

**ULTRASTRUCTURE DE L'OEIL COMPOSE LARVAIRE
ET ADULTE CHEZ UN INSECTE APPARTENANT AU
GENRE *ENALLAGMA*
(ZYGOPTERA : COENAGRIONIDAE)**

JANY LAVOIE-DORNIK & JEAN-GUY PILON

Département de Sciences biologiques, Faculté des Arts et des Sciences
Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada, H3C 3J7

Studies on the fine structure of the compound eye of *Enallagma cyathigerum* show an identical anatomical organization of the larval and adult retina. The retina is composed of eight cells, seven of which form the rhabdomere while the cellular body of cell 2 is always situated near the fused rhabdom. In the distal region of the retinula, the rhabdom is formed by the fusion of rhabdomeres 1, 3, 4, 6 and 7. Medially, the rhabdom is twisted because cell 3 moves toward cell 4 and, in this process, the rhabdomere of cell 3 disappears while the cellular body assumes an eccentric position in relation to the rhabdom which is now formed by cells 1, 4, 6 and 7. In the proximal region, the rhabdom is now formed near the basal membrane of the fused rhabdomeres 5 and 8. From the comparison of the structural organization of an ommatidium in Odonata a basic pattern can be proposed.

Les résultats de l'étude ultrastructurale de l'oeil composé d'*Enallagma cyathigerum* indiquent que l'organisation anatomique de la rétine larvaire et adulte, quelle que soit la région de l'oeil composé, est similaire. Elle se compose de huit cellules dont sept forment un rhabdomère et une, la cellule 2, dont le corps cellulaire est toujours situé près du rhabdome fusionné. Le niveau distal de la rétine, près de l'apex du cône cristallin, se caractérise par un rhabdome quintapartite formé par la fusion des rhabdomères 1, 3, 4, 6 et 7. Avant la partie moyenne, le rhabdome subit une torsion occasionnée par le mouvement de la cellule 3 vers la cellule 4. Suite à cette torsion, le rhabdomère 3 disparaît et le corps cellulaire de cette cellule prend une position excentrique par rapport au rhabdome. Ce dernier est alors tri-partite formé par les cellules 1, 4, 6 et 7. Le rhabdome proximal devient bipartite et composé, près de la membrane basale, par la fusion des rhabdomères 5 et 8 (Figs. 1, 2). La comparaison de l'organisation structurale de l'ommatidie au sein des Odonates permet de définir un modèle commun chez ce groupe d'insectes.

INTRODUCTION

Cet article sur l'ultrastructure de l'oeil composé d'*Enallagma cyathigerum* a divers objectifs. Il vise d'abord à compléter les observations anatomiques recueillies lors de travaux antérieurs (LAVOIE, 1977) mais aussi à servir de références pour l'interprétation des données physiologiques, observées lors de l'étude électrophysiologique de la croissance de l'oeil composé (LAVOIE-DORNIK, 1983). De plus, considérant le manque d'information sur l'oeil composé larvaire des Odonates, un accent particulier a été mis sur la structure fine de l'ommatidie larvaire.

L'organisation structurale de l'ommatidie de ces zygoptères sera également comparée à celle des anisoptères pour essayer d'en dégager un modèle d'organisation commun à ces deux sous-ordres. Finalement, cette recherche servira d'introduction à l'étude des changements cytologiques se produisant dans les cellules rétinuliennes, lors de l'adaptation à la lumière et à la noirceur, mais aussi, lors de la désintégration et du renouvellement des membranes rhabdoméennes (LAVOIE-DORNIK, 1983).

MATERIEL ET METHODES

Des groupes de larves (10ième stade) et d'adultes d'*Enallagma cyathigerum* ont été placés dans différentes conditions d'illumination pour une période variant d'une à deux heures. Les différentes étapes de la fixation conduisant à l'imprégnation du tissu se sont déroulées à la température ambiante (25°C). Les pièces sont d'abord fixées dans le glutéraldéhyde 3% durant une heure, rincées dans plusieurs bains puis post-fixées dans l'acide osmique 1%. Ces solutions sont préparées dans le tampon phosphate ou cacodylate (0.1M; pH 7.4). Ces mêmes pièces sont déshydratées dans l'alcool éthylique et l'oxyde de propylène avant d'être incluses dans l'araldite. Les coupes fines ont été réalisées à l'aide de l'ultramicrotome Sorvall (MT2-B) et contrastées à l'acétate d'uranium puis au citrate de plomb. Lors des coupes fines, un soin particulier a été apporté afin d'assurer le même sens de dépôt des coupes sur les grilles préparées pour cette étude.

La cellule 1 sera celle comprise entre deux procès du cône cristallin. Les autres cellules seront alors numérotées suivant qu'on les compte dans le sens des aiguilles d'une montre ou dans le sens inverse. Ce sens sera déterminé suivant la position de l'ensemble des quatre procès du cône cristallin. Le Tableau I montre une comparaison des différents types de classification des cellules rétinuliennes utilisées chez les Odonates.

Une représentation écrite des différentes cellules composant une ommatidie a aussi été développée. Les chiffres représentent les cellules, les points les

procès des cônes cristallins. Le trait horizontal au-dessus des chiffres indique la présence d'un rhabdomère, et le N indique la présence d'un noyau.

Tableau I
Comparaison des différents types de classification des cellules rétinuliennes utilisés chez les Odonates.

Auteurs	Année	Direction	Cellules rétinuliennes							
LAVOIE-DORNIK	1983	A, B	1	2	3	4	5	6	7	8
LAUGHLIN & MCGINNIS	1978									
NINOMIYA <i>et al.</i>	1969	A	5	8	1	2	6	3	4	7
MOUZE	1979									
EGUCHI	1971	B	1	8	7	6	5	4	3	2
HORRIDGE	1969	A	5	6	7	8	1	2	3	4

A = Sens des aiguilles d'une montre.

B = Sens opposé des aiguilles d'une montre.

ULTRASTRUCTURE DE L'OMMATIDIE

APPAREIL OPTIQUE

LAVOIE *et al.* (1978), au cours d'une étude au microscope optique, ont constaté l'existence d'un appareil optique larvaire distinct de celui de l'adulte, chez un insecte zygoptère. Bien que les cornées larvaires et adultes se composent de trois couches (épi-, exo- et endocornée) possédant des qualités tinctoriales différentes, l'endocornée larvaire diffère de celle de l'adulte par sa morphométrie et par son aspect uniforme, c'est-à-dire non lamellaire. Quatre cellules de *Semper* composent le cône cristallin, de type eucône. Les noyaux s'observent à la base de ce cône tandis que les cytoplasmes sont confinés à une mince zone périphérique. Mais, comparativement à celui des adultes, le cône larvaire est plus long et plus étroit. Deux manchons pigmentaires ont aussi été décrits. Le premier est formé de deux cellules pigmentaires principales qui entourent le cône et dont les noyaux sont situés à l'apex de ce dernier pendant toute la durée du cycle vital. Le second manchon est composé de nombreuses cellules pigmentaires secondaires situées à la périphérie du premier manchon. Leurs noyaux sont répartis uniformément le long de la partie optique chez les larves mais, par contre, ils sont concentrés à l'apex du cône cristallin chez les adultes (Fig. 1).

Cornée

Au microscope électronique à transmission (MET), on observe au niveau de la cornée trois zones structurales dont l'organisation varie chez les larves et les adultes. Chez les premiers on remarque de l'extérieur vers l'intérieur de la partie optique, une mince ligne dense aux électrons suivie d'une étroite bande matricielle puis d'une zone de lamelles parallèles et superposées (Fig. 3, C). Chez les seconds, trois zones lamellées se distinguent. La première, celle qui fait face à l'extérieur, est très dense aux électrons et présente deux types de regroupement des lamelles: elles sont d'abord très rapprochées et par la suite la distance entre elles s'accroît. A ce moment, au niveau central de la facette, ces lamelles s'invaginent toujours parallèles entre elles vers le cône cristallin. On note également dans cette zone de nombreux canaux perpendiculaires aux lamelles (Fig. 4, CZ1). La deuxième couche de la cornée adulte, moins dense aux électrons, présente des lamelles parallèles, mais plus rapprochées, ainsi que cette inflexion vers le cône (Fig. 4, CZ2). Finalement, au niveau de la troisième zone, la densité aux électrons et la distance entre les lamelles ont de nouveau diminué. Ces dernières demeurent parallèles et l'invagination vers le cône cristallin a disparu. La face interne de la cornée est limitée par une mince ligne dont la densité aux électrons est très élevée (Fig. 4, CZ3).

Cône cristallin

L'étude au microscope optique laissait croire que les cellules de Semper s'étaient transformées en un corps solide réfringent (LAVOIE *et al.*, 1978). Or, il n'en est rien. Le cône est rempli de fins granules noirs (0,03 μm) dont la densité varie selon la cellule (Fig. 5, cc). Ces granules seraient des particules de glycogène (PERRELET, 1970). Le cône cristallin envoie quatre procès qui s'insèrent entre les cellules rétinuliennes et ce, jusqu'à la membrane basale (Fig. 6, Pcc). Ces procès se regroupent en-dessous du rhabdome proximal pour former une structure dite "cristallinienne" avant que les axones rétinuliens ne traversent cette membrane basale (Figs. 1, 7, S). Toutefois, cette structure n'a pas été observée chez l'adulte. A la base du cône, on discerne un réseau de replis membranaires entre les noyaux des cellules de Semper (Figs. 3, 4, em). L'étude de l'ultrastructure du cône cristallin révèle également que l'apex du cône s'enfonce très profondément dans la partie photosensible et qu'il se situe même sous le noyau d'une cellule rétinulienne distale (Fig. 8). Cette zone avait été située, au cours d'une étude antérieure (LAVOIE *et al.*, 1978), au niveau de la mi-hauteur des noyaux des cellules pigmentaires principales.

