PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

REVUE ROUMAINE DE BIOLOGIE

SÉRIE DE ZOOLOGIE

TOME 14 1969, N° 6

TIRAGE À PART

ÉDITIONS DE L'ACADÉMIE DE LA RÉPUBLIQUE SOCIALISTE DE ROUMANIE

PHÉNOMÈNES DE NEUROSÉCRÉTION DES IMAGOS D'ÉPHÉMÉROPTÈRES (*INSECTA, EPHEMEROPTERA*)

PAR

A. SĂFTOIU

The oviparous Ephemeroptera with longer imaginal life presents a new neurosecretory cycle in Pars intercerebralis. This concludes with a true overflow in the laying of eggs. In the ovoviviparous species *Cloëon dipterum* neurocrine phenomena are occurring in the ventral ganglion chain (metathoracal ganglion). A descending pathway of the paraldehyde-fuchsinophilic granula of the A and B types running along almost the whole abdominal nervous chain is described in this species.

Des recherches antérieures concernant les aspects histo-physiologiques endocrines chez les Ephémères ont été publiées par L. Arvy et M. Gabe (1 ; 2 ; 3 ; 4). Les travaux de ces auteurs sont basés surtout sur l'évidence sélective du produit de neuro-sécrétion à l'aide de la méthode de coloration de Gömöri.

Il en résulte l'idée générale qu'il y a chez les Paléoptères une évolution neurosécrétrice lente, cumulative, qui atteint le maximum peu avant la mue subimaginale ; l'état de subimago avancé et l'imago sont caractérisés par la diminution et la disparition des aspects dynamiques. Des localisations neurosécrétrices dans la chaîne ganglionnaire ventrale, le transport intranerveux du produit élaboré, de même que les cycles sécréteurs complets ne sont pas suffisamment connus dans ce groupe.

En partant des données dont nous disposons sur les Néoptères et en tenant compte aussi du fait que chez certaines espèces d'Ephéméroptères les femelles adultes ont une vie relativement longue (par exemple 21 jours pour *Cloëon dipterum*) où prédomine la fonction reproductrice, et vu également le fait que les recherches récentes dans ce domaine utilisent des méthodes histologiques plus sélectives, nous avons commencé l'étude détaillée des insectes adultes.

REV. ROUM. BIOL. – ZOOLOGIE, TOM 14, No 6, p. 411–420, BUCAREST, 1969

Le rôle de la neurosécrétion protocérébrale dans le contrôle ovarien et la ponte chez les Insectes, ayant des aspects diamétralement opposés selon le groupe considéré [5], [7], [8], il serait nécessaire d'établir des rapports décélables histologiquement entre les différentes phases de la reproduction et les modifications morphologiques dans le processus de neurosécrétion.(*)

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Nous avons utilisé de préférence des imagos capturés dans la nature et plus rarement obtenus dans le laboratoire, par l'élevage des nymphes d'âge avancé ou des stades subimaginaux.

Les adultes surpris dans différentes phases de leur cycle reproducteur ont été immédiatement fixés, après leur avoir sectionné les appendices et les ailes, ou même sans recourir à cette ablation.

On a établi le moment physiologique respectif tant par des constatations de comportement (ponte, vol nuptial) que par des indices morpho-physiologiques (coloration du corps, stade ovarien).

Les exemplaires étudiés ont été capturés près du lac de Băneasa dans la banlieue de Bucarest, à Brăila sur le Danube inférieur et le long de plusieurs ruisseaux (Tufa, Şipa, Valea Cerbului) affluents de la Prahova, entre Sinaia et Buşteni, à des altitudes de 800—1200 m.

Les espèces étudiées sont les suivantes : (**)

Sous-ordre **Baëtoidea**

Fam. Baëtidae : *Baëtis rhodani* (Pictet)
Baëtis carpaticus Morton
Cloëon dipterum (Linné)

Sous-ordre **Heptagenoidea**

Fam. Ecdyonuriidae : *Heptagenia sulfurea* (Müller)
Ecdyonurus helveticus Eaton
Rhithrogena semicolorata (Curtis)

Nous avons utilisé les fixateurs de Bouin, Zenker, Halmi et Helly, l'épaisseur des coupes étant de 4—7μ, et la coloration avec les méthodes : fuchsine-paraldéhyde (Gabe) et partiellement avec hématoxyline chromique (Gömòri) ou Alcian blue (Herlant).

