

## DEUX ANOMALIES DES CARACTÈRES SEXUELS CHEZ LES ÉPHÉMÈRES

(Avec 4 figures)

### I. — GONOPODES SURNUMÉRAIRES CHEZ DEUX *Baëtis kulindrophthalmus*, Bogoéscu, 1933.

On sait que les mâles de toutes les Éphémères, présentent à la fin du 9<sup>e</sup> sternite abdominal, leur appareil copulateur, comprenant une paire de pénis, surmontés d'une paire d'appendices préhenseurs, appelés gonopodes (forceps, styles). Disposés en manière de pince et généralement formés de 3-4 articles, les gonopodes servent à saisir l'abdomen postérieur de la femelle lors de l'accouplement, qui s'effectue pendant le vol. Ils offrent, dans cet ordre d'Insectes, une variation considérable dans la forme et les proportions relatives de leurs articles, caractères que l'on utilise pour différencier les genres et les espèces.

De 1931 à 1933, au cours de nos séjours à la Station Zoologique de Sinaïa (Carpathes Méridionales, Roumanie), nous avons capturé 1.227 imagos ♂♂ d'un *Baëtis*, à la recherche des cas de gynandromorphisme et d'une autre anomalie sexuelle, que nous trouvions parmi eux, et que nous allons publier prochainement. Bogoéscu (1933) en a fait une espèce nouvelle, *Baëtis kulindrophthalmus*, voisine de *B. carpatica*, Navas, des Carpathes de Pologne; les deux formes coexistent d'ailleurs dans la région de Sinaïa (Bogoéscu, 1935). Or, un lot de 16 exemplaires de *B. kulindrophthalmus*, récolté le 1-IX-1933, après 6 heures du soir, tout près du laboratoire, nous a livré, en plus de 12 ♂♂ normaux et 2 gynandromorphes, 2 ♂♂ que nous désignerons par A et B, porteurs de remarquables anomalies dans l'appareil copulateur.

L'individu A mesure les dimensions suivantes, en millimètres : corps, 9; ailes, 8; cerques, 21. Examiné ventralement (fig. 1), on lui reconnaît immédiatement une paire de gonopodes, insérés sur le bord postérieur du 9<sup>e</sup> sternite abdominal et composés de 4 articles, dirigés vers l'arrière; comme chez tous les *Baëtis*, ses deux pénis ont internes, invisibles extérieurement. Ces gonopodes ont la conformation typique

Vol. Jubil. Cullery, 1938.

Trav. Stat. Zool. Wimmerau 1933-92

de l'espèce : gros article basilaire, cylindrique renflé ; 2<sup>e</sup> article atténué, conique, se continuant avec le 3<sup>e</sup>, le plus long et au bord interne légèrement dentelé ; article apical faiblement claviforme, mesurant un peu plus de  $\frac{2}{3}$  de la longueur du précé-

