

INSTRUCTIONS POUR LA COMPOSITION

La Société royale des Sciences de Liège utilise désormais un système offset permettant la reproduction directe de textes dactylographiés sur feuilles type camera ready. Un tel procédé impose un certain nombre de contraintes.

Le texte est dactylographié par l'auteur sur des feuilles "gabarit" graduées fournies par l'imprimeur et ensuite réduit de 28%, respectant le format impression du Bulletin.

La feuille gabarit porte un cadre continu qu'il importe de ne jamais dépasser. Le trait discontinu vertical à droite indique la zone permettant d'achever la frappe d'un mot ou d'une syllabe. La dactylographie débute à la ligne verticale de gauche, sans marge. La frappe se poursuivra jusqu'au trait discontinu (ligne 42) en bas de page. Le trait discontinu médian facilite le centrage des titres et des formules.

La dactylographie peut être assurée par l'imprimeur (coût: de 260 f/page texte courant à 520 f/page texte mathématique). Dans ce cas, une épreuve sera soumise à l'auteur.

La frappe doit être bien marquée sur le document original, puisque le texte est réduit. Afin d'accroître l'homogénéité de la présentation, les auteurs sont invités à utiliser des machines électriques à sphères, à ruban carbone, de marque IBM (82, 82C, 196 ou 196C) ou similaires. Le caractère pourrait être PRESTIGE ELITE 72 pour le texte et LETTER GOTHIC pour les grands titres (espacement 12 ou à défaut 10 caractères au pouce). La frappe se fera à simple interligne (2 crans) pour les textes "littéraires" et à un interligne et demi (3 crans) pour les textes riches en symboles (mathématiques, etc) pour éviter le chevauchement de ces derniers (exposants et indices). Trois crans entre deux alinéas. Le(s) résumé(s) et la bibliographie sont tapés à interligne simple (2 crans).

Le titre et le nom des auteurs seront recomposés par l'imprimeur; il conviendra, en se fiant à la graduation du papier "gabarit", de respecter les espacements nécessaires avant et après le titre.

L'alinéa débutera en retrait de 5 signes (espacement 12) ou de 6 (espacement 10). Lorsque deux alinéas sont séparés par un titre important (Résultats, Discussion, ...), ménager trois interlignes (6 crans) avant et deux interlignes et demi (5 crans) après ce titre. Pour les autres titres, espacement minimum et caractères en italique (texte souligné une fois en typographie classique).

Les corrections limitées sont réalisées au vernis correcteur frais, très fluide et bien séché (ou au ruban "correctable" IBM 82C). Pour les corrections importantes, retaper tout le paragraphe sur feuille gabarit séparée en respectant le niveau et annexer au texte (travail de collage effectué par l'imprimeur). Toute remarque en marge au crayon bleu clair.

Caractères spéciaux: à indiquer au crayon de couleur bleue pâle sur l'emplacement. Le caractère définitif sera collé par l'imprimeur (2 frs par signe, à charge de l'auteur).

Les figures au trait peuvent être collées directement par l'auteur sur le texte dactylographié ou être remises à l'imprimeur sur feuille séparée avec indication du degré de réduction souhaité, mais alors le texte doit ménager l'espace blanc nécessaire à leur insertion. Dans les deux cas, les figures subiront une réduction supplémentaire de 28%. Les photographies peuvent également être reproduites.

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DU SYSTEME NERVEUX THORACIQUE D'UN MACHILIDE (INSECTE APTERYGOTE)

Jules BARLET

Key words : Nervous system, thorax, Machilid (Insecta Apterygota).

RESUME

Pour la première fois est analysé le système nerveux périphérique du thorax d'un insecte Aptérygote, un Machilide. Chez celui-ci la musculature des régions pleurales supra-coxales est beaucoup plus pauvre en éléments que celle connue chez différents Ptérygotes adultes ou larvaires : en conséquence le système nerveux de cet Aptérygote est plus simple que celui des Ptérygotes. Il est possible que le nerf paranotal des méso- et métathorax du Machilide soit homologue au nerf alaire antérieur des insectes ailés. Le système nerveux thoracique du Machilide est très différent de celui encore plus simple d'un Crustacé supérieur et montre quelques ressemblances avec celui d'un Stomatopode.

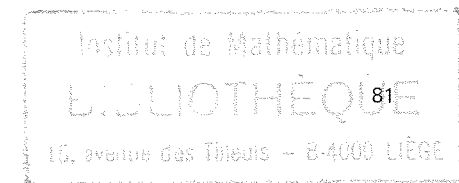
SUMMARY

This is the first analysis of the peripheral nervous system of the thorax of an Apterygotan Insect, namely a Machilid. In this Insect the musculature of the supra-coxal pleural regions is much poorer in elements than that known in different adult and larval Pterygota : consequently the nervous system of this Apterygotan is simpler than that of Pterygota. It is possible that the paranotal nerve of the meso- and metathorax of the Machilid is homologous with the anterior wing nerve of winged insects. The thoracic nervous system of the Machilid is very different from the still simpler system of the higher Crustacea but shows some resemblances with that of a Stomatopoda.