RÉSULTATS OBTENUS

Par l'examen microscopique des coupes histologiques des imagos, on peut surprendre des moments fonctionnels neuro-endocriniens à des différents étages nerveux :

1. *Pars intercerebralis.*
2. *Les nerfs de la Corpora cardiaca I*
3. *Pars lateralis.*
4. *Corpora cardiaca.*

(*) Nous remercions vivement le professeur Radu Codreanu pour ses conseils qui nous ont aidé dans nos recherches.

(**) Les déterminations ont été faites et vérifiées par le professeur C. Bogoescu, à qui nous adressons nos vifs remerciements.

5. Le ganglion sous-œsophagien.

6. La chaîne ganglionnaire ventrale (le ganglion métathoracique et les ganglions abdominaux).

1. Des cellules neurosécrétrices de la Pars intercerebralis restent chargées de granulations de sécrétion pendant toute la période précédant la ponte. Nous avons trouvé des images concluantes (fig. 1) chez de nombreuses ♀♀ de *Baëtis carpaticus*, capturées lorsqu'elles volaient à une

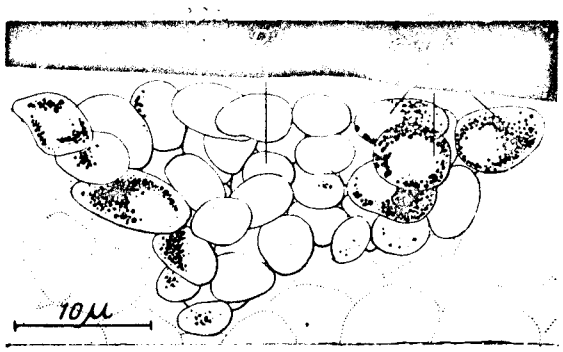


Fig. 1 Coupe horizontale de la *pars intercerebralis* de l'imago ♀ de *Baëtis carpaticus* avant la ponte. C.N.S.A., cellules neurosécrétrices actives. × 1350.

petite hauteur au-dessus de la surface de l'eau ; ce vol correspond habituellement au moment de l'accouplement. On peut observer les mêmes aspects chez des imagos ♀♀ de *Rhithrogena semicolorata*, capturées dans des essaims contenant aussi des ♂♂, chez des *Heptagenia sulfurea* capturées la nuit isolément et aussi chez des *Ecdyonurus helveticus* (pl. I, fig. 1, 2,3,4). Pour toutes ces espèces, il s'agissait de la période immédiatement avant la ponte, à en juger d'après les stades du développement ovarien.

Cette remanence du produit dans certaines cellules neurosécrétrices après le vidage massif durant la mue subimaginale, représente le commencement d'un nouveau cycle, moins intense, caractérisant le stade imaginal. Cette activité neurosécrétrice a surtout lieu dans les neurones périphériques de la zone médiane de la *Pars intercerebralis*.

Parallèlement à cette conservation du produit de sécrétion, nous n'avons observé chez les ♀♀ examinées, aucun aspect de trajet intra-axonique (dans la zone respective de la *Pars* ou dans la N.C.C.I).

On peut même observer dans la partie caudale de la *corpora cardiaca*, une certaine réduction des granules stockés lors du déversement subimaginal. (pl. I, fig. 5)

Chez les mâles de *Rhithrogena semicolorata* et *Heptagenia sulfurea* les cellules de la *Pars intercerebralis* sont vidées et il est probable que ce vidage ait eu lieu peu après la mue imaginale. Cette supposition est confirmée par les aspects de chargement constatés chez un imago ♂ de *Cloëon dipterum* capturé la nuit (pl. I, fig. 6).

2. Les nerfs du corpora cardiaca I. Nous avons observé, sans exception, chez les imagos ♀♀ de *Baëtis rhodani*, capturés sous les pierres dans l'eau

des rivières, indubitablement au moment de la ponte, que le trajet des nerfs respectifs était jalonné de granules (fig. 2). On peut même établir une gradation du déversement, probablement en fonction du degré plus ou moins avancé de la ponte. On peut par exemple surprendre des images de transmission intra-axonique dans le voisinage immédiat des neurones de la *Pars*, ou d'accumulation granulaire dans les zones initiales du N.C.C, I (fig. 3) et enfin du marquage net de tout le trajet intracérébral. Dans ces cas, le synchronisme de l'émission neurosécrétrice et de la ponte est évident. Soulignons que chez les imagos ♀♀, les mêmes trajets sont complètement vides avant la ponte.