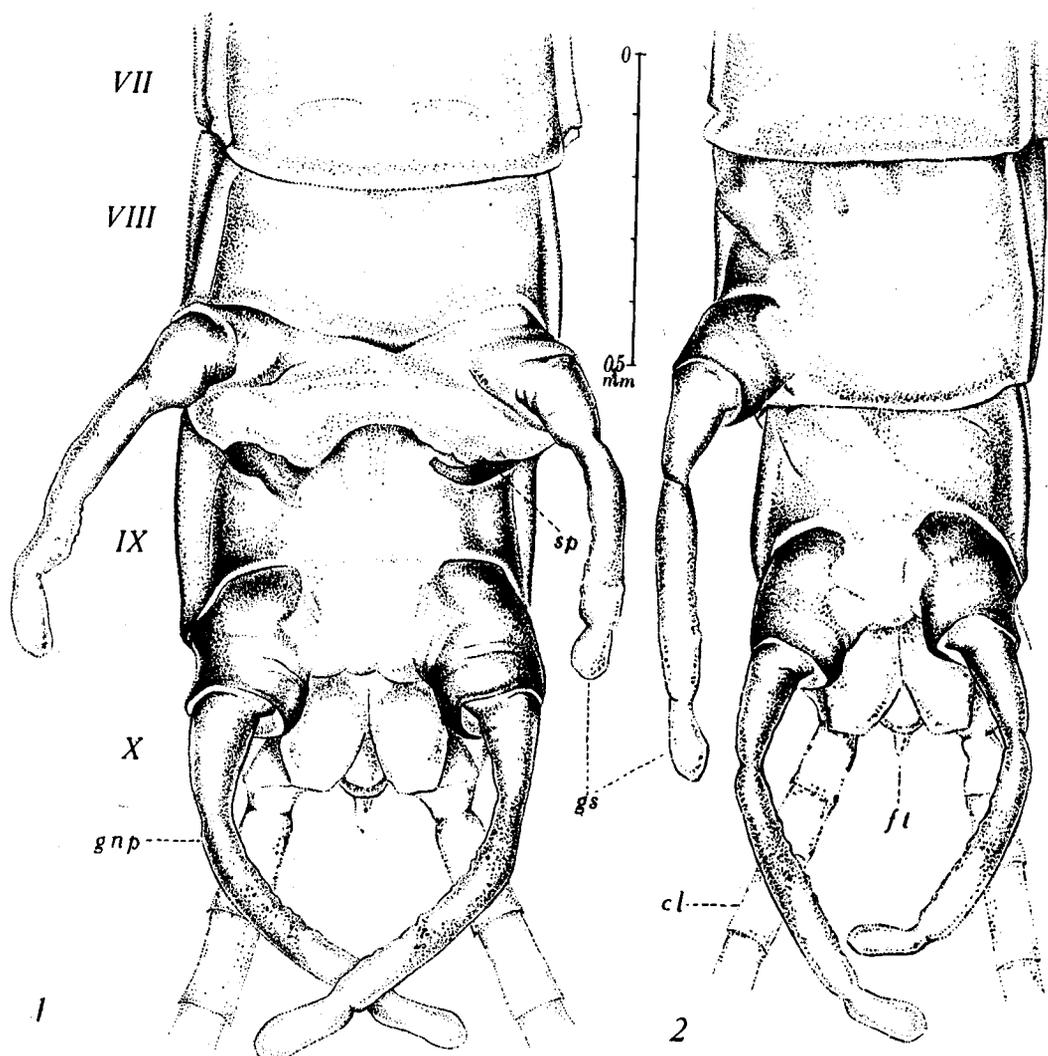


Fig. 1. — *Baëtis kulindrophthalmus*, individu A, imago ♂, abdomen postérieur. Vue ventrale montrant une paire de gonopodes surnuméraires à la fin du 8<sup>e</sup> sternite.  $\times 95$ .

Fig. 2. — *Baëtis kulindrophthalmus*, individu B, imago ♂, abdomen postérieur. Vue ventrale, montrant un seul gonopode surnuméraire du côté droit du 8<sup>e</sup> sternite.  $\times 95$ .

Légende commune aux deux figures : VII-X : sternites abdominaux VII-X ; cl : cerques latéraux ; ft : filum terminal, rudiment du cerque médian ; gnp : gonopodes normalement placés ; gs : gonopodes surnuméraires ; sp : sclérite pair.

dent. Mais, ce qui frappe en même temps, c'est une seconde paire d'appendices, implantés sur le bord postérieur du 8<sup>e</sup> sternite abdominal, lequel est rigoureusement simple et inerme à l'état normal. Il s'agit incontestablement d'une paire de gonopodes surnuméraires, montrant les mêmes articles que ceux qui sont normalement placés, bien que imparfaitement modelés et plus ou moins dyssymétriques. Ainsi, les articles basilaires sont assez réduits; les suivants, plus trapus; les articles 3, irréguliers, n'ont ni la longueur, ni la courbure habituelles; enfin, l'article terminal gauche est nettement plus court que le droit. Dans l'ensemble, les gonopodes surnuméraires sont moins longs que les normaux; sur le vivant, ils restaient écartés entre eux et pendaient du côté ventral, ce qui dénote le faible développement de leur musculature basale. Au-dessous de l'insertion des gonopodes surnuméraires, le 8<sup>e</sup> sternite, au lieu de former une bordure nette, présente un large bourrelet membraneux intersegmentaire, s'appuyant contre deux sclérites, situés aux angles du bord antérieur du 9<sup>e</sup> sternite, et dont la signification n'est pas claire.