Les cellules pigmentaires

On distingue deux types de cellules pigmentaires: les cellules pigmentaires principales et secondaires. Les deux cellules pigmentaires principales ont leur noyau situé légèrement au-dessus de la jonction des parties photosensible et optique. Leur cytoplasme entoure le cône cristallin et fait contact avec l'endocornée (Figs. 3, 4, 5, CPP). Principalement, on trouve chez les larves deux types de granules pigmentaires (0,85-1,0 μm et 0,35 μm). On y retrouve très peu

d'organites cellulaires sauf un réticulum endoplasmique granulaire (RER: réticulum endoplasmique rude) assez développé et des membranes simples plus ou moins concentriques durant la formation de la cornée larvaire (Fig. 3, mc).

Les cellules pigmentaires secondaires ont leur cytoplasme qui s'étend de la cornée jusqu'à la membrane basale (Fig. 1, 4, 23, CPS). Leur nombre exact n'a pu être déterminé puisque chez les larves leurs noyaux sont distribués uniformément le long de l'appareil optique. Chez les adultes, huit cellules ont été dénombrés et il semblerait que quelques-unes de celles-ci soient partagées entre plusieurs ommatidies environnantes (Fig. 9, CPS). Ce nombre demeure donc incertain chez les adultes. Deux types de pigments photoprotecteurs ont été aussi observés (0,66 μm et 0,35 μm) (Fig. 9). Les granules pigmentaires contenus dans les cellules pigmentaires secondaires des larves semblent plus labiles et de dimensions plus réduites (0,45 μm) (Fig. 8).

PARTIE PHOTOSENSIBLE LARVAIRE

Rhabdome distal

La cellule 3 est la première à avoir son noyau dans la partie rhabdome distale. Ce dernier se voit mieux en coupe longitudinale où il apparaît juste en-dessous des noyaux des cellules pigmentaires principales (Fig. 8). Le rhabdome se compose alors de cinq cellules rétiniennes: $\overline{1.3} \overline{4.6.7}$. Il est quintapartite. Les microvillosités de ces rhabdomères sont orientées différemment et celles de la cellule 3 occupent la majorité du rhabdome (Fig. 2, A). Si on descend plus profondément dans la partie distale, les noyaux des cellules 6 et 7 apparaissent, et, quelquefois, le noyau 6 précède le noyau 7. Le rhabdome présente à ce niveau inférieur la forme suivante: $\overline{1.3} \overline{4.5} \overline{6.7} \overline{8}$. L'angle formé par les rhabdomères entre les cellules 1 et 7 puis 4 et 6 est de 120° , entre les cellules 6 et 7 de 60° et entre les cellules 3 et 4, 1 et 3 de 30° . Les prolongements axoniques des cellules rétiniennes 5 et 8, quelquefois 2, commencent à y être discernés et les procès des cônes cristallins sont réunis aux cellules rétiniennes par des desmosomes (Figs. 2B, 10). Vers la fin de cette partie distale, les microvillosités des cellules 6 et 7 deviennent parallèles et celles de la cellule 3, dont le nombre commence à diminuer, poussent vers celles de la cellule 4 (Figs. 2C, 12). Le rhabdome apparaît tétra-partite et composé de cinq cellules: $\overline{1.2} \overline{3} \overline{4.5} \overline{6.7} \overline{8}$. A ce niveau, les cellules rétiniennes sont reliées par des desmosomes derrière lesquels sont localisés les procès des cônes cristallins. Avant de quitter la partie distale, les noyaux 6 et 7 s'estompent et celui de la cellule 2 fait son apparition sans que celle-ci présente de microvillosités (Fig. 2, D). Par contre, les microvillosités de la cellule 3 sont maintenant parallèles à celles de la cellule 4 de sorte que le rhabdome est devenu tripartite et composé de cinq cellules: $\overline{1.2} \overline{3} \overline{4.5} \overline{6.7} \overline{8}$ (Fig. 13).

Rhabdome moyen

Au début du rhabdome moyen, les microvillosités de la cellule 3 ont disparu, mais le corps cellulaire reste toujours en contact avec le rhabdome. Ce dernier est à ce stade tri-partite composé de quatre cellules: $\overset{N}{1.2} \overset{N}{3} \overline{4.5} \overline{6.7} \overline{8}$ (Fig. 2, E). Les microvillosités des cellules 6 et 7 sont parallèles et forment un angle droit avec celles des cellules 1 et 4 qui sont apposées bout à bout (Fig. 14). Les noyaux des cellules 1 et 4 se font voir et les prolongements axoniques des cellules 5 et 8 se développent. Le corps cellulaire de la cellule 2 demeure toujours près du rhabdome alors que celui de la cellule 3 vient à se placer à la périphérie de la rétine (Figs. 2, F; 15).

Rhabdome proximal

Cette zone proximale se caractérise par le développement des cellules 5 et 8. Ainsi, avant l'apparition des microvillosités, les noyaux de ces cellules se dégagent (Figs. 2, G; 16). Après la disparition de ceux-ci, les rhabdomères respectifs se développeront. Donc au début de la partie proximale, on observe toujours un rhabdome tri-partite constitué des cellules suivantes: $\overline{8.1.2} \overline{3} \overline{4.5} \overline{6.7}$. En effet, les microvillosités de la cellule 5 se placent parallèles à celles de la cellule 4, et celles de la cellule 8 parallèles aux microvillosités de la cellule 1 (Fig. 17). Les rhabdomères 6 et 7 forment un angle de 90° avec les rhabdomères 8 et 1 puis 4 et 5 (Figs. 2, H; 18). La cellule 2 occupe toujours une position importante près du rhabdome et présente quelques microvillosités occasionnellement (Fig. 17). Les cellules 5 et 8 terminent le rhabdome proximal (Fig. 2, I). Sous ce dernier se distingue une structure cristallinienne formée par la réunion des quatre procès des cônes cristallins. Par la suite, les huit axones rétinuliens traversent la membrane basale pour rejoindre le lobe optique (Fig. 7).

PARTIE PHOTOSENSIBLE ADULTE

Les transformations que subit, en direction proximale, le rhabdome adulte sont les mêmes que celles observées au niveau de l'oeil composé larvaire. Aucune différence n'a pu être distinguée entre les régions ventrale et dorsale de l'oeil composé adulte (Figs. 22, 27).

Rhabdome distal ventral

Le rhabdome distal est aussi composé de cinq cellules formant un rhabdome quinta- (Fig. 2, A) puis tétra-partite: $\overline{1.3} \overset{N}{4.5} \overline{6.7} \overline{8}$ (Fig. 19). Les rhabdomères 3, 6 et 7 occupent la majeure partie du rhabdome distal lorsque le noyau de la cellule 3 est présent. Les microvillosités des rhabdomères 6 et 7 sont parallèles et forment un angle de 90° avec celles des cellules 1 et 4 puis de 180° avec celles de la cellule 3 (Fig. 19). Si on se dirige plus profondément dans cette zone, les noyaux des cellules 6 et 7 vont faire leur apparition et les microvillosités de la cellule 3 vont diminuer en nombre. Cette diminution va toutefois changer l'angle entre les rhabdomères 1 et 4 qui sera évalué, au

départ, à 60°. Le rhabdome présente alors l'organisation suivante: $\overline{1.3} \overline{4.5} \overline{6.7} \overline{8}^{\text{NN}}$. A ce niveau, le prolongement axonique de la cellule 2 n'est pas encore visible mais ceux des cellules 5 et 8 sont situés très près du rhabdome et sont reliés par des desmosomes aux autres cellules rétinuliennes. Les procès des cônes cristallins sont derrière ces desmosomes et ne possèdent que de très fins micro-tubules (Figs. 2, B; 20). Après la disparition des noyaux 6 et 7, les microvillosités de la cellule 3 se glissent vers celles de la cellule 4 pour en prendre l'orientation. Cette torsion amène un nouveau changement de l'angle entre les rhabdomères: il est de 120° entre les rhabdomères 3-4 et 1, 6-7 et 4 puis 6-7 et 1 (Fig. 21). A cette hauteur, la cellule 2 qui n'a pas de rhabdomère et qui présente toujours cette forme allongée, voit apparaître son noyau (Fig. 21) et le rhabdome est tri-partite, composé de cinq cellules: $\overline{1.2} \overline{3} \overline{4.5} \overline{6.7} \overline{8}^{\text{N}}$.

Rhabdome moyen ventral

Au début du rhabdome moyen, la cellule 3 n'a plus de rhabdomère et va devenir axonique. Le rhabdome demeure ainsi tri-partite mais formé de quatre cellules: $\overline{1.2} \overline{3} \overline{4.5} \overline{6.7} \overline{8}^{\text{N}}$ (Figs. 2, E; 22). Par la suite, le prolongement axonique de la cellule 3 va quitter le rhabdome pour se fixer en périphérie de l'ommatidie. Les microvillosités des cellules 6 et 7 sont orientées perpendiculairement à celles des cellules 1 et 4 et, celles de ces deux dernières cellules, le sont de façon à former un angle de 180° entre elles (Figs. 2, F; 23). Les noyaux des cellules 1 et 4 se font voir presque toujours au même moment, soit au début de la zone moyenne.

Rhabdome proximal ventral

Au début de la zone proximale, les cellules 5 et 8 présentent un noyau avant d'avoir un rhabdomère. Le rhabdome est donc formé des mêmes cellules que vers la fin de la zone moyenne, soit: $\overline{1.2} \overline{3} \overline{4.5} \overline{6.7} \overline{8}^{\text{N}}$ (Figs. 2, G; 24). Si on descend plus profondément dans la zone proximale, le rhabdome devient bi-partite avec la disparition des rhabdomères 6 et 7 qui sont alors axoniques. Ce rhabdome bi-partite se compose alors de quatre cellules $\overline{1.2} \overline{3} \overline{4.5} \overline{6.7} \overline{8}^{\text{N}}$. Les noyaux des cellules 5 et 8 peuvent être encore présents (Figs. 2, H; 25). Plus près de la membrane basale, le rhabdome se compose des cellules 5 et 8, lesquelles sont entourées des prolongements axoniques des cellules 1, 2, 3, 4, 6 et 7 (Figs. 2, I; 26).