3. Pars lateralis. Nous avons constaté des cellules neurosécrétrices latérales dans un seul cas chez un imago ♀ *d'Ecdyonurus helveticus*, obtenu au laboratoire à partir d'une nymphe avec des ptérothèques noires fixée quelques heures après la mue imaginale. Ces cellules ont un contenu plus ou moins granulaire, ayant une teinte violacée rougeâtre et non pas bleu violacé, comme le contenu des neurones de la *Pars intercerebralis*.

PLANCHE I

Fig. 1 Cellules neurosécrétrices (*pars intercerebralis*) de l'imago ♀ de *Rhithrogena semicolorata* avant la ponte. × 200. Zenker, Paraldéhyde-Fuchsine.

Fig. 2 C.n.s. (*pars intercerebralis*) de l'imago ♀ de *Heptagenia sulfurea* avant la ponte. × 200. Halmi, P.—F.

Fig. 3 et 4 Imago ♀ de *Ecdyonurus helveticus*. Cellules dorsales superficielles du groupe gauche (*pars intercerebralis*, fig. 3) ; cellules profondes du même groupe (fig. 4). × 200. Bouin, P.—F.

Fig. 5 Coupe caudale dans la *corpora cardiaca* de l'imago ♀ de *Baëtis carpaticus* avant la ponte. × 200. Bouin, P.—F.

Fig. 6. *Pars intercerebralis* de l'imago ♂ de *Cloëon dipterum*. × 200. Zenker, P.—F.

Fig. 7 Deux cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes. Imago ♀ de *Ecdyonurus helveticus*. × 200. Bouin, P.—F.

Fig. 8 Rameau gauche du N. C. Al. jalonné par des granulations paraldéhydo-fuchsinophiles × 200. Bouin, P.—F.

Fig. 9 et 10 Imago ♀ *Cloëon dipterum*. Cellules neurosécrétrices métathoraciques ventrales. Le même ganglion fig. 9, plan supérieur ; fig. 10, plan inférieur. × 200. Zenker P.—F.

Fig. 11 Le trajet des granulations paraldéhydo-fuchsinophiles dans le ganglion abdominal IV. Imago ♀ de *Cloëon dipterum*. × 200. Helly, P.—F.

Fig. 12 Région contenant des granulations dans le nerf terminal. Imago ♀ de *Cloëon dipterum*. × 200. Helly, P.—F.

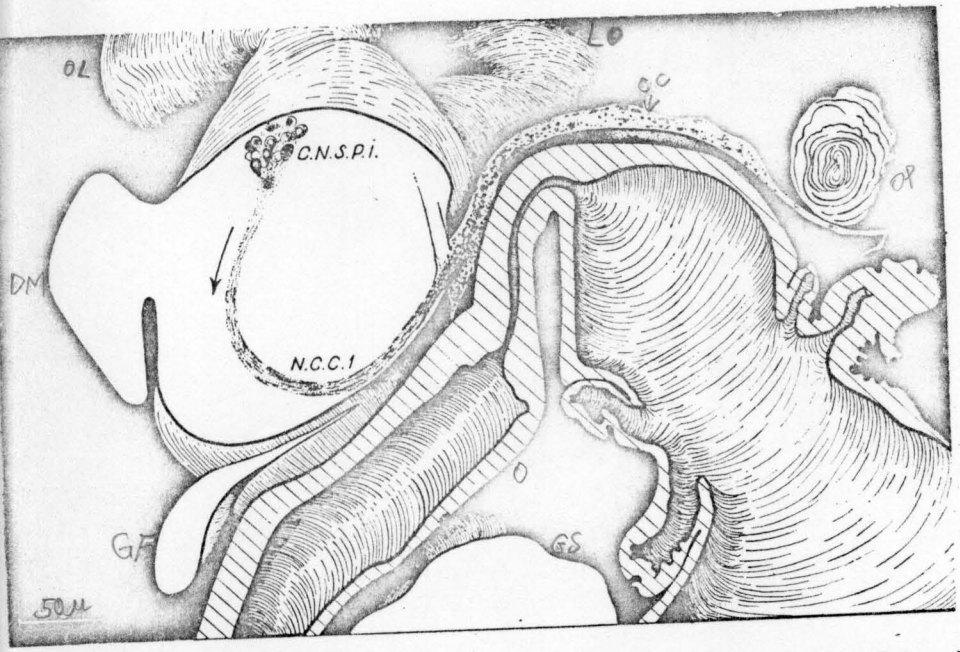


Fig. 2 Reconstitution d'après les coupes médio-sagitales de la région céphalique de l'imago ♀ de *Baëtis rhodani* durant la ponte. C.N.S.P.I., groupe *pars intercerebralis* ; N.C.C.I, l'imago ♀ de *Baëtis rhodani* durant la ponte. C.N.S.P.I., groupe *pars intercerebralis* ; N.C.C.I, nerf de la *corpora cardiaca* ; C.C., *corpora cardiaca* chargée massivement ; G.S., ganglion sous-œsophagien ; G.F., ganglion frontal ; O.L., O.M., ocelle latéral et médian ; L.O., lobe optique ; O., œsophage ; O.P., organe de Palmén.

