</i>	II	WATERHOUSE, 1954	
	<i>Scaptia jacksonensis</i>	II	» »	
	<i>Scaptia guttata</i>	II	» »	
	Stratiomyidae	<i>Neowaerata spiniger</i>	II	» »
	Nemestrinidae	<i>Trichophtalma bivittata</i>	II	» »
	Therevidae	<i>Frontissa argentea</i>	II	» »
Asilidae	<i>Brachyrhopala</i> sp.	II	» »	
	<i>Therentria amaraca</i>	II	» »	
Mydidae	<i>Dioclistus gracilis</i>	II	» »	
Apioceridae	<i>Apiocera maritima</i>	II	» »	
Bombylidae	3 genres 4 espèces	II	» »	
Dolichopodidae	espèce indéterminée	II	» »	
CYCLORRHAPHA				
Syrphidae	<i>Volucella</i> sp.	I	WATERHOUSE, 1954	
	<i>Eristalis tenax</i>	I	AUBERTOT, 1934	
	<i>Syrphus</i> sp.	I	Tous les exemplaires cités, d'après WATERHOUSE (1953)	
Anthomyidae	<i>Orthoprososa nigra</i>	I		
	<i>Eristalis pulchellus</i>	I		
	<i>Microdon modestus</i>	I		
Tachinidae	<i>Lispa cana</i>	I		
	<i>Pygophora apicalis</i>	I		
	<i>Dexia</i> sp.	I		
Muscidae	<i>Panzeria laveralis</i>	I	AUBERTOT, 1934	
	<i>Musca domestica</i>	I	PRGWAZEK, 1904	
	<i>Stomoxys calcitrans</i>	I	AUBERTOT, 1934	
	<i>Haematobia stimulans</i>	I	» »	
	<i>Glossina</i> sp.	I	WIGGLESWORTH, 1929	
Calliphoridae	<i>Lucilia</i> sp.	I		
	<i>Calliphora</i> sp.	I	BERLÈSE, 1900	
Sarcophagidae	<i>Sarcophaga</i> sp.	I		
Oestridae	<i>Oestrus ovis</i>	I		
Phycodromidae		I		
Ortalidae		I		
Drosophilidae		I	AUBERTOT, 1934	
Sapromyzidae	<i>Sapromyza</i> sp.	I		
Hippoboscidae	<i>Melophagus ovinus</i>	I		
	<i>Orthofersia macleayi</i>	I		
	<i>Ornithomyia</i> sp.	I		
Nycteribiidae	<i>Nycteribosca falcozi</i>	I		

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

WATERHOUSE attribue à DOLMATOVA (1942) la découverte d'une membrane péritrophique de délamination chez la femelle de *P. papatasi*. En fait, cette membrane a été mise en évidence la première fois par ADLER et THEODOR (1926), puis par PERFILIEV (1928). Toutefois, ADLER et THEODOR (*loc. cit.*) observent que cette membrane s'étend antérieurement dans le cardia et, vers l'arrière, dans l'intestin postérieur. Ceci paraît inexact. En effet, la membrane, à moins d'être en voie d'évacuation, ce qui ne semble pas le cas étant donné sa présence dans le cardia, ne peut être présente dans l'intestin postérieur, puisqu'il s'agit d'une membrane de délamination.

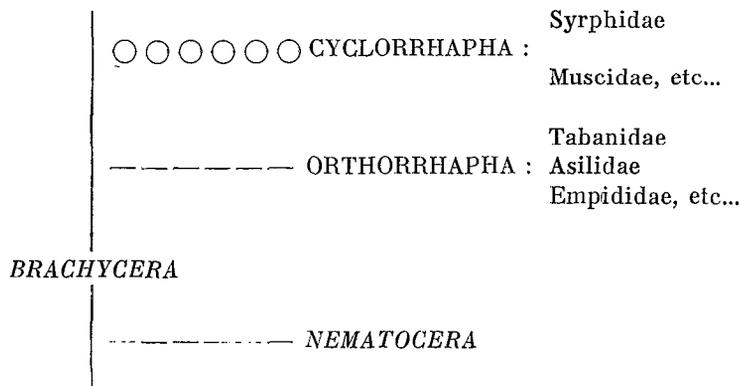
AUBERTOT (1934) écrit (p. 174), à propos d'une femelle d'*A. vexans* gorgée de sang : « Le sang ingéré se trouve au contact direct de l'épithélium..., cependant, il nous est arrivé à plusieurs reprises d'observer, sur des coupes, à l'intérieur du sac abdominal vide, de véritables lambeaux membraneux qui semblent bien détachés de la bordure en brosse ». Bien que l'auteur conclue à l'absence d'une membrane péritrophique *sensu stricto* il est évident que les lambeaux observés correspondent à des morceaux de membrane telle que nous la connaissons aujourd'hui chez les femelles de Nématocères hématophages.

WATERHOUSE (1953), étudiant l'imago de *Microdon modestus* (Syrphidae), conclut à l'absence de membrane péritrophique, bien que celle-ci ait été vue par AUBERTOT (1934). Il convient ici de rendre justice à cet auteur qui, dans sa publication (1934), ne décrit pas l'imago, mais la larve de *Microdon* sp.

D'autre part, quelles conclusions pouvons-nous tirer de ce tableau ?

- 1° Les membranes péritrophiques citées chez les imagos de Nématocères et Brachycères hématophages appartiennent toutes au type de délamination.
- 2° Les membranes péritrophiques citées chez les Athéricères (Cyclorhapes) à l'état imaginal appartiennent toutes au type de sécrétion.
- 3° D'autre part, nous savons que toutes les observations effectuées sur les larves de Diptères, à quelque sous-ordre qu'elles appartiennent, concluent à la présence d'une membrane péritrophique de sécrétion (4).

Le fait que les imagos de Cyclorhapes possèdent une membrane péritrophique de sécrétion, s'opposant ainsi aux imagos de Nématocères et Brachycères, peut être très intéressant au point de vue systématique ; cet intérêt n'a d'ailleurs pas échappé à WATERHOUSE, qui présente, dans son article de 1953, le schéma suivant (fig. 7).



○ ○ ○ ○ : membrane péritrophique de sécrétion chez l'imago ;
 --- : membrane péritrophique de délamination chez l'imago.

FIG. 7. — Essai de phylogénie pour les trois sous-ordres de Diptères en fonction du type de membrane péritrophique présenté par l'imago (d'après WATERHOUSE, 1953).

(4) Citons cependant quelques exceptions : les larves de Cécidomyide étudiées par BARENDRECHT (1941), ne possèdent pas de membrane péritrophique ; AUBERTOT (1934) aurait vu chez certaines larves de *Tipulidae*, une membrane feuilletée originaire de la paroi intestinale.

GENERALITES

Ajoutons ici que, selon WATERHOUSE (*loc. cit.*) auquel nous laissons la responsabilité de cette hypothèse, la formation de la membrane péritrophique par délamination paraît constituer un stade moins évolué que la formation par sécrétion de la région pro-ventriculaire. En effet, cette membrane péritrophique de délamination a été mise en évidence chez les Insectes primitifs tels que les Collemboles par FOLSOM et WELLES (1906) et les Thysanoures *Ctenolepisma longicaudata* Esch. et *Heterojapyx evansi* Wom. cités par WATERHOUSE (1953) ainsi que l'indique la figure ci-dessous (fig. 8).

FIG. 8. — Présence d'une membrane péritrophique chez quelques Arthropodes
(d'après WATERHOUSE, 1953, p. 311)

Classe	Ordre	Espèces	Type de membrane
<i>Insecta</i>	Thysanoures	<i>Ctenolepisma longicaudata</i> Esch.	Délamination
		<i>Heterojapyx evansi</i> Wom.	»
	Orthoptères	<i>Grylotalpa</i> sp.	»
	Embioptères	Non identifié	»
	Mallophages	<i>Eomenacanthus stramineus</i> Nitz.	»
	Hémiptères	<i>Nezara viridula</i> (L.)	?
	Coléoptères	<i>Anthrenus vorax</i> Waterh.	Délamination
		<i>Calosoma schayeri</i> Erich.	»
	Hyménoptères	<i>Myrmecia nigriceps</i> Mayr.	»
		<i>Promyrmecia pilosula</i> Sin.	»
	<i>Iridomyrmex detectus</i> Sin.	Pas de membrane	
	<i>Camponotus consubrinus</i> Erich.	»	
<i>Onychophora</i> .	Mécoptères	<i>Herpobittacus australis</i> Klug.	Délamination
<i>Myriapoda</i> ...	Chilopodes	<i>Ooperipatus paradoxus</i> Bow.	»
		<i>Cormocephalus armantipes</i> Newp.	»
<i>Crustacea</i>	Cladocères	<i>Allotherena maculata</i> Newp.	»
		<i>Simona</i> sp.	»

(*) WATERHOUSE a pu mettre en évidence la présence de chitine chez tous les Arthropodes figurant dans ce tableau et possédant une membrane.

4 - STRUCTURE MORPHOLOGIQUE ET COMPOSITION CHIMIQUE DES MEMBRANES PÉRITROPHIQUES.

A. — Structure.

1° GÉNÉRALITÉS.

Il existe à l'heure actuelle, dans la littérature, un nombre important de références portant sur l'étude de la structure fine de la membrane péritrophique.

Dès 1912, PEREZ examinait la membrane des larves de *Polistes* et écrivait : « Chaque membrane est constituée, sur sa face interne, par une couche feuilletée et, sur sa face externe, par une couche épaisse plus homogène. »

TAHIR BEY, en 1929, étudie cette membrane chez le ver à soie et observe qu'au cours de la mue, celle-ci se détache en même temps que les cellules épithéliales desquammées qui, elles, sont éliminées vers l'intestin. Il note également que cette membrane, nouvellement formée, est lisse du côté endotrophique et irrégulière du côté opposé, ceci

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

étant dû, précise l'auteur, aux restes de protoplasme qui y sont encore attachés ; il précise qu'ultérieurement, cette membrane devient régulière sur ses deux faces. Par la suite, de nombreux auteurs relatent leurs observations sur les différentes espèces qu'ils ont eu l'occasion d'étudier, soit à l'état larvaire, soit à l'état imaginal.

CASTELNUOVO (1934, in ROEDER, 1953) note que la membrane des Orthoptères est constituée de multiples feuilletts, sans toutefois aller plus avant dans ses observations.

BERRETTA (1937), pour le même ordre d'Insectes, précise qu'elle est de nature stratifiée et que la production de cette membrane n'est pas permanente, mais périodique.

PLATANIA (1938, in ROEDER, 1953) observe que la membrane de *Reticulitermes lucifugus* (type de sécrétion proventriculaire) possède une structure finement granuleuse.

A partir de 1948, les observations se précisent, ainsi d'ailleurs que la terminologie utilisée, afin de désigner les différents types de structures. RICHARDS et KORDA (1948) mettent en évidence une structure réticulée chez *Lucilia* sp. (Diptère Cyclorrhaphe).

LAGERMALM, PHILIP et GRALEN (1950) observent que la membrane retrouvée dans les excréments de *Tinoela* sp. présente un aspect réticulé (« network » de ces auteurs).

HUBER (1950, in HUBER, 1954) étudie, à l'aide du microscope électronique, la structure fine des membranes de différentes espèces d'Insectes. Alors que chez *Dixippus morosus*, *Periplaneta orientalis* et *Tenebrio molitor* (à l'état larvaire pour cette dernière espèce), la membrane présente la forme réticulée décrite par les auteurs précédents (structure due à l'entrecroisement de fibres orientées selon différents axes bien définis), elle ne possède pas de structure déterminée chez la larve de *Bombyx mori*. En effet, pour cette dernière espèce, l'auteur décrit une couche épaisse, sans texture, formée de « flocons » irréguliers, sans limites précises. HUBER et HAASER (1950) reprennent l'étude détaillée de la structure fine chez *Dixippus morosus* et précisent, pour cet Insecte, que la texture en réseau est plus ou moins régulière ; ils notent la présence, entre les mailles de ce réseau, d'un film tendu qui ne montre pas de structure particulière ; il convient de préciser que ces observations n'ont pu être effectuées qu'à partir de préparations ombrées à l'or, ce qui met en évidence la précision des recherches entreprises.

MARTIGNONI (1952) note, chez *Peridroma* sp. (Lépidoptère), que la membrane entière est trop épaisse et sépare celle-ci en plusieurs couches successives afin de faciliter ses examens. L'auteur compare les résultats obtenus avec ceux de ses prédécesseurs et sépare nettement les deux catégories de structures :

- une structure réticulée à mailles plus ou moins régulières mais néanmoins très apparentes, chez *Dixippus*, *Periplaneta*, etc... ;
- une structure fibrillaire très pauvre, presque indifférenciée, chez *Bombyx* et *Lucilia*.

Cependant, l'auteur ne semble pas devoir rattacher cette différence à l'existence de deux types distincts de formation de la membrane péritrophique.

MERCER et DAY (1952) distinguent plusieurs catégories de membranes présentant une structure en réseau : « regular fibrillar network » ; « irregular network » ; « honey-comb network » ; ces trois types, sur lesquels nous ne nous étendrons pas ici, se retrouvent chez les différents ordres d'Insectes.

Ces auteurs décrivent également un schéma de formation de ce type de membrane : la structure des mailles peut s'expliquer si l'on suppose que les fibrilles ont été déposées sur un « gabarit » possédant une symétrie triangulaire.

Par la suite, les différents auteurs (HUBER, 1954 ; WILDBOZ, 1954) amènent des précisions supplémentaires à ces observations.

Pour terminer cette revue générale, nous citerons les travaux de WATERHOUSE qui, en 1953 et 1954, rédige deux articles traitant de la membrane péritrophique, dans lesquels sont reprises toutes les observations effectuées auparavant par les différents auteurs cités.

En 1953, l'auteur sépare nettement les deux types de structure et attribue cette différence au mode de formation de la membrane :

GENERALITES

- les membranes de délamination présentent une structure en réseau ;
- les membranes sécrétées par les cellules spécialisées du proventricule possèdent une structure très nettement moins différenciée.

Enfin, en 1957, WATERHOUSE rédige une remarquable synthèse des différentes observations effectuées jusqu'à cette date.

En résumé de ce paragraphe, il apparaît :

- que la membrane péritrophique peut présenter deux types de structure :
 - une structure bien différenciée, réticulée, dont les mailles sont ou non obturées par un film ne présentant pas de texture particulière (HUBER et HAASER, 1950),
 - une structure fibrillaire nettement moins différenciée ;
- que les différences enregistrées peuvent être attribuées au type de formation :
 - structure réticulée pour les membranes provenant de la délamination de toute la paroi intestinale,
 - structure indifférenciée (ou peu différenciée) pour le type de membrane sécrétée par certaines cellules spécialisées de la partie proventriculaire de l'intestin moyen.

2° STRUCTURE DES MEMBRANES PÉRITROPHIQUES CHEZ LES DIPTÈRES HÉMATOPHAGES.

Etant donné le but de ce travail, nous insisterons plus particulièrement sur les études concernant les Diptères hématophages. Ainsi que nous l'avons mentionné dans un précédent paragraphe, ces Diptères, à l'état imaginal, peuvent présenter une membrane péritrophique de délamination ou de sécrétion, selon le sous-ordre auquel ils appartiennent.

