

ÉTUDE DE PLUSIEURS CAS  
DE MOSAÏQUE SEXUELLE  
CHEZ UNE ÉPHÉMÈRE  
[*BAËTIS RHODANI* (PICT.)]

(avec 7 figures et la planche XII).

SOMMAIRE

	Pages
I. — INTRODUCTION . . . . .	522
II. — DESCRIPTION DES MOSAÏQUES SEXUELLES. . . . .	524
Matériel, p. 524.	
1. Tête et yeux composés. Etat normal, p. 526. Mosaïques sexuelles, p. 529.	
2. Appareil génital. Etat normal, p. 534. Mosaïques sexuelles, p. 537.	
III. — DISCUSSION DES FAITS . . . . .	539
IV. — RÉSUMÉ. . . . .	542
OUVRAGES CITÉS. . . . .	544

I. — Introduction.

Les yeux composés présentent, à travers les différentes familles d'Ephémères, une série de modifications progressives, liées exclusivement au sexe mâle. A partir d'yeux semblables à ceux de la femelle, on observe d'abord un accroissement en surface, qui aboutit ensuite à un véritable dédoublement des yeux composés en deux régions : une latérale, conservant l'as-

pect primitif; l'autre frontale, plus développée, qui acquiert des propriétés structurales nouvelles. Les deux zones de l'œil mâle fournissent très probablement des images visuelles d'ordre différent : par apposition, dans la partie latérale, par superposition dans la région frontale. Cette conformation des yeux faciliterait aux mâles la reconnaissance des mouvements en demi-obscurité et trouverait son emploi pendant qu'ils accomplissent leur danse nuptiale, à la tombée du jour.

Le dimorphisme sexuel des yeux est réalisé au plus haut degré dans la famille des *Baëtidae*. Chez les individus mâles appartenant aux genres *Baëtis*, *Cloëon*, etc., les régions frontales des yeux à facettes s'organisent en une seconde paire d'yeux composés, nettement distincts des yeux latéraux, par leur relief en colonnette et leur coloration vive. Cet aspect caractéristique leur a valu, depuis RÉAUMUR (1738), l'épithète d'*yeux en turban*. Normalement, ils n'ont pas d'équivalent chez les femelles.

Cependant, LESTAGE (1922) a fait connaître le cas d'une femelle de *Baëtis rhodani* (Pict.), provenant de Colonstère (Belgique), chez qui le côté gauche de la tête montre un œil en turban, pareil à celui d'un mâle normal, tandis que le côté droit en est dépourvu. L'auteur belge regarde cet exemplaire comme une production tératologique excessivement rare, sans se prononcer sur les rapports que celle-ci pourrait avoir avec la sexualité.

Au cours des prospections parasitologiques effectuées sur un grand nombre de *Baëtis*, pendant différents séjours à la Station Zoologique de Sinaia (Roumanie), nous avons retrouvé, sous des aspects variables, l'anomalie mentionnée ci-dessus. Il s'agit d'une série d'individus de constitution générale femelle, présentant des yeux en turban, associés ou non à une modification des gonades dans le sens mâle. Nous apportons ici les résultats de l'étude descriptive de ces exemplaires, que nous considérons comme des *mosaïques sexuelles* (1). Nous essayons ensuite d'en dégager la signification à l'égard de l'intersexualité et du gynandromorphisme.

(1) Nous employons cette expression purement descriptive pour désigner des individus présentant un mélange de caractères sexuels mâles et femelles, dans une proportion quelconque, chez des animaux normalement gonochoriques.

## II. — Description des mosaïques sexuelles.

*Matériel.* — Nos mosaïques sexuelles correspondent très probablement à une forme de *Baëtis rhodani* (Pictet, 1843-45). Elles appartiennent donc à la même espèce que l'exemplaire signalé par LESTAGE (1922). Nous croyons opportun de figurer les deux organes importants pour la détermination spécifique :

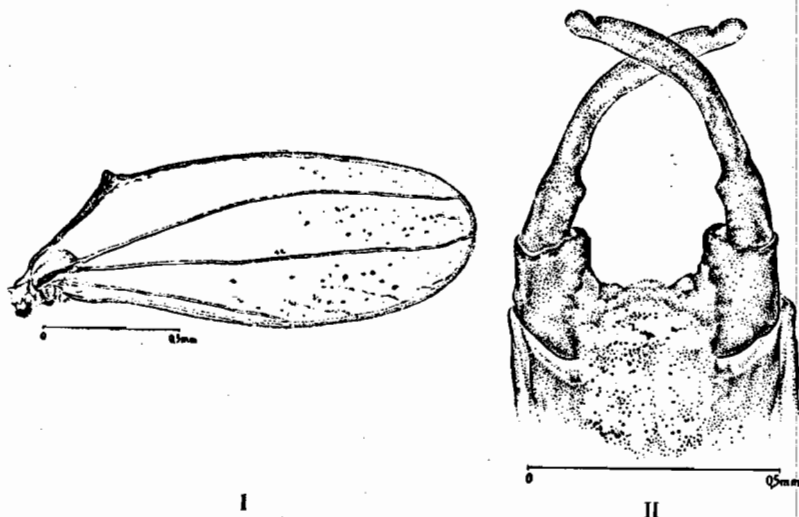


Fig. I. — *Baëtis rhodani* (Pict.), imago  $\sigma$ , aile postérieure droite,  $\times 35$   
 Fig. II. — *Baëtis rhodani* (Pict.), imago  $\sigma$ , extrémité du 9<sup>e</sup> segment abdominal, portant les gonopodes; vue ventrale,  $\times 65$ .

l'aile postérieure (fig. I) et les gonopodes (fig. II) du mâle adulte (1).

Nous possédons en tout dix individus, récoltés à l'état de nymphe, à plusieurs reprises, dans la région inférieure d'un

(1) Les espèces du genre *Baëtis*, Leach, 1815, restent encore mal délimitées; leur étude taxonomique n'est pas faite en Roumanie. Pour la détermination, nous nous sommes servis des ouvrages de EATON (1888), SCHÖNEMUND (1930), ULMER (1929). M. R. DESPAX (Toulouse) a bien voulu nous faire remarquer par écrit que nos échantillons adultes offrent des affinités étroites avec *Baëtis gemellus*, Eaton, 1885. Puisque la distinction entre les imagos de ces espèces (*B. rhodani* et *B. gemellus*) n'est pas suffisamment nette, nous avons recouru aux caractères des stades nymphaux. Chez notre forme, la nymphe correspond entièrement à la description de celle de *B. rhodani* (cf. EATON, 1888, p. 157, pl. 44) et s'écarte franchement de la nymphe de *B. gemellus* (cf. STEINMANN, 1907, p. 78, fig. 16).

torrent, le « Fufa », affluent gauche du « Prahova », environ à 850 mètres d'altitude, au pied du mont « Cumpātu », N. Sinaia, Carpathes méridionales. Ces nymphes adultes, longues de 8-9,5 mm. (cerques non compris), ont attiré notre attention par les ébauches de leurs yeux en turban, irrégulièrement développées (fig. IV). Mises en élevage, certaines d'entre elles nous ont livré l'insecte parfait, environ 26 heures après l'éclosion du subimago (1). Les dimensions des imagos sont les suivantes : corps, 7,5-8,5 mm. ; ailes, 7,5-9,5 mm. ; cerques, 14-16 mm. Pour les indications concernant l'ordre chronologique des récoltes, le stade où chaque exemplaire fut fixé, le côté de la tête pourvu d'œil en turban, etc., nous renvoyons au tableau qui suit.

