

ÉTUDE DES CELLULES NEUROSECRETÉTRICES CÉRÉBRALES NON ASSOCIÉES À LA PARS INTERCEREBRALIS CHEZ LA LARVE D'AESHNA CYANEA (MÜLLER) (ANISOPTERA: AESHNIDAE)

M. CHARLET et F. SCHALLER

Équipe de recherche associée au CNRS n° 118: "Biologie humorale des Insectes", Laboratoire de Biologie générale, Université Louis Pasteur, 12 rue de l'Université, F-67000 Strasbourg

Reçu le 24 octobre 1973

STUDIES ON THE NEUROSECRETORY CELLS OF THE BRAIN OUTSIDE THE PARS INTERCEREBRALIS IN THE LARVA OF AESHNA CYANEA (MÜLLER) (ANISOPTERA: AESHNIDAE). Five types of neurosecretory cells are found in the brain of *A. cyanea* outside the *pars intercerebralis*. There are in the anterior part of the protocerebrum: 2 pairs of A-cells and 2 or 3 pairs of B-cells, both in paramedial position, 4 other A-cells in mediodorsal position. In the posterior part of the protocerebrum: 4 or 5 pairs of C-cells in lateral position. In the tritocerebrum: 2 pairs of B-cells. No neurosecretory cell can be observed in the deutocerebrum. Except for the lateral C-cells which cannot be recognized until the end of the larval development, the other cells can be detected histologically already on the fourth instar.

INTRODUCTION

Bien que chez les Insectes, les cellules neurosécrétrices (CNS) de la *pars intercerebralis* forment la partie du système nerveux endocrine la plus importante et la mieux connue, il existe dans le cerveau des CNS qui sont localisées en dehors de cette formation (voir mise au point de GABE, 1967). Chez les Odonates, ARVY & GABE (1952) signalent chez *Sympetrum vulgatum*, *Aeshna cyanea*, *Calopteryx splendens* et *Coenagrion pulchellum*, l'existence de deux massifs neurosécréteurs en position postéro-latérale, à côté des *globuli* des corps pédonculés. Plus récemment, SCHALLER & MEUNIER (1968) ont décrit chez *Aeshna cyanea*, *A. isosceles*, *A. mixta* et *Anax imperator* plusieurs catégories de CNS de type A et B dans la partie antérieure du protocérébron.

Afin d'étudier plus précisément ces diverses catégories cellulaires signalées en dehors de la *pars intercerebralis* et d'en compléter éventuellement la liste, nous avons repris sur *Aeshna cyanea* l'étude histologique du cerveau. Cette étude a été réalisée sur des larves d'âge varié, soit capturées dans la nature, soit élevées *ab ovo* à partir de pontes recueillies dans les végétaux aquatiques.

TECHNIQUES

Les cerveaux des larves ont été fixés par les liquides de Halmi ou de Bouin-Hollande sans acide acétique. Après inclusion à la paraffine, les cerveaux ont été débités en coupes sériées de 5 à 7 μ d'épaisseur. Les coupes ont été colorées par les techniques à la fuchsine paraldéhyde (FP) de Gabe variante de Clark, à l'hématoxyline chromique-phloxine (HC-P) selon Gomori et à l'azan suivant Heidenhain. Afin de pouvoir comparer les affinités tinctoriales du produit de neurosécrétion figuré, qui, en fait, ne représente qu'un support des principes actifs, une partie de notre matériel a été soumise à la technique de la double coloration ou des colorations alternées. Il s'agit du traitement coupe par coupe d'une série intéressant une même CNS à laquelle sont appliquées des colorations différentes.

RÉSULTATS

Les CNS observées dans le cerveau ont été réparties en trois types: A, B et C, selon le comportement tinctorial du produit de neurosécrétion. Pour reprendre la nomenclature la plus utilisée chez les Insectes, le type A correspond aux cellules dont la sécrétion, devenue basophile après oxydation permanganique, est colorée en bleu-violet par la FP et en bleu-noir par l'HC; le type B est représenté par les cellules qui ne présentent pas de matériel basophile après oxydation permanganique et dont la sécrétion est colorée par le vert lumière avec la technique à la FP et par la phloxine avec l'HC-P; le type C correspond aux cellules dont l'activité sécrétrice n'est mise en évidence que par l'azocarmin dans la coloration à l'azan.

Les caractéristiques morphologiques et tinctoriales des CNS, ainsi que l'emplacement de celles-ci dans le cerveau, ont été groupés dans un tableau relatif à la larve du dernier stade (Tab. I).