— Membrane de sécrétion (Cyclorrhaphes des deux sexes) :

La structure fine de la membrane péritrophique des Glossines et des Stomoxes n'a pas fait, à notre connaissance, l'objet d'observations particulières. Il est cependant possible d'estimer, étant donné leur similitude de formation, que cette structure est comparable à celle de *Lucilia* sp. telle qu'elle a été décrite par MARTIGNONI (1952, cf. ci-dessus).

— Membrane de délamination (Nématocères et Brachycères femelles, seul sexe hématophage) :

Les observations sont plus nombreuses en ce qui concerne ces deux sous-ordres au sujet desquels nous avons vu, dans un paragraphe précédent, que les femelles hématophages élaboraient une membrane autour de chaque repas sanguin.

Dès 1926, ADLER et THEODOR décrivent la membrane péritrophique de la femelle de *P. papatasi* : un ou deux jours après le repas sanguin, cette membrane est fine, blanche, amorphe.

Ce n'est qu'en 1953 que WATERHOUSE entreprend l'étude de cette membrane chez la femelle d'*Aedes aegypti*, de *Culex fatigans* et de *Scaptia guttata* (Tabanidae) : les examens, effectués au microscope électronique, indiquent que la membrane possède une structure pauvrement organisée comparée aux autres Insectes présentant une membrane de délamination.

Ces travaux sont ensuite repris par STOHLER (1957) sur les femelles d'*Aedes aegypti* ; cet auteur observe également que la membrane de délamination formée après le repas sanguin, au lieu de présenter une structure réticulée caractéristique (Netzwerkstruktur), possède un aspect diffus (Streuungstextur) « ohne geordnete fibrillierung » ; l'auteur crée même à cet égard un troisième type de membrane intermédiaire entre les deux premières ; il présente le tableau ci-joint :

Type I : délamination : structure réticulée.

Type II : provenance du proventricule : structure diffuse, non ordonnée.

Type III : sécrétion visqueuse de tout l'épithélium intestinal : structure diffuse, non ordonnée.

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

BERTRAM et BIRD (1961), étudiant également les femelles d'*A. aegypti*, décrivent la formation de la membrane après le repas sanguin. Ils précisent (p. 415) que, dans la demi-heure qui suit le repas sanguin, un matériel composé de fines particules apparaît entre les microvilli tapissant la paroi des cellules intestinales ; après deux heures, les auteurs observent que les hématies ingérées sont séparées de cette paroi par une substance amorphe ; quinze heures après, il subsiste quelques particules entre les microvilli, mais la substance amorphe a donné naissance à une fine membrane entourant le repas sanguin.

Les auteurs précisent qu'ils n'ont pas observé de pores dans les coupes transversales effectuées dans ce type de membrane, ce qui rejoint les observations ci-dessus mentionnées (WATERHOUSE, STOHLER, *loc. cit.*).

Ces différentes observations effectuées sur la membrane péritrophique qu'élaborent les femelles de Diptères Nématocères et Brachycères hématophages après chaque repas sanguin concordent donc parfaitement : les sacs péritrophiques élaborés par toute la paroi de l'intestin moyen (délamination) ne présentent pas la structure bien organisée, réticulée, qui apparaît chez les autres Insectes possédant ce même type de membrane.

Malgré cette différence de structure et pour des facilités d'exposé, nous continuerons cependant, dans la suite de notre travail, à utiliser, en les séparant nettement, les termes de « délamination » (membrane en forme de sac généralement clos, élaborée par la totalité de la paroi de l'intestin moyen) et de « sécrétion » (membrane tubulaire sécrétée par un anneau de cellules situées dans la partie proventriculaire de l'intestin moyen).

B. — Composition chimique.

En même temps qu'ils déterminaient et précisaient progressivement la structure fine de la membrane péritrophique, les auteurs se sont attachés à en déterminer la composition chimique.

Nous avons vu dans le premier paragraphe du présent chapitre que METCHNIKOFF attribuait, dès 1866, une nature chitineuse à la membrane péritrophique.

PEREZ, en 1912, écrivait à propos de la membrane des Polistes : « Les résidus alimentaires s'accumulent donc dans sa cavité, séparés de l'épithélium par des sacs emboîtés les uns dans les autres et considérés comme formés d'une substance plus ou moins analogue à la chitine. »

Depuis lors, en utilisant les méthodes de micro-analyse chimique (micro-adaptation du test de Van Wisselingh, etc...), les auteurs ont pu démontrer que la membrane péritrophique, qu'elle soit de sécrétion ou de délamination, est effectivement composée de chitine (CAMPBELL, 1929 ; VON DEHN, 1933, 1937, *in* ROEDER, 1953) ; seul, MONTALENTI (1930, *in* ROEDER, 1953) ne peut mettre cette substance en évidence. La présence de chitine dans la membrane péritrophique de sécrétion (*Drosophila melanogaster*) est également confirmée de manière absolue par RIZKI (1956).

FREYVOGEL et STÄUBLI (1965) observent également la présence de chitine chez toutes les membranes péritrophiques appartenant aux femelles d'*Aedes aegypti*, *Anopheles stephensi*, *An. maculipennis atroparvus* et *An. gambiae* examinées.

Cependant, la même année, FREYVOGEL et JAQUET notent une différence importante entre les membranes élaborées par *An. stephensi* et *Ae. aegypti*. Ils écrivent : « The PM (membrane péritrophique) of *Aedes aegypti* is invariably insoluble in an aqueous medium, whereas that of *Anopheles stephensi* is always soluble. »

« We should like to point out here that the Van Wisselingh test yields positive results even in *Anopheles* mosquitoes, whose PM is water soluble. We therefore wonder whether the Van Wisselingh test is really a specific test for chitin. »

En outre, WIGGLESWORTH (1929), RICHARDS et KORDA (1948), MERCER et DAY (1952), WATERHOUSE (1953, 1957), grâce à des techniques de plus en plus perfectionnées, retrouvent dans les différents types de membranes examinées, non seulement de la chitine, mais également des protéines.

GENERALITES

WATERHOUSE (1957) a d'ailleurs la possibilité de préciser que, dans le type de membrane de sécrétion, la protéine n'est pas présente au niveau du proventricule, mais seulement ultérieurement, lorsque la membrane progresse dans l'intestin moyen ; l'auteur estime donc que cette protéine ne serait pas un constituant initial de la membrane, mais seulement un produit de contamination, ce qui est en accord avec les premières observations de RICHARDS et KORDA (*loc. cit.*).

En ce qui concerne la membrane de délamination, WILDBOZ (1954) a pu démontrer que, si les fibres composant le réseau décrit ci-dessus sont constituées de chitine, la substance amorphe en obturant les mailles (cf. paragraphe précédent) est uniquement composée de protéine.

D'autre part, le fait que la membrane péritrophique, d'origine proventriculaire, soit essentiellement constituée de chitine, n'a certes pas manqué de troubler les auteurs. Il est en effet possible de se demander comment ces cellules, d'origine endodermique, ont la possibilité d'élaborer cette substance chimique.

Certains auteurs ayant travaillé sur la membrane péritrophique auraient, rappelons-le, expliqué ce phénomène en attribuant à cette membrane une origine ectodermique, cette position étant d'ailleurs étayée par les observations de GAMBRELL (1933) et de BURR (1934) concernant l'origine embryologique des cellules sécrétrices.

Cependant, si l'on fait abstraction des doutes émis, ces dernières années, concernant la sécurité offerte par le test de Van Wisselingh, les travaux de RIZKI (1956) mentionnés ci-dessus, ainsi que la découverte des membranes provenant de la délamination de toute la paroi de l'intestin moyen, ne permettent plus de nier l'évidence : certaines cellules de l'intestin moyen (voire toutes les cellules dans le cas des membranes de délamination) ont la possibilité d'élaborer de la chitine. Il n'est pas dans notre intention de nous étendre sur ce phénomène ; nous signalerons cependant que WATERHOUSE (1953) l'expose de manière détaillée, de même que les différentes hypothèses qu'il est possible d'envisager afin de lui trouver une solution.

Chapitre II

FONCTIONS DES MEMBRANES PÉRITROPHIQUES

Nous avons développé successivement, dans le chapitre précédent, les modalités de formation des membranes péritrophiques, leurs différentes structures, ainsi que leur composition chimique, et nous allons maintenant aborder le problème des fonctions éventuelles qu'il est possible de leur attribuer.

Dans un premier paragraphe, nous présenterons les différents travaux ayant trait au rôle qu'est susceptible de jouer la membrane dans la digestion des aliments ingérés : protection de la paroi intestinale, filtrage des substances nutritives, régulation de la progression alimentaire, réservoir, etc...

Par la suite, nous aborderons ce qui constitue l'élément essentiel de ce travail, à savoir l'influence que possède la membrane péritrophique sur le déroulement du cycle des parasites chez les Insectes.

1 - ROLES DE LA MEMBRANE PÉRITROPHIQUE A L'ÉGARD DE LA NUTRITION ET DE LA DIGESTION DES ALIMENTS INGÉRÉS

A. — Revue bibliographique.

De nombreux auteurs, pratiquement tous ceux qui en ont entrepris l'étude, ont essayé d'expliquer, d'une manière quelconque, le rôle d'une telle membrane dans l'intestin moyen des Insectes. Nous ne citerons donc ici que les références qui nous ont paru les plus représentatives des différentes interprétations suggérées.

CHATTON, en 1920, à la suite de ses observations sur *Drosophila confusa* (membrane de sécrétion) pense que la membrane péritrophique évite un passage trop rapide des aliments dans la lumière de l'intestin moyen.

PAVLOVSKY et SARIN (1922, *in* ROEDER, 1953) estiment que la membrane possède un rôle évident dans la protection de la paroi intestinale contre les particules solides ingérées en même temps que les aliments. Ces auteurs concluent cependant qu'une telle interprétation ne saurait être étendue à tous les arthropodes car les Culicidae (*Culex*, *Anopheles*), dont les femelles sont hémaphages, possèdent une telle membrane également.

WIGGLESWORTH (1929), à propos de la membrane péritrophique de sécrétion présente dans l'intestin moyen des imagos de Glossines, émet l'hypothèse que cette membrane :

- protégerait d'abord la paroi intestinale de l'énorme masse de sang absorbée par la Glossine à chacun de ses repas ;
- faciliterait ensuite l'absorption des fluides.

Toutefois, l'auteur estime que ces fonctions s'exercent principalement dans la partie antérieure de l'intestin moyen ; en effet, par la suite, la membrane est discontinue,

LES MEMBRANES PÉRITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

présente des déchirures et ne remplit plus entièrement ses fonctions protectrice et digestive.

THORPE présente, en 1930, le résultat de ses observations sur *Psilopa petrolei* Kel et How. (Ephydriidae), cette « mouche du pétrole » qui possède des particularités biologiques si intéressantes. L'auteur observe que la membrane péritrophique (de sécrétion, ainsi que chez toutes les larves de Diptères) est continue dans l'intestin moyen et que le pétrole ne la traverse pas. En effet, en observation directe, la couleur noire caractéristique du pétrole ne peut être constatée que dans la lumière de la membrane ; l'espace péritrophique, au contraire, reste clair.

L'auteur se pose d'ailleurs la question de savoir comment une membrane aussi mince peut arrêter le pétrole étant donné la vitesse à laquelle cette substance traverse la paroi trachéenne lorsqu'elle franchit accidentellement les spiracles.

LESPERON (1937) estime que la membrane péritrophique intervient vraisemblablement dans les échanges digestifs de l'Insecte.

PLATANIA, en 1938 (*in* ROEDER, 1953), reprend les observations de différents auteurs, notamment celles de CHATTON (*loc. cit.*) et de MONTALENTI (1930) et CASTELNUOVO (1934) (les deux références *in* ROEDER, 1953). Pour ces deux derniers auteurs, la membrane péritrophique fonctionnerait à la manière d'une membrane filtrante.

BOWEN (1951) marque, aux radio-traceurs (Barium 140 et Lanthanum 140), une zone bien déterminée et très restreinte de l'intestin moyen de *Drosophila*. Il constate que les éléments marqués contenus dans la lumière du tube péritrophique progressent beaucoup plus rapidement que ceux qui sont situés dans l'espace péritrophique. L'auteur en conclut que cette particularité doit faciliter l'absorption des substances nutritives.

SUTTON (1951) cite les travaux de NEWELL et BAXTER (1936, *in* SUTTON) sur *Melinna* sp. (Annélide), dont l'intestin moyen est divisé en trois régions :

- une partie antérieure et une partie postérieure qui, possédant des cellules caliciformes (« goblet cells » des auteurs anglo-saxons), ont la possibilité de sécréter du mucus ;
- une partie moyenne, sans mucus mais tapissée d'une membrane d'aspect chitineux. SUTTON en conclut que la membrane péritrophique remplace le mucus dans cette dernière zone et possède manifestement un rôle protecteur de la paroi intestinale.

Pour MERCER et DAY (1952), la membrane péritrophique fonctionne essentiellement comme un ultra-filtre et protège l'organisme contre les éléments étrangers.

DAY et WATERHOUSE (*in* ROEDER, 1953) estiment à leur tour que la membrane peut avoir :

- un rôle protecteur, évitant à la paroi de l'intestin moyen, démunie de cuticule, d'être en contact direct avec le contenu intestinal ; les auteurs citent toutefois plusieurs espèces qui ne possèdent apparemment pas de membrane péritrophique et ingèrent cependant des particules solides ;
- un rôle d'ultra-filtre ; d'après les auteurs, ce problème n'est pas aussi simple qu'il paraît, puisqu'un certain nombre de substances ont la possibilité de franchir la membrane de certains Insectes alors qu'elles ne la traversent pas chez d'autres.

LEWIS (1953), à la suite de ses observations sur la membrane péritrophique des femelles de *S. damnosum* (femelles hématophages), émet une hypothèse originale et particulièrement intéressante. Nous avons vu, dans un paragraphe antérieur, que les femelles hématophages de Diptères Nématocères et Brachycères ingèrent périodiquement une quantité de sang très importante (environ leur propre poids). Cette masse sanguine se localise immédiatement dans la partie abdominale, extensible, de l'intestin moyen, ce qui nécessiterait, durant toute la période de digestion, la contraction permanente des sphincters antérieur et postérieur de celui-ci. L'auteur suggère que la membrane péritrophique permet, lorsqu'elle est complètement formée (soit une demi-heure après le repas sanguin chez *S. damnosum*), la décontraction de ces sphincters. Cette hypothèse,

FONCTIONS

compte tenu du volume considérable que représente le sang ingéré, paraît très vraisemblable.

Elle a d'ailleurs été partagée depuis par FREYVOGEL et STÄUBLI (1965), qui écrivent, à la fin de leur résumé : « Son rôle est simplement mécanique : en les enfermant dans un sac, la MP (membrane péritrophique) empêche les substances nutritives de couler hors de l'intestin. »

WATERHOUSE (1954) déduit de ses observations sur *E. tenax* que la membrane de sécrétion assure au contenu intestinal une vitesse de cheminement constante à l'intérieur de l'intestin moyen, évitant ainsi que certains résidus restent trop longtemps en contact avec les cellules épithéliales. Ce même auteur (1957) reprend cette hypothèse et tend à la généraliser à toutes les espèces présentant, à l'état larvaire ou imaginal, une membrane sécrétée par le proventricule.