N°	Date	Stade	Côté affecté	Figure
1	2. X 1928	nymphé	droit	III, B
2	VI 1929	subimago (2)	»	VI
3	4. X. »	nymphé	gauche	—
4	8. » »	» (3)	droit	—
5	» » »	»	droit et gauche	III, C
6	30. IX. 1930	imago	»	pl. XII, fig. 4
7	8. X. »	»	»	pl. XII, fig. 5
8	15. » »	nymphé	droit	III, A
9	19. » »	imago	gauche	pl. XII, fig. 2
10	20. » »	»	droit	pl. XII, fig. 3

(2) Cet échantillon nous a été aimablement communiqué par notre collègue, M. C. BocoËsco, assistant de Zoologie à Bucarest ; qu'il veuille bien trouver ici l'expression de nos vifs remerciements.

(3) Les nymphes numérotées 3 et 4 ayant succombé pendant le transport, n'ont pu être étudiées en détail.

Nous avons noté l'aspect sur le vivant de chaque individu, qui a été fixé ensuite au liquide de Duboscq-Brasil et conservé dans l'alcool. Après l'étude morphologique externe, les exemplaires les plus instructifs ont été débités en coupes sériées, colorées à l'hématoxyline ferrique-érythrosine.

Neuf parmi les dix mosaïques sexuelles ont un appareil génital femelle typique. Les quatre imagos écloses en élevage pré-

(1) Comme parasites nous n'avons constaté, chez les individus en question, que des Grégaires intestinales (syzygies adultes et kystes) appartenant à deux espèces nouvelles, que nous allons décrire prochainement.

sentent tous des caractères sexuels secondaires femelles, à l'exclusion de la tête. En effet, leurs pattes antérieures sont courtes, identiques à celles de la femelle normale et différentes des pattes mâles correspondantes, dont la portion tibio-tarsienne est excessivement allongée. Le neuvième segment abdominal est également du type femelle, c'est-à-dire dépourvu de gonopodes, appendices copulateurs propres au mâle. Il en résulte que la majeure partie du corps de ces mosaïques sexuelles a une constitution nettement femelle. Les seules régions modifiées dans le sens mâle sont : la tête, en particulier les yeux composés, et les gonades. La modification des yeux intéresse tous nos exemplaires, tandis que la masculinisation des gonades se rapporte à un seul. Nous donnons ci-dessous d'abord la description de la tête dans la série des mosaïques sexuelles et ensuite celle de l'appareil génital, en faisant précéder chacune d'elles par un exposé sommaire de l'état normal correspondant chez les deux sexes.

### 1. Tête et yeux composés.

*Etat normal* (fig. IV ; pl. XII, fig. 1 et 6). — Les différences sexuelles de la tête imaginale portent sur les caractères et les organes suivants : diamètre transversal ; situation et forme des ocelles ; chitinisation ; yeux composés et ganglions optiques.

Le diamètre transversal de la tête de l'imago mâle est toujours supérieur à celui de la femelle, pour la même longueur du corps ; exemple :

a) Corps, 7,5 mm. ; tête ♂, 1,28 mm. ; tête ♀, 1,10 mm. ; différence, 0,18 mm.

b) Corps, 8,5 mm. ; tête ♂, 1,37 mm. ; tête ♀, 1,17 mm. ; différence, 0,20 mm.

Déjà à la fin de la période nymphale, on constate une différence de largeur céphalique selon le sexe.

L'écartement réciproque des ocelles pairs chez le mâle est égal, sinon inférieur à la somme des distances séparant les ocelles des yeux latéraux. Au contraire, chez la femelle, l'écartement des ocelles est environ le double de la somme des distances qui séparent ceux-ci des yeux latéraux. Autrement dit,

les ocelles du mâle sont beaucoup plus éloignés des yeux latéraux que ceux de la femelle. En même temps, chez le mâle, les ocelles pairs sont plus globuleux et reposent sur des éminences plus élevées en comparaison de ceux de la femelle.

La chitïnisation de la tête des sujets mâles est beaucoup plus accentuée que celle des individus femelles, principalement dans les régions du front et des joues, qui apparaissent en brun foncé. Entre les yeux en turban, il existe encore deux petites taches chitineuses, qui se rapprochent en s'étirant suivant la ligne médiane et vers le côté postérieur de la tête.

Les yeux latéraux, pigmentés de noir, ont une forme et une position différentes d'un sexe à l'autre. Chez le mâle, ils sont très proéminents, tout en ayant leur bord antéro-supérieur moins convexe que celui de la femelle. En outre, ils ont une position oblique et latérale par rapport à ceux de la femelle, qui sont placés plus verticalement et en avant. On a nettement l'impression que, chez le mâle, les yeux latéraux sont rejetés sur les côtés et refoulés vers le bas, à la suite du développement considérable des yeux en turban, qui les surplombent. Vus de face, ils sont partiellement cachés par ces derniers. Les yeux latéraux, dont le nombre d'ommatidies augmente avec l'âge, sont fonctionnels dès l'éclosion de la larve.

Les yeux en turban occupent, chez le mâle, la région comprise entre les ocelles et le sommet de la tête. La projection de leur base dépasse en étendue celle de la section sagittale des yeux latéraux. Leur forme est cylindroïde, évasée vers le haut. Face supérieure elliptique, légèrement convexe, seule pourvue de facettes. Hauteur moyenne, 0,55 mm. Coloration générale rouge brique. Structure interne différente de celle des yeux latéraux, par l'allongement extrême des rétinules et la réduction du pigment. Chaque rétinule comprend une portion multinucléée distale, reliée par un filament grêle au rhabdome proximal. Pigment clairsemé, jaune brun, localisé au niveau des cristallins (cellules pigmentaires accessoires), à la base des rétinules et dans la zone des fibres postrétiniennes.

Le développement des yeux en turban débute lorsque les yeux latéraux sont complètement différenciés, et s'accomplit aux dépens de l'assise hypodermique immédiatement voisine de ces derniers. Chez les larves ayant 4 mm. de longueur, les

ébauches des yeux en turban deviennent visibles extérieurement, sous forme de deux croissants rougeâtres, bordant la partie interne et supérieure des yeux latéraux. Ensuite, ces ébauches augmentent en surface et se différencient en profondeur, pour se présenter, au dernier stade nymphal, comme deux calottes, rapprochées de la ligne médiane de la tête. Les yeux en turban acquièrent leur forme caractéristique et leur hauteur maxima à deux reprises correspondant à l'éclosion du subimago et à celle de l'imago. Au centre de l'œil, les ommatidies sont définitivement constituées; à sa périphérie, il n'y a que des rétines sans cristallins (1). Les yeux en turban nous apparaissent comme le premier caractère sexuel secondaire permettant la reconnaissance du sexe dès l'état larvaire (2).

Les ganglions optiques sont uniques dans le sexe femelle. Chez le mâle, chacun d'eux est divisé longitudinalement en deux parties, dont l'externe correspond à l'œil latéral, tandis que l'interne plus développée, appartient à l'œil en turban du même côté. Le dédoublement du ganglion optique commence au niveau de la masse médullaire externe et intéresse distalement les couches suivantes : chiasma externe, lame ganglionnaire et fibres post-rétiniennes. L'édification de la partie du ganglion optique en rapport avec l'œil en turban s'accomplit corrélativement à la différenciation de ce dernier (3).

*Mosaïques sexuelles. Morphologie externe* (fig. III et V; pl. XII, fig. 2 à 5). — Les têtes de toutes nos mosaïques sexuelles se distinguent en première ligne de celles des femelles normales par le fait qu'elles sont pourvues d'yeux en turban sous forme de calotte chez les nymphes, d'aspect cylindroïde chez les imagos. Cependant, à la différence des

(1) Voir, pour la structure et le développement des yeux en turban chez les *Baëtidae*, le travail de ZIMMER (1898) et celui de PRIESNER (1916).

(2) Par contre, les deux autres caractères sexuels secondaires sont plus tardifs. En effet, les ébauches des gonopodes s'aperçoivent difficilement, même chez la nymphe au dernier stade. L'allongement des pattes antérieures se produit brusquement lors de la mue imaginale.

