

chémorécepteurs artériels périphériques. Une situation est ainsi créée qui se distingue des conditions réalisées, par exemple, lors du passage du repos à l'exercice musculaire général. Dans ce cas, les commandes ventilatoires qui adaptent la ventilation à l'augmentation du métabolisme aérobie, reconnaissent une double origine, périphérique par l'accroissement de la consommation d'oxygène, centrale par la production d'un excès de dioxyde de carbone. Cette hypercapnie, non seulement entretient l'activité des centres respiratoires, mais aussi augmente le tonus orthosympathique à efférences cardio-vasculaires. Il en va de même lors de l'asphyxie, caractérisée par l'association hypoxie - hypercapnie. Les mécanismes qui conduisent au collapsus sont alors inopérants. Il n'en va pas de même après stimulation élective des chémorécepteurs puisque, au contraire, l'hyperventilation par l'hypocapnie qu'elle provoque, renforce chez le rat, l'inhibition orthosympathique associée à cette même stimulation.

On pourrait en inférer que le rat, suite aux modalités particulières de son organisation chémosensible associant hyperventilation et inhibition cardio-vasculaire sans antagonisme à point de départ mécanique pulmonaire, est mieux adapté à la vie en milieu asphyxique qu'aux séjours en hypoxie. Serait-ce là une manière d'interpréter la limitation de l'habitat de cet animal aux régions de basse altitude et des possibilités qui lui sont offertes de coloniser les milieux mal ventilés?

Adresse: Dr Jean Lecomte, Institut Léon Fredericq, Physiologie,  
Université de Liège, 17, Place Delcour, B-4020 Liège (Belgique).

#### BIBLIOGRAPHIE.

- LAGNEAUX, D. 1985.- Peripheral chemoreceptors stimulation and pulmonary circulation in rats. in " Chemoreceptors in respiratory Control " edited by J.A. Ribeiro and J.B. Pallot (Croom Helm Publ. London.).
- LAGNEAUX, D. 1990.- Interference of lung distension with the cardiovascular response to chemostimulation in anesthetized rats. *Arch. int. Physiol. Biochim.* 99 : 349 - 354.
- LAGNEAUX, D. & LECOMTE, J. 1987. - Effet de l'addition de dioxyde de carbone sur les modifications liées à l'hypoxie aiguë chez le rat. *C.R.Soc.Biol.Paris.*, 181 : 616 - 621.
- LAGNEAUX, D. & LECOMTE, J. 1990. - Contrôle alpha 2 de la ventilation chez le rat. *Arch. int. Physiol. Biochim.* 99 : 445 - 453.

## A PROPOS DES DISQUES IMAGINAUX DES AILES CHEZ CERTAINES LARVES D'INSECTES HOLOMETABOLES

J. BARLET

### ABOUT IMAGINAL ALAR BUDS IN SOME LARVAE OF HOLOMETABOLOUS INSECTS

#### RÉSUMÉ

Les disques imaginaux des ailes sont localisés sur la face inférieure des paranota chez la larve oniscoïde de *Platycampus* (Tenthredinides). Chez la larve éruciforme de *Nematus* (même famille) ils sont localisés sur une aire du flanc qu'on peut homologuer à un paranotum. Cette larve montre l'origine de la catapleure.

#### SUMMARY

Imaginal alar buds are localized on the inferior side of the paranota in the oniscoid larva of *Platycampus* (Tenthredinidae). In the eruciform larva of *Nematus* (same family) they are localized on an area of the flank that can be considered homologous to a paranotum. This shows the origin of the catapleura..

Mots-clés : larves holométaboles, disques imaginaux alaires

Key words : holometabolic larvae, imaginal alar buds

La question de l'origine de l'aile des Insectes reste encore sans réponse décisive. On trouvera dans les récents travaux de KUKALOVA-PECK (1983-1987) l'analyse des différentes théories proposées. Il n'est pas dans mon intention d'en discuter ici mais simplement de suggérer aux spécialistes de multiplier les recherches sur les disques imaginaux des ailes, non pas sur leur structure et leur développement qui sont souvent finement étudiés, mais sur leur localisation exacte par rapport à des sclérites dont on peut suivre le sort au cours des différentes étapes de la croissance et de la métamorphose.