Enfin, MEGAHED (1956) attribue à la membrane péritrophique de *Culicoides nubeculosus* un rôle d'ultra-filtre.

B. — Discussion.

A la lumière de la revue bibliographique présentée ci-dessus, il est possible de dégager certaines idées générales concernant les différentes fonctions susceptibles d'être attribuées à la membrane péritrophique :

- tous les auteurs s'accordent pour lui attribuer un rôle important ;
- les différentes fonctions suggérées par les auteurs peuvent être classées en trois catégories principales : protection, filtrage des substances nutritives, régulation de la progression de la masse alimentaire, certaines interprétations constituant d'ailleurs un moyen terme entre ces différentes catégories.

1° RÔLE PROTECTEUR.

a) Protection d'ordre mécanique.

De nombreux auteurs : PAVLOSKY et SARIN (1922, *in* ROEDER, 1953), WIGGLESWORTH (1929), SUTTON (1951, s'appuyant sur les observations de NEWELL et BAXTER, 1936, sur les Annélides) et DAY et WATERHOUSE (*in* ROEDER, 1953), estiment que la membrane péritrophique de sécrétion protège efficacement les cellules épithéliales de l'intestin moyen (cellules démunies de cuticule et de mucus) contre le danger présenté par les particules solides ingérées par l'Insecte. Cette hypothèse est très vraisemblable et nullement contestée par les spécialistes, malgré l'argument avancé par DAY et WATERHOUSE (*in* ROEDER, 1953) à propos de certains Insectes qui ingèrent de telles particules et ne présentent toutefois pas de membrane péritrophique apparente.

b) Protection d'ordre physiologique.

C'est essentiellement aux travaux de THORPE (1930) sur *Psilopa petrolei* que nous nous référons. Cet auteur estime en effet que, sans la présence de cette membrane isolante, continue dans l'intestin moyen (et vraisemblablement dans l'intestin postérieur), l'espèce n'aurait pu s'adapter au milieu très particulier dans lequel elle vit.

La membrane péritrophique constituerait donc, pour l'insecte, un moyen de protection efficace contre les éléments étrangers pouvant présenter un danger mécanique ou physiologique.

2° RÔLE SÉLECTEUR.

Certains auteurs, tout en partageant les opinions développées ci-dessus, estiment également que la membrane péritrophique pourrait fonctionner comme une membrane filtrante située entre le contenu intestinal qu'elle englobe et l'espace péritrophique dans lequel ne passeraient que certaines substances.

Cette opinion, émise par WIGGLESWORTH en 1929, a été partagée depuis par LESPERON (1937), PLATANIA (1938, *in* ROEDER, 1953), MERCER et DAY (1952), DAY et WATERHOUSE (*in* ROEDER, 1953) et MEGAHED (1956).

LES MEMBRANES PÉRITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

Dans la mesure où l'on admet que cette membrane constitue une barrière infranchissable pour certains composés, cette opinion rejoint d'ailleurs celle de THORPE (*loc. cit.*).

3° RÔLE RÉGULATEUR.

Cette troisième hypothèse, valable uniquement pour le type de membrane sécrétée par les cellules proventriculaires, constitue en quelque sorte un moyen terme entre les deux premières. En effet, nous avons mentionné, dans un paragraphe précédent, que la membrane de sécrétion progressait régulièrement dans l'intestin moyen et dans l'intestin postérieur, la vitesse de cheminement étant conditionnée par la « cadence » de sécrétion des cellules proventriculaires (cf. ci-dessus : formation de la membrane de sécrétion).

Ce cheminement régulier et continu de la membrane n'est cependant pas identique à celui de la masse alimentaire, ainsi que l'ont montré AUBERTOT (1932 *a*) et WATERHOUSE (1954) (cf. chapitre I, vitesse de cheminement) ; la vitesse de cheminement des aliments est en effet nettement supérieure à celle de la péritrophique. Il est donc difficile d'attribuer à celle-ci un rôle régulateur des échanges digestifs. Cependant, la sécrétion continue et la vitesse constante de progression seraient susceptibles, d'après WATERHOUSE (1954), d'éviter le danger que pourrait présenter la stagnation de la fraction non utilisée de la masse alimentaire, ce qui se rapproche de l'hypothèse visant à attribuer un rôle protecteur à cette membrane.

4° RÔLE DE RÉSERVOIR.

Une dernière opinion, très séduisante, ne concerne que les Insectes présentant une membrane de délamination englobant le repas sanguin (sac péritrophique des femelles de Diptères Nématocères et Brachycères hématophages). Nous avons en effet cité ci-dessus l'opinion émise par LEWIS (1953) et FREYVOGEL et STÄUBLI (1965), qui attribuent à cette membrane le rôle d'un réservoir permettant le relâchement des sphincters intestinaux sans que le repas sanguin puisse quitter l'intestin moyen.

Nous rappellerons à ce propos que la nourriture normale de ces femelles est constituée par des jus sucrés (nectar, suc de fruits, etc...) qui gagnent directement le diverticule œsophagien (jabot) et ne passent que progressivement dans l'intestin moyen, où ils sont absorbés par les cellules épithéliales. Au contraire, le sang ingéré par ces femelles gagne immédiatement l'intestin moyen sans jamais pénétrer dans le diverticule œsophagien.

Si l'on prend en considération l'opinion de LEWIS et sans vouloir écarter les autres hypothèses (protection, filtrage, etc...), il serait possible d'estimer que la membrane péritrophique de ces femelles hématophages serait assimilable, *en tant que fonction*, à un jabot, sorte de réservoir situé directement dans l'intestin moyen.

En résumé, sans vouloir se prononcer en faveur de l'une ou de l'autre des interprétations ci-dessus, et étant donné que toutes quatre renferment certainement une part de vérité, nous concluons en disant qu'il est indéniable que la membrane péritrophique joue un rôle très important dans le déroulement des fonctions de nutrition des Insectes.

2 - RÔLES DES MEMBRANES PÉRITROPHIQUES A L'ÉGARD DES PARASITES

Etant donné :

- le grand nombre ainsi que la diversité des observations ayant trait aux relations existant entre la membrane péritrophique des Diptères et les différents parasites,
- les divers modes de formation de cette membrane,

il est possible d'envisager deux manières d'aborder l'étude de cette question.

FONCTIONS

La première serait de traiter successivement les diverses observations en tenant compte, du moins en ce qui concerne les parasites, de la classification zoologique (protozoaires, métazoaires). Ce premier plan présenterait l'inconvénient de ne pas dégager d'idées directrices quant à l'évolution des connaissances acquises ; il nécessiterait en outre un rappel constant du type de membrane correspondant à chacun des cas envisagés, cet élément ayant, ainsi que nous le verrons, une importance capitale.

La deuxième méthode, celle qui nous semble la plus rationnelle, est de considérer séparément les deux types de membranes péritrophiques qu'il est possible de déterminer chez les Insectes : sécrétion tubulaire ou délamination englobant chaque repas.

Nous avons adopté ce dernier plan qui présente l'avantage supplémentaire de grouper les deux premiers sous-ordres de Diptères (Nématocères et Brachycères) en les différenciant nettement du troisième (Cyclorrhaphes ou Athéricères). C'est chez les Diptères, en effet, qu'ont été effectuées la grande majorité des observations actuellement parues dans la littérature en ce qui concerne l'évolution des parasites.

Nous exposerons donc successivement :

- les observations concernant les relations existant entre les parasites et la membrane tubulaire sécrétée par le proventricule des mâles et des femelles de Cyclorrhaphes ; quelques exemples, pris dans d'autres ordres d'Insectes, voire d'autres Arthropodes, choisis pour l'intérêt qu'ils présentent, viendront à l'appui de notre exposé ;
- les relations existant entre les parasites et la membrane de délamination élaborée par les femelles de Diptères Nématocères et Brachycères hématophages à l'issue de chacun des repas sanguins nécessaires à leur développement ovarien.

A. — Membranes de sécrétion.

1° EXEMPLES D'ORDRE GÉNÉRAL.

Le premier travail d'ensemble portant sur le rôle de la membrane péritrophique en rapport avec le parasitisme fut réalisé par CHATTON, dès 1920. Cette remarquable étude a porté sur deux points essentiels :

- infestation de *Drosophila confusa* par *Leptomonas drosophilae* ;
- infestation de *Daphnia magna* (Crustacé) par différents parasites, notamment *Amoebidium recticola*.

Etant donné l'extrême précision des observations effectuées par cet auteur à une époque où la membrane péritrophique était très peu connue, il nous a semblé utile de les présenter dans le détail.

a) Infestation de *Drosophila confusa* :

Ainsi que nous l'avons mentionné dans les paragraphes antérieurs et comme le montre la figure ci-jointe (fig. 9), la membrane péritrophique des Drosophiles (Diptères, Cyclorrhaphes) appartient au type de « sécrétion », à l'état larvaire comme à l'état imaginal. De plus, CHATTON (*loc. cit.*, cf. chapitre précédent) a pu démontrer que cette membrane est continue depuis le proventricule jusqu'à l'intestin postérieur. Cependant, lors de la nymphose, la membrane élaborée par la larve se détache, disparaît, et n'est pas immédiatement remplacée par la membrane sécrétée par l'imago ; il y a donc là une interruption dans le temps, interruption que l'auteur a remarquablement mise à profit afin d'expliquer les différentes localisations du parasite dans l'intestin moyen de l'hôte.

L'auteur remarque tout d'abord : « Chez les Drosophiles, les Trypanosomides du genre *Leptomonas* s'établissent soit entièrement dans le boyau formé par la membrane plus ou moins encombrée d'ingesta (infection endotrophique), soit entièrement dans l'espace libre de particules compris entre la péritrophique et la muqueuse intestinale »

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

(cf. fig. 9). Il note également que, si les parasites restent sous leur forme monadienne normale dans l'espace endotrophique, ils subissent une évolution très nette dans l'espace péritrophique. Le mérite de CHATTON est d'avoir, dès cette époque, su attribuer à la membrane péritrophique un rôle important dans la localisation des parasites. Il écrit en effet : « On conçoit de quelle importance est la connaissance du mode de formation de la péritrophique pour l'interprétation de ces faits. Si la péritrophique est, chez les Diptères, sécrétée par une matrice péri-valvulaire, si elle est, comme on le constate, étanche pour des parasites non diapédétiques, elle maintient ceux qui sont ingérés dans l'espace

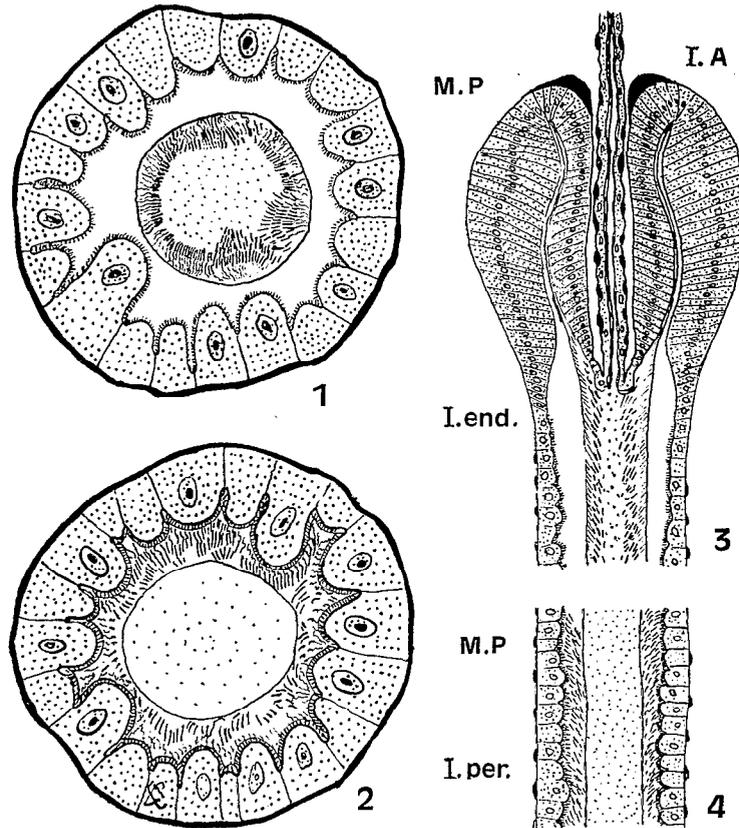


FIG. 9. — Situation de *Leptomonas drosophilae* dans l'intestin moyen de *Drosophila confusa* :
 1 : coupe transversale, infestation endotrophique,
 2 : coupe transversale, infestation péritrophique,
 3 : coupe longitudinale, infestation endotrophique,
 4 : coupe longitudinale, infestation péritrophique ; d'après CHATTON, 1920.

endotrophique, chez la larve aussi bien que chez l'adulte. L'infection ne pourra s'établir dans l'espace péritrophique que si la membrane disparaît. C'est ce qui arrive normalement lors de la refonte intestinale, à la métamorphose ; c'est alors que les *Leptomonas*, toujours endotrophiques chez la larve, s'installent au contact de la paroi, et quand dans l'intestin régénéré la membrane se reforme, l'infection est devenue péritrophique. »

Et l'auteur conclut : « Une infection péritrophique chez l'imago est une infection acquise par la larve ; une infection endotrophique est une infection acquise par l'adulte. Pour nous, l'infection endotrophique précède toujours l'infection péritrophique. C'est une évolution inverse qu'il faudrait imaginer si l'on admettait que la péritrophique est une mue de l'épithélium de l'intestin moyen. Dans ce cas, une infection d'abord péritrophique deviendrait endotrophique après le décollement de la mue. »

FONCTIONS

La citation *in extenso* de ce long passage nous permet de mettre l'accent sur la remarquable précision des observations, ainsi que sur l'exactitude des conclusions auxquelles aboutit CHATTON quant au mode de formation de la membrane péritrophique chez les *Drosophiles*, conclusions vérifiées depuis lors, ainsi que nous l'avons vu, par de nombreux auteurs (cf. RIZKI, 1956). De plus, ceci constitue un premier et magistral exemple des relations existant entre la présence et la continuité d'une membrane de sécrétion et la situation des parasites par rapport à cette membrane. L'importance de ces relations apparaît également dans le second exemple étudié par CHATTON, exemple que nous allons développer maintenant.

b) Infestation de *Daphnia magna* :

1. — Description sommaire des membranes existant chez ce crustacé : il s'agit ici d'un cas particulier pour lequel il convient de donner une description succincte de la formation de la membrane telle que l'a décrite CHATTON.