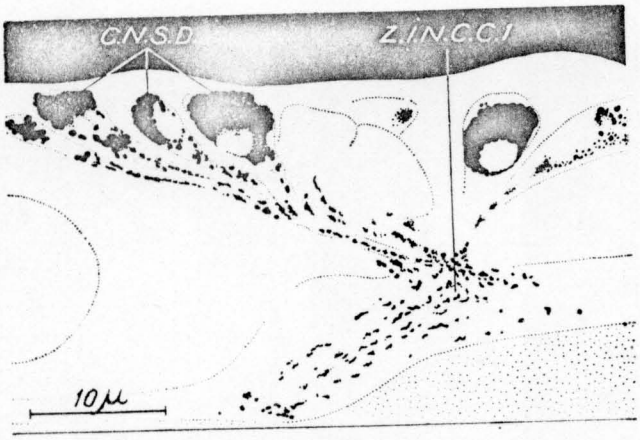
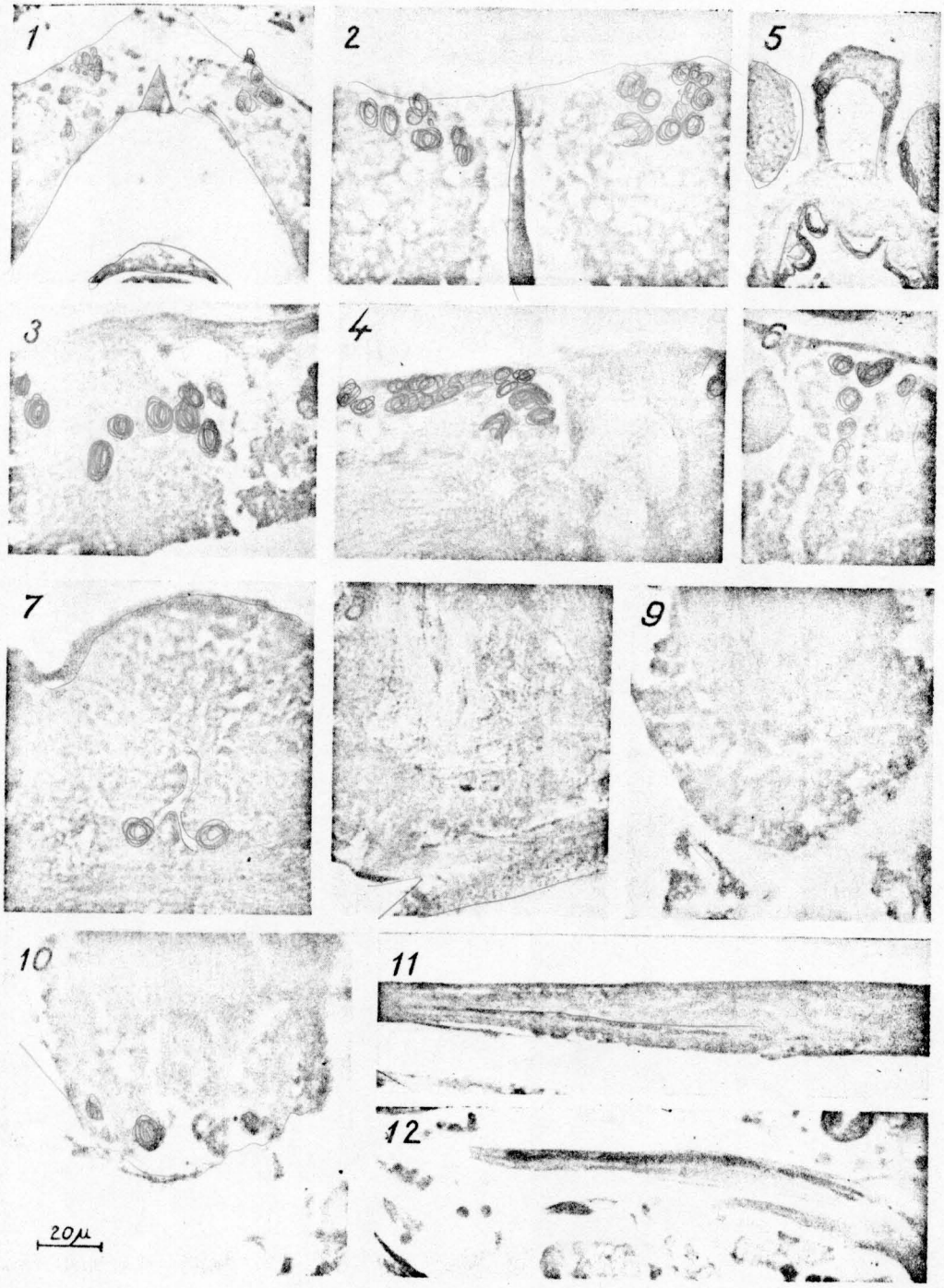