Dans les travaux relatifs aux disques imaginaux des larves d'insectes la plupart concernent les Holométaboles. Les représentations des disques d'ailes sont

présenté le 19 mai 1994.

plus fréquentes que celles des disques des pattes qui apparaissent d'ailleurs plus tardivement et dont l'aspect attire moins l'attention ou bien ne sont pas morphologiquement reconnaissables (TETRY, 1963, p. 563). Le développement des bourgeons d'ailes a été étudié dans différents groupes (voir p. ex. une liste dans WEBER, 1933, p. 574) mais il est rare que dans les dessins on puisse repérer leur localisation exacte. C'est cependant le cas dans le travail de SUNDERMEIER (1940) relatif au développement et à la métamorphose de la larve de Fourmilion. L'auteur a suivi très soigneusement le développement histologique et morphologique de l'aile depuis la formation interne du bourgeon (quatre semaines avant la nymphose), l'apparition de l'aile à l'extérieur de la nymphe (figs. 19, 20, 22, 10, 11 et 13), puis son développement ultérieur. Le bourgeon initial se forme dans une bosse latérale située dans la partie inférieure externe du bouclier notal (fig. 19)<sup>(1)</sup>, donc dans une région qu'on pourrait peut-être qualifier de paranotale. Le disque imaginal n'a aucune relation avec la pleure organisée en une énorme cryptopleure interne et qui est provisoire : dans l'imago elle sera en effet remplacée par une pleure externe. Au cours de la croissance ce bourgeon se dévagine et se déplace vers le haut comme le montrent les différentes figures de ce travail (fig. 10, 11, 13, 16 et 17).

Examinons maintenant le cas d'une larve éruciforme, celle de *Nematus spiraeae* (Tenthredinides) dont j'ai étudié précédemment les organes exsertiles abdominaux (1982) et la musculature du métathorax.

Avant d'analyser son squelette, il me paraît intéressant de signaler une particularité de la musculature thoracique. Elle est très riche en éléments. Parmi ceux-ci, mon attention a été attirée par les grands muscles obliques bisegmentaires. Le premier relie l'arrière de la tête au milieu du long mésonotum. Le deuxième relie l'arrière du sternum prothoracique au métanotum et le troisième, l'arrière du mésosternum au premier urotergite. Ce type de muscle me paraît rare. Ne l'ayant d'abord observé que chez les Aptérygotes (Machilides : 1948 - Lépisisme : 1953, fig. 1 n° 73, 82, 89) j'écrivais (1948, p. 539) que sa présence me semblait en contradiction avec une adaptation ancestrale au vol car à ma connaissance aucun Ptérygote, même larvaire, ne possédait ce type de muscle. Depuis lors, ayant disséqué beaucoup de larves, je l'ai trouvé dans celle de *Panorpa* (1981, fig. 3 : hr et p. 25, n°1) et maintenant, pour la seconde fois, dans celle d'un Hyménoptère Tenthredinide.

Revenons-en à l'examen du squelette de la région pleuro-notale. A ma connaissance seul MIDDELTON (1921) a figuré schématiquement cette région dans diverses larves de Symphytes (ses fig. 2, 4, 6, 7 et 8). Comme il ne s'est intéressé qu'aux transformations du notum au cours de la métamorphose il ne s'est pas préoccupé des aires pleurales : les différentes subdivisions de celles-ci portent les noms de préhypopleurite et posthypopleurite pour celles encadrant ce qu'il pense être la coxa et préépipleurite et postépipleurite pour celles situées au-dessus des deux premières. J'y ai déjà fait allusion dans mon précédent travail (1986) mais cette fois la région pleurale sera analysée avec l'intention de mieux comprendre l'origine possible de ses constituants.

Dans notre larve de *Nematus*, dont la fig. 1<sup>(2)</sup> représente les segments méso- et métathoracique fort semblables, l'ensemble pleuro-coxal affecte la forme d'un entonnoir dont le tube d'évacuation correspond à la coxa. La partie pleurale, pratiquement circulaire, est située sous le plancher sternal. C'est en réalité tout l'anneau catapleural complet comme l'atteste l'étude de la musculature. Sa bordure

(1) : Voir aussi BARLET, 1994, fig. 1 : al.