La musculature thoracique de nombreux types d'Insectes appartenant à différents ordres a fait l'objet d'un grand nombre d'études. Par contre peu de travaux ont été consacrés à l'anatomie générale du système nerveux de ce tagme alors qu'existent de nombreuses recherches sur le système nerveux de l'abdomen et des études très détaillées sur l'histologie des ganglions, sur le trajet des neurones, sur les terminaisons nerveuses dans les organes sensoriels et glandulaires.

Il semble que ce soit prématuré d'essayer de dresser un plan général du système nerveux thoracique. SCHMITT (1962) et GOUIN (1965) l'ont tenté. SCHMITT (p. 137 et 145) admet que les difficultés sont nombreuses. Par exemple le nombre de racines issues des ganglions d'un même insecte n'est pas nécessairement le même d'un segment

Présenté le 19 mars 1987.



à l'autre : deux racines individualisées dans un segment peuvent être fusionnées dans un autre et des neurones à fonctions identiques suivent parfois des trajets très différents et inattendus dans certaines anastomoses entre nerfs. De plus, un muscle peut être innervé par deux nerfs d'origines différentes. Dans une même espèce des variations peuvent exister d'un individu à l'autre (PARSONS, 1960, p. 149). Dans des espèces très voisines, si la musculature est quasi identique, il n'en est pas nécessairement de même pour l'innervation (SCHMITT, 1962, p. 151).

Dans leur tentative de dresser un plan général, SCHMITT et GOUIN se sont basés essentiellement sur les publications suivantes relatives au thorax : HOLSTE (1910 : *Dytiscus*), BADONNEL (1934 : *Psoques*), MAKI (1936 : *Chauliodes*), MARQUARDT (1939 : *Carausius*), JÖSTING (1942 : larve de *Tenebrio*), LA GRECA (1948 : *Anacridium*), WITTIG (1955 : *Perla*), SCHMITT (1959 : *Dissosteira*), PARSON (1960 : *Gelastocoris*), ALICATA (1962 : *Eyprocnemis*). Plus tard, MARKL (1966) a lui aussi tenté d'établir un plan général en comparant le système nerveux d'Hyménoptères supérieurs à celui connu chez d'autres insectes.

Dans la précédente énumération n'apparaît aucune recherche consacrée à l'anatomie générale du système nerveux thoracique d'un Aptérygote et à ma connaissance il n'y en a pas eu et cela me semble fort étonnant : dans cette sous-classe n'ont été étudiés que les ganglions céphaliques et sous-oesophagiens de Collembolés et de Lépismatides ainsi que l'aspect général de quelques chaînes ganglionnaires (HILTON, 1936) dont celle d'un Machilide qui a été figurée par OUDEMANS (1887) et dans laquelle on voit les principales racines nerveuses issues des ganglions mais pas leurs destinations précises.

C'est pour combler cette lacune que j'ai entrepris la présente recherche consacrée au système nerveux thoracique d'un Machilide, type d'Insecte Aptérygote très archaïque présentant plusieurs caractères crustacéens. J'ai étudié jadis les sclérites et la musculature thoraciques d'une espèce de ce groupe : *Lepismachilis y-signata* (BARLET, 1967) qui sera réutilisée ici. Le présent travail est très partiel et incomplet : je ne me suis pas intéressé à l'innervation de la musculature somatique mais uniquement aux principaux nerfs desservant les muscles des régions à la base des pattes que représente la figure 1 (1). Celle-ci est moins schématique que celles de 1967 dont la numérotation des éléments musculaires est ici réutilisée. Dans la réalité, les muscles sont plus serrés que dans la présente figure où ils ont été fort écartés pour plus de clarté. Les quelques fragments d'endosquelette qu'on y retrouve méritent un bref rappel. Aux méso- et métathorax des Machilides, la partie sclérifiée du pleuron est pourvue d'une énorme invagination cuticulaire endopleurale *ed* à large base se prolongeant par une sorte d'épine, le processus pleural *pp*. Ce dernier est enveloppé dans un fourreau *fp* dépendant de la partie furcale des endosternites. Ceux-ci, dans les trois segments sont des formations membraneuses non cuticulaires en relation avec la membrane basale. Comme l'ont montré les travaux de CARPENTIER (1946, 1949) les points d'attache au squelette externe des endosternites des Aptérygotes correspondent aux mêmes lieux morphologiques que les invaginations cuticulaires furcales et spinales des Ptérygotes.

Les endosternites des Machilides sont très compliqués et comportent de nombreuses lames et tigelles (voir BARLET, 1967) dont plusieurs ont été supprimées dans la fig. 1. Je n'ai représenté que l'attache furcale *f* (pas au métathorax), les doubles attaches spinales *a* et *l*, la tigelle anapleurale *h* et, au prothorax, la tigelle pleurale *p* qui aboutit sur la limite entre les restes des deux arcs primitifs, l'anapleure *ap* et la catapleure *cp*, visibles seulement dans ce segment (BARLET, 1950).

Passons maintenant à la description des principaux nerfs périphériques.