(3) Les études sur les yeux en turban chez les *Baëtidae* n'envisagent pas les ganglions optiques. Leur constitution est sommairement indiquée sur les figures 823 et 824 de BERLESE (1909, t. I, p. 663).

mâles normaux, les têtes des *Baëtis* en mosaïque sont rendues dissymétriques, soit par la présence d'un seul œil en turban de taille variable, soit par la présence de deux yeux inégalement développés. Sur l'ensemble de dix individus, sept d'entre

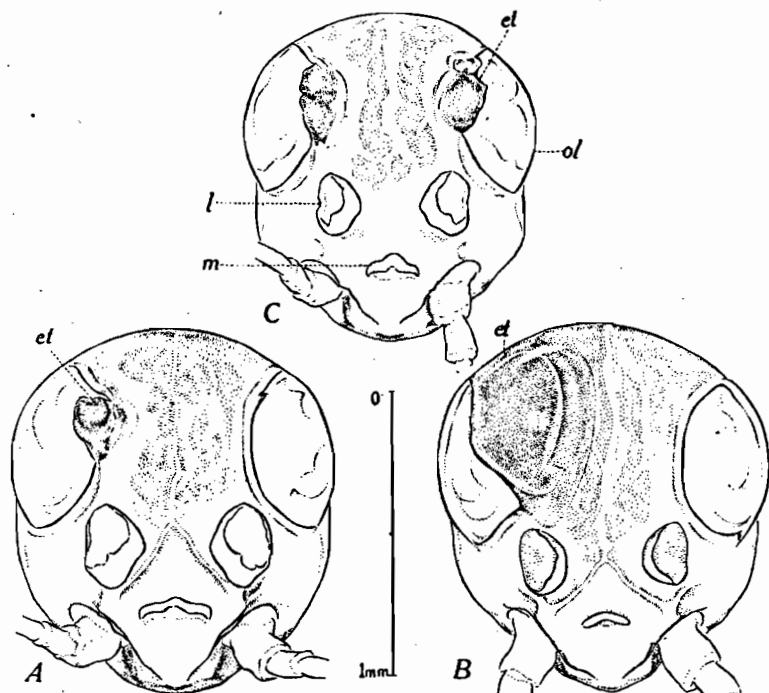


Fig. III. — *Baëtis rhodani* (Pict.), larves adultes ; têtes de trois mosaïques sexuelles, vue de face. A et B : unilatérales, C : bilatérales.  $\times 38$  et : ébauches des yeux en turban, *l* : ocelles pairs, *m* : ocelle médian, *ol* : yeux latéraux.

eux montrent des yeux en turban unilatéraux : chez cinq sujets, du côté droit et chez deux, seulement du côté gauche. Parmi les trois exemplaires munis d'yeux en turban bilatéraux, il y en a deux qui ont l'œil droit sensiblement plus gros que l'opposé. Par conséquent, dans la série de nos mosaïques sexuelles, les yeux en turban affectent plus fréquemment le côté droit de la tête et ils y présentent un développement prépondérant.

Examinons en particulier les têtes des quatre mosaïques sexuelles adultes, que nous désignons par les lettres A, B, C



et D, correspondant respectivement aux nos 9, 10, 6 et 7 du tableau précédent. Voici d'abord les valeurs du diamètre transversal de la tête et celles de la hauteur des yeux en turban :

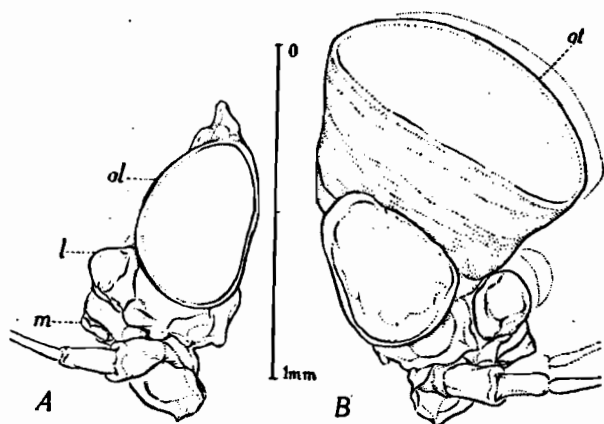


Fig. IV. — *Baëtis rhodani* (Pict.), imagos, têtes normales vues de profil: A : ♀, B : ♂.  $\times 45$ .

*l* : ocelles pairs, *m* : ocelle median, *ol* : œil latéral, *ot* : œil en turban.

Exemplaires	Longueur du corps	Largeur de la tête	Hauteur des yeux en turban	
			droit	gauche
A	8,5 mm.	1,17 mm.	—	0,14 mm.
B	8,5 mm.	1,14 mm.	0,28 mm.	—
C	7,5 mm.	1,03 mm.	0,26 mm.	0,41 mm.
D	7,5 mm.	1,20 mm.	0,43 mm.	0,31 mm.

Le diamètre transversal de la tête des individus A, B et C est égal ou inférieur à celui d'une femelle normale de même taille. Les ocelles pairs, peu élevés, sont, comme chez la femelle, fort rapprochés des yeux latéraux. Chitïnisation de la tête très faible. Les yeux latéraux, situés sur les côtés dépourvus d'yeux en turban, ont le faciès nettement femelle, tandis que ceux surmontés par ces derniers, se présentent sous des formes particulières. Ces aspects en quelque sorte intermédiaires à ceux des deux sexes, sont dus à l'aplatissement du bord antéro-supérieur des yeux latéraux, au contact de la base plus ou moins étendue des yeux en turban (fig. V). Ces derniers, tout en ayant la coloration et la forme générale des yeux en turban

normaux, peuvent être rangés, de par leur taille, en deux catégories. A la première appartiennent les yeux gauches plus petits, à facettes non apparentes (fig. V, A et C). Dans la seconde, rentrent les yeux droits, plus développés, présentant des facettes distinctes (fig. V, B et C'). A la différence du cas normal, ces yeux en turban n'atteignent jamais par leur base

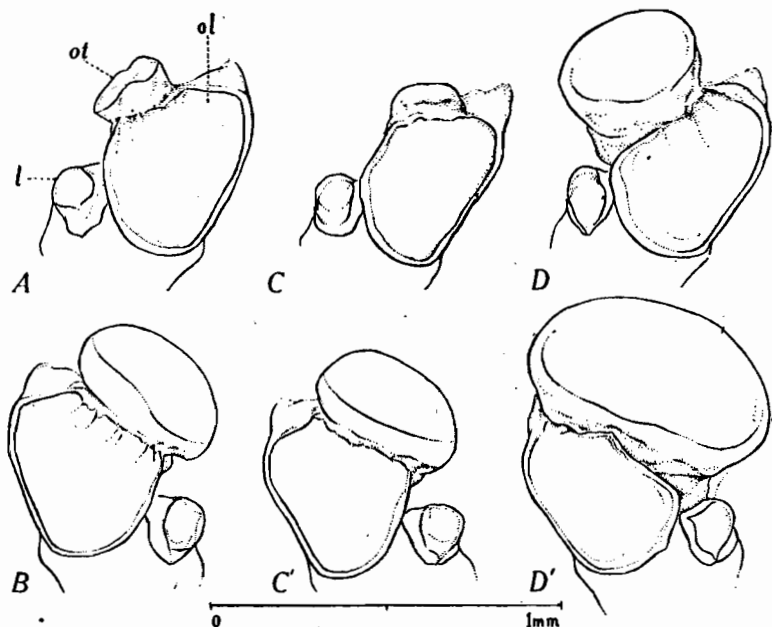


Fig. V. — *Baetis rhodani* (Pict.), imagos, yeux composés de mosaïques sexuelles, vus de profil. Rangée supérieure : côtés gauches. Rangée inférieure : côtés droits. A et B : yeux en turban unilatéraux. C, C' et D, D' : yeux en turban bilatéraux.  $\times 43$ .  
Lettres avec la même signification que dans la figure précédente.

les ocelles pairs, la ligne médiane et le sommet de la tête, dont ils sont séparés par des distances variables.