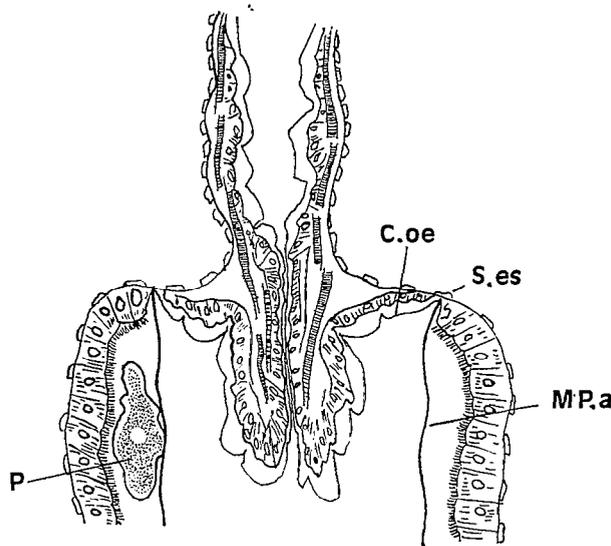


FIG. 10. — Coupe sagittale de la valvule œsophagienne de *Daphnia magna* ; c œ : cuticule en voie de décollement ; s es : sinus entéro-stomodéal ; P : *Pausporella* fixée sur la membrane péritrophique, dans l'espace péritrophique ; d'après CHATTON, 1920

Chez *Daphnia magna*, il existe deux membranes distinctes :

- la première (membrane péritrophique antérieure) proviendrait de la desquamation, au moment de la mue, de l'intima cuticulaire de l'œsophage, intima qui se dévagineraient en doigt de gant et s'étendrait par la suite depuis son insertion (limite de l'intestin moyen et de l'œsophage) jusqu'au rectum et au-delà (cf. fig. 10 et 11). L'auteur estime en effet que, étant donné l'absence de « matrice » (proventricule), il n'est pas possible que cette membrane provienne d'une sécrétion annulaire. Toutefois, l'auteur explique l'allongement de cette membrane jusqu'à la partie rectale de l'intestin par le fait que l'intima dévaginée joue le rôle d'un support sur lequel viendrait se condenser une sécrétion (non cuticulaire, précise l'auteur) de la paroi de l'intestin.
- La deuxième (membrane péritrophique rectale, cf. fig. 11 et 12, MP r.) est, de l'avis même de CHATTON, plus facile à interpréter. Il s'agirait d'une simple desquamation de l'intima de l'intestin postérieur, desquamation qui apparaît à chaque mue et reste en place, uniquement insérée à la limite de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur.

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

Il est bien évident que ces membranes proviennent en quelque sorte de la délimitation d'une paroi, mais, de par leur structure tubulaire et leur situation dans l'intestin moyen et postérieur, elles peuvent néanmoins être assimilées à une membrane péritrophique de sécrétion.

2. — Rapport existant entre ces membranes et les parasites : ici encore, nous allons reprendre en détail les observations de l'auteur. Celui-ci commence par mettre

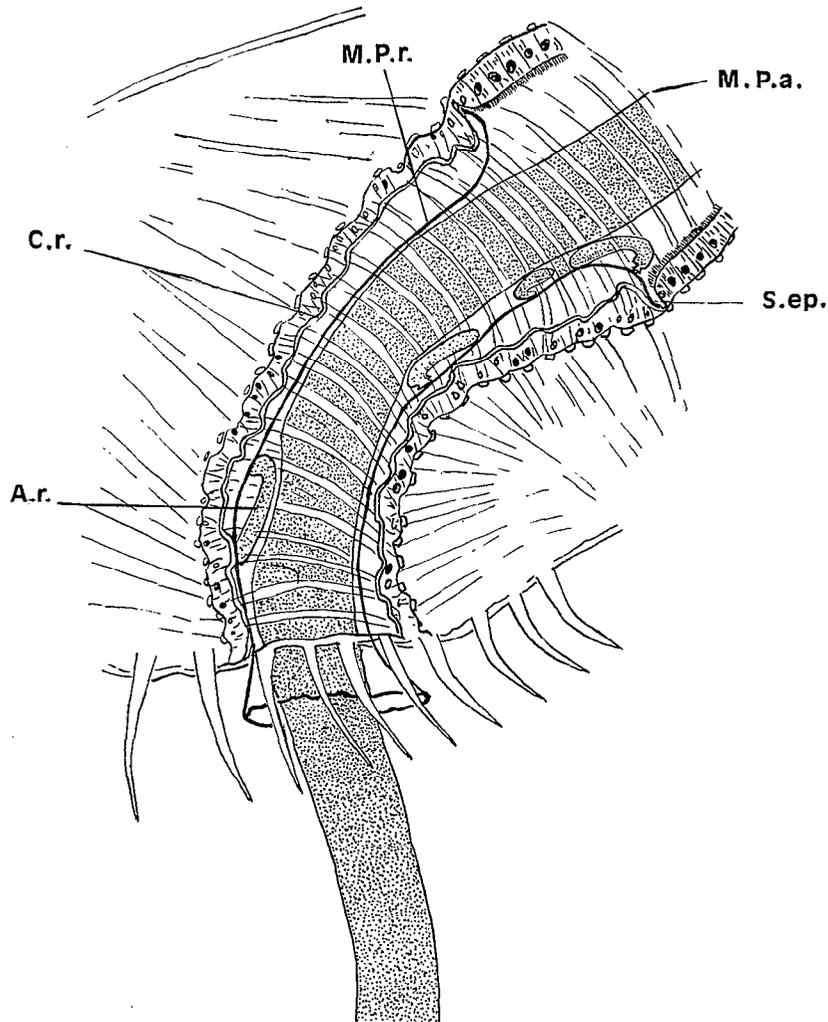


FIG. 11. — Extrémité postérieure de l'intestin moyen et rectum de *Daphnia magna*, montrant les deux membranes péritrophiques ; m p a : membrane péritrophique antérieure, dépassant largement l'anus ; m p r : membrane péritrophique rectale, sur la face interne de laquelle sont fixées des *Amoebidium reticola* ; c r : cuticule rectale ; s e p : sillon entéro-proctodéal ; d'après CHATTON, 1920

l'accent sur la similitude existant entre cet exemple et le précédent : « Les conditions imposées aux parasites intestinaux par ce mode de genèse de la péritrophique antérieure sont les mêmes que chez les *Drosophiles*. Une infection commence toujours par être endotrophique pour ne devenir qu'ensuite péritrophique. »

Cependant, l'auteur n'observe pas, chez ces Cladocères, d'infection endotrophique durable ; la raison en est que, pour certains parasites intestinaux des *Daphnies* (*Pausporella*, Rhizopode ; *Caullerya*, Haplosporidie ; *Pleistophora*, Microsporidie, etc...),

FONCTIONS

le parasite, ingéré à l'état de spore, éclôt dans l'espace endotrophique et, traversant la membrane par diapédèse, se fixe ensuite dans l'espace péritrophique (fig. 10, P). L'auteur estime d'ailleurs que cette diapédèse s'effectue plus vraisemblablement au niveau de la partie postérieure, non cuticulaire (substances élaborées par l'intestin moyen, cf. ci-dessus) plutôt qu'au niveau de la partie antérieure cuticulaire. Ceci constitue un exemple d'infestation par des parasites ingérés avec le bol alimentaire, mais l'auteur a étudié essentiellement *Amoebidium recticola*, dont nous allons présenter maintenant les relations avec la membrane péritrophique de l'hôte.

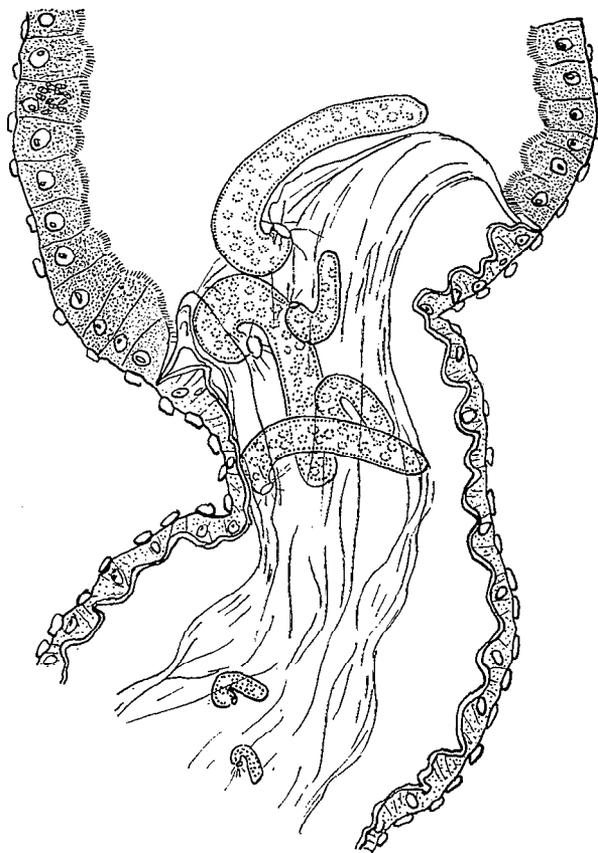


FIG. 12. — Extrémité postérieure de l'intestin moyen et rectum de *Daphnia magna* ; la membrane péritrophique antérieure est ici extraite, la face interne de la membrane rectale porte sept *Amoebidium recticola* à différents degrés d'accroissement ; d'après CHATTON, 1920.

D'après la description de l'auteur : « Les *Amoebidium* (Schizomycètes) sont constitués par des tubes plasmodiaux plurinucléés qui se fixent par une de leurs extrémités évasée en pied ou pavillon sur la chitine des Insectes ou Crustacés dulcaquicoles. »

Amoebidium recticola est spécifique des Daphnies et se situe uniquement sur la face interne (celle qui est en regard de la membrane antérieure, cf. fig. 11 et 12) de la membrane péritrophique rectale. Il est de même possible, d'après l'auteur, de retrouver ce parasite dans la région voisine de l'insertion de cette membrane, baignant par conséquent dans le milieu péritrophique de l'intestin moyen.

A quoi peut être due cette localisation si stricte ?

LÈS MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

CHATTON a réussi à l'expliquer en étudiant le rôle joué par la péritrophique dans la respiration rectale, très intense chez les Daphnies : l'espace compris entre la membrane rectale et la paroi de l'intestin postérieur étant soumis en permanence à un rythme de dilatation et de contraction, les parasites n'ont donc aucune possibilité de se maintenir dans cet espace « constamment et énergiquement lavé ». L'auteur, en utilisant de la poudre colorante (carmin) mélangée à l'eau, a d'ailleurs pu constater que cette poudre ne stagnait jamais dans cette cavité respiratoire mais se concentrait dans l'espace situé entre les deux péritrophiques, soit au même emplacement que les parasites (cf. fig. 13).

Ce deuxième exemple, moins démonstratif que le premier, est cependant fort intéressant puisqu'il met en valeur la localisation très précise d'un parasite dans le tube digestif de son hôte, ainsi que les facteurs qui conditionnent cette localisation.

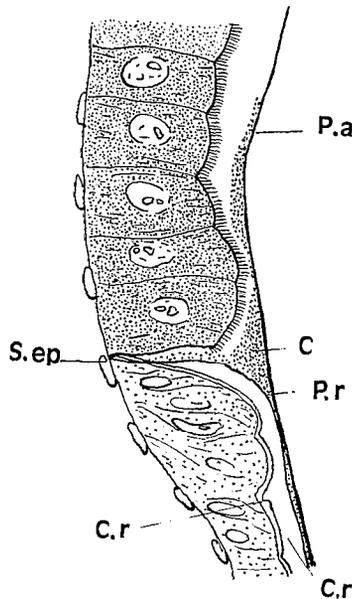


FIG. 13. — *Daphnia magna* : coupe longitudinale de l'intestin au niveau du sillon entéro-proctodéal chez un individu soumis à l'expérimentation au carmin ; c : poudre de carmin dans l'espace compris entre les deux membranes péritrophiques ; d'après CHATTON, 1920

Il constitue en outre une excellente introduction aux observations que nous allons aborder maintenant.

2° CYCLES DES TRYPANOSOMES CHEZ LES GLOSSINES.

Les différentes observations que nous allons présenter ci-dessous ont toutes trait aux relations existant entre les diverses espèces de Trypanosomes parasites des Vertébrés et les Glossines, qui constituent leurs hôtes intermédiaires normaux.

Afin de faciliter la compréhension des différents cycles, il nous a paru utile de figurer schématiquement ci-contre (fig. 14) le tube digestif de ces Insectes (dessin emprunté à HOARE, 1931 a).

Précisons également que, chez la Glossine, et d'une manière générale chez tous les Insectes vecteurs, l'évolution d'un parasite peut s'effectuer de deux manières différentes :

— Le parasite, ingéré *per os*, effectue chez l'Insecte un trajet bien défini et, lorsque son évolution et sa multiplication sont terminées, il regagne, ainsi que le mon-

FONCTIONS

treront différents exemples, la partie antérieure de son hôte pour être inoculé à l'état infectant au moment de la piqûre. *Trypanosoma gambiense* Dut., *Trypanosoma rhodesiense* St. et Fam., pour ne citer que ces deux exemples, subissent un tel cycle et présentent donc une évolution « antérograde ».

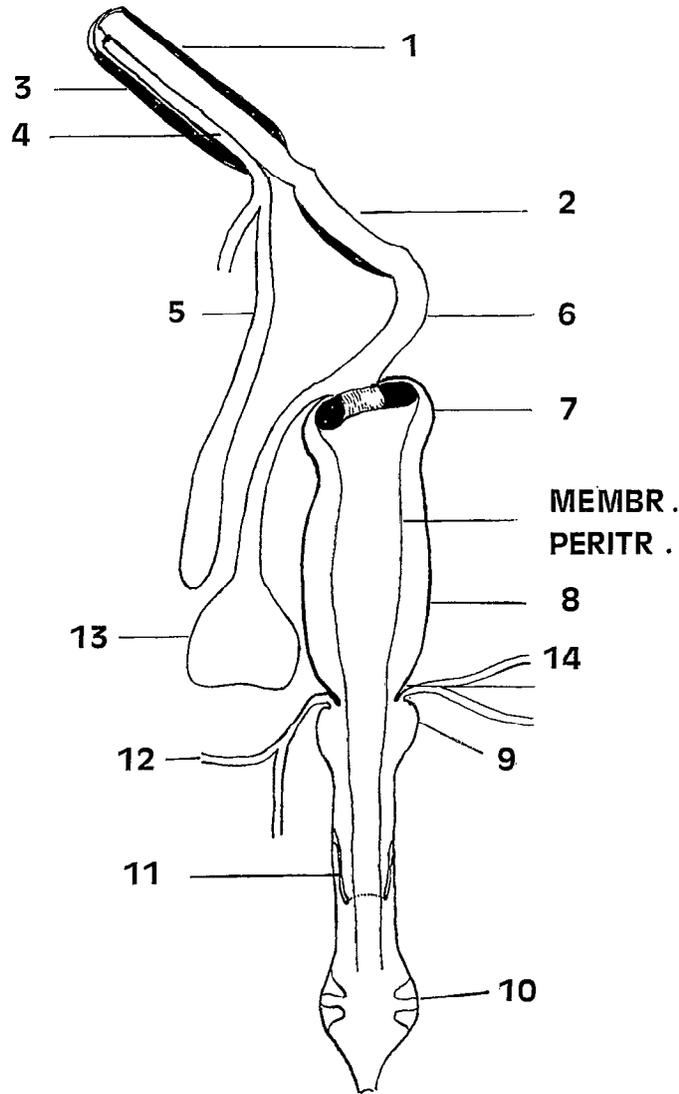


FIG. 14. — Coupe longitudinale schématisée de l'intestin moyen de *Glossina* sp. ; 5 : glandes salivaires ; 6 : œsophage ; 7 : proventricule ; 8 : intestin moyen ; 9 : ileum ; 10 : rectum ; 12 : tubes de Malpighi ; 13 : diverticule œsophagien ; d'après HOARE, 1931 a

— Le parasite, ingéré en même temps que le repas, poursuit également son évolution dans l'intestin moyen, puis dans l'intestin postérieur, mais ne regagne pas la partie antérieure du corps de l'Insecte. Lorsque son évolution est terminée, il quitte son hôte intermédiaire au moment de la défécation. *Trypanosoma cruzi* Chag., le redoutable agent pathogène de la maladie de Chagas, effectue une telle évolution « postérograde » chez le Triatome.