Comme l'écrivent SCHMITT (1959, pp. 308-309) et CAMPBELL (1961, p. 418), la numérotation des racines nerveuses et des nerfs qui en dérivent pose un problème puisqu'elle diffère d'un auteur à l'autre et que les insectes étudiés appartiennent à des groupes très divers. A l'exemple de BADONNEL dans son si remarquable travail sur les Psoques (1934, p. 155, note 1) ma numérotation sera personnelle. Autant que

(1) Réalisée comme d'habitude par Mme V. MAES, que je remercie vivement.

possible cependant, j'essayerai de comparer le système nerveux du Machilide à ceux déjà connus, surtout à ceux de Ptérygotes inférieurs (Blatte, Perlide, Acridiens) ou larvaires.

BADONNEL étudie d'abord le système nerveux du prothorax auquel il compare ensuite celui relativement semblable des deux segments suivants. Chez le Machilide la constitution du prothorax - sclérites et muscles - est tellement différente de celles des méso- et métathorax qu'il me semble préférable d'étudier d'abord le mésothorax qui est généralement le moins spécialisé des segments thoraciques (CAMPBELL, 1961, p. 404) et dont l'innervation est souvent la seule explorée par différents auteurs (voir p. ex. NIJENHUIS et DRESDEN, 1955 et CAMPBELL, 1961) ou étudiée en premier lieu (SCHMITT, 1959, p. 311).

Avant d'entamer la description, il convient d'attirer l'attention sur l'existence de la racine *i* issue soit d'un connectif *cn*, soit de l'extrémité antérieure d'un ganglion : elle innerve les muscles longitudinaux ventraux et correspond au nerf n° 8 de *Perla* (WITTIG, 1955) que plusieurs auteurs notent racine 1 et d'autres, nerf intercalaire.

La première racine mésothoracique A sort de l'avant du ganglion. Une première branche très importante A1 traverse proximale tout le segment obliquement vers le haut et l'arrière et innerve les muscles longitudinaux dorsaux. Du début de ce nerf A1 se détache la branche Aa qui rentre dans l'arrière du prothorax et s'y anastomose avec un nerf F3 dérivé de la racine prothoracique F. Plus distalement, la racine A émet deux branches : une antérieure A2 et une postérieure A3. La première monte vers les muscles longitudinaux dorsaux en passant extérieurement aux troncs trachéens postérieurs issus du premier stigmate. La seconde, A3, passe distalement par rapport aux muscles dorso-ventraux coxaux et pleuraux pour aboutir dans le muscle coxo-notal épiméral 102. Avant de s'incurver vers l'arrière, la branche A3 détache un nerf *np* qui entre dans le paranotum après avoir émis un nerf stigmatique (non représenté) : *np* est probablement un nerf sensoriel.

De la deuxième racine B + C sont issues cinq branches : dès sa sortie du ganglion, elle émet une minuscule fibre nerveuse B1 qui innerve le muscle coxo-spinal antérieur 86. Un peu plus distalement se détache le nerf C1 aboutissant dans les puissants muscles trochantéro-pleuraux 127 et 128. Plus loin, une branche B2 innerve les trochantéro-notaux et aboutit dans le muscle 64, le seul sterno-notal thoracique : celui-ci n'est en rien homologue aux puissants sterno-notaux antérieurs des insectes ailés puisqu'ici il sépare les massifs musculaires épisternaux et épimétraux. Ce type de muscle me paraît particulier aux Machilides. La dernière branche, B4, innerve les muscles pleuro-notaux épisternaux 113 et 114 puis le seul coxo-notal épisternal 101.

La troisième racine, D, est l'important nerf crural qui, chez tous les insectes, passe en avant de la furca *f* et innerve tous les muscles intrinsèques de la patte. Avant d'entrer dans la coxa, il émet deux branches : E1 et E2. La première aboutit dans les muscles qui tapissent la paroi postérieure de la coxa. La seconde innerve le seul coxo-pleural, le 136, du secteur épiméral (voir à son propos : BARLET, 1967, p. 155).

La quatrième racine, F, émerge près de la base du nerf crural D et innerve tous les dorso-ventraux épimétraux. D'abord l'énorme coxo-notal proximal 104 qu'après avoir traversé, elle donne deux branches, F1 et F2. La première aboutit dans le pleuro-notal 115 et la seconde, dans les coxo-notaux distaux 103 et 102. C'est probablement une de ses dérivations, F?, qui relie le sommet du coxo-notal 104 au pleuro-notal épisternal 114; son homologue métathoracique existe vraisemblablement mais n'a pas été représenté vu mon incertitude à ce sujet.

La cinquième racine, G, est un mince filet nerveux aboutissant dans le grêle coxo-spinal postérieur 87.