Le second *Baëtis* tératologique (individu *B*) est plus petit, mesurant en millimètres : corps, 8; ailes, 7; cerques, 16. Son extrémité postérieure (*Fig. 2*) porte, au niveau du 9<sup>e</sup> sternite abdominal, les deux gonopodes habituels; toutefois celui de droite s'insère un peu plus bas, étant aussi sensiblement plus long, que celui de gauche. Mais le principal caractère anormal, c'est la présence d'un gonopode surnuméraire, impair cette fois-ci, à l'angle postérieur droit du 8<sup>e</sup> sternite abdominal. De par la conformation de ses articles et son orientation, ce dernier ressemble plus aux gonopodes normaux que le forceps surnuméraire de l'individu *A*. Au-dessus de l'insertion du gonopode impair, on remarque une portion tégumentaire pigmentée, qu'un pli oblique délimite vis-à-vis du reste du 8<sup>e</sup> sternite. Celui-ci n'offre aucune particularité dans sa moitié gauche, opposée au gonopode surnuméraire, ni le long de sa limite vers le 9<sup>e</sup> sternite.

Ces deux anomalies des appendices copulateurs, comportent-elles des modifications dans la partie distale des canaux déférents? Il est probable que ces derniers n'émettent une branche supplémentaire dans le 8<sup>e</sup> segment abdominal que s'il y a également des pénis surnuméraires. Puisqu'il s'agit d'organes internes, pour le savoir, il aurait fallu débiter en coupes les sujets en question; comme nous n'en avons que deux, différents l'un de l'autre, il nous a semblé préférable de les conserver entiers.

A notre connaissance, aucune anomalie de cet ordre, n'a encore été décrite chez les Ephémères. D'après NEEDHAM, TRAVER, Hsu (1935, p. 111, fig. 18), les nymphes de *Pentagenia* possèdent une paire vestigiale de styles sur le 10<sup>e</sup> segment abdominal, dans une position correspondante à celle des gonopodes du 9<sup>e</sup>. On se rend facilement

compte que ce sont des processus exigus, non-articulés, normalement présents dans les deux sexes.

Les gonopodes surnuméraires de nos *Baëtis*, étant localisés sur un segment différent de celui qui porte les normaux, ils ne peuvent nullement être considérés comme des formations multiples, résultant d'une régénération, et dont on a fait connaître, chez les Arthropodes, un formidable nombre de cas, depuis BATESON (1894). CAPPE DE BAILLON (1932, p. 266) insiste formellement sur la distinction à faire entre organes surnuméraires et formations multiples, dans la tératogenèse des Insectes.

On ne saurait donc concevoir le développement quasi-normal des gonopodes surnuméraires sur le 8<sup>e</sup> segment abdominal de nos *Baëtis*, qu'à partir d'ébauches existant à ce niveau depuis un moment assez précoce de l'ontogenèse. Il importe de rappeler ici que l'on attribue aux gonopodes des Ephémères la valeur de véritables appendices (KLAPALEK, 1904), ayant dérivé d'une paire d'extrémités ancestrales, peut-être locomotrices, de leur 9<sup>e</sup> segment (NEEDHAM, TRAVER, HSU, 1935, p. 110). On admet, en effet, que l'abdomen des Insectes primitifs, devait être pourvu d'appendices segmentaires, dont les embryons de tous les Insectes actuels, montrent les traces fugitives (DAWYDOFF, 1928, p. 587). Chez la plupart des Insectes adultes, ce n'est qu'à la hauteur du 9<sup>e</sup> segment abdominal que ces appendices persistent, transformés en pièces copulatrices, mais il existe encore des Insectes inférieurs, qui en possèdent sur le 8<sup>e</sup> segment (HANDLIRSCH, 1928, p. 1284; COMSTOCK, 1936, p. 77). En sorte que l'apparition tératologique des gonopodes surnuméraires sur le 8<sup>e</sup> sternite abdominal de ces *Baëtis* pourrait avoir, dans une certaine mesure, la signification d'un rappel atavique. En outre, comme les *Baëtis* en question appartiennent à une lignée nous ayant fourni, plusieurs années de suite, des cas de gynandromorphisme et d'une autre anomalie sexuelle, il est possible que la production des gonopodes surnuméraires relève également d'un déterminisme héréditaire.