Région antérieure du protocérébron

Il existe deux groupes de CNS dans l'écorce ganglionnaire antéro-dorsale du protocérébron (SCHALLER & MEUNIER, 1968). D'une part, il y a le groupe des CNS paramédianes antérieures qui comprend 2 paires de cellules A (*cApa*) et 2 ou 3 paires de cellules B (*cBpa*), réparties en deux îlots symétriques situés en

Tableau I

Cellules neurosécrétrices cérébrales situées en dehors de la *pars intercerebralis* d'*Aeshna cyanea* (Müller) au dernier stade larvaire. Localisation, caractéristiques morphologiques et affinités tinctoriales

Affinités tinctoriales														
Localisation des différents types cellulaires		Nombre	Taille		technique de Clark (fuchsine paraaldéhyde)			technique de Gomori (hématoxyline-chromique)		technique de Heidenhain (azocarmin-aniliné)				
			corps cellulaire	noyau	F.P.	vert lumière	orangé G	chromotrope 2R	H.C.	phloxine	azocarmin	orangé G	bleu d'aniline	
Protocérébron	région antérieure	cell. médiodorsales A	4 cell.	40 μ	17 μ	++	—	—	—	+	—	—	+	—
		cell. paramédianes A	2 paires	35 μ	14 μ	+++	—	—	—	++	—	+	—	
	région postérieure	cell. paramédianes B	2 à 3 paires	45 μ	18 μ	—	—	++	—	—	++	—	—	
		cell. latérales C	4 à 5 paires	30 μ	11 μ	—	+	—	—	—	+	+++	—	—
Tritocérébron	bords latéroexternes	2 paires	45 μ	17 μ	—	+	—	—	—	+	++	—	+	

— absence de coloration; +, ++, +++ réactions d'intensité croissante.

avant au contact des rameaux antérieurs des corps pédonculés (Fig. 1). D'autre part, le groupe des CNS médiodorsales qui est formé par 4 neurones de type A (*cAmd*), situés un peu en arrière par rapport aux CNS paramédianes antérieures, juste au-dessus du chiasma des fibres neurosécrétoires provenant de la *pars intercerebralis* (Fig. 1).

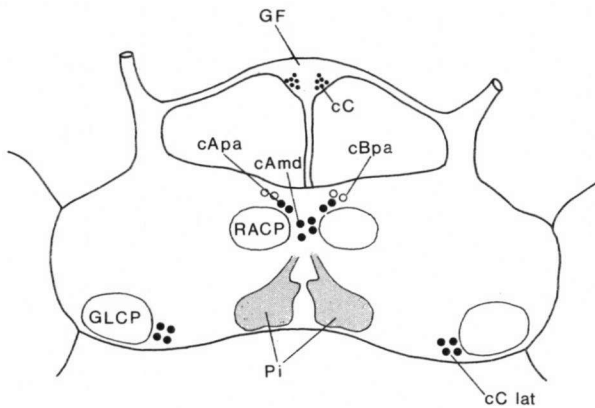


Fig. 1. Répartition des cellules neurosécrétrices dans le protocérébron de la larve d'*Aeshna cyanea* (vue dorsale). (Les différents types cellulaires sont supposés se trouver dans un même plan. Les cellules tritocérébrales ne sont pas représentées). *cAmd*: cellule A médiodorsale, — *cApa*: cellule A paramédiane antérieure, — *cBpa*: cellule B paramédiane antérieure, — *cC lat*: cellule Clatérale, — GF: ganglion frontal, — GLCP: globulus des corps pédonculés, — Pi: pars intercerebralis, — RACP: rameau antérieur des corps pédonculés.

Les cellules de type A

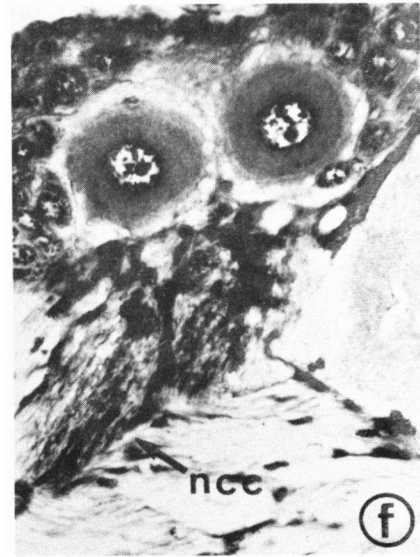
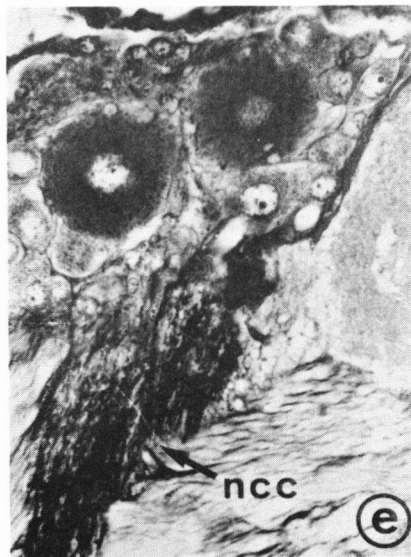
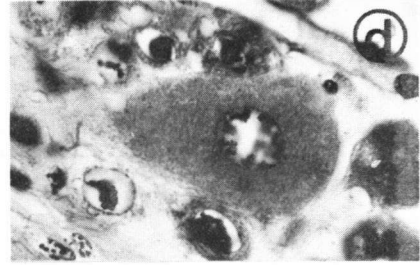
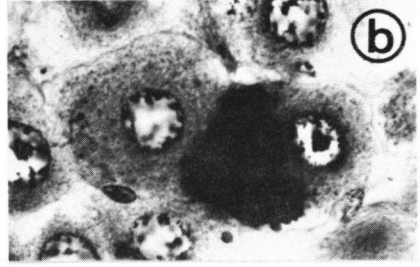
Le produit figuré de l'activité neurosécrétrice des *cApa* et des *cAmd* montre une affinité plus forte pour la FP que pour l'HC. Ceci se traduit avec la technique de double coloration FP/HC-P par la présence dans la cellule d'une quantité de produit coloré nettement plus importante sur les coupes traitées par la FP que sur les coupes voisines traitées par l'HC-P (Fig. 2, a et b). L'utilisation des colorations HC-P/azan ou FP/azan (Fig. 2, c et d) montre, par ailleurs, que la sécrétion des *cApa* et des *cAmd* n'est pas colorée par l'azocarmin.