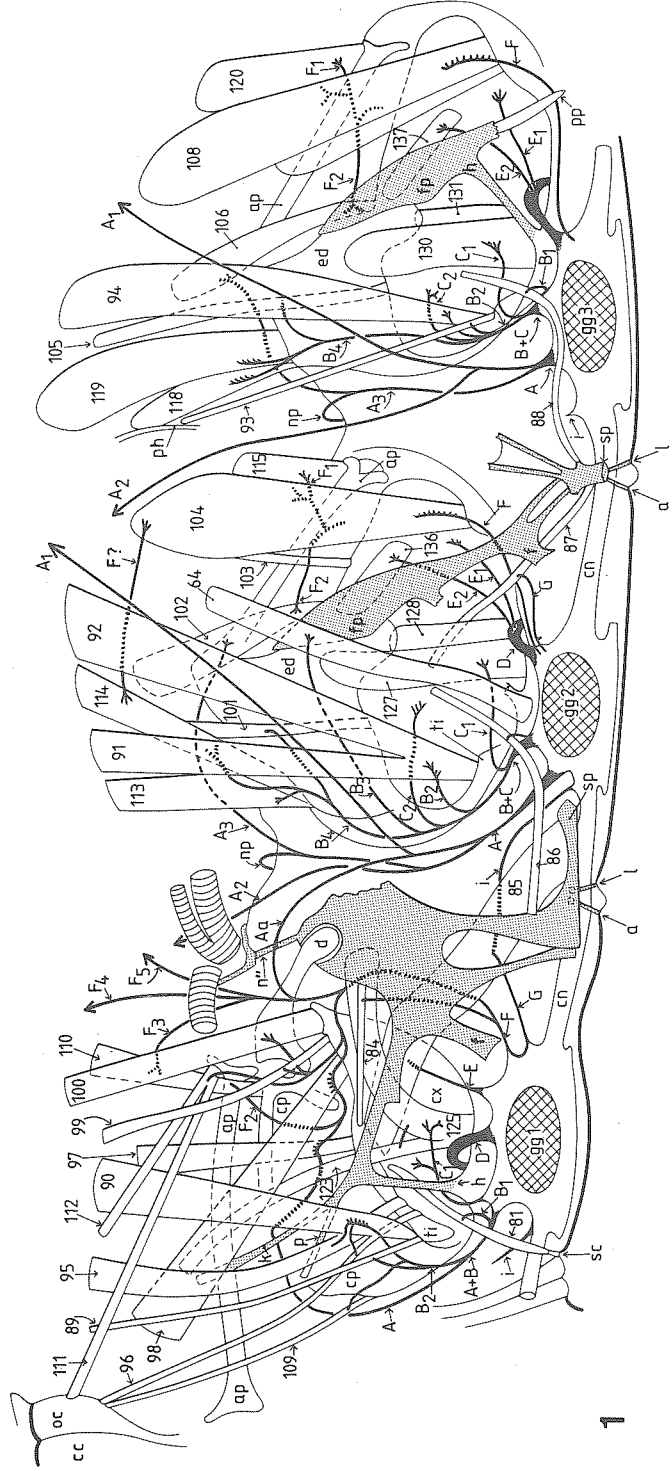
Dans le métathorax le système nerveux périphérique diffère quelque peu de celui du mésothorax. La première racine A n'émet pas de branche Aa : il n'y a donc pas d'anastomose avec le système nerveux postérieur du mésothorax. Par suite de l'absence d'un muscle homologue au sterno-notal mésothoracique 64 il n'y a pas de branche B3 issue de la racine B + C. De même l'absence d'un muscle coxo-spinal pos-

LEGENDE DE LA FIGURE

Schéma de la moitié droite du thorax de *Lepismachilis* vue par l'intérieur. Les tergites ne sont pas figurés. Sont représentés les principaux muscles à la base des pattes et leur innervation. L'endosternite métathoracique a été supprimé de même que la lame ondulée disséminatoire de l'endosternite mésothoracique. Les portions préservées des endosternites sont en grisé. Les nerfs sont représentés par les traits noirs plus ou moins épais. Les numéros des muscles sont repris d'un travail antérieur (BARLET, 1967).

ABREVIATIONS

Squelette externe : ap : arc anapleurale ou sclérite anapleurale - cc : capsule céphalique - cp : arc catapleurale ou sclérite catapleurale - cx : coxa - d : anapleurite postérieur prothoracique - ed : endopleure - is : intersternite - oc : sclérite occipital - ph : portion de phragma - pp : processus pleural.
 Endosquelette : a et l : doubles attaches spinales - f : pied furcal - fp : fourreau du processus pleural - h : attache anapleurale - k : tige notale prothoracique - n" : tige stigmatique prothoracique - p : tige pleurale prothoracique - sc : spina collaire - sp : région spinale des endosternites.
 Système nerveux : A, B, C, D, E, F, G : racines nerveuses et leurs branches - cn : connectif - gg : ganglion - i : nerf "intercalaire" - np : nerf paranotal.



térieur homologue au mésothoracique 87 a entraîné la disparition de la racine G. Par contre, le métathorax possède un muscle particulier reliant le fourreau endosternal à la ligne médioventrale du basisternite (BARLET, 1967, p. 134 et fig. 2 : n° 48) : non représenté, ici il reçoit un fin nerf issu de la racine D.

Dans le prothorax six racines sortent du ganglion de façon fort différente de celle observée chez les deux ganglions suivants. La numérotation que je leur ai attribuée tient compte de certaines homologues déjà perceptibles avec les racines et branches nerveuses du mésothorax.

La première, A + B, émet d'abord le grêle nerf B1 qui innerve le coxo-coxal antérieur B1 reliant les coxas gauche et droite du segment : en réalité, ce muscle est un coxo-spinal inséré médialement sur une spina collaire présente chez plusieurs Machilides mais indépendante du sternum dans la présente espèce (voir à ce sujet : BARLET, 1967, p. 143). Je l'ai cependant représentée ici pour plus de clarté : sc. Un peu plus distalement la première racine A + B se sépare en deux branches : B2 et A3. La première innerve les trochantino-notaux 89 et 90, le catapleuro-céphalique 109(1), puis le coxo-céphalique 96 et le coxo-notal épisternal 95. La seconde A3, contourne distalement tout le massif musculaire épisternal, passe au-dessus de la tigelle pleurale p et innerve d'abord le coxo-notal épiméral 97, puis le puissant coxo-notal postérieur 98.