(2) : Les figures ont été réalisées par Mme V. MAES avec son talent habituel.

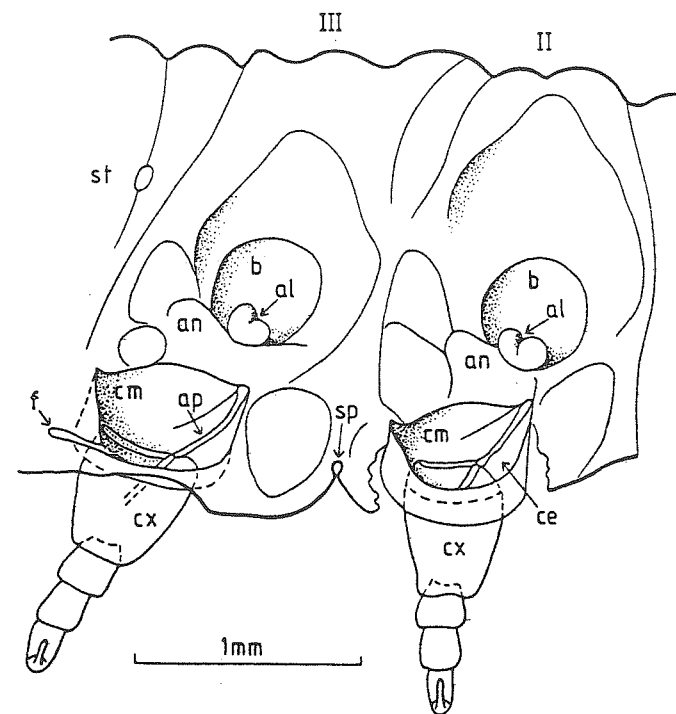


Fig. 1.- Vue interne du squelette des méso- et métathorax gauches d'une larve âgée de *Nematus spiraeae*. Le plancher sternal mésothoracique a été ouvert pour montrer l'anneau catapleural sous-sternal. Sa furca a été enlevée.

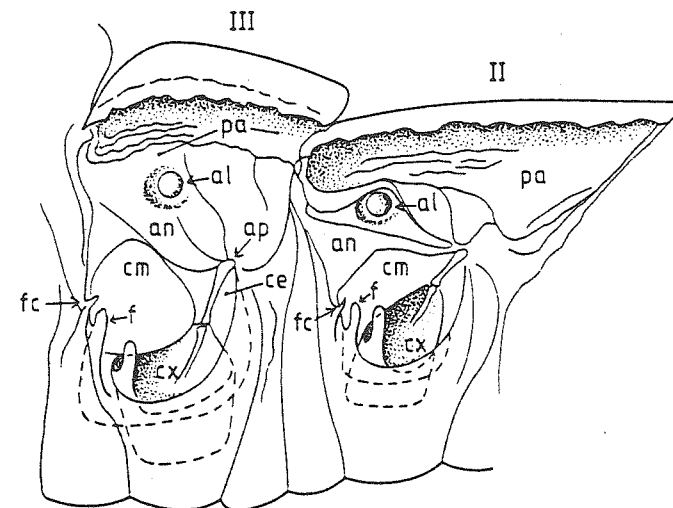


Fig. 2.- Vue interne du squelette des méso- et métathorax gauches d'une larve de *Platycampus luridiventris*. Le feuillet paranotal inférieur est relevé pour rendre visible la localisation des disques imaginaux des ailes.