Dans la littérature tératologique récente concernant les Insectes, nous n'avons trouvé rien de comparable à ce que nous venons de décrire; sauf, peut-être, le mâle aberrant d'un Perlide, *Leuctra pseudocylindrica*, chez qui DESPAX (1931, fig. 1) a constaté, sur le 5<sup>e</sup> sternite abdominal, la présence d'une paire de processus lamelleux chitinisés, lesquels n'existent normalement que sur le 6<sup>e</sup> sternite. S'il nous est permis de faire des rapprochements avec des faits connus dans d'autres groupes, nous citerons: la variation du nombre des orifices génitaux chez l'Ecrevisse (BATESON, 1894, p. 152); la présence d'un pénis et d'une vésicule séminale surnuméraires dans le 5<sup>e</sup> somite d'une *Hirudo officinalis* (*Ibid.*, p. 166); enfin, la polymastie chez l'Homme (*Ibid.*, p. 181; MEISENHEIMER, 1921, p. 595).

II. — GONADES HERMAPHRODITES CHEZ UNE *Heptagenia lateralis* (Curtis, 1854).

Les sexes sont séparés chez les Ephémères, qui offrent à l'état imaginal un dimorphisme sexuel très net, intéressant généralement les yeux composés, les pattes de la 1<sup>re</sup> paire et le sternite abdominal portant les ouvertures génitales, soit le 7<sup>e</sup> chez la femelle, le 9<sup>e</sup> chez le mâle. Les gonades se présentent comme une paire de sacs très allongés, renfermés dans l'abdomen, et dont les conduits évacuateurs demeurent doubles jusqu'à leur aboutissement aux orifices sexuels, ce qui témoigne d'un plan primitif d'organisation (PALMEN, 1884). Les produits sexuels sont mûrs à la fin du développement nymphal, aquatique ; ceci est en rapport avec la vie brève et autophage des deux stades aériens ailés (subimago, imago), qui suivent pour assurer la reproduction.

Sous le nom de *mosaïques sexuelles*, nous avons déjà eu l'occasion d'étudier chez une espèce de *Baëtis* (M. et R. CODREANU, 1931), une série de femelles, modifiées dans le sens mâle par la présence d' « yeux en turban » plus ou moins développés, et dont une avait en même temps les gonades fortement masculinisées.

Le présent cas porte sur une *Heptagenia lateralis*, appartenant à la famille des *Ecdyonuridæ*, très éloignée de celle des *Baëtidæ*. Il s'agit d'une nymphe, apparemment ♀, longue de 6,5 mm. (cerques non compris), recueillie le 10-IX-1933 dans le torrent Valea Réa, affluent gauche de la Prahova, au sud de la Station Zoologique de Sinaïa (Carpathes Méridionales, Roumanie). Elle hébergeait, entre ses fourreaux alaires supérieurs et ses 3 premiers tergites abdominaux, une larve arquée, au IV<sup>e</sup> stade, de *Symbiocladius rhithrogenæ*, Chironomide ectoparasite. L'*Heptagenia* fut, le jour même de sa récolte, expérimentalement privée de ce dernier, et maintenue ensuite en élevage jusqu'au 17-IX ; ayant extériorisé alors certains caractères de métamorphose, montrant qu'elle se trouvait dans son dernier stade nymphal, elle fut fixée au Bouin alcoolique et débitée en coupes transversales sériées, colorées à l'hématoxyline ferrique-érythrosine. C'est en examinant, dans un autre but (1), ces coupes, que nous avons découvert l'état hermaphrodite des glandes génitales.