Rhabdome dorsal

L'organisation structurale de la partie photosensible dans la région dorsale de l'oeil composé adulte est en tout point semblable à celle observée dans la région ventrale (Figs. 21, 27).

OMMATIDIES LARVAIRES ET ADULTES

Chez l'adulte, les cellules rétinuliennes présentent une ultrastructure identique à celle des cellules rétinuliennes larvaires. Il existe toutefois des petites différences qui apparaissent plutôt liées au mode de vie aquatique et aérienne et ce, aux niveaux distal, moyen et proximal. En effet, au niveau distal, les procès des cônes cristallins larvaires sont réunis aux cellules rétinuliennes par des desmosomes et leur granulation est très accentuée (Fig. 10). Chez l'adulte, les desmosomes ne joignent que les cellules rétinuliennes et les procès sont situés derrière eux (Fig. 20). De plus, il a été observé, en-dessous du rhabdome larvaire proximal, une structure cristallinienne formée par la réunion des procès de cônes cristallins (Fig. 7). Finalement, une autre différence réside dans la densité du pigment photoprotecteur des cellules rétinuliennes qui semble plus élevée au niveau du rhabdome distal de la larve (Fig. 8, 11, 19).

DIFFERENTS TYPES D'OMMATIDIES

Le système de classification adopté dans ce présent travail a permis de démontrer l'existence de deux types d'ommatidies qui sont identiques sur le plan structural. Dans le premier type, les cellules se comptent dans le sens des aiguilles d'une montre (Figs. 10, 16-20) et, dans le second, les cellules se comptent dans le sens opposé (Figs. 11-15, 27, 28) (Tableau I). De plus, il apparaît que certaines ommatidies adjacentes soient le miroir l'une de l'autre (Fig. 29). Ce dernier phénomène a déjà été observé chez un Isopode (NILSSON, 1978).

CHANGEMENTS CELLULAIRES ASSOCIES A L'ADAPTATION
A LA LUMIERE ET A L'OBSCURITE

Suivant l'état d'adaptation, les cellules rétinuliennes larvaires et adultes démontrent les mêmes changements quant à la présence et à la position de certains organites cellulaires.

Une cellule visuelle adaptée à la lumière aura près de son rhabdomère plusieurs mitochondries suivies du pigment photoprotecteur. Dans la partie moyenne de son corps cellulaire, on distinguera des organites cellulaires tels que des appareils de Golgi, des reticulum endoplasmiques agranulaires (REL), des corps multilamellaires (CML) et des corps multivésiculaires (CMV). Le RER s'observe surtout à la périphérie accompagné, dépendant du niveau de la rétine, du noyau cellulaire (Figs. 21, 27).

La présence de plusieurs mitochondries et d'un riche réseau du RER témoignent que l'activité cellulaire découlant de la réaction photochimique est liée à un haut niveau énergétique et à une forte synthèse de protéines.

Une cellule visuelle adaptée à la noirceur se caractérise d'abord par l'absence des CMV et des CML, d'un RER développé, par la rareté des mitochondries et par la dispersion dans le cytoplasme du pigment photoprotecteur. On notera alors, près du rhabdome, la présence de larges vacuoles endoplasmiques issues du REL (BERNARD, 1981; HORRIDGE, 1969) et l'augmentation des ribosomes libres dans le cytoplasme (Figs. 12-14). Cet aspect de la cellule visuelle adaptée à la noirceur peut être aussi observé lorsqu'une cellule, faisant partie d'une rétine adaptée à la lumière, est inactive (Fig. 25).

Les CMV et les CML sont des phénomènes impliqués dans le cycle de désintégration des membranes rhabdoméennes alors que les digitations cellulaires le sont dans leur renouvellement (Figs. 16, 18, 21, 22, 25).

DISCUSSION

ULTRASTRUCTURE DE L'OEIL COMPOSÉ DES ODONATES

Historique

Les premiers travaux sur l'ultrastructure de l'oeil composé des Odonates furent ceux de GOLDSMITH & PHILPOTT (1957), de FERNANDEZ-MORAN (1958) et de NAKA (1961). Ces études n'étaient alors que très fragmentaires. NAKA (1961) ne référa à l'ultrastructure que pour argumenter ses recherches sur les potentiels d'action rétinien. Selon lui, l'ommatidie d'un zygoptère *Agriocnemis* était composée de quatre cellules entourant un rhabdome tri-partite. Il ne mentionna donc pas à quel niveau de la rétine il avait centré ses recherches, de sorte que durant près d'une décennie, on a cru que la rétine de ce groupe d'insectes faisait exception en ce qui concerne le nombre de cellules.

En 1969, NINOMIYA *et al.*, refirent l'étude de l'ultrastructure de l'oeil composé de deux autres zygoptères (*Ischnura senegalensis* et *Cersion calamorum*), au niveau distal, moyen et proximale de la rétine. Ils conclurent qu'à tous ces niveaux, il y a huit cellules rétinuliennes. Ils précisèrent les recherches de NAKA (1961) en disant qu'au niveau moyen, quatre cellules rétinuliennes forment le rhabdome tri-partite et quatre autres étaient représentées sous la forme d'un prolongement axonique. Toutefois, ils ne précisèrent pas la région de l'oeil composé où ils ont porté leurs études.

HORRIDGE, en 1969, présenta la première recherche sur l'organisation structurale de l'ommatidie dorsale et ventrale d'un anisoptère du genre *Sympetrum*. Il fut suivi, en 1971, par EGUCHI qui travailla sur l'oeil composé dorsal d'*Aeshna cyanea* et par LAUGHLIN et MCGINNESS' en 1978, sur les régions dorsale et ventrale de l'oeil composé d'*Hemicordulia tau*. Ces trois derniers travaux complètent les recherches en électrophysiologie de ces chercheurs.

Finalement, MOUZE, en 1979, décrit la genèse ommatidienne chez la larve d'*A. cyanea*. Il constata que l'ommatidie fraîchement différenciée est semblable,

sur le plan structural, à une ommatidie mature. Par cette observation, son article représente une première ébauche de l'ultrastructure de l'ommatidie larvaire des Odonates. Il corrigea EGUCHI (1971) en disant que c'est la cellule 3 qui va, au niveau distal, derrière la cellule 2 et non pas l'inverse.

Modèle de base du rhabdome

L'étude comparative de ces différentes recherches met en relief l'existence, chez les Odonates, d'un modèle commun dans l'organisation structurale de la rétine (Figs. 1, 2). Ce modèle a été décrit dans cette présente recherche et regroupe les zygoptères (NAKA, 1961; NINOMIYA *et al.*, 1969), les larves d'anisoptères (MOUZE, 1979) et certaines régions de l'oeil composé de quelques anisoptères dont l'oeil composé entier d'un *Sympetrum* (HORRIDGE, 1969), la région ventrale de l'oeil composé d'*H. tau* (LAUGHLIN & MCGINNESS, 1978) et la région dorsale de l'oeil composé d'*A. cyanea* (EGUCHI, 1971).

Ce modèle se caractérise par la présence de huit cellules rétiniennes donnant un rhabdome stratifié. On retrouve au niveau distal un rhabdome quinquarta-, tétra- et tri-partite, au niveau moyen un rhabdome tri-partite et au niveau proximal un rhabdome tri- et bi-partite. La cellule 3 identifie la région distale et occupe une position excentrique aux autres niveaux. Les cellules 5 et 8 se développent uniquement au niveau proximal. Les cellules 1, 4, 6 et 7 se retrouvent aux niveaux distal, moyen et au début du proximal. La cellule 2 ne participe pas à la formation du rhabdome à aucun niveau et occupe toujours la même position auprès de ce dernier.

Divergences par rapport au modèle de base

Quelques modifications apportées particulièrement par les travaux d'HORRIDGE (1969) et de LAUGHLIN & MCGINNESS (1978) s'ajoutent au modèle de base. Ces modifications concernent les régions dorsales d'adultes d'anisoptères touchant les familles Corduliidae et Libellulidae.

HORRIDGE (1969) mentionna qu'il n'existe pas de différence fondamentale dans la structure de l'ommatidie ventrale et dorsale. Mais la forme du rhabdome dorsale est étoilée alors que celle du rhabdome ventral est ronde. LAUGHLIN & MCGINNESS (1978) observèrent aussi cette forme étoilée au niveau de l'ommatidie dorsale d'*H. tau*. Chez cet insecte, la rétine dorsale présente de plus une modification structurale par l'aspect vestigial des cellules 2, 3, 5 et 8 et se caractérise ainsi par le développement des cellules 1, 4, 6 et 7 au niveau distal, moyen et proximal. La rétine dorsale serait donc l'équivalent de la rétine ventrale au niveau moyen qui se serait prolongée vers la partie distale et proximale.

LA CELLULE 2

L'hypothèse de LAUGHLIN & MCGINNESS (1978) disant que la cellule 2 serait une cellule vestigiale est probable. Mais les données recueillies jusqu'à

maintenant sont insuffisantes pour en faire une preuve irréfutable. Chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum*, cette cellule n'a pas de microvillosités et ne développe pas de rhabdomère. Chez la larve, toutefois, quelques microvillosités ont été aperçues au niveau proximal sans que celles-ci ne développent un rhabdomère (Fig. 17). Quant au rôle de cette cellule, on ne peut faire que trois suppositions:

1. La cellule 2 est une cellule rétinulienne vestigiale qui a perdu ses microvillosités, donc sa fonction sensorielle, mais qui aurait gardé son activité intrinsèque, bien que limitée, dans le renouvellement des membranes (pinocytose). Ce mécanisme qui est déclenché par l'intensité du stimulus lumineux lui serait transmis par son étroit contact avec les autres cellules rétinuliennes (LAVOIE-DORNIK, 1983). A l'origine, cette cellule aurait eu un rhabdomère sur toute la longueur de la rétinule puisque son corps cellulaire est situé au niveau distal et que les quelques microvillosités ont été aperçues au niveau proximal.