En somme, les yeux en turban représentent le seul caractère purement mâle de la tête des trois premières mosaïques sexuelles adultes. Tout en étant moins développés que chez le mâle normal, ils déterminent la masculinisation partielle et l'asymétrie des yeux latéraux adjacents. Par contre, le reste de la tête est symétrique et nettement femelle (pl. XII, fig. 2 à 4).

L'individu D mérite une mention à part. En effet, le diamètre transversal de sa tête est intermédiaire à ceux des deux sexes, rapportés à la même longueur du corps. Les ocelles pairs, légèrement globuleux, sont plus écartés des yeux latéraux que ceux de la femelle. Chitinisation et relief de la tête plutôt du type mâle. Les yeux latéraux, presque superposables à ceux du mâle, sont semblables entre eux, malgré l'inégalité des yeux en turban correspondants (fig. V, D et D'). Parmi ces derniers, l'œil gauche est légèrement plus gros que les yeux en turban droits des exemplaires précédents, tandis que l'œil droit se rapproche par ses dimensions de l'état normal. En conséquence, la base de celui-ci s'étend jusqu'à la ligne médiane de la tête et touche en avant l'ocelle pair du même côté.

En définitive, la tête du sujet D est beaucoup plus évoluée dans le sens mâle que celles des autres mosaïques sexuelles. Néanmoins, elle rappelle la constitution céphalique générale de la femelle (pl. XII, fig. 5).

*Structure interne* (fig. VI ; pl. XII, fig. 7 et 8). — Essayons de nous rendre compte d'après les coupes, quelle est, chez nos mosaïques sexuelles, la structure interne des yeux en turban et des ganglions optiques correspondants. Nous choisissons comme exemple l'individu C, dont la tête réunit les deux premières catégories d'yeux en turban mentionnées précédemment (pl. XII, fig. 4).

L'œil en turban gauche, plus petit, renferme des ommatidies ramassées, dépourvues de filaments rétinien intermédiaires et sans cristallins nettement différenciés (pl. XII, fig. 8). A l'inverse de ce qu'il se passe chez le mâle, le ganglion optique sous-jacent montre une partie principale en rapport avec l'œil latéral et une autre, bien plus réduite appartenant à l'œil en turban rudimentaire. La séparation des couches correspondant à ces deux régions est à peine indiquée.

L'œil en turban droit, plus gros, est formé d'ommatidies décomposables en des cristallins parfaitement constitués et en des rétinules légèrement amincies au-dessous de la zone nucléaire (pl. XII, fig. 7). Les assises du ganglion optique en relation avec cet œil en turban sont suffisamment distinctes, cependant elles n'atteignent pas le développement que présen-

tent les couches ganglionnaires de l'œil latéral du même côté.

Chez un autre exemplaire (n° 2 du tableau), ayant un œil en turban voisin de l'état normal, on remarque des ommatidies presque complètes, dont les segments rétiniens moyens sont

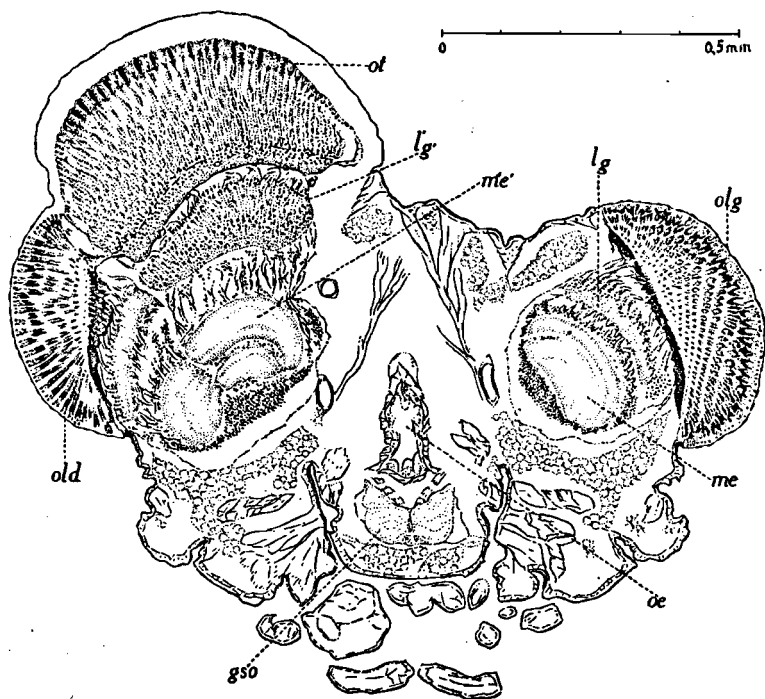


Fig. VI. — *Baëtis rhodani* (Pict.), subimago, mosaïque sexuelle à œil en turban unilatéral. Coupe frontale de la tête, montrant le développement inégal des ganglions optiques.  $\times 80$ .

*gso* : ganglion sous-œsophagien, *lg* : lame ganglionnaire de l'œil latéral, *lg'* : *idem.* de l'œil en turban, *me*, *me'* : masses médullaires externes des mêmes yeux, *œ* : œsophage, *old* : œil latéral droit, *olg* : œil latéral gauche, *ot* : œil en turban.

rétrécis davantage. Le ganglion optique correspondant laisse nettement apercevoir deux parties. De même que chez le mâle, celle qui appartient à l'œil en turban dépasse notablement en étendue la partie desservant l'œil latéral (fig. VI).

Nous croyons instructif de rapprocher les données exposées ci-dessus des résultats obtenus par PRIESNER (1916) pour le déve-

loppement normal des yeux en turban chez une autre Baëtïde (*Cloëon dipterum*, L.). Il résulte de cette comparaison, que les différences de structure — concernant les ommatidies et le ganglion optique — qui séparent les trois types d'yeux en turban chez nos mosaïques sexuelles adultes, sont du même ordre que celles qui existent entre certains stades de l'évolution normale des organes en question (1). Les yeux en turban de hauteur inégale des imagos en mosaïque nous apparaissent donc comme s'ils étaient arrêtés à des stades différents du développement, quant à leur organisation interne. Ainsi, l'œil le plus petit est également le moins différencié.

## 2. Appareil génital.

*Etat normal.* — L'appareil génital du mâle adulte est bien moins volumineux que celui de la femelle. Corrélativement à ce fait, les six premiers segments abdominaux de celui-ci sont rétrécis et de coloration claire, tandis que l'abdomen de la femelle ovigère est assez distendu et d'une nuance plus sombre. Ce dernier aspect semble dû non seulement à la présence des œufs, mais encore à la chitïnisation plus forte des tergites abdominaux.

*Mâle.* — Les testicules, représentés par deux sacs allongés et étroits, débutent dans le métathorax et sont logés dans l'abdomen, à droite et à gauche de la ligne médio-dorsale, entre le tissu péricardial et la paroi intestinale. Très rapprochés l'un de l'autre, ils s'anastomosent toujours au niveau du 2<sup>e</sup> ou 3<sup>e</sup> segment abdominal, pour se séparer ensuite. Après le 4<sup>e</sup> segment, ils se prolongent directement par deux spermiductes, qui, en divergeant de plus en plus, deviennent latéraux et suivent finalement un trajet ventral. Ceux-ci débouchent isolément dans deux pénis, situés ventralement sur le bord caudal du 9<sup>e</sup> segment abdominal, entre les gonopodes. Les pénis sont chitineux et invaginés avant l'accouplement. Les testicules proprement dits restent apparents jusqu'à l'éclosion du

(1) L'espèce qui fait l'objet du travail de PRIESNER (1916), n'appartenant pas au même genre que la nôtre, nous ne pouvons pas insister davantage sur ce rapprochement.

subimago. Ils s'effacent ensuite lors de l'accumulation du sperme dans la partie distale des canaux déférents, qui se dilate notablement. Avant la spermiogénèse, la paroi testiculaire, mince et parsemée de noyaux, entoure un contenu cellulaire assez serré, dont les éléments spécifiques sont simplement disposés par petits îlots. A aucun stade de leur développement, les gonades mâles ne se montrent formées de plusieurs follicules distincts.