Celles-ci ont une constitution générale femelle, présentant à droite et à gauche, leur masse germinale attachée à un oviducte. Nous les comparerons à deux lanières,

(1) Voir tableau XXIV, n° 6, dans R. CODREANU, Recherches biologiques sur un Chironomide, *Symbiocladius rhithrogenæ* (Zavr.), ectoparasite « cancérigène » des Ephémères torrenticoles, Thèse de Sciences Naturelles, Paris, à paraître prochainement dans les *Archives de Zoologie expérimentale et générale*.

qui longeraient l'intestin moyen dans une position latéro-dorsale et seraient obliques par rapport au plan sagittal de symétrie. La gonade droite, débutant avec le 1<sup>er</sup> segment abdominal, devance celle de gauche, laquelle ne commence que vers le milieu du 2<sup>e</sup>. Elles cessent dans le 6<sup>e</sup> segment abdominal, à partir duquel les oviductes cheminent seuls, descendant de plus en plus ventralement, s'infléchissant et s'appro-

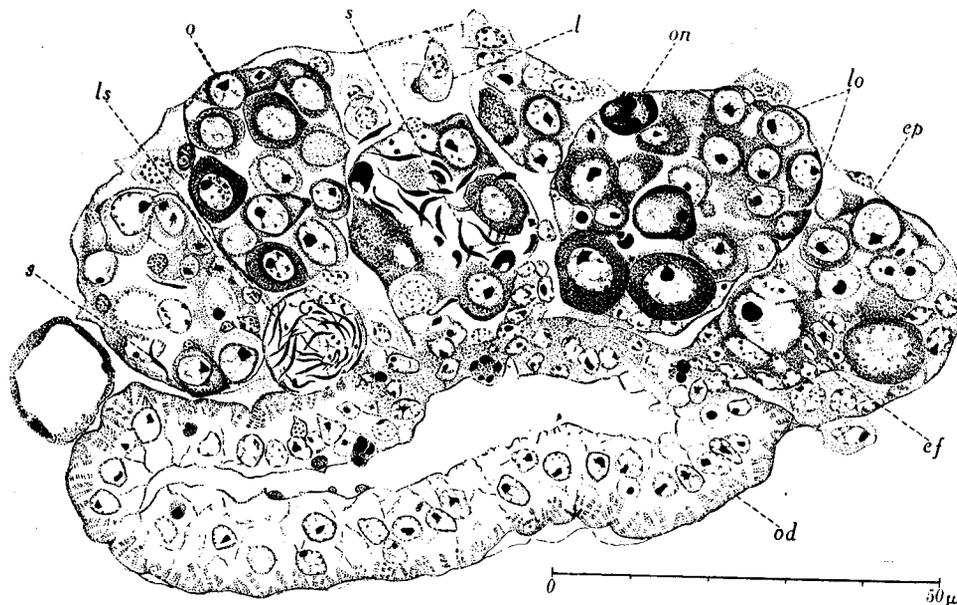


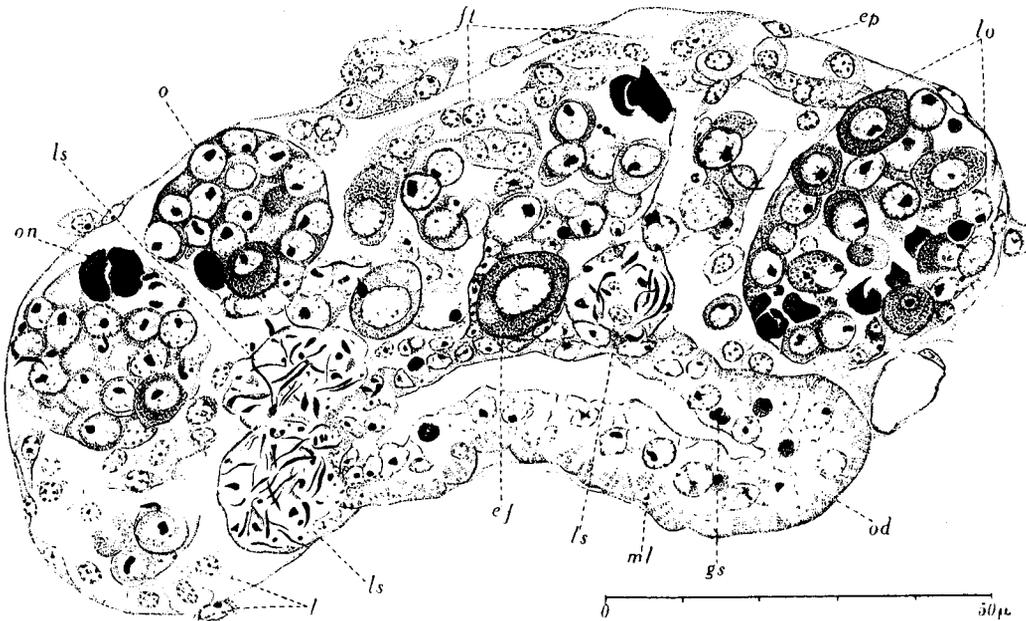
Fig. 3. — *Heptagenia lateralis*, nymphe apparemment ♀, dernier stade (ayant porté un *Symbiocladius rhithrogenæ*, Chironomide ectoparasite); gonade droite à structure hermaphrodite, coupe transversale, 4<sup>e</sup> segment abdominal.  $\times 1400$ .

Légende : *ef* : ébauche d'un follicule; *ep* : enveloppe péritonéale; *l* : leucocytes; *lo* : lobes à ovocytes; *ls* : lobe à spermatozoïdes; *o* : ovocyte jeune; *od* : oviducte; *on* : ovocyte nécrotique; *s* : spermatozoïdes parmi ovocytes.

chant entre eux, pour aboutir à la zone intersegmentaire des 7<sup>e</sup> et 8<sup>e</sup> sternites abdominaux, niveau caractéristique de la fente génitale de l'imago ♀.