2. La cellule 2 aurait toujours eu une fonction sensorielle différente des autres cellules rétinuliennes. C'est l'explication qui aurait prévalu jusqu'à maintenant chez les Odonates. NINOMIYA *et al.* (1969) la considéraient comme une cellule bipolaire. Cette fonction est aussi valide si on considère ses différents rapports avec le rhabdome et ses propriétés chimiques différentes. En effet, cette cellule apparaît souvent mal fixée par rapport aux autres cellules et son cytoplasme est souvent différent des autres prolongements axoniques (Fig. 26).

3. La cellule 2 serait une cellule vestigiale qui aurait acquis une fonction secondaire. Cette dernière supposition réunit toutes les observations recueillies sur cette cellule.

TORSION DU RHABDOME

D'après cette présente recherche et d'après celles effectuées sur l'ultrastructure de l'oeil composé des autres Odonates pré-cités, le rhabdome ne subit une torsion qu'au niveau distal de la rétinule. Sur une distance de 20 à 30 μm , cette torsion serait amenée par le développement du corps cellulaire de la cellule 2. Ceci entraînerait les rhabdomères 3 et 6 dans le même sens que les rhabdomères 4 et 7 respectivement. LAUGHLIN & MCGINNESS (1978) ne partagent pas cette opinion. Selon eux, la torsion de la cellule 3 amène la disparition des microvillosités de la cellule 2.

La torsion du rhabdome est une question qui a soulevé beaucoup d'intérêt ces dernières années, notamment chez GRUNDLER (1974), MENZEL & BLACKERS (1975), SMOLA & TSCHARNTKE (1979), WEHNER *et al.* (1975) et WEHNER (1976). En fait, il a été démontré que la torsion des rhabdomères amènerait une réduction de la sensibilité à la lumière polarisée des cellules rétinuliennes (SNYDER & MCINTYRE, 1975). Plus cette torsion est importante, plus cette sensibilité est réduite. Cette croyance en la torsion du rhabdome s'est donc affirmée avec les recherches et le temps. Or, RIBI, en 1979, ébranla quelque peu cette vérité par ses travaux sur les Hyménoptères et les Diptères.

En effet, il affirma que ce phénomène résultait d'un artefact dû aux méthodes de fixation. Il rapporte que le seul support physique de l'ommatidie est l'enveloppe des cellules cristalliniennes secondaires, les desmosomes entre les cellules rétiniennes ainsi que les procès des cônes cristallins. L'ommatidie serait alors étirée comme un ressort de la cornée à la membrane basale. Selon lui, des fixateurs inappropriés, une osmolarité inadéquate ou un dommage physique provoqueraient son affaissement.

Suite à cette affirmation de RIBI (1979), SMOLA & WUNDERER (1981) chez les diptères et WEHMER & MEYER (1981) chez les Hyménoptères ont de nouveau étudié la torsion du rhabdome sous différentes conditions de fixation. Leurs travaux ont confirmé leurs résultats antérieurs: il y a véritablement une torsion des rhabdomères chez ces deux groupes d'insectes.

Au cours des expériences préliminaires à cette recherche, différents tampons, ainsi que différentes osmolarités ont été testés. De plus, des yeux composés entiers percés de minuscules ouvertures, comme l'a proposé RIBI, ainsi que des yeux disséqués ont été fixés. Or la torsion du rhabdome, au niveau distal, demeure constante. Il faut donc considérer ce phénomène comme une réalité chez les Odonates.

CONCLUSION

Les résultats de cette étude ultrastructurale révèlent donc que l'organisation anatomique de la rétine larvaire et adulte chez le genre *Enallagma* est similaire quelle que soit la région de l'oeil composé étudiée. De même l'étude comparative des différents travaux réalisés sur la structure fine de l'ommatidie, au sein du groupe des Odonates, permet d'établir que la disposition des cellules rétiniennes, rencontrée chez ce genre, représente un modèle de base à partir duquel peu de modifications sont observées. Toutefois, face à cette uniformité de structure, on rencontre une variabilité des caractéristiques physiologiques touchant la forme de l'électrorétinogramme (ERG), la fréquence critique de fusionnement visuel (FCF), la capacité d'adaptation et la sensibilité spectrale (LAVOIE-DORNIK, 1983). Mais l'influence qu'exerce la progression du lobe optique des Odonates vers la couche ommatidienne sur la forme de l'ERG (AUTRUM & GALLWITZ, 1951: Anisoptères; LAVOIE-DORNIK, 1983: Zygoptères) ainsi que la présence de différents mécanismes neuraux mis à jour chez les *Enallagma* (bimorphisme fonctionnel de l'oeil composé, effet OFF durant la réadaptation à la noirceur: LAVOIE-DORNIK (1983)) permettent de placer la source de cette variabilité dans la complexification qu'a dû subir le lobe optique au cours de son évolution.

REMERCIEMENTS

Ce projet a été réalisé grâce à des subventions du Ministère de l'Éducation du Québec et du Conseil de Recherches en Sciences naturelles et en Génie du Canada. L'Université de Montréal a aussi contribué à financer le projet global.

BIBLIOGRAPHIE

- AUTRUM, H., & U. GALLWITZ. 1951. Zur Analyse der Belichtungspotentiale des Insektenauges. *Z. vergl. Physiol.* 33:407-435.
- BERNARD, G.D. 1981. A comparison of vertebrate and invertebrate photoreceptors. Dans: J.M. Enoch & F.L. Tobey, Jr., [Eds.], *Vertebrate Photoreceptor Optics* Vol. 63, 433-463. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- EGUCHI, E. 1971. Fine structure and spectral sensitivities of reticular cells in the dorsal sector of compound eyes in the dragonfly *Aeschna*. *Z. vergl. Physiol.* 71:201-218.
- FERNANDEZ-MORAN, H. 1958. Fine structure of the light receptors in the compound eyes of insects. *Expl Cell Res.* 5:586-644.
- GOLDSMITH, T.H. & D.E. PHILPOTT. 1957. The microstructure of the compound eyes of insects. *J. biophys. biochem. Cytol.* 3:429-440.
- GRUNDLER, O.J. 1974. Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Auge der Honigbiene (*Apis mellifera*). I Untersuchungen zur Morphologie und Anordnung der neun Retinulazellen in Ommatidien verschiedener Augenbereiche und zur Perzeption linear polarisierten Lichtes. *Cytobiologie* 9:203-220.
- HORRIDGE, G.A. 1969. Unit studies on the retina of dragonflies. *Z. vergl. Physiol.* 62:1-37.
- LAUGHLIN, S.B., & S. MCGINNESS. 1978. The structure of dorsal and ventral regions of a dragonfly retina. *Cell Tissue Res.* 188:427-447.
- LAVOIE, J. 1977. Etude histologique et morphométrique de la croissance de l'oeil composé d'*Enallagma boreale* Selys (Odonata : Coenagrionidae). Mémoire de maîtrise, Université de Montréal.
- LAVOIE, J., J.G. PILON, & M.A. ALI. 1978. Etude histologique et morphométrique de la croissance de la partie optique de l'oeil composé d'*Enallagma boreale* (Odonata : Coenagrionidae). *Revue can. Biol.* 37:157-179.
- LAVOIE-DORNIK, J. 1983. Electrophysiologie et ultrastructure de l'oeil composé chez deux espèces d'*Enallagma* (Odonata : Coenagrionidae). Thèse de doctorat, Université de Montréal.
- MENZEL, R. & M. BLAKERS. 1975. Functional organization of an insect ommatidium with fused rhabdom. *Cytobiologie* 11:279-298.
- MOUZE, M. 1979. Etude cytologique de la genèse ommatidienne chez la larve d'un odonate anisoptère. *Rev. can. Biol.* 38:227-248.
- NAKA, K.-I. 1961. Recording of retinal action potentials from single cells in the insect compound eye. *J. gen. Physiol.* 44:571-584.
- NILSSON, H.L. 1978. The fine structure of the compound eye of shallow-water asellotes, *Jaera albifrons* Leach and *Asellus aquaticus* L. (Crustacea : Isopoda). *Acta zool. Stockh.* 59:69-84.
- NINOMIYA, N., Y. TOMINAGA, & M. KUWABARA. 1969. The fine structure of the compound eye of a damselfly. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* 98:17-32.
- FERRELET, A. 1970. The fine structure of the retina of the honey bee drone. An electron microscopical study. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* 108:530-562.
- RIBI, W.A. 1979. Do the rhabdomeric structures in bees and flies really twist? *J. comp. Physiol.* 134:109-112.
- SMOLA, U., & H. TSCHARNTKE. 1979. Twisted rhabdomeres in the dipteran eye. *J. comp. Physiol.* 133:291-297.

- SMOLA, U., & H. WUNDERER. 1981. Fly rhabdomeres twist in vivo. *J. comp. Physiol.* 142:43-49.
- SNYDER, A. W. & P. MCINTYRE. 1975. Polarization sensitivity of twisted fused rhabdoms. Dans: A.W. Snyder & R. Menzel, [Eds.]. *Photoreceptor Optics*. 388-391. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- WEHNER, R. 1976. Polarized light navigation by insects. *Scient. Am.* 235:106-115.
- WEHNER, R., G.D. BERNARD, & E. GEIGER. 1975. Twisted and non-twisted rhabdoms and their significance for polarization detection in the bee. *J. comp. Physiol.* 104:225-245.
- WEHNER, R., & E. MEYER. 1981. Rhabdomeric twist in bees - Artefact or in vivo structure? *J. comp. Physiol.* 142:1-17.