La racine C, ici indépendante de B, innerve par sa branche C1 les muscles extrinsèques du trochanter (trochantéro-notal 123 et trochantéro-furcal 125) et par sa branche C2 les muscles trochantéro-coxaux antérieurs de la coxa.

La racine D, ou nerf crural, plonge directement dans la patte.

La racine E, ici indépendante de D, innerve le puissant coxo-spinal postérieur 85 et les trochantéro-coxaux postérieurs de la coxa.

La racine F a des prolongements plus compliqués qu'aux segments suivants. Une première branche F1 innerve le grêle coxo-furcal 81. La deuxième, F2, dessert les coxo-notaux postérieurs 97, 98, 99 et 100 et aussi le pleuro-notal épiméral 110. La troisième branche F3 est très longue et se termine dans le pleuro-notal épiméral 110. Au cours de son trajet elle est anastomosée avec la branche Aa provenant de la racine mésothoracique A. De F3 se détachent les branches F4 et F5 : la première innerve les muscles longitudinaux dorsaux prothoraciques et la seconde, ceux du mésothorax.

La racine G innerve le puissant coxo-spinal postérieur 85, concurremment avec la racine E et le nerf intercalaire i du mésothorax.

CONSIDERATIONS ET DISCUSSIONS

Plusieurs auteurs ont comparé en détail les systèmes nerveux thoraciques déjà connus d'eux chez les Ptérygotes (p. ex. WITTIG, 1955 - SCHMITT, 1959 et 1962 - MARKL, 1966). Il n'entre pas dans mes intentions de comparer étroitement à ceux-ci celui du Machilide, étudié ici dans ses grandes lignes, mais je me bornerai à émettre quelques réflexions sur certains points qui me paraissent intéressants.

Le système nerveux de la région "collaire" du Machilide est bien plus simple que celui décrit chez bon nombre de Ptérygotes. Le ganglion sous-oesophagien est entièrement contenu dans le segment labial de la tête et n'offre que peu de connexions avec le ganglion prothoracique. D'ailleurs comme le constate BITSCH (1963, p. 684) la région collaire des Machilides est peu développée. Contrairement à ce que montrent les Orthoptères, on n'y voit pas de muscles bien spécifiques. Personnellement, je n'en ai repéré que deux (1967, fig. 2 et p. 143 : 79 et 80), les suspenseurs du rein labial. Dans cette région ARGILAS (1941) a signalé deux nerfs intercalaires, i1 et i2, dont le rôle et la structure ont été analysées par BITSCH (pp. 679 à 683). Dans la présente fig. 1 le nerf intercalaire i du prothorax correspond à i2 d'ARGILAS et innerve les muscles longitudinaux ventraux. Le il, non figuré ici, dessert les muscles longitudinaux dorsaux comme le font certaines branches de la racine A des segments suivants.

(1) Ce muscle n'existe pas dans certaines espèces de Machilides.

Chez le Machilide, le nerf crural D passe en avant de la furca comme chez tous les autres insectes. Son nerf postérieur F passe aussi en avant de la furca aux méso-et métathorax mais est postérieur à la furca dans le prothorax alors que son homologue chez les Ptérygotes est antérieur à la furca dans les trois segments (p. ex. le n° 7 de *Perla*, WITTIG : 1955 - le n° IIIa de *Chauliodes*, MAKI : 1936).

La branche F5 de la racine prothoracique F offre un intérêt particulier, car, comme nous l'avons vu plus haut, elle innerve les muscles longitudinaux dorsaux du segment suivant. Je n'ai rien trouvé de comparable dans les travaux des autres auteurs sauf au métathorax de *Perla* (WITTIG, fig. 8 et 12) où une branche du nerf n°8 innerve les longitudinaux dorsaux du premier segment abdominal. Dans ces figures le premier ganglion abdominal est absent et il est vraisemblable, comme c'est très fréquent, qu'il est fusionné avec le ganglion métathoracique : la branche en question du nerf 8 appartiendrait alors au premier segment abdominal. La branche F5 du prothorax du Machilide évoque la situation existant chez le Chilopode *Lithobius* si remarquablement étudié par RILLING (1960) : dans les figures 12 et 13 de cet auteur les nerfs n°s 7 et 8 émergent de la partie postérieure du ganglion et innervent la musculature longitudinale non de leur segment mais du suivant. Dans le cas du Machilide, une étude histologique montrerait peut-être que F5 contient des fibres nerveuses provenant du mésothorax par la branche Aa de ce segment.

Pour homologuer des muscles de segments différents il ne serait pas prudent de se fier uniquement à l'innervation. Il y a cependant des cas où celle-ci, s'ajoutant à d'autres arguments, peut venir en aide comme ici dans l'exemple du coxo-notal épiméral prothoracique 97 et du coxo-notal épiméral mésothoracique 102 (homologue métathoracique : 106) : tous deux reçoivent un nerf antérieur A3 et une branche du nerf postérieur F et sont donc certainement homologues.