L'aspect des produits de sécrétion varie selon qu'il s'agit des *cApa* ou des *cAmd*. Dans les *cAmd*, les granulations colorées par la FP apparaissent toujours uniformément réparties dans le corps cellulaire. Mais souvent celles-ci se détachent mal du cytoplasme, coloré lui aussi plus ou moins par la FP, et le péricaryon prend un aspect finement granuleux avec une teinte violacée (Fig. 2e). Cet aspect feutré se retrouve également après coloration par l'HC-P, le péricaryon apparaît alors gris (Fig. 2f). Dans les *cApa*, par contre, les produits de sécrétion sont très fortement fuchsinophiles et se détachent toujours nettement du cytoplasme (Fig. 2, a et c). Leur répartition dans le péricaryon est rarement uniforme et les grains ont tendance à se rassembler pour former de nombreux paquets de granules, plus ou moins développés selon les individus (Fig. 3c).

L'évacuation de la neurosécrétion par voie axonale est bien visible pour les *cApa*, où l'on retrouve le même type de granulation dans la partie proximale de l'axone que dans le péricaryon (Fig. 3a). Cependant, bien que les produits observés au début de l'axone conservent les propriétés tinctoriales initiales, il n'a jamais été possible de suivre leur cheminement à travers le neuropile et de voir où se rend la neurosécrétion. Néanmoins, la possibilité d'une évacuation en direction du ganglion sous-oesophagien pourrait être retenue pour deux raisons: (1) les axones des *cApa* plongent dans le neuropile en direction du collier péri-oesophagien, (2) des cerveaux cultivés *in vitro* (SCHALLER & MEUNIER, 1967) montrent une accumulation de la neurosécrétion des *cApa* si les cerveaux sont cultivés isolément, accumulation qui n'existe pas si la connexion cerveau-ganglion sous-oesophagien est maintenue dans la culture. En ce qui concerne la sécrétion des *cAmd*, elle pourrait être évacuée en suivant le même trajet que les sécrétions de la *pars intercerebralis*, car les axones des *cAmd* rejoignent directement le faisceau de fibres neurosécrétoires provenant de la *pars*. Cependant nous n'avons pas observé de produits colorés cheminant le long de l'axone.

La teneur en sécrétion des *cApa* et des *cAmd* présente d'importantes varia

Fig. 2. Cellules neurosécrétrices de type A du protocérébron antérieur d'*Aeshna cyanea* (dernier stade larvaire) mises en évidence par la technique de la double coloration: (a-b) cellules A paramédianes antérieures colorées par la FP (a) / HC-P (b). La richesse en sécrétion des péricaryons est plus forte sur la coupe traitée par la FP. (G \times 625). – (c-d)



cellule A paramédiane antérieure colorée par la FP (c) / azan (d). La sécrétion visible sur la coupe traitée par la FP n'est pas mise en évidence par l'azocarmin. (G \times 625). – (e-f) cellules A médiadorsales colorées par FP (e) / HC-P (f). L'affinité de la sécrétion pour la FP est plus forte que pour l'HC, comme pour les cellules A paramédiennes antérieures. (G \times 570). ncc: faisceau neurosécrétoire des nerfs cardiaques.

tions en fonction de l'âge des larves. Au début du développement post-embryonnaire, aucune sécrétion fuchsinophile n'a permis de déceler les CNS sur des larves très jeunes (stades I, II et III). Ce n'est qu'à partir des stades IV ou V, sur une douzaine de stades que comporte le développement larvaire d'*Aeshna cyanea*, (SCHALLER, 1960), qu'ont été identifiées les *cApa* et les *cAmd*. A cet âge la