postérieure s'élève en une sorte de dent robuste qui est un important noeud d'insertion de plusieurs muscles. Sur la face antérieure de l'"entonnoir" une sclérisation triangulaire, prise semble-t-il par MIDDLETON pour la coxa, comporte un épisternum em et un épimère em séparés par un apodème plural ap dont la base est articulée sur un apodème coxal ac en arrière duquel se trouve un méron me. Le sommet très sclérifié de l'apodème pleural émerge un peu dans la cavité du segment. Au prothorax il porte un processus pleural centripète. Depuis ma première recherche sur les pièces pleurales du thorax des Machilides (1950), j'ai toujours observé que le processus pleural surgit sur la limite entre catapleure et anapleure. Dans la larve de Nematus, l'aire membraneuse au-dessus de l'anneau catapleural ne peut être que l'anapleure an. L'anapleure originelle était-elle un anneau complet, un ancien article supracoxal ? Jusqu'à présent, au cours de nos multiples recherches, CARPENTIER et moi-même n'avons trouvé l'anapleure sous forme d'un anneau complet mais comme un arc butant en avant sur l'angle antérieur du basisternum. La constitution du thorax de cette larve me paraît illustrer une idée avancée par GOUIN (1959) : le flanc thoracique d'un Ptérygote serait partiellement d'origine troncopleurale, ici l'anapleure, et partiellement d'origine podopleurale, ici l'article supracoxal<sup>(3)</sup> catapleural. Cependant, pour GOUIN l'article situé au-dessus de la coxa se serait subdivisé en anapleure, catapleure et trochantin; cette dernière idée ne me paraît pas correspondre aux faits d'autant plus que toutes nos recherches nous ont prouvé que le trochantin n'est qu'un dérivé du cadre coxal antérieur et qui n'est pas toujours présent, comme c'est d'ailleurs le cas ici.

La fig.1 est réalisée d'après une larve âgée, de grande taille. Dans les larves jeunes les flancs thoraciques situés au-dessus de l'article supracoxal catapleural sont subdivisés nettement en plusieurs petites aires de formes diverses, celles auxquelles MIDDLETON a attribué dans d'autres espèces les dénominations citées plus haut. Les larves jeunes de Nematus sont dotées d'une importante bosse latérale. Dans une larve âgée toutes ces particularités sont presque totalement effacées et ne laissent des traces reconnaissables difficilement grâce aux plaques d'hypoderme si on parvient à les préserver au cours de la dissection<sup>(4)</sup>. La trace la plus intéressante est celle de la bosse b. C'est sur sa partie inférieure que se situe le disque alaire al déjà figuré au métathorax (1986, fig. 3) mais entre deux sclérites : cette discordance est peut-être attribuable à une différence d'âge entre les deux larves étudiées. La localisation dans une bosse est fort semblable à celle repérée dans une bosse notale chez une larve de Fourmilion (SUNDERMEIER : 1940, fig. 19 - BARLET : 1993, fig. 1). Dans la larve éruciforme de Panorpa j'ai observé les disques alaires, non pas dans une bosse, mais au même niveau du flanc du notum entre deux sclérites superposés y et z (BARLET : 1981, fig. 3 et p. 21), ce dernier pouvant peut-être constituer le précurseur, au cours de la métamorphose, d'une pièce articulaire de l'aile chez l'imago.

Après l'examen de la larve éruciforme de Nematus il m'a paru intéressant de procéder à une comparaison avec une autre larve de Nématine d'aspect et de constitution très différents, celle de Platycampus luridiventris Fall<sup>(5)</sup>.

Elle paraît avoir le corps aplati et les segments prolongés sur les côtés d'où le nom de larve-cloporte que lui a donné REAUMUR. En fait, elle n'est pas aussi plate qu'on pourrait le croire (voir sa coupe transversale, fig. 3 et 4) mais ce sont les boucliers notaux qui s'étalent latéralement. Disposant de quelques exemplaires de tailles différentes, récoltés sur l'Aulne, j'ai choisi des individus me paraissant les plus

(3) : Le terme subcoxa nous a toujours paru inadéquat.

(4) : voir à ce sujet BARLET, 1986, p. 68.

(5) : Aussi connue et représentée sous le nom de Camponiscus.