LES MEMBRANES PÉRITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

a) Cycle de *Trypanosoma grayi* Kl. et T. chez *Glossina palpalis* Rob-Desv. :

Trypanosoma grayi, particulièrement bien étudié par HOARE (1931 a et b), parasite apparemment non pathogène du crocodile, présente, chez *Glossina palpalis*, une évolution postérograde, ainsi que nous allons l'exposer maintenant.

HOARE (*loc. cit.*) observe tout d'abord que d'autres Trypanosomes (*T. lewisi*, *T. melophagium*) possèdent, ainsi que *T. grayi*, une évolution postérograde ; cependant, alors que les deux premières espèces restent dans la lumière de l'intestin moyen et postérieur et y effectuent toute leur évolution, *T. grayi* présente un cycle plus élaboré, dans lequel intervient, de manière on ne peut plus nette, la membrane péritrophique de sécrétion qui s'étend, sans solution de continuité (l'auteur insiste sur ce point), depuis le proventricule jusqu'à la limite de l'ampoule rectale (cf. fig. 14 et 15).

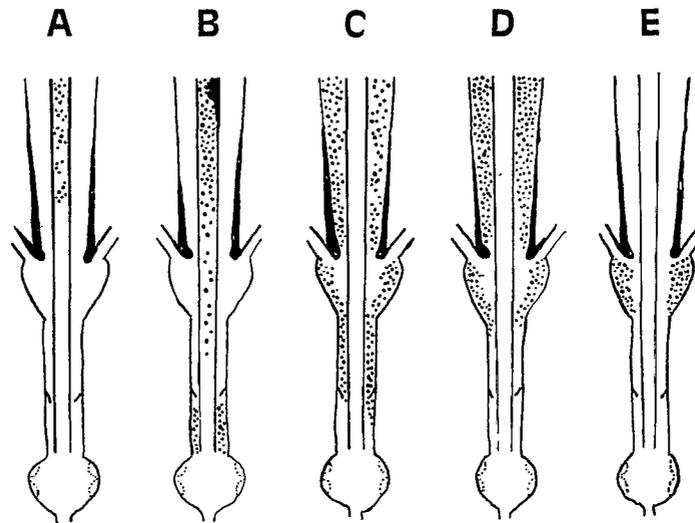


FIG. 15. — Diagramme montrant les localisations successives de *Trypanosoma grayi* dans l'intestin de *Glossina palpalis* ;

A : 2-3 jours après le repas infectant,
 B : 4-5 jours après le repas infectant,
 C : 6-8 jours après le repas infectant,
 D : 9-34 jours après le repas infectant,
 E : 13-34 jours après le repas infectant ; d'après HOARE, 1931 a.

Les modalités de ce cycle sont les suivantes (fig. 15 A à E) :

— Durant les trois premiers jours qui suivent leur ingestion, les Trypanosomes sont situés dans ce que l'auteur dénomme l'espace intrapéritrophique (intra-peritrophic space), qui correspond à l'espace endotrophique de CHATTON (*loc. cit.*) (1). Ils sont, précise HOARE, agglomérés en petits groupes (fig. 15 A).

— Le quatrième jour, les flagellés commencent à pénétrer dans l'espace péritrophique (fig. 15 B), au niveau où celui-ci n'est plus séparé de l'espace endotrophique par la membrane tubulaire.

— A partir du sixième jour, tous les Trypanosomes sont localisés dans ce dernier espace. L'auteur précise que, apparemment, ils quittent l'espace endotrophique à quelque stade qu'ils soient de leur évolution. Les flagellés qui ont subi un début de développement dans l'espace endotrophique de l'intestin moyen se fixent immédiatement dans la partie terminale de l'intestin postérieur (fig. 15 B). Lorsque cette région est

(1) Dans la suite de notre exposé, nous utiliserons la terminologie de CHATTON : espace endotrophique et espace péritrophique.

FONCTIONS

saturée, les flagellés qui pénètrent ensuite dans l'espace péritrophique gagnent, dans cet espace, la partie proximale de l'intestin postérieur, puis l'intestin moyen.

— Simultanément, les premières formes fixées, ayant terminé leur évolution, commencent à évacuer leur hôte par le rectum, et l'intestin postérieur est ainsi graduellement libéré par sa partie terminale (fig. 15 C, D).

— Progressivement, les flagellés qui ont accompli leur cycle dans l'intestin moyen regagnent l'intestin postérieur et se fixent dans la région iléale (fig. 14, 9).

Du point de vue chronologique, les flagellés peuvent être mis en évidence dans l'intestin moyen jusqu'au 34^e jour après le repas infectant (fig. 15 D). Cependant, d'une manière générale, l'évolution est beaucoup plus rapide et les Trypanosomes sont tous localisés dans l'ileum à partir du 13^e jour (fig. 15 E).

En résumé, dans ce premier article, l'auteur met l'accent sur le rôle important que joue la membrane péritrophique sur le cycle et la localisation des flagellés dans l'intestin moyen et postérieur de leur hôte intermédiaire :

1^{re} phase : les flagellés sont situés dans l'espace endotrophique et se dirigent vers l'intestin postérieur.

2^e phase : ils migrent vers l'avant, mais, cette fois, dans l'espace péritrophique (intestin postérieur, puis intestin moyen).

3^e phase : après complète évolution, ils se dirigent une nouvelle fois vers l'arrière et sont rejetés progressivement par l'anus.

Dans un second article (1931 b), HOARE reprend les différentes modalités de ce cycle, en insistant cette fois encore sur la continuité de la membrane depuis le proventricule jusqu'à l'ampoule rectale.

CHATTON (1932) compare les observations de HOARE avec ses propres constatations (cf. ci-dessus) et met l'accent sur l'identité des conclusions. La seule différence est que, chez la Drosophile, l'infection péritrophique de l'adulte est contractée à l'état larvaire, alors que dans l'exemple de HOARE l'infection ne peut évidemment être contractée que par l'imago.

Après avoir présenté ce premier exemple du rôle de la membrane péritrophique dans le cycle des Trypanosomes à évolution postérograde, nous allons maintenant aborder l'étude du cycle des flagellés qui, après avoir subi leur évolution dans l'intestin moyen ou postérieur de leur hôte intermédiaire, sont dans l'obligation de regagner la partie antérieure de l'Insecte pour être libérés au moment du repas.

b) Cycle et développement de *Trypanosoma gambiense* chez *Glossina tachinoides* :

TAYLOR (1932) précise quelques modalités du cycle de ce flagellé, qui constitue l'agent pathogène de la Trypanosomiase humaine dans la majeure partie de l'Afrique inter-tropicale :

— Chez *Glossina tachinoides*, la membrane péritrophique est continue depuis le proventricule jusqu'à l'intestin postérieur, ce qui confirme les observations de HOARE (*loc. cit.*).

— Les flagellés ne séjournent pas dans l'espace endotrophique et gagnent immédiatement l'espace péritrophique où ils subissent leur développement. L'auteur précise en effet que l'invasion de ce dernier espace se produit très tôt et que, le 4^e jour, on ne trouve plus aucun flagellé dans la lumière de la membrane.

— Une fois l'espace péritrophique envahi, le développement se déroule sans interruption et l'infection se poursuit généralement jusqu'à la mort de l'Insecte.

— Les flagellés ont une tendance certaine à poursuivre leur chemin vers l'avant et à se grouper dans l'espace péritrophique proventriculaire.

— La conclusion de l'auteur est extrêmement importante en ce qui nous concerne. Celui-ci estime en effet que la protection offerte par la membrane péritrophique à l'épithélium intestinal est grandement partagée par les flagellés et qu'il est probable que le développement ininterrompu de ceux-ci est en étroite relation avec cette protection.

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

c) Cycle et développement de *Trypanosoma brucei* Plim. et Brad. chez *Glossina morsitans* West. et *G. palpalis* :

YORKE, MURGATROYD et HAWKING (1933), étudient le cycle de ce flagellé et effectuent les observations suivantes :

— Des dissections effectuées de un à quatre jours après le repas de sang infectant montrent que les Trypanosomes sont encore situés dans l'espace endotrophique, mais, pour la plupart, à l'extrémité postérieure de celui-ci. Les auteurs précisent également que cet espace constitue un lieu de multiplication du parasite.

— Par la suite, ces flagellés gagnent l'espace péritrophique et se groupent dans le proventricule, ce qui rejoint les observations précédentes.

— Le retour des Trypanosomes dans l'intestin moyen, puis antérieur (évolution antérograde) se ferait par franchissement de la membrane à l'endroit où elle n'est pas encore solidifiée (proventricule).

MURGATROYD et YORKE (1937) renouvellent leurs expérimentations en les appliquant à l'étude des souches de laboratoire de *T. brucei*, souches qui deviennent rapidement incapables d'effectuer leur cycle normal chez *G. morsitans*. Ils concluent que les Trypanosomes provenant de ces souches perdent en grande partie leur capacité :

- de s'établir dans l'espace péritrophique et de progresser vers le proventricule ;
- de gagner les glandes salivaires s'ils ont réussi à s'installer dans la partie proventriculaire.

FAIRBAIRN et CULWICK, en 1950, reprennent ces différentes observations, en insistant tout particulièrement sur la continuité de la membrane péritrophique tout au long de l'intestin. On se rappelle en effet (cf. paragraphe antérieur) que WIGGLESWORTH (1929), n'a pu mettre en évidence une telle continuité. Ces deux auteurs estiment que la différence existant entre les observations de HOARE, TAYLOR d'une part, de WIGGLESWORTH d'autre part, est due à la température à laquelle sont maintenues les pupes, les premiers auteurs ayant expérimenté à des températures nettement moins élevées que le dernier.

Il convient cependant de mentionner également les travaux de WIJERS (1960) qui montrent que, dès le deuxième jour de leur vie, les possibilités d'infection de *G. palpalis* par *T. gambiense* diminuent considérablement. Ceci semble être en relation avec la membrane péritrophique. En effet, il est possible de supposer que cette membrane, très courte le premier jour de la vie imaginale, permet le passage immédiat des parasites dans l'espace péritrophique proventriculaire. Par contre, les jours suivants, cette membrane, beaucoup plus longue, oblige les parasites à effectuer un déplacement considérable vers l'arrière avant de pouvoir gagner le « havre » de l'espace péritrophique proventriculaire. Il serait donc possible d'estimer, sous réserve que cette hypothèse soit vérifiée, que la présence d'une membrane péritrophique tubulaire continue constitue, certes, un abri favorisant l'infection mais, en obligeant les Trypanosomes à la contourner, est susceptible de diminuer, dans une population, le nombre de Glossines infectées.

d) Franchissement de la membrane péritrophique par les Trypanosomes à évolution antérograde :

Les observations exposées ci-dessus nous ont permis de suivre les localisations successives des Trypanosomes à évolution antérograde depuis leur ingestion, leur progression dans l'espace endotrophique, leur remontée dans l'espace péritrophique, jusqu'à leur concentration dans le proventricule. Il reste donc à préciser de quelle manière les flagellés qui sont situés dans le proventricule franchissent la membrane péritrophique afin de poursuivre leur progression vers la partie antérieure de l'Insecte et se fixer, selon l'espèce considérée, dans divers organes céphaliques (glandes salivaires, pharynx, trompe).

YORKE et coll. (*loc. cit.*) avaient déjà émis l'hypothèse que ce franchissement obligatoire devait avoir lieu au niveau des cellules sécrétrices de la péritrophique. Ils n'avaient cependant pas eu la possibilité de vérifier cette hypothèse.

FONCTIONS

C'est FAIRBAIRN (1958), lors d'une étude axée sur le cycle de *T. rhodesiense* chez *G. palpalis*, qui a pu amener la preuve du bien-fondé de cette hypothèse.

L'auteur présente en effet, dans son article, une série de microphotographies qui montrent, de manière on ne peut plus nette, le franchissement de la membrane lorsque celle-ci n'est pas encore solidifiée. L'auteur précise d'ailleurs que, même à la limite inférieure du proventricule, cette membrane est encore assez fluide pour permettre le passage des flagellés.

3° CONCLUSIONS.

Il convient tout d'abord de souligner la progression harmonieuse qui apparaît dans les différentes études développées ci-dessus. Depuis les travaux de CHATTON (1920), les auteurs se sont en effet attachés à préciser de plus en plus l'évolution et les différentes situations des parasites en fonction de la membrane péritrophique tubulaire.

HOARE (*loc. cit.*) donne une description détaillée du cycle d'un Trypanosome à évolution postérograde.

TAYLOR (1932), YORKE et coll. (1933), FAIRBAIRN et CULWICK (1950) décrivent l'évolution des différentes espèces antérogrades, depuis leur ingestion par la Glossine jusqu'à leur localisation et leur concentration dans le proventricule. Enfin, FAIRBAIRN (1958) termine cette progression en donnant la preuve indéniable du passage des Trypanosomes au niveau de la partie encore fluide, proventriculaire, de la membrane.

Les différents auteurs s'accordent également pour mettre en évidence le fait que les Trypanosomes, qu'ils subissent ultérieurement une évolution postérograde ou antérograde, gagnent le plus tôt possible l'espace péritrophique, s'abritant ainsi de la progression constante du contenu intestinal qui les mettrait dans l'obligation d'évacuer leur hôte avant qu'ils n'aient terminé leur évolution. *T. lewisi* et *T. melophagium* (cf. HOARE, *loc. cit.*) constituent cependant des exceptions à cette règle.

Ayant gagné cet abri, les Trypanosomes continuent, ou commencent dans la plupart des cas, leur évolution dans l'espace péritrophique qui constitue par la suite, un « réservoir » de formes infectantes. Ces formes, à l'issue de leur développement, regagnent ensuite progressivement :

- l'intestin postérieur dans les cas d'évolution postérograde ;
- l'œsophage, puis la tête (où ils présentent une localisation différente selon l'espèce) dans le cas d'une évolution antérograde.