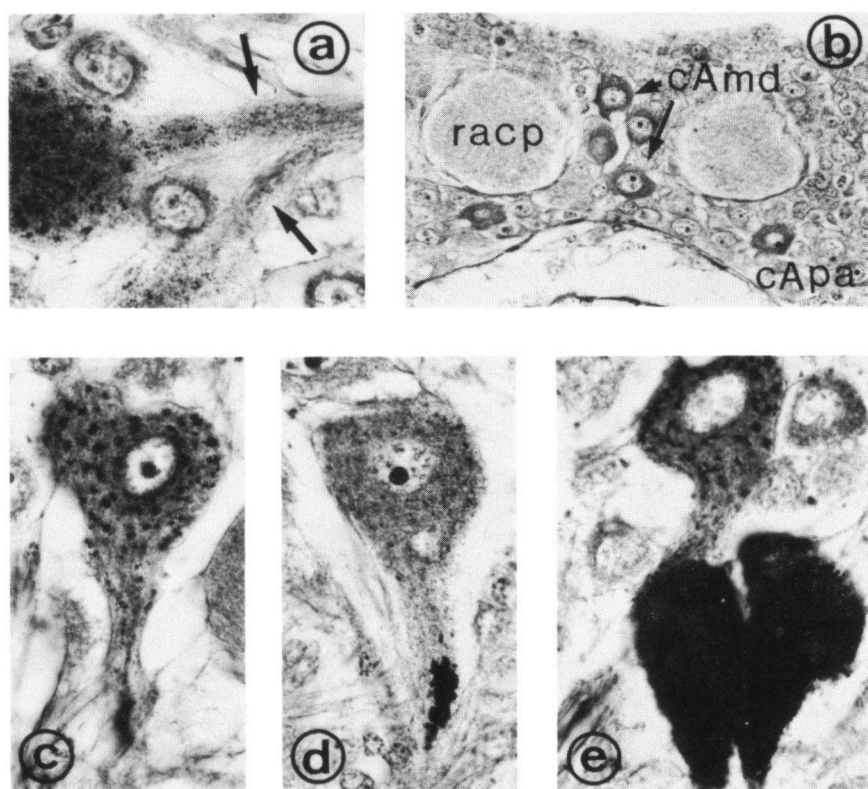


Fig. 3. Cellules neurosécrétrices A du protocérébron antérieur de larves d'*Aeshna cyanea* d'âge varié: (a) évacuation des granules fuchsinophiles hors du péricaryon d'une cellule A paramédiane antérieure; dernier stade larvaire. (FP; G \times 1250). – (b) coloration des 4 cellules A médiodorsales (*cAmd*) et d'une paire de cellules A paramédiennes antérieures (*cApa*) chez un 6^e stade larvaire. (FP; G \times 450). *racp*: rameau antérieur des corps pédonculés. – (c) cellule A paramédiane antérieure, où la sécrétion est sous forme de paquets de granules très développés; dernier stade larvaire. Comparer avec Fig. 2 c où la sécrétion est plus uniformément répartie dans le péricaryon. (FP; G \times 625). – (d) cellule A paramédiane antérieure avec accumulation de la sécrétion dans le début de l'axone; dernier stade larvaire juste après l'exuviation. (FP; G \times 625). – (e) cellule A paramédiane antérieure d'une larve permanente âgée de 169 jours. Noter l'importante accumulation de produits fuchsinophiles au niveau de l'axone et comparer avec Fig. 3 d. (FP; G \times 625).

taille des CNS ne dépasse pas une douzaine de microns et leur cytoplasme dépourvu de granulations présente une coloration diffuse, violet pâle avec la FP et bleu grisâtre avec l'HC-P. Par la suite, l'affinité des péricaryons des CNS pour la FP et l'HC va s'affirmer et des inclusions colorées deviennent visibles dans le cytoplasme (Fig. 3b). Les variations peuvent être fonction également du moment de l'intermue. Mais c'est essentiellement chez des larves du dernier stade que nous avons observé de telles variations quant à la richesse et à l'aspect des sécrétions; variations plus sensibles sans doute en raison d'une teneur en sécrétion plus élevée que chez les larves jeunes.

Au niveau des *cApa*, il arrive que le départ axonal soit complètement bourré par la sécrétion. La présence d'une telle quantité de granules doit être significative d'un arrêt de l'évacuation de la neurosécrétion (Fig. 3d). Dans les cas où il y a engorgement, les produits accumulés se coloreront non seulement par la FP, l'HC, mais aussi par l'azocarmin, alors que ce colorant ne met pas en évidence les paquets de granules au niveau du cytoplasme. Ce type d'accumulation de la neurosécrétion a été observé essentiellement au moment de l'exuviation ou dans les instants suivants, et, dans des cas plus rares, au cours de l'intermue. Chez des larves à développement perturbé par ablation des glandes ventrales (larves permanentes) ce phénomène d'accumulation des produits de neurosécrétion va se produire régulièrement (SCHALLER & CHARLET, 1970) et augmenter avec le vieillissement des larves permanentes. La quantité de produits accumulés au début de l'axone peut devenir si importante qu'elle provoque une sorte de dilatation de cette partie de l'axone (Fig. 3e). Par ailleurs, il semblerait que les produits ainsi accumulés chez des larves permanentes ne puissent plus être utilisés par les individus, car chez des larves qui ont repris leur développement à la suite d'implantation de glandes ventrales, ces accumulations restent inchangées.