La plupart des éléments germinaux sont de jeunes ovocytes, groupés en amas arrondis, sous une mince enveloppe péritonéale (Fig. 3 et 4). On peut compter jusqu'à 6-7 de ces amas ou lobes, dans une coupe passant par la largeur maximum d'une gonade; c'est aux dépens d'eux que se différencie normalement les tubes ovariens. Pourvus d'un filament apical plurinucléé, les lobes sont insérés du côté basal, sur l'oviducte, au moyen de petites cellules épithélioïdes, qui ébauchent même un follicule autour de rares ovocytes évolués (Fig. 3). Les ovocytes, polyédriques arrondis, montrent un cytoplasme généralement basophile, ainsi qu'un grand noyau

vésiculeux, contenant un gros nucléole et un fin réseau chromatique. Certains d'entre eux sont frappés d'une *nécrose d'homogénéisation basophile*, apparaissant comme des corps irréguliers, noircis par l'hématoxyline (*Fig. 4*). A la surface de l'enveloppe ovarienne et entre les amas d'ovocytes, on observe des leucocytes, provenant du processus néoplasique, qui s'est déroulé dans l'hémocœle de l'*Heptagenia*, sous l'ac-



*Fig. 4.* — *Heptagenia lateralis*, nymphe apparemment ♀, dernier stade (ayant porté un *Symbiodiulus rhitrogenæ*, Chironomide ectoparasite); gonade gauche à structure hermaphrodite, coupe transversale, 3<sup>e</sup> segment abdominal. × 1400.

Légende : comme pour la fig. 3; en outre, *ft* : filament terminal ; *gs* : grains de sécrétion ; *ml* : musculature longitudinale.

tion de son Chironomide ectoparasite. La paroi des oviductes comprend une assise externe de faisceaux musculaires longitudinaux, et une couche épithéliale interne, à noyaux pauvres en chromatine, à cytoplasme alvéolaire, élaborant çà et là, des grains de sécrétion, tantôt basophiles, tantôt éosinophiles; la lumière en est rétrécie et vide.