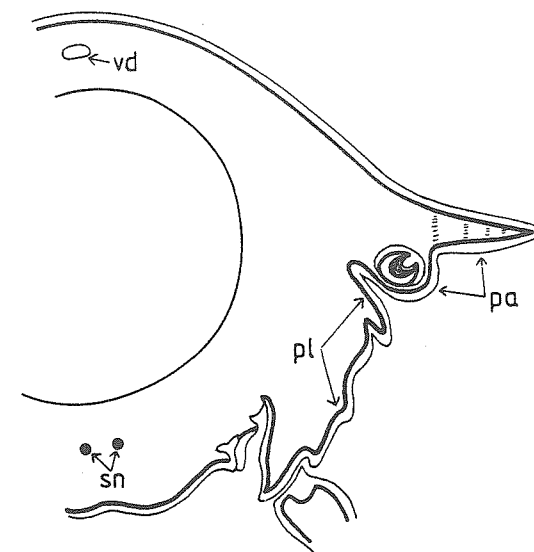


Fig. 3.- Demi coupe transversale du mésothorax de la larve de Platycampus. La musculature et le tissu adipeux sont supprimés.

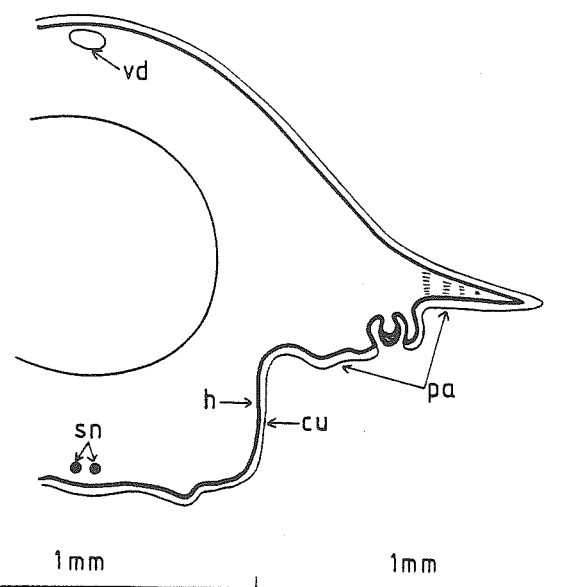


Fig. 4.- Demi coupe transversale du métathorax de la larve de Platycampus. Le disque alaire va se dévagner.

âgés pour réaliser des coupes microscopiques ( $7,5 \mu$ ) et des dissections. Au cours de ces dernières, j'ai pu observer certaines particularités du squelette et des muscles qu'il me semble intéressant de signaler avant de discuter des disques imaginaires des ailes.

Tout d'abord, le prothorax est fort comprimé entre la tête et le mésothorax à tel point que, en vue dorsale, on pourrait croire que les deux premiers segments thoraciques possèdent un bouclier notal commun comme c'est le cas chez le Collembole *Tomocerus* (CARPENTIER : 1949, fig. 4 et p. 49). En réalité, le premier bouclier notal visible, qui est très long, est le mésothoracique. Vers l'avant, il atteint la tête en recouvrant le très court notum prothoracique membraneux qui semble remplir ici l'office de la région "collaire" des autres insectes. Ventralement, le prothorax est aussi très court et la première paire de pattes est accolée au labium.

Quant à la musculature somatique, nous y trouvons les mêmes muscles bisegmentaires que ceux signalés précédemment dans l'autre larve de Nématine, *Nematus spiraeae*.

Venons-en au squelette de la région pleuro-notale. La fig. 2 montre que celle-ci est différente dans les deux segments, contrairement à ce que MIDDELTON a observé dans d'autres larves et que dans notre larve de *Nematus spiraeae*. La coxa est plus courte que dans cette dernière. Sa face postérieure s'élève une lame d'importance variable selon les individus. L'article catapleural supracoxal est moins développé proximale. Distalement, il n'est plus sous-sternal mais participe au flanc, surtout, le catépimère *cm* du métathorax. Sur la bordure postérieure de la catapleure se dresse une petite lame que la musculature permet d'assimiler à une furca (*f*). Chez *Nematus spiraeae* la furca (non figurée au mésothorax) est aussi en relation avec la bordure de l'anneau catapleural mais plus proximale. Rappelons que nous avons toujours observé que la furca s'élève sur la limite entre le sternum vrai et le latérosternite qui est une subdivision de l'anneau catapleural. L'apodème pleural *ap* est plus court que chez *Nematus* mais, comme chez ce dernier, il porte à son sommet dans le prothorax un processus épineux centripète. La partie proche de la région située au-dessus du catépimère *cm* est l'anapleure *an* qui se prolonge distalement par une aire membraneuse floue. Les deux segments diffèrent par leurs subdivisions dans cette zone anapleuro-notale : celle-ci est relevée dans la fig. 2 alors qu'en réalité, elle est horizontale et forme le feuillet inférieur du paranotum (fig. 3 et 4 : *pa*). Chaque disque alaire est localisé dans une petite dépression visible surtout dans la fig. 3. Dans la fig. 4, coupe réalisée dans un autre individu que celui de la fig. 3, le disque alaire est proche du moment de son évagination. Les disques imaginaires sont plus distaux que les muscles dorso-ventraux des pleures. Dans le paranotum le feuillet ventral et le bouclier dorsal sont reliés par quelques fibrilles dont la plus proximale est figurée au métathorax dans la fig. 2.