Contrairement aux *cApa*, les *cAmd* n'ont jamais présenté d'images d'accumulation de leurs produits de sécrétion, même chez des larves permanentes. La teneur à peu près constante en produits colorés et leur aspect diffus dans le péricaryon indique sans doute une activité continue des *cAmd* au cours de l'intermue. Toutefois, sur certains individus sacrifiés juste après la dernière mue larvaire, on remarquait une absence totale des produits fuchsinophiles dans le péricaryon des *cAmd*. Or cette absence de sécrétion ne pouvait provenir d'un défaut de coloration, les autres CNS A du cerveau ayant bien pris la FP. Il se pourrait donc que dans ce type cellulaire il y ait quand même une modification de l'activité neurosécrétoire liée à la mue, ou plus précisément en rapport avec les phénomènes accompagnant l'exuviation.

Les cellules de type B

Les produits de sécrétion des cellules B paramédianes antérieures (*cBpa*) se présentent sous forme de gouttelettes colorées en orange avec la technique à la

FP, en rose avec l'HC-P et en rouge avec l'azan. La taille de ces gouttelettes est variable mais toujours plus importante que celle des granulations des *cApa* et des *cAmd*, et leur aspect est identique quelle que soit la coloration utilisée (Fig. 4a). Les plus grosses gouttelettes peuvent atteindre 3μ pour une larve de l'antépénultième stade, alors qu'elles ne dépassent pas $0,8\mu$ chez un stade V. La présence de produits de sécrétion dans les *cBpa* est très irrégulière: sur 123 animaux examinés du 4e au dernier stade, 17 individus seulement présentaient de telles sécré-

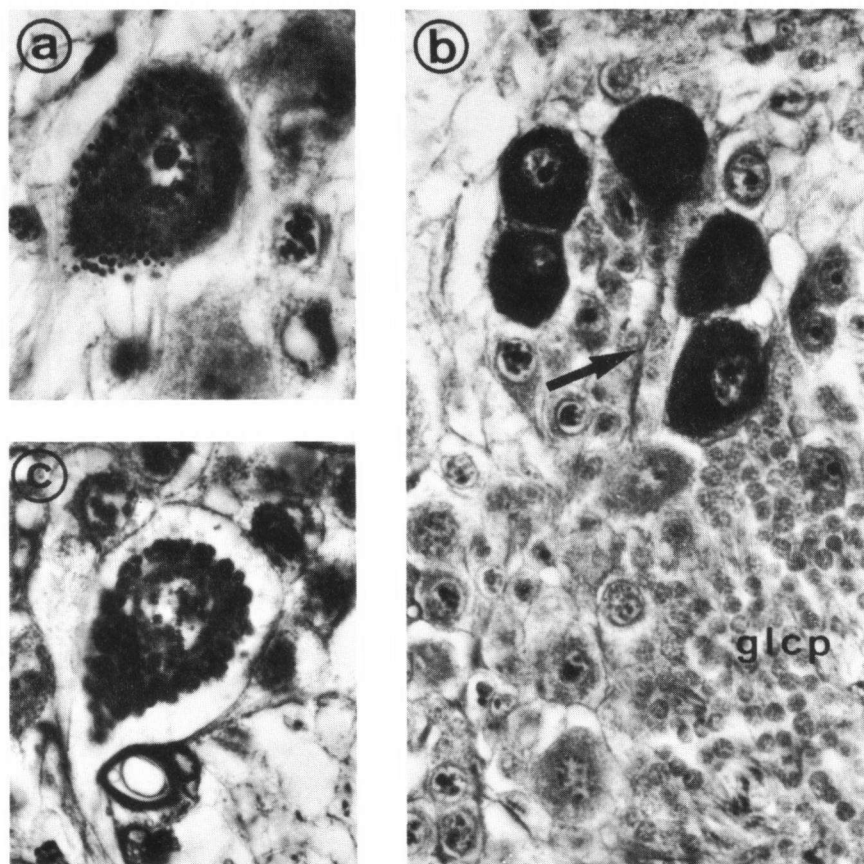


Fig. 4. Cellules neurosécrétrices B et C du protocérébron et cellules neurosécrétrices tritocérébrales de la larve d'*Aeshna cyanea*. (a) cellule B paramédiane antérieure avec des gouttelettes de sécrétion phloxinophiles chez un 8^e stade larvaire. (HC-P; G \times 1200). – (b) massif de cellules C latérales colorées par l'azocarmin. L'axone de la cellule située au centre est bien visible; dernier stade larvaire. (azan; G \times 500). glcp: globulus des corps pédonculés. – (c) cellule tritocérébrale avec sa sécrétion sous forme de grosses gouttelettes; avant-dernier stade larvaire. (azan; G \times 1250).

tions. C'est surtout aux stades V, VI, VII et VIII qu'elles sont fréquentes et tout particulièrement au début ou en fin d'intermue. Par contre, à l'avant-dernier et au dernier stade nous n'avons jamais vu de gouttelettes de sécrétion, dans les *cBpa*, seule une affinité plus forte du cytoplasme pour le vert lumière, dans la technique à la FP, les différencie des autres gros neurones non neurosécréteurs de cette région (les affinités tinctoriales des sécrétions de ce type cellulaire qui sont portées dans le tableau concernant une larve de l'antépénultième stade).