Fig. 3 Coupe horizontale de la *pars intercerebralis* droit de l'imago ♀ de *Baëtis rhodani* durant la ponte. C.N.S.D., cellules neurosécrétrices en déversement ; Z.I.N.C.C., zone initiale de N.C.C.I. avec des granulations paraldéhydo-fuchsinophiles. × 1350


1
2
5
3
4
6
7
8
9
10
11
12
20μ

Le cas est à signaler, car le même exemplaire renferme aussi deux cellules sous-œsophagiennes actives.

4. Corpora cardiaca. Cette glande endocrine, considérée comme un réservoir du produit élaboré par le protocérébron, a aussi une fonction active chez les Ephéméroptères adultes, surtout chez les femelles. On peut par exemple observer, pendant la période consécutive à la mue imaginale de *Baëtis carpaticus*, des granules paraldéhydo-fuchsinophiles, dont la proportion décroît graduellement. Elles représentent sans doute la réserve constituée lors du déversement subimaginal. Le moment de la ponte est accompagné chez *Baëtis rhodani* par un remplissement supplémentaire massif de la *corpora cardiaca*, tandis que l'incubation des larvules chez *Cloëon dipterum* est au contraire marquée par un vidage total de ce réservoir.

5. Le ganglion sous-œsophagien. Dans le même cas de l'imago ♀ d'*Ecdyonurus helveticus*, obtenu en quelques heures au laboratoire, on observe nettement l'activité intense de deux cellules neurosécrétrices situées dans la couche neurale ventrale antérieure du ganglion (pl. I, fig. 7). Les granules sphériques variés sont disposés autour du noyau. Leur déversement peut être suivi de voies axoniques ventro-dorsales. La portion terminale de ces axons forme deux rameaux minces sur la face ganglionnaire dorsale, jalonnés de gouttes de substance paraldéhydo-fuchsinophile (pl. 1, fig. 8). Ils représentent probablement le N. C.Al.

6. La chaîne ganglionnaire ventrale. On a décrit, chez d'autres ordres d'Insectes certains types de cellules neurosécrétrices dans les champs neuraux des ganglions thoraciques, de même que les voies de déversement, représentées en général par le nerf médian et ses organes neurohémaux. On n'a pas signalé pareilles localisations dans la chaîne ventrale des Ephéméroptères.

a. *Le ganglion métathoracique.* En examinant des coupes sériées de l'imago ♀ de *Cloëon dipterum*, à différentes étapes physiologiques, nous avons pu mettre en évidence deux îlots symétriques de cellules neurosécrétrices situées dans les agglomérations neuronales ventro-caudales du ganglion métathoracique. (pl. I, fig. 9, 10) Ces cellules contiennent des granules qui y sont restés depuis la mue imaginale. On les constate tant chez les femelles tenues en captivité pendant 21 jours sans mâles, mais qui présentent à la fin des altérations réductionnelles, que chez des femelles écloses dans des conditions naturelles, fécondées et renfermant des embryons en train de développement, complètement développés ou en train d'être expulsés dans l'eau.