En comparant, les squelettes et les musculatures (non représentées) de nos deux larves de Nématines, il me paraît vraisemblable que la bosse notale de la première soit une aire homologue au feuillet paranotal ventral de la seconde : alors, dans les deux larves, on trouve le disque imaginal implanté sur la partie la plus proximale du paranotum. Comme dans tous les imagos d'insectes l'aile est articulée sur la limite entre pleure et notum, il semble donc que le locus où apparaît un disque imaginal de l'aile marque cette limite et est un point fixe identique chez toutes les larves d'Holométaboles : au-dessus, au cours de la nymphose s'organisent le notum et, en dessous, de plus en plus haute, la pleure définitive de l'imago. La partie supérieure de cette dernière est constituée par l'anapleure qui construit le processus articulaire de l'aile : la frange membraneuse qui la surmonte pourrait être héritée d'un reste de la partie proximale du paranotum dans laquelle s'individualiserait peut-être l'un ou l'autre sclérite axillaire.

Si cette hypothèse paraît acceptable dans le cas des larves éruciformes (*Panorpa*, *Nematus*, *Platycampus*) cela devient plus difficile à admettre, à première vue, dans le cas de la larve de *Myrmeleon* dotée d'une cryptopleure provisoire. Nous ne possédons malheureusement pas de coupes microscopiques des états successifs aboutissant à la nymphe et qui pourraient montrer le remplacement progressif de sa cryptopleure par la pleure définitive. Cependant, dans le travail de SUNDERMEIER (1940) certaines figures me paraissent assez explicites : en comparant les fig. 19 et 20d on voit que la partie du nouveau squelette en-dessous du bourgeon alaire s'allonge et deviendra la pleure définitive. Dans la fig. 19 un muscle relie le sommet de la cryptopleure au notum, au-dessus du bourgeon alaire : il pourrait appartenir à la même catégorie que les muscles pleuro-notaux les plus distaux de la larve de *Platycampus* qui laissent le disque alaire vers le dehors.

La structure de *Platycampus* vient à l'appui des tenants de l'origine paranotale de l'aile. Cependant il faudrait encore examiner d'autres larves matures d'insectes dotées de paranota. Elles sont malheureusement peu nombreuses. On en trouve notamment dans l'ordre des Coléoptères (*Silphides*, *Lycides*, *Amphizoia*, *Psephenus*). Il semble que la présence de paranota dans certaines larves proviendrait de l'expression de certains gènes anciens de leur code génétique qui seraient par ailleurs réprimés dans les très nombreuses larves dépourvues de paranota. Ceux-ci sont d'origine ancienne et auraient été hérités d'Arthropodes ancestraux par les premiers Insectes (BOUDREAU, 1979, p. 77 et p. 136). Il est bien connu que parmi les Aptérygotes les très archaïques Machilides et les Lépismatides un peu plus évolués sont dotés de grands paranota qui existent aussi, mais beaucoup moins développés, chez les Japygides (BARLET, 1988, fig. 1 et 2).