Région postérieure du protocérébron

Il existe deux groupes symétriques de 4 ou 5 cellules chacun qui sont accolés aux *globuli* des corps pédonculés en regard de la *pars intercerebralis* (Fig. 1). Leur activité sécrétrice n'ayant pu être mise en évidence qu'après utilisation de l'azan, ces cellules font partie de la catégorie des cellules de type C. Leurs produits de sécrétion forment de fines granulations, régulièrement réparties dans le cytoplasme, lui aussi fortement azocarminophile (Fig. 4b). Il est fréquent de voir des granules s'engager dans l'axone qui est dirigé vers le bord ventral du cerveau, mais dont nous n'avons jamais pu suivre le cheminement au-delà de 50 μ .

Au cours du développement post-embryonnaire, la présence de produit de neurosécrétion a été observée uniquement chez des larves âgées. Bien que visible dès l'antépénultième stade, c'est surtout à l'avant-dernier et au dernier stade que cette sécrétion devient abondante. Il ne semble pas y avoir de phase d'accumulation des produits de sécrétion ni dans le corps cellulaire, ni dans la partie proximale de l'axone; l'évacuation de la neurosécrétion doit donc être continue. Par contre, le nombre des cellules contenant des sécrétions azocarminophiles n'est pas toujours constant. Si, en général, on trouve 4 ou 5 paires de ces cellules chez la larve du dernier stade, il nous est arrivé d'en observer seulement 2 paires, et inversement, chez un individu en début de métamorphose oculaire nous avons compté 8 CNS d'un côté et 6 de l'autre.

Cellules tritocérébrales

Chez *Aeshna cyanea*, il existe une paire de gros neurones sécréteurs sur le bord latéro-externe de chacun des deux lobes du tritocérébron. Les produits de sécrétion apparaissent sous forme de gros granules ou de gouttelettes comme dans le cas des *cBpa* (Fig. 4c). Ces produits sont colorés par le vert lumière dans la technique à la FP, alors que la sécrétion des *cBpa* du protocérébron est colorée par l'orangé G dans cette technique. Ils sont faiblement phloxinophiles avec l'HC-P et prennent une teinte rouge-violacée avec l'azan. Le fait que les produits de sécrétion gardent leur acidophilie après l'oxydation permanganique, utilisée avec la FP ou l'HC, permet de classer les CNS tritocérébrales parmi les cellules de type B. La présence et la teneur en sécrétion est très variable d'un individu à

l'autre. Dans ces gros neurones tritocérébraux nous n'avons observé de produits de sécrétion que chez les larves des deux derniers stades; aux autres étapes du développement, les péricaryons étaient toujours vides.

DISCUSSION

Région antérieure du protocérébron

L'existence de CNS dans cette partie du cerveau des Insectes est connue chez les Orthoptères (DOGRA & EWEN, 1970; GIRARDIE, 1970) et les Diptères Nématocères (PIHAN & ENGELMANN, 1970; MEOLA, 1972). Les neurones géants décrits chez les Diptères Cyclorraphes (THOMSEN, 1965; RAMADE, 1969) pourraient également être homologués aux cellules du protocérébron antérieur des Odonates. En général, il s'agit toujours de gros neurones dont la neurosécrétion est fuchsinophile, sauf chez *Tipula flavolineata* où PIHAN & ENGELMANN (1970) signalent, à côté des CNS A, des CNS B phloxinophiles.

Chez *Aeshna cyanea*, on est frappé par la différence d'affinité pour la FP et l'HC des produits de sécrétion des CNS de type A, fait déjà signalé pour les CNS de la *pars intercerebralis* (CHARLET, 1972a). Une autre constatation valable également pour les cellules de la *pars intercerebralis*, est le fait que l'azocarmin est capable de mettre en évidence les neurosécrétions des CNS A lorsqu'elles sont accumulées en grandes quantités.

Cette similitude se manifeste déjà au début du développement; en effet, c'est au stade IV qu'a pu être décelée l'activité sécrétrice des CNS A et B du protocérébron antérieur et celle des CNS A de la *pars intercerebralis*, CHARLET (1972b), et même des CNS A situées dans les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale (inédit). Le stade IV qui, chez *Aeshna cyanea*, est marqué par des changements importants dans le comportement (la jeune larve ne nage plus en tortillant son abdomen à la manière d'une godille, mais par saccades, en expulsant l'eau du rectum par contractions brusques de l'abdomen) et dans la morphologie (apparition des fourreaux alaires, des cercoïdes et d'une pigmentation définitive), doit représenter une étape importante dans le développement larvaire. Mais on peut aussi admettre que les phénomènes neurosécréteurs atteignent à cet âge une intensité suffisante pour être détectés par les techniques histologiques.