En conclusion, il nous apparaît possible de mettre l'accent sur l'influence extrêmement importante que possède la membrane péritrophique de sécrétion sur le cycle des parasites ingérés. Cette membrane, lorsqu'elle est continue, et cela semble être la règle générale, oblige certes ces parasites (particulièrement les Trypanosomes) à gagner l'intestin postérieur afin qu'ils puissent la contourner et progresser ensuite dans l'espace péritrophique. Elle constitue cependant, par la suite, un tel abri contre la progression du contenu intestinal, qu'il nous est permis de penser, à la suite des différents auteurs et notamment de TAYLOR (1932), que la présence de cette membrane péritrophique tubulaire favorise l'évolution, la multiplication et la mise en réserve des parasites et, partant, accroît et prolonge, chez l'insecte infecté, les possibilités de transmission.

B. — Membranes de délamination.

Nous avons passé en revue, dans le chapitre précédent, les différents travaux ayant porté sur la formation des membranes ou sacs péritrophiques élaborés par les femelles de Diptères Nématocères et Brachycères hématophages.

En ce qui concerne le rôle qu'il est possible d'attribuer à ces membranes de délamination dans leur rapport avec les parasites ingérés en même temps que le repas sanguin, c'est YAGUSINSKAYA (1940) qui, la première, a émis l'hypothèse que la membrane des femelles d'*A. maculipennis* pourrait avoir une influence non négligeable sur la transmission des hématozoaires. Par la suite, de nombreux auteurs se sont attachés à étudier

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

cette influence sur la transmission des Protozoaires (Hématozoaires, Flagellés) et des Métazoaires (Filaires essentiellement). Certains auteurs ont également estimé que la formation de cette membrane autour du repas sanguin pourrait intervenir dans la transmission des viroses Arbor.

1. EXEMPLES.

Ainsi que dans le paragraphe précédent, nous allons, dans un premier temps, développer dans le détail l'étude qui nous est apparue comme étant la plus complète et la plus représentative. Par la suite, nous exposerons les différentes observations qui en constituent le complément.

a. — Transmission d'*Onchocerca volvulus* Leuck. (Nématode, Filarioidea) par *Simulium damnosum* :

Nous avons vu dans un chapitre précédent que la membrane péritrophique élaborée par la femelle de *S. damnosum* après chaque repas sanguin était complètement formée 30 minutes après l'ingestion de ce repas, emprisonnant ainsi complètement la masse sanguine (cf. fig. 5).

LEWIS (1953), à partir de femelles de cette espèce gorgées sur captureurs onchocerciens, a pu effectuer les observations suivantes (fig. 16, A à D) :

- les microfilaires ingérées en même temps que le repas sanguin sont entraînées avec celui-ci dans l'intestin moyen postérieur (partie abdominale) ;
- la membrane péritrophique, élaborée immédiatement, emprisonne donc les microfilaires ;
- celles-ci ont tendance à se concentrer à la périphérie de la masse sanguine mais l'auteur, sur plusieurs milliers d'examen, n'a jamais pu observer de microfilaires franchissant la membrane péritrophique ;
- dans certains cas d'infestations particulièrement lourdes (une femelle de *S. damnosum* peut ingérer un millier de microfilaires en un seul repas de sang d'environ un millimètre cube), le mouvement intense de celles-ci empêche la formation de la membrane péritrophique. Il est alors possible de retrouver ces microfilaires, ainsi que le sang, jusque dans l'intestin postérieur et le rectum.

Personnellement, nous avons pu dénombrer plus de 600 microfilaires à l'intérieur d'une membrane parfaitement intacte ;

- les microfilaires emprisonnées, n'ayant plus le pouvoir de franchir la membrane péritrophique, se voient donc dans l'impossibilité absolue de terminer leur cycle (2). L'auteur a pu, en effet, observer que des microfilaires vivantes pouvaient être mises en évidence jusqu'à 24 heures après le repas sanguin, mais que la grande majorité d'entre elles mouraient plus tôt.

Nous avons personnellement eu la possibilité de vérifier ces observations : les microfilaires meurent en grande majorité dans les 24 heures qui suivent le repas sanguin.

Etant donné que ces parasites emprisonnés sont irrémédiablement condamnés, il est donc nécessaire, afin que la transmission puisse être assurée, qu'un certain nombre d'entre eux échappent à cette membrane.

En effet, LEWIS a montré que toutes les microfilaires ingérées en même temps que le repas sanguin ne sont pas entraînées par celui-ci dans la partie abdominale de l'intestin moyen. Un certain nombre d'entre elles restent, soit dans l'œsophage, soit dans l'intestin moyen antérieur (fig. 16) échappant ainsi à l'emprisonnement. Ces microfilaires « retardataires » gagnent ensuite l'intestin moyen postérieur après que la membrane soit complètement formée. Elles se trouvent ainsi nécessairement dans l'espace

(2) Citons toutefois ici l'observation de nos collègues O. BAIN et B. PHILIPPON (en cours de rédaction) qui ont pu voir une microfilaire d'*O. volvulus* bien vivante traverser la membrane péritrophique d'une femelle de *S. damnosum*. Il s'agit cependant ici d'un cas tout à fait exceptionnel (membrane péritrophique défectueuse, passage du parasite avant la formation complète de cette membrane ?)

FONCTIONS

péritrophique et ont donc la possibilité, par franchissement de la paroi intestinale, de gagner l'hémocèle de leur hôte et de poursuivre leur évolution : formes en saucisse dans les muscles thoraciques, puis stades infestants dans la tête, prêts à être retransmis lors d'un repas sanguin ultérieur.

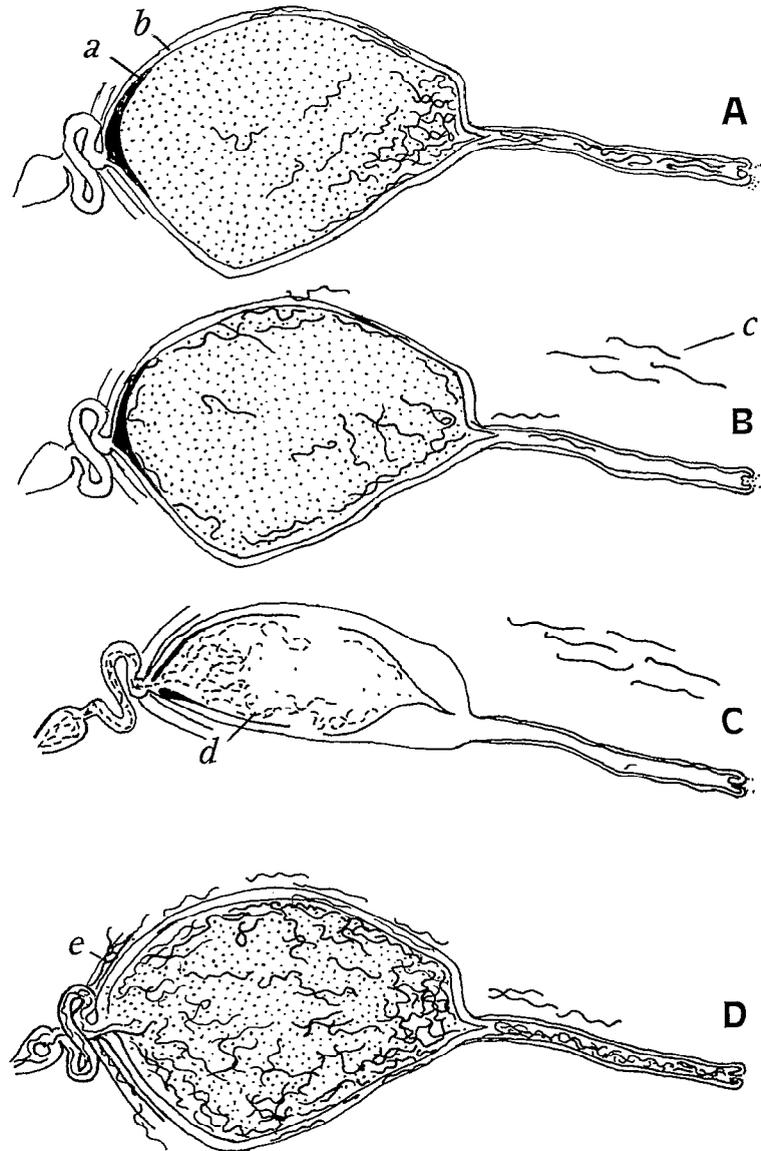


FIG. 16. — Coupes longitudinales schématiques de l'intestin de *Simulium damnosum* (femelle) montrant la répartition des microfilaries d'*Onchocerca volvulus* ;

A : immédiatement après un repas sanguin ;

B : quelques heures après ce repas ;

C : 36 heures après ;

D : immédiatement après un repas très infesté ; d'après LEWIS, 1953.

DUKE et LEWIS, en 1964, renouvellent cette expérimentation et arrivent à la conclusion que le nombre de microfilaries échappant à l'emprisonnement n'est en relation directe ni avec le nombre total des microfilaries ingérées, ni avec le volume de la masse sanguine absorbée. Ils écrivent : « In individual flies dissected 6-10 hours

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

after the bloodmeal, the proportion of microfilariae found outside the peritrophic membrane varied from 0,00 to 0,96 but, as can be seen from the text-figure, there was no correlation between the number ingested and the proportion that avoided the peritrophic membrane. »

Ces remarquables études de LEWIS (1953) et de DUKE et LEWIS (1964) nous montrent que la membrane de délamination, emprisonnant un certain nombre de microfilaries qui n'ont donc plus la possibilité de poursuivre leur évolution dans leur hôte intermédiaire, diminue le potentiel de transmission de la femelle infestée.

Dans l'état actuel de nos connaissances, quelle importance est-il possible d'attribuer à ce phénomène limitant ?

Les études complémentaires effectuées par DUKE et LEWIS (*loc. cit.*) montrent (fig. 17) que, lorsque le nombre moyen de parasites ingérés par les femelles est de 17,37 microfilaries par repas sanguin, 44 % (7,10) seulement esquivent la membrane péritrophique et ont la possibilité de poursuivre leur cycle. De ces dernières microfilaries, 91 % le terminent effectivement. Il est donc possible de conclure de cette première observation que la membrane péritrophique constitue, chez la femelle de *S. damnosum*, le principal facteur intrinsèque limitant le nombre de microfilaries d'*O. volvulus* terminant effectivement leur cycle.

Notre travail personnel sur *S. damnosum* et la transmission de l'Onchocercose humaine ne nous a pas amené à entreprendre une étude aussi précise que celle de LEWIS et DUKE ; nous mentionnerons simplement ici qu'il nous a été donné de dénombrer jusqu'à 600 microfilaries dans l'intestin moyen de femelles lourdement infestées, alors que le maximum de formes en saucisse (formes larvaires situées dans les muscles thoraciques et succédant immédiatement aux microfilaries ingérées) n'a jamais dépassé 32 ; ces résultats tendraient donc à confirmer la conclusion ci-dessus.

Séries	Nombre de Femelles	Repas sanguin		Observations			Moyenne géométrique du nombre de parasites par femelles
		Source	Date	Temps après le repas sanguin	Stade du Parasite	Localisation du Parasite	
A	78	Onchocercarien	5-15 IV-63	6-10 heures	Microfilaire	Endotrophique, péritrophique, endo et péritrophique	8,56 7,10 17,37
B	96	»	21-22 V-63	1-3 minutes	Microfilaire	Totalité de l'intestin	15,93
C	99	»	19-20 V-63	1-3 minutes	Microfilaire	Intestin moyen postérieur plus abdomen	9,60
D	103	»	18-30 IV-63	6-7 jours	Microfilaries infestantes	Partout dans la femelle, principalement dans le proboscis et la tête	6,61
E	123	Capturateur non onchocercarien	18-4 8V-63	6-7 jours	Microfilaries infestantes	Partout dans la femelle, principalement dans le proboscis et la tête	0,12

FIG. 17. --- Résultats obtenus à partir de femelles de *S. damnosum* gorgées sur onchocercarien ; d'après DUKE et LEWIS, 1964.

FONCTIONS

Il convient cependant de mentionner ici que toutes les flaires effectuant leur cycle chez les insectes n'obéissent pas à la règle ci-dessus. ESSLINGER écrit en effet, en 1962 : « Microfilariae of *Brugia pahangi* readily penetrate the peritrophic membrane of *Anopheles quadrimaculatus* in its early stage of development ; the situation in this vector is very different from that of *Simulium damnosum* in which the peritrophic membrane actually prevents the migration of the microfilariae of *Onchocerca volvulus*. »

b. — Transmission de *Leishmania donovani* par les Phlébotomes :

Cette étude, réalisée par FENG en 1951, avait pour but principal de tenter d'expliquer la différence constatée entre *Phlebotomus chinensis* et *Phlebotomus mongolensis* concernant la transmission de *Leishmania donovani* ; *P. chinensis* possède en effet un pouvoir de transmission nettement plus élevé que la seconde espèce.

En ce qui concerne l'influence de la membrane péritrophique l'auteur a pu observer, ainsi que nous l'avons déjà mentionné dans un chapitre antérieur que :

— chez *P. mongolensis*, la membrane se forme de manière absolument identique à ce que nous avons précédemment décrit pour *S. damnosum* ; les flagellés n'ont donc la possibilité de regagner la partie antérieure de l'intestin moyen, où ils effectuent leur évolution, que pendant le court moment qui précède la formation de cette membrane autour du repas sanguin qui est, lui, localisé dans la partie postérieure de ce mésentéron ;

— chez *P. chinensis*, par contre, la membrane se forme dans les mêmes conditions, mais se désintègre à partir du troisième jour après sa formation ; les flagellés emprisonnés ont alors la possibilité, lorsqu'ils sont encore vivants, de rejoindre à leur tour la partie antérieure de l'intestin moyen. Le nombre des parasites, ainsi accru, permet de réaliser dans la région proventriculaire, un « blocage » plus rapide de celui-ci (3), donc une transmission plus efficace.

Cette comparaison, entre le mode de formation de la membrane péritrophique chez les femelles de deux espèces qui possèdent un potentiel de transmissibilité nettement différent, nous permet d'émettre la même conclusion que pour l'exemple précédent :

La membrane péritrophique, lorsqu'elle englobe *totale*ment et de manière *permanente* le repas sanguin, limite considérablement le nombre de parasites susceptibles de poursuivre leur cycle chez l'hôte intermédiaire. Cet exemple nous montre en outre que cette limitation n'est pas uniquement réservée aux Métazoaires mais se retrouve également pour les Protozoaires.

c. — Transmission de *Plasmodium gallinaceum* Brumpt par *Aedes aegypti* L. :

Nous avons vu que la femelle d'*A. aegypti* élabore, autour du repas sanguin qu'elle ingère, une membrane qui enrobe complètement celui-ci. Cette membrane, d'abord molle, se solidifie progressivement (cf. BERTRAM et BIRD, 1961). STOHLER (1957) dans une étude sur le cycle de *P. gallinaceum* chez cet Insecte, a effectué les observations suivantes :

- les gamétocytes ingérés avec le sang se transforment immédiatement en gamètes qui fusionnent rapidement pour donner un zygote ; celui-ci, d'après l'auteur, se transformerait par la suite en ookinète ;
- certains ookinètes seraient formés avant que la membrane péritrophique ne soit complètement solidifiée ; ils auraient donc la possibilité d'effectuer leur migration vers la membrane basale et de poursuivre leur cycle ;
- une proportion importante de ces ookinètes ne se formerait qu'après que cette membrane se soit solidifiée et n'aurait donc plus la possibilité de franchir celle-ci.