L'exemple dont question ci-dessus, avec bien d'autres (voir p. ex. WITTIG, 1955, fig. 10 à 14) nous montre qu'une branche d'une racine antérieure, p. ex. A3 qui contourne distalement tout le massif musculaire épisternal dans les trois segments, peut innerver un muscle de la région épimérale. L'inverse est aussi possible : le pleuro-notal épisternal mésothoracique 114 reçoit une ramification nerveuse, F ?, provenant de la racine postérieure F qui a traversé le coxo-notal épiméral 104. Ceci n'est pas en accord avec une constatation de LA GRECA (1948, p. 9) : dans le segment alifère de l'Acridien étudié par lui, les muscles épisternaux directs du vol sont innervés par une seule racine antérieure et les muscles épiméraux directs du vol, par une racine postérieure.

Dans les méso- et métathorax du Machilide, de la racine A se détache le nerf paranotal np. Je ne l'ai pas suivi jusqu'à son extrémité. Je suppose qu'il s'agit d'un nerf sensitif qui pourrait intervenir lors de la préparation du saut du Machilide analysé pour la première fois par l'entomologiste belge WILLEM (1924) : à ce moment, l'insecte applatit son thorax et je pense que le bord inférieur du paranotal vient en contact avec les styles coxaux des pattes postérieures.

La racine A du méso- et métathorax du Machilide paraît correspondre à l'un des nerfs intercalaires de certains auteurs (p. ex. BADONNEL, 1934), au nerf n° 1 d'autres auteurs (WITTIG, 1955 - NUESCH, 1957 - PARSONS, 1960) ou encore au nerf antérieur (MARQUARDT, 1939 - LA GRECA, 1948 - ALICATA, 1962 : na). Quelle que soit sa dénomination chez les Ptérygotes, cette racine émerge de l'avant du ganglion et émet une ou deux branches vers les muscles longitudinaux dorsaux (A1 et A2 du Machilide) et une vers la tégula et vers la base de l'aile dans laquelle elle pénètre. Chez *Dytiscus* HOLSTE (1910) nomme cette branche nerf alaire au métathorax (nal) et nerf élytral (nel) au mésothorax. En tenant compte de son origine, de ses relations avec les autres branches nerveuses et de son aboutissement, il n'est pas impossible que le nerf paranotal np du Machilide soit homologue au nerf alaire antérieur des Ptérygotes.

Lors de ma description de la musculature thoracique de *Lepismachilis* (1967), je n'ai pas comparé celle-ci à celle d'autres insectes. Dans la catégorie de muscles étudiée ici, celle des régions coxo-pleuro-notales, les éléments sont bien moins nombreux que ceux de *Lepisma* (BARLET, 1954) auxquels ils sont d'ailleurs difficilement homologues (BARLET, 1966, XLVII). En comparaison avec divers Ptérygotes, p. ex. *Perla*, des Orthoptères et surtout *Periplaneta* (CARBONELL, 1947) le Ma-

chilide est également bien pauvre, spécialement dans les méso- et métathorax : dans ces segments n'existe chez l'Aptérygote aucun muscle comparable à un muscle direct du vol alors qu'on pourrait en trouver des prémisses chez *Lepisma*, opinion à laquelle semble souscrire MATSUDA (1970). En relation avec cette pauvreté en muscles chez le Machilide, nous ne retrouvons pas chez lui les si nombreuses subdivisions nerveuses figurant dans des travaux précédents (MAKI, 1936 - JOSTING, 1942 - WITTIG, 1955 - ALICATA, 1962). Le plan général de l'innervation thoracique de notre Aptérygote est donc plus simple. Il n'en serait vraisemblablement pas de même pour celui de *Lepisma* si riche en éléments dans les régions thoraciques étudiées ici.

Pour terminer, comme le Machilide présente plusieurs caractères crustacéens, j'ai désiré comparer son système nerveux à celui d'un Crustacé mais à ma connaissance on ne possède sur l'anatomie générale de celui-ci que bien peu de données. Ce qu'en dit ZIMMER (1926-1927) sur les Décapodes et les Stomatopodes est fort restreint. Les travaux de KEIM (1915) et de STOLL (1925) sur *Astacus* permettent une brève comparaison. La musculature thoracique de ce Crustacé est encore plus pauvre et moins diversifiée que celle du Machilide, surtout en éléments dorso-ventraux à la base des pattes. Son système nerveux est aussi plus simple que celui de notre Aptérygote. De chaque ganglion thoracique n'émergent que deux paires de racines nerveuses. La première racine, la plus forte, est le nerf crural (nerves pedalis); avant de pénétrer dans le périopode, il innerve les muscles du coxopode, comme C2 et E1 du Machilide, C2 étant cependant sans rapport avec le nerf crural. Il émet ensuite une branche qui dessert les quelques muscles releveurs de la patte et les branchies. La seconde racine innerve la musculature somatique (muscles longitudinaux ventraux et dorsaux) ainsi que les éléments reliant l'"épimère" (plaque probablement homologue au pleuron des Insectes) au notum. Il n'existe donc pas de ressemblance entre le système nerveux du Machilide et celui d'un Crustacé évolué.