En ce qui concerne l'activité des différentes catégories de CNS elle ne paraît pas être continue chez la larve. Il existe, en effet, certaines modifications qui pourraient être en rapport avec la mue. Ce qui semble certain, c'est que la quantité importante de produit accumulé dans la partie proximale de l'axone des *cApa* est significative d'un arrêt dans l'évacuation de la neurosécrétion dont le rôle reste cependant à démontrer. Chez *Locusta migratoria* et *Schistocerca gregaria*, GIRARDIE (1970) a montré que les CNS situées dans la partie inférieure du

protocérébron et qui correspondent sans aucun doute à certaines des CNS A du protocérébron antérieur d'*Aeshna cyanea* contrôlaient le métabolisme hydrique de ces Insectes.

Région postérieure du protocérébron

Il est probable que les CNS C observées au niveau des *globuli* des corps pédonculés correspondent aux CNS latérales signalées par ARVY & GABE (1952) chez quatre espèces d'Odonates dont *Aeshna cyanea*. Bien que leur localisation dans le protocérébron semble être la même que celle des CNS latérales et que dans les deux cas la sécrétion n'apparaît dans le péricaryon qu'en fin de vie larvaire, il paraît toutefois étonnant que nous n'ayons pu mettre en évidence la neurosécrétion que par l'azocarmin alors que pour la même espèce ces auteurs indiquent qu'elle est fuchsinophile chez les larves en fin de développement. Il faut remarquer que chez un Zygoptère, *Coenagrion angulatum*, GILLOTT (1969) ne signale pas non plus de CNS latérales fuchsinophiles.

L'existence des CNS latérales est largement signalée dans les autres ordres d'Insectes et leur nombre est variable. On peut compter 3 ou 4 cellules par côté, comme chez *Ecdyonurus torrentis* (ARVY & GABE, 1953) ou *Aedes sollicitans* (MEOLA, 1972), 10 à 12 comme chez *Schistocerca gregaria* (HIGHNAM, 1961) ou *Locusta migratoria* (GIRARDIE & GIRARDIE, 1973), ou beaucoup plus comme chez *Leptinotarsa decemlineata* (SCHOONEVELD, 1970). Les produits de la sécrétion des CNS latérales sont généralement fuchsinophiles, mais ils peuvent être également phloxinophiles comme chez *Iphita limbata* (NAYAR, 1955).

Le rôle des CNS latérales a été étudié par différents auteurs sur des espèces variées d'Insectes. Elles agissent sur la croissance ovocytaire chez *Calliphora erythrocephala* (THOMSEN, 1952) et chez *Schistocerca paranensis* (STRONG, 1965), sur la pigmentation chez *Carausius morosus* (RAABE, 1964). GIRARDIE & GIRARDIE, (1973) viennent de montrer que les sécrétions des CNS latérales auraient les mêmes effets que les deux types de neurosécrétion produits par la *pars intercerebralis*.

Les cellules tritocérébrales

L'existence de CNS au niveau du tritocérébron est connue depuis les travaux de RAABE (1963, 1964). Le nombre, l'aspect et la colorabilité de ces CNS sont très variables d'une espèce à l'autre, et même pour les individus de même espèce et de même âge. Chez *Aeshna cyanea* nous avons retrouvé cette grande variabilité chez les larves des trois derniers stades où les sécrétions ont pu être observées.

En général, lorsque les CNS sont peu nombreuses, elles sont de grande taille, comme chez *Clitumnus* et *Bombyx mori* (RAABE, 1963, et inversement, il

existe des exemples où elles sont nombreuses, comme chez *Periplaneta americana* (RAABE, 1963) ou *Rhodnius prolixus* (BAEHR, 1968). Au point de vue de leur colorabilité RAABE indique que les neurosécrétions ne sont pas conservées par le liquide de Bouin et qu'elles ne semblent pas avoir d'affinité pour la FP ou l'HC mais que, par contre, leur affinité pour l'azocarmin est forte. Quant au rôle de ces sécrétions, cet auteur a montré l'existence chez différents Insectes d'un facteur tritocérébral intervenant sur le mouvement des pigments.

Ganglion frontal

Au niveau du ganglion frontal nous avons observé également des CNS. Leur sécrétion est uniquement azocarminophile, il s'agirait donc de cellules de type C. Il en existe une douzaine, réparties en deux groupes latéraux en arrière de la sortie des nerfs frontaux (Fig. 1).