*Femelle* (fig. VII, A et B). — Les ovaires pairs s'étendent depuis le prothorax jusque dans le 6<sup>e</sup> segment abdominal, et ils comblent, à la maturité génitale, les régions latéro-dorsales de l'abdomen. Chaque ovaire renferme, sous une enveloppe commune, un grand nombre de tubes ovigères, qui sont insérés l'un après l'autre, sur plusieurs rangées, le long de l'oviducte correspondant. Ordinairement, trois œufs mûrissent dans chaque tube ovigère. Les deux oviductes cheminent tout le long de la face inférieure des ovaires, dépassent l'extrémité postérieure de ces derniers et aboutissent séparément à l'ouverture génitale en forme de fente transversale, située à la fin du 7<sup>e</sup> sternite abdominal. Ils présentent une anastomose, généralement au niveau du 3<sup>e</sup> segment de l'abdomen.

Au cours du développement, à l'intérieur de l'enveloppe ovarienne, les tubes ovigères apparaissent sous forme de lobes — au nombre de quatre ou cinq sur la même coupe transversale — convergeant ventralement vers l'ébauche de l'oviducte (fig. VII, A). Chaque lobe montre une agglomération apicale de jeunes cellules germinales, d'où se détachent un ou deux ovocytes plus évolués, qui se trouvent déjà entourés d'une gaine épithéliale. Celle-ci se compose de petits éléments de revêtement, qui semblent proliférer du voisinage immédiat de l'oviducte, ayant comme ce dernier une origine probablement mésodermique. A un stade ultérieur, les premiers follicules sont nettement constitués (fig. VII, B). Autour de l'ovule, la paroi folliculaire est représentée par une assise de grosses cellules, d'aspect caractéristique. Ce sont les cellules folliculaires très basophiles, allongées transversalement par rapport au grand axe du follicule et dont les noyaux vésiculeux renferment, outre un nucléole, de nombreux granules chromatiques.

Ces éléments sécrètent le chorion de l'œuf et dégèrent ensuite. Au niveau du cordon reliant deux follicules d'un même tube ovigère, les cellules épithéliales restent petites et indifférenciées.

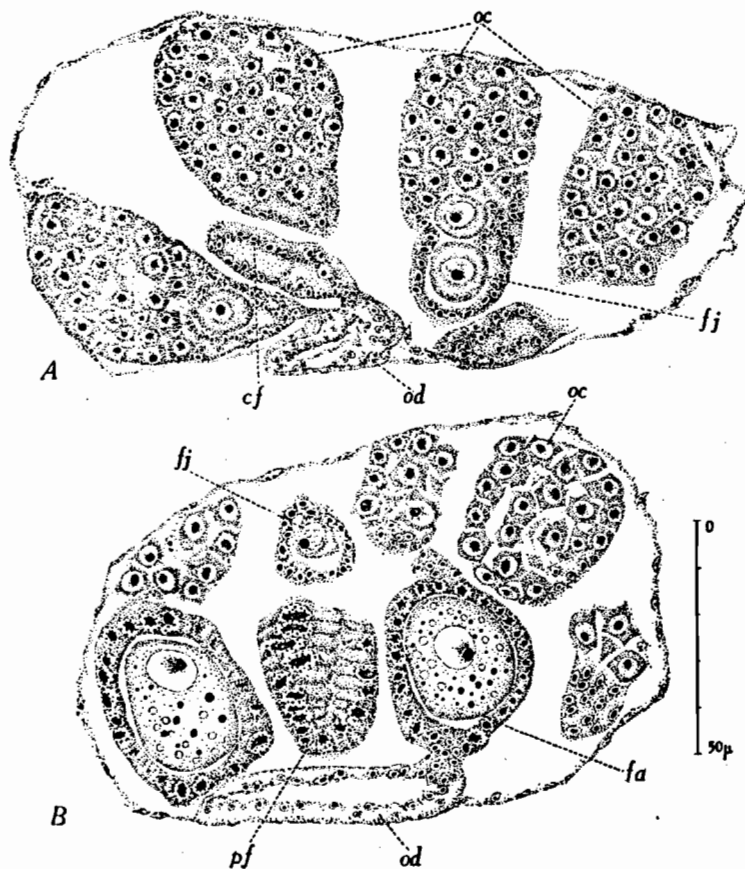


Fig. VII. — *Baetis rhodani* (Pict.), larve ♀ ; deux stades du développement de l'ovaire, coupes transversales légèrement schématisées. A : ébauches des tubes ovigères, B : premiers follicules constitués.  $\times 630$ .

*cf* : cellules folliculaires jeunes. *fa* = follicule âgé, *fj* : follicule jeune, *oc* : ovocytes jeunes, *od* : oviducte, *pf* : paroi folliculaire.

Chez l'adulte, les oviductes présentent une couche musculaire externe, formée notamment de fibres longitudinales, ainsi qu'un épithélium interne, qui produit une abondante sécrétion basophile.

*Mosaïques sexuelles* (pl. XII, fig. 9 à 11). — Chez neuf mosaïques sexuelles, nous avons trouvé un appareil reproducteur en tous points identique à celui de la femelle normale.

Par contre, un seul imago, désigné précédemment par la lettre D et dont la tête atteint le plus haut degré de masculinisation, offre, en même temps, des glandes génitales profondément modifiées. A l'extérieur, l'abdomen se montre légèrement réduit, semblable à celui d'une femelle ayant déposé sa ponte. Ventralement, on y reconnaît l'ouverture sexuelle entre le 7<sup>e</sup> et le 8<sup>e</sup> segments abdominaux. Des coupes transversales en série nous renseignent sur l'état interne de l'appareil génital. Celui-ci occupe une place étroite de chaque côté du tube cardiaque, entre le tégument dorsal et la paroi intestinale. Il se compose de deux glandes dorsales, droite et gauche, accompagnées ventralement, sur tout leur parcours, de deux conduits. Les gonades commencent dans le thorax et finissent dans le 4<sup>e</sup> segment abdominal. Peu volumineuses, elles sont principalement représentées par un assez grand nombre de follicules distincts renfermant des spermatozoïdes. Les conduits pairs débutent presque au même niveau que les glandes, augmentent progressivement de volume et recueillent bientôt une partie des spermatozoïdes élaborés à l'intérieur des follicules. Ils confluent dans le 4<sup>e</sup> segment abdominal, se disjoignent ensuite, passent peu à peu sur les côtés et aboutissent, après un court trajet ventral, à la fente intersegmentaire, derrière le 7<sup>e</sup> sternite de l'abdomen. Ce sont donc des véritables oviductes.

Telle est la disposition générale de cet appareil génital, que nous allons examiner maintenant dans ses détails. Les spermatozoïdes, en quantité considérable, se trouvent répartis dans de nombreux follicules, en forme de poches ramassées, à paroi mince, pourvue de noyaux rares et petits. Ces follicules reposent sur l'oviducte correspondant, dans lequel ils s'ouvrent successivement (pl. XII, fig. 11). Au niveau de la communication, on observe nettement le passage des spermatozoïdes vers l'oviducte, dont la paroi devient irrégulière et plus mince, se soulève et entoure la base des follicules, qui y présentent souvent quelques noyaux pariétaux plus gros. La disposition des follicules n'est pas rigoureusement symétrique pour les deux glandes. Il peut y en avoir trois ou quatre sur la coupe trans-



versale d'une même gonade. Les follicules ne renferment pas tous uniquement des spermatozoïdes ou des spermatides avancées. En effet, certains d'entre eux montrent, à la périphérie, une assise plus ou moins complète de cellules, qui, en raison de leur aspect, doivent être considérées comme des jeunes ovocytes en dégénérescence (pl. XII, fig. 10). Les mêmes éléments — un peu plus gros et moins pycnotiques — forment des îlots alternant avec les follicules, surtout dans la région proximale des glandes. Ces jeunes ovocytes dégénérés sont semblables à ceux constituant les agglomérations apicales des jeunes tubes ovigères et se reconnaissent aux caractères suivants : contour polygonal arrondi, cytoplasme dense, noyau vésiculeux à nucléole sphérique et chromatine en réseau. Il nous reste encore à signaler, dans le 2<sup>e</sup> segment abdominal et en rapport avec l'oviducte gauche, deux ovules bourrés de vitellus, entourés chacun d'une couche de cellules folliculaires typiques (pl. XII, fig. 9).