Par contre, il y en a davantage avec celui d'un Crustacé à caractères plus archaïques, le Stomatopode *Squilla* étudié par CHAUDONNERET (1957). D'un ganglion thoracique sortent latéralement deux racines qui se subdivisent chacune en deux branches. Des quatre ainsi formées la première innerve les muscles extrinsèques antérieurs du membre et la quatrième, les muscles extrinsèques postérieurs : cette disposition évoque respectivement les racines C + B et F du Machilide. Les deuxième et troisième branches de *Squilla* s'enfoncent dans le membre : l'une d'elles est homologue au nerf crural des Insectes. La musculature somatique de *Squilla* est innervée par une troisième racine (1), le nerf "intercalaire" émergeant en arrière du ganglion alors que chez le Machilide ce sont les racines antérieures i et A qui aboutissent dans cette musculature.

BIBLIOGRAPHIE

- ALICATA, P. (1962) - Muscolatura e sistema nervoso del torace di *Eyprepocnemis plorans* (CHARP.) e considerazioni sul sistema nervoso cervico-toracico degli Insetti. *Arch. Zool. ital.*, 47, 263-337.
- ARGILAS, A. (1941) - Contribution à l'étude de *Dilta littoralis* WOM. (Thysanoure Machilidae). Bordeaux, Drouillard, 226 pp.
- BADONNEL, A. (1934) - Recherches sur l'anatomie des Psoques. *Bull. Biol. France & Belgique*, Supplément XVIII, 241 pp.
- BARLET, J. (1950) - La question des pièces pleurales du thorax des Machilides (Thysanoures). *Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, LXXXVI, 179-190.
- BARLET, J. (1966) - La musculature thoracique d'un Machilide. C.Rendus assemblée 2 juin 1966, *Bull. Ann. Soc. R. ent. Belg.*, 102, XLVII-XLVIII.
- BARLET, J. (1967) - Squelette et musculature thoraciques de *Lepismachilis y-signata* KRATOCHVIL (Thysanoures). *Bull. Ann. Soc. r. belge Ent.*, 103, 110-153.
- BARLET, J. (1983) - Contribution à la connaissance du squelette de *Squilla desmaresti* RISSO. *Bull. Soc. r. Sci. Liège*, 5, 295-311.
- BITSCH, J. (1963) - Morphologie céphalique des Machilides (Insecta Thysanoura). *Ann. Sc. Nat., Zool., Paris*, 12e série, V, 501-706.

- CAMPBELL, J.I. (1961) - The anatomy of the nervous system of the mesothorax of *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. *Proc. Zool. Soc. London*, 137, 403-432.
- CARBONELL, C.S. (1947) - The thoracic muscles of the Cockroach *Periplaneta americana* (L.). *Smith. Miscel. Coll.*, 107, n° 2.
- CARPENTIER, F. (1946) - Sur la valeur morphologique des pleurites du thorax des Machilides (Thysanoures). *Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, LXXXII, 165-181.
- CARPENTIER, F. (1949) - A propos des Endosternites du thorax des Collembolles (Aptérygotes). *Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, LXXXV, 41-52.
- CHAUDONNERET, J. (1957) - Remarques sur le système nerveux des derniers segments thoraciques de la Squille (Crustacé Stomatopode). *Ann. Sc. Nat. Zool. & Biol. Anim.*, (série 11), XIX, 225-232.
- EWER, D.W. (1953) - Anatomy of the nervous system of the tree locust. *Ann. Natal Museum*, 12, 381.
- GOUIN, F.J. (1965) - Morphologie, Histologie und Entwicklungsgechichte der Myriapoden und Insekten. III. Das Nervensystem und die neurocrinen Systeme. *Fortsch. der Zool*, 17, 189-237.
- HILTON (1936) - LIX Insecta, Thysanura. *J. Ent. Zool.*, 28, 47-53.
- HOLSTE, G. (1910) - Das nervensystem von *Dysticus marginalis*. Ein Beitrag zur Morphologie des Insectenkörpers. *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, 26, 419-476.
- JÖSTING, E.A. (1942) - Die Innervierung des Skelettmuskelsystems des Mehlwurms (*Tenebrio molitor* L., larve). *Zoolog. Jarb.*, Anat., 67, 381-460.
- KEIM, W. (1915) - Das Nervensystem von *Astacus fluviatilis*. *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, 113, 485-545.
- LA GRECÀ, M. (1948) - I nervi motori e sensori degli organi di volo degli Acrididi. *Rend. dell'Acad. Scienze Fis. e Matem. della Soc. di Scienze, Lett. ed Arti*, vol. XV, 10 pp.
- MAKI, T. (1936) - Studies of the Skeletal Structure, Musculature and Nervous System of the Alder Fly *Chauliodes formosanus* PETERSEN. *Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Imp. Univ.*, vol. XVI, n° 3, 117-243.
- MARKL, H. (1966) - Peripheres Nervensystem und Muskulatur im Thorax der Arbeiterin von *Apis mellifica* L., *Formica polyctena* FOERSTER und *Vespa vulgaris* L. und der Grundplan der Innervierung des Insektenthorax. *Zool. Jahrb. Anat.*, 83, 2, 107-184.
- MARQUARDT, F. (1939) - Beiträge zur Anatomie der Muskulatur u.d. peripheren Nerven von *Carausius (Dixippus) morosus* Br. *Zool. Jahrb., Anat. Ont.*, 66, 1, 63-128.
- MATSUDA, R. (1970) - Morphology and Evolution of the Insect Thorax. *Mem. Ent. Soc. Canada*, n° 76.
- NIJENHUIS, E.D. and DRESDEN, D. (1955) - On the topographical anatomy of the nervous system of the mesothoracic leg of the American Cockroach (*Periplaneta americana*). *Proc. K. Nederland. Akad. Wetenschap.* (c), 55, 300-310.
- NÜESCH, H. (1953) - The Morphology of the Thorax of *Telea polyphemus* (Lepidoptera). I. Skeleton and Muscles. *Journ. Morphol.*, 93, 589-609.
- NÜESCH, H. (1957) - Die Morphologie des Thorax von *Telea polyphemus* Cr. (Lepid.). II. Nervensystem. *Zool. Jahrb. (Anat. Ont.)*, 75, 615-642.
- OUDEMANS, J.T. (1887) - Bijdrage tot de Kennis der Thysanura en Collembola. *Bijdrage Dierkunde*, 6.
- PARSONS, M.C. (1960) - The nervous system of *Gelastocoris oculatus* (Fabr.), (Hemiptera, Heteroptera). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, 123, 131-199.
- RILLING, G. (1960) - Zur Anatomie des braunen Steinläufers *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda). Skelettmuskelsystem, peripheres Nervensystem und Sinnesorgane des Rumpfes. *Zool. Jahrb. (Anat. Ont.)*, 78, 39-128.
- SCHMITT, J.B. (1959) - The cervicothoracic nervous system of a Grasshoper. *Smith. Miscel. Coll.*, 137, 307-329.
- SCHMITT, J.B. (1962) - The comparative anatomy of the Insect nervous system. *Annual Rev. Ent.*, 7, 137-156.
- SNODGRASS, R.E. (1929) - The Thoracic Mechanism of a Grasshoper, and its Antecedents. *Smith. Miscell. Coll.*, 82, 2, III pp.
- SNODGRASS, R.E. (1935) - Principles of Insect Morphology. Mc Graw-Hill Book Company.