A l'appui de ces observations, l'auteur constate en effet que le nombre de kystes qui se forment sous la paroi intestinale est sans commune mesure avec le nombre

(3) SMITH et coll. (1939) ; SWAMINATH et coll. (1942).

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

de gamétocytes ingérés ; il estime donc que la membrane péritrophique constitue un facteur limitant le nombre de parasites ayant la possibilité de poursuivre leur cycle.

Cette dernière constatation (différence existant entre le nombre de parasites ingérés et la quantité de kystes formés) nous permet donc, malgré l'interprétation erronée concernant les ookinètes, de considérer que la membrane péritrophique de la femelle d'*A. aegypti* constitue, lorsqu'elle est entièrement formée, un obstacle au passage des zygotes de *P. gallinaceum* situés à l'intérieur de la masse sanguine.

d. — Transmission de plusieurs souches de virus par *Aedes aegypti* :

A la suite des différents travaux cités ci-dessus, certains auteurs ont pensé que l'obstacle constitué par la membrane péritrophique pourrait expliquer la diminution considérable des infections virales lors de leur passage chez les Arthropodes.

C'est ainsi que BOORMAN (1960), travaillant sur la transmission des virus « Uganda S », fièvre jaune et « Semliki forest », constate que 99,9 % des virus restent dans l'intestin moyen des femelles d' *A. aegypti* soumises à l'expérimentation. L'auteur, se référant alors aux travaux de STOHLER, conclut que la membrane péritrophique serait responsable de cette énorme diminution. Cependant, BERTRAM et BIRD, en 1961, reprennent l'expérimentation dans le détail, mais cette fois en se rapprochant le plus possible des conditions naturelles. Ils discutent des conclusions de BOORMAN et écrivent : « CHAMBERLAIN et SUDIA (1961), while conceding some significance to the peritrophic membrane as a factor in the "gutbarrier" to virus infection of mosquitoes, emphasize other mechanisms. »

« Our electron microscopy studies do not resolve these issues but it seems of interest that the peritrophic membrane is already a substantial diffusion of dense, amorphous material within half-an hour of a blood-meal and, notably, still has this appearance, although perhaps denser at 2 hours. Increasing density with time could alone, presumably, suffice to prevent quite quickly that contact of virus and epithelium crucial to invasion on the gut ; this would support BOORMAN's suggestion. »

« On the other hand, his results are from mosquitoes infected through a membrane on mixtures of heparinated mouse blood and mouse-brain viruses. This may be an important consideration. »

Donc, sans vouloir écarter définitivement les conclusions de BOORMAN, les auteurs estiment toutefois que les expérimentations effectuées ne permettent pas de conclure de manière absolue. Ils ajoutent, en effet, à l'issue de leurs propres observations : « The present paper shows that the response of the midgut cells to a natural blood-meal from a mammal host is elaborate, and secretion to form the peritrophic membrane particularly rapid and copious. Until it is shown that artificial feeding mixtures only partially of blood do not critically modify, or interfere with, the formation of the membrane, or other early physiological responses of the cells, some caution seems necessary before accepting that the fate of virus, as interpreted by BOORMAN, from mosquitoes infected from abnormal viruses media, is necessarily applicable to virus in mosquitoes infected naturally from viraemic hosts. »

2. CONCLUSIONS.

Les différents exemples présentés ci-dessus nous permettent de conclure que, à l'exception des virus et de certaines filaires, le sac péritrophique élaboré par les femelles de Diptères Nématocères et Brachycères après chaque repas sanguin joue un rôle limitant très important dans la transmission des organismes ingérés. Ainsi que nous le montre le travail de FENG (*loc. cit*) il est cependant nécessaire que cette membrane enrobe entièrement la masse sanguine, et ceci assez longtemps pour que les parasites emprisonnés meurent avant qu'elle ne se déchire.

Est-il possible de généraliser ce rôle à tous les Diptères hématophages présentant ce type de membrane ? Seules, des études complémentaires portant sur d'autres parasites et d'autres espèces vectrices pourraient évidemment fournir une réponse à cette question ; à ce propos, nous présentons ci-dessous une étude effectuée récemment (1961)

FONCTIONS

par RAMACHANDRAN, JIMENEZ et EDESON sur la transmission de *Brugia malayi* (Filarioidea) par différentes espèces (ou différentes souches) de moustiques.

Ces auteurs ont constaté que :

— chez *Mansonia uniformis*, 24 heures après l'ingestion de sang, 90 % des microfilaires ingérées avec celui-ci ont gagné les muscles thoraciques, 5 % restant dans le caillot (« clot » des auteurs), à l'intérieur de l'estomac ;

— chez deux souches d'*Aedes aegypti* (souche « Liverpool », considérée comme vecteur moyennement efficace, et souche « Malaya », vecteur non efficace dans les conditions expérimentales), plus de 50 % des microfilaires ingérées sont prises au piège dans le caillot sanguin. Ils concluent : « The failure of many of the microfilariae to escape from the stomach of *A. aegypti* may be one reason why this species is not a very efficient vector of *B. malayi*. This failure to escape may be due to the rapid clotting of the blood in the stomach of the mosquito which may be attributed to the absence of an anti-coagulant factor in this species, as shown by KARTMAN (1953). »

Les auteurs ne font donc aucune allusion à l'existence d'une membrane péritrophique, qui existe cependant chez cette espèce, ainsi que le montrent les deux derniers exemples présentés dans ce paragraphe ; il est cependant vraisemblable que c'est cette membrane qui est responsable de la diminution considérable des microfilaires de *B. malayi* chez *A. aegypti*.

Ce nouvel exemple nous permet de conclure que la membrane péritrophique constitue certainement un des facteurs limitants les plus importants dans la transmission des parasites par les femelles hématophages appartenant aux deux premiers sous-ordres de Diptères.

Nous estimons d'autre part que tout travail portant sur la transmission d'un quelconque parasite par ces femelles doit faire une place prépondérante à l'étude de ce facteur primordial.

CONCLUSION GÉNÉRALE

La première partie de ce travail ne constituant en quelque sorte qu'une introduction, c'est donc au second chapitre que nous allons consacrer cette conclusion générale.

Nous avons pu voir que chacun des exemples successivement présentés constitue une preuve de l'influence considérable que possède la membrane péritrophique sur le cycle des parasites ingérés par l'Insecte.

D'autre part, en ce qui concerne leur rôle respectif à l'égard de ceux-ci, il existe une différence fondamentale entre les membranes de sécrétion provenant du proventricule et les membranes ou sacs péritrophiques élaborés par l'ensemble des cellules de l'intestin moyen.

Membranes de sécrétion : les différents exemples présentés montrent très clairement que ce type de membrane offre un abri certain aux parasites qui se sont réfugiés dans l'espace péritrophique. Ceux-ci échappent ainsi à l'entraînement et à l'évacuation prématurée provoqués par la progression, vers le rectum, du contenu intestinal. Ils ont alors, dans cet espace, la possibilité de se multiplier, de poursuivre leur évolution et, par la suite, de progresser :

— Dans le cas d'une évolution postérograde, vers l'intestin postérieur où ils sont ensuite libérés, *après complète évolution*.

— Dans le cas d'une évolution antérograde, vers le proventricule. Ils regagnent alors l'espace endotrophique, puis l'œsophage et différents organes céphaliques (glandes salivaires, pièces buccales, etc...) pour être ensuite retransmis, *après complète évolution également*, lors d'un repas ultérieur. L'existence de ce premier type de membrane constitue donc un facteur *favorisant* le cycle parasitaire et augmente les potentialités vectrices des Insectes qui en sont pourvus (Diptères Cyclorrhaphes, notamment).

Membranes de délamination : les observations effectuées par les différents auteurs ont montré avec une grande précision que ces membranes, lorsqu'elles *englobent complètement* le repas sanguin, emprisonnent une proportion importante des parasites ingérés en même temps que celui-ci. Ces parasites n'ayant plus la possibilité de continuer leur évolution chez l'Insecte, il est donc permis d'estimer que ce type de membrane constitue un facteur *limitant* le cycle parasitaire, qui diminue, de façon parfois considérable, le pouvoir vecteur des Insectes qui le présentent (femelles de Diptères Nématocères et Brachycères).

On peut donc estimer que le rôle des membranes péritrophiques à l'égard des parasites est totalement différent, voire diamétralement opposé, selon qu'il s'agit d'une membrane de sécrétion ou d'une membrane (ou sac) de délamination, ceci étant par ailleurs sans relation d'aucune sorte avec le type de parasite envisagé (Protozoaire ou Métazoaire).

En conclusion, les membranes péritrophiques possèdent un rôle extrêmement important à l'égard des parasites effectuant leur cycle chez les Insectes et, d'une manière plus générale, chez les Arthropodes qui en sont pourvus.

Les observations concernant ce rôle, bien que relativement nombreuses, mériteraient d'être poursuivies et étendues et nous estimons que toute étude portant sur la transmission d'un parasite et sur le cycle de ce parasite chez un Arthropode, devrait obligatoirement tenir compte de l'existence éventuelle, chez celui-ci, d'une membrane péritrophique, ainsi que du type de cette membrane.

CONCLUSION GENERALE

RÉSUMÉ

Le présent article constitue une synthèse bibliographique des connaissances acquises sur les membranes péritrophiques élaborées par les Arthropodes.

La première partie de ce travail est consacrée aux généralités sur les membranes. Elle comprend tout d'abord un rappel des premiers travaux consacrés à ce sujet particulier, rappel qui permet d'emblée de différencier deux types de membranes : les membranes de sécrétion et les membranes de délamination.

En ce qui concerne le premier type de membranes, le processus de sécrétion, le rôle de la valvule cardiaque, la vitesse de sécrétion et de cheminement dans l'intestin ainsi que les modalités d'élimination, sont successivement passés en revue. Il apparaît que la membrane de sécrétion est issue d'un anneau de cellules proventriculaires d'origine endodermique.

Les membranes ou sacs péritrophiques de délamination sont élaborées par l'ensemble de la paroi de l'intestin moyen. Elles sont formées périodiquement, lors de chaque repas sanguin dans le cas des femelles de Diptères Nématocères et Brachycères hématophages. Elles sont rejetées en même temps que les résidus de ces repas.

Une étude comparative de trois sous-ordres de Diptères permet de constater que les larves possèdent toujours une membrane de sécrétion. Par contre, les imagos présentent une différence fondamentale :

— pour les Cyclorrhaphes, la membrane est tubulaire et issue des cellules proventriculaires (sécrétion) ;

— pour les Nématocères et les Brachycères, la membrane est élaborée par l'ensemble des cellules du mésentéron (délamination).

Le premier chapitre se termine par une étude de la structure ultra-microscopique et de la composition chimique des membranes péritrophiques. Les membranes de sécrétion possèdent une structure fibrillaire, très peu différenciée. A l'inverse, les membranes de délamination possèdent une structure réticulée, à l'exception des membranes élaborées par les femelles de Diptères Nématocères et Brachycères hématophages qui restent peu différenciées malgré leur origine holo-mésentérique. Du point de vue de la composition chimique, tous les auteurs s'accordent pour constater que les membranes péritrophiques sont composées de chitine et de protéine.

Le deuxième chapitre de ce travail est consacré aux fonctions qu'il est possible d'attribuer aux membranes péritrophiques. Il est séparé en deux parties :

— rôles à l'égard de la nutrition et la digestion ;

— rôles à l'égard des parasites.

En ce qui concerne les différents rôles à l'égard de la nutrition et de la digestion des aliments ingérés, les auteurs accordent la priorité à la protection qu'offre cette membrane à la paroi de l'intestin moyen : protection mécanique contre les particules solides ingérées avec la masse alimentaire, mais également protection contre certaines substances toxiques.

La plupart des auteurs s'accordent également pour estimer que la membrane péritrophique pourrait fonctionner comme une membrane filtrante située entre le contenu intestinal, qu'elle englobe, et l'espace péritrophique dans lequel ne passeraient que certaines substances.

Les membranes de sécrétion joueraient aussi un rôle régulateur des échanges digestifs tandis que les membranes ou sacs de délamination constitueraient un réservoir permettant le relâchement des sphincters situés aux deux extrémités de l'intestin moyen.

La deuxième partie du second chapitre est consacrée aux rôles des membranes péritrophiques à l'égard des parasites ingérés, et, ici encore, il est nécessaire de faire une différence selon qu'il s'agit des membranes de sécrétion ou des sacs de délamination.

En ce qui concerne le premier type de membranes, elles obligent, certes, les parasites à les contourner afin de gagner l'espace péritrophique où ils effectuent leur développement. Mais elles constituent par la suite un tel abri contre la progression du

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

contenu intestinal qu'il est permis d'estimer que la présence de ces membranes accroît les possibilités de transmission.

Par contre, les observations ont montré, avec une grande précision, que les membranes ou sacs de délamination, lorsqu'elles englobent complètement le repas sanguin, emprisonnent une proportion importante des parasites ingérés. Ces parasites n'ayant plus la possibilité de continuer leur évolution chez l'Insecte, il est permis d'estimer que ce type de membrane constitue un facteur limitant le cycle parasitaire et diminue, de ce fait, le pouvoir vecteur des Insectes qui en sont pourvus.

SUMMARY (1)

The present article constitutes a bibliographic synthesis of knowledge acquired on peritrophic membranes grown by Arthropods.

The first part of this work deals with general characteristics of membranes and includes, first, a review of earlier studies on this particular subject, which permits at once to differentiate two types of membranes, i.e.

- secretion membranes and
- delamination membranes.

Regarding the former type of membranes, the secretion process, the role of the proventriculus, the speed of secretion and intestinal transit, as well as the elimination process, are successively reviewed. It appears that the secretion membrane grows out of a ring of proventricular cells of endodermic origin.

The delamination membranes or peritrophic sacs are grown by the whole of the midgut wall. They are periodically formed at each blood-meal in the case of Diptera Nematocera and Brachycera haematophagous females. They are rejected together with the residues of these meals.

A comparative study of three Diptera suborders shows that while larvae always have a secretion membrane, the imagos present a fundamental difference :

- in Cyclorrhapha, the membrane is tubular and issued from the proventricular cells (secretion) ;
- in Nematocera and Brachycera, the membrane is grown by the whole of the mesenteric cells (delamination).

The first chapter closes with a study of the ultramicroscopic structure and chemical composition of the peritrophic membranes. The secretion membranes have a fibrillar, little differentiated structure. Conversely, the delamination membranes have a reticular structure, except in the case of Diptera Nematocera and Brachycera haematophagous females, the membranes of which are little differentiated in spite of their holomesenteric origin. As to the chemical composition, all authors are agreed that the peritrophic membranes consist of chitin and protein.

The second chapter of this work deals with the functions which may be ascribed to the peritrophic membranes ; it consists of two parts :

- roles with regard to nutrition and digestion ;
- roles with regard to parasites.

Concerning the different roles in connexion with nutrition and digestion of ingested foods, the authors give priority to the protection afforded by this membrane to the midgut wall : mechanical protection against solid particles ingested with the food, but also protection against certain toxic substances.