Pour terminer notons une constatation à propos des deux larves, *Platycampus* et *Nematus*, appartenant toutes deux à la même famille de l'un des ordres supérieurs des Insectes, les Hyménoptères : la première, par son aspect et ses paranota, évoque un probable ancêtre des Insectes et la seconde possède distinctement dans ses pattes un article basal supracoxal qui deviendra la partie inférieure, ou catapleure, de la pleure de l'imago. Ceci concorde avec nos observations chez le plus archaïque des Malacostracés, *Anaspides* (CARPENTIER et BARLET, 1959, fig. 3 et p. 113). Chez notre larve de *Nematus*, à ce stade précoce, l'apodème pleural existe déjà et partage la catapleure en épisternite et épimère, subdivision qui n'est pas encore réalisée dans l'anapleure : elle n'y apparaîtra qu'au moment de la formation de l'aile.

## ABRÉVIATIONS

ac : apodème coxal - al : disque imaginal de l'aile - an : anapleure - ap : reste de l'arc anapleural - b : bosse notale - ce : catépisterne - cm : catépimère - cu : cuticule - cx : coxa - f : furca - fc : furcilla - h : hypoderme - me : méron - pa : paranotum - pl : pleure - sn : système nerveux - sp : spina - st : stigmate - vd : vaisseau dorsal

## BIBLIOGRAPHIE

BARLET, J. (1948) - Sur la constitution des boucliers notaux des Machilides. *VIIth Int. Cong. Ent., Stockholm*, 179-190.

BARLET, J. (1950) - La question des pièces pleurales du thorax des Machilides. *Bull. Anns. Soc. r. Ent. Belg.* LXXXVI, 179-190.

BARLET, J. (1953) - Morphologie du thorax de Lepisma saccharina L. (Aptérygote, Thysanoure) : 2ème partie. *Bull. Anns. Soc. r. Ent. Belg.*, LXXXIX, 214-236.

BARLET, J. (1981) - Particularités morphologiques d'une larve de Panorpa (Mécoptères). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* , 53, 22, 33 pp.

BARLET, J. (1986) - Morphologie des régions sterno-pleurales métathoracique et abdominale d'une larve de Tenthède. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Entomologie*, 56, 67-83.

BARLET, J. (1988) - Contribution à la connaissance du squelette d'un Japygide (Insectes, Aptérygotes, Diploures). *Bull. Soc. r. Sci. Liège* , 57, 3, 89-98.

BARLET, J. (1993) - Précisions concernant le thorax de la larve de Myrmeleon formicaleo (Insecte, Névroptère). *Bull. Soc. r. Sci. Liège* , 62, 5-6, 273-283.

BOUDREAUX, H.B.. (1979) - Arthropod Phylogeny with special reference to Insects. *Edit. John Wiley and Sons*, 320 pp.

CARPENTIER, F. (1949) - A propos des endosternites du thorax des Collembolés (Aptérygotes). *Bull. Anns. Soc. ent. Belg.*, LXXXV, 41-52.

CARPENTIER, F. & J. BARLET (1959) - The First Leg Segments in the Crustacea Malacostraca and the Insects. *Smiths. Miscel. Coll.*, 137, 99-115.

GOUIN, F.J. (1959) - Le thorax imaginal des Insectes à la lumière des travaux récents. *Ann. Biol.*, 35, 7-8, 269-303.

KUKALOVA-PECK, J. (1987) - New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Can. J. Zool.*, 65, 2337-2345.

MIDDLETON, W. (1955) - Some suggested homologies between larvae and adults in sawflies. *Proc. Ent. Soc. Washington*, 23, 173-192.

SUNDERMEIER, W. . (1940) - Der Hautpanzer des Kopfes und des Thorax von Myrmeleon europaeus und seine Metamorphose. *Zool. Jahrb. (Anat.)*, 66 : 291-348

TETRY, A. (1963) - Insectes : généralités. Encyclopédie de la Pléiade Zoologie. II : Les Arthropodes, 487-576.

WEBER, H. (1933) - Lehrbuch der Entomologie. 726 pp. (Ed. Gustav Fischer Iena).

Laboratoires de Morphologie, Systématique et Ecologie animales,  
Institut de Zoologie, Université de Liège  
22 quai Van Beneden,  
B-4020 LIEGE BELGIQUE