Les oviductes sont en général aplatis dorso-ventralement ; toutefois leur contour varie d'un niveau à l'autre, suivant l'état local de contraction. Au milieu de la gonade, l'oviducte dépasse en largeur la rangée de follicules superposés. Ces conduits ont une paroi épaisse, formée d'une couche externe de fibres musculaires longitudinales et d'un épithélium interne, d'aspect lobulé en section. Ils présentent au début une lumière étroite, contenant une faible sécrétion basophile. A partir du 3<sup>e</sup> segment abdominal, les oviductes se dilatent et se remplissent d'une masse spermatique de plus en plus abondante. Les spermatozoïdes y sont disposés par faisceaux orientés suivant la longueur des canaux. On trouve rarement, parmi les faisceaux spermatiques, des ovocytes isolés et dégénérés. La quantité des spermatozoïdes diminue au delà du 5<sup>e</sup> segment abdominal, pour disparaître totalement bien avant l'aboutissement des oviductes à l'ouverture sexuelle.

L'appareil génital aberrant, dont nous venons de donner la description, peut se ramener facilement au schéma typique de l'appareil reproducteur femelle, et, tout d'abord, en ce qui concerne l'ouverture sexuelle et les conduits vecteurs s'y terminant. En effet, ces derniers se distinguent des oviductes normaux seulement par quelques détails, à savoir : paroi plus

épaisse, calibre plus réduit, sécrétion basophile moins riche. A première vue, les gonades proprement dites s'écartent franchement du type femelle par le fait qu'elles sont capables de produire des spermatozoïdes. Mais, d'une part, l'élaboration de ceux-ci à l'intérieur des follicules et, d'autre part, les rapports de ces derniers avec les oviductes, ne permettent non plus d'assimiler les glandes en question à des véritables testicules. A notre avis, pour interpréter correctement ces gonades profondément remaniées, nous devons les comparer aux premiers stades du développement des ovaires. Ceci nous amène à considérer les follicules à spermatozoïdes comme étant homologues aux lobes ovariens, aux dépens desquels se forment les tubes ovigères (fig. VII, A). Nous avons donc affaire à des ovaires, dont la plupart des cellules germinales auraient évolué de très bonne heure dans le sens mâle, tout en restant groupées selon le type femelle. Cette manière de voir se trouve confirmée par l'existence d'éléments femelles parfaitement reconnaissables, tout le long des gonades, à l'intérieur même des follicules, ou intercalés à eux.

Enfin, il nous semble intéressant de relever l'absence de cellules folliculaires nettement différenciées au niveau des follicules produisant les spermatozoïdes. Celles-ci sont exclusivement cantonnées autour de deux ovules appartenant à la gonade gauche. La différenciation complète des cellules folliculaires ne s'accomplirait donc pas en présence d'éléments mâles.

### III. — Discussion des faits.

Les *Baëtis* anormaux faisant l'objet de cette étude représentent — avec l'exemplaire de LESTAGE — les seules mosaïques sexuelles connues jusqu'à ce jour chez les Ephémères. Pour mieux faire ressortir les rapports de ces anomalies avec l'intersexualité et le gynandromorphisme, rappelons brièvement ces notions même (1).

En principe, chez les Insectes, les *intersexués* et les *gynan-*

(1) Nous renvoyons pour la mise au point de ces questions aux ouvrages récents de GOLDSCHMIDT (1931) et de MEISENHEIMER (1930).

*dromorphes* se distinguent par leur constitution génétique. Le corps d'un intersexué a une composition génétique homogène, équivalente à celle d'un individu mâle ou femelle, suivant le cas. Par contre, un organisme gynandromorphe comprend des territoires mâles et femelles différents au point de vue génétique.

Dans les exemples classiques, un intersexué se développe conformément à son sexe génétique jusqu'à un certain moment appelé *point de virage*, à partir duquel il poursuit son évolution selon le sexe opposé. *Grosso modo*, les parties du corps qui se trouvent différenciées avant le point de virage appartiennent surtout au sexe originel, tandis que celles qui apparaissent ultérieurement subissent l'empreinte du sexe surajouté. L'intersexué adulte offre un mélange de caractères non seulement mâles et femelles, mais encore morphologiquement intermédiaires à ceux des deux sexes. Généralement, les parties d'un organisme intersexué ont une disposition symétrique. Dans une population d'intersexués, chaque sujet peut montrer un degré particulier d'intersexualité, qui est d'autant plus accentuée, que le virage s'est produit plus tôt au cours de l'ontogenèse. Il en résulte que les intersexués sont susceptibles d'être rangés dans une série présentant tous les termes de passage de la femelle au mâle, ou inversement.

On admet que le gynandromorphisme est dû à des anomalies d'ordre nucléaire, remontant à la fécondation ou à l'une des mitoses qui déterminent la séparation des blastomères. Dès le début du développement, un gynandromorphe apparaît donc comme une juxtaposition de cellules embryonnaires mâles et femelles. Les dérivés de ces cellules vont édifier, suivant leurs potentialités évolutives, telle ou autre région de l'organisme adulte, tout en conservant leur sexe propre. A l'état définitif, un gynandromorphe est représenté par une mosaïque de parties purement mâles et femelles, à l'exclusion de toute région intermédiaire. Le corps d'un gynandromorphe se montre toujours dissymétrique. Le mélange des parties mâles et femelles peut être plus ou moins compliqué. L'exemple typique est celui d'un gynandromorphe strictement biparti; dans d'autres cas il s'agit d'une mosaïque fine et irrégulière; enfin le gynandromorphisme peut affecter uniquement un petit territoire. En

général, les gynandromorphes sont des productions excessivement rares et isolées. Toutefois, dans certaines lignées, parmi les Diptères et les Lépidoptères, le gynandromorphisme est héréditaire et apparaît périodiquement.

Nos mosaïques sexuelles semblent relever à la fois de l'intersexualité et du gynandromorphisme, sans que l'on puisse les ranger définitivement dans l'une de ces deux catégories de phénomènes. Rappelons les faits en faveur de l'intersexualité. 1° Par le développement progressif de leurs yeux en turban, les *Baëtis* en mosaïque forment, quant à leurs têtes, une série qui mène graduellement de la femelle normale vers le mâle normal (pl. XII, fig. 1 à 6). 2° La structure interne de l'œil en turban et celle du ganglion optique correspondant sont d'autant moins différenciées, que ce premier organe reste plus petit. Tout se passe comme si l'œil en turban rudimentaire était apparu trop tard et n'avait pas eu, jusqu'au stade d'imago, le temps suffisant à son édification complète. 3° Corrélativement au développement maximum des yeux en turban, on observe la masculinisation des yeux latéraux et celle d'autres caractères de la tête. 4° Notre individu D, dont la tête se rapproche le plus de celle du mâle, présente également des gonades ayant la majeure partie de la lignée germinale sous forme de spermatozoïdes.