Most authors are also agreed in assuming that the peritrophic membrane might function like a filtering membrane situated between the intestinal content which it encloses, and the peritrophic space through which only certain substances would pass.

(1) Cette traduction a été réalisée par M. Onno PLUG ; je l'en remercie vivement.

BIBLIOGRAPHIE

The secretion membranes would also play a regulating role in the digestion exchanges while the delamination membranes or sacs would constitute a container permitting the relaxing of the sphincters on either side of the midgut.

The second part of the second chapter deals with the roles of the peritrophic membranes with regard to ingested parasites and here again, it is necessary to differentiate between secretion membranes and delamination sacs.

Regarding the former, while they do force the parasites to move around them in order to reach the peritrophic space when they develop, they ultimately constitute such a shelter against the progression of the intestinal contents that one may assume their presence to enhance rather than reduce the possibility of transmission. However, observation has shown with great accuracy that the delamination membranes or sacs, when they completely enwrap the bloodmeal, also imprison a substantial proportion of ingested parasites.

The latter being deprived of the possibility to complete their evolution in the insect, one may assume that this membrane actually constitutes a limiting factor to the parasite cycle, thereby reducing the vectorial power of those insects in which they are found.

BIBLIOGRAPHIE

- ADLER (S.) et THEODOR (O.), 1926. — The mouth-parts, alimentary tract, and salivary apparatus in the female of *Phlebotomus papatasi*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 20 : 109.
- AUBERTOT (M.), 1932 a. — Origine proventriculaire et évacuation continue de la membrane péritrophique des larves d'*Eristalis tenax*. *C.R. Soc. Biol.*, 111 : 743-45.
- AUBERTOT (M.), 1932 b. — Les sacs péritrophiques des larves d'*Aeschna*. *C.R. Soc. Biol.*, 111 : 746-48.
- AUBERTOT (M.), 1932 c. — Sur le proventricule des larves de Diptères Nématocères. *C.R. Soc. Biol.*, 111 : 1005-7.
- AUBERTOT (M.), 1934. — Recherches sur les péritrophiques des Insectes. *Thèse Sciences, Nancy*, 357 pages.
- AUBERTOT (M.), 1938. — La membrane péritrophique. *Arch. Zool. expt. gen.*, 79 : 49-57.
- BARENDRECHT (G.), 1941. — The alimentary canal of *Contarina torquens* de M., with special reference to the hindgut. *Arch. Neer. Zool.*, 5 : 359-75.
- BAKER (J. R.) et ROBERTSON (D. H. H.), 1957. — An experiment on the infectivity to *Glossina morsitans* of a strain of *Trypanosoma rhodesiense* and a strain of *Trypanosoma brucei* with some observations on the longevity of infected flies. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 51 : 121-135.
- BERRETTA (L.), 1937. — Genesi della membrana peritrophica nell'intestino degli ortotteri. *Bull. Soc. Sc. Nat. Econ. Palermo*, 19 : 20-25.
- BERTRAM (D. S.) et BIRD (R. G.), 1961. — Studies on mosquito-borne viruses in their vectors. I. The normal fine structure of the midgut epithelium of the adult female *Aedes aegypti* L. and the functional significance of its modifications following a blood-meal. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 55 : 404-23.
- BLACKLOCK (D. B.), 1926. — The development of *Onchocerca volvulus* in *Simulium damnosum*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 20 : 1-46.
- BOISSEZON (P. de), 1930. — Biologie et Histologie de *Culex* (Diptera). *Arch. Zool. expt. gen.*, 70 : 281-431.
- BOORMAN (J.), 1960. — Observations on the amount of virus present in the haemolymph of *Aedes aegypti* infected with Uganda S, Yellow Fever and Semliki forest virus. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 54 : 362-65.

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

- BOWEN (V. T.), 1951. — The uptake and distribution of Barium 140 and Lanthanum 140 in larvae of *Drosophila repleta*. *J. Expt. Zool.*, 118 : 509-30.
- BUTT (F.H.), 1934. — Peritrophic membrane in *Sciara* (Diptera) and *Apis* (Hyménoptera). *Psyche*, 41 : 51-56.
- CAMPBELL (F. L.), 1929. — Detection and estimation of Chitin. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 22 : 401-26.
- CHATTON (E.), 1920. — La membrane péritrophique des *Drosophiles* et *Daphnies*. Génèse et rôle à l'égard des parasites intestinaux. *Bull. Soc. Zool. France*, 45 : 265-80.
- CHATTON (E.), 1932. — A propos du rôle de la membrane péritrophique des Glossines dans l'évolution du Trypanosome du crocodile, *Trypanosoma grayi* (*T. kochi*). *Bull. Soc. Path. exot.*, 25 : 575-77.
- CRAGG (F. W.), 1920. — Secretion and epithelial regeneration in the mid-intestine of *Tabanus*. *Indian J. med. Res.*, 7 : 648-63.
- DAY (M. F.) et BENNETT (M. J.), 1953. — Healing of gut-wounds in the mosquito *Aedes aegypti* and the leaf-hopper *Orosius argentatus*. *Austr. Jour. Biol. Sc.*, 6 : 385.
- DAY (M. F.) et WATERHOUSE (D. F.), 1953. — "Structure of the alimentary systems" et "Functions of the alimentary system", in ROEDER, *Insect Physiology*, John Wiley and sons Inc., New York, chap. 10 et 11, pp. 273 à 311.
- DOLMATOVA (A. V.), 1942. — The life-cycle of *Phlebotomus papatasi*. *Med. Parazit. (Mosk.)* 52 (en russe ; analyse in R.A.E., 1944, p. 50).
- DUKE (B. O. L.) et LEWIS (D. J.), 1964. — Studies on factors influencing the transmission of Onchocerciasis. III. Observations on the effect of the peritrophic membrane in limiting the development of *Onchocerca volvulus* microfilariae in *Simulium damnosum*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 58 : 83-88.
- ESSLINGER (J. H.), 1962. — Behavior of microfilariae of *Brugia pahangi* in *Anopheles quadrimaculatus*. *Am. J. trop. Med. Hyg.*, 11 : 749-58.
- FAIRBAIRN (H.), 1958. — The penetration of *Trypanosoma rhodesiense* through the peritrophic membrane of *Glossina palpalis*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 52 : 18-19.
- FAIRBAIRN (H.) et CULWICK (A. T.), 1950. — The transmission of the polymorphic Trypanosomes. *Acta tropica*, 7 : 19-47.
- FENG (L. C.), 1951. — The role of the peritrophic membrane in Leishmania and Trypanosome infections of Sand flies. *Peking Nat. Hist. Bull.*, 19 : 327-34.
- FOLSOM (J.) et WELLES (M.), 1906. — Epithelial degeneration, regeneration and secretion in the mid-gut of *Collembola*. *Science*, 23 : 633.
- FREYVOGEL (T. A.) et JAQUET (C.), 1965. — The prerequisites for the formation of a peritrophic membrane in Culicidae females. *Acta tropica*, 22 : 148-54.
- FREYVOGEL (T. A.) et STAUBLI (W.), 1965. — The formation of a peritrophic membrane in Culicidae. *Acta tropica*, 22 : 118-47.
- GAMBRELL (M.), 1933. — The embryology of the black-fly, *Simulium pictipes* Hagen. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 26 : 641-71.
- GRAHAM-SMITH (G. S.), 1934. — The alimentary canal of *Calliphora erythrocephala*. *Parasitology*, 26 : 176-248.
- HASEMANN (L.), 1910. — Structure and metamorphosis of the gut of *Psychoda* (Diptera). *Ann. ent. Soc. Amer.*, 3 : 277-308.
- HOARE (C. A.), 1931 a. — Studies on *Trypanosoma grayi*. III. Life-cycle in the tse-tse fly and in the crocodile. *Parasitology*, 23 : 449-81.
- HOARE (C. A.), 1931 b. — The peritrophic membrane and its bearing upon the life-cycle of *Trypanosoma grayi*. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 25 : 57-64.
- HOBSON (R. P.), 1931. — Studies on the nutrition of blow-fly larvae. *Jour. Expt. Biol.*, 8 : 109-123.

BIBLIOGRAPHIE

- HUBER (W.), 1954. — Die submikroskopische struktur des peritrophische membrane aus dem mitteldarm von *Geotrupes sylvaticus*. *Mitt. Schweiz. Entom. Ges.*, 27 : 277-79.
- HUBER (W.) et HAASER (C.), 1950. — Electron-Microscope study of the Peritrophic Membrane in *Dixippus marosus*. *Nature*, 165 : 397.
- LAGERMALM (G. B.), PHILIP (B.) et GRALEN (N.), 1950. — Occurrence of a Network in the excrement from the larva of the Clothes Moth. *Nature*, 166 : 484-85.
- LE BERRE (R.), 1966. — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Th., 1903 (Diptera, Simuliidae). *Mém. ORSTOM*, n° 17 : 204 pages, 38 fig., 3 pl.
- LESPERON (L.), 1937. — Recherches cytologiques et expérimentales sur la sécrétion de la soie. *Arch. Zool. expt. gén.*, 79 : 1-156.
- LEWIS (D. J.), 1950. — A peritrophic membrane in *Simulium damnosum*. *Nature*, 165 : 978.
- LEWIS (D. J.), 1953. — *Simulium damnosum* and its relation to onchocerciasis in the anglo-egyptian Sudan. *Bull. ent. Res.*, 43 : 598.
- MARTIGNONI (L.), 1952. — Die submikroskopische textur des peritrophische membrane von *Peridroma margaritosa* (Lepidoptera). *Mit. Schweiz. Entom. Ges.*, LT : 107-10.
- MEGAHED (M. M.), 1956. — Anatomy and histology of the alimentary tract of the female of the biting midge *Culicoides nubeculosus* Meig. *Parasitology*, 46 : 22-47.
- MERCER (E. H.) et DAY (M. F.), 1952. — The fine structure of the peritrophic membrane of certain Insects. *Biol. Bull.*, 103 : 384-94.
- MONTSHADSKY (A.), 1945. — On the mechanism of digestion in the larva of *Chaoborus crystallinus* Degeer. *Zool. Zhur.*, 24 : 98.
- MURGATROYD (F.) et YORKE (W.), 1937. — Studies on chemotherapy. XV. Observations on the loss of transmissibility by *Glossina morsitans* of *Trypanosoma grayi* maintained in an european laboratory. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 31 : 173.
- PEREZ (Ch.), 1912. — Observations sur l'histolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides (*Polistes gallica* L.). *Mem. Acad. R. Belge (Sc.)*, 8 : 1-101.
- PERFILIEV (P. P.), 1928. — Sur l'anatomie des Phlébotomes. *Bull. Soc. Path. exot.*, 21 : 159.
- RAJINDAR PAL, 1943. — On the Histological structure of the mid-gut of mosquitoes. *J. Malar. Inst. India*, 5 : 247-250 (analyse in R.A.E. 1945, p. 47).
- RAMACHANDRAN (C. P.), JIMENEZ (F.) et EDESON (J. F. B.), 1961. — Early stages in the development of *Brugia malayi* in different species of mosquitoes. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 5 : 2.
- RICHARDS (A. G.) et KORDA (F. H.), 1948. — Studies on Arthropod cuticle. H. Electron microscope studies of extrated cuticle. *Biol. Bull.*, 94 : 213-35.
- RIZKI (M. T. M.), 1956. — The secretory activity of the proventriculus of *Drosophila melanogaster*. *J. Expt. Zool.*, 131 : 203-21.
- ROEDER (K. D.), 1953. — Insect Physiology. John Wiley and sons Inc. New York, 1.100 pages. Chapitre 11 : Functions of the alimentary systems : rédigé par DAY (M. F.) et WATERHOUSE (D. F.).
- SMART (J.), 1935. — The internal anatomy of the black-fly *Simulium ornatum*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 29 : 161-70.
- STOHLER (H.), 1957. — Analyse des Infektions verkaufes von *Plasmodium gallinaceum* in darmes von *Aedes aegypti*. *Acta tropica*, 14 : 302-52.
- STRICKLAND (E. H.), 1913. — Parasites of *Simulium* larvae (Diptera). *Jour. Morphol.*, 24 : 43-105.

LES MEMBRANES PERITROPHIQUES CHEZ LES ARTHROPODES

- SUTTON (M. F.), 1951. — On the food, feeding mechanism and alimentary canal of Corixidae. *Proc. Zool. Soc. London*, 121 : 465-99.
- TAHIR BEY, 1929. — Recherches histo-physiologiques sur le tube digestif du ver à soie, au cours de la mue. *Bull. Hist. appl. Phys. Path. Lyon*, 6 : 361.
- TAYLOR (A. W.), 1932. — The development of west-Africa strains of *Trypanosoma gambiense* in *Glossina tachinoides* under normal laboratory conditions and at raised temperatures. *Parasitology*, 24 : 401-418.
- TCHANG YUNG TAI, 1929. — Sur l'origine de la membrane péritrophique dans l'intestin moyen des chenilles de Lépidoptères. *Bull. Soc. Zool. France*, 54 : 255-63.
- THORPE (W. H.), 1930. — The biology of the petroleum fly (*Psilopa petrolei* Coq.). *Trans. R. ent. Soc. London*, 78 : 331-34.
- WATERHOUSE (D. F.), 1953. — The occurrence and significance of the peritrophic membrane, with special reference to adult Lepidoptera and Diptera. *Austr. Jour. Zool.*, 1 : 299-318.
- WATERHOUSE (D. F.), 1954. — The rate of production of the peritrophic membrane in some Insects. *Austr. Jour. Biol. Soc.*, 7 : 59-72.
- WATERHOUSE (D. F.), 1957. — Digestion in Insects. *Ann. Rev. Entom.*, 2^e : 1-8.
- WIGGLESWORTH (V. B.), 1929. — Digestion in tse-tse fly. *Parasitology*, 21 : 288-321.
- WIGGLESWORTH (V. B.), 1930. — Formation of the peritrophic membrane in Insects. *Quart. Jour. Microscop. Sc.*, 73 : 593-616.
- WIGGLESWORTH (V. B.), 1931. — Digestion in *Chrysops silacea* Aust. (Diptera, Tabanidae). *Parasitology*, 23 : 73-76.
- WIGGLESWORTH (V. B.), 1961. — The Principles of Insect Physiology. London, Methuen and Co, 546 pages (5^e édition).
- WIJERS (D. J. B.), 1960. — The importance of the age of *Glossina palpalis* at the time of the infective feed with *T. gambiense*. *Publ. Comm. Tech. co-op. S.Sahara*, 41 : 319-20.
- WILDBOLZ, 1954. — Beitrag zur anatomie, histologie und physiologie der darmkanals der larve von *Melolontha melolontha* L. *Mitt. Schweiz. Entom. Ges.*, 27 : 193-240.
- YAGUSINSKAYA (L. W.), 1940. — Présence d'une membrane péritrophique dans l'estomac de la femelle d'*Anopheles maculipennis*. *Med. Parazit. (Mosk.)*, 9 : 601-2 (analyse in R.A.E., 1943, p. 54).
- YORKE (W.), MURGATROYD (F.) et HAWKING (F.), 1933. — The relation of polymorphic trypanosomes developing in the gut of *Glossina*, to the peritrophic membrane. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 27 : 347-54.