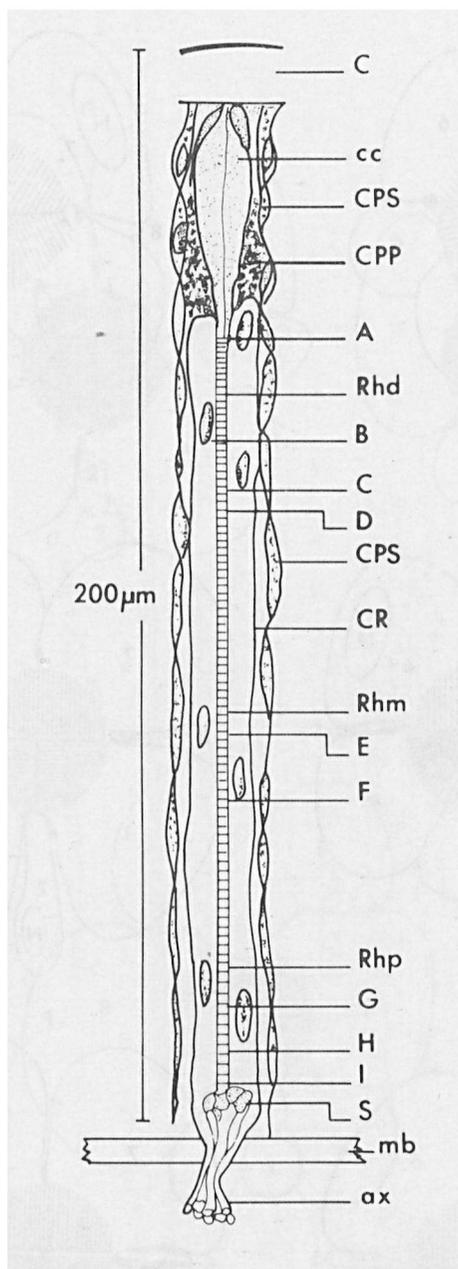
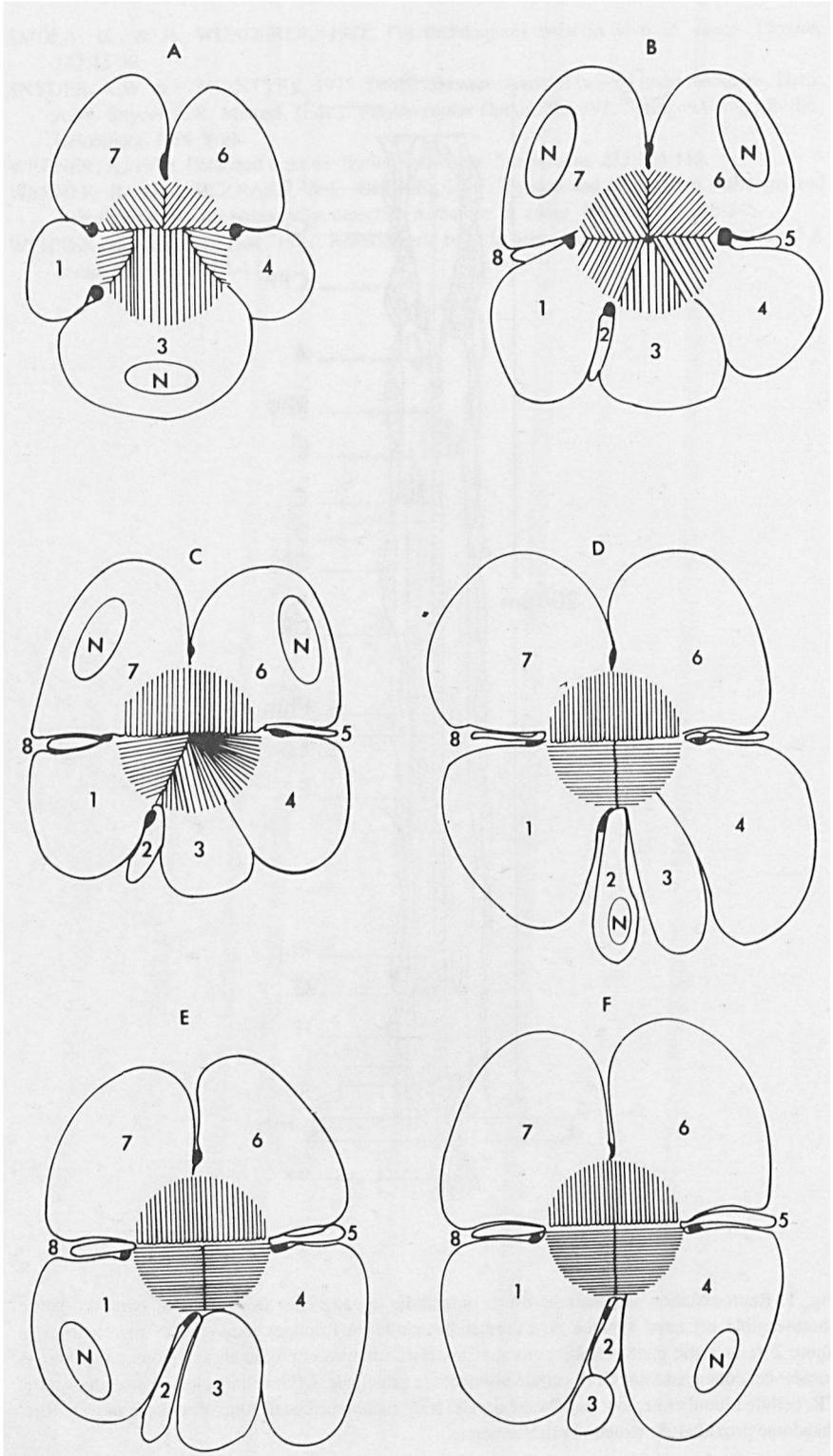


Fig. 1. Représentation schématique d'une ommatidie larvaire chez le genre *Enallagma*. La partie photosensible est aussi typique de l'ommatidie adulte. A-I coupes transversales présentées à la figure 2 de la partie photosensible, aux niveaux distal, moyen et proximal. ax: axone rétinulien; C: cornée; cc: cône cristallin; CPP: cellule pigmentaire principale; CPS: cellule pigmentaire secondaire; CR: cellule rétinulienne; mb: membrane basale; Rhd: rhabdome distal; Rhm: rhabdome moyen; Rhp: rhabdome proximal; S: structure cristallinienne.