(1) Les trois racines ont été figurées dans mon étude du squelette de *Squilla* (BARLET, 1983, fig. 1 : 1, 2, 3).

- STOLL, E. (1925) - Uber den Bau Zentralnervensystems von *Astacus fluviatilis* (*Potamobius astacus* L.). *Zeits. Wiss. Zool.*, 126, 145-179.
- WILLEM, V. (1924) - Observations sur "*Machilis maritima*". *Bull. Biol. Fr. Belg.*, LVIII, 306-320.
- ZIMMER, C. (1927) - Crustacea. *Handbuch der Zoologie de Kükenthal*, T.III, 1°, 277-304.

Université de Liège, Institut de Zoologie,
Laboratoire de Morphologie, Systématique
et Ecologie animales,
22, Quai Van Beneden, B-4020 LIEGE.

MESURE DE LA PRODUCTION PHYTOPLANCTONIQUE NETTE EN BAIE DE CALVI. INFLUENCE DE DIFFERENTES REACTIONS SECONDAIRES.

M. LICOT

Biologie marine. Institut de Zoologie. Université de Liège.
Quai Ed. Van Beneden, 22 B-4020 LIEGE (Belgique)

Abstract : In order to determine with accuracy the net primary production value, it is necessary to measure also the non-photosynthetic reactions. These measurements were realized in the bay of Calvi (42° 10'N, 8° 40'E) in February, June and October 1984. In this aim, we measured not only the gross primary production but also the excretion, respiration, photorespiration and in the darkness, fixation of ^{14}C .

Our results suggest that photorespiration is the main source of interference with the primary production determinations.

Mots clefs : production primaire, photorespiration, excretion.
Key words : primary production, photorespiration, excretion.

Introduction

Les valeurs de production primaire obtenues au moyen du ^{14}C sont la résultante de l'assimilation photosynthétique du CO_2 (production nette) et d'une série de phénomènes parasites.

Le phytoplancton, en incubation dans un volume défini (bouteilles de 300 ml), non seulement photosynthétise, mais aussi respire, photorespire et excrète. En outre, le matériel particulaire présent peut absorber du C inorg. et les organismes hétérotrophes (bactéries) fixent du ^{14}C inorg. par voie chimiosynthétique. Ces réactions perturbent la mesure de l'assimilation photosynthétique du CO_2 et les valeurs obtenues correspondent à une production primaire brute.

Pour déterminer avec précision la valeur de la production nette dans le milieu étudié, il est nécessaire de mesurer ou d'estimer l'impact de ces réactions non photosynthétiques. C'est ce qui a été réalisé en baie de Calvi (42° 10'N, 8° 40'E) en février, juin et octobre 1984.

Matériel et méthodes

La production primaire brute est mesurée par la méthode au ^{14}C de STEEMANN-NIELSEN (1952). De 100 à 200 μCi de bicarbonate de ^{14}C sont ajoutés à un litre d'eau de mer. Cette eau est prélevée à l'aide d'une bouteille à

Présenté par J. Godeaux, le 19 février 1987.