Cependant, en ce qui concerne nos mosaïques sexuelles, l'idée d'intersexualité s'accorde mal avec les données suivantes. 1° Les yeux en turban sont très fréquemment unilatéraux, ou bien bilatéraux mais alors inégaux. 2° L'apparition des yeux en turban ne s'accompagne jamais de la masculinisation des pattes antérieures et du 9<sup>e</sup> segment abdominal. Or, chez le mâle, au cours du développement, les caractères sexuels secondaires intéressant ces deux dernières régions apparaissent longtemps après les ébauches des yeux en turban. 3° La variation de taille des yeux en turban paraît être un phénomène d'ordre strictement local, puisque l'on ne constate aucune modification corrélatrice de l'appareil génital, qui reste superposable à celui de la femelle, exception faite pour le sujet D (1). 4° Ce der-

(1) En outre, la coexistence des yeux en turban avec des ovaires normaux semble démontrer nettement l'indépendance de ce caractère sexuel secondaire vis-à-vis des gonades.

nier montre des gonades remplies de spermatozoïdes et associées pourtant à des voies génitales purement femelles, sans aucune tendance vers le type mâle.

Les difficultés que soulève l'interprétation de ces anomalies comme des cas d'intersexualité nous amènent à considérer les affinités probables de ces premières avec le gynandromorphisme. Ce second point de vue aurait l'avantage de nous faire comprendre le fait de la localisation unilatérale des yeux en turban. Ensuite le gynandromorphisme nous permettrait d'expliquer, d'une part, la présence des yeux en turban à l'exclusion des autres caractères mâles du corps et, d'autre part, la masculinisation des gonades indépendamment du reste de l'appareil génital. Autrement dit, nos mosaïques sexuelles représentent-elles des gynandromorphes frontaux, mâles par une portion plus ou moins étendue de leur tête et femelles par ailleurs?

Deux objections s'opposent à cette manière de voir. 1° Chez les individus ayant un œil en turban unilatéral, ce dernier ne se trouve pas enclavé dans un territoire purement mâle : sauf l'œil latéral du même côté, les autres parties de la tête restent symétriques et gardent l'aspect femelle. 2° Le gynandromorphisme nous paraît incompatible avec les différences de degré concernant la taille et la structure des yeux en turban, chez les *Baëtis* en question.

Par les considérations que nous venons de développer, nous croyons avoir suffisamment mis en évidence l'aspect très particulier de nos mosaïques sexuelles. Nous serions enclins à les rapprocher plutôt du gynandromorphisme que de l'intersexualité, mais les données que nous possédons ne nous permettent pas de formuler une conclusion définitive à ce sujet.

#### IV. — Résumé.

1. Dans le présent travail, nous faisons connaître une série de mosaïques sexuelles qui appartiennent à une espèce très commune d'Ephémère, *Baëtis rhodani* (Pict.), provenant d'un torrent des Carpathes méridionales, tout près de Sinaïa (Roumanie).

2. Il s'agit d'individus ayant une organisation générale femelle et dont le corps présente cependant deux régions modifiées dans le sens mâle, à savoir : la tête — en particulier les yeux composés — et les gonades.

3. La masculinisation de la tête de nos exemplaires est principalement due à l'apparition — unilatérale ou bilatérale suivant le cas, — d'un caract-

tère mâle par excellence : les yeux en turban. Grâce au développement progressif de ces derniers, les têtes de nos mosaïques sexuelles peuvent être rangées en une série présentant plusieurs termes de passage de la femelle au mâle. Les données concernant la structure interne de ces yeux en turban et de leurs ganglions optiques corroborent la sériation précédente.

4. La plupart des sujets en mosaïque ont des ovaires normaux. Un seul exemplaire — celui dont la tête est masculinisée au maximum — offre un appareil génital aberrant : gonades formées de follicules produisant des spermatozoïdes en quantité massive et communiquant toutefois avec des oviductes typiques. Nous sommes amenés à interpréter ces gonades comme des ovaires intersexués, fortement masculinisés.

5. Les faits constatés n'autorisent pas une conclusion formelle en faveur de l'intersexualité ou du gynandromorphisme. Par l'édification graduelle et progressive des caractères mâles en question, nos mosaïques sexuelles suggèrent l'intersexualité. Au contraire, elles rappellent plutôt le gynandromorphisme par la localisation stricte de ces mêmes modifications.

*Nota.* — Tout dernièrement, ayant l'occasion de récolter dans la même région, de nombreux mâles adultes appartenant à une autre espèce de *Baëtis*, nous avons découvert parmi eux plusieurs exemplaires qui se présentent sous l'aspect de véritables gynandromorphes en mosaïque. Ces anomalies intéressantes différentes parties du corps, y compris l'appareil génital, font l'objet d'un travail en voie de préparation.

(Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés, à la Sorbonne  
et Station Zoologique de Sinaïa, Roumanie).

---

## OUVRAGES CITÉS

1909. BERLESE (A.). — Gli Insetti. Milano, I, 663.
1888. EATON (A.-E.). — A Revisional Monograph of Recent Ephemeroïdæ or Mayflies. *Trans. Linn. Soc.*, 2<sup>e</sup> sér., III, 156.
1931. GOLDSCHMIDT (R.). — Die sexuellen Zwischenstufen. Berlin. In : *Monogr. Gesamtgebiet Physiol. Pfl. Tiere*, XXIII.
1922. LESTAGE (J.-A.). — Deux cas de tératologie : chez une larve de *Perlodes abdominalis* Burm. et chez une femelle adulte de *Baëtis rhodani* (Pict.). *Ann. Biol. Lac.*, XI, 86, fig. 2
1921. MEISENHEIMER (J.). — Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. I. Die natürlichen Beziehungen (Jena).
1930. — *Idem*. II. Die allgemeinen Probleme (Jena).
1916. PRIESNER (H.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Turbanaugen von *Cloëon dipterum* L. *Zool. Jahrb., Abt. Anat.*, XXXIX, 485.
1738. RÉAUMUR (R.-A.-F. de). — Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. IV, 240.
1930. SCHENEMUND (E.). — Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. In : *Tierw. Deutschl.*, 19 T., 39.
1907. STEINMANN (P.). — Die Tierwelt der Gebirgsbäche. *Ann. Biol. Lac.*, II, 78.
1924. ULMER (G.). — Ephemeroptera. In : *Biol. Tier. Deutschl.*, 34 T., 32 et 36.
1929. — Eintagsfliegen. In : *Tierw. Mitteleurop.*, IV, Lief. 1 b, 18.
1898. ZIMMER (C.). — Die Facettenaugen der Ephemeropteren. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, LXIII, 236.

## EXPLICATION DE LA PLANCHE XII

### *Baëtis rhodani* (Pict.).

Fig. 1 à 6. — Imagos ; têtes vues de face (antennes partiellement représentées),  $\times 45$ . — 1 : ♀ normale. — 2 et 3 : mosaïques sexuelles à œil en turban unilatéral (individus A et B). — 4 et 5 : *idem* aux yeux en turban bilatéraux (individus C et D). — 6 : ♂ normal.

Fig. 7 et 8. — Imago, mosaïque sexuelle (individu C), coupes frontales des yeux composés et de leurs ganglions optiques,  $\times 150$ . — 7 : côté droit. 8 : côté gauche (On remarque, entre l'œil en turban et l'œil latéral, une portion de structure semblable à celle du premier et pourtant faisant corps avec le dernier).

Fig. 9 à 11. — Imago, mosaïque sexuelle (individu D), coupes transversales à trois niveaux successifs de l'appareil génital,  $\times 660$ . 9 : moitié gauche, 2<sup>e</sup> segment abdominal. 10 : *idem, id.*, niveau plus distal. 11 : moitié droite, 3<sup>e</sup> segment abdominal.