b. *La chaîne ganglionnaire abdominale.* Chez les imagos femelles des Baëtidés on n'observe pas de cellules neurosécrétrices actives entre les neurones des ganglions abdominaux; mais à l'intérieur de la neuropile ventrale et le long des connectifs ou des nerfs terminaux, nous avons pu observer un trajet presque continu de granules et de gouttes paraldéhydo-fuchsinophiles, qui suggèrent une voie antéro-postérieure de déversement. Une femelle de *Cloëon dipterum* capturée à la fin de la période d'incubation et en train de libérer graduellement ses larvules dans l'eau, offre une image concluante. On peut y observer en commençant avec les connectifs postérieurs du ganglion II, un trajet granulaire qui s'épaissit et présente des agglomérations dans les ganglions suivants

(fig. 4). Ce trajet est très évident dans les ganglions III et IV (pl.I, fig. 11) et peut être retrouvé, sans avoir subi d'interruptions définitives, dans une grande portion des nerfs terminaux qui émergent du ganglion génital (fig. 5 et pl. I, fig. 12).

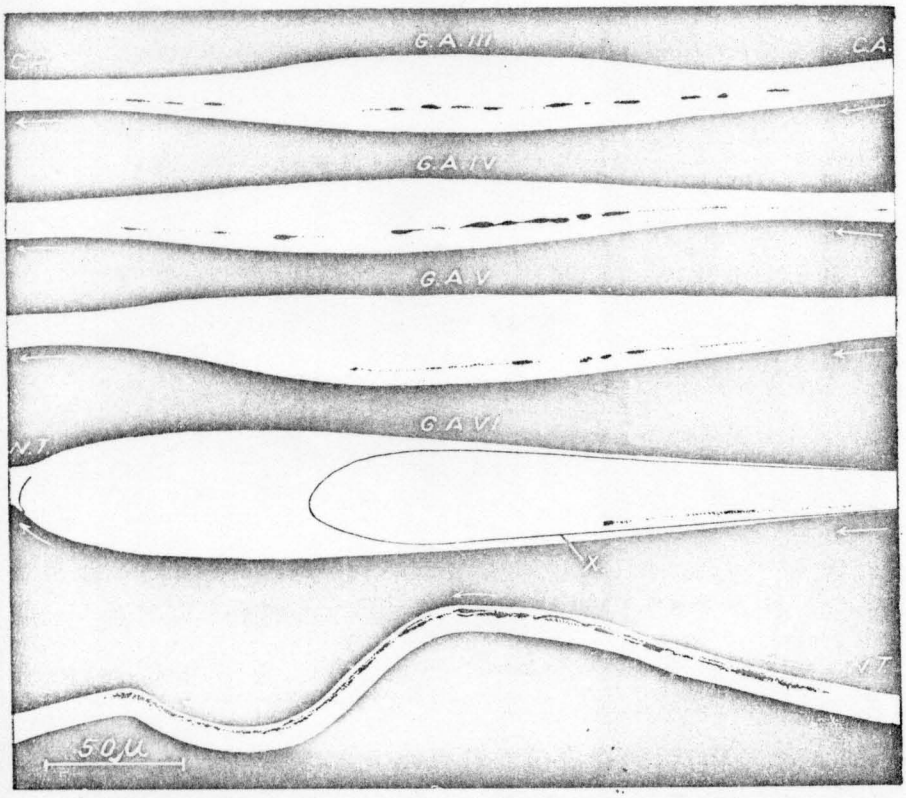


Fig. 4 Coupes sagitales des ganglions abdominaux III, IV, V, VI et du nerf terminal de l'imago ♀ de *Cloëon dipterum* durant l'élimination des larvules. C A., connectif antérieur ; C.P., connectif postérieur ; N.T., nerf terminal ; X., le niveau de la coupe dans laquelle on voit le trajet intraganglionnaire. × 200

La position exacte de cette voie neurosécrétrice est médiane, subissant une déviation latérale dans le ganglion VI, d'où elle semble se ramifier, en donnant naissance aux deux trajets. On rencontre fréquemment, chez les adultes ♀♀ et ♂♂, des portions fragmentaires de cette voie, spécialement de la voie finale des deux nerfs terminaux.

DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

Il résulte des travaux antérieurement effectués sur les Ephéméroptères à l'aide de la technique à l'hématoxyline chromique que cette méthode permet de mettre en évidence seulement des agglomérations

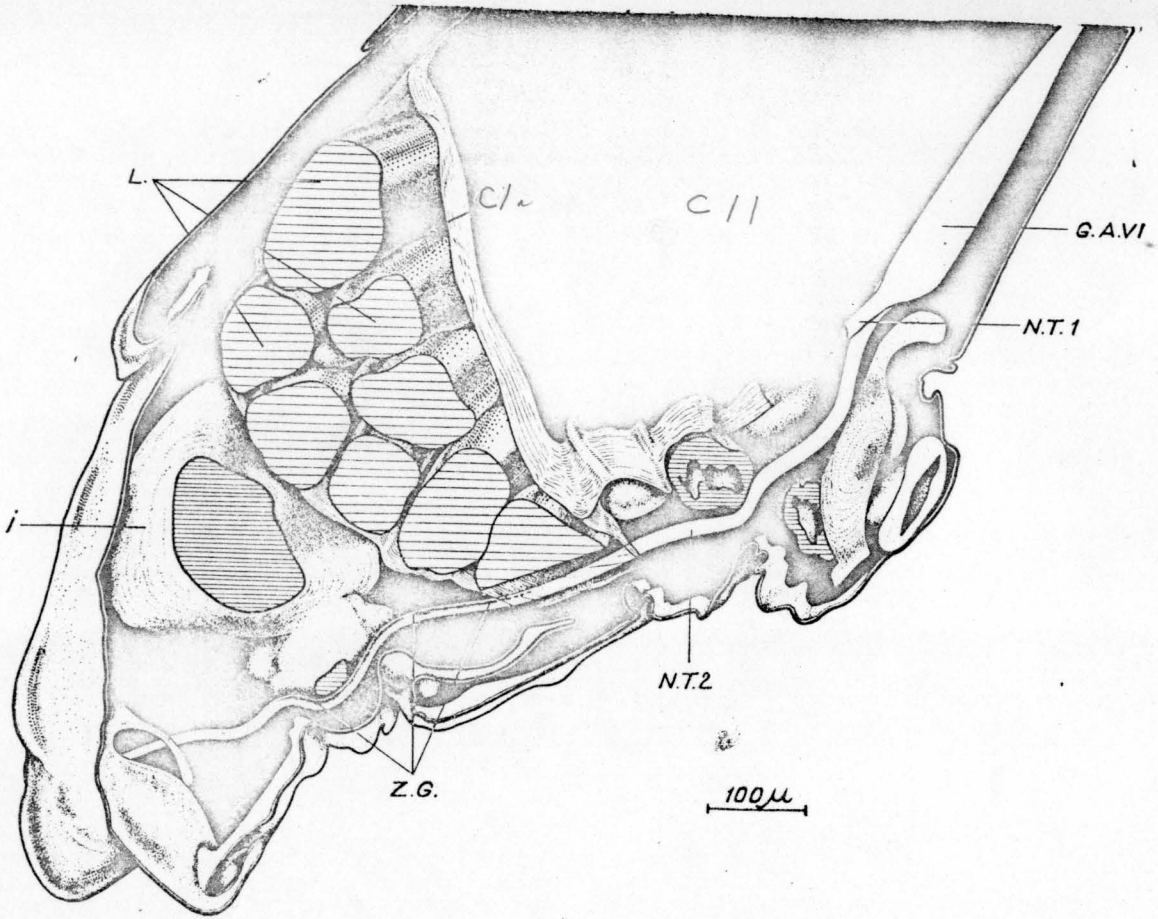


Fig. 5 Reconstitution de la région médio-sagittale de l'abdomen terminal de l'imago ♀ de *Cloëon dipterum* à la période d'élimination des larvules. G.A.VI, ganglion abdominal VI ; N.T.1, N.T.2, nerf terminal 1 et 2 ; Z.G., zone à granulations ; C.I.1, chambre incubatrice 1, vidée ; C.I.2, chambre incubatrice 2 avec les dernières larvules (L.) ; I., intestin postérieur.

massives du produit de neurosécrétion tandis qu'elle ne montre pas des phénomènes moins intenses qui peuvent être, par contre, reconnus par coloration avec fuchsine-paraldéhyde.

Les données nouvelles du présent travail nous permettent d'aboutir aux considérations suivantes. L. Arvy et M. Gabe ont tracé une limite nette entre les Ephéméroptères d'une part et les Odonates et les Néoptères d'autre part, dans le sens que chez les premières les phénomènes neurosécréteurs cessent chez le subimago, tandis que chez les seconds, ces phénomènes continuent pendant toute la vie imaginale. Nous avons constaté cependant que chez les Ephéméroptères les plus évolués (les Bäetides), dont l'adulte a une vie plus longue et qui ont fourni le principal matériel pour notre étude, les phénomènes neurosécréteurs sont présents pendant toute la vie imaginale, surtout chez les ♀♀, en culminant avec le déversement massif au moment de la ponte. Nous pouvons donc affirmer qu'il y a, de ce point de vue, une parfaite identité des Odonates et des Néoptères.