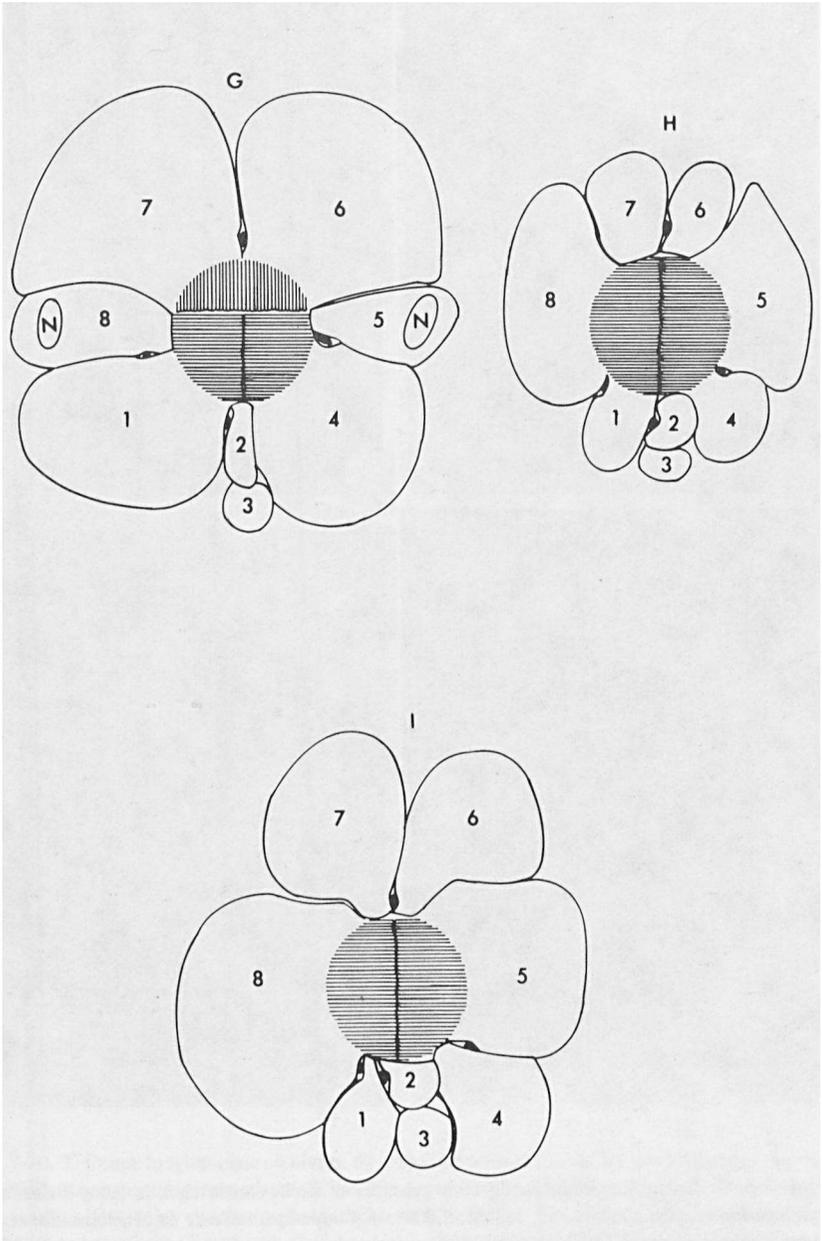
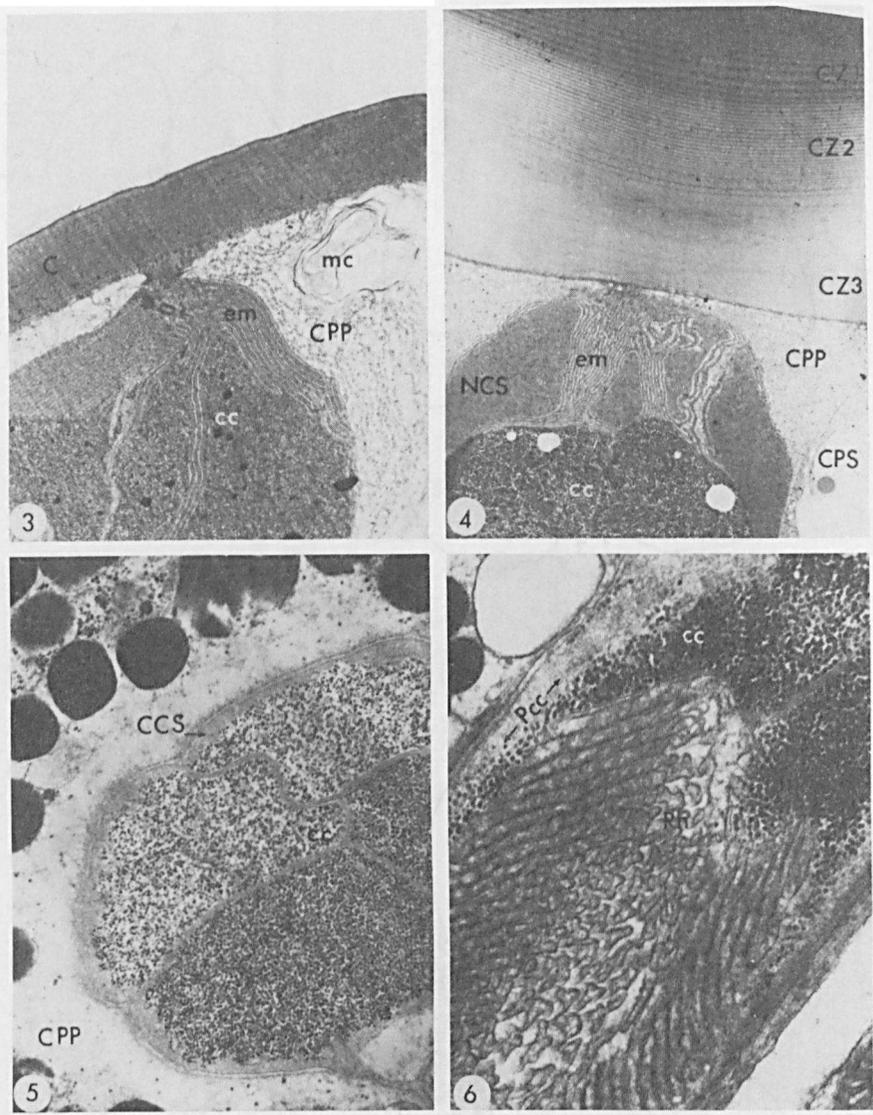
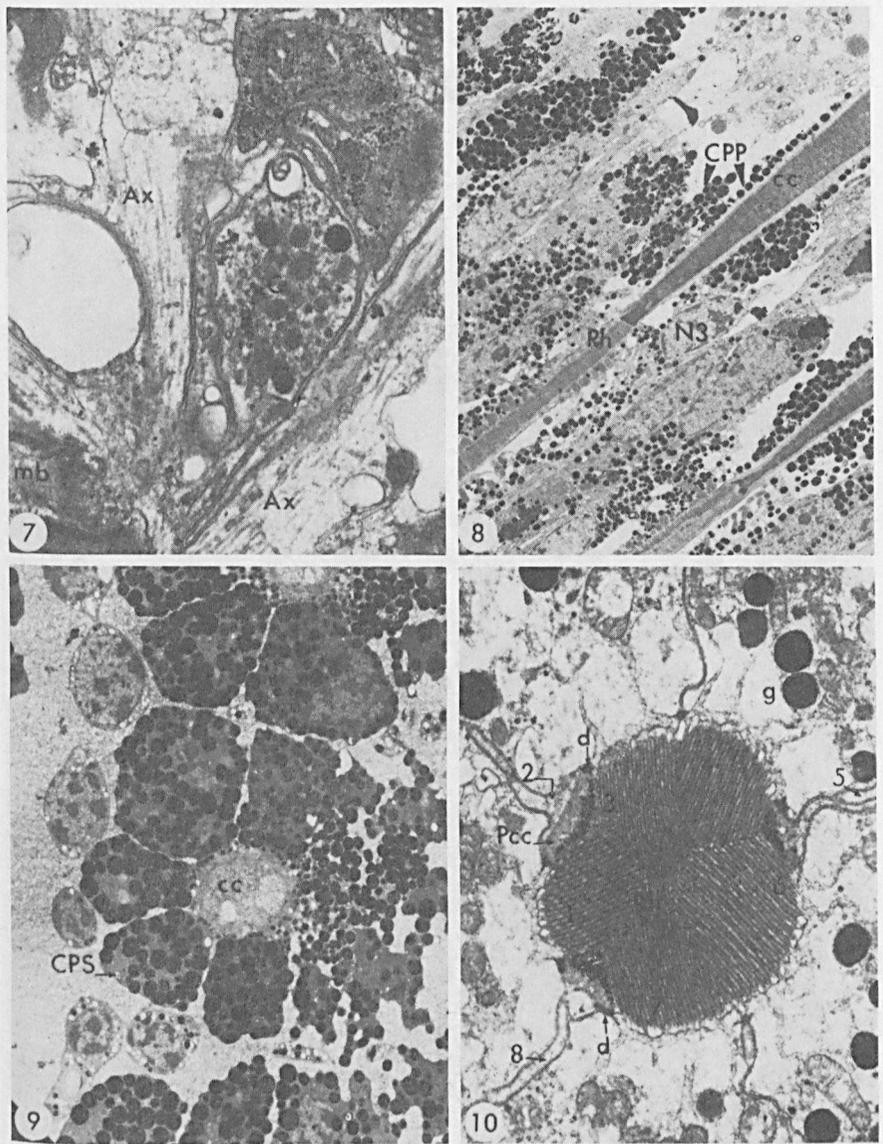


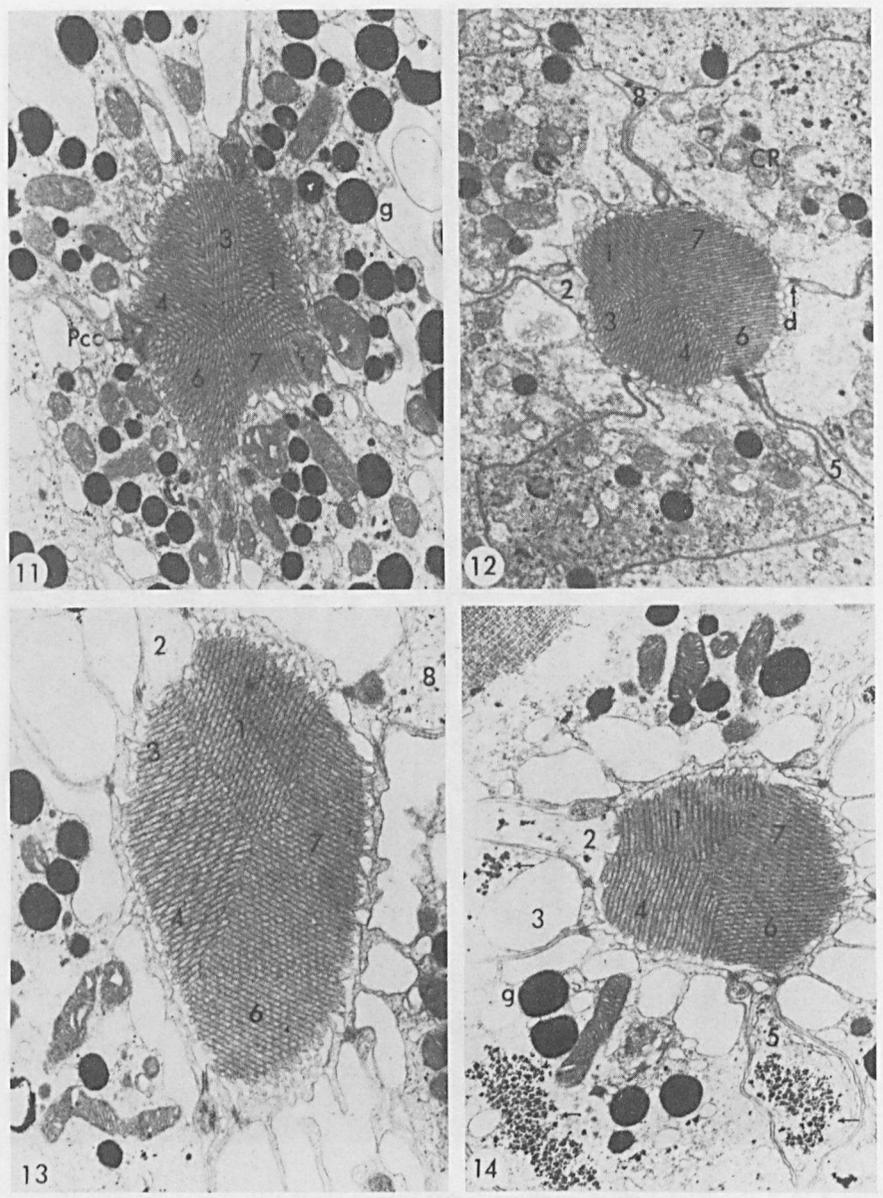
Fig. 2. Coupes transversales de la rétine larvaire et adulte chez *Enallagma cyathigerum* à différents niveaux de la partie photosensible. A-C: rhabdome distal; D-F: rhabdome moyen; G-I: rhabdome proximal. Les chiffres 1 à 8 indiquent les cellules rétinuliennes. Les points noirs donnent l'emplacement des procès du cône cristallin.