Le caractère hermaphrodite de ces gonades est dû à la présence d'éléments sexuels mâles, à différents stades, depuis de jeunes spermatides, jusqu'aux spermatozoïdes filiformes. Les éléments mâles se rencontrent sous deux aspects : 1<sup>o</sup> ils forment, à eux seuls, de petites ampoules, situées la plupart du temps au contact de l'oviducte et vraisemblablement homologues aux lobes à ovocytes (*Fig. 4*); 2<sup>o</sup> ou bien,

ils sont nés, en nombre plus ou moins grand, au sein même des amas d'ovocytes, et s'entremêlent aux cellules femelles (*Fig. 3*). Dans l'ensemble, les éléments mâles sont toujours en minorité relativement aux ovocytes et leur répartition générale demeure tout à fait discontinue. Néanmoins, on les trouve tout le long des deux ovaires, depuis leur commencement et jusqu'au 5<sup>e</sup> segment abdominal. Leur fréquence maximum est dans les 1<sup>er</sup>, 2<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> segments abdominaux pour la gonade droite, dans les 1<sup>er</sup>, 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> segments pour l'ovaire gauche.

L'état hermaphrodite des glandes génitales de l'*Heptagenia* en question ne semble nullement imputable à la présence du Chironomide ectoparasite. En effet, l'un de nous (1) fut amené à examiner histologiquement les gonades d'environ 40 *Heptagenia* parasitées, des deux sexes, sans jamais constater de semblables modifications. L'action de *Symbiocladius* se borne à l'atrophie des gonades et à l'inhibition de la gamétogenèse des hôtes, ces effets étant notablement plus intenses sur le sexe femelle que sur le sexe mâle. A ce point de vue, le présent cas est d'une remarquable valeur démonstrative, puisqu'il permet de saisir, dans *le même* organisme hospitalier, l'action *différentielle* du Chironomide ectoparasite sur *les deux* lignées germinales : les éléments femelles dépassent à peine le stade de jeunes ovocytes, dont certains sont atteints de nécrose, alors que la plupart des éléments mâles se trouvent à l'état final de spermatozoïdes. Il est à remarquer que l'action inhibitrice de *Symbiocladius* porte sur l'ovogenèse, surtout en tant que processus de la mise en réserve du vitellus.

L'action parasitaire semblant hors de cause, ce cas de l'*Heptagenia* est à rapprocher des *mosaïques sexuelles* que nous avons antérieurement décrites chez *Baëtis* (M. et R. CODREANU, 1931). La caractéristique des ovaires de cette *Heptagenia*, est l'inversion complète de la polarité sexuelle d'une faible partie des éléments germinaux, à répartition diffuse ; ceci n'a aucun retentissement sur la conformation générale des gonades et des conduits vecteurs, ces derniers demeurant des oviductes typiques. Or, il en est de même pour la structure des glandes génitales de l'individu *D*, parmi les mosaïques sexuelles de *Baëtis*, bien que, dans ce cas, presque la totalité de la lignée germinale ait été transformée en spermatozoïdes (1931, pl. XII, fig. 9-11). Chez la nymphe d'*Heptagenia*, rien d'anormal dans la forme des yeux composés, ni dans la morphologie du 9<sup>e</sup> sternite abdominal (éventuelle présence d'ébauches gonopodiales), n'avait retenu notre attention ; aussi n'étions-nous pas avertis de la condition interne des gonades. Par contre, l'individu *D* de la série des

(1) R. CODREANU, *loc. cit.*

*Baëtis* était, en outre, porteur d'yeux en turban très développés (1931, pl. XII, fig. 5), caractère essentiellement mâle; cependant ses pattes antérieures et son 9<sup>e</sup> sternite abdominal n'étaient point masculinisés. Rappelons, d'autre part, que chez 9 sur 10 des *Baëtis* en question, la présence anormale d'yeux en turban n'était aucunement associée à une modification des ovaires dans le sens mâle.