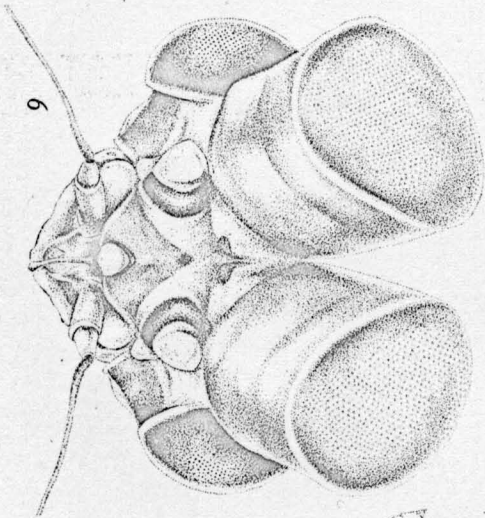
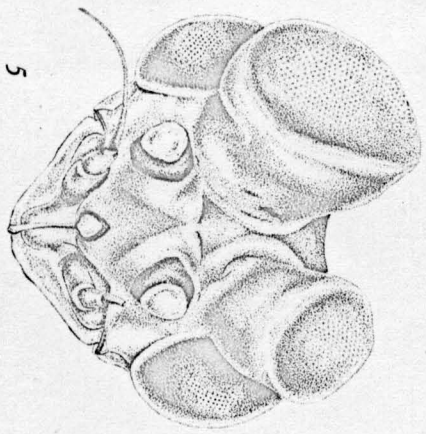
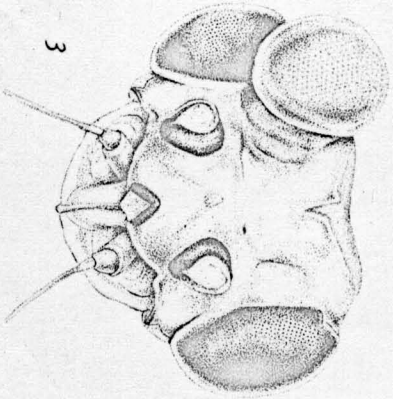
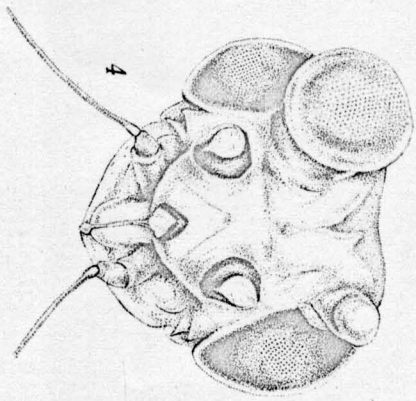
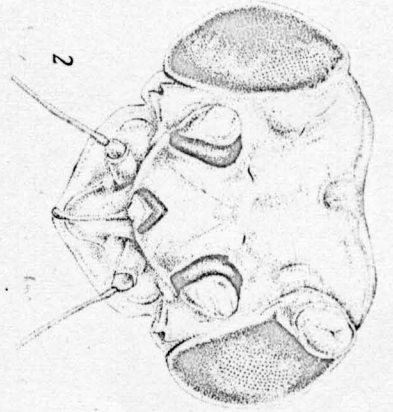
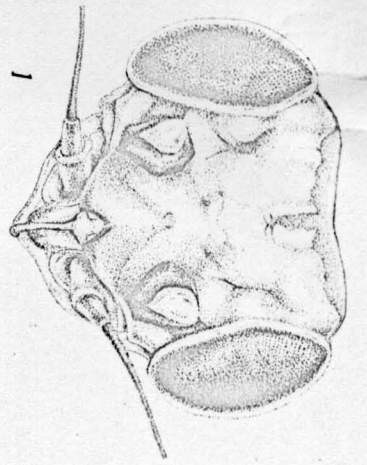
#### Liste des abréviations.

<i>cp</i> = cellules péricardiales.	<i>od</i> = oviducte droit.
<i>f, f', f'', f'''</i> = follicules à spermatozoïdes.	<i>og</i> = oviducte gauche.
<i>lg</i> = lame ganglionnaire.	<i>ol</i> = œil latéral.
<i>me</i> = masse médullaire externe, partie distale.	<i>ot</i> = œil en turban.
<i>mi</i> = <i>idem</i> , partie proximale.	<i>pi</i> = paroi intestinale.
<i>o</i> = ovule.	<i>t</i> = trachée.
	<i>td</i> = tégument dorsal.
	<i>vd</i> = vaisseau dorsal.

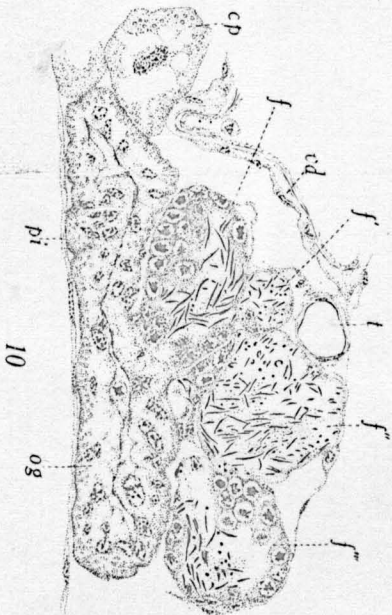
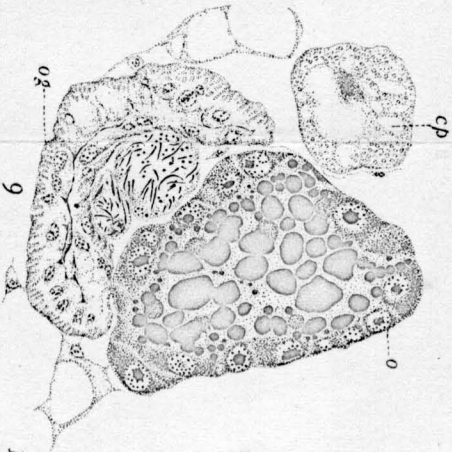
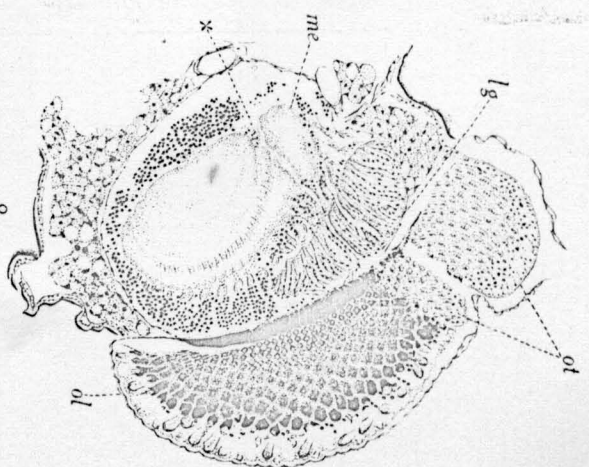
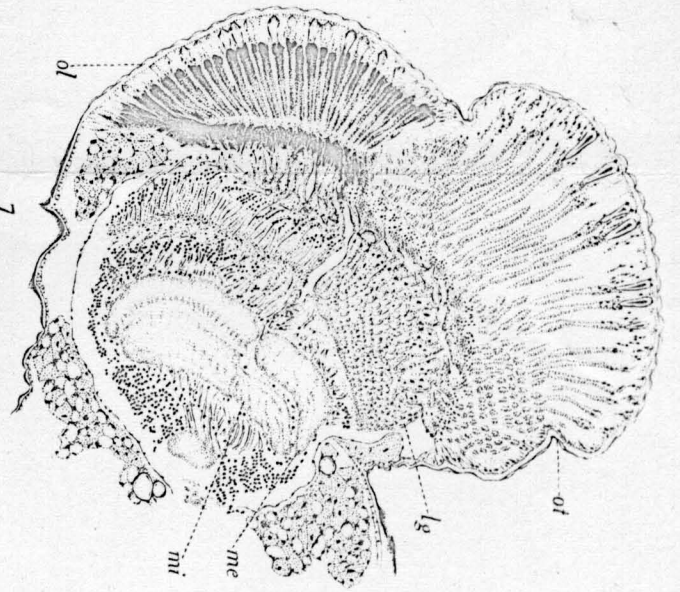
$\times$  = emplacement de la partie proximale de la masse médullaire externe non rencontrée par la coupe.

---





0 1mm



M. et R. Codreanu, del.

Imp. Carala Frères, Paris.