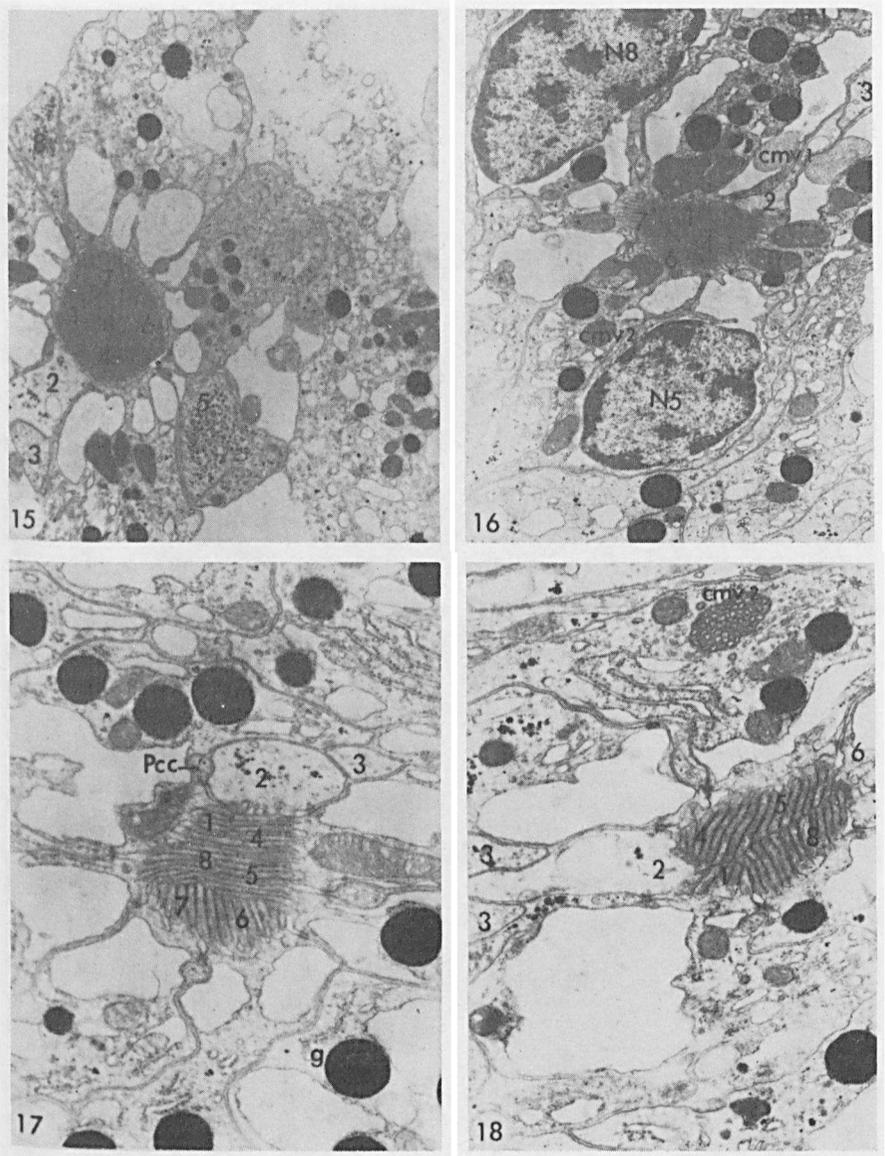
Figs. 3-6. 3. Coupe longitudinale du cône cristallin et de la cornée chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à la noirceur, le jour. 8,000x. 4. Coupe longitudinale du cône cristallin et de la cornée chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum* adapté à la lumière solaire. 4,000x. 5. Coupe transversale du cône cristallin chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à la lumière du laboratoire. 25,000x. 6. Coupe longitudinale de la jonction des parties optique et photosensible chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à la lumière du laboratoire. 40,000x. C: cornée; cc: cône cristallin; CCS: cytoplasme des cellules de Semper; CPP: cellule pigmentaire principale; CPS: cellule pigmentaire secondaire; CZ1, CZ2, CZ3: zones de la cornée adulte; em: repli membranaire; mc: membrane concentrique; NCS: noyau d'une cellule de Semper; Pcc: procès d'un cône cristallin; Rh: rhabdome.



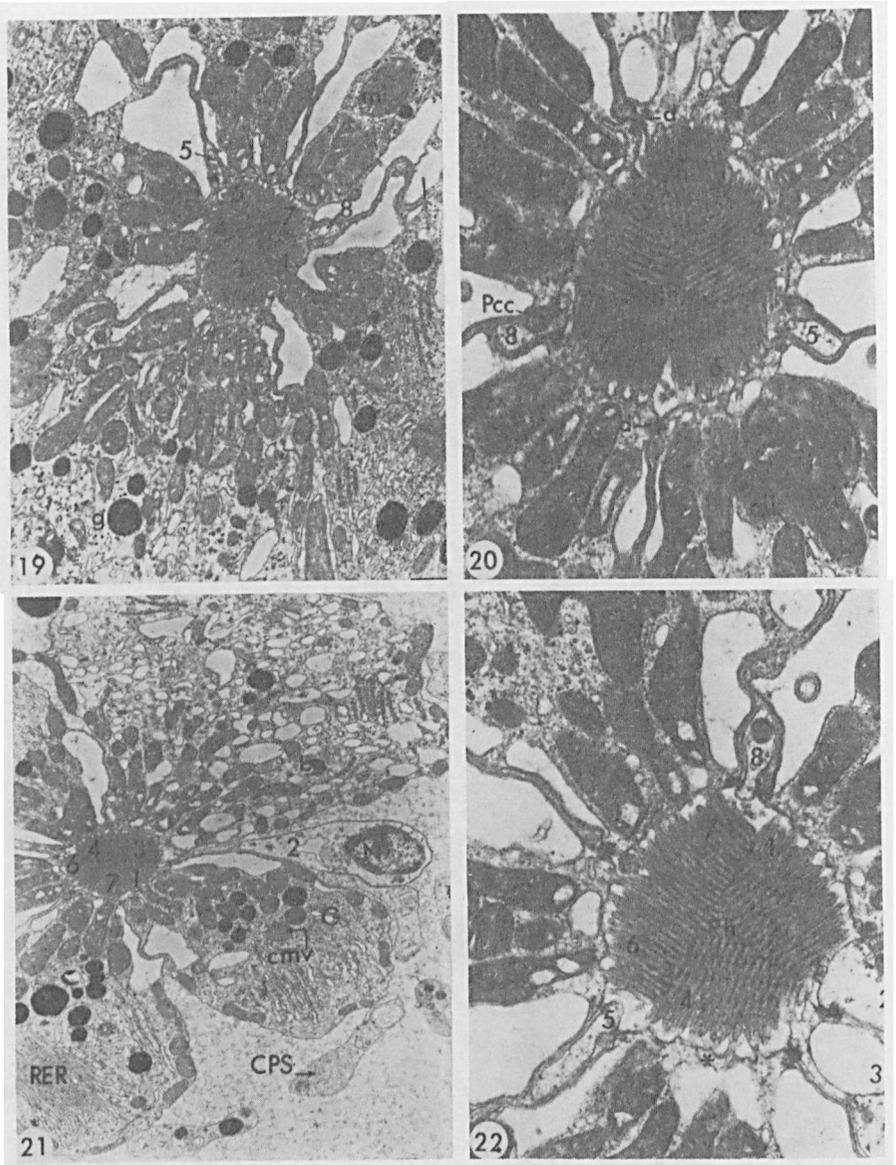
Figs. 7-10. 7. Coupe longitudinale au niveau du rhabdome proximal et des axones rétinuliens chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à lumière du laboratoire. 25,000 x. 8. Coupe longitudinale de la jonction des parties optique et photosensible chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à la lumière du laboratoire. 2,000 x. 9. Coupe transversale du cône cristallin dorsal près de la jonction des parties optique et photosensible chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum* adapté à la lumière solaire. 3,000x. 10. Coupe transversale de la rétine distale chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à la noirceur, la nuit. 15,000x. ax: axone rétinulien; c: cellule au niveau de la zone post-rétinienne; cc: cône cristallin; CPP: cellule pigmentaire principale; CPS: cellule pigmentaire secondaire; d: desmosome; g: pigment photoprotecteur; mb: membrane basale; N: noyau d'une cellule rétinulienne; Pcc: procès d'un cône cristallin; Rh: rhabdome; S: structure pigmentaire cristallinienne. Les chiffres 1 à 8 indiquent les cellules rétinuliennes.