En ce qui concerne la voie neurosécrétrice intraganglionnaire ventrale, que nous avons mise en évidence, précisons qu'on ne connaît pas encore de cas similaire. Ceci nous laisse supposer qu'à la place de la voie habituelle du nerf médian, avec ses organes neurohémaux, caractérisant les autres groupes d'insectes, il y a, chez les Ephéméroptères un autre mécanisme.

CONCLUSIONS

1. Les cellules neurosécrétrices protocérébrales médianes des imagos ♀♀ des espèces d'Ephéméroptères étudiées contiennent un produit neurosécréteur, à la période précédant la ponte.

2. Ce produit est déversé au moment de la ponte, chez les Bäetidés ovipares, dans la *corpora cardiaca* par le N.C.C.I.

3. Le *corpora cardiaca* de l'imago ♀ continue à stocker le produit neurosécréteur cérébral, en le libérant graduellement, au fur et à mesure que les œufs ou les embryons se développent.

4. On trouve dans la partie caudale du ganglion métathoracique, à partir de la mue imaginale, des cellules neurosécrétrices remplies du produit de sécrétion (fig. 6).

5. Chez *Cloëon dipterum* le moment de l'expulsion des larvules est marqué par une libération de substance paraldéhydo-fuchsinophile, produit probablement par les cellules métathoraciques et qui passe par la voie intraneuropillaire le long de toute la chaîne ganglionnaire abdominale, étant conduite ensuite par les nerfs terminaux vers l'appareil génital.

6. Etant donné que l'on n'a constaté la présence de deux neurones neurosécréteurs sous-œsophagiens actifs que chez un seul exemplaire, obtenu au laboratoire, on ne peut retenir que leur position topographique dans la masse neurale ventrale antérieure et non pas dans celle caudale (fig. 7).

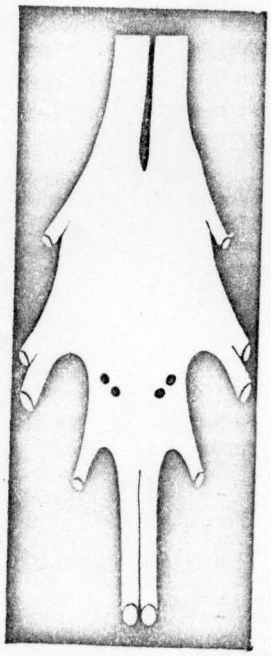


Fig. 6 Localisation des 4 cellules neurosécrétrices dans la partie ventro-caudale du ganglion métathoracique. Imago ♀ de *Cloëon dipterum*. × 70

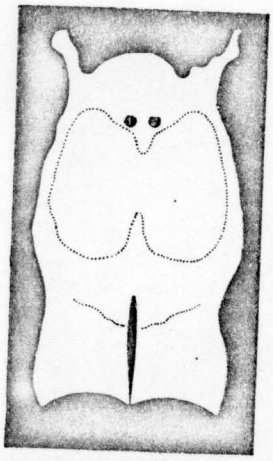


Fig. 7 Cellules neurosécrétrices dans le ganglion sous-œsophagien. Imago ♀ de *Ecdyonurus helveticus*. × 70

BIBLIOGRAPHIE

1. Arvy L., Bull. Soc. Zool. France, 1953, **78** 451–462.
2. Arvy L. et Gabe M., Bull. Soc. Zool. France, 1950, **75** 267–285.
3. Arvy L. —, Cellule, 1952, **55**, 203–222.
4. — Z. Zelf., 1953, **38**, 591–610.
5. Besse N., Bull. Zool. France, 1967, **92**, *1*.
6. Bogoescu C., *Notationes Biologicae*, 1933, **3**, *1*.
7. Cassier P., Ann. Biol., 1967, **6**, *11–12*.
8. Chalaye D., C. R. Acad. Sci. Paris, 1966, **262**.
9. Engelmann F., Ann. rev. of Entomology, 1968, **13**.
10. Gabe M., Bull. de Micr. appliq., 1953, **3**, *2*, 11–12.
11. Joly P., *Endocrinologie des insectes*. Masson, Paris, 1968.
12. Raabe M., Bull. Soc. Zool. France, 1967, **92**, *1*.

Reçu le 14 juillet, 1969

Institut de Biologie
« Traian Săvulescu »
Laboratoire de Morphologie animale