Nous avons qualifié d'hermaphrodites les gonades de l'*Heptagenia* qui nous occupe, parce que, de même que les mosaïques sexuelles de *Baëtis*, ce cas s'accorde mal avec les notions classiques d'intersexualité et de gynandromorphisme, par lesquelles on tend généralement à expliquer les états intermédiaires entre les deux sexes, se produisant accidentellement chez les gonochoriques. En effet, il ne saurait y avoir d'intersexualité là où l'on ne peut pas mettre en évidence un *point de virage*, se traduisant par la modification solidaire de tous les caractères sexuels qui lui font suite au cours du développement. Dans l'hypothèse d'un gynandromorphisme se ramenant à la répartition anormale des hétérochromosomes lors de certaines cinèses, est-il permis de concevoir comme résultat final, uniquement l'inversion sexuelle de fragments épars de la lignée germinale, à la stricte exclusion du reste de l'appareil génital et du corps? GOLDSCHMIDT (1931, p. 16), qui s'est efforcé de codifier nos connaissances sur l'intersexualité et le gynandromorphisme, admet lui-même l'existence possible d'un autre type sexuel intermédiaire, indépendant des deux premiers et pouvant s'expliquer par le jeu d'une cause locale, encore inconnue. Quoi qu'il en soit, les gonades anormales de notre *Heptagenia* illustrent parfaitement l'indépendance entre les parties dans la différenciation sexuelle chez les Insectes, ainsi que, d'un point de vue plus général, la conception selon laquelle le sexe n'est qu'une prépondérance relative de l'une des deux potentialités toujours en présence.

*Institut de Spéologie de Cluj et Station Zoologique de Sinaïa, Roumanie.*  
(Mémoire reçu le 10 août 1938).

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1894. BATESON (W.). — Materials for the study of variation ... London, Macmillan, 598 pp., 209 fig.  
 1933. BOGOËSCO (C. D.). — Neuer Beitrag zur Kenntnis der Ephemeropterenfauna Rumäniens. *Notationes Biologicae*, Bucarest, t. 1, pp. 69-77, 14 fig.  
 1935. BOGOËSCO (C. D.). — Consideratiuni sistematice asupra unor Baëtidae (Ephemeroptere). *Bul. Soc. Naturalist. România*, Bucarest, n° 7, pp. 12-13.  
 1932. CAPPE DE BAILLON (P.). — Formations multiples d'origine embryonnaire. *Livre Centenaire Soc. Ent. France*, Paris, pp. 263-271, 4 fig.

1931. CODREANU (M. et R.). — Etude de plusieurs cas de mosaïque sexuelle chez une Ephémère, *Baëtis rhodani* (Pict.). *Bull. Biol. France-Belg.*, Paris, t. 63, pp. 522-544, 1 pl., 7 fig.
1936. COMSTOCK (J. H.). — Introduction to Entomology. Ithaca N. York, Comstock Publ. Comp., 8<sup>e</sup> éd., 1044 pp., 1228 fig.
1928. DAWYDOFF (C.). — Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés. Paris, Masson, 930 pp., 509 fig.
1931. DESPAX (R.). — Un mâle aberrant du genre *Leuctra* (Plecoptera). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t. 61, pp. 83-85, 2 fig.
1931. GOLDSCHMIDT (R.). — Die sexuellen Zwischenstufen. *Monogr. Gesamtgebiet Physiol. Pfl. Tiere*, Berlin, J. Springer, t. 23, 528 pp., 214 fig.
1928. HANDLIRSCH (A.). — Der Bau des Insektenkörpers und seiner Anhänge. *Schröder's Handbuch der Entomologie*, Jena, G. Fischer, t. 1, pp. 1186-1312, 190 fig.
1904. KLAPALEK (Fr.). — Ueber die Gonopoden der Insekten und die Bedeutung derselben für die Systematik. *Zool. Anzeiger*, Leipzig, t. 27, pp. 449-453.
1921. MEISENHEIMER (J.). — Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. Jena, G. Fischer, t. 1, 896 pp., 737 fig.
1933. NEEDHAM (J. G.), TRAVER (J. R.), HSU (YIN-CHI). — The Biology of Mayflies. Ithaca, N. York, Comstock Publ. Comp., 759 pp., 40 pl., 168 fig.
1884. PALMEN (J. A.). — Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Leipzig, Engelmann, 108 pp., 5 pl.
-