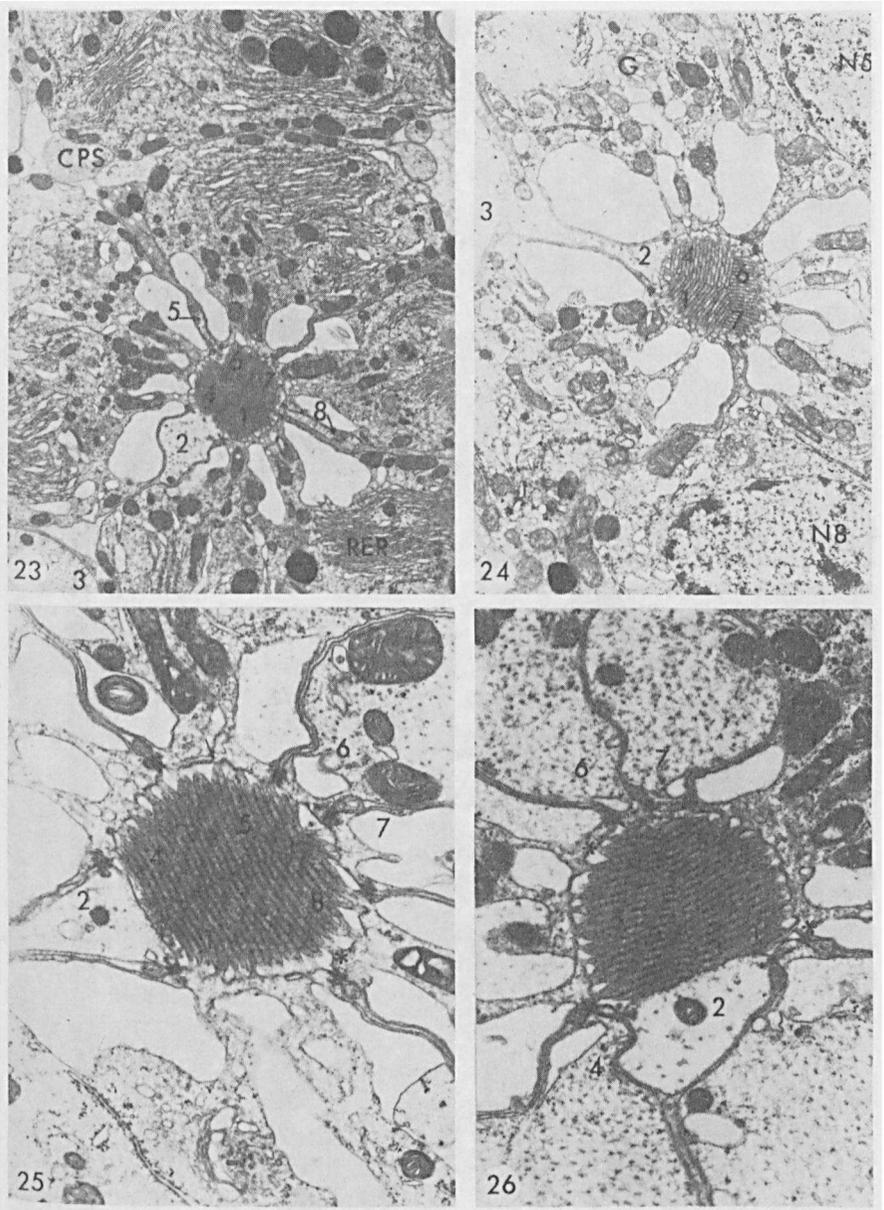
Figs. 11-14. 11. Coupe transversale de la rétine distale chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à la lumière du laboratoire. L'oeil composé a été disséqué provoquant une compression du tissu. 15,000x. 12. Coupe transversale de la rétine distale chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à la noirceur, la nuit. 10,000x. 13. Coupe transversale de la rétine distale chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à la noirceur, le jour. L'oeil a été disséqué. 15,000x. 14. Coupe transversale de la rétine moyenne chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à la noirceur, le jour. 15,000x. CR: cellule rétinulienne; d: desmosome; g: pigment photoprotecteur; Pcc: procès d'un cône cristallin. Les chiffres 1 à 8 indiquent les cellules rétinuliennes. Les flèches indiquent l'accumulation de glycogène.



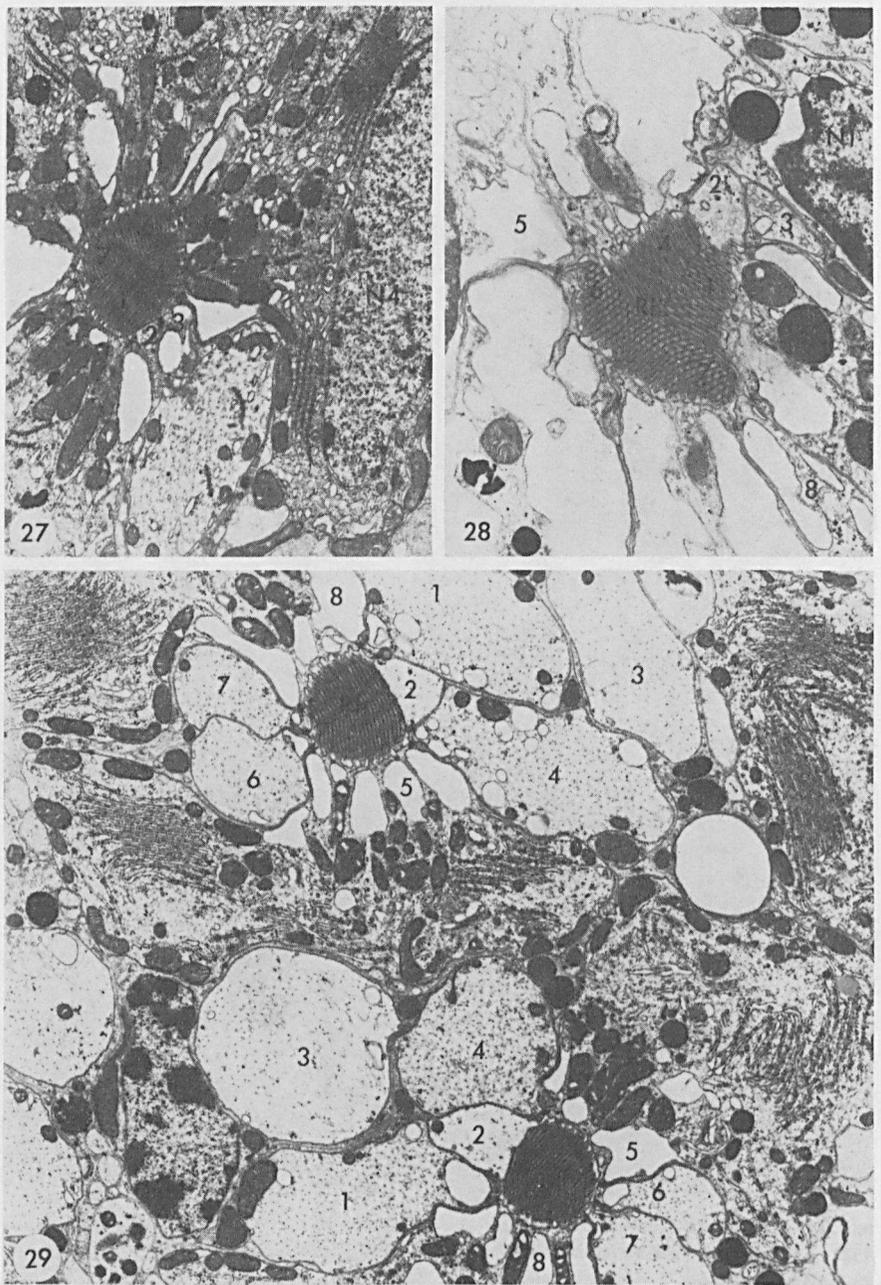
Figs. 15-18. 15. Coupe transversale de la rétine moyenne chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à la noirceur, le jour. 8,000x. 16. Coupe transversale de la rétine proximale chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à lumière du laboratoire. 10,000x. 17. Coupe transversale de la rétine proximale chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à lumière du laboratoire. 20,000x. 18. Coupe transversale de la rétine proximale chez la larve d'*Enallagma cyathigerum* adaptée à lumière du laboratoire. 20,000x. cmv: corps multivésiculaire; N: noyau d'une cellule rétiniennne; Pcc: procès d'un cône cristallin. Les chiffres 1 à 8 indiquent les cellules rétiniennes.



Figs. 19-22. 19. Coupe transversale de la rétine distale ventrale chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum* adapté à la lumière solaire. 10,000x. 20. Coupe transversale de la rétine distale ventrale chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum* adapté à la lumière solaire. 20,000x. 21. Coupe transversale de la rétine distale ventrale chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum* adapté à la lumière solaire. 8,000x. 22. Coupe transversale de la rétine moyenne dorsale chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum* adapté à la lumière solaire. 20,000x. CPS: cellule pigmentaire secondaire; cmv: corps multivésiculaire; D: desmosome; G: appareil de Golgi; g: pigment photoprotecteur; mi: mitochondrie; N: noyau d'une cellule rétinulienne; Pcc: procès d'un cône cristallin; RER: reticulum endoplasmique granulaire (rude); Rh: rhabdome. Les chiffres 1 à 8 indiquent les cellules rétinuliennes. *indique le phénomène de digitation cellulaire.



Figs. 23-26. 23. Coupe transversale de la rétine moyenne ventrale chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum* adapté à la lumière solaire. 8,000x. 24. Coupe transversale de la rétine proximale ventrale chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum* adapté à la lumière solaire. 10,000x. 25. Coupe transversale de la rétine proximale ventrale chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum* adapté à la lumière solaire. 20,000x. 26. Coupe transversale de la rétine proximale ventrale chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum* adapté à la lumière solaire. 20,000x. CPS: cellule pigmentaire secondaire; G: appareil de Golgi; N: noyau d'une cellule rétinulienne; RER: reticulum endoplasmique granulaire (rude). Les chiffres 1 à 8 indiquent les cellules rétinuliennes. La flèche pointe le début d'une digitation cellulaire. *indique une digitation cellulaire avancée.



Figs. 27-29. 27. Coupe transversale de la rétine moyenne chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum* adapté à lumière solaire. 10,000x. 28. Coupe transversale d'une rétine chez la larve *Enallagma cyathigerum* adaptée à la lumière du laboratoire. 15,000x. 29. Coupe transversale de deux rétines situées dans la région ventrale de l'oeil composé chez l'adulte d'*Enallagma cyathigerum* adapté à la lumière solaire. 6,000x. N: noyau d'une cellule rétiniennne; RER: reticulum endoplasmique granulaire (rude); Rh: rhabdome. Les chiffres 1 à 8 indiquent les cellules rétiniennes.