RÉFÉRENCES

- ARVY, L. & M. GABE, 1952. Données histophysiologiques sur les formations endocrines rétro-cérébrales de quelques Odonates. *Annls Sci. nat. Zool.* 14: 345-374.
- ARVY, L. & M. GABE, 1953. Données histophysiologiques sur la neurosécrétion chez les Paléoptères (Ephéméroptères et Odonates). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 38: 591-610.
- BAEHR, J.C., 1968. Étude histologique du cerveau et du ganglion sous-oesophagien de *Rhodnius prolixus* Stal. (Hémiptère). *C. R. Acad. Sc. Paris*, (D), 267: 2364-2367.
- CHARLET, M., 1972a. Étude histologique de la pars intercerebralis de la larve d'*Aeshna cyanea* Müll. (Insecte Odonate). *C. R. Acad. Sc. Paris*, (D), 275: 1047-1050.
- CHARLET, M., 1972b. Évolution du système neurosécréteur de la pars intercerebralis d'*Aeshna cyanea* Müll. au cours du développement post-embryonnaire. *C. R. Acad. Sc. Paris*, (D), 275: 2255-2258.
- DOGRA, G.S. & A.B. EWEN, 1970. Histology of the neurosecretory system and retrocerebral endocrine glands of the adult grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* Fab. (Orthoptera, Acrididae). *J. Morphol.* 130: 451-465.
- GABE, M., 1967. Neurosécrétion. Gauthier-Villars, Paris.
- GILLOTT, C., 1969. Morphology and histology of the cephalic endocrine glands of the damselfly, *Coenagrion angulatum* W. (Zygoptère). *Can. J. Zool.* 47: 1187-1192.
- GIRARDIE, A., 1970. Mise en évidence dans le protocérébron de *Locusta migratoria* et de *Schistocerca gregaria* de nouvelles cellules neurosécrétrices contrôlant le métabolisme hydrique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, (D), 271: 504-507.
- GIRARDIE, A. & J. GIRARDIE, 1973. Structure et fonction des cellules neurosécrétrices latérales de *Locusta migratoria* (Insecte Orthoptère). *7th Conf. Europ. Comp. Endocrinologists, Budapest.*
- HIGHNAM, K.C., 1961. The histology of the neurosecretory system of the adult female desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Q. Jl. microsc. Sci.* 102: 27-38.
- MEOLA, S.M., 1972. The ultrastructure of the corpus cardiacum of *Aedes sollicitans* and the histology of the cerebral neurosecretory system of mosquitoes. *Gen. comp. Endocr.* 18: 210-234.
- NAYAR, K.K., 1955. Studies on the neurosecretory system of *Iphita limbata* Stal. II. Distribution and description of the neurosecretory cells in the nerve ring. *Biol. Bull.* 108: 296-307.

- PIHAN, J.C. & D. ENGELMANN, 1970. Localisation des cellules neurosécrétrices proto-cérébrales de la larve de *Tipula flavolineata* Meig. Cycle d'activité en fonction de la période de mue nymphale. Reconstitution en volume du cerveau et du complexe endocrinien rétro-cérébral. *Année biol.* 9: 563-568.
- RAABE, M., 1963. Mise en évidence, chez les Insectes d'ordres variés, d'éléments neurosécréteurs tritocérébraux. *C. R. Acad. Sc. Paris*, (D), 275: 1171-1173.
- RAABE, M., 1964. Nouvelles recherches sur la neurosécrétion chez les Insectes. *Annls. Endocr.* 25 (suppl.): 107-112.
- RAMADE, F., 1969. Données histologiques, histo-chimiques et ultrastructurales sur la pars intercerebralis de *Musca domestica* L. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.* 58: 119-142.
- SCHALLER, F., 1960. Étude du développement post-embryonnaire d'*Aeshna cyanea* Müll. *Annls. Sci. nat. Zool. Fr.* 12: 751-868.
- SCHALLER, F. & M. CHARLET, 1970. Évolution du système neurosécréteur de larves d'*Aeshna cyanea* Müll. (Insecte Odonate) privées d'ecdysone. *C. R. Acad. Sc. Paris*, (D), 271: 2004-2007.
- SCHALLER, F. & J. MEUNIER, 1967. Résultats de cultures organotypiques du cerveau et du ganglion sous-oesophagien d'*Aeshna cyanea* Müll. (Insecte Odonate). Survie des organes et évolution des éléments neurosécréteurs. *C. R. Acad. Sc. Paris*, (D), 264: 1441-1444.
- SCHALLER, F. & J. MEUNIER, 1968. Étude du système neurosécréteur céphalique des Insectes Odonates. *Bull. Soc. zool.* 93: 233-249.
- SCHOONEVELD, H., 1970. Structural aspects of neurosecretory and corpus allatum activity in the adult Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say, as a function of day-length. *Netherl. J. Zool.* 20: 151-237.
- STRONG, L., 1965. The relationships between the brain, corpora allata and oöcyte growth in the Central American Locust, *Schistocerca* Sp. II. The innervation of the corpora allata, the lateral neurosecretory complex and oöcyte growth. *J. Insect Physiol.* 11: 271-280.
- THOMSEN, E., 1952. Functional significance of the neurosecretory brain cells and corpus cardiacum in the female blowfly *Calliphora erythrocephala* Meig. *J. exp. Biol.* 29: 137-172.
- THOMSEN, M., 1965. The neurosecretory system of the adult *Calliphora erythrocephala*. II. Histology of the neurosecretory cells of the brain and some related structures. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 